

CAPÍTULO 8

Variación Morfológica en Hokkaido. Un Estudio Craneofuncional

Marina Laura Sardi^{1*}, Marisol Anzelmo¹, Fernando Ramírez Rozzi²

Cranial differentiation is an indicator of relationships between populations and between populations and their environment. For instance, populations that inhabit cold climates show a particular nasal morphology that favors warming and moisturizing of the inspired air, while populations that consume diets with different consistencies show variation in masticatory structures. Hokkaido registers human occupation since the Pleistocene. After the postglacial and up to 4.300 BP the climate was quite warm; followed by a much colder period. Hokkaido was inhabited by Jomon hunter-gatherers-fishers. Their descendants, Ainu people, continued the same subsistence pattern but adding some seasonal agriculture. The purpose of this study is to compare cranial morphology of Jomon and Ainu, through the craniofunctional method, in order to verify if groups vary as a consequence of directional forces. We registered landmarks and applied geometric-morphometrics and estimated measurements and indices in neural, facial, masticatory and nasal indices. The main differentiation of Ainu occurred by a change in the nasal shape, without changes in size, and a reduction in masticatory volume, mainly in width. The pattern obtained fits with predictions: aborigines of Hokkaido evolved during the last five millennia under climatic stress and with less masticatory stress.

El estudio de la diferenciación craneana entre poblaciones humanas constituye un modo de conocer la historia poblacional (Relethford, 2004) debido a que presenta un importante componente genético. Consistentemente, el patrón de diferenciación basado en datos craneométricos se corresponde con el basado en marcadores genéticos (Relethford, 2004; Hubbe et al., 2009). Sin embargo, numerosos rasgos de variación craneana

¹*División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. CONICET. Argentina*

²*UPR 2147 Centre National de la Recherche Scientifique. Paris. Francia*

**Correspondencia: División Antropología. Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n. 1900 La Plata. Argentina. msardi@fcnym.unlp.edu.ar*

Financiamiento: Proyecto de Incentivos N788. Universidad Nacional de La Plata

se han asociado a factores ambientales, tales como algunas variables del clima y la alimentación.

Desde su dispersión fuera de África, las poblaciones humanas ocuparon diferentes ambientes y divergieron progresivamente a través de deriva y flujo génicos, pero en sus interacciones con cada ecosistema fue necesario realizar ajustes culturales, fisiológicos o genéticos que también resultaron en variación fenotípica y cuyo resultado se conoce como adaptación. En dichos procesos parte de la diferenciación es no heredable y se produce regularmente por la plasticidad de los mecanismos de desarrollo; en cambio aquella parte de la variación que es heredable se asocia con la selección natural.

La especie humana evolucionó en un clima tropical y hacia el Pleistoceno final ocupó regiones frías de Europa y Asia. Para habitar un clima frío es necesario desarrollar mecanismos culturales y biológicos para mantener el balance térmico corporal. Esto se logra a través de las tasas metabólicas, la circulación sanguínea, la forma corporal, etc. La morfología nasal también se considera influida por el clima. Dado que las mucosas pulmonares son sensibles a la calidad del aire inspirado y parte del acondicionamiento en calor y humedad ocurre en la cavidad nasal, si ésta presenta mayor superficie por unidad de volumen entonces aumentará el calentamiento y la humidificación del aire. Esto se lograría por ejemplo aumentando la superficie de los cornetes o la profundidad de la cavidad nasal para incrementar el tiempo de contacto entre aire y mucosa (Noback et al., 2011). Los estudios clásicos han evaluado esta problemática comparando el índice nasal (ancho/altura) y se ha observado una correlación fuerte respecto de variables climáticas, como temperatura y humedad (Franciscus y Long, 1991; Hubbe et al., 2009) donde las poblaciones que habitan climas fríos presentan menor índice. Se ha propuesto también que las poblaciones de climas fríos presentan mayor índice cefálico (ancho neural/longitud neural) -particularmente por aumento en el ancho (Beals et al., 1984)- y craneo de mayor tamaño (Beals et al., 1984) como consecuencia del mayor tamaño corporal explicado por la regla de Bergmann (Fukase et al., 2012).

