

MATRICES FUNCIONALES E INTEGRACIÓN MORFOLÓGICA. UN ESTUDIO ONTOGÉNICO DE LA BÓVEDA Y EL MAXILAR

Jimena Barbeito-Andrés*, Marina L. Sardi, Marisol Anzelmo y Héctor M. Pucciarelli

División Antropología. Museo de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Buenos Aires. Argentina

PALABRAS CLAVE desarrollo craneofacial; covariación; morfometría

RESUMEN Los estudios ontogénicos permiten conocer cómo se generan las diferencias morfológicas que encontramos en adultos. Éstas resultan de la asociación diferencial entre rasgos morfológicos, lo que puede deberse tanto a factores del desarrollo como funcionales. De acuerdo a la hipótesis funcional, los cambios en las estructuras óseas son consecuencia de la influencia de tejidos blandos, cavidades y órganos (matriz funcional). En este trabajo se analizaron dos estructuras craneofaciales: la bóveda, formada por varios huesos y una matriz funcional homogénea y el maxilar, un hueso único afectado por diversas matrices, para poner a prueba la hipótesis que postula que durante la ontogenia

cambian los patrones de covariación. Se relevaron puntos craneofaciales sobre 267 cráneos de adultos y subadultos, se aplicó Análisis de Componentes Principales para establecer la variación en forma a lo largo de la ontogenia y se realizó un análisis de correlación entre las matrices de covarianza de las sucesivas edades para evaluar el cambio en los patrones de integración morfológica. Los resultados indicaron que mientras en la bóveda los patrones de covariación no cambian durante la ontogenia, esto sí ocurre en el maxilar. Los patrones de covariación de estas estructuras se comportarían en relación a la cantidad y características de las matrices asociadas. *Rev Arg Antrop Biol* 14(1):79-87, 2012.

KEY WORDS craneofacial development; covariation; morphometrics

ABSTRACT Ontogenetic studies help to understand how those morphological differences found among adults arise. These are the result of differential association among morphological traits, which can be due to developmental as well as functional factors. According to the functional paradigm, change in bone structures is the result of the influence of associated soft tissue, cavities and organs (functional matrix). In this work, two craneofacial structures were analysed: the vault, composed by several bones and a homogeneous functional matrix, and the maxilla, a single bone affected by diverse matrices. The hypothesis that indicates that along

ontogeny covariation patterns change was tested. Landmarks were registered on 267 adult and subadult skulls. Principal Components Analysis was applied in order to assess shape variation along ontogeny. To examine ontogenetic change in the morphological integration pattern, a correlation analysis between the successive covariation matrices was carried out. The results indicate that while in the vault there are not ontogenetic differences in covariation patterns, these patterns change in the maxilla. Covariation patterns in these structures would behave according to the number and characteristics of associated matrices. *Rev Arg Antrop Biol* 14(1):79-87, 2012.

En las últimas décadas se ha producido un renovado énfasis en el estudio de la ontogenia de distintos organismos. Las nuevas preguntas apuntan a conocer cómo se generan las diferencias morfológicas que encontramos en adultos y cómo ciertos cambios en la ontogenia contribuyen a la variación entre y dentro de poblaciones y especies relacionadas (Richtsmeier et al., 1993; Ackermann y Krovitz, 2002; Viðarsdóttir et al., 2002; Buschang y Hinton, 2005). A fin de conocer el modo en que los rasgos fenotípicos varían, es útil abordar cómo éstos se asocian a lo largo del desarrollo. Se acepta que distintos rasgos covarían porque tienen un origen embriológico común o porque intervienen en una función similar (Cheverud, 1996).

Respecto del desarrollo craneofacial, sabemos que hacia la década del sesenta Moss y Young formularon el paradigma funcional que otorgó bases para comprender cuáles son los

procesos que producen determinados patrones de covariación. Tomando los conceptos previamente desarrollados por van der Klaauw (1948-52), Moss y Young (1960) propusieron que la forma del esqueleto craneano está influenciada por matrices funcionales. Así, el cráneo puede ser visto como compuesto por diversos componentes funcionales, cada uno integrado por una matriz funcional que incluye todos los tejidos blandos, cavidades y órganos implicados en el desempeño de una función y por una unidad es-

Financiamiento: Proyecto de Incentivos N531. Universidad Nacional de La Plata.

*Correspondencia a: Jimena Barbeito-Andrés. División Antropología. Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n. B1900ASV La Plata, Argentina. E-mail: barbeito@fncnym.unlp.edu.ar

Recibido 07 Septiembre 2011; aceptado 05 Marzo 2012

queletaria que comprende los tejidos óseos, tendones y ligamentos que dan soporte biomecánico a la matriz. Según la hipótesis de la matriz funcional, el crecimiento de la unidad esquelética no está dado por factores genéticos propios del hueso sino que resulta de la influencia epigenética que ejerce la matriz sobre el esqueleto (Moss, 1973). En este sentido, ya que los cambios en las matrices funcionales controlarían la morfogénesis esquelética, al evaluar cambios en la forma de la unidad esquelética, es posible realizar inferencias sobre el rol de tales matrices en este proceso. Con este modelo, se otorga énfasis a la plasticidad durante el crecimiento y desarrollo craneofacial, a la interacción epigenética entre factores intrínsecos y extrínsecos de las matrices y a la comprensión de que el cráneo está conformado por componentes que varían con relativa independencia entre sí.

