LA EVOLUCIÓN DE LA ONTOGENIA CRANEOFACIAL EN LAS POBLACIONES HUMANAS

Marina L. Sardi

Homo sapiens: el origen de su diversidad

La diversificación de los seres humanos, así como su origen, es y ha sido el objeto de estudio de la antropología biológica. A fines de siglo XIX y principios del XX se realizaban descripciones de caracteres biológicos de distintos grupos humanos. Sin perspectiva evolutiva, el objetivo predominante era la clasificación de la diversidad. Había un manifiesto interés en las mediciones antropométricas porque se creía que servían como "indicadores raciales". En cuanto a la evolución humana, se especulaba sobre su origen geográfico y las características de los primeros homínidos.

A partir de la segunda mitad del siglo XX, con suficiente evidencia fósil y genética se configuró otro panorama. El modelo de mayor aceptación acerca del origen de *Homo sapiens* moderno propone que evolucionó en África hace 200 a 150 mil años y comenzó a dispersarse por el resto del mundo (Stringer, 1993). Progresivamente, las poblaciones humanas se diferenciaron y evolucionaron los patrones fenotípicos que caracterizan las grandes agrupaciones geográficas, tales como los australo-melanesios o africanos subsaharianos (Howells, 1989), agrupaciones que presentan importante diversidad interna.

Desde un marco neodarwinista, más que la clasificación, importa la comprensión de los mecanismos. El patrón de diversificación entre poblaciones, así como entre especies, se considera resultado de procesos que ocurren a escala poblacional: mutación, flujo génico, deriva génica y de mecanismos dependientes del ambiente, como la selección natural y la plasticidad fenotípica.

Las distancias biológicas entre poblaciones han sido estudiadas clásicamente mediante comparaciones de morfología craneofacial (Howells, 1989) (Fig. 1).

Figura 1. Diferenciación de la forma craneofacial en poblaciones modernas resultante de un análisis de Componentes Principales (Howells, 1989:58): (●) africanos sub-saharianos, (★) americanos, (▲) asiáticos, (◆) europeos, (⬟) norte de África, (■) sud-pacíficos. La distancia entre promedios poblacionales indica mayor similitud morfológica.

Se asume que ésta representa mejor que otros indicadores biológicos la historia poblacional y no es afectada por el ambiente, a nivel individual, tanto como otras estructuras esqueletarias. Así, los estudios de diversidad craneofacial humana han

permitido realizar inferencias acerca de la variación temporal en una región, de la diversidad geográfica y las relaciones de parentesco entre poblaciones, resultantes principalmente de flujo y deriva génica. Mediante estudios morfológicos también se ha evaluado la influencia del modo de vida y la alimentación en el cráneo.

Es de destacar que dichos estudios se realizan generalmente con individuos adultos, porque están mejor preservados y porque presentan una morfología más estable. Además, porque existe un sesgo histórico por el cual se considera que es el individuo adulto el que puede compararse entre poblaciones relacionadas. Influyó en esto el hecho de que el neodarwinismo carece de una teoría acerca de la construcción de los fenotipos individuales, pues la selección natural explica cómo una forma se ha mantenido más no cómo se originó evolutivamente (Muller y Newman, 2003). Antes de esto, ¿cómo se produce un fenotipo adulto?

El cambio morfológico desde la concepción hasta la adultez

La morfología es un aspecto del fenotipo y tiene dos propiedades: tamaño y forma. El primero es una medida escalar de magnitud y la segunda, todo aspecto independiente de la escala.

Luego de la fecundación, comienza la división celular, seguida de diferenciación tisular y se produce la morfogénesis. Entre los procesos ontogénicos se distinguen básicamente dos: crecimiento y desarrollo (Bogin, 1999). El crecimiento es el proceso por el cual se incrementa el tamaño de un ser vivo. El desarrollo es una sucesión de cambios cualitativos, tales como el desarrollo dentario, cambios cognitivos y la menarca. Cuando se hace referencia a rasgos morfológicos (que cambian en una escala continua), el desarrollo también se refiere a los cambios hasta adquirir la forma adulta.

