

ESTIMACIONES DE FUERZA DE MORDIDA Y SU RELACIÓN CON LAS CARACTERÍSTICAS DE LA DIETA

Carolina Paschetta y Rolando González-José*

Centro Nacional Patagónico (CENPAT). Puerto Madryn. Chubut. Argentina

PALABRAS CLAVE masticación; morfometría geométrica; dureza de los alimentos

RESUMEN La fuerza de mordida (FM) es un parámetro biomecánico que indica la cantidad de fuerza que se aplica durante la masticación de un determinado tipo de alimento. En este trabajo, se compararon las FM de seis poblaciones de humanos modernos que difieren en las características de sus dietas. A partir de fotografías de la base del cráneo, se digitalizaron puntos morfológicos que determinan la forma de los músculos masticadores y permiten las estimaciones de los brazos de carga y resistencia para el cálculo de la FM. Los resultados indican que existen diferencias con respecto a la FM entre los grupos clasificados como dieta dura (DD) y

los asignados a una dieta blanda (DB) a nivel de la mordida de corte (incisivos centrales) pero no a nivel de la mordida trituradora (mordida bilateral). También queda en evidencia que las diferencias más grandes se deben en primer lugar, a las diferencias poblacionales, luego al tipo de dieta (DD o DB) y finalmente, a la diferencia entre sexos. Todas estas diferencias son también más evidentes en la mordida de corte que en la trituradora. Finalmente, algunas distinciones entre individuos de distintos sexos indicarían que la división del trabajo trajo aparejada una diferencia en el consumo de alimentos. *Rev Arg Antrop Biol* 16(1):39-50, 2014.

KEY WORDS mastication; geometric morphometrics; hardness of food

ABSTRACT The bite force is a biomechanical parameter that indicates the amount of force applied during the mastication of a type of food. In this paper, we compared the bite force of six modern human populations which differ in the diets characteristics. Morphological points were digitized on skull base photographs, determining the shape of the masticatory muscles and allowing estimates of load and resistance arms in order to measure the bite force. The results indicate differences in the bite force between groups with a hard diet and

those with a soft diet as regards the cutting bite (central incisors), but not the crushing one (bilateral bite). Also, the greatest differences are due to population differences in the first place, followed by the type of diet (hard or soft ones) and, finally, the difference between sexes. These differences are also more evident in the cutting bite than in the crushing one. Finally, some distinctions between males and females would indicate that the division of work entailed differences in food consumption. *Rev Arg Antrop Biol* 16(1):39-50, 2014.

Diferentes trabajos experimentales realizados con distintos modelos de mamíferos no humanos (Hohl, 1983; Hylander, 1986; Hylander y Johnson, 1992; Brennan y Antonyshyn, 1996; Ross y Hylander, 1996; Lieberman et al., 2004) han demostrado que existe una estrecha relación entre la morfología craneofacial y las fuerzas de contracción de los músculos masticatorios (Stedman et al., 2004). Entre las diferentes demandas mecánicas a las cuales está sometido el cráneo, la fuerza de mordida (FM) es una de las más importantes tanto es así, que se ha postulado como uno de los mecanismos fundamentales involucrados en la evolución del cráneo. Este parámetro biomecánico (FM) puede ser directa o indirectamente cuantificado. Usualmente, la medición directa de la FM consiste en la colocación de sensores que miden la actividad de los principales músculos masticadores (Peyron et al., 2002; Lieberman et al., 2004; Foster et al., 2006), mientras que el cálculo indirecto puede estimarse a partir de las secciones

transversales de los músculos temporal y masetero y de sus respectivos brazos de carga y de palanca (Kiltie, 1984; Thomason, 1991; Christiansen y Adolfsen, 2005; Wroe et al., 2005; Christiansen y Wroe, 2007; Paschetta, 2012).

Las dietas presentan propiedades físicas y químicas intrínsecas a los alimentos que las componen, sin embargo no hay que perder de vista que el procesamiento al cual está sometido el alimento es probablemente, el factor más importante que determina sus características sobresalientes. Este procesamiento puede ser

Financiamiento: Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica PICT 01585 "Evolución craneofacial durante el Holoceno temprano de Asia y América: genética cuantitativa y estadística espacial aplicadas al poblamiento del Nuevo Mundo".

*Correspondencia a: Rolando González-José. Centro Nacional Patagónico. Bvrd. Brown 2915. 9120 Puerto Madryn. Chubut. Argentina. E-mail: rolando@cenpat.edu.ar

Recibido 27 Junio 2013; aceptado 26 Noviembre 2013

dividido en dos categorías: procesos mecánicos (e.g. corte, golpe, molienda, remojo) y cocción (aplicación de calor). Los procesos mecánicos rompen la celulosa de los tejidos vegetales y las fibras de colágeno de la carne reduciendo la rigidez y el número de ciclos masticatorios por unidad de comida (Lieberman, 2011). Por otro lado, los diferentes métodos de cocción (asado, hervido, vapor, etc.) cambian propiedades de fractura de los tejidos, ya sea por la desnaturalización del colágeno (en la carne) ó por el ablandamiento de la celulosa (en los vegetales) (Purslow, 1985; Lucas, 2004). Estudios experimentales han demostrado que los vegetales cocidos son menos rígidos que los crudos y que esta característica es proporcional al tiempo de cocción. Sobre el tejido animal el efecto del calor es diferente, si bien la carne cocida es más rígida que la cruda, la primera se vuelve más fácil de masticar porque el calor determina líneas de fractura sobre el tejido al descomponer el colágeno (Purslow, 1985; Lucas, 2004; Lieberman, 2011). Resumiendo, los cambios causados por el procesamiento y la cocción de los alimentos tienen consecuencias biomecánicas para la masticación: 1) el alimento cocido es más fácil de fracturar y requiere por masticación menos fuerza, 2) el alimento cocido requiere menos ciclos de masticación por unidad de alimento y 3) el rendimiento de los nutrientes es mayor y por lo tanto se requiere menor cantidad de alimento para cubrir la misma cantidad de nutrientes. Considerando estos tres puntos puede afirmarse que la cocción reduce sustancialmente la cantidad de fuerza y resistencia implicada en la masticación (Lieberman, 2011).

