

CANALIZACIÓN DE LA MORFOLOGÍA CRANEOFACIAL DE *HOMO SAPIENS* DURANTE LA ONTOGENIA, UN ESTUDIO TRANSVERSAL

CANALIZATION OF CRANIOFACIAL MORPHOLOGY IN *HOMO SAPIENS* DURING ONTOGENY, A CROSS-SECTIONAL STUDY

Jimena BARBEITO-ANDRÉS^{1,2}; Marina Laura SARDI^{1,2}; Fernando VENTRICE¹; Marisol ANZELMO^{1,2}; Héctor Mario PUCCIARELLI^{1,2}

1- División Antropología del Museo de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

2- Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Argentina.

Correspondencia a: Lic. Jimena Barbeito Andrés. División Antropología, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n. La Plata (1900).

Argentina. (54)(221) 4259161 int 138.

e-mail: barbeito@fcnym.unlp.edu.ar

RESUMEN. La canalización es una propiedad del desarrollo que pone límite y dirección a la variación morfológica y puede expresarse como una reducción de la varianza entre individuos. El objetivo de este trabajo es evaluar la varianza de tamaño y forma del cráneo humano durante la ontogenia postnatal a fin de inferir canalización. Se relevaron puntos craneométricos sobre 266 cráneos de individuos con edades de muerte de 0, 2, 7, 12, 15, 18 y 20 años. Mediante técnicas de morfometría geométrica, se calcularon para cada edad las varianzas del tamaño del centroide y de las coordenadas de forma y luego se compararon las varianzas de edades sucesivas. La varianza de forma y tamaño no presenta un patrón de disminución progresiva durante la ontogenia. Entre las sucesivas edades no hay diferencias significativas de la varianza de tamaño, pero se registraron reducciones significativas de la varianza de forma entre los grupos de 0 y 2 años para el neurocráneo y entre los 7 y 12 años para el esplanocráneo. Esto sugiere que la canalización se relaciona con eventos del desarrollo como el crecimiento del cerebro y la emergencia dentaria que afectan diferencialmente al neurocráneo y al esplanocráneo en momentos particulares de la ontogenia.

Palabras clave: varianza, neurocráneo, esplanocráneo.

ABSTRACT. Canalization is a developmental property of organisms that constrains morphological variation and can be expressed as a reduction of the variance among individuals. This work aims to evaluate variance of size and shape in the human skull during postnatal ontogeny in order to infer canalization. Craniometric landmarks were digitized on 266 skulls of individuals at age 0, 2, 7, 12, 15, 18 and 20 years. Geometric morphometric was used to compute variance of size and shape at each age and then variances were compared between consecutive ages. Neither variance of size nor variance of shape showed progressive reduction along ontogeny. There were no differences in the variance of size between consecutive ages but significant reductions of variance of shape were found between ages 0 and 2 for the neurocranium, as well as between 7 and 12 for the face. These results suggest that canalization is related to developmental processes such as brain growth and dental emergency that affect differently the neurocranium and the face at particular moments of the ontogeny.

Key words: variance, neurocranium, splacnocranium.

INTRODUCCIÓN

La variabilidad fenotípica constituye el potencial de un organismo a variar. Ésta resulta de dos tendencias opuestas ya que las diversas fuentes de variación, incluyendo mutaciones genéticas, efectos ambientales y errores del desarrollo, interactúan con múltiples sistemas regulatorios (1). Del rango total de fenotipos posibles en términos de variabilidad, solo un conjunto de ellos es efectivamente observado en la naturaleza. En este punto se evidencia la distinción entre variabilidad y variación. Mientras que la variación puede ser observada y documentada, la variabilidad no puede cuantificarse en forma directa (2).