La sucesión de cambios en tamaño y forma respecto de la edad constituyen una **trayectoria ontogénica**. Cada individuo, desde la concepción, realiza su propia trayectoria.

También las distintas estructuras corporales describen sus propias trayectorias pues están relativamente disociadas en sus tiempos y ritmos de cambio. El cerebro, por ejemplo, crece mucho en los primeros tres años de vida y luego alcanza una meseta cuando está próximo al tamaño adulto, mientras que la cara crece más lentamente y durante más tiempo, alcanzando su tamaño adulto luego de la pubertad (Enlow y Hans, 1996). Así, en el transcurso de la vida, un individuo cambia de forma mientras cambia de tamaño (Fig. 2). Ese conjunto de cambios, con sus ritmos y sus tiempos son propios de cada especie.

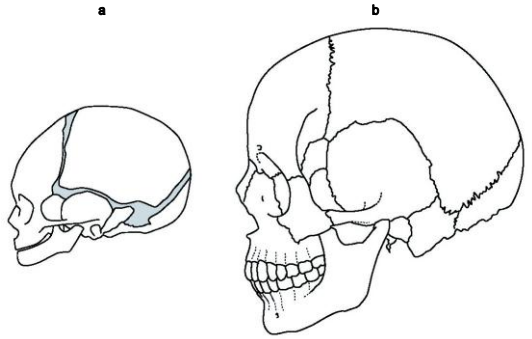

Figura 2. Representación del cráneo humano. a) Recién nacido; b) adulto.

Los estudios ontogénicos –los cambios fisiológicos, morfológicos y de comportamiento, desde la concepción hasta la muerte- han constituido un área clásica

de la antropología, principalmente dedicada a evaluar la influencia de factores ambientales, tales como la malnutrición, en la morfología y en la epidemiología de ciertas poblaciones (Bogin, 1999). Los biólogos, por su parte, estudian usualmente las historias de vida de las especies, o sea aquellas variables tales como el tiempo desde la concepción hasta la muerte, la duración de distintas etapas madurativas, la edad a la que se alcanza la madurez reproductiva, el número de descendientes, etc. No obstante, ¿qué tienen que ver estos aspectos ontogénicos con la evolución?

La "caja negra"

En el siglo XIX se percibía cierta conexión entre ontogenia y filogenia. Karl von Baer sostenía que durante la embriogénesis, especies relacionadas se parecen y los embriones divergen progresivamente porque surgen caracteres más específicos. La moderna biología del desarrollo acuerda con esto y destaca la relevancia de las modificaciones ocurridas durante la embriogénesis.

Con la incorporación de la genética, divergieron los caminos de embriólogos y biólogos evolutivos. El neodarwinismo adoptó un modelo que considera que un fenotipo resulta del genotipo más la influencia ambiental. Asume, además, que la evolución se da por acumulación de mutaciones fijadas por selección, lo que requiere de un gran lapso de tiempo para producir un cambio. El desarrollo, en el marco neodarwinista, ha sido considerado como una combinación de información traducida a partir de los genes, para producir rasgos, con mínima influencia del ambiente que se limitaría a modificar, suplementar o completar esos rasgos no alterables por interacciones celulares. Así, los procesos ontogénicos parecen una caja negra entre genotipo y fenotipo, entre mutación y selección (Hall, 2003).