Es importante tener en cuenta que la disminución del tamaño de los músculos masticatorios puede no responder exclusivamente al relajamiento funcional por el consumo de dietas más procesadas y blandas y deberse en parte a restricciones impuestas por el grado de integración morfológica craneofacial. Un buen ejemplo de esto se da entre los homínidos. En estos taxa existe una clara reducción del tamaño de los músculos masticadores que estaría relacionada a la inactivación de un gen, (MYH16) hace aproximadamente 2.4 MA, que impide la expresión de una variedad de miosina (Stedman et al., 2004), que habría producido una disminución en el tamaño de los músculos masticatorios,

en coincidencia con un marcado incremento de la capacidad craneal (Tobias, 1991; Walker y Leakey, 1993). Una posible explicación que brindan los autores (Stedman et al., 2004) es que el decrecimiento del tamaño de los músculos masticatorios habría quitado restricciones evolutivas en cuanto al grado de encefalización. Independientemente del grado de integración morfológica que exista entre el aparato masticatorio y el desarrollo de un gran encéfalo, lo que sí parece ser concreto es que las cargas masticatorias que sufre el cráneo como respuesta a las variaciones en la rigidez y el tamaño de las partículas de la dieta son especialmente importantes, ya que numerosos autores sostienen que las mismas han tenido un efecto directo en la evolución de la cara humana (Corruccini y Handler, 1980; Beecher y Corruccini, 1981; Corruccini y Beecher, 1982, 1984; Beecher et al., 1983; Corruccini et al., 1985; Ingervall y Bitsanis, 1987; Larsen, 1995, 1997; Ciochon et al., 1997; Corruccini, 1999; Lieberman et al., 2004; González-José et al., 2005; Lieberman, 2008; Paschetta et al., 2010; Paschetta, 2012).

Por otro lado, no existen dudas acerca de la existencia de una estrecha relación entre el trabajo muscular y el crecimiento óseo. Las tensiones mecánicas impuestas por los músculos inducen al crecimiento del hueso, especialmente antes de la madurez del sistema óseo (Pearson y Lieberman, 2004). Debido a que masticar alimentos rígidos genera grandes tensiones en la parte inferior de la cara, una dieta menos procesada y por lo tanto más rígida debería promover un crecimiento craneofacial relativamente mayor de la mandíbula, la parte inferior de la maxila y otras regiones sometidas a grandes cargas masticatorias (Wood y Lieberman, 2001). Las inserciones de los músculos temporal (área lateral del cráneo) y masetero (superficie inferior del arco cigomático) también muestran evidencias de cambios morfológicos como respuesta a las demandas funcionales (Paschetta et al., 2010; Paschetta, 2012). Entre los cambios tecnológicos ocurridos en la transición de una estrategia de dieta tipo cazadora-recolectora hacia una agricultora es importante destacar la estrecha relación que existe entre el estilo de vida agricultor y el uso de la cerámica, tanto para la contención, transporte, elaboración y cocción de los alimentos. Molleson y colaboradores (1993)

y Schmidt (2001), en estudios hechos sobre desgaste dental oclusal han demostrado que la introducción de la cerámica tiene un profundo efecto sobre la dureza de la dieta. Dicho en otras palabras, el incremento en el procesamiento de alimentos que posibilita la incorporación de ítems más blandos a la dieta, habría llevado a una reducción en la actividad masticatoria y como consecuencia, a una tendencia hacia el desarrollo de cráneos de menor tamaño y más gráciles (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; Brace et al., 1987, 1991; Hannam y Wood, 1989; van Spronsen et al., 1991; Kiliaridis, 1995; Larsen, 1995, 1997; Lieberman et al., 2004; Sardi et al., 2006; Pinhasi et al., 2008). Esta tendencia debe ser tomada en cuenta con precaución pues Paschetta et al. (2010) y Paschetta (2012) demostraron que no siempre las estructuras de mayor tamaño caracterizan a los grupos de dieta dura o rígida y que en general las diferencias de forma son sutiles y se encuentran puntualmente localizadas. Los autores sostienen que más que responder a cambios generales de tamaño y forma es probable que pequeños cambios ligados a las cualidades biomecánicas del cráneo sean la respuesta evolutiva más parsimoniosa.

Debido a que el cálculo de la FM es una variable que ofrece información directa sobre un parámetro biomecánico fundamental en la mecánica masticatoria, el objetivo de este trabajo es calcular la FM en grupos humanos caracterizados con dietas de diferente grado de dureza con el fin de verificar si la FM refleja los mismos.

MATERIAL Y MÉTODOS

La muestra

En este estudio se incluyeron 205 individuos adultos de ambos sexos provenientes de seis poblaciones divergentes en cuanto a estrategia económica: aborígenes cazadores-recolectores de Australia (ACR), de California (CCR) y esquimales de Groenlandia (GCR), pastoralistas de Siberia (SP), agricultores extensivos de Perú (PA) y población urbana del siglo XVII-XVIII de Wamba, Valladolid, España (WU) (Tabla 1). Estas colecciones forman parte de una base de datos que ha sido utilizada en publicaciones con referato y en tesis de licenciatura

TABLA 1. Detalle y características de las muestras usadas en el análisis

Población	Latitud	Longitud	Estilo de vida	Tipo de dieta	Temporalidad	Institución/Museo	n (F/M/T)
Australia	31°48' S	124°16' E	Cazador-recolector	Dura	Holoceno tardío	Musée de L'Homme (Paris)	14/10/24
California	36°24' N	121°47' O	Cazador-recolector	Dura	Holoceno tardío	Peabody Museum of Archaeology and Ethnology (Cambridge)	14/22/36
Groenlandia	64°06' N	51°23' O	Cazador-recolector	Dura	Holoceno tardío	Peabody Museum of Archaeology and Ethnology (Cambridge)	24/17/41
Perú	11°32' S	73°64' O	Agricultor	Blanda	Holoceno tardío	Musée de L'Homme (Paris)	17/17/34
Siberia	64°12' N	144°50' E	Pastor	Dura	Holoceno tardío	Musée de L'Homme (Paris)	14/21/35
Wamba	41°40' N	4°46' O	Urbana	Blanda	Siglos XVII-XVIII	Iglesia de Santa María (Wamba)	20/15/35
Total							103/102/205

n: número de individuos, F: femenino, M: masculino, T: total.

