

Influencia del clima en la capacidad y la forma del cráneo en *Homo sapiens*

Climate influence on cranial capacity and shape in Homo sapiens

Miguel Muñoz de León¹, Alba María García Cazorla², Pablo Colmenarejo García²

¹Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Ciencias Biológicas. José Antonio Novais, 12, 28040, Madrid, Spain

²Universidad Autónoma de Madrid. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Darwin, 2, 28049, Madrid, Spain.

Correspondencia: Pablo Colmenarejo García. pablo.colmenarejo@estudiante.uam.es

Palabras clave: Adaptación, neurocráneo, anatomía nasal, temperatura, humedad, regla de Bergmann.

Keywords: Adaptation, Neurocranium, Nasal anatomy, Temperature, Humidity, Bergmann's rule.

Resumen

La expansión del ser humano por todo el planeta y sus posteriores adaptaciones a ambientes altamente heterogéneos ha ido modulando la biología de sus diferentes poblaciones. Teniendo en cuenta el elevado coste energético que conllevan las modificaciones en el neurocráneo, en el presente estudio se plantea la posibilidad de que las capacidades y morfologías craneales, así como la anatomía nasal, hayan estado sometidas a la influencia del clima. Para ello, se contaron con una serie de medidas craneométricas de diferentes poblaciones, obtenidas a partir de la base de datos de Howells. Mediante pruebas Kruskal-Wallis y ANOVA, se estudiaron las posibles influencias del clima sobre las variables craneométricas de las diferentes poblaciones. En el estudio se pudo observar que la temperatura y la humedad han jugado a lo largo de la historia un papel fundamental, determinando la forma y tamaño del cráneo de las diferentes poblaciones humanas.

Abstract

The expansion of the human being throughout the planet, and its subsequent adaptations to highly heterogeneous environments, has been modulating the biology of its different populations. Taking into account the high energy cost of the modifications in the neurocranium, the present study raises the possibility that cranial morphologies and capacities, as well as nasal anatomy, have sometimes been influenced by weather. To do this, we made a series of craniometric measurements of different populations, obtained from the Howell's database. By means of Kruskal-Wallis and ANOVA tests, the possible influences of climate on the craniometric variables of the different populations were studied. Throughout this study it was observed how temperature and humidity have played a fundamental role determining the shape and size of the cranium of different human populations.

Introducción

Desde la salida de *H. sapiens* fuera del continente africano, el ser humano ha ido colonizando todo el planeta, habitando en los ambientes más insólitos y extremos que uno se pueda imaginar (Nielsen *et al.*, 2017). Una de las características identificativas de nuestra especie es su capacidad de plasticidad (Bateson y Gluckman., 2011). Unida a la amplia distribución espacial del ser humano, esta particularidad le ha ido moldeando a lo largo de los años en función del ecosistema en el que haya ido habitando, dando lugar a una diversidad fenotípica extremadamente alta. No obstante, dentro de las numerosas variables que caracterizan los muy variados ecosistemas que hay sobre la faz de la Tierra, cabe destacar la temperatura como una de las que más ha influido en los mamíferos a lo largo de la evolución.

A pesar de que los primates son unos mamíferos que a lo largo de la evolución se han ido restringiendo a las latitudes ecuatoriales, el ser humano ha ido colonizando todo tipo de latitudes, desde las más inferiores hasta los polos. Esta distribución le ha permitido convivir con temperaturas diversas (Small y Cohen, 2004). Para hacer frente a estas extremas temperaturas con las que el ser humano se ha ido encontrando, se han ido desarrollando una serie de fenotipos específicos. Estos diferentes morfotipos se han ido describiendo en la literatura mediante las reglas de Bergmann y Allen. La primera hace referencia al fenómeno por el cual los animales homeotermos que habitan en ambientes más fríos tienen una menor superficie por unidad de volumen. Una menor relación superficie / volumen disminuye la superficie corporal expuesta al ambiente, por lo que se reduce la pérdida de temperatura corporal en ecosistemas fríos. Por consiguiente, en los ambientes más fríos predominarán las formas voluminosas que reduzcan la superficie expuesta (Bergman y Leuckart, 1852). Por otro lado, la regla de Allen expone que los animales homeotermos que viven en zonas cálidas tienden a tener extremidades corporales de mayor tamaño que los que viven en zonas frías. La razón para este hecho es la misma que la esgrimida para la regla de Bergman. Cuanto mayores son las dimensiones de las extremidades, mayor es la superficie corporal relativa y con mayor facilidad se disipa el calor de origen interno (Allen, 1877).