La relación entre genes y fenotipos no es simple. La variación en el ADN o en la estructura cromosómica no siempre se asocia a las diferencias morfológicas observadas entre poblaciones o entre especies emparentadas. El ser humano y el chimpancé, por ejemplo, sólo se diferencian por 2% del ADN aproximadamente, en tanto que presentan importantes diferencias fenotípicas. Muchos genes que intervienen en el desarrollo (por ejemplo: *Hox*) son altamente conservados en la evolución y compartidos por especies de taxa diferentes. En ocasiones, unos pocos cambios en genes que intervienen en el desarrollo pueden conducir a cambios fenotípicos observables; sin embargo, existen restricciones que modulan la cantidad de fenotipos posibles. El desarrollo es un proceso estable y canalizado; es decir, las alteraciones genéticas o ambientales no suelen producir fenotipos anormales (Waddington, 1942).

Aunque aún se desconocen muchos procesos en la relación genes-rasgos, se acepta que el desarrollo es epigenético. La morfogénesis se construye a través de interacciones que ocurren entre entidades, tales como células, productos celulares u organismos, o dentro de entidades, tales como un embrión (Hall, 2003), generando interdependencia entre factores genéticos y ambientales.

Porque la variación genética no explica toda variación fenotípica, los biólogos evolutivos han vuelto a observar los procesos ontogénicos, siendo Gould (1977) uno de los que promovió este replanteo. Porque la evolución de los caracteres morfológicos es resultado de la evolución de los procesos de desarrollo, se han multiplicado crecientemente los estudios bajo el marco denominado Evo-Devo (del inglés: evolution y development) que a la relación ontogenia-filogenia, incluye la dimensión poblacional. ¿Cómo se conecta entonces el cambio evolutivo con los procesos ontogénicos?

Todo en partes

La precondición para el origen de nuevas formas es la **modularidad**. Los módulos consisten en conjuntos de rasgos que muestran fuertes asociaciones entre sí y débiles asociaciones con rasgos que constituyen otros módulos. Su asociación se produce porque dichos rasgos intervienen en la misma función o tienen el mismo origen embriológico, tales como las dimensiones de los huesos y músculos en un miembro y, generalmente, resulta de la asociación entre genes o del efecto de unos genes sobre otros (Cheverud, 1996).

Los módulos existen en distintos niveles y la modularidad permite la evolución mediante la formación de componentes que pueden modificarse con relativa independencia unos de otros, conduciendo a diferencias en un individuo a lo largo de la vida y, así, entre individuos, poblaciones y especies. Hay tres procesos por los cuales se altera el desarrollo (Gilbert, 2005): 1) disociación, 2) duplicación y divergencia y 3) co-opción. Los dos últimos explican la aparición de nuevas estructuras que pueden ser co-optadas o no para otra función. La disociación, en tanto, explica las pequeñas diferencias entre conjuntos de rasgos.

Nuevas formas aparecen entonces, o bien agregándose nuevos caracteres en alguna etapa de la ontogenia, o bien por cambios en los tiempos del desarrollo de los caracteres ya presentes (Gould, 1977). Este segundo modo da cuenta de la evolución en el linaje humano, pero ¿cómo se miden los tiempos en un cuerpo?

En otros tiempos

Una aproximación al estudio de las relaciones entre ontogenia y filogenia son las **heterocronías**. Éstas describen los cambios evolutivos en los tiempos de los procesos de desarrollo de determinados rasgos o módulos, así como en las tasas, o sea, la cantidad de cambio por unidad de tiempo. La edad, sea extrínseca (cronológica) o intrínseca (eventos madurativos), es la medida del tiempo (Klingenberg, 1998).

Para evaluar heterocronías se comparan trayectorias ontogénicas entre especies o poblaciones relacionadas. La trayectoria ontogénica de un determinado carácter tiene 3 parámetros (Fig. 3): el tiempo de inicio (α), la tasa de cambio en tamaño y forma (k) y el momento de finalización (β), siendo el cuarto parámetro (y_0) el resultado del desarrollo antes de hacer la observación (Gould, 1977; Alberch et al., 1979).