La variación en la morfología ósea puede depender de múltiples factores. Un hueso puede constituir una unidad esquelética en relación a distintas matrices, participando así de varios componentes funcionales. O bien puede, junto con otros huesos, constituir parte de la unidad esquelética relacionada a un mismo conjunto de matrices y ser por lo tanto, parte de un solo componente funcional (Moss y Young, 1960; Moss, 1997). En el cráneo mamífero, es posible reconocer estos comportamientos: por ejemplo, los de la bóveda y el maxilar.

La bóveda tiene como principal función el alojamiento y protección del encéfalo. Es parte del neurocráneo y está integrada por los huesos frontal y parietal, así como por parte del temporal y del occipital que se integraron en momentos diferentes a lo largo de la filogenia (Morris-Kay, 2001).

El origen tisular de la bóveda es dual ya que se forma a partir de células derivadas de la cresta neural así como del mesodermo (Morris-Kay, 2001; Jiang et al., 2002). Además, la osificación de estos elementos también puede ser considerada mixta. En su mayor parte, los huesos de la bóveda aparecen prenatalmente como condensaciones mesenquimáticas que se mineralizan y expanden por deposición radial, alrededor de los bordes de las condensaciones (Opperman et al., 2005). Hacia el fin de la gestación, se aproximan y se forman las suturas. Para que funcionen como sitios de crecimiento intramembranoso,

las suturas deben permanecer sin osificar. Esto se logra produciendo nuevas células óseas, a través de factores de crecimiento, en interacción con la duramadre (Opperman, 2000; Opperman et al., 2005); es decir, en ausencia de duramadre, la sutura se oblitera y finaliza el crecimiento. Dado que las suturas no tienen potencial de crecimiento intrínseco (Hall, 2005; Opperman et al., 2005), se producen nuevas células en respuesta a estímulos externos. Es el encéfalo en crecimiento quien envía señales a la duramadre (Cohen, 2000) y por lo tanto, constituye la matriz funcional más importante de la bóveda (Enlow y Hans, 1998; Lieberman, 2011). La región supraoccipital en cambio, se desarrolla a partir de dos centros, el cartílago supraoccipital de osificación endocronal y el segmento intermedio que, como el resto de la bóveda, es membranoso (Srivastava, 1992).

Otros cambios en la bóveda se dan por reabsorción y depósito de hueso en las superficies interna y externa, respectivamente. En este sentido, la acción de músculos masticatorios y nucales, cuyas inserciones se localizan en la superficie externa de la bóveda, ha sido asociada a cambios morfológicos óseos en diversas regiones del cráneo (Sardi y Ramírez Rozzi, 2005; Sardi et al., 2006). Incluso se ha demostrado experimentalmente que la intensidad de las fuerzas que aplican estos músculos sobre el hueso se relaciona con los niveles de osificación (Beecher y Corruccini, 1981; Mavropoulos et al., 2004).

El maxilar, a diferencia de la bóveda, es un hueso único influido por múltiples matrices. Constituye el piso de la órbita, por lo que se relaciona con el globo ocular, cuya trayectoria de crecimiento es similar a la del encéfalo, caracterizada por un marcado aceleramiento prenatal y un temprano desaceleramiento en la vida postnatal, a partir aproximadamente de los 3-5 años de edad (Buschang y Hinton, 2005). En la región media de la cara, el maxilar se relaciona con las vías aéreas e incluye a los senos paranasales, que presentan cambios ontogénicos hasta por lo menos, la etapa puberal. En la región lateral del maxilar puede tener -o se encuentran muy próximos- sitios de inserción de algunos músculos vinculados a la función masticatoria. Por último, el maxilar forma la mayor parte del paladar duro y el arco alveolar y está influido

por los dientes cuya maduración y movimiento afectan la morfología del hueso hasta la adultez (Humphrey, 1998; Sperber, 2001; Sardi y Ramírez Rozzi, 2005). Como ocurre en la bóveda, el crecimiento del maxilar, se da principalmente por expansión en las suturas (Opperman, 2000) que son muy similares en morfología y función a las de la bóveda (Opperman et al., 2005). El cartilago de la cápsula nasal, secreta factores de crecimiento en relación a fuerzas extrínsecas, cumpliendo una función similar a la de la duramadre en mantener las suturas faciales como sitios de crecimiento (Adab et al., 2003; Opperman et al., 2005).

Si hay matrices funcionales heterogéneas en relación a un hueso, es posible pensar que distintas partes del mismo se comportarán de modo relativamente independiente, lo cual tendrá influencia en su integración morfológica. La relación entre variación en forma e integración morfológica, radica en que la integración puede entenderse como una propiedad de los sistemas del desarrollo, dada por un conjunto de interacciones potenciales entre componentes que, en presencia de variación, produce una determinada estructura de covariación (Hallgrímsson et al., 2009). En otras palabras, en ausencia de variación, la manera en que los rasgos se encuentran asociados no se pondría de manifiesto. Así, la evaluación de la variación y covariación de rasgos fenotípicos, constituye una vía para evaluar la integración morfológica de los organismos (Ackermann y Cheverud, 2000; González-José et al., 2004; Hallgrímsson et al., 2009). Si la covariación entre los rasgos de una estructura no cambia a lo largo de la ontogenia, es posible pensar que los factores integradores de la forma tienen un efecto constante durante el crecimiento.