Si tenemos en cuenta estas reglas ecológicas a la hora de estudiar los diferentes morfotipos de las poblaciones indígenas del planeta (las cuales han tenido poco o ningún desplazamiento de su hábitat original) se observa que existe una fuerte correlación entre la relación superficie / volumen corporal y la latitud en la que viven estas poblaciones. Así pues, cuanto más se alejan las comunidades del ecuador, el ser humano tiende a mostrar fenotipos más compactos o más esféricos. A su vez, las personas que viven en latitudes elevadas son más propensas a tener un índice intermembral mayor. De esta manera, reducen la superficie de pérdida de calor. Ejemplos de este morfotipo son, por ejemplo, los Inuit, habitantes de las zonas polares, y los Selknam y Yaganes, poblaciones indígenas habitantes de Tierra del fuego. El morfotipo contrario serían aquellos fenotipos más altos y estilizados, como los que tienen las tribus africanas Masai y Turkana. (Milan *et al*, 2013)

La menor radiación solar sobre las latitudes elevadas ha ido ejerciendo de presión selectiva sobre estas poblaciones, generando cambios, tanto a nivel ontogenético como morfológico (Sardi y

Rozzi, 2012). Sin embargo, el morfotipo corporal no ha resultado ser la única característica fenotípica modificada en el ser humano como consecuencia del ambiente. Algunos estudios han tratado de observar cambios en la morfología de la fosa nasal entre poblaciones sometidas a diferentes climas. En este caso, se ha observado que no solo la temperatura tiene la capacidad de influir sobre nuestro fenotipo, sino también la humedad (Weiner, 1954; Carey y Stegman, 1981). Estas modificaciones en la anatomía nasal han estado relacionadas con adaptaciones de las poblaciones al medio en que habitan. La estructura interna de la nariz ha sido una de las zonas tradicionalmente más estudiadas dada su capacidad de cambio y adaptabilidad. Sin embargo, dentro de esta estructura, la fosa nasal parece ser la que mayor capacidad adaptativa muestra y, por consiguiente, mayor diversidad fenotípica presenta en el ser humano (Naftali *et al.*, 2005).

Estas modificaciones en la anatomía nasal ven aumentada la capacidad respiratoria ante situaciones adversas, que en caso contrario habrían supuesto grandes desventajas para estas poblaciones sometidas a extremas temperaturas. No obstante, no solo la fosa nasal se ha visto modificada, sino también el conducto nasal, el tamaño de la estructura nasal y la cantidad de mucosa son variables sometidas a la temperatura y humedad ambiental (Yokley, 2009). La disminución del diámetro del conducto nasal, así como el aumento de la mucosidad pueden resultar en grandes adaptaciones frente a fríos ecosistemas. La reducción del diámetro nasal genera una importante disminución del flujo de aire inhalado, el cual permanecerá una mayor cantidad de tiempo en la estructura nasal para incrementar su temperatura (Noback *et al.*, 2011). Por consiguiente, se ha sugerido que la adaptación climática en la morfología de la fosa interna nasal del ser humano podría ser el reflejo de una demanda cada vez más alta de calor y humedad del aire respirado (Yokley, 2009; Noback *et al.*, 2011).

Por otro lado, la forma del neucocráneo ha sido también un aspecto muy relevante en la literatura que estudia la posible influencia del clima sobre nuestra anatomía. Ya a lo largo de los años se ha ido relacionando la superior capacidad craneal de los Neandertales con su adaptación a climas fríos (Caldwell, 2014). Estos trabajos han dado pie a diferentes estudios sobre las relaciones entre el tamaño craneal de las poblaciones y el clima en el que han habitado a lo largo de los años. Se ha podido ir estudiando como la gran plasticidad humana también se ve incorporada en la capacidad y forma craneal. Las poblaciones que han ido habitando lugares más fríos muestran las mayores capacidades craneales, así como morfologías braquicefálicas (Beals *et al.*, 1984). Sin embargo, la influencia del clima sobre la capacidad craneal no ha sido definitivamente demostrada, debido a otras fuertes presiones que han podido originar diferencias craneales, tales como relaciones taxonómicas (Beals *et al.*, 1984), estructuras sociales (Street *et al.*, 2017) o dietas (Leonard *et al.*, 2007).

Objetivos

Por consiguiente, de acuerdo con la información previamente plasmada, en este trabajo se plantean tres diferentes hipótesis:

- La capacidad craneal no se ve influida por el frío o el tipo de clima.
- El índice nasal está desde un punto de vista evolutivo sometido tanto a la humedad como a la temperatura.
- Se pueden describir diferentes morfotipos craneales en las zonas geográficas donde imperen los climas de temperaturas más bajas.

Acorde con estas tres hipótesis, este trabajo se centrará en tres objetivos principales. Teniendo en cuenta la elevada inversión energética que requiere el cerebro, se estudiará si la regla de Allen también surte efecto en la capacidad craneal, o si, por el contrario, esta es independiente del clima. Por otro lado, se plantean otros dos objetivos en base a la forma craneal. El primero de ellos se centra en el estudio del índice nasal, a través del cual se pretenden estudiar los factores ambientales que inciden principalmente en la morfología nasal. Finalmente, se intentarán asociar diferentes morfotipos craneales para cada región climática.

