



Rasgos no-métricos en el esqueleto humano: una revisión

Non-metric traits in the human skeleton:
a review

Traços não métricas no esqueleto humano:
uma revisão

Samuel J. Cockerill^{1*} | Matilde Arnay-De-La-Rosa¹ | Emilio González-Reimers²

REVISTA ARGENTINA DE
ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA

Volumen 27, Número 1, Artículo 102
Enero-Junio 2025

Editado y aceptado por la editora asociada María Laura Fuchs, Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales, Universidad Nacional de Jujuy, Argentina.

*Correspondencia a: Samuel James Cockerill, Departamento de Geografía e Historia, Facultad de Humanidades, Universidad de La Laguna, calle Prof. José Luis Moreno s/n, CP. 38320, La Laguna (Tenerife), España. E-mail: s_cockerill@hotmail.com

RECIBIDO: 17 de Noviembre de 2024

ACEPTADO: 13 de Enero de 2025

PUBLICADO: 13 de Junio de 2025

<https://doi.org/10.24215/18536387e102>

Financiamiento: No se contó con financiamiento en este trabajo.

e-ISSN 1853-6387

<https://revistas.unlp.edu.ar/raab>

Entidad Editora
Asociación de Antropología Biológica
Argentina

1) Departamento de Geografía e Historia, Facultad de Humanidades, Universidad de La Laguna, España. 2) Departamento de Medicina Interna, Hospital Universitario de Canarias, Facultad de Ciencias de la Salud, Universidad de La Laguna, España.

Resumen

Los rasgos no-métricos pueden observarse en los dientes, el cráneo o el esqueleto postcraneal, e incluyen variaciones anatómicas de muy diversos tipos. Inicialmente se consideró que la mayor parte de estos rasgos —sobre todo los craneales— tenían un carácter genético, pero pronto se vio que muchos de ellos eran adquiridos, reflejando el haber desarrollado una cierta actividad o haber adoptado ciertas posturas (por ejemplo, en cuclillas) durante largos períodos. Las combinaciones de dos o más rasgos no-métricos en un mismo individuo (o incluso en un mismo hueso) es un hallazgo de máximo interés, ya que la presencia de estas variaciones en enterramientos del pasado nos informa no solo acerca de las actividades realizadas en vida, sino también sobre las relaciones (gremiales o familiares) entre individuos agrupados en sitios concretos de un cementerio, o sometidos a un tipo de inhumación determinado. Es destacable que estas combinaciones de variaciones también pueden facilitar la identificación de relaciones, incluso en contextos revueltos. En este trabajo, revisamos el conocimiento actual de estos rasgos desde una perspectiva osteoarqueológica. *Rev Arg Antrop Biol* 27(1), 102, 2025. <https://doi.org/10.24215/18536387e102>

Palabras Clave: variantes anatómicas; anatomía esquelética; marcadores de actividad; osteoarqueología; análisis de parentesco

Abstract

Non-metric traits can be observed in teeth, the skull or the postcranial skeleton, and include anatomical variations of many different types. It was initially thought that most of these traits — especially the cranial ones— had a major genetic predisposition. However, it was later observed that many of them were acquired, which reflects the practice of a particular activity or the adoption of certain postures (for example, squatting) over long periods during daily life. The finding of several traits in the same individual or even in the same bone is particularly interesting, especially if the same combination is observed in several individuals sharing a similar type of burial or burial space in a cemetery. The research on non-metric variations in burials from the past can provide information on the lifestyles of past populations. It may also help to identify relationships (occupational or familial) between clustered individuals, especially if they share similar trait combinations. It is of note that trait combinations can provide information on skeletal remains in commingled contexts. In this work, we review the current knowledge of these features from an osteoarchaeological perspective. *Rev Arg Antrop Biol* 27(1), 102, 2025. <https://doi.org/10.24215/18536387e102>

Keywords: anatomical variations; skeletal anatomy; activity markers; osteoarchaeology; kinship analysis