Otros factores que producen diferenciación craneana en la especie humana se relacionan con la consistencia y el contenido nutricional de la dieta. La consistencia se asocia con las fuerzas masticatorias, que regulan la osteogénesis y los patrones de remodelación. Estudios experimentales sugieren que la masticación de dietas blandas reduce el espesor óseo, el tamaño de los arcos maxilares, arcos cigomáticos y estructuras masticatorias posteriores del cráneo (Lieberman et al., 2004). Similares resultados se observaron en poblaciones humanas con la transición del modo de vida

cazador-recolector al agricultor (Sardi et al., 2004, 2006; Larsen, 2015) ya que el desarrollo de tecnologías para procesar y cocinar alimentos permitió consumir dietas más blandas. El contenido nutricional afecta la morfología craneana en el tamaño absoluto y relativo de diversas estructuras (Pucciarelli, 1981).

Si bien los estudios de diversidad craneofacial humana han permitido realizar inferencias acerca de la variación temporal en una región, de la diversidad geográfica y de las relaciones de parentesco entre poblaciones, para evaluar la acción de factores específicos se requiere de una aproximación metodológica adecuada para captar la variación y basada en un marco teórico que permita la formulación de hipótesis. Se requiere además realizar un estudio experimental o bien un estudio observacional con conocimiento previo sobre la variación genética y ambiental.

Los estudios multivariados de numerosas estructuras craneanas son adecuados para inferir la historia poblacional y la proximidad genética dado que los efectos de la variación ambiental sobre la morfología, ocurridos por selección o plasticidad, quedarían anulados entre sí (Relethford, 2004). En cambio, la comparación de estructuras craneanas específicas, incluyendo poblaciones en escalas globales o micro-regionales, ha permitido inferir la acción de factores ambientales.

Craneología Funcional

El método craneofuncional, propuesto por Héctor Pucciarelli, resulta adecuado para cumplir múltiples propósitos de la investigación basada en la morfología. Permite dilucidar cuestiones sobre historia poblacional, adaptaciones, ontogenia e integración.

Dicho método se sustenta en la Hipótesis de la Matriz Funcional, desarrollada por Moss e Young (1960) y propuesta como alternativa al paradigma genético sobre el crecimiento craneano ya que la Hipótesis Funcional plantea que la regulación del crecimiento óseo no resulta de su propio potencial intrínseco sino de respuestas a demandas primarias de los tejidos no esqueléticos, órganos y espacios funcionales que llevan a cabo las funciones de la cabeza y cuello. O sea que la forma del cráneo está en relación con sus funciones primarias de sostén y protección de los tejidos blandos, órganos y cavidades con las que se relacionan. Cada función se lleva a cabo por un componente craneano funcional, formado por dos elementos. La *matriz funcional*, por un lado, comprende los tejidos blandos y espacios necesarios para desarrollar una función. La *unidad esquelética*, por otro lado, involucra los tejidos que aseguran protección biomecánica y soporte a la matriz funcional (hueso, tendones, etc.).

En su versión original el método asume que el cráneo está compuesto por dos componentes mayores: neurocráneo y cara; cada uno de ellos conformado por cuatro componentes menores: anteroneural, mesoneural, posteroneural y ótico, para el primero; óptico, respiratorio o nasal, masticatorio y alveolar, para la segunda. Sin embargo, esta división no debe ser limitante siempre que se delimiten componentes con algún criterio biológico. Aquí radica su potencial heurístico y su contribución a la formulación de hipótesis. El método craneofuncional permite interpretar la variación registrada sobre el esqueleto en términos de la dinámica de los tejidos; es decir, considerar factores epigenéticos, que además pueden modificarse por el ambiente (celular, tisular, del individuo o población).

Este método presenta numerosas propiedades (Pucciarelli, 2008) tales como el registro tridimensional de los componentes, la ortogonalidad y uniformidad de las mediciones y su especificidad, dado que se miden regiones específicas delimitadas por diferentes tejidos y variables patrones de crecimiento y desarrollo. Estas propiedades son superadoras respecto de sistemas de mediciones como las desarrolladas en la Convención de Mónaco.

Las Poblaciones Aborígenes de Hokkaido

El archipiélago de Japón registra ocupación humana desde hace 20000 años. A partir del 13000 AP comienza el período denominado Jomon, que se extendió hasta el 2300 AP (Hanihara e Ishida, 2009). Este período se caracteriza por grupos cazadores-recolectores y pescadores, que fabricaron un tipo característico de cerámica.