Materiales y métodos

El conjunto de datos procesados para la realización del estudio fue tomado de la base de datos de Howells (1996). En esta base se recogen un total de dos mil quinientos individuos, diferenciados

por área geográfica y sexo. A su vez, se facilitan una gran cantidad de variables (un total de ochenta y cuatro), ofreciendo una información sumamente compleja de las dimensiones y morfologías de los diferentes cráneos. Parte de estas variables fueron utilizadas para el cálculo de la capacidad craneal, así como los diferentes índices capaces de describir formas craneales. En primer lugar, se procedió al cálculo de la capacidad craneal, recurriendo al trabajo realizado por Pearson (1926). Este propuso dos diferentes métodos para su cálculo: uno de ellos contando la altura basio-bregmática y otra con la altura aurículo-bregmática. El primero se utiliza cuando el cráneo se preserva completo mientras que la segunda cuando el ejemplar no lo está y no se tienen datos de la región basilar. Durante el desarrollo del trabajo se empleó el segundo. Sus fórmulas difieren en ambos casos en función del sexo y son las siguientes:

$$M: 359,34 + (0,000365 \times \text{Altura} \times \text{Anchura} \times \text{Longitud}).$$

$$F: 296,40 + (0,000375 \times \text{Altura} \times \text{Anchura} \times \text{Longitud}).$$

No obstante, aparte de la capacidad craneal, se trataron de describir morfológicamente los diferentes cráneos ofrecidos por la base de datos de Howells. Para ello, se procedió al cálculo de diferentes índices, todos ellos a partir de las diversas variables de la base de datos. Los índices calculados fueron obtenidos de Buikstra y Ubelaker (1994) usándose los siguientes índices:

$$\text{Índice Cefálico} = \frac{\text{Anchura máxima}}{\text{Longitud máxima cráneo}} \times 100$$

$$\text{Índice Vértico-Longitudinal} = \frac{\text{Altura Basio-Bregma}}{\text{Longitud máxima cráneo}} \times 100$$

$$\text{Índice Vértico-Transversal} = \frac{\text{Altura Basio-Bregma}}{\text{Anchura máxima cráneo}} \times 100$$

$$\text{Índice Facial Superior} = \frac{\text{Altura de la cara superior}}{\text{Anchura bicigomática}} \times 100$$

$$\text{Índice Nasal} = \frac{\text{Anchura nasal}}{\text{Altura nasal}} \times 100$$

Los diferentes índices calculados, así como su capacidad craneal fueron recogidos para el estudio de los cráneos en los diferentes ambientes encontrados. Por ello, se estudiaron las condiciones ambientales características de cada clima, recogiendo la humedad media anual y la temperatura media anual de cada zona. Todos estos datos fueron obtenidos de las páginas web climatedata.org y weatherspark.com. Por otro lado, para una comprensión climática, se recogió la altitud sobre el nivel del mar de cada zona, obteniéndose de la página web weatherspark.com.

No obstante, para una correcta lectura de los datos se prefirió categorizar las diferentes variables previamente obtenidas (temperatura, humedad y altitud). De esta manera, se aíslan las diferentes variables entre sí, consiguiendo un análisis más completo de la variación de los cráneos en función del clima. Para la temperatura, se siguió la clasificación climática propuesta por la Subdirección de Ciencias de la Atmósfera e Hidrosfera del Ministerio de Ambiente de Perú (met.igp.gob.pe). De esta manera, se establecen un total de cinco diferentes categorías, abarcando desde temperaturas muy frías (<0°C), hasta climas muy cálidos (>25°C).

Por otro lado, la altitud se categorizó siguiendo también los criterios utilizados por la Subdirección de Ciencias de la Atmósfera e Hidrosfera del Ministerio de Ambiente de Perú. De esta manera, se obtuvieron tres diferentes categorías: Baja altitud (0-1.000 metros), media altitud (1.000-2.000 metros) y gran altitud (>2.000 metros).

En última instancia, cabe destacar que fue necesaria la categorización de los datos de temperatura, humedad y altitud para su empleo en el estudio estadístico. Todos estos datos fueron categorizados según el método de Köppen (1900). Dicho sistema, divide los climas del mundo en cinco grupos principales: tropical, seco, templado, continental y polar. A su vez, cada grupo se subdivide en diferentes tipos de clima en función del tipo de precipitaciones. Esta última clasificación se utilizó del mismo modo para la categorización de las clasificaciones, recogiendo climas húmedos, subhúmedos y secos.

Una vez bien definidas y categorizadas las variables, así como todos los datos necesarios para el estudio, se procedió a la realización del análisis estadístico a través del software SPSS versión 23. Con el fin de realizar una comparación de promedios entre las diferentes categorías estudiadas, en primer lugar se procedió a la realización de la prueba de normalidad de las variables a través del test

de Kolmogorov-Smirnov. Aquellas variables que no presentaban normalidad fueron estudiadas más adelante con pruebas no paramétricas, concretamente Kruskal-Wallis mientras que aquellas que seguían la normalidad fueron estudiadas con ANOVA.

Resultados

El análisis de la normalidad de las diferentes variables reveló que únicamente el Índice vértico-transversal muestra una distribución normal. Por consiguiente, para los siguientes análisis en los que se realizó la comparación de promedios entre los diferentes climas, temperaturas, altitudes y humedades, se procedió a la realización de pruebas no paramétricas para todas las variables salvo el Índice vértico-transversal.