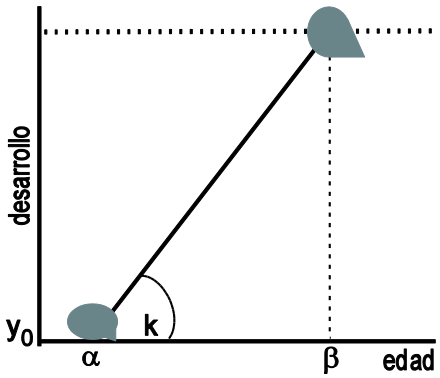

Figura 3. Trayectoria ontogénica hipotética.

La comparación de las trayectorias se refiere a un ancestro. También puede tomarse un grupo de referencia cuando el ancestro es desconocido. De acuerdo con el método basado en funciones de crecimiento (Alberch et al., 1979), cualquier alteración en los parámetros α, k y β constituye un cambio heterocrónico.

Una heterocronía puede conducir a dos **patrones** o resultados posibles: a) peramorfosis, es cuando la población o especie descendiente presenta una forma que va más allá que la forma ancestral y b) paedomorfosis, cuando el descendiente retiene durante sus estadios ontogénicos tardíos características correspondientes a estadios tempranos del ancestro (Fig. 4A-C). Entre los **procesos** que producen dichos resultados, puede mencionarse (Alberch et al., 1979; Klingenberg, 1998): progénesis e hipermorfosis, si varía β (Fig. 4A), pre- y post-desplazamiento, si varía α (Fig. 4.B), neotenia y aceleración, si varía k (Fig. 4C). Estos procesos pueden combinarse, reforzando o anulando un patrón.

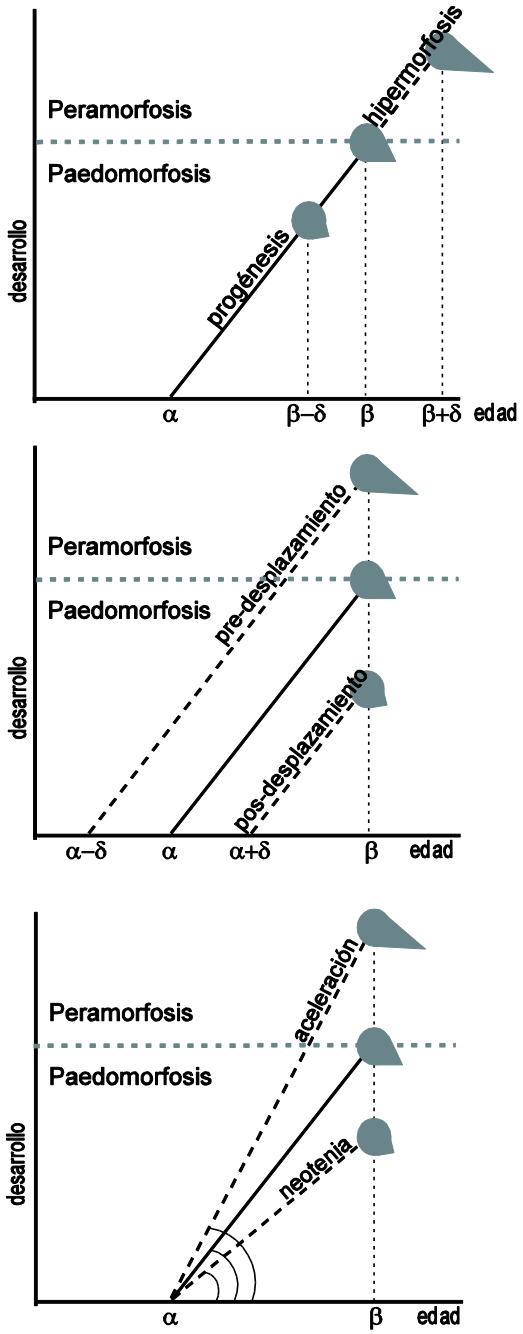

Figura 4. Representación de los procesos que conducen a peramorfosis y paedomorfosis Adaptado de Alberch et al. (1979). La forma del centro representa un ancestro o referencia, compuesto por dos módulos (círculo y triángulo). Los descendientes modifican el módulo triángulo.