Resumo

As características não métricas podem ser observadas nos dentes, no crânio ou no esqueleto pós-craniano, e incluem variações anatômicas de tipos muito diversos. Inicialmente, considerava-se que a maioria destas características — principalmente as cranianas — tinham um caráter genético, mas logo se percebeu que muitas delas eram adquiridas, refletindo o desenvolvimento de uma determinada atividade ou a adoção de determinadas posturas (por exemplo, agachar-se) durante longos períodos. A combinação de duas ou mais características não métricas no mesmo indivíduo (ou até no mesmo osso) é um achado de máximo interesse, pois a presença destas variações em enterramentos do passado pode fornecer informações não só sobre as atividades realizadas em vida, mas também sobre as relações (ocupacionais ou familiares) entre indivíduos agrupados em locais específicos de um cemitério, ou submetidos a um tipo específico de enterramento. Cabe salientar que essas combinações de variações podem também facilitar a identificação de relações, mesmo em contextos embaralhados. Neste trabalho, revisamos o conhecimento atual dessas características numa perspectiva osteoarqueológica. *Rev Arg Antrop Biol* 27(1), 102, 2025. <https://doi.org/10.24215/18536387e102>

Palavras-chave: variantes anatômicas; anatomia esquelética; marcadores de atividade; osteoarqueologia; análise de parentesco

El objetivo de este trabajo es revisar el estado actual del conocimiento sobre los rasgos no-métricos del esqueleto humano y analizar cómo ha evolucionado su estudio en las últimas décadas. Estos rasgos consisten en variaciones anatómicas que se registran por su presencia o ausencia, sin la necesidad de mediciones cuantitativas. Se han descrito y clasificado más de 200 rasgos distribuidos a lo largo del esqueleto humano (Hau-ser y De Stefano, 1989; Mann *et al.*, 2016), los cuales se agrupan comúnmente en cuatro

categorías: variaciones en el número, distribución y configuración de *foramina*, rasgos hiperostóticos (crecimientos óseos excesivos), rasgos hipostóticos (fusión incompleta o desarrollo deficiente del tejido óseo) y variaciones de las suturas craneales (Işcan y Kennedy, 1994). En secciones posteriores abordaremos con mayor detalle esta clasificación, así como los problemas metodológicos que aún persisten para su identificación e interpretación, en especial cuando es difícil establecer una distinción clara entre una variante no-métrica y una alteración patológica, sobre todo si esta última es clínicamente silente o paucisintomática. Estos rasgos pueden manifestarse tanto en el cráneo (incluyendo los dientes) como en el esqueleto postcraneal.

En el cráneo, los rasgos no-métricos se manifiestan como variaciones en la delimitación de las sinostosis craneales, las cuales pueden o no fusionarse con el tiempo. Ejemplos frecuentes son la persistencia de la sutura metópica (Fig. 1) y la sutura nasal. Entre los rasgos hiperostóticos se incluyen la espina nasal alargada y los tubérculos zigomáticos, mientras que los rasgos hipostóticos craneales abarcan, por ejemplo, la escotadura supraorbital y los osículos del cráneo, también conocidos como huesos wormianos (Fig. 2). Las variaciones de los forámenes incluyen casos como los forámenes supraorbitales o parietales (Fig. 3). Diversos estudios han señalado que muchos de estos rasgos presentan una fuerte determinación genética (Berry, 1975; Berry y Berry, 1967); sin embargo, factores extragenéticos, como la deformación craneana cultural o la actividad muscular, pueden influir en su aparición, especialmente en el caso de los huesos wormianos y las suturas (Byron *et al.*, 2018; Khudaverdyan, 2018a). Por ello, resulta fundamental considerar las características de la muestra utilizada y tener cautela al atribuir a estos rasgos un origen genético, sin tener en cuenta otras posibles influencias ambientales o biomecánicas.



FIGURA 1. Vista superior del cráneo adulto mostrando la sutura metópica en el hueso frontal. (Copyright y todos los derechos reservados a la Universidad de Atenas, Facultad de Biología, Departamento de Fisiología Animal y Humano).