(González-José et al., 2003, 2006; Martínez-Abadías, 2005; de Azevedo, 2008; Viejo González, 2011). El sexo y la edad fueron estimados de acuerdo a los caracteres diagnósticos propuestos por Buikstra y Ubelaker (1994).

Los individuos pertenecientes a la colección Australia mantuvieron un estilo de vida nómada típico de los grupos cazadores-recolectores. Su dieta estaba compuesta por una amplia gama de especies animales y vegetales provenientes de la caza de mamíferos (e.g. canguros), aves (como el emú), reptiles y recolección de diferentes tipo de alimentos: vegetales, miel, huevos, moluscos, crustáceos e insectos. También fue importante la pesca. Los alimentos de origen animal eran asados sobre brasas o cocidos en un hueco en la tierra para su consumo (Tonkinson, 1978; Kirk, 1981; O'Dea et al., 1991).

La muestra de California está compuesta por un grupo de individuos cazadores-recolectores que se emplazaron a lo largo de la costa Pacífica. Landberg (1965) postula que la dieta debe haber estado compuesta principalmente por mamíferos, tales como el ciervo, el conejo y otros de menor tamaño (como las ardillas). En los sitios arqueológicos aparecen en menor cantidad restos de aves, reptiles y anfibios. Los recursos del mar también fueron intensamente utilizados, en los sitios aparecen restos de diferentes especies de mamíferos marinos (Glasgow y Wilcoxon, 1988) y también en gran cantidad, mariscos y peces (Erlandson, 1994). La recolección de insectos, semillas, frutas y principalmente de bayas fue asimismo muy importante en la dieta (Erlandson, 1994). Los alimentos de origen animal de gran tamaño eran generalmente asados, los de menor porte eran asados o incluso consumidos crudos, las bayas eran secadas y luego hervidas para ser consumidas como pasta o en sopa.

La muestra de Groenlandia está compuesta por individuos cazadores-recolectores de vida nómada. Su dieta estaba compuesta principalmente por: caribúes, osos, aves, mamíferos marinos (ballenas, morsas, focas) y peces. Si bien no es posible cultivar en el Ártico se dedicaron a la recolección de aquellas plantas temporalmente disponibles: hierbas, tubérculos, raíces, tallos, frutos y también algas (Bennett y Rowley, 2004). Una característica en este grupo es que

el alimento se encuentra poco procesado pues consumían una gran parte del mismo de forma cruda, de esta manera pudieron obtener así los nutrientes necesarios que deberían haber obtenido de una dieta más rica en alimentos vegetales.

El grupo Perú está formado por individuos que practicaban la agricultura intensiva, encontrándose entre sus principales cultivos el maíz, el algodón, las papas, la quinua, los tubérculos y los ajíes. Domesticaron varias especies vegetales y animales, sin embargo las últimas eran generalmente utilizadas para el trabajo y no formaban habitualmente parte de la dieta. Lograron el desarrollo de importantes tecnologías relacionadas a la producción de alimentos (riego controlado, abono de los suelos, etc.), como así también para el procesamiento de los mismos (cerámicas, técnicas de cocción, de almacenamiento, etc.) (Piperno y Pearsall, 1998).

La población de Siberia representa a un grupo pastoralista. La subsistencia de este grupo fue sostenida a partir de los animales criados por ellos mismos, principalmente ovejas y cabras utilizadas para la producción de carne, leche y lana. Caballos y bueyes fueron utilizados para el transporte, aunque ocasionalmente podían ser consumidos (Nomokonova et al., 2011). En general, estos grupos completaban su dieta con la caza y la pesca.

El material osteológico de la colección Wamba, prácticamente inédito está conformada por individuos procedentes de los años 1601 a 1700. Es la colección más moderna y por lo tanto probablemente, la que ha consumido una dieta más blanda debido al uso de diferentes tecnologías asociadas al procesamiento de los alimentos.

Para realizar este trabajo se emplearon fotografías digitales de la base del cráneo tomadas con el plano de Frankfurt establecido perpendicularmente al plano horizontal de apoyo del cráneo y controlando que ambos procesos mastoides, se encontraran a igual distancia de la cámara. De ese modo se evitó cualquier error de coplanaridad surgido de la orientación del cráneo en relación a la cámara. La norma basiscraneal fue elegida, pues permite acceder a las configuraciones de landmarks que determinan las áreas ocupadas por los músculos temporal y masetero, así como los brazos de palanca y

de fuerza en el plano transversal. En cada individuo se digitalizaron 10 landmarks homólogos bidimensionales usando el programa TPSDig (versión 1.40, Rohlf, 2004). Dichos landmarks y sus definiciones se presentan en detalle en la Tabla 2 y la Figura 1.

Estimación de la fuerza de mordida (FM)

Thomason, 1991, propone que la FM puede ser calculada como:

$$FM=(T*BPt+M*BPm)/CM(M2 \text{ ó } I)$$

donde T y M son el tamaño, representado por el *centroid size* de los músculos temporal (T) y masetero (M) y representan una estimación de la fuerza transversal realizada por cada uno de los músculos (Fig. 1); BPt y BPm son los brazos de palanca de los músculos temporal y masetero, los cuales fueron calculados como la distancia desde el centro de la articulación temporo-mandibular al centroide del área muscular y CM es la carga muscular o brazo de carga, calculada para la masticación bilateral (a nivel del segundo molar, M2) ó la masticación unilateral incisiva (a nivel de los incisivos centrales, I) y está representada por la distancia desde el centro de la articulación temporo-mandibular al M2 ó I, respectivamente. La representación gráfica de los brazos y secciones musculares se encuentra representada en la Figura 1.