Diversos estudios de morfología craneana y dental indican que los ancestros de las poblaciones Jomon evolucionaron en el sudeste asiático debido a la similitud con poblaciones de este lugar y de Polinesia y Micronesia (Brace et al., 1989) (Figura 1). Otros estudios genéticos apoyan un origen de los ancestros Jomon en la región norte-centro de Asia (Hanihara e Ishida, 2009).

Hacia el 2300 AP, Honshu fue colonizado por los agricultores Yayoi, llegados desde el continente y se produjo un reemplazo poblacional con mestizaje. En cambio, la isla más septentrional de Japón, Hokkaido, no recibió migrantes Yayoi, por lo que hubo continuidad poblacional desde el Pleistoceno tardío hasta el presente. En Hokkaido, el período Jomon se extendió desde el 13000 al 2300 AP, seguido de los períodos epi-Jomon y Satsumon del 2300 al 700 AP. Hacia el 700 AP aparecieron los modernos Ainus que habitan actualmente la isla.

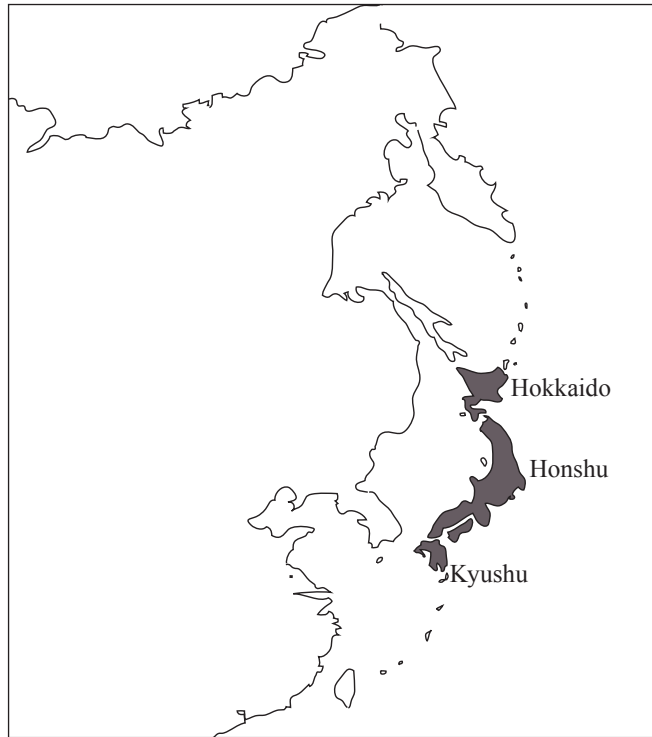


Figura 1. Archipiélago japonés.

Se acepta que los Ainu descienden de los grupos Jomon según evidencia genética y morfológica que expresa similitud entre las poblaciones prehistóricas y actuales de Hokkaido (Temple et al., 2008). Es probable también que se hayan mestizado con grupos siberianos del río Amur (Hanihara et al., 2008). Los Ainu continuaron con el modo de vida cazador-recolector-pescador al menos hasta el siglo XIX, basado principalmente en recursos marinos con variables cantidades de consumo de plantas (Temple, 2007; Hoover y Williams, 2016). Crawford y Bleed (1998) en tanto, reportan datos sobre la práctica estacional de la agricultura.

El sudeste de Asia, en donde evolucionaron los ancestros de Jomon, se ha caracterizado por un ambiente tropical húmedo a lo largo del Pleistoceno final y de todo el Holoceno (Temple et al., 2008). Japón presentaba hacia el Pleistoceno final un ecosistema de taiga. Los primeros pobladores Jomon se asentaron en un medioambiente de condiciones más frías que las de su origen. El último máximo glacial terminó hace 10000 años, seguido de un calentamiento postglacial hasta el 4300 AP, según evidencia

paleoambiental y arqueológica y luego de un enfriamiento, lo que condujo a una reducción en los recursos vegetales para el consumo (Temple, 2007). Hokkaido presenta actualmente un ambiente subártico.