Los rasgos dentales se consideran entre los indicadores más fiables para detectar afinidades biológicas entre individuos y establecer posibles vínculos genéticos, especialmente en contextos donde el ADN está degradado, contaminado o no se puede recuperar (Irish *et al.*, 2020). Estas variaciones incluyen tanto anomalías en el número y la disposi-

ción de los dientes—como dientes supernumerarios, ausencias congénitas, rotaciones o apiñamientos—como alteraciones morfológicas, entre las que se destacan diferencias en los patrones de cúspides molares, cúspides accesorias, taurodontismo, presencia de dientes en forma de pala y variaciones en el número o forma de las raíces (Bass, 1987).

Las variaciones observadas en el esqueleto postcraneal difieren de las craneales, ya que la mayoría de los rasgos descritos en esta región se asocian a inserciones musculares anómalas o robustas, así como a variaciones en carillas articulares, facetas o escotaduras.



FIGURA 2. Vista lateral-posterior del cráneo adulto. La flecha apunta hacia el osículo lambda, localizada en la sutura lambdoidea (Copyright y todos los derechos reservados a la Universidad de Atenas, Facultad de Biología, Departamento de Fisiología Animal y Humano).

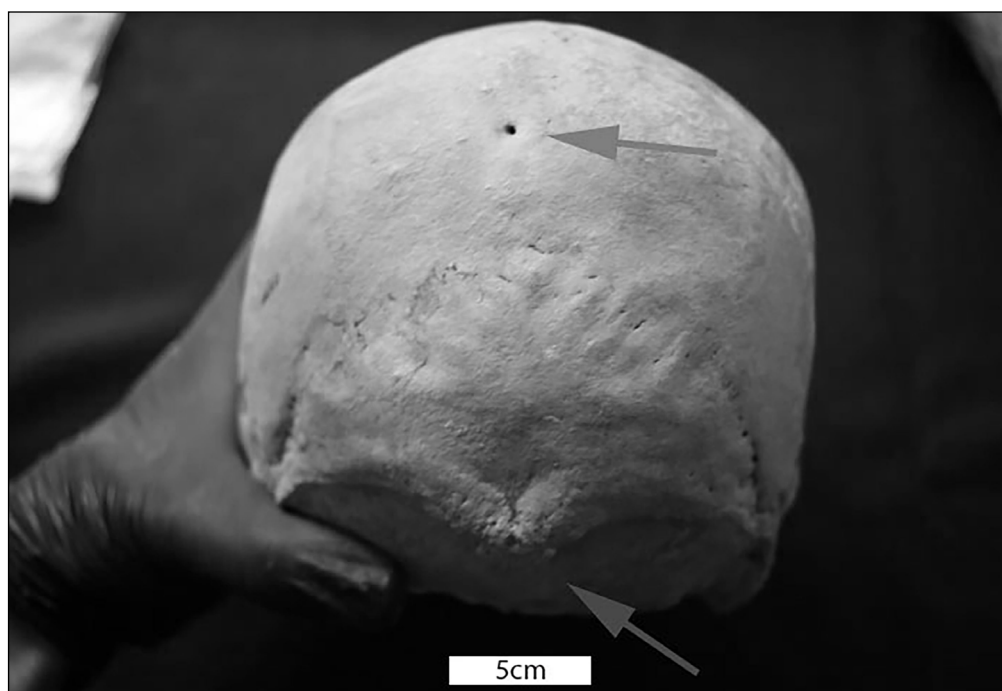


FIGURA 3. Vista posterior del cráneo adulto. Flecha superior: Foramen parietal. Flecha inferior: Línea nugal suprema con protuberancia (inion). (Copyright y todos los derechos reservados a la Universidad de Atenas, Facultad de Biología, Departamento de Fisiología Animal y Humano).

Muchos de estos rasgos están influenciados por factores como la edad, el sexo y la actividad desarrollada en vida (Finnegan, 1978; Işcan y Kennedy, 1994). Aunque no puede descartarse una influencia genética en ciertos rasgos postcraneales, la evidencia disponible es todavía insuficiente para sostener esta hipótesis de forma generalizada. Las excepciones se restringen, por ahora, principalmente a variaciones vertebrales no-métricas (ver Fig. 4) (Ansorge, 2001; Saunders y Popovich, 1978).