Las áreas musculares transversales de cada



Fig. 1. Gráfico de la posición de cada landmark digitalizado. El rombo entre los landmarks 7, 8, 9 y 10 marca el área de la articulación temporo-mandibular, el triángulo entre los landmarks 3, 4 y 5 marca el área transversal del músculo masetero y el triángulo entre los landmarks 3, 5 y 6 marca el área transversal del músculo temporal. BPm:brazo de palanca del músculo masetero, BPt:brazo de palanca del músculo temporal, CM(M2):brazo de carga a nivel del segundo molar, CM(I):brazo de carga a nivel de los incisivos centrales.

músculo quedan delimitadas por los landmarks 3, 5 y 6 para el músculo temporal y 3, 4 y 5 para el músculo masetero (Fig. 1).

TABLA 2. Listado y definición de los landmarks utilizados en el análisis

Número	Landmark	Definición
1	Prostion	Punto medio en la parte más anterior en el proceso alveolar de la maxila
2	Molar 2	Punto sobre el borde externo del segundo molar (M2)
3	Fosa infratemporal anterior	Punto anterior en la fosa infratemporal
4	Fosa infratemporal lateral	Punto lateral en la fosa infratemporal
5	Zigion	Punto externo lateral máximo en la superficie lateral del arco zigomático
6	Fosa infratemporal posterior	Punto posterior en la fosa infratemporal
7	Fosa glenoidea anterior	Punto anterior en el borde de la cavidad glenoidea
8	Fosa glenoidea lateral	Punto lateral en el borde de la cavidad glenoidea
9	Fosa glenoidea	Borde posterior de la cavidad glenoidea
10	Fosa glenoidea medial	Punto medial en el borde de la cavidad glenoidea

Análisis estadístico

Se realizaron Análisis de la Varianza (ANOVA) de una vía para poner a prueba diferencias entre las FM de las diferentes poblaciones y entre sexos, a nivel del segundo molar y de los incisivos centrales.

Además, se realizó un Análisis de la Varianza de diseño anidado ó jerárquico con el objetivo de evaluar el comportamiento de los factores (población, dureza de la dieta y sexo), cuando uno de ellos determina la estructura del otro, esto significa que los niveles de uno de los factores son distintos en cada nivel del otro factor; en estas condiciones no es posible evaluar el efecto de la interacción, pero si los efectos principales. Las diferencias en la FM pueden ocurrir a diferentes niveles de agrupamiento, por lo tanto la varianza puede ser particionada utilizando la suma de cuadrados jerárquica (Howell, 2002) de manera tal que cada efecto se ajusta a todos los otros efectos que aparecen en un nivel de jerarquía superior. Este tipo de diseño permite evaluar la variabilidad dentro de diferentes niveles de agrupamiento y determinar cuál es el porcentaje de la misma explicada por cada uno de ellos. El porcentaje de variabilidad puede calcularse de manera simple, en este caso se calculó a partir de los valores de la suma de cuadrados.

RESULTADOS

El ANOVA de una vía realizado sobre la FM para determinar las diferencias entre las seis po-

blaciones indica que las mismas difieren significativamente tanto para la mordida bilateral (a nivel del M2) como para la mordida unilateral (a nivel del I) ($F=9.03$, GL población=5, GL error=199, $p<0.01$ y $F=20.05$, GL población=5, GL error=199, $p<0.01$, respectivamente). La Tabla 3 muestra los resultados del test a posteriori (Test de Scheffé) que da cuenta de cuáles son los pares poblacionales que se diferencian. Queda en evidencia que Groenlandia y Siberia, aunque en menor medida la segunda, son los grupos que más se distinguen del resto de las poblaciones tanto en la FM bilateral como unilateral.

Cuando los grupos fueron clasificados como representantes de una dieta dura (DD) (Australia, California, Groenlandia y Siberia) ó de una dieta blanda (DB) (Perú y Wamba) el resultado del ANOVA de una vía indicó que, a nivel del M2 no existen diferencias significativas entre ambos tipos de dietas ($F=3.30$, GL dieta=1, GL error=203, $p>0.05$), pero que sí se diferencian significativamente a nivel del I ($F=13.09$, GL dieta=1, GL error=203, $p<0.01$). También se pusieron a prueba las diferencias entre sexos. Los resultados mostraron que no existen diferencias entre individuos masculinos y femeninos a nivel de M2 ($F=0.03$, GL sexo=1, GL error=203, $p=0.86$), pero si a nivel del I ($F=4.30$, GL sexo=1, GL error=203, $p<0.05$).

El ANOVA anidado también mostró resultados levemente diferentes para la FM a nivel de M2 y de I. Cuando el efecto del sexo y población (por separado) se encuentran anidados bajo el efecto del tipo de dieta a nivel de I, los resultados muestran valores significativos y es

TABLA 3. Test de Scheffé (test a posteriori) entre las seis poblaciones analizadas

	Australia	California	Groenlandia	Perú	Siberia	Wamba
Australia						
California						
Groenlandia	M2, I	M2, I				
Perú			M2, I			
Siberia		I	I	I		
Wamba			M2, I			

M2: valor significativo ($p<0.05$) de la mordida bilateral a nivel del segundo molar, I: valor significativo ($p<0.05$) de la mordida unilateral a nivel de los incisivos centrales, celdas vacías: valor no significativo.

el tipo de dieta, seguido por la población y finalmente por el sexo la manera en que los diferentes efectos aportan variación a la FM (Tabla 4a). Resultados similares ocurren para la FM M2, la diferencia radica en que el valor es no significativo para el sexo anidado en el efecto dietario. El segundo análisis de anidamiento, sexo dentro de la población, muestra que la mayor cantidad de variación es aportada por el efecto poblacional (Tabla 4b), el anidamiento resulta significativo para la FM I, pero no para la FM M2.

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo coinciden con los obtenidos previamente en estudios experimentales que han medido de manera directa FM a partir del uso de sensores adheridos a la piel (Peyron et al., 2002; Foster et al., 2006) o colocados directamente sobre el músculo (Lieberman et al., 2004). Estos trabajos indican que la actividad eléctrica de los músculos bajo condiciones de dieta rígida o dura presenta un

incremento significativo cuando se lo compara con condiciones de dieta blanda o más procesada.