El estudio de la variación nos permite hacer inferencias sobre la acción de diferentes procesos que intervinieron en el establecimiento del fenotipo y entender por qué se produce solo un segmento del espectro fenotípico total. De acuerdo con Hallgrímsson et al (2002) (3), la variabilidad fenotípica se estructura en función de tres componentes interrelacionados: estabilidad del desarrollo, integración morfológica y canalización. Cada uno de ellos se considera una propiedad del organismo que contribuye a limitar y/o a direccionar la variación (2). Mientras que la estabilidad del desarrollo hace referencia a la reducción de la variación dentro de un mismo individuo, la integración morfológica determina cómo los rasgos se encuentran correlacionados. Por su parte, la canalización limita la variación entre individuos y operativamente, puede ser medida como la varianza entre individuos (4, 5, 6).

El objetivo de este trabajo es evaluar la varianza de tamaño y forma del cráneo humano durante la

ontogenia postnatal a fin de establecer la importancia de uno de los componentes de la variabilidad: la canalización. Ésta se infiere a partir de la reducción de la varianza entre individuos (2). Por ejemplo, Zelditch et al (2004) (4) en un trabajo experimental infieren canalización de la morfología craneofacial en los primeros momentos de la vida postnatal, a partir de una reducción significativa de la varianza entre individuos. Estos autores sugieren que el cráneo es una estructura altamente canalizada ya que alberga al cerebro y órganos sensoriales vitales y, en este sentido, sus huesos están dispuestos de una manera muy específica para permitir el desempeño efectivo de muchas funciones. No obstante, el cráneo se compone de dos regiones semi-autónomas -neurocráneo y esplancocráneo- que, aunque con cierto grado de integración, pueden ser distinguidas por las características de su desarrollo y las funciones en las que están involucradas (7). En términos generales, el desarrollo del cráneo es el resultado de la morfogénesis combinada de estas dos grandes regiones cuyos patrones de crecimiento difieren (8). Las curvas de crecimiento de diferentes estructuras del cráneo, sugieren que existe un patrón de crecimiento temprano en los elementos esqueléticos que soportan y rodean a las estructuras del sistema nervioso los cuales alcanzan más tempranamente el tamaño adulto, mostrando que los requerimientos funcionales iniciales del niño en crecimiento se relacionan principalmente con el desarrollo de las capacidades neurológicas (9, 10).

Siendo que aquellas estructuras que alcanzan el tamaño y la forma del adulto estarían menos afectadas por los factores que aumentan la variación entre

individuos disminuye a lo largo de la ontogenia y (b) la canalización varía en el neuro y esplanocráneo.

MATERIALES Y MÉTODOS

La muestra utilizada en este estudio transversal está compuesta por cráneos humanos de adultos y subadultos europeos sobre la que se tomaron submuestras de diferentes edades para establecer las características de la variación en sucesivos momentos del desarrollo. Se eligieron las edades de 0, 2, 7, 12, 15, 18 y más de 20 años porque contaban con la mejor representación muestral (Tabla 1). La decisión de no agrupar individuos con diferentes edades en categorías más amplias se fundamenta en la necesidad de reducir la posible variación dada por diferentes estadios del crecimiento.

Una de las dificultades más importantes en los estudios de crecimiento craneofacial a partir de colecciones osteológicas consiste en la escasa representación con la que cuentan, en general, los individuos de las etapas ontogénicas más tempranas (11). En este sentido, el segmento de nuestra muestra correspondiente al primer año de vida es de gran valor ya que incluye individuos desde estadios perinatales. Sin embargo, no se cuenta con una serie ontogénica que abarque individuos de etapas más tardías de la misma población. Por ello, en este estudio se conformó una muestra transversal que incluye cráneos de distintas colecciones que respetan un mismo contexto geográfico y temporal general, como fuera aplicado en un estudio previo (12) y aceptando que la diferenciación interpoblacional durante los primeros años de vida es muy baja (13). El segmento de la muestra correspondiente al primer año

de vida está compuesto por cráneos disecados que se encuentran depositados en el Museo de l'Homme (París, Francia). Su edad fue estimada por Guihard-Costa (14) y presentan entre 40 y 47 semanas de edad gestacional. En representación de las etapas posteriores se utilizaron cráneos que forman parte de las colecciones del Museo Antropológico (Coimbra, Portugal) y proceden de exhumaciones de individuos de cementerios cuya muerte se produjo entre fines del siglo XIX y principios del siglo XX. A partir de los registros se conoce la edad de muerte de cada individuo (15).

edad (años)	N
0	26
2	7
7	10
12	13
15	20
18	18
más de 20	172
Total	266

Tabla 1. Composición de la muestra.