FIGURA 4. Vista superior de foramina doble transversaria en un hueso vertebral cervical. (Copyright y todos los derechos reservados a la Universidad de Atenas, Facultad de Biología, Departamento de Fisiología Animal y Humano).

Por el contrario, se ha documentado que muchos de los rasgos postcraneales presentan una expresión fenotípica variable entre individuos (Hauser y De Stefano, 1989), lo cual se ajusta al modelo de umbral estándar propuesto por Falconer (*"Standard Threshold Model"*; 1965). Este modelo postula que, para que un rasgo genéticamente predispuesto se exprese, es necesario que intervenga un factor de riesgo adquirido, como actividad física intensa o estrés biomecánico, lo que permite explicar su aparición en grados de intensidad. Esta variabilidad justifica, además, la evaluación de los rasgos en escalas continuas o semicuantitativas, en lugar de limitarse a clasificaciones dicotómicas (presente/ausente).

Existen dos modelos teóricos principales para explicar la etiología de los rasgos no-métricos: el modelo de umbral estándar (*Standard Threshold Model*) y el modelo genético puro o de gen único (*Single Gene Model*). El primero propone que las variantes anatómicas se expresan cuando factores ambientales (como la dieta o diversas formas de estrés) son lo suficientemente intensos como para activar una predisposición genética preexistente, probablemente de herencia poligénica (Grüneberg, 1952; Hauser y De Stefano, 1989). En contraste, el modelo gen único, sostiene que un gen específico determina la presencia del rasgo no-métrico, y que los factores ambientales tienen escasa o nula influencia sobre su expresión fenotípica (Işcan y Kennedy, 1994; Piontek, 1988). La influencia ambiental puede ser sugerida cuando la expresión de un rasgo varía según el lado del cuerpo, el grupo etario o el sexo, como ocurre en algunos casos documentados (Crubezy y Sellier, 1990). Sin embargo, en el caso de los dimorfismos sexuales, también debe considerarse la posibilidad de una herencia ligada al sexo.

Muchos rasgos no-métricos corresponden a variaciones en facetas articulares o tubérculos situados en puntos de inserción muscular, cuya aparición está fuertemente influen-

ciada por la actividad diaria, en particular por patrones de locomoción y postura (Işcan y Kennedy, 1994). Un ejemplo bien documentado es el *os trigonum*, cuya formación se asocia a microtraumatismos repetitivos durante el desarrollo, y cuya presencia persiste en la anatomía esquelética adulta (McDougall, 1955). Este caso ilustra cómo determinadas actividades pueden dejar huellas permanentes en el esqueleto, lo que otorga a estos rasgos un notable valor interpretativo en estudios bioantropológicos (Cockerill y Rodríguez Caraballo, 2022). Asimismo, se ha observado que algunos rasgos incrementan su expresión con la edad, fenómeno particularmente evidente en estudios realizados con modelos animales (ver De Coster *et al.*, 2013; Silverstone y Hammell, 2002; Tolmacheva *et al.*, 2021).

Desarrollo histórico de la investigación de los rasgos no-métricos y variantes anatómicas

Observaciones anatómicas tempranas (Antigüedad – Renacimiento)

El origen de la identificación de las variantes anatómicas es difícil de precisar, aunque ya en la Antigüedad autores griegos como Hipócrates de Kos documentaron su existencia. Más adelante, figuras como Galeno (siglo II d.C.) y Avicena (siglo X d.C.) describieron detalladamente las suturas craneales, mientras que el médico medieval Guy de Chauliac (siglo XIII) propuso su uso como puntos de referencia anatómicos en procedimientos quirúrgicos (Di Ieva *et al.*, 2013). Así, el conocimiento y reconocimiento de las variaciones anatómicas fue objeto de interés desde la Edad Media y el Renacimiento, tanto por su valor teórico como por sus aplicaciones médicas. Durante este periodo, anatomistas como Henri de Mondeville (siglo XIII) y Johannes Dryander (siglo XVI) comenzaron a observar variaciones asintomáticas, como persistencia de la sutura metópica, e intentaron interpretar su significado. Mondeville, tras estudiar miles de cráneos en París, sostuvo que no existían diferencias sexuales en las suturas craneales (McVaugh, 2006); en cambio, Dryander, afirmó que la sutura frontal persistía con mayor frecuencia entre mujeres (Di Ieva *et al.*, 2013; Lind, 1975).