En un trabajo no experimental Paschetta (2012) estudió el efecto del cambio de la dieta sobre diferentes aspectos del cráneo: forma, tamaño, integración morfológica y FM. En general sus resultados indicaron que la FM es el parámetro que muestra la señal más clara con respecto a las características de la dieta: los grupos que se alimentaron con una dieta de características duras desarrollaron mayores FM que los grupos que se alimentaron de dietas blandas. Por el contrario, los demás aspectos evaluados (tamaño, forma e integración morfológica) no parecen responder de una manera tan clara y de directa interpretación, este hecho probablemente se deba a que en sus resultados quede en evidencia una combinación con otros efectos (origen poblacional, por ejemplo) además del evaluado. Evidentemente la evaluación de las características de una dieta debe hacerse a partir de parámetros biomecánicos refinados como la

TABLA 4. ANOVA anidado. a) población y sexo anidados dentro de tipo de dieta, b) sexo anidado dentro de población

a)	FM	Efectos	SC	% variación	GL	CM	F
FM I		Dieta (Pob)	4.2742356415	0.6201049356	5	0.8548471283	19.43**
		Dieta (Sexo)	0.4013828793	0.0582325181	2	0.2006914397	4.56*
		Dieta	675.9780822432	98.0707149263	2	337.9890411216	7682.92**
		Error	8.6224840291	1.2509476200	196	0.0439922655	
FM M2		Dieta (Pob)	12.6764712178	0.4535683516	5	2.5352942436	8.43**
		Dieta (Sexo)	0.1437140816	0.0051421376	2	0.0718570408	0.24
		Dieta	2723.0961398735	97.433284561	2	1361.5480699367	4529.62**
		Error	58.9151866069	2.1080049498	196	0.3005876868	
b)	FM	Efectos	SC	% variación	GL	CM	F
FM I		Pob (Sexo)	0.9397271647	0.1143730701	6	0.1566211941	3.71**
		Pob	812.5540896856	98.8949871664	6	135.4256816143	3211.18**
		Error	8.1394256096	0.9906397635	193	0.0421731897	
FM M2		Pob (Sexo)	2.4322219752	0.0726934507	6	0.4053703292	1.38
		Pob	3286.8022841826	98.2348660253	6	547.8003806971	1867.06**
		Error	56.6267111171	1.6924405239	193	0.2934026483	

**p<0.01; *p<0.05. FM I: fuerza de mordida a nivel de incisivos, FM M2: fuerza de mordida a nivel de segundo molar, SC: suma de cuadrados, GL: grados de libertad, CM: cuadrados medios, Pob: población.

FM, ya que con ellos se mide directamente el accionar de los músculos durante la mecánica masticatoria.

Es importante no perder de vista que el valor de la FM se logra a partir de la estimación del área muscular y del cálculo de los brazos de palanca y de carga de los músculos (ver fórmula en Material y métodos). La modificación de estos últimos parámetros puede afectar el resultado final del cálculo de FM sin que necesariamente se vea modificado el valor del área muscular. Esto nos indica que la FM no depende pura y exclusivamente de la potencia del músculo, sino que cambios en la arquitectura del cráneo (mayores o menores distancias que modifiquen los brazos

de palanca y/o carga) pueden hacer variar la estimación de la FM.

Entre los seis grupos evaluados aparecen de manera evidente las diferencias en su capacidad de mordida tanto bilateral como unilateralmente. Groenlandia es la única población que se diferencia de manera significativa del resto de las poblaciones (Tabla 3) y se caracteriza por ser el grupo que ejerce una mayor FM (Fig. 2), esta particularidad quizás se deba a que es la población cazadora-recolectora con mayor consumo de alimentos de origen animal y que muchas veces se encuentra prácticamente sin procesar (Bennett y Rowley, 2004), en este punto cabe recordar que el tejido animal

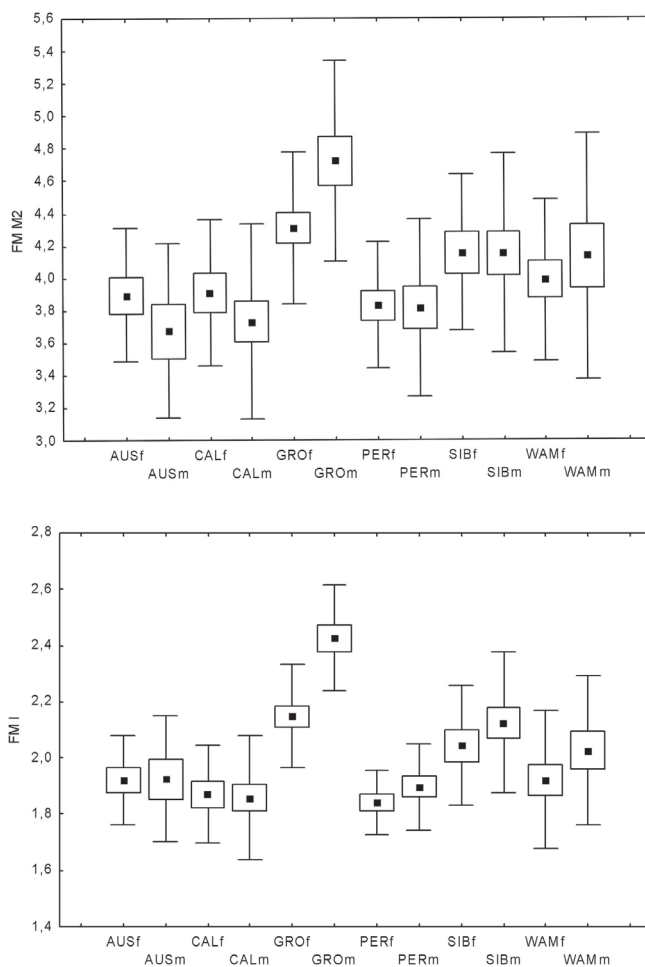


Fig. 2. Gráfico de Box plot para FM M2 y FM I por población y sexo. AUS: Australia, CAL: California, GRO: Groenlandia, PER: Perú, SIB: Siberia, WAM: Wamba, f: femenino, m: masculino, cuadrados: media, caja: media±error estándar, bigotes: media±desvío estándar.