Estos procesos describen el cambio de forma y asumen que el tamaño no influye en las modificaciones de forma. Aquellos cambios de forma asociados a cambios de tamaño constituyen **alometrías**.

La pregunta crítica es (Klingenberg, 1998) ¿qué tipo de heterocronía es responsable de la evolución morfológica?

***Homo sapiens*: el origen ontogénico de su diversidad**

La diferenciación de los individuos adultos de dos poblaciones determinadas puede establecerse tempranamente en la ontogenia o pueden resultar de trayectorias divergentes. Los pocos estudios que han evaluado ontogenias faciales (Strand Viðarsdottir et al., 2002; Gonzalez et al., 2010; Barbeito et al., inédito) indican que las trayectorias divergen, reforzando la diferenciación generada en etapas tempranas.

Dos poblaciones, los africanos subsaharianos y los europeos por ejemplo, difieren durante la adultez porque los primeros tienen caras más bajas, presentan algún grado de prognatismo y narices más chatas que los segundos (Howells, 1989). Para conocer cómo se producen estas diferencias, se compararon las trayectorias ontogénicas faciales de europeos y sudafricanos de origen bantú a fin de determinar si existen diferencias en la tasa de cambio de forma facial, así como en el tiempo de finalización del desarrollo.

En una muestra de cráneos, pertenecientes a individuos entre 0 y 19 años de edad, se registraron puntos craneométricos en estructuras faciales. La configuración tri-dimensional de dichos puntos se comparó según métodos de morfometría geométrica, que permiten obtener ejes de variación de forma independientes de la variación de tamaño.

Según los resultados, la diferenciación facial resulta de cambios asociados a la edad (Fig. 5) y de otros independientes de ella (Fig. 6), afectando distintos rasgos. Esto indica que la diversidad humana se puede producir por numerosos eventos del desarrollo ocurridos durante la etapa prenatal y/o postnatal. Parte de la diferenciación de los sudafricanos respecto de los europeos (cavidades nasales más anchas y mayor proyección antero-posterior del maxilar) están presentes desde el nacimiento y no cambian durante la vida postnatal (Fig. 6). Dicha diferenciación resultaría de divergencias prenatales.

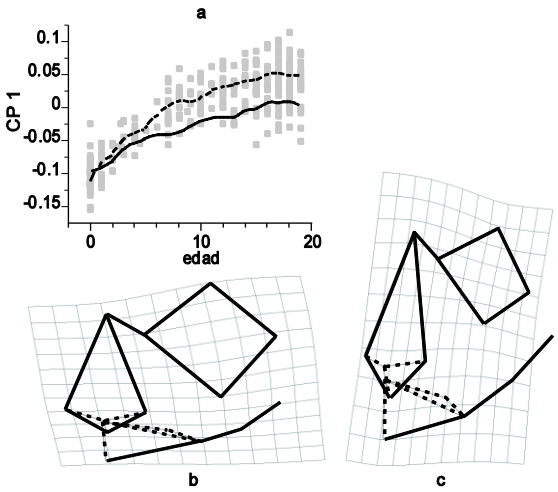

Figura 5. Representación de la máxima variación en forma facial. Línea continua: sudafricanos; línea discontinua: europeos.