El objetivo de este trabajo es analizar las modificaciones en la forma de la bóveda y el maxilar para examinar la siguiente hipótesis: durante la ontogenia cambian los patrones de covariación de ambas estructuras. Asumiendo que la variación de las matrices funcionales interviene en los cambios de forma y de la integración morfológica de sus unidades esqueléticas, es esperable que el maxilar presente más cambios en su patrón de integración que la bóveda, por la heterogeneidad de las matrices asociadas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestra

La muestra utilizada, compuesta por 267 cráneos humanos de adultos y subadultos europeos, fue dividida en submuestras de diferentes edades para establecer las características de la variación y covariación en momentos sucesivos 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). El segmento de la muestra correspondiente al primer año de vida, está compuesto por cráneos disecados que se encuentran depositados en el Musée de l'Homme (París, Francia). Su edad fue estimada por Guihard-Costa (1988) y presentan entre 40 y 47 semanas de edad gestacional. Las etapas posteriores están representadas por cráneos de las colecciones del Museo Antropológico de Coimbra (Portugal) y proceden de exhumaciones de individuos de cementerios, cuya muerte se produjo entre fines del siglo XIX y principios del siglo XX. La edad de muerte de cada individuo se conoce a partir de los registros de cementerio (Wasterlain et al., 2011).

La conformación de una muestra que incluye cráneos de estas dos colecciones distintas, tal como fuera hecho en estudios previos (Sardi y Ramírez Rozzi, 2007; Barbeito-Andrés et al., 2010) se encuentra justificada en tanto ambas respetan un mismo contexto geográfico y temporal general y la diferenciación interoblacional durante los primeros años de vida es muy baja (Sardi, en prensa). Hasta los 12 años de edad, los individuos no se diferencian por sexo debido al bajo número de casos de cada submuestra.

TABLA 1. Composición de la muestra

Edad (años)	n
0	26
2	7
7	10
12	13
15	18 (f=8, m=10)
18	21 (f=12, m=9)
más de 20	172 (f=83, m=89)

Método craneométrico y análisis estadístico

Se relevaron landmarks (puntos craneométricos) en tres dimensiones que describen la bóveda y el maxilar utilizando Microscribe (Tabla 2). Mediante Análisis Generalizado de Procrustes, se obtuvieron coordenadas de forma (shape) de cada estructura. En este contexto, la forma es entendida como la información geométrica que persiste una vez que se eliminan los efectos de escala, rotación y posición (Rohlf y Slice, 1990). En las categorías etáreas de 15, 18 y 20 años se determinó el sexo de los individuos (Buikstra y Ubelaker, 1994) y el tratamiento estadístico se realizó por separado.

Para establecer la variación en forma a lo largo del crecimiento, se aplicó Análisis de Componentes Principales (CP) sobre las coordenadas de forma de cada región. El cambio ontogénico de los patrones de integración morfológica, se evaluó mediante un análisis de correlación entre las matrices de covarianza de cada una de las etapas y la siguiente. Se asume que si las matrices se encuentran correlacionadas, el patrón de covariación es similar en ambas (Cheverud et al., 1989; Ackermann, 2005; Porto et al., 2009). La significación de estas correlaciones fue estimada mediante un test de Mantel a partir de 1000 permutaciones al azar (Cheverud y Marroig, 2001; Gonzalez et al., 2011). El tratamiento estadístico de los datos morfométricos fue hecho utilizando MorphoJ (Klingenberg, 2011) y R 2.8.0 (R Development Core Team, 2008).

TABLA 2. Landmarks de la bóveda y el maxilar

Bóveda	Maxilar
1 Opistion	Prostion
2 Nasion	Borde alveolar posterior
3 Bregma	Subespinal
4 Vértex	Alar izquierdo
5 Lambda	Zigomaxilar
6 Pterion	Ectomolar
7 Asterion	Paladar (profundidad del paladar)
8 Estefanion	Dacrion
9 Dacrion	Infraorbitario
10 Supraorbitario	

RESULTADOS

Análisis de Componentes Principales

Para la bóveda, los primeros cinco CPs explicaron más del 80% de la variación total. Solo los dos primeros CPs mostraron una correlación significativa con la edad (CP1=-0,84; CP2=-0,33, $p<0,01$). De acuerdo con el CP1 la mayor variación de forma ocurre entre los 0 y 2 años y los 2 y 7 años. Entre los cambios morfológicos más destacables se encuentra el de la posición del vértex que, al aumentar la edad, se acerca relativamente más al lambda a la vez que se distancia del bregma. Asimismo, la inserción del músculo temporal, descrita por el estefanion, es más alta en adultos en relación al pterion (Fig. 1).