presenta una mayor dureza que el de origen vegetal (Purslow, 1985; Lucas, 2004; Lieberman, 2011). Otro grupo que habría consumido una gran proporción de alimentos de origen animal es el de Siberia, esta población se diferencia significativamente de California, Groenlandia y Perú pero no de Australia y Wamba (Tabla 3), el grupo parece ocupar una posición intermedia entre Groenlandia, que claramente representa el extremo de mayor FM y el resto de los grupos cuya FM es menor (Fig. 2). Es interesante destacar lo que ocurre con los otros dos grupos cazadores-recolectores, California y Australia, ya que poseen valores de FM similares a los de Perú (el grupo agricultor), este resultado no es llamativo debido a que los antecedentes para estos grupos cazadores-recolectores indican que a pesar de que consumieron una importante proporción de alimentos de origen animal, también incorporaron gran cantidad de alimentos provenientes de la recolección (vegetales, miel, huevos, insectos, entre otros) y además desarrollaron técnicas para procesar los alimentos, dicho en otras palabras, fueron cazadores-recolectores no extremos como los de Groenlandia y Siberia. Un resultado llamativo con respecto a la Figura 2 es la posición de Wamba, este grupo presenta valores relativamente altos de FM, cuando la evidencia indica que por ser una población reciente debería mostrar los valores más bajos dado que el grado de procesamiento de los alimentos habría sido mayor en este grupo que en cualquiera de los demás. Probablemente tal comportamiento de la FM (Fig. 2) esté dada por la diferencia temporal que presenta este grupo respecto al resto, Wamba es una población urbana de los siglos XVII-XVIII, mientras que el resto de los grupos pertenecen al Holoceno final, probablemente las diferencias temporales estén marcando una mayor distancia de Wamba con respecto al resto de la muestra.

En general los resultados indican que existen mayores diferencias significativas a nivel de I que de M2, tanto al evaluar diferencias entre dieta dura y blanda, como entre sexos. Este hecho indicaría que en estas poblaciones existen más diferencias entre la mordida de corte (I) que la de trituración (M2). Por el contrario, trabajos experimentales que han medido la fuerza mediante la colocación de sensores (Peyron

et al., 2002; Foster et al., 2006, Lieberman et al., 2004; Alfaro Moctezuma et al., 2011; entre otros) han demostrado que las diferencias entre una dieta dura y blanda se observan a nivel del masetero y el temporal. Alfaro Moctezuma y colaboradores (2011) afirman que cuando se mide la FM I son los músculos masetero y pterogoideo medio los que ejercen la mayor parte de la fuerza, mientras que si se mide una fuerza posterior (a nivel de los molares) son las fibras anteriores del músculo temporal las más activas y por lo tanto, las que ejercen mayor contribución al esfuerzo. Probablemente, las diferencias que encontramos entre nuestros resultados se deban a una limitante metodológica que no llega a captar las diferencias en la FM M2, como si lo hacen los trabajos experimentales. Sin embargo, en otros grupos de mamíferos Christiansen y Wroe (2007) al comparar FM entre carnívoros (que incluyen piscívoros y consumidores de pequeñas y grandes presas) y omnívoros (consumidores de vegetales), las diferencias significativas aparecen a nivel de las muelas carnívoras pero no de los caninos. Esto indicaría que, la mecánica masticatoria y la arquitectura del cráneo proporcionan diferentes escenarios biomecánicos en las distintas subregiones orales.

Las diferencias en la FM entre individuos masculinos y femeninos puede deberse a más de una causa. Por un lado, los masculinos presentan en términos generales, musculatura más desarrollada que los femeninos y en consecuencia ésta les proporciona mayor desarrollo de FM. Por otro lado, podría haber existido entre estas poblaciones diferencias entre los componentes de las dietas de hombres y mujeres. A partir del análisis de oligoelementos se ha podido determinar por ejemplo, que entre los antiguos habitantes del sitio arqueológico Caimar Abajo (Cuba) existen diferencias en las concentraciones de los diferentes oligoelementos como consecuencia de la división de trabajos que hubiera ocurrido entre ambos géneros, las mujeres aparentemente realizaron actividades de recolección de moluscos y vegetales, mientras que la caza de animales habría estado a cargo de los hombres de la población. Esta división del trabajo se haría manifiesta en el consumo diferencial de determinadas fuentes de alimentos por uno u otro sexo (Chinique et al., 2009). Por otro lado, estu-

dios realizados en la Península Ibérica también dan cuenta de un mayor consumo de alimentos de origen animal en los individuos masculinos (Pérez-Pérez et al., 1991).

Los análisis realizados (ANOVA de una vía y ANOVA anidados) indican que el tipo de dieta, el origen poblacional y el sexo son factores que contribuyen de manera diferencial a la variabilidad total. Esto queda en evidencia en los resultados de los análisis de ANOVA anidado (Tabla 4a, b). Como es de esperar, las variables de jerarquía superior (tipo de dieta y población) aportan mayor cantidad de variabilidad, mientras que el sexo, que es una variable de menor jerarquía (intrapoblacional) aporta menor cantidad de variación, de hecho su aporte no es significativo para la FM M2, este último resultado indica que no hay diferencias en la FM entre individuos masculinos y femeninos a nivel de los segundos molares, aunque si existen diferencias a nivel de los incisivos. Una vez más aparecen diferencias en las distintas regiones orales, lo que podría estar indicando que la arcada alveolar no se comporta como un único bloque biomecánico.