Objetivo y Expectativas

Se evalúa la variación craneofacial entre grupos Jomon y Ainu; en particular, en los componentes mayores -neurocráneo y cara- y en los componentes nasal y masticatorio. Se puso a prueba la hipótesis nula que indica que la morfología craneofacial expresa la historia poblacional y por lo tanto, la variación entre ambos grupos es no significativa.

Si la hipótesis es rechazada, la diferenciación puede atribuirse a factores climáticos dado que los datos paleoambientales sustentan la existencia de un enfriamiento en el clima en los últimos 4000 años. Se espera que los Ainu difieran en rasgos relacionados a la termorregulación por habitar durante numerosas generaciones en un clima más frío: mayor tamaño neural y facial (Beals et al., 1984; Fukase et al., 2012) y mayor índice neural (Beals et al., 1984); mayor altura y longitud nasales, menor ancho nasal, menor índice nasal (Franciscus y Long, 1991; Noback et al., 2011) y mayor volumen nasal asociado al mayor tamaño general (Fukase et al., 2012). No se realizan expectativas respecto de la variación masticatoria dado que, por un lado, se esperaría reducción de tamaño como ha ocurrido en poblaciones más recientes y que han adoptado la agricultura (Crawford y Bleed, 1998) pero por otro, se espera que las dimensiones masticatorias hayan aumentado de tamaño en asociación con un aumento craneano y corporal (Beals et al., 1984). En ausencia de una fuerza direccional, la variación será no significativa o bien será significativa, pero diferente a lo predicho.

Evaluación de la Morfología

Los cráneos de origen Jomon (n=103) comprenden los períodos Temprano-Medio (hasta 4300 AP) y Tardío-Final (4300-2300 AP). Proceden de todo el archipiélago japonés y se analizan conjuntamente asumiendo cierta continuidad poblacional entre todos los grupos Jomon (Fukase et al., 2012). Los individuos Ainu (n=137) proceden de Hokkaido. Ambas muestras están depositadas en el University Museum de Tokio y en la Sapporo Medical University (Japón).

Se registraron 28 *landmarks* sobre el lado izquierdo de la bóveda, la base craneana y la cara con Microscribe (Figura 2). Dado que Jomon presenta numerosos datos faltantes especialmente en la base de cráneo, se analizaron separadamente la bóveda y la cara, evitando individuos con menor grado de completitud.

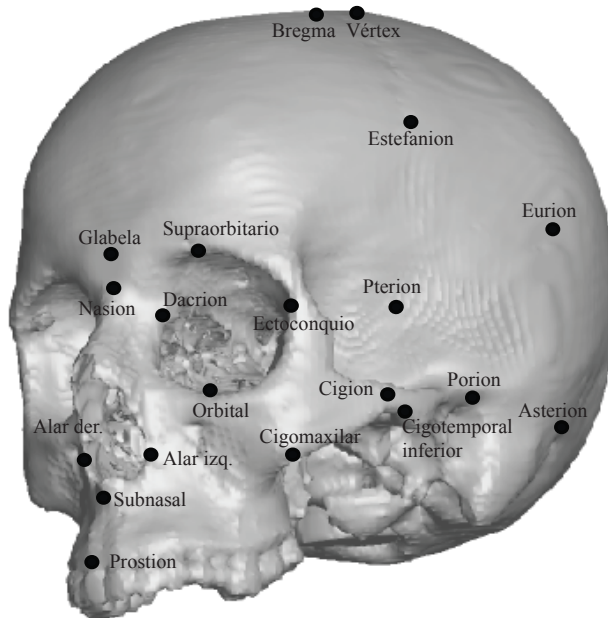


Figura 2. *Landmarks* registrados. En las normas posterior y basilar se registraron además: Opistocráneo, Lambda, Glenoideo Posterior: punto más posterior de la cavidad glenoidea, Basion, Hormion y Espina Nasal Posterior, Cigotemporal Inferior: punto más inferior de la sutura cigotemporal, Esfenotemporal: punto más externo del surco localizado delante de la cresta esfenotemporal.

Sobre las coordenadas tridimensionales de *landmarks* se realizó la transformación Procrustes (AGP) para eliminar las diferencias debidas a rotación, traslación, reflexión y escalamiento. Luego, las configuraciones de *landmarks* se analizaron mediante Análisis de Componentes Principales (ACP) para conocer la variación en forma.