Durante el Renacimiento, especialmente en los siglos XV y XVI, el estudio de las variaciones anatómicas se profundizó gracias al auge de las disecciones realizadas por anatomistas como Berengario da Carpi y Andreas Vesalius (Lind, 1975). En sus influyentes tratados sobre anatomía humana, Vesalius (siglo XVI) ya menciona algunos rasgos no-métricos y los vincula con ciertas patologías craneales (Frassanito y Di Rocco, 2011).

Siglo XIX y primeras teorías evolutivas

El análisis detallado de los rasgos no-métricos comenzó entre el siglo XIX y la primera mitad del siglo XX, en un contexto en el que los antropólogos se abocaron a la descripción minuciosa del esqueleto humano y se intensificaron los estudios embriológicos. Durante este periodo, proliferaron los descubrimientos anatómicos bajo la influencia de dos teorías ampliamente aceptadas en la época: la teoría de la recapitulación y la teoría de los caracteres adquiridos (Amundson, 2005; Lamarck, 1986). Ernst Haeckel fue el principal impulsor de la primera, al proponer que los organismos, especialmente durante su desarrollo embrionario, atraviesan etapas que reflejan su historia filogenética. Por su parte, Jean-Baptiste Lamarck sostuvo, durante los primeros años del siglo XIX, que ciertos rasgos pueden desarrollarse o desaparecer según su uso o desuso, y que el entorno influye

en su expresión anatómica. Esta perspectiva explicaba la posibilidad de heredar rasgos adquiridos, como ciertas variantes esqueléticas. Muchos científicos adoptaron este enfoque para interpretar la aparición de estructuras como las facetas accesorias (Katzenberg y Saunders, 2007).

Tanto la teoría de la recapitulación como la de los caracteres adquiridos fueron posteriormente desestimadas con el desarrollo de un nuevo marco teórico basado en la selección natural y la genética: la llamada “síntesis evolutiva moderna”. Esta perspectiva, sustentada en los principios de genética de poblaciones, identifica como motores fundamentales de la evolución a la selección natural, la deriva genética, el flujo genético, la mutación y el apareamiento no aleatorio (Mandal, 2015).

El redescubrimiento de Mendel y el giro genético (1900–1950)

El redescubrimiento de los principios de Mendel a comienzos del siglo XX relegó temporalmente el estudio de los rasgos no-métricos, dado que estos principios se aplicaban principalmente a la transmisión de caracteres en poblaciones vivas (Mayr, 1982). No fue sino hasta 1910 que Thomas Hunt Morgan propuso la teoría de la herencia cromosómica, lo que permitió enmarcar la posible transmisión hereditaria de rasgos no-métricos en restos esqueléticos (Benson, 2001). Este avance sentó las bases para la posterior aplicación de técnicas genéticas al estudio de material óseo humano, especialmente hacia fines del siglo XX (Panneerchelvam y Norazmi, 2003). Durante las décadas de 1930 y 1940 se reactivó el interés en los rasgos no-métricos, que comenzaron a utilizarse como herramienta para establecer diferencias entre poblaciones. Sin embargo, en 1952, Grüneberg advirtió que no era sencillo demostrar un origen genético para los rasgos no-métricos, ya que su transmisión no se ajustaba a las leyes mendelianas de herencia monogénica. Por ello, propuso evaluarlos mediante escalas semicuantitativas en lugar de clasificaciones dicotómicas, anticipando lo que más tarde se conocería como el modelo de umbral estándar de Falconer (Falconer, 1960, 1965) al que ya hemos hecho referencia.

Revalorización bioantropológica (1960–1980)

En 1967, Berry y Berry publicaron un estudio pionero sobre la herencia de patrones de rasgos no-métricos en ratones, lo que devolvió a este tipo de variaciones anatómicas al centro del interés científico (Berry y Berry, 1967). Desde entonces, su uso se ha extendido ampliamente en estudios destinados a identificar diferencias fenotípicas entre poblaciones humanas (Katzenberg y Saunders, 2007). A partir de ese momento, se ha intentado establecer si el registro de estos rasgos permite detectar diferencias genéticas entre poblaciones amplias, identificar relaciones de parentesco en grupos reducidos o, incluso, inferir patrones migratorios de grupos poblacionales o familiares.