Para el maxilar, más del 80% de la variación fue resumida en los primeros ocho CPs. Solo el CP1 mostró una correlación significativa con la edad (CP1=-0,654, $p<0,01$). Es posible visualizar diferencias de forma entre los 0 y 2 años y los 2 y 7 años. Los individuos de menor edad muestran un maxilar más alargado anteroposteriormente, siendo la morfología adulta más alta. La región alveolar experimenta también un cambio notable, ya que el paladar aumenta su profundidad durante la ontogenia (Fig. 2).

Mientras que las matrices de covarianza de la bóveda fueron similares a lo largo de toda la ontogenia, en el maxilar se produjo un cambio significativo en la estructura de estas matrices entre los 2 y los 7 años (Tabla 3). Es de destacar que mientras que en la bóveda, los coeficientes de correlación entre matrices aumentan progresivamente a medida que avanza la edad, en el maxilar no se evidencia tal tendencia y los valores de correlación altamente significativos se mantienen relativamente constantes.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo indicaron que tanto en la bóveda como en el maxilar se producen cambios morfológicos durante la ontogenia postnatal. Sin embargo, las etapas en las que se registran estos cambios no son coincidentes. En la bóveda, los cambios más importantes ocurren de 0 a 2 años y de 2 a 7 años, luego de lo cual solo se registran variaciones de forma menores (Fig. 1). Esto se corresponde con el patrón

INTEGRACIÓN MORFOLÓGICA EN LA BÓVEDA Y EL MAXILAR

de crecimiento que se ha descrito para el neurocráneo, que hacia los 10 años ha alcanzado prácticamente su configuración final (Sperber, 2001). En la Figura 1 puede observarse que en los individuos adultos, la línea temporal se eleva relativamente, lo que puede relacionarse con la influencia del músculo temporal en desarrollo (Scott, 1957; Schmitt et al., 2008).

El maxilar muestra cambios en la forma hasta etapas más tardías que la bóveda (Fig. 2), lo cual puede explicarse teniendo en cuenta el crecimiento de los diversos tejidos y órganos asociados.

En general, el crecimiento del maxilar ha sido caracterizado por una prolongación coordinada en sentido anterior e inferior, aunque son muchos los sitios de depositación y reabsorción de este hueso, lo cual le otorga un carácter regionalizado y complejo a sus cambios ontogénicos (Enlow y Bang, 1965; Alió-Sanz et al., 2011).

Si bien se registraron cambios de forma en las dos estructuras bajo estudio, mientras que en la bóveda estos cambios no se relacionan con diferencias en los patrones de covariación, en el maxilar los hay entre los 2 y los 7 años.