Con algunos *landmarks* se calcularon medidas lineales a fin de evaluar la variación en componentes específicos (e.g. neurocraneanas, faciales, respiratorias y masticatorias) que se asumen influidas por factores ambientales (Tabla 1). Con las medidas se calcularon índices volumétricos, dados por la media geométrica, que son estimadores del tamaño de cada componente (Sardi et al., 2004, 2006). En los componentes neural y nasal se compararon índices bidimensionales sugeridos por la literatura (Beals et al., 1984; Franciscus y Long, 1991).

La igualdad de promedios de las muestras se evaluó mediante pruebas bilaterales *t* de Student, luego de comprobada la normalidad de las distribuciones. Dado que Jomon involucra un mayor período temporal y

Tabla 1. Estadística descriptiva y pruebas de hipótesis (t de Student) para las distancias, volúmenes e índices bidimensionales de los componentes neural, facial, masticatorio y nasal o respiratorio. Las medidas constituyen proyecciones ortogonales. La columna Expectativa representa la diferenciación esperada de Ainu respecto de Jomon según la evidencia previa, mencionada en Objetivos y Expectativas

| | Expectativa | | Jomon | | Ainu | | |
|-----------------------|---------------|--|-------|-------------|------|-------------|---------|
| | Ainu vs Jomon | | | | | | |
| longitud neural | | Nasion-Opistocráneo | 97 | 177.0 ± 7.0 | 130 | 182.7 ± 8.1 | -5.51** |
| ancho neural | | Eurion-Bregma | 100 | 67.8 ± 4.5 | 135 | 66.9 ± 3.4 | 1.64 |
| altura neural | | Basion-Vértex | 68 | 137.1 ± 5.4 | 134 | 138.8 ± 7.0 | -1.85 |
| volumen neural | | $\sqrt[3]{(\text{longitud} \times \text{ancho} \times \text{altura})}$ | 64 | 112.9 ± 5.4 | 129 | 113.8 ± 4.2 | -1.10 |
| índice neural | | ancho neural / longitud neural | 66 | 38.3 ± 2.5 | 134 | 36.7 ± 2.1 | 5.03** |
| longitud facial | | Prostion-Hormion | 28 | 68.7 ± 7.0 | 129 | 66.4 ± 5.2 | 1.35 |
| ancho facial | | Cigion-Hormion | 73 | 70.1 ± 4.5 | 123 | 68.2 ± 4.3 | 2.92** |
| altura facial | | Nasion-Prostion | 85 | 65.3 ± 5.4 | 129 | 66.4 ± 5.2 | -1.43 |
| volumen facial | | $\sqrt[3]{(\text{longitud} \times \text{ancho} \times \text{altura})}$ | 26 | 64.2 ± 3.4 | 116 | 64.5 ± 3.2 | -0.52 |
| longitud masticatoria | | Cigomaxilar- Glenoideo posterior | 94 | 64.2 ± 5.1 | 133 | 64.4 ± 4.0 | -0.41 |
| ancho masticatorio | | Esfenotemporal-Cigotemporal inferior | 53 | 29.5 ± 2.6 | 116 | 27.4 ± 2.4 | 5.09** |
| altura masticatoria | | Estefanion-Cigotemporal inferior | 78 | 100.7 ± 5.7 | 125 | 103.5 ± 6.5 | -3.13** |
| volumen masticatorio | | $\sqrt[3]{(\text{longitud} \times \text{ancho} \times \text{altura})}$ | 51 | 57.7 ± 3.0 | 115 | 56.7 ± 2.8 | 1.98* |
| longitud nasal | | Subnasal-Espina nasal posterior | 52 | 48.5 ± 3.4 | 119 | 50.6 ± 4.6 | -3.21** |
| ancho nasal | | Alar derecho-Alar izquierdo | 83 | 25.4 ± 2.0 | 131 | 25.0 ± 2.1 | 1.46 |
| altura nasal | | Nasion-Subnasal | 84 | 50.7 ± 3.8 | 129 | 51.9 ± 3.7 | -2.30* |
| volumen nasal | | $\sqrt[3]{(\text{longitud} \times \text{ancho} \times \text{altura})}$ | 51 | 38.3 ± 2.2 | 116 | 38.9 ± 2.1 | -1.76 |
| índice nasal | | ancho nasal / altura nasal | 80 | 50.4 ± 4.9 | 128 | 48.5 ± 5.0 | 2.63 |