Durante la década de 1970, aumentó el interés por la posibilidad de identificar vínculos familiares entre individuos enterrados en áreas de un mismo cementerio (Sjovold, 1977). En este contexto, comenzaron a analizarse las diferencias en las frecuencias de rasgos no-métricos entre hombres y mujeres, con el objetivo de inferir relaciones genéticas a partir de similitudes morfológicas entre individuos del mismo sexo. Este tipo de análisis también fue empleado por arqueólogos para proponer hipótesis sobre patrones de residencia postmarital —matrilocalidad o patrilocalidad— en función de la homogeneidad anatómica observada en individuos de uno u otro sexo biológico (Lane y Sublett, 1972; Strouhal y Jungwirth, 1979). A partir de estas observaciones, Sjøvold (1977, 1984)

propuso que una vía válida para estimar el parentesco consistía en registrar la prevalencia de rasgos no-métricos, prestando especial atención a aquellos poco frecuentes dentro de la población de referencia, ya que su aparición repetida en un mismo grupo podía sugerir vínculos familiares o actividades compartidas. Esta interpretación se fortalece si existe además una correlación entre la expresión del rasgo, la edad al momento de la muerte y la intensidad del rasgo estudiado.

Debates y desarrollos recientes (1990–presente)

Consolidación del enfoque craneal y dental: Desde la década de 1990, ha crecido notablemente el debate sobre la utilidad de los rasgos no-métricos como indicadores de parentesco genético. Los primeros estudios se centraron en caracteres odontológicos no-métricos, altamente correlacionados con la genética, tanto para analizar afinidades poblacionales como vínculos familiares (Alt y Vach, 1995). Posteriormente, se exploraron rasgos postcraneales asociados a patologías o estrés mecánico, algunos de los cuales también mostraron un componente genético (Işcan y Kennedy, 1994), lo que propició que se utilizaran metodológicamente en análisis de parentesco (Alt *et al.*, 1996). No obstante, es fundamental reconocer que ciertas actividades repetitivas pueden generar rasgos idénticos en varios miembros de una misma familia, difuminando la línea entre variante anatómica y alteración patológica. Un ejemplo paradigmático son las exostosis auriculares, consideradas hiperostóticas, que se originan por la exposición reiterada a aguas frías y suelen interpretarse como marcadores de prácticas vinculadas a la pesca o el marisqueo (Arnay-de-la-Rosa *et al.*, 2001; Kennedy, 1986; Rhys Evans y Cameron, 2017; Standen *et al.*, 1997; Velasco-Vazquez *et al.*, 2000; Villotte y Knüsel, 2016).

Desde el año 2000, los estudios sobre rasgos no-métricos se han enfocado principalmente en el análisis de la variación biológica interpoblacional (Ansorge, 2001; Nayak *et al.*, 2007; Ongeti *et al.*, 2007). Sin embargo, sigue sin resolverse una cuestión central: en qué medida los rasgos postcraneales están determinados por la genética, la actividad física, o los factores medioambientales (Mays, 2008). Un aporte relevante para abordar esta problemática fue la creación, a comienzos de esa década, de una base de datos fenotípicos (Freimer y Sabatti, 2003), concebida como complemento a las bases de datos genómicos ya existentes, como la del genoma humano (DeLisi, 1988).