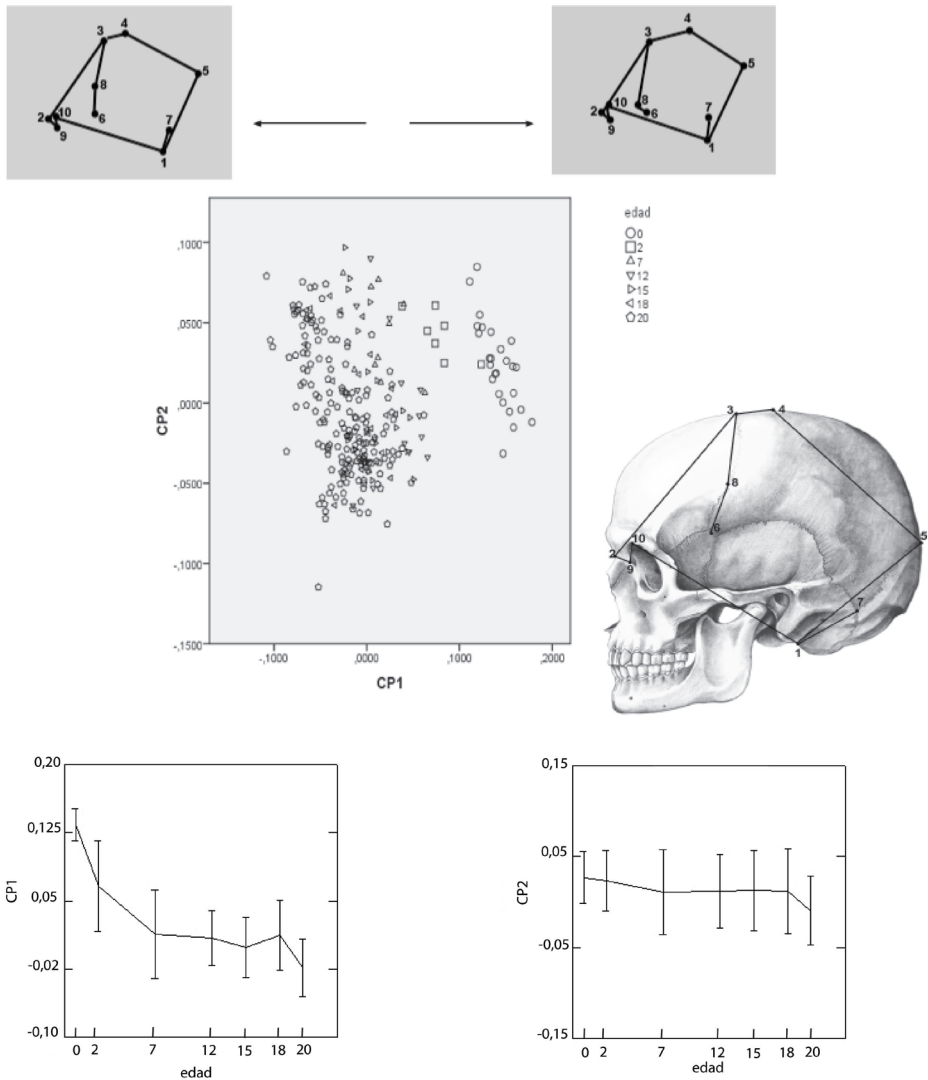


Fig. 1. Bóveda. Arriba: CP1 vs CP2, se distinguen los grupos etáreos y se indica la morfología que caracteriza a cada extremo de los componentes. Abajo: CP1 y CP2 vs edad. Porcentaje de varianza explicada CP1=46,21 y CP2=21,90.

TABLA 3. Coeficientes de correlación entre matrices de edades sucesivas evaluados con nivel de significación de $p \geq 0,05$ (*), $p \geq 0,01$ (**)

	Bóveda	Maxilar
0-2 años	0,3157955 (p=0,005**)	0,4119386 (p=0,000**)
2-7 años	0,3257946 (p=0,000**)	0,1540904 (p=0,812)
7-12 años	0,5733262 (p=0,000**)	0,3161169 (p=0,000**)
12-15 años F	0,7535575 (p=0,000**)	0,5828342 (p=0,000**)
12-15 años M	0,7301310 (p=0,000**)	0,5801035 (p=0,000**)
15-18 años F	0,7544353 (p=0,000**)	0,5557100 (p=0,000**)
15-18 años M	0,7507299 (p=0,000**)	0,5030889 (p=0,000**)
18-20 años F	0,8590754 (p=0,000**)	0,4822904 (p=0,000**)
18-20 años M	0,8927147 (p=0,000**)	0,4728054 (p=0,000**)

M=masculino, F=femenino.

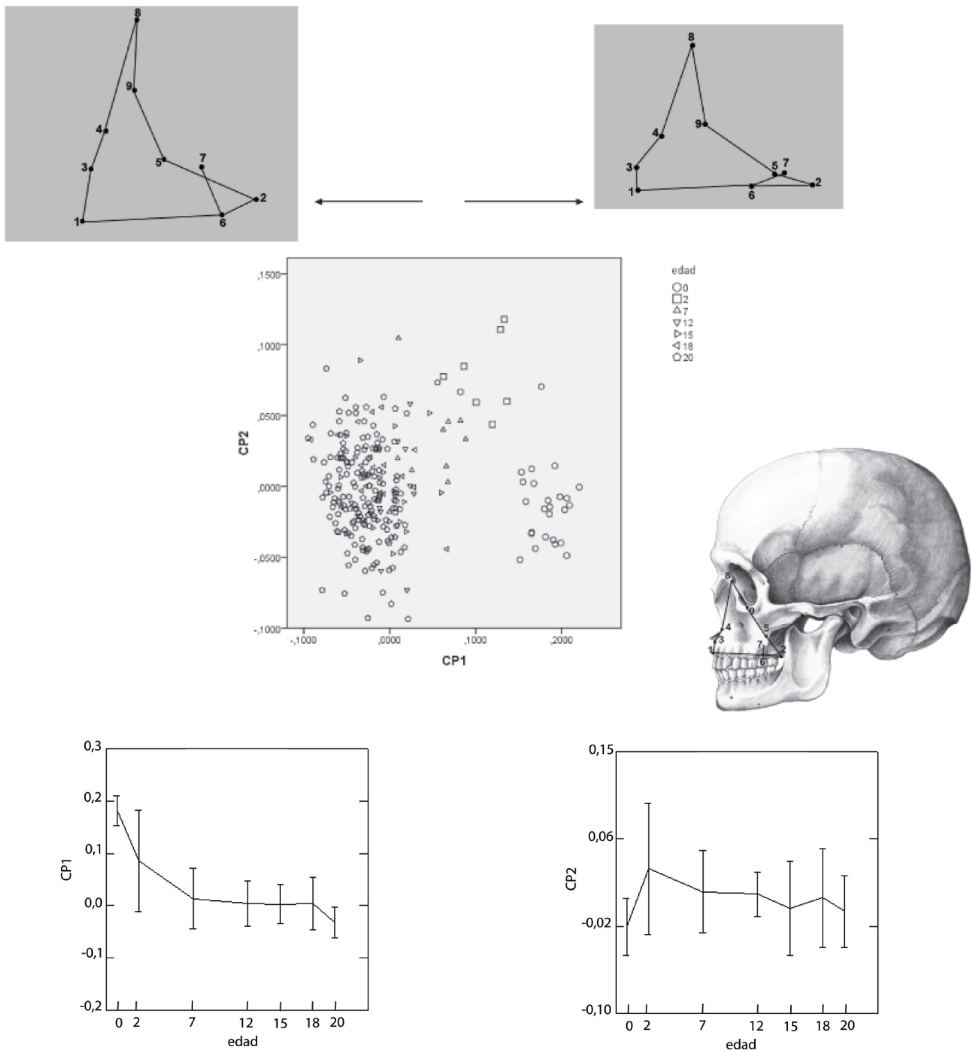


Fig. 2. Maxilar. Arriba: CP1 vs CP2, se distinguen los grupos etáreos y se indica la morfología que caracteriza a cada extremo de los componentes. Abajo: CP1 y CP2 vs edad. Porcentaje de varianza explicada CP1=41,45 y CP2=10,95.