CONCLUSIONES

La fuerza de mordida es un parámetro biomecánico que responde, entre otros factores, a las condiciones de la dieta y a la arquitectura del aparato masticatorio, por lo tanto la relación entre fuerza de mordida y dureza de la dieta está lejos de ser lineal, pues no siempre el grupo que consume la dieta más dura es el que presenta mayor fuerza de mordida. Aunque como parámetro general se cumple la premisa y aquellas poblaciones que consumieron una dieta dura o poco procesada muestran una mayor fuerza de mordida, mientras que lo contrario ocurre con las poblaciones que contaron con dietas más blandas y procesadas. La fuerza de mordida varía en las distintas regiones de la arcada alveolar, siendo mayor la de trituración (a nivel del segundo molar) que la de corte (a nivel de los incisivos). Asimismo, las diferencias en la FM a nivel de la mordida de corte (FM I) son mayores que las existentes en la mordida de trituración (FM M2). Finalmente, las diferencias sexuales parecen estar relacionadas directamente con la mordida de corte, pero no así con la de trituración.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está dedicado a la memoria de Zulema María Pasetti y Hugo Máximo Paschetta.

LITERATURA CITADA

- Alfaro Moctezuma PE, Ángeles Medina F, Osorno Escareño MC, Núñez Martínez J, Romero Esquiliano G. 2012. Fuerza de mordida: su importancia en la masticación, su medición y sus condicionantes clínicos. Parte I. Rev Asociación Dental Mexicana 69(2):53-57.
- Brace CL, Rosenberg K, Hunt KD. 1987. Gradual change in human tooth size in the late Pleistocene and post-Pleistocene. *Evolution* 41:705-720.
- Brace CL, Smith SL, Hunt KD. 1991. What big teeth you had grandma! Human tooth size, past and present. En: Kelley MA, Larsen CS, editores. *Advances in dental anthropology*. New York: Wiley-Liss. p 33-57.
- Beecher RM, Corruccini RS. 1981. Effects of dietary consistency on maxillary arch breadth in macaques. *J Dent Res* 60:68.
- Beecher RM, Corruccini RS, Freeman M. 1983. Craniofacial correlates of dietary consistency in a nonhuman primate. *J Craniofac Genet Dev Biol* 3:193-202.
- Bennett J, Rowley S. 2004. Gathering. En: Bennett J, Rowley S, compiladores y editores. *Uqalurait: an oral history of Nunavut*. Montreal: McGill-Queen's University Press. p 84-85.
- Brennan M, Antonyshyn O. 1996. The effects of temporalis muscle manipulation on skull growth: an experimental study. *Plast Reconstr Surg* 97:13-24.
- Buikstra JE, Ubelaker DH. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Fayetteville, Arkansas: Arkansas Archeological Survey Research Series N° 44.
- Carlson DS. 1976. Temporal variation in prehistoric Nubian crania. *Am J Phys Anthropol* 45:467-484.
- Carlson DS, Van Gerven DP. 1977. Masticatory function and post-Pleistocene evolution in Nubia. *Am J Phys Anthropol* 46:495-506.
- Chinique de Armas Y, Rodríguez Suárez R, Arredondo Antúne C, Collazo O, Boza A, Alleyne S, Álvarez M, Liva M, Jiménez J. 2009. Estudio paleodietario en restos óseos aborígenes del sitio arqueológico Canimar Abajo, Matanzas, Cuba. *Boletín Antropológico* 73:131-148.
- Ciochon RL, Nisbett RA, Corruccini RS. 1997. Dietary consistency and craniofacial development related to masticatory function in minipigs. *J Craniofac Genet Dev Biol* 17:96-102.
- Corruccini RS. 1999. How anthropology informs the orthodontic diagnosis of malocclusion's causes. *Lewiston: The Edwin Meller Press*.
- Corruccini RS, Beecher RM. 1982. Occlusal variation related to soft diet in a nonhuman primate. *Science* 218:74-76.
- Corruccini RS, Beecher RM. 1984. Occlusofacial morphological integration lowered in baboons raised on soft diet. *J Craniofac Genet Dev Biol* 4:135-142.
- Corruccini RS, Handler JS. 1980. Temporomandibular joint size decrease in American blacks: evidence from Barbados. *J Dent Res* 59(9):1528.
- Corruccini RS, Henderson AM, Kaul SS. 1985. Bite-force variation related to occlusal variation in rural and urban