Una vez conocida la distribución de las diferentes variables capaces de describir y clasificar los cráneos estudiados, se procedió a la clasificación de los cráneos en función del ambiente y clima. En primer lugar, se estudió la influencia del clima sobre la forma y tamaño del cráneo. Los resultados de la prueba Kruskal Wallis y ANOVA se muestran en la Tabla 1, donde se puede apreciar que existen diferencias significativas entre los diferentes índices y tamaños craneales en función del clima. Es decir, los cráneos humanos muestran diferencias en función del clima en el que se encuentren. A su vez, se aprecian importantes tendencias en función del clima. Cabe destacar que, dejando al lado las poblaciones desérticas (Bushman y Dogon), se aprecia un aumento significativo de la capacidad craneal cuanto más frío sea el clima, es decir, los cráneos de climas continentales son significativamente más grandes que los de tropicales y templados. Esta relación se observa en el Índice vértico-longitudinal, el cual disminuye el valor a medida que se observan climas más fríos. Por otro lado, con respecto a las poblaciones desérticas, cabe destacar el elevado Índice Nasal que muestran.

	CC	IC	IVL	IVT	IFS	IN
Tropical	1345,4	76,5	74,9	98,1	50,0	53,7
Desértico	1290,9	76,4	72,2	94,7	49,0	60,6
Templado	1369,4	75,3	73,1	97,3	50,8	52,6
Continental	1390,4	78,5	72,9	93,2	50,9	49,8
<i>p valor</i>	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05

Tabla 1. Variables craneométricas en función de los tres principales climas estudiados. Los datos expresados corresponden a las medias de las diferentes variables. La fila del *p valor* corresponde a la significación de la prueba ANOVA (para el IVL) y Kruskal Wallis (para el resto). CC: Capacidad Craneal; IC: Índice Cefálico; IVL: Índice Vértico-Longitudinal; IVT: Índice Vértico-Transversal; IFS: Índice Facial Superior; IN: Índice Nasal.

Table 1. Craniometric variables based on the three main climates studied. The data expressed correspond to the means of the means of the different variables. The *p value* row corresponds to the significance index of the ANOVA test (for the IVL) and Kruskal Wallis (for the rest). CC: Cranial Capacity; CI: Cranial Index; IVL: Vertical-Longitudinal Index; IVT: Vertical-Transverse Index; IFS: Superior Facial Index; IN: Nasal Index

Por otro lado, en la Tabla 2 se puede observar el estudio de las variaciones en forma y tamaño del cráneo en función de las temperaturas, independientemente del tipo de clima. En este análisis se detectó que las variables craneales muestran diferencias significativas en función de la temperatura del ambiente en el que se encuentren (*p valor* < 0,05). No obstante, en este caso, al contrario de lo que ocurría con el estudio en función del clima, no se aprecia ninguna tendencia ascendente o descendente en función de la temperatura. Sin embargo, es reseñable la gran diferencia existente en el Índice nasal entre los individuos que habitan a bajas temperaturas y el resto, mostrando los primeros medias muy inferiores. A mayores temperaturas, por lo general, se observan mayores índices nasales.

	CC	IC	IVL	IVT	IFS	IN
Muy bajas	1379,8	71,8	73,6	102,7	51,5	45,1
Bajas	1399,0	80,2	75,5	90,6	50,9	50,5
Templadas	1353,5	76,2	73,0	96,0	50,6	52,8
Altas	1380,4	73,5	74,1	101,0	50,3	55,4
Muy altas	1326,8	76,8	74,5	97,1	49,8	54,9
<i>p valor</i>	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05

Tabla 2. Variables craneométricas en función de las cinco grandes clases de temperaturas medias. Los datos expresados corresponden a las medias de las diferentes variables. La fila del *p valor* corresponde al índice de significación de la prueba ANOVA (para el IVL) y Kruskal Wallis (para el resto).

Table 2. Craniometric variables based on the great classes of averages temperatures. The data expressed correspond to the means of the means of the different variables. The *p value* row corresponds to the significance index of the ANOVA test (for the IVL) and Kruskal Wallis (for the rest)

El estudio de las diferencias craneales en función de la humedad ofreció importantes resultados, plasmados en la Tabla 3. En ella se puede apreciar como todas las variables, salvo el Índice vértico-longitudinal (*p valor* > 0,05), muestran diferencias significativas en función de la humedad (*p valor* < 0,05). Se puede apreciar como hay una clara influencia de la humedad en función de la capacidad craneal, aumentando a medida que se incrementa la humedad.

	CC	IC	IVL	IVT	IFS	IN
Húmedo	1371,8	75,8	73,3	96,9	50,5	52,8
Subhúmedo	1355,8	79,1	74,4	94,6	51,0	50,0
Seco	1290,9	76,4	72,2	94,6	49,0	60,6
<i>p valor</i>	<0,05	<0,05	0,132	<0,05	<0,05	<0,05

Tabla 3. Variables craneométricas en función del tipo de humedad media presente en el ambiente. Los datos expresados corresponden a las medias de las diferentes variables. La fila del *p valor* corresponde al índice de significación de la prueba ANOVA (para el IVL) y Kruskal Wallis (para el resto).

Table 3. Craniometric variables based on the type of average humidity present in the environment. The data expressed correspond to the means of the means of the different variables. The *p value* row corresponds to the significance index of the ANOVA test (for the IVL) and Kruskal Wallis (for the rest)

Finalmente, también se estudió la posible incidencia de la altitud sobre la forma y tamaño del cráneo, para así conocer si las diferencias encontradas previamente en los índices craneométricos de las diferentes poblaciones son fruto únicamente del clima o también la altitud ha determinado su variabilidad. En la Tabla 4 se puede observar cómo todas las variables muestran diferencias significativas con la variación de la altitud (*p valor* < 0,05) salvo el Índice vértico-transversal (*p valor* > 0,05). No obstante, ninguna variable muestra un claro patrón de cambio en función de diferencias en la altitud (Tabla 4).