Sobre cada cráneo se digitalizó un conjunto de puntos craneométricos (*landmarks*) en 3D utilizando Microscribe que describen al neurocráneo y al esplanocráneo (Tabla 2, Fig. 1). Sobre las coordenadas obtenidas se aplicó morfometría geométrica, lo que permitió efectuar un análisis separado de la forma (*shape*) y el tamaño (*size*). La forma es definida como la información geométrica que persiste luego de que se eliminan las diferencias debidas a los efectos de posición, escala y rotación (16, 17). Todas las configuraciones de *landmarks* fueron sometidas a un ajuste generalizado de Procrustes utilizando el

Número	Landmark	Región
1	Prostion externo	Esplacnocráneo
2	Espina nasal posterior	Esplacnocráneo
3	Basion	Neurocráneo
4	Opistion	Neurocráneo
5	Opistocráneo	Neurocráneo
6	Límite posterior del arco alveolar	Esplacnocráneo
7	Subnasal	Esplacnocráneo
8	Nasion	Esplacnocráneo
9	Glabela	Neurocráneo
10	Bregma	Neurocráneo
11	Lambda	Neurocráneo
12	Zigion	Esplacnocráneo
13	Pterion	Neurocráneo
14	Asterion	Neurocráneo
15	Alar izquierdo	Esplacnocráneo
16	Porion	Neurocráneo
17	Punto posterior del meato auditivo externo	Neurocráneo
18	Punto anterior del meato auditivo externo	Neurocráneo
19	Dacrión	Esplacnocráneo
20	Ectoconquio	Esplacnocráneo
21	Supraorbitario	Esplacnocráneo
22	Infraorbitario	Esplacnocráneo

Tabla 2. Landmarks relevados.

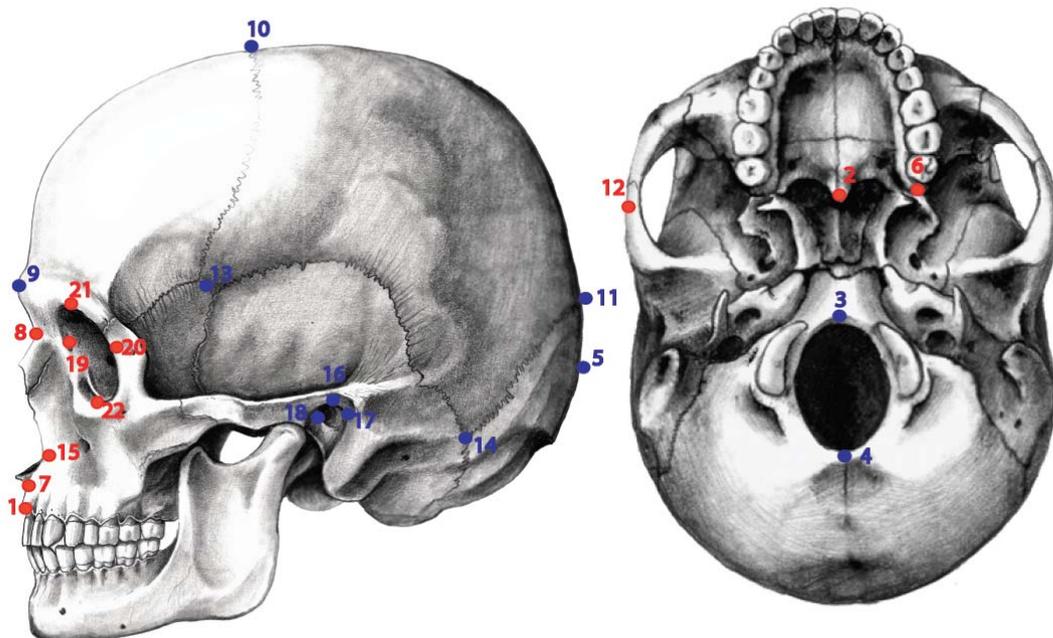


Figura 1. Puntos craneométricos. Neurocráneo en azul, esplacnocráneo en rojo.