Dado que no siempre es posible realizar análisis genómicos, el estudio de los rasgos no-métricos continúa apoyándose en enfoques complementarios, como la genealogía. Por ejemplo, Velemínsky y Dobisiková (2005) identificaron la transmisión hereditaria de ciertos rasgos entre padres, hijos y primos, mediante el cotejo de variantes anatómicas con registros genealógicos de una familia de la nobleza europea. A su vez, se siguen empleando los métodos clásicos de observación osteológica para explorar patrones de variación. En este marco, diversos autores han utilizado los rasgos craneales no-métricos para inferir procesos migratorios, como los casos de estudios realizados en Chile (Sutter y Mertz, 2004); mientras que otros se han centrado en diferenciar poblaciones (Dutour *et al.* 2005). Un ejemplo particularmente relevante es el debate entre Sutter y Mertz (2004) y Rothhammer *et al.*, (2006) sobre la existencia de flujo genético en el valle de Azapa (Chile) y la posible correlación entre deformación craneal y la variabilidad craneofacial. Esta discusión puso de relieve la necesidad de aplicar diversos métodos estadísticos y la importancia de realizar metaanálisis rigurosos para evaluar la solidez de los resultados en estudios sobre rasgos no-métricos (Rothhammer y Cocilovo, 2008).

Durante la primera década de los años 2000 se llevaron a cabo numerosos estudios

poblacionales centrados en rasgos dentales no-métricos que confirmaron su valor como indicadores de afinidad biológica entre grupos humanos (Edgar y Lease, 2007; Guatelli-Steinberg *et al.*, 2001; Hanihara, 2008; Irish, 2006; Ullinger *et al.*, 2005). A partir de 2010, estas investigaciones se extendieron al análisis de variaciones anatómicas en homínidos de Europa y Asia (Carter *et al.*, 2014; Le Minor *et al.*, 2016; Wu y Athreya, 2013) y, más recientemente, en neandertales (Palancar *et al.*, 2020; Picin *et al.*, 2020). Un estudio particularmente ilustrativo es el de Lukacs y Pal (2013), que identificó patrones de variabilidad dental en un grupo de cazadores-recolectores del Holoceno en el norte de la India, permitiendo inferir afinidades genéticas y trayectorias migratorias, en línea con lo observado en poblaciones fósiles (Lukacs y Pal, 2013).

El interés por los rasgos dentales no-métricos se mantuvo durante la segunda década del siglo XXI, con numerosos estudios que evaluaron su utilidad como evidencia de la afinidad genética existente entre grupos humanos (Waters-Rist *et al.*, 2016). La tendencia de ciertos rasgos a agruparse en contextos familiares o étnicos refuerza la correlación documentada entre variabilidad dental y herencia genética (Hubbard *et al.*, 2015; Rathmann *et al.*, 2017). Algunos trabajos se enfocaron en reconstruir relaciones biológicas en sitios arqueológicos como Çatalhöyük, Jordania y Armenia (Alsoleihat y Khraisat, 2013; Khudaverdyan, 2018a; Pilloud y Larsen, 2011). En una población contemporánea de Kenia, la comparación entre la frecuencia de rasgos dentales y los perfiles de ADN mostró una concordancia significativa (Hubbard *et al.*, 2015). En paralelo, se ha subrayado la necesidad de profundizar en la base genética de la morfología dental (Kondo y Manabe, 2016). A nivel global, la utilidad de los rasgos dentales no-métricos ha sido ampliamente validada en estudios de población como en análisis de parentesco, como lo demuestra la fuerte correlación entre una base de datos mundial de morfología dental y otra de ADN (Rathmann *et al.*, 2017).

Factores no genéticos y controversias metodológicas: En las primeras décadas del siglo XXI, varios estudios sobre rasgos no dentales se enfocaron en reconstruir procesos migratorios a partir de la variación craneal no-métrica. Se ha observado, por ejemplo, cómo estos rasgos cambian a lo largo del tiempo en contextos de movilidad poblacional (Khudaverdyan, 2012; Nikita *et al.*, 2012). En Sudamérica, Cocilovo *et al.* (2009) analizaron rasgos craneales en poblaciones del Noroeste Argentino y el Norte de Chile, detectando una divergencia genética significativa que respaldó un modelo de poblamiento basado en la subdivisión de dos ramas ancestrales. De forma similar, Movsesian (2013) trazó el origen y la dispersión de poblaciones eslavas y, en un estudio posterior abordó patrones migratorios en individuos cuyo ADN no pudo ser analizado debido a problemas de conservación y contaminación (Movsesian *et al.*, 2014). Otros trabajos se han concentrado en la distribución de forámenes específicos, como el mentoniano en poblaciones de Europa del Este (Gawlikowska-Sroka *et al.*, 2013), o el parietal en el sur de la India (Murlimanju *et al.*, 2015). Khudaverdyan (2018b), por su parte, examinó el origen poblacional de ciertos rasgos craneales y determinó que algunos funcionaban más como marcadores de actividad que como indicadores genéticos. Finalmente, Kawakubo *et al.* (2013) identificaron dimorfismo sexual en determinados rasgos no-métricos del cráneo y señalaron una fuerte influencia genética en el foramen caroticoclinoide y el foramen pterigoespinoso.