Por lo tanto, la hipótesis propuesta que indica que durante la ontogenia los patrones de covariación cambian, es rechazada para la bóveda pero no pudo ser rechazada para el maxilar. Sin embargo, los resultados coinciden con las expectativas, dado que las menores correlaciones (0,315 en la bóveda y 0,154 en el maxilar) pueden asociarse a las etapas de mayor cambio de forma (Figs. 1, 2), así como a los cambios más importantes en las matrices funcionales (Enlow y Hans, 1998).

La covariación entre rasgos es modificada porque los procesos de desarrollo afectan diferencialmente a los distintos aspectos del fenotipo (Hallgrímsson, 2007). Es decir que la covariación surge cuando las fuentes genéticas o ambientales de variación, afectan a algunas estructuras y no a otras. Los resultados de este estudio sugieren que cuando la matriz funcional que regula el crecimiento es relativamente homogénea, como en el caso de la bóveda, el patrón de covariación se mantiene constante aún cuando la unidad esquelética en cuestión está dada por varios huesos y cuando estos huesos muestran un crecimiento diferencial. En cambio, cuando la matriz funcional está integrada por órganos y cavidades diferentes, como ocurre en el maxilar, el desarrollo de cada una de estas estructuras influencia en forma diferencial a los rasgos óseos en momentos particulares de la ontogenia y esto lleva a que el patrón de covariación cambie mientras los componentes de la matriz funcional están en crecimiento. Esto se evidencia en la tendencia progresiva de mayor similitud a edades crecientes de los patrones de integración de la bóveda y la ausencia de tal aumento en el maxilar (Tabla 3).

Las edades de 2 y 7 años, entre las que se encontraron diferencias en los patrones de covariación en el maxilar, se caracterizan por importantes cambios en la región alveolar como resultado de la erupción dentaria que comienza hacia el octavo mes de vida y termina hacia el mes 29. Luego de eso, permanece quiescente durante 4 años y entre los 6 y los 8 años de vida, todos los incisivos deciduos se pierden y erupcionan los primeros molares y los incisivos permanentes (Sperber, 2001). En este sentido, Sardi y Ramírez Rozzi (2007) observaron que existe un cambio en las trayectorias de crecimiento craneano luego de la emergencia de los primeros molares. Esto a su vez se relaciona con requerimientos masticato-

rios diferentes, ya que la emergencia de los primeros molares permite el consumo de una dieta de tipo adulta (Bogin, 1999).

De acuerdo con Chernoff y Magwene (1999), los estudios ontogénicos de integración deben abordarse en un marco de hipótesis jerárquicas, ya que los conjuntos de rasgos morfológicos covarian en forma anidada, debido a causas funcionales o del desarrollo de diferente alcance. Mientras que ciertos agentes, tales como el cambio ontogénico de tamaño, afectarían incluso a rasgos morfológicos poco relacionados, otros factores actuarían a un nivel menos inclusivo. Se ha sugerido que la integración morfológica estaría organizada jerárquicamente en las distintas regiones del cráneo humano (Bastir y Rosas, 2005) lo cual podría relacionarse a la secuencia temporal de desarrollo de las diferentes estructuras. En esta misma línea, Mitteroecker y Bookstein (2008) propusieron un modelo que distingue entre factores comunes y locales que afectan diferencialmente la integración de las variables fenotípicas. Mientras que los factores locales contribuyen a la variación morfológica solamente dentro de un subconjunto de variables, las cuales pueden ser consideradas un módulo, los factores comunes o globales influyen sobre rasgos de diferentes módulos. Así, el crecimiento en tamaño del cerebro, que ha sido propuesto como el principal determinante de la morfología de la bóveda (Delattre, 1951; Moss y Young, 1960; Sirianni, 1985), afectaría de manera general a esta estructura. Por otro lado, en el maxilar, las distintas matrices funcionales pueden ser consideradas como factores locales que afectan el crecimiento de una parte determinada del cráneo. Los cambios en la estructura de la matriz de covariación resultarían de la trayectoria de crecimiento particular de cada una de las matrices funcionales que afectan diferencialmente a los rasgos de este hueso. En particular, los cambios en los tejidos y órganos vinculados a la función masticatoria se relacionaron con diferencias en los patrones de covariación. Esto se corresponde con lo descrito por Ackermann (2005) quien encontró que hay una fuerte conexión entre aquellos rasgos esqueléticos que están involucrados directamente con la masticación y concluyó que los procesos ontogénicos y funcionales asociados a la masticación tienen un rol preponderante en la integración morfológica craneofacial.