programa MorphoJ (versión 1.02b). Este procedimiento fue llevado a cabo para cada categoría etaria y cada región craneana (neurocráneo y esplancocráneo) por separado. De esta manera, se obtuvieron los valores de tamaño del centroide que constituye el estimador de tamaño más ampliamente utilizado y las nuevas coordenadas de forma.

Se calculó la varianza del logaritmo del tamaño del centroide del neurocráneo y esplancocráneo para cada etapa. Las varianzas de las sucesivas edades fueron comparadas mediante el test de Levene (4).

Para analizar las coordenadas de forma, se calculó la varianza entre individuos para cada categoría etaria y región del cráneo, utilizando la siguiente fórmula (4, 5, 6):

$$V = \frac{\sum_{j=1}^{j=n} d_j^2}{(n-1)}$$

donde d^2 es la distancia de Procrustes de un individuo j respecto de la forma promedio. Este valor es igual a la suma de los valores de la diagonal de la matriz de varianza/covarianza obtenida sobre las coordenadas

de forma.

Para poner a prueba la hipótesis de que la variación de forma entre individuos disminuye a lo largo de la ontogenia, se compararon las sucesivas edades a través de la siguiente fórmula:

$$t = \frac{V_1 - V_2}{\sqrt{\left(\frac{(N_1 - 1)N_1SE_1^2 + (N_2 - 1)N_2SE_2^2}{N_1 + N_2 - 2} \right) \left(\frac{N_1 + N_2}{N_1N_2} \right)}}$$

donde V es la varianza de forma obtenida mediante la fórmula anteriormente descrita, SE es el error estándar de la varianza de forma y N es el tamaño muestral (4, 6). Los errores estándar e intervalos de confianza fueron calculados mediante técnicas estadísticas de remuestreo (*bootstrapping*) utilizando los softwares Poptools (versión 3.1.0) y R (versión 2.10.1).

RESULTADOS

Tanto en el neurocráneo como en el esplancocráneo, la varianza de forma y tamaño no presenta un patrón de disminución progresiva a lo largo de la ontogenia (Tabla 3, Gráfico 1).

Edad (años)	Neurocráneo		Esplancocráneo	
	Varianza forma	Varianza tamaño	Varianza forma	Varianza tamaño
0	0,003661	0,001812	0,004801	0,001428
2	0,002966	0,000922	0,004980	0,001190
7	0,003790	0,000484	0,007435	0,001205
12	0,003516	0,000530	0,003215	0,001024
15	0,002831	0,001110	0,003410	0,001778
18	0,003113	0,000773	0,003930	0,002000
20	0,003263	0,003065	0,004597	0,002090

Tabla 3. Varianzas de forma y tamaño para cada edad.