	CC	IC	IVL	IVT	IFS	IN
Baja altitud	1373,4	76,5	73,5	96,3	50,7	52,1
Media altitud	1330,4	75,75	73,1	96,6	49,5	56,1
Elevada altitud	1317,3	78,7	73,7	93,7	50,5	50,3
<i>p valor</i>	<0,05	<0,05	0,093	<0,05	<0,05	<0,05

Tabla 4. Variables craneométricas en función de la altitud en la que se dispongan los diferentes individuos estudiados. Los datos expresados corresponden a las medidas de las diferentes variables. La fila del *p valor* corresponde al índice de significación de la prueba ANOVA (para el IVL) y Kruskal Wallis (para el resto).

Table 4. Craniometric variables depending on the altitude at which the different individuals studied are arranged. The data expressed correspond to the means of the means of the different variables. The *p value* row corresponds to the significance index of the ANOVA test (for the IVL) and Kruskal Wallis (for the rest)

Discusión

El ser humano es el único animal que ha conseguido expandirse hasta los lugares más extremos. Nepal, Yakutsk, San Antonio de los Cobres, La Rinconada, Phoenix o Mexicali son prueba de ello. Esta gran dispersión ha ido moldeando las morfologías de los diferentes habitantes de estos lugares, provocando morfotipos extremos que perviven en *H. sapiens*. El tamaño y forma craneales no son excepción a este cambio (Perez *et al*, 2011), ya que se han podido observar diferentes tamaños y

morfologías craneales en función de una serie de variables ambientales, tales como el tipo de clima, humedad, temperatura o altitud (Beals *et al.*, 1984).

Así pues, se pueden observar claras diferencias entre poblaciones en cuanto a la capacidad craneal se refiere. Cabría esperar que en las zonas de climas más fríos aumentase en favor de un incremento compensatorio de la cantidad de grasa para la protección de su interior. Pero sin duda, la explicación por antonomasia de este efecto se basa en la reducción de la relación superficie/volumen, es decir, la regla de Bergmann. Este aumento permitiría reducir la superficie de contacto con el ambiente para evitar pérdidas de calor (Foster y Collard, 2013).

De acuerdo con los resultados obtenidos en el trabajo, se ha podido comprobar que la hipótesis previamente planteada era cierta. En los climas de temperaturas más cálidas (en climas desérticos y en los climas tropicales), las poblaciones presentan una capacidad craneal significativamente menor. Esto podría ser debido a la necesidad de disminuir la superficie de contacto con el exterior. De esta manera, las poblaciones de climas más cálidos presentarán una menor superficie para la captación de calor del medio. Por otro lado, las poblaciones de climas fríos muestran una capacidad craneal significativamente mayor, lo cual resulta en una gran ventaja adaptativa frente a las bajas temperaturas. Este mayor volumen craneal disminuye la superficie expuesta al ambiente, por lo que se reduce considerablemente la pérdida de calor, aumentando así la supervivencia de estas poblaciones. Estos resultados ya han sido previamente planteados en la literatura, ya que Beals *et al.*, (1984) observaron una cierta variación en la capacidad craneal en función del clima, aumentando el volumen cefálico al disminuir las temperaturas.

Por consiguiente, en base a los resultados obtenidos se puede aceptar la hipótesis 1, por la cual se planteaba la posibilidad de que la regla de Bergmann se cumpliera también en el cráneo. No obstante, existía la posibilidad de que esto no fuese así teniendo en cuenta el coste energético del cerebro. Al cerebro se le considera el reloj del ciclo vital, dado que es el órgano que más energía y tiempo requiere para crecer y madurar, marcando así el ritmo de crecimiento de todo el organismo. En nuestra especie, esta tendencia evolutiva se ha radicalizado como consecuencia de nuestro gran tamaño cerebral relativo. Tenemos un cerebro al menos cinco veces mayor que el que nos corresponde por nuestro tamaño corporal y tres veces mayor que el del chimpancé (Bogin, 1999). Por consiguiente, debido a la gran inversión energética que requiere el cerebro, cabría esperar que los cambios de la capacidad craneal fuesen lo suficientemente lentos como para que no se apreciaran diferencias significativas en el tamaño craneal entre los individuos de los muy diferentes hábitats en los que vive *H. sapiens*.

No obstante, se ha producido una adaptación del tamaño craneal en relación al clima debido a que, a pesar del coste energético que supone un cambio craneal, la pérdida energética consecuencia de la termorregulación habría sido extremadamente superior.