Otros modelos alternativos que permitirían explicar el patrón observado constituyen un complemento al marco funcional en el que se encuadra este trabajo. La ausencia de cambios en los patrones de covariación en la bóveda, así como su creciente grado de asociación, podría interpretarse como consecuencia del rol de la base craneana. Ésta se expande por osificación en las sincondrosis, que tienen potencial intrínseco de crecimiento. Provee el espacio para el cerebro y puede continuar su expansión aún cuando éste cesó su crecimiento (Opperman et al., 2005). Se ha sugerido que la base presenta un rol integrador de la morfología craneana, por su interacción directa con el cerebro que, a su vez, se relaciona directamente con la bóveda. El rol de la base craneana, en términos de integración con otras estructuras, debe ser entendido en función de su posición dentro del cráneo (Lieberman et al., 2000, 2008). Tomando el modelo de Enlow y Hans (1998), la relación entre elementos craneofaciales está estructurada por una serie de niveles cuyo crecimiento y desarrollo depende de la interacción con los niveles adyacentes.

En conclusión, el patrón de covariación entre rasgos de la bóveda y el maxilar, muestra distinto comportamiento a lo largo de la ontogenia. Ambas estructuras, de diferente composición en cuanto al número de huesos intervinientes, se comportarían en relación a la cantidad y características de las matrices asociadas. Estos resultados ponen de relevancia la aproximación funcional para comprender los mecanismos responsables de la variación observada y por lo tanto, dicho enfoque constituye un marco teórico que debe ser considerado en los estudios de crecimiento e integración craneofacial.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Phillipe Mennecier, Eugenia Cunha y Sofia Wasterlain por brindarnos el acceso a las colecciones a su cargo; a los revisores anónimos, cuyas observaciones contribuyeron a mejorar este trabajo.

LITERATURA CITADA

Ackermann RR. 2005. Ontogenetic integration of the hominoid face. *J Hum Evol* 48:175-197.

- Ackermann RR, Cheverud JM. 2000. Phenotypic covariance structure in tamarins (genus *Saguinus*): a comparison of variation patterns using matrix correlation and common principal component analysis. *Am J Phys Anthropol* 111:489-501.
- Ackermann RR, Krovitz GE. 2002. Common patterns of facial ontogeny in the hominid lineage. *Anat Rec* 269:142-147.
- Adab D, Sayne JR, Carlson DS, Opperman LA. 2003. Nasal capsular cartilage is required for rat transpalatal suture morphogenesis. *Differentiation* 71:496-505.
- Alió-Sanz J, Iglesias-Conde C, Pernía JL, Iglesias-Linares A, Mendoza-Mendoza A, Solano-Reina E. 2011. Retrospective study of maxilla growth in a Spanish population sample. *Med Oral Patol Oral Cir Bucal* 16:271-277.
- Barbeito-Andrés J, Sardi ML, Ventrice F, Anzelmo M, Pucciarelli HM. 2010. Canalización de la morfología craneofacial de *Homo sapiens* durante la ontogenia, un estudio transversal. *Cs Morfol* 12:1-9.
- Bastir M, Rosas A. 2005. Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *Am J Phys Anthropol* 128:26-34.
- Beecher RM, Corruccini RS. 1981. Effects of dietary consistency on craniofacial and occlusal development in the rat. *Angle Orthod* 51:61-69.
- Bogin B. 1999. Patterns of human growth. Cambridge: Cambridge University Press.
- Buikstra J, Ubelaker D. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Arkansas: Archaeological Survey Research Series 44.
- Buschang PH, Hinton RJ. 2005. A gradient of potential for modifying craniofacial growth. *Sem Orthod* 11:219-226.
- Chernoff B, Magwene PM. 1999. Morphological integration: forty years later. En: Olsen EC, Miller RL, editores. *Morphological integration*. Chicago: University of Chicago Press. p 319-353.
- Cheverud JM. 1996. Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*Saguinus oedipus*) and saddle-back (*S. fuscicollis*) tamarins. *J Evol Biol* 9:5-42.
- Cheverud JM, Marroig G. 2001. A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of new world monkeys. *Evolution* 55:2576-2600.
- Cheverud JM, Wagner GP, Dow PP. 1989. Methods for the comparative analysis of variation patterns. *Syst Zool* 38:201-213.
- Cohen MM Jr. 2000. Craniosynostosis: diagnosis, evaluation, and management. New York: Oxford University Press.
- Delattre A. 1951. Du crâne animal au crâne humain. Paris: Masson.
- Enlow DH, Bang S. 1965. Growth and remodeling of the human maxilla. *Am J Orthod* 51:446-464.
- Enlow DH, Hans MG. 1998. Crecimiento facial. México DF: Mc-Graw Hill Interamericana.
- Gonzalez PN, Hallgrímsson B, Oyhenart EE. 2011. Developmental plasticity in covariance structure of the skull: effects of prenatal stress. *J Anat* 218:243-257.
- González-José R, Van Der Molen S, González-Pérez E, Hernández M. 2004. Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *Am J Phys Anthropol* 123:69-77.
- Guihard-Costa AM. 1988. Estimation of fetal age from craniofacial dimensions. *Bull Assoc Anat* 72:15-19.
- Hall BK. 2005. Bone and cartilage: Developmental and evo-