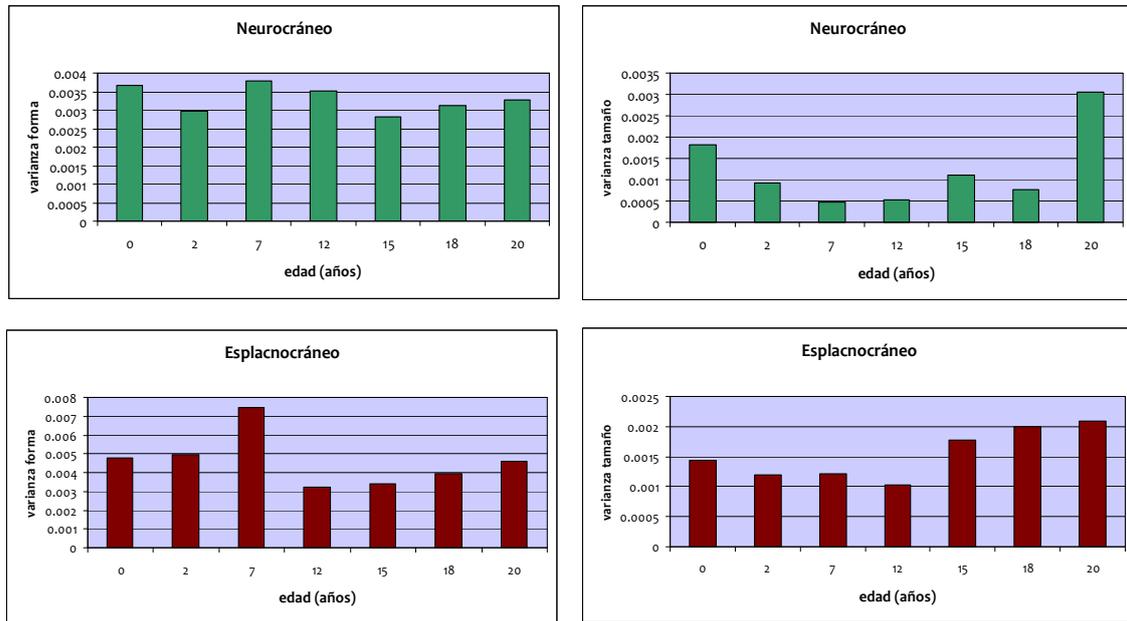


Gráfico 1. Varianzas de forma y tamaño para cada edad.

En el caso del tamaño, los resultados del test de Levene indican que entre las sucesivas clases de edad no hay diferencias significativas en la varianza del tamaño del centroide (Tabla 4). Sin embargo, en el gráfico 1 se puede observar que la varianza de tamaño en el neurocráneo tiene una tendencia de disminución desde el nacimiento hasta los 7 años. Luego muestra un claro aumento en los individuos de más de 20 años. En el esplacnocráneo, en cambio, la varianza de tamaño muestra una reducción desde el nacimiento y

hasta los 12 años y luego aumenta progresivamente hasta la última categoría etaria.

La comparación de la varianza de forma entre sucesivas edades mostró que existen algunas diferencias significativas en momentos particulares del desarrollo (Tabla 5). Mientras que para el neurocráneo la única comparación que resultó significativa fue la reducción de la varianza entre los grupos de 0 y 2 años, en el esplacnocráneo se observó una reducción significativa entre los 7 y 12 años.

Edades (años)	Neurocráneo	Esplacnocráneo
0-2	0,4987	-0,2314
2-7	0,8409	0,4842
7-12	-0,8434	0,0593
12-15	-1,311	-0,8103
15-18	1,18	-0,4066
18-más de 20	-0,9632	0,1288

Tabla 4. Valores de *t* del test de Levene para las comparaciones de la varianza del centroid size entre clases de edades sucesivas. **p*<0,05; ***p*<0,01

Edades (años)	Neurocráneo	Esplacnocráneo
0-2	6,4704**	-0,1759
2-7	-0,9294	-1,0644
7-12	0,1195	2,6151**
12-15	0,4861	-0,4955
15-18	0,5365	-1,2822
18- más de 20	-0,144	-0,3792

Tabla 5. Valores de *t* para las comparaciones de la varianza de forma entre clases de edades sucesivas. **p*<0,05; ***p*<0,01

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Considerando todas las edades analizadas, los resultados de este estudio indican que la varianza de tamaño y forma, tanto en el neurocráneo como en el esplanocráneo, no disminuye progresivamente (Gráfico 1). Por ello, no puede afirmarse que a lo largo de la ontogenia postnatal haya una canalización creciente de la morfología craneofacial.

En consecuencia, es posible rechazar la primera hipótesis en general. La comparación de la varianza en etapas sucesivas indicó que no hay cambios significativos en el tamaño y en general, no los hay para la forma. Solo en dos momentos se obtuvieron diferencias significativas para la forma: 0-2 años para el neurocráneo y 7-12 para la cara (Tabla 5).