Sin embargo, esta variación en la capacidad craneal viene acompañada de cambios en la forma craneal. Se ha observado en la literatura que los individuos que muestran mayores índices cefálicos presentan a su vez cráneos más redondeados o globosos (Beals *et al.*, 1984). Atendiendo a los resultados obtenidos en este trabajo, se puede comprobar que las poblaciones que viven en climas más fríos muestran ciertas características que inducen a pensar en cráneos más globosos, lo que por lo tanto, corrobora los estudios previamente realizados. Tal es el caso de las poblaciones que viven en climas continentales, las cuales muestran índices cefálicos superiores al resto, llegando casi a alcanzar un morfotipo braquicráneo. Por otro lado, las poblaciones que habitan en ecosistemas con temperaturas catalogadas como muy bajas muestran un índice vértico-transversal significativamente inferior al resto. Es decir, muestran unos cráneos de aspecto globoso, llegando a clasificarse como acrocráneos.

Cabe destacar que los resultados muestran ciertas discrepancias, ya que atendiendo a la variable temperatura, no existe un patrón distinguible de variación de la capacidad craneal. Es decir, la capacidad craneal no aumenta con la temperatura, tal y como mostraba la clasificación climática. Esto puede deberse a que otros muchos factores están afectando la capacidad craneal, y no solo la temperatura. El estudio de la temperatura separada puede ser un análisis un tanto simple del efecto del clima sobre la capacidad craneal. Por consiguiente, atendiendo únicamente a la variable temperatura, las poblaciones que habitan en lugares con temperaturas muy bajas (temperatura media anual inferior a 0°C), no muestran índices cefálicos superiores en comparación con los que viven en hábitats más cálidos.

La ausencia de un aumento de capacidad craneal con respecto a las poblaciones que habitan a bajas temperaturas o de una morfología más globosa de los individuos de climas continentales puede deberse al hecho de que no se haya tenido en cuenta en este trabajo dos variables fundamentales. La primera de ellas trata sobre las tasas de migración de cada población. Una población que reciba grandes tasas de inmigración verá afectado su código genético, presentando una mayor cantidad de características no propias de la población (Relethford, 2012). Por consiguiente, estas adaptaciones a climas fríos se verán afectadas. Por otro lado, tampoco se tuvo en cuenta en el trabajo la época en la que se instaló cada población en su correspondiente hábitat. Cuanto más tiempo lleve una población en su correspondiente hábitat, la selección natural habrá moldeado en mayor medida los diferentes genotipos de sus habitantes. Sin embargo, si una población lleva poco tiempo asentada en un hábitat determinado, esta no mostrará apenas diferencias con el resto de los individuos de la especie ya que no habrá dado tiempo a la selección natural a moldearla para su adaptación al ambiente (Frisancho, 1979).

Por otro lado, a lo largo de este estudio se pretendieron describir una serie de morfotipos craneales para ambientes fríos del planeta. Los diferentes índices estudiados previamente aportan una información vital para conocer correctamente los morfotipos craneales que puede presentar el ser humano. Estos índices mostraron una clara relación causa-efecto con las condiciones climáticas estudiadas (clima, temperatura, humedad y altitud), estando estas claramente influyendo las morfologías craneales (Ruff, 1994), tal y como se puede observar en los resultados del estudio. Estos efectos han provocado una gran diversidad craneal entre los humanos. Sin embargo, no está del todo claro que estas variables nos permitan clasificar un morfotipo craneal u otro en función del ambiente en el que nos encontremos, el cual está sometido a las variables estudiadas. Por ello, previamente se planteó en el estudio intentar relacionar diferentes morfotipos para las diversas áreas geográficas estudiadas con climas fríos.

Los climas continentales, descritos por la clasificación de Köppen (1900) son los más interesantes a la hora de estudiar las morfologías craneales. Estos climas se dan en el interior de los continentes, estando así aislados del efecto termorregulador de los océanos. Atendiendo a que la mayoría de estos se dan en latitudes intermedias, es conocido que las temperaturas predominantes en estos climas pueden llegar a alcanzar valores tan bajos que condicionen la vida de sus habitantes (Köppen, 1900). Por consiguiente, es de esperar que los cráneos observados en lugares con climas continentales sean similares a los de temperaturas bajas y muy bajas, pudiendo así describir los morfotipos de estas áreas geográficas.

No obstante, los análisis realizados no arrojaron tales resultados, debido a que los cráneos de climas continentales difieren en gran medida de los mostrados en lugares con temperaturas bajas y muy bajas. En las zonas en las cuales predominan las temperaturas frías, la literatura previa ha ido describiendo cráneos braquicefálicos, anchos y globosos y de sienes muy abultadas (huesos temporales altamente desarrollados) (Retzius, 1909). Ya se explicó previamente que estas morfologías son una clara adaptación para poder aumentar la capacidad craneal, con el único fin de conseguir una reducción de la superficie expuesta al ambiente y así disminuir la pérdida de temperatura cerebral. Nuestros resultados mostraron valores muy similares a los descritos por la literatura de ambientes fríos en aquellos individuos que habitan en climas continentales y por consiguiente, que están sometidos a temperaturas bajas. Sin embargo, el análisis de los índices craneales con respecto a la temperatura ofrece unos resultados muy diferentes con respecto a los de climas continentales y por consiguiente, los de la literatura previa.