- Punjabis (North India). *Arch Oral Biol* 30:65-69.
- Christiansen P, Adolffsen JS. 2005. Bite forces, canine strengths and skull allometry in extant carnivores (Mammalia, Carnivora). *J Zool* 266:1-19.
- Christiansen P, Wroe S. 2007. Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology* 88:347-358.
- de Azevedo S. 2008. El proceso de Mongolización: genética cuantitativa aplicada al poblamiento de América. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Chubut. Argentina.
- Erlandson JM. 1994. Early hunter-gatherers of the California Coast. New York: Plenum Press.
- Foster KD, Woda A, Peyron MA. 2006. Effect of texture of plastic and elastic model foods on the parameters of mastication. *J Neurophysiol* 95:3469-3479.
- Glasgow M, Wilcoxon L. 1988. Coastal adaptations near point Conception, California, with particular regard to shellfish exploitation. *Am Antiq* 53:36-51.
- González-José R, Gonzalez-Martin A, Hernández M, Pucciarelli HM, Sardi M, Rosales A, Van Der Molen S. 2003. Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature* 425:62-65.
- González-José R, Martínez-Abadías N, González-Martín A, Neves W, Pucciarelli HM, Hernández M. 2006. Análisis morfogeométrico de cuatro cráneos antiguos del valle de México: Peñón III, Metro Balderas, Chimalhuacán y Cueva del Tecolote. *Cuicuilco* 13:105-127.
- González-José R, Ramirez-Rozzi F, Sardi M, Martínez-Abadías N, Hernández M, Pucciarelli HM. 2005. Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *Am J Phys Anthropol* 128:757-771.
- Hannam AG, Wood WW. 1989. Relationships between the size and spatial morphology of human masseter and medial pterygoid muscles, the craniofacial skeleton, and jaw biomechanics. *Am J Phys Anthropol* 80:429-445.
- Hohl TH. 1983. Masticatory muscle transposition in primates: effects on craniofacial growth. *J Maxillofac Surg* 11:149-156.
- Howell DC. 2002. Statistical methods for psychology. Belmont: Duxbury Press.
- Hylander WL. 1986. In vivo bone strain as an indicator of masticatory force in *Macaca fascicularis*. *Arch Oral Biol* 31:149-157.
- Hylander WL, Johnson KR. 1992. Strain gradients in the craniofacial region of primates. En: Davidovitch Z, editor. The biological mechanisms of tooth movement and craniofacial adaptation. Columbus: Ohio State University College of Dentistry. p 559-569.
- Ingervall B, Bitsanis E. 1987. A pilot study of the effect of masticatory muscle training on facial growth in long-face children. *Eur J Orthod* 9:15-23.
- Kiliaridis S. 1995. Masticatory muscle influence on craniofacial growth. *Acta Odontol Scand* 53:196-202.
- Kiltie RA. 1984. Size ratios among sympatric neotropical cats. *Oecologia* 61:411-416.
- Kirk RL. 1981. Aboriginal man adapting: the human biology of Australian aborigines. Melbourne: Clarendon Press.
- Landberg LC. 1965. The Chumash indian of southern California. Los Angeles: Southwest Museum Paper N°19.
- Larsen C. 1995. Biological changes in human populations with agriculture. *Ann Rev Anthropol* 24:185-213.
- Larsen C. 1997. Bioarchaeology: interpreting behavior from the human skeleton. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lieberman DE. 2008. Speculations about the selective basis for modern human craniofacial form. *Evol Anthropol* 17:55-68.
- Lieberman DE. 2011. You are how you eat: chewing and the head. The evolution of human head. Londres: The Belknap Press. Harvard 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.
- Lucas PW. 2004. How teeth work. Cambridge: Cambridge University Press.
- Martínez-Abadías N. 2005. Evaluación morfogeométrica del mestizaje en el Valle central de México: evolución fenotípica de la morfología craneofacial humana. Tesis de maestría. Universitat de Barcelona. Barcelona. España.
- Molleson T, Jones K, Jones S. 1993. Dietary change and the effects of food preparation on microwear patterns in the late Neolithic of Abu Hureyra, northern Syria. *J Hum Evol* 24:455-468.
- Nomokonova T, Losey RJ, Weber A, Goriunova O, Novikov AG. 2011. Late Holocene subsistence practices among Cis-Baikal pastoralists, Siberia: zooarchaeological insights from Sagan-Zaba II. *Asian Perspec* 49:157-179.
- O'Dea K, Jewell PA, Whiten A, Altmann SA, Strickland SS, Oftedal OT. 1991. Traditional diet and food preferences of Australian aboriginal hunter-gatherers (and discussion). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 334:233-241.
- Paschetta C. 2012. La transición tecnológica en humanos modernos y su impacto en la morfología craneofacial: una evaluación de la plasticidad en respuesta al estrés masticatorio. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Río Cuarto. Córdoba. Argentina.
- Paschetta C, de Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernández M, Lieberman DE, González-José R. 2010. The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: A test case across technological transitions in the Ohio valley. *Am J Phys Anthropol* 141:297-314.
- Pearson OM, Lieberman DE. 2004. The aging of Wolff's "law": ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *Am J Phys Anthropol Suppl* 39:63-99.
- Pérez-Pérez A, Jiménez S, Trancho G. 1991. Análisis de oligoelementos: estudio de la dieta en poblaciones de la península ibérica. En: Botella MC, Jiménez SA, Ruiz L, du Souich P, editores. Nuevas perspectivas en antropología. Granada: Universidad de Granada. p 719-730.
- Peyron MA, Lassaussay C, Woda A. 2002. Effects of increased hardness on jaw movement and muscle activity during chewing of visco-elastic model foods. *Exp Brain Res* 142:41-51.
- Pinhasi R, Eshed V, Shaw P. 2008. Evolutionary changes in the masticatory complex. Following the transition to farming in the Southern Levant. *Am J Phys Anthropol* 135:136-148.
- Piperno DR, Pearsall DM. 1998. The origins of agriculture in the lowland neotropics. San Diego: Academic Press.
- Purslow PP. 1985. The physical basis of meat texture: observations on the fracture behaviour of cooked bovine M. semitendinosus. *Meat Sci* 12:39-60.
- Rohlf FJ. 2004. tpsDig. Version 1.4. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Ross CF, Hylander WL. 1996. In vivo and in vitro bone strain in the owl monkey circumorbital region and the function of the postorbital septum. *Am J Phys Anthropol* 101:183-215.
- 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.
- Schmidt CW. 2001. Dental microwear evidence for a die-

- tary shift between two nonmaize-reliant prehistoric human populations from Indiana. *Am J Phys Anthropol* 114:139-145.
- Stedman HH, Kozyak BW, Nelson A, Thesier DM, Su LT, Low DW, Bridges CR, Shrager JB, Minugh-Purvis N, Mitchell MA. 2004. Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage. *Nature* 428:415-418.
- Thomason JJ. 1991. Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Can J Zool* 69:2326-2333.
- Tobias PV. 1991. *The skulls, endocasts, and teeth of Homo habilis*. Cambridge: University Press.
- Tonkinson R. 1978. *The Mardudjara aborigines: living in the dreamtime in Australia's desert*. New York: Holt, Rinehart y Winston.
- van Spronsen PH, Weijs WA, Valk J, Prah-Andersen B, van Ginkel FC. 1991. Relationships between jaw muscle cross-sections and craniofacial morphology in normal adults, studied with magnetic resonance imaging. *Eur J Orthod* 13:351-361.
- Viejo González R. 2011. *Modelo de análisis hiperdimensional multivariado, basado en la morfometría geométrica y aplicado a cráneos humanos*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Hidalgo. México.
- Walker A, Leakey R. 1993. *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Wood B, Lieberman DE. 2001. Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: a developmental and functional perspective. *Am J Phys Anthropol* 116:13-25.
- Wroe S, McHenry C, Thomason JJ. 2005. Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proc Biol Sci* 272:619-625.