muchos datos faltantes es esperable una mayor varianza. Mediante una prueba de razón de varianzas se probó la homocedasticidad de las distribuciones. El ancho e índice neurales y la longitud masticatoria resultaron en varianzas significativamente diferentes, por lo que su diferenciación se probó con otros métodos no paramétricos (Wilcoxon y Kruskal Wallis), verificando que los resultados no difieran del estadístico *t*.

Variación Temporal en las Poblaciones de Hokkaido

Del AGP/ACP se obtuvieron los escores de cada individuo para conocer la variación en forma. Se analizó el primer componente porque representa mayor porcentaje de variación y diferenciación altamente significativa entre Jomon y Ainu (Figura 3). Se construyeron *wireframes* entre los *landmarks* para conocer la localización de la deformación de Ainu respecto de Jomon.

Los Ainu presentan neurocráneos más largos con sus mayores anchos desplazados hacia adelante y aumento relativo de la altura facial en la parte media y de la cavidad nasal, asociada con estrechamiento del maxilar superior (Figura 3). La diferenciación facial se corresponde con las expectativas bajo estrés climático.

El análisis de las mediciones indica que los Ainu difieren por el incremento en algunas variables y la reducción en otras. El neurocráneo presenta mayor longitud, lo que resultó en un índice neural de menor tamaño (Tabla 1). O sea que la diferenciación es contraria a la esperada. La cara mostró una reducción en el ancho, pero no se observó, de acuerdo con lo esperado, una reducción en el volumen facial (Tabla 1). Las expectativas se basaban en que de acuerdo con la regla de Bergmann es esperable que en climas más fríos las poblaciones muestren mayor tamaño; de hecho, se ha observado que las poblaciones Jomon presentan una correlación del tamaño y forma corporal con la latitud (Fukase et al., 2012). Sin embargo, en el cráneo esta tendencia no se observó.

Las medidas masticatorias de los Ainu resultaron en menor ancho y mayor altura y volumen masticatorio menor (Tabla 1). La variación en el ancho y la altura podría asociarse al ancho y altura facial (Tabla 1, Figura 3). Este patrón coincide con una reducción de las fuerzas masticatorias (Lieberman et al., 2004; Sardi et al., 2004, 2006). El sistema de subsistencia Jomon fue de cazadores-recolectores-pescadores sedentarios, adaptados a las fluctuaciones ambientales postglaciares. Sin embargo, en Hokkaido el clima fue relativamente constante y la dieta tendió a basarse en mamíferos marinos (Hoover y Williams, 2016), pero practicaron una agricultura estacional e intensa recolección de raíces y