- lutionary skeletal biology. San Diego: Elsevier Academic Press.
- Hallgrímsson B, Jamniczky H, Young NM, Rolian C, Parsons TE, Boughner JC, Marcucio RS. 2009. Deciphering the palimpsest: Studying the relationship between morphological integration and phenotypic covariation. *Evol Biol* 36:355-376.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE, Young NM, Parsons T, Wat S. 2007. Evolution of covariance in the mammalian skull. En: Hall BK, Lieberman DE, editores. *Novartis Foundation Symposium-Tinkering: The Microevolution of Development*, No 284. New York: Wiley-Liss. p 164-184.
- Humphrey LT. 1998. Growth patterns in the modern human skeleton. *Am J Phys Anthropol* 105:57-72.
- Jiang X, Iseki S, Maxson RE, Sucov HM, Morriss-Kay GM. 2002. Tissue origins and interactions in the mammalian skull vault. *Dev Biol* 241:106-116.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11:353-357.
- Lieberman DE. 2011. *The evolution of the human head*. Massachusetts: Harvard University Press.
- Lieberman DE, Hallgrímsson B, Liu W, Parsons TE, Jamniczky HA. 2008. Spatial packing, cranial base angulation, and craniofacial shape variation in the mammalian skull: testing a new model using mice. *J Anat* 212:720-735.
- Lieberman DE, Ross CF, Ravosa MJ. 2000. The primate cranial base: Ontogeny, function, and integration. *Am J Phys Anthropol* 113:117-169.
- Mavropoulos A, Ammann P, Bresin A, Kiliaridis S. 2004. Masticatory demands induce region-specific changes in mandibular bone density in growing rats. *Angle Orthod* 75:625-630.
- Mitteroecker P, Bookstein F. 2008. The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Evolution* 62:943-958.
- Morriss-Kay GM. 2001. Derivation of the mammalian skull vault. *J Anat* 199:143-151.
- Moss ML. 1973. A functional cranial analysis of primate craniofacial growth. *Symp IVth Int Congr Primat* 3:191-208.
- Moss ML. 1997. The functional matrix hypothesis revisited. 4. The epigenetic antithesis and the resolving synthesis. *Am J Orthod Dentof Orthop* 112:410-417.
- Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. *Am J Phys Anthropol* 18:281-292.
- Opperman LA. 2000. Cranial sutures as intramembranous bone growth sites. *Developmental Dynamics* 219:472-485.
- Opperman LA, Gakunga PT, Carlson DS. 2005. Genetic factors influencing morphogenesis and growth of sutures and synchondroses in the craniofacial complex. *Semin Orthod* 11:199-208.
- Porto A, de Oliveira FB, Shirai LT, De Conto V, Marroig G. 2009. The evolution of modularity in the mammalian skull I: Morphological integration patterns and magnitudes. *Evol Biol* 36:118-135.
- R Development Core Team. 2008. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.Rproject.org>.
- Richtsmeier JT, Corner BD, Grausz GM, Cheverud JM, Danahey SE. 1993. The role of postnatal growth pattern in the production of facial morphology. *Syst Biol* 42:307-330.
- Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39:40-59.
- Sardi ML. La evolución de la ontogenia craneofacial en las poblaciones humanas. En: Massarini A, Hasson E, editores. *Darwin en el sur, ayer y hoy. Contribuciones de la Ira Reunión de Biología Evolutiva del Cono Sur*. Buenos Aires: Libros del Rojas. p 89-96 (en prensa).
- Sardi ML, Ramírez Rozzi FV. 2005. A cross-sectional study of human craniofacial growth. *Ann Hum Biol* 32:390-396.
- 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.
- Sardi ML, Novellino PS, Pucciarelli HM. 2006. Craniofacial morphology in the Argentine Center-West: consequences of the transition to food production. *Am J Phys Anthropol* 130:333-343.
- Scott JH. 1957. Muscle growth and function in relation to skeletal morphology. *Am J Phys Anthropol* 15:197-234.
- Schmitt D, Wall CE, Lemelin P. 2008. Experimental comparative anatomy in physical anthropology: the contributions of Dr. William L. Hylander to studies of skull form and function. En: Vinyard C, Ravosa MJ, Wall CE, editores. *Primate craniofacial function and biology*. New York: Springer. p 3-16.
- Sirianni JE. 1985. Nonhuman primates as models for human craniofacial growth. En: Watts ES, editor. *Nonhuman primate models for human growth and development*. New York: Alan R. Liss, Inc. p 95-124.
- Sperber GH. 2001. *Craniofacial development*. London: BC Decker Inc.
- Srivastava HC. 1992. Ossification of the membranous portion of the squamous part of the occipital bone in man. *J Anat* 180:219-224.
- van der Klaauw CJ. 1948-52. Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. *Arch Neerl Zool* 9:1-559.
- Viðarsdóttir US, O'Higgins P, Stringer C. 2002. A geometric morphometric study of regional differences in the ontogeny of the modern human facial skeleton. *J Anat* 201:211-229.
- Wasterlain SN, Cunha E, Hillson S. 2011. Periodontal disease in a Portuguese identified skeletal sample from the late nineteenth and early Twentieth Centuries. *Am J Phys Anthropol* 145:30-42.