La ausencia de reducción no indica estrictamente que la morfología craneofacial no esté canalizada. Es probable que otros mecanismos del desarrollo intervengan en la regulación de la variación del tamaño y la forma craneana. Por ejemplo, los procesos de remodelación ósea, que incluyen tanto la aposición como la remoción de hueso, podrían ser responsables de la estabilidad de la varianza a lo largo de la ontogenia. Es probable también que la acentuación del dimorfismo sexual produzca un incremento de la varianza a edades más tardías.

Las edades en que se registraron cambios significativos en la varianza de forma (Tabla 5) pueden asociarse con eventos relevantes desde el punto de vista del desarrollo. La configuración del neurocráneo mostró una estabilización en los momentos más tempranos de la serie analizada, sugiriendo que la canalización ya se hace presente en los primeros estadios de la vida postnatal y luego hay

un relativo equilibrio entre las fuentes de variación y los procesos regulatorios. En el esplanocráneo la reducción de la varianza de forma es más tardía, hacia el final de la niñez. En tanto que las dos regiones del cráneo analizadas en este trabajo mostraron patrones diferentes de canalización, la segunda hipótesis no puede rechazarse, al menos respecto de la forma.

La reducción temprana de la varianza en el neurocráneo y su posterior estabilización puede relacionarse con la trayectoria de crecimiento de las estructuras neurales. El desarrollo del neurocráneo está fundamentalmente controlado por el crecimiento del cerebro (18, 19, 20), el cual presenta un patrón acelerado durante las etapas prenatal tardía y postnatal temprana y luego una marcada reducción de su velocidad (9, 10, 20). La finalización del crecimiento del neurocráneo coincide con el momento en que encontramos una reducción significativa de la varianza.

El crecimiento del esplanocráneo se prolonga por más tiempo, período durante el cual el esqueleto de esta región está sujeto a múltiples estímulos, tales como la acción de los músculos masticatorios, la emergencia dentaria, etcétera (19, 20). Esto podría explicar la reducción de la varianza hacia los 12 años, momento en el que ya se ha adquirido la mayor parte de la dentición permanente y en el que prácticamente ya se ha alcanzado la morfología adulta.

Estudios experimentales previos brindan elementos para interpretar nuestros resultados. Zelditch et al (2004) (4) trabajan en series ontogenéticas de dos especies de roedores y encuentran una reducción significativa de la varianza entre individuos en los primeros momentos de la

ontogenia postnatal y en adelante, los niveles de variación se mantienen constantes. Estos resultados se corresponden con los descriptos en nuestro trabajo; la reducción de la varianza no ocurre gradual ni progresivamente a lo largo de toda la ontogenia sino que está acotada a etapas particulares. En este sentido, los autores sugieren que dicho patrón se vincula al control que los tejidos blandos ejercen en el crecimiento del hueso. Mientras que los movimientos musculares durante la ontogenia prenatal y postnatal temprana son relativamente desorganizados, la creciente maduración neuromuscular que ejerce tensiones sobre el hueso en crecimiento lleva a que se reduzca la varianza de forma en el esqueleto craneofacial. Willmore et al (2006) (5), por otro lado, comparan ratones normales y portadores de un alelo que causa un desorden en el crecimiento del cráneo y observan que la variación entre individuos aumenta significativamente en los portadores de ese alelo solo en la base del cráneo mientras que en el neurocráneo y la cara no se registra un aumento significativo. También encuentran que la base del cráneo es la región más afectada en los animales con la mutación en cuanto al cambio en la forma promedio, por ello sugieren que los mismos mecanismos del desarrollo que producen cambios en la forma media son también responsables de los patrones de variabilidad observados. Aquí también se evidencia que las diferentes regiones del cráneo muestran una regulación de la variación de la forma relativamente independiente y que en estos procesos se encuentran involucrados factores epigenéticos de diversa índole.