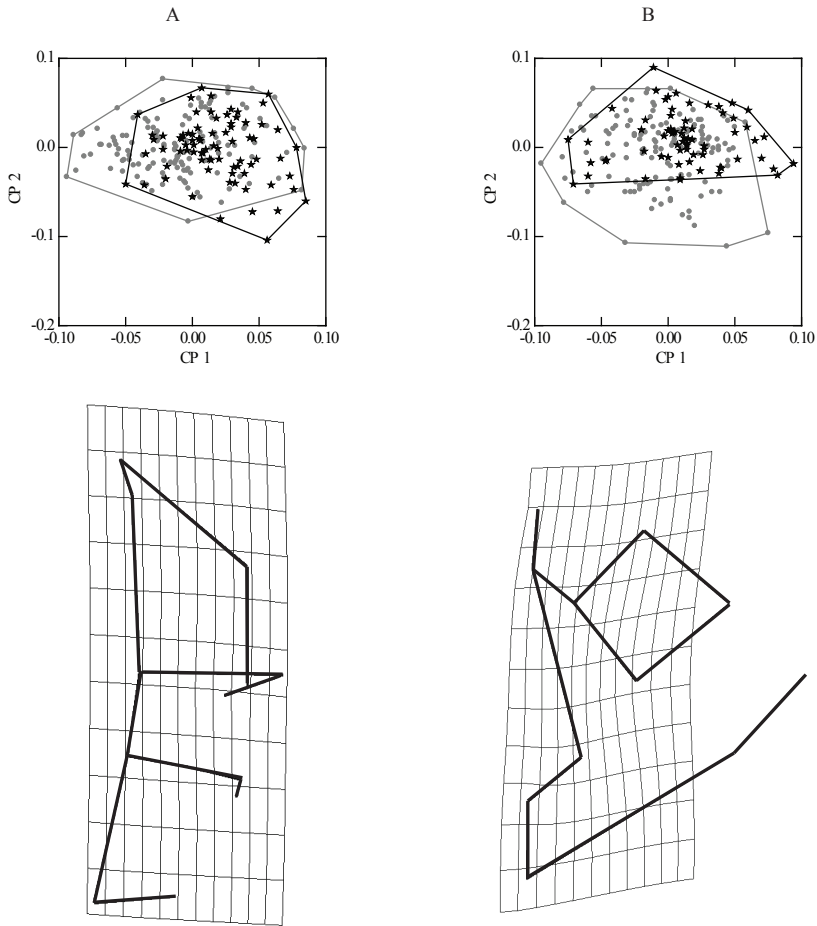


Figura 3. Análisis de Componentes Principales. A: variación en la bóveda craneana. Arriba: Distribución de Jomon (n=77; estrellas) y Ainu (n=137; círculos) según los CPs 1 (21% de variación) y 2 (15% de variación). Abajo: *wireframe* en norma superior de la forma de la bóveda de Ainu comparada con Jomon, según el primer componente. B: variación facial. Arriba: Distribución de Jomon (n=68; estrellas) y Ainu (n=132; círculos), según los CPs 1 (17,2% de la variación) y 2 (17% de la variación). Abajo: *wireframe* en norma frontal de la forma facial de Ainu comparada con Jomon según el primer componente.

tubérculos (Crawford y Bleed, 1998). Es probable que una dieta más baja en proteínas afecte el tamaño o que ciertos cambios tecnológicos hayan disminuido el estrés masticatorio y se traduzca en reducción del volumen de los músculos masticatorios.

La diferenciación nasal se produjo porque los Ainu aumentaron significativamente la longitud y altura; el ancho no varió aunque se evidencia una tendencia a la reducción, por lo que el índice nasal varió significativamente sin haber modificado el volumen (Tabla 1). Este patrón se corresponde con lo esperado en condiciones en que se optimizaría el intercambio de calor y humedad a través de la mucosa nasal. A través de la mucosa, el aire se calienta para evitar que el aire frío perjudique la garganta o los pulmones. Franciscus y Long (1991) y Yokley (2009) predicen que el calentamiento del aire se mejora si bajo estrés climático hay un aumento de la profundidad nasal, lo que varió de modo significativamente en los Ainu. Esto favorecería la retención por mayor cantidad de tiempo del aire a fin de calentarse.

Numerosos Factores, una Región

Los estudios de variación ambiental sobre la morfología esquelética se han realizado tradicionalmente con muestras de diversas regiones mundiales. Este estudio, en cambio, constituye un ejemplo ocurrido en una región pequeña con continuidad poblacional y permite discutir sobre los numerosos factores que pueden potencialmente modificar el fenotipo, a veces de modo diferente a lo esperado. Se observó que la población Ainu presenta variación morfológica respecto de sus ancestros Jomon; por lo tanto, la hipótesis se rechaza.

El patrón de diferenciación parece resultado de dos fuerzas direccionales actuando en estructuras específicas: una reducción del volumen masticatorio, en particular en el ancho y un cambio de forma nasal sin cambio en el volumen. El patrón de variación de ambos componentes habría influido en la reducción del ancho facial en los Ainu.

De acuerdo con lo esperado en asociación con variación climática (Franciscus y Long, 1991; Hubbe et al., 2009; Noback et al., 2011) los Ainu presentan cavidad nasal más alta, profunda y angosta que resultaría de la adaptación a un clima más frío que aquel en el que los rasgos Jomon evolucionaron. Resultados similares se observaron comparando poblaciones de Europa y de África subsahariana (Yokley, 2009) pero dicha diferenciación podría estar sobreestimada por las diferentes historias poblacionales de ambos grupos. La presente comparación, en cambio, se realizó con poblaciones genéticamente relacionadas. Si bien los resultados no permiten decidir si los cambios morfológicos son resultado de selección natural o de plasticidad, se ha observado que la cápsula nasal presenta fuerte control genético (Yokley, 2009) y las fuerzas masticatorias se relacionan a la plasticidad (Lieberman et al., 2004).