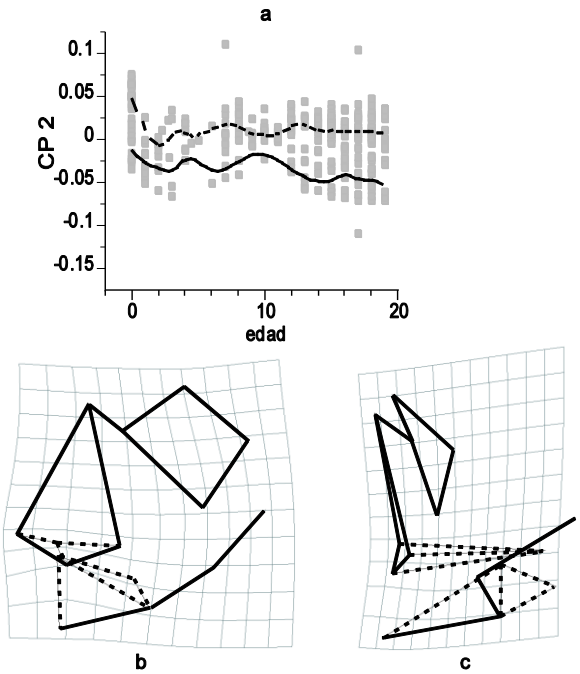

Figura 6. Representación del segundo eje de variación. Línea continua: sudafricanos; línea discontinua: europeos.
De acuerdo a las trayectorias (a), ambas poblaciones están diferenciadas desde el nacimiento. En vistas frontal (b) y lateral (c), se representa la forma facial de los sudafricanos considerando a los europeos como referencia.

La ontogenia postnatal, en tanto, contribuye a la diferenciación adulta en relación al crecimiento vertical de la cara (Fig. 5). Los sudafricanos presentan menor tasa de cambio de forma que los europeos, presentando durante la adultez características similares a las de los europeos sub-adultos. El resultado es una paedomorfosis de tasa y el proceso de diferenciación, una neotenia. Estos cambios de forma no se asocian a variación de tamaño (resultados no mostrados).

Este ejemplo sugiere que la diversidad entre poblaciones resultaría de una combinación de caracteres, así como de una combinación de procesos. Si los rasgos varían de modo integrado o individualmente, si se asocian a otros aspectos madurativos -la emergencia dentaria, por ejemplo-, si proporcionan alguna ventaja adaptativa en alguna etapa de la vida y qué interacciones biológicas los produjeron, son todas preguntas que quedan por responderse. Muchas otras preguntas quedan por formularse.

Agradecimientos
A los editores y a Ana Tropea, por la invitación a realizar esta contribución. F. Ramírez-Rozzi realizó aportes significativos. La UPR2147 del CNRS (Francia) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 1822) financiaron este trabajo.

Bibliografía
Barbeito J; Pucciarelli HM; Sardi ML. 2010. An ontogenetic approach to facial diversity in three American populations. Inédito.

Bogin B. 1999. *Patterns of Human Growth*. Cambridge University Press, Cambridge.

Cheverud JM. 1996. Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Amer Zool* 36: 44-50.

Enlow DH; Hans MG. 1996. *Crecimiento Facial*. McGraw-Hill Interamericana, México.

Gilbert SF. 2005. *Biología del Desarrollo*. Médica Panamericana, Buenos Aires.

González 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*. En prensa.

Gould SJ. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge.

Hall BK. 2003. Unlocking the black box between genotype and phenotype: cell condensations as morphogenetic (modular) units. *Biology and Philosophy* 18: 219–247.

Howells WW. 1989. *Skull Shapes and the Map*. Harvard University Press, Cambridge.

Muller GB; Newman SA. 2003. Origination of organismal form: the forgotten cause in evolutionary theory. En: Muller GB, Newman SA (eds). *Origination of organismal form*. MIT Press, Boston. Pp: 3-10.

Strand Vidarsdottir U; O'Higgins P; Stringer P. 2002. The development of regionally distinct facial morphologies: a geometric morphometric study of population-specific differences in the growth of the modern human skeleton. *J Anat* 201: 211-229.

Stringer CB. 1993. New views on modern human origins. En Rasmussen DT (ed.): *The Origin and Evolution of Humans and Humanness*. Jones & Bartlett, Boston. Pp: 75-94.

Waddington CH. 1942. The canalisation of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563.