Como ya se comentó anteriormente, la clasificación de Köppen fue creada en base a dos variables principales: temperatura y humedad (Köppen, 1900). Por consiguiente, es de esperar que, estas diferencias entre los climas continentales y de ambientes fríos, sean consecuencia de las diferencias en la humedad que presentan. Por ello, sabiendo que los climas continentales se caracterizan por poseer bajos índices de precipitaciones, se puede determinar que aquellos individuos que habitan en ambientes con bajas temperaturas, pero con altos índices de humedad (o bien por influencia oceánica, o bien por presencia de abundantes precipitaciones), mostrarán menores índices cefálicos (con tendencia hacia la dolicocefalia) y e índices vértico-transversales mayores (más acrocráneos).

De acuerdo con las ideas previamente expuestas, se puede afirmar que la humedad está jugando un papel fundamental modulando los morfotipos craneales de lugares con bajas temperaturas

(Guglielmino-Matessi *et al.*, 1979). En los resultados se observó que los ambientes húmedos tienden a poseer menores índices cefálicos (dolicoocráneos) y mayores índices vértico-transversales (cerca de la acrocefalia). De esta manera, se pueden desglosar dos morfotipos principales en los ambientes fríos: aquellos con alta humedad no están sometidos a la regla de Bergmann, mostrando capacidades craneales inferiores y cráneos menos globosos. Sin embargo, los que se encuentren en climas más continentales (de menor humedad), verán su capacidad craneal aumentada a través de un aumento del índice cefálico, consiguiendo, de esta manera, una forma mucho más globosa. Por consiguiente, volviendo a nuestra tercera hipótesis planteada, se puede concluir que se pueden describir diferentes morfotipos en regiones geográficas de bajas temperaturas. Sin embargo, hay que tener en cuenta, como se comentó anteriormente, que en este estudio no se tuvieron en cuenta variables fundamentales como la tasa de migración o el tiempo de residencia de cada población.

En relación con lo anterior y con el objeto principal de nuestro estudio, también se analizaron diferentes medidas nasales para comprobar si existen diferencias morfotípicas entre las poblaciones humanas. Es muy probable, también, que dichas estructuras nasales sigan la regla de Bergmann y Allen. Además, es bien sabido que una de las principales funciones de las cavidades nasales es calentar y humectar el aire respirado (Naftali *et al.*, 2005).

Es por ello que se espera que, en ambientes fríos, los seres humanos se hayan adaptado desarrollando cavidades nasales más amplias que permitan un calentamiento y humidificación más rápida y eficaz (Yokley, 2009; Noback *et al.*, 2011). Esto tiene lógica ya que como se ha podido ver en la literatura el aumento de la fosa supone una mayor producción de mucosa lo que conlleva una mejora del porcentaje de flujo de aire (Yokley, 2009).

Sin embargo, los resultados mostraron datos significativamente mayores en las poblaciones de hábitats desérticos. En el resto de las poblaciones, las relaciones de la temperatura con las variables no mostraron resultados concluyentes. La razón por la cual las poblaciones desérticas parecen mostrar tamaños nasales superiores podría ser meramente adaptativa. Todo esto vendría dado por la necesidad de un recorrido más largo a través de las vías respiratorias para permitir humidificar el aire que es respirado y en diferente medida para disminuir la temperatura de éste. Como ya se ha visto hay estudios que relacionan la morfología nasal con la modificación de la temperatura del aire cuando éste necesita ser enfriado (Noback *et al.*, 2011). Sin embargo, creemos que el efecto debe ser el mismo incluso cuando este aire necesita ser enfriado.

Por otra parte, cabe destacar que este trabajo fue realizado teniendo en cuenta todas las variables que ya han sido mencionadas. Sin embargo, creemos que también podrían haber sido tenidas en cuenta dos variables más. Éstas son la radiación solar, así como la tasa de migración y tiempo que llevan cada de las poblaciones estudiadas en su lugar de hábitat. Éstas pueden ser muy interesantes ya que pueden afectar en el modo en el que la morfología de las diferentes estructuras anatómicas cambia en favor de un proceso de adaptación. Es por ello, que vemos conveniente que en futuros proyectos se tengan en cuenta.

Conclusiones

La regla de Bergmann se cumple en el cráneo. A pesar del gasto energético que supone un aumento de la capacidad craneal, evolutivamente resulta en una clara adaptación en los climas continentales. Energéticamente el ahorro que supone una menor superficie expuesta del cráneo en relación al volumen supone una clara ventaja que compensa el gasto metabólico que provoca un cráneo de dimensiones mayores. De esta manera podemos rechazar la primera hipótesis, aceptando que la capacidad craneal si se ve influida por el tipo de clima.

No todos los ambientes fríos están igualmente sometidos a la regla de Bergmann. Esto es debido a que existen claras diferencias entre los cráneos observados en climas continentales y climas fríos. Esto podría deberse que no se tuvieron en cuenta en el estudio otras variables fundamentales como la tasa de migración para cada población o el tiempo de residencia. No obstante, la razón principal por la que no se muestran cráneos similares en estos ambientes es debido a que entra en juego una tercera variable, la humedad. Por consiguiente, los cráneos de ambientes fríos y secos están influidos en mayor medida por la regla de Bergmann.