Agradecimientos

Al Hirofumi Matsumura del Sapporo Medical University y a Gen Suwa del University Museum de Tokyo, por permitir el acceso a las colecciones.

Literatura Citada

- Beals KL, Smith CL, Dodd SM. 1984. Brain size, cranial morphology, climate, and time machines. *Curr Anthropol* 25:301-330.
- Brace CL, Brace ML, Leonard WR. 1989. Reflections on the face of Japan: a multivariate craniofacial and odoentometric perspective. *Am J Phys Anthropol* 78:93-113.
- Crawford GW, Bleed P. 1998. Scheduling and sedentism in the prehistory of northern Japan. En: Rocek T, Bar-Yosef O, editores. *Identifying seasonality and sedentism in archaeological sites: Old and new world perspectives*. Cambridge, MA: Peabody Museum. Harvard University. p 109-128.
- Franciscus RG, Long JC. 1991. Variation in human nasal height and breadth. *Am J Phys Anthropol* 85:419-427.
- Fukase H, Wakebe T, Tsurumoto T, Saiki K, Fujita M, Ishida H. 2012. Geographic variation in body form of prehistoric Jomon males in the Japanese archipelago: Its ecogeographic implications. *Am J Phys Anthropol* 146:125-135.
- Hanihara T, Yoshida K, Ishida H. 2008. Craniometric variation of the Ainu: An assessment of differential gene flow from Northeast Asia into northern Japan, Hokkaido. *Am J Phys Anthropol* 137:283-293.
- Hanihara T, Ishida H. 2009. Regional differences in craniofacial diversity and the population history of Jomon Japan. *Am J Phys Anthropol* 139:311-322.
- Hoover KC, Williams FE. 2016. Variation in regional diet and mandibular morphology in prehistoric Japanese hunter-gatherer-fishers. *Quaternary International* 405:101-109. Doi: j.quaint.2015.01.030
- Hubbe M, Hanihara T, Harvati K. 2009. Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. *Anat Rec* 292:1720-1733.
- Larsen CS. 2015. *Bioarchaeology. Interpreting behavior from the human skeleton*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lieberman DE, Krovitz GE, Yates FW, Devlin M, St. Claire M. 2004. Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *J Hum Evol* 46:655-677.
- Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. *Am J Phys Anthropol* 18:281-291.

- Noback ML, Harvati K, Spoor F. 2011. Climate-related variation of the human nasal cavity. *Am J Phys Anthropol* 145:599-614.
- Pucciarelli HM. 1981. Growth of the functional components of the rat skull and its alteration by nutritional effects. *Am J Phys Anthropol* 56:33-41.
- Pucciarelli HM. 2008. Evolución y diversificación biológica humana desde la perspectiva craneofuncional. México: Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Investigaciones Antropológicas. ENAH.
- Relethford JH. 2004. Boas and beyond: Migration and craniometric variation. *Am J Hum Biol* 16:379-386.
- Sardi ML, Ramírez Rozzi F, Pucciarelli HM. 2004. The Neolithic transition in Europe and North Africa. The functional craneology contribution. *Anthropol Anz* 62:129-145.
- Sardi ML, Novellino PN, Pucciarelli HM. 2006. Craniofacial morphology in the Argentine center-west: Consequences of the transition to food production. *Am J Phys Anthropol* 130:333-343.
- Temple DH. 2007. Dietary variation and stress among prehistoric Jomon foragers from Japan. *Am J Phys Anthropol* 133:1035-1046.
- Temple DH, Auerbach BM, Nakatsukasa M, Sciulli PW, Larsen CS. 2008. Variation in limb proportions between Jomon foragers and Yayoi agriculturalists from prehistoric Japan. *Am J Phys Anthropol* 137:164-174.
- Yokley TR. 2009. Ecogeographic variation in human nasal passages *Am J Phys Anthropol* 138:11-22.