En síntesis, la evaluación de la canalización del tamaño y la forma craneofacial humana indicaron que,

contrariamente a lo esperado, no existe una tendencia a la reducción progresiva de la varianza durante la ontogenia postnatal ni para el neurocráneo ni para el esplancocráneo. En consecuencia, la primera hipótesis fue rechazada. Sin embargo, se obtuvo una reducción significativa de la varianza en la forma en distintas edades para el neurocráneo y para la cara. Por lo tanto, la segunda hipótesis no pudo ser rechazada. Dicha reducción se asociaría con la finalización de eventos madurativos como el crecimiento cerebral y la emergencia total de la dentición adulta.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Phillipe Mennecier, Eugenia Cunha y Sofia Wasterlain por brindarnos el acceso a las colecciones a su cargo. Este trabajo fue financiado por el proyecto de incentivos N531 de la Universidad Nacional de La Plata.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Debat V, David P. (2001). Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends Ecol Evol*; 16:555-561.
2. Willmore KE, Young NM, Richtsmeier JT. (2007). Phenotypic variability: its components, measurements and underlying developmental processes. *Evol Biol*; 34:99-120.
3. Hallgrímsson B, Willmore K, Hall B. (2002). Canalization, developmental stability and morphological integration in primate limbs. *Yearb Phys Anthropol*; 45:131-158.
4. Zelditch ML, Lundrigan BL, Garland T. (2004). Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evol Dev*; 6:194-206.
5. Willmore KE, Zelditch ML, Young N, Ah-Seng A, Lozanoff S, Hallgrímsson B. (2006). Canalization and developmental stability in the Brachyrrhine mouse. *J Anat*; 208:361-372.
6. Young NM. (2006). Function, ontogeny and canalization of shape variance in the primate scapula. *J Anat*; 209:623-636.
7. Mitteroecker P, Bookstein F. (2008). The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Evolution*; 62:943-958.
8. Martínez Abadías N. (2007). Evolutionary patterns of the human skull. A quantitative genetic analysis of craneofacial phenotypic variation. PhD Thesis, Universitat de Barcelona.
9. Humprey LT. (1998). Growth patterns in the modern human skeleton. *Am J Phys Anthropol*; 105:57-72.
10. Sardi ML, Ramírez-Rozzi FV. (2005). Cross-sectional study of human craneofacial growth. *Ann Hum Biol*; 32:390-396.
11. Gonzalez PN, Perez SI, Bernal V. (2010). Ontogeny of robusticity of craneofacial traits in modern humans: A study of South American populations. *Am J Phys Anthropol*; 142:367-379.
12. Sardi ML, Ramírez-Rozzi F. (2007). Developmental connections between cranial components and the emergence of the first permanent molar in humans *J Anat*; 210:406-417.
13. Sardi ML. En prensa. La evolución de la ontogenia craneofacial en las poblaciones humanas. En *Darwin en el Sur, Ayer y Hoy. Contribuciones de la 1ra Reunión de Biología Evolutiva del Cono Sur*, Massarini et al. (eds) Libros del Rojas, Buenos Aires, pp 89-96.
14. Guihard-Costa AM. (1988). Estimation of fetal age from craneofacial dimensions. *Bull Assoc Anat (Nancy)*; 72: 15-19.
15. Wasterlain SN, Cunha E, Hillson S. En prensa. Periodontal disease in a Portuguese identified skeletal sample from the late nineteenth and early twentieth centuries. *Am J Phys Anthropol*; n/a. doi: 10.1002/ajpa.21464.
16. Rohlf F, Slice DE. (1990). Extensions of the Procrustes methods for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool*; 39:40-59.
17. Bookstein FL. (1991). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
18. Hallgrímsson B, Brown J, Ford-Hutchinson A, Sheets D, Zelditch ML, Jirik FR. (2006). The Brachyomorph mouse and the developmental-genetic basis for canalization and morphological integration. *Evol Dev*; 8:61-73.
19. Moss ML, Young RW. (1960). A functional approach to craniology. *Am J Phys Anthropol*; 18:281-292.
20. Enlow DH, Hans MG. (1996). *Crecimiento facial*. McGraw-Hill Interamericana, México DF.