A lo largo de la literatura se vio cómo las poblaciones que viven en hábitats fríos presentan índices nasales superiores. Sin embargo, el tamaño nasal resultó ser significativamente mayor en poblaciones con altas temperaturas, en especial en las de poblaciones desérticas. Este hecho es debido a una cuestión meramente adaptativa ya que permite enfriar y humidificar para facilitar, de este modo, la capacidad respiratoria.

Bibliografía

- Allen, J. A. 1877. The influence of Physical conditions in the genesis of species. *Radical Review* 1, 108-140
- Bateson, P., Gluckman, P. 2012. Plasticity and robustness in development and evolution. *International Journal of Epidemiology*, 41(1), 219-223.
- Beals, K.L., Smith, C.L. Dodd, S.M., 1984, Brain Size, Cranial Morphology, Climate, and Time Machines. *Current Anthropology*, 25 (3), 301-330.
- Bergmann, C. G. L. C., Leuckart, R. 1855. Anatomisch-physiologische Uebersicht des Thierreichs: Vergleichende Anatomie und Physiologie. Ein lehrbuch für den unterricht und zum selbststudium. Stuttgart: JB Müller.
- Bogin, B., 1999, *Patterns of Human Growth* (Cambridge: Cambridge University Press).
- Buikstra, J.E. Ubelaker, D.H. 1994 Standards for data collection from human skeletal remains. *Proceedings of a seminar at the Field Museum of Natural History*. Organized by J.Hass. Arkansas Archeological Survey Research, Series N° 44.
- Caldwell, S. 2014. The Effects Of Cold Adaptation On The Growth And Development Of The Neandertal Cranial Base. Illinois State University. Theses and Dissertations. 195. <https://ir.library.illinoisstate.edu/etd/195>
- Carey, J. W., Steegmann, J. T., 1981, Human nasal protrusion, latitude, and climate. *American Journal of Physical Anthropology*, 56, 313–319.
- Foster, F., Collard, M. 2013. A Reassessment of Bergmann's Rule in Modern Human. *PLoS ONE* 8(8): e72269. doi:10.1371/journal.pone0072269.
- Frisancho, A.R., 1979, *Human Adaptation. A functional Interpretation* (Mosby Co.).
- Howells, W.W. 1996. Howells' Craniometric Data on the Internet. *American Journal of Physical Anthropology*, 101, 441-442.
- Köppen, W. 1900. Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. *Geographische Zeitschrift*, 6(11), 593-611, 657-679.
- Leonard, W.R., Snodgrass, J.J. Robertson, M.L. 2007. Effects of Brain Evolution on Human Nutrition and Metabolism. *Annu. Rev. Nutr.*, 27, 311-327.
- Guglielmino-Matessi, C. R., Gluckman, P., Cavalli-Sforza, L. L. 1979. Climate and the evolution of skull metrics in man. *American Journal of Physical Anthropology*, 50(4), 549-564.
- Milan, A.G, Gómez Otero, J. Dahinten, S. 2013. Tendencia secular de la estatura en poblaciones humanas del Valle Inferior del río Chubut y de la costa centro-septentrional (Patagonia argentina) durante el Holoceno tardío. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, XXXVIII (2), 421-440.
- Naftali, S., Rosenfeld, M., Wolf, M., Elad, D., 2005 The air-conditioning capacity of the human nose. *Annals of Biomedical Engineering*, 33, 545–553.
- Nielsen, R., Akey, J.M., Jakobsson, M., Pritchard, J.K., Tishkoff, S. Willerslev, E. 2017. Tracing the peopling of the world through genomics. *Nature*, 541, 302-310.
- Noback, M. L., Harvati, K., Spoor, F., 2011, Climate-related variation of the human nasal cavity. *American Journal of Physical Anthropology*, 145, 599–614.
- Pearson, K. 1926. On the coefficient of racial likeness. *Biometrika*, 1926, 105-117.
- Perez, S.I., Lema, V., Diniz-Filho, J.A.F., Bernal, V., Gonzalez, P.N., Gobbo, D. Pucciarelli, H.M., 2011, The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: an approach based on spatial regression and divergence rate tests. *Journal of Biogeography*, 38, 148-163.
- Relethford, J.H., 2012, *Human Populations Genetics. Foundations of Human Biology*. Matt Cartmill and Kaye Brown, Series Editors.

- Retzius, G. 1909. The so-called North European race of mankind. A review of, and views on, the development of some anthropological questions. *The Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 39, 277-313.
- Ruff, C. B., 1994, Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology Yearbook Series*, vol. 37, N°19, 65-107.
- Sardi ML, Rozzi FVR. 2012. Different Cranial Ontogeny in Europeans and Southern Africans. *PLoS One* 7:e35917.
- Small, C., Cohen, J., 2004. Continental Physiography, Climate, and the Global Distribution of Human Population. *Current Anthropology*, 45(2), 269-277.
- Street, S.E., Navarrete, A.F., Reader, S.M. Laland, K.N. 2017. Coevolution of cultural intelligence, extended life history, sociality, and brain size in primates. *PNAS*, 114(30), 7908-7914.
- Weiner, J. S., 1954, Nose shape and climate. *American Journal of Physical Anthropology*, 12, 615–618.
- Yokley, T. R., 2009, Ecogeographic variation in human nasal passages. *American Journal of Physical Anthropology*, 138, 11–22.