Los rasgos craneales no-métricos también han sido analizados en contextos donde el parentesco estaba documentado, lo que permitió evaluar su utilidad en estudios de filiación (Iorio *et al.*, 2012). Un caso destacado es el del *os parietale partium*, un rasgo poco común y de origen incierto que fue identificado como marcador potencial en el análisis de parentesco (Almeida Prado *et al.*, 2016). Además, se han aplicado estudios similares en

poblaciones de animales, con el objetivo de identificar variantes fenotípicas (Csanády y Mošanský, 2021; Lehmann y Stefen, 2021).

Durante la década de 2010 continuaron desarrollándose estudios que comparaban rasgos no-métricos con datos genéticos, reforzando su valor como herramientas complementarias en bioantropología (Herrera *et al.*, 2014). En esta línea, se observó una correlación entre morfología craneofacial y perfiles genéticos en investigaciones sobre la población Xiongnu (Schmidt y Seguchi, 2016). Hacia fines de la década, diversos estudios anatómicos sobre forámenes craneales documentaron una notable variabilidad entre poblaciones, lo que subraya su potencial como marcadores diferenciadores (Ashwini *et al.*, 2017; Kumar, *et al.*, 2017; Mokoena *et al.*, 2017; Wakode *et al.*, 2018).

Aunque no con la misma intensidad que los estudios sobre rasgos no-métricos craneales, los rasgos no-métricos postcraneales también fueron objeto de análisis durante la década de 2010. Se ha sugerido que variantes como *os acromiale*, *calcaneus secundarius*, y la rótula bipartita podrían estar influenciadas por factores genéticos (Verna y Villotte, 2016). Sin embargo, la mayoría de los trabajos se concentraron en las vértebras, dado que las variaciones anatómicas vertebrales parecen depender en gran medida de la genética, como lo evidencian estudios tanto en humanos como en modelos experimentales con ratones (Ansorge, 2001; Sangari *et al.*, 2015; Saunders y Popovich, 1978; Howe y Parsons, 1967). Además, se exploraron otros rasgos postcraneales para evaluar su valor antropológico, incluyendo ciertas alteraciones tarsales observadas en seis individuos posiblemente pertenecientes a una misma familia (Case *et al.*, 2017). Estos autores, no obstante, recomendaron tener cautela en el uso de marcadores como el *calcaneus secundarius* y el *os trigonum* en estudios de parentesco, dado que aún no hay consenso sobre la influencia genética en su aparición.

En los últimos años, se ha intensificado la investigación sobre el valor de los rasgos postcraneales en la estimación del parentesco (Cvrček *et al.*, 2018; 2021), en paralelo con los avances en paleogenómica. Esta disciplina ha abierto nuevas posibilidades para detectar genes asociados a anomalías morfológicas e identificar vínculos familiares en contextos bioarqueológicos (Eisová *et al.*, 2021; Titelbaum *et al.*, 2021; Voisin y Obry, 2021). Sin embargo, debido a la complejidad técnica y los altos costos de los análisis genómicos, especialmente en muchos laboratorios bioantropológicos, el estudio detallado de la morfología de los rasgos no-métricos sigue siendo esencial. Esto cobra especial relevancia en contextos arqueológicos o forenses, donde los restos suelen estar fragmentados y las posibilidades de extracción de ADN son limitadas (Coble *et al.*, 2009; Riddick *et al.*, 1983).

Algunos problemas metodológicos de los rasgos no-métricos

A pesar de los avances metodológicos, persisten varios problemas en el estudio de los rasgos no-métricos, como han señalado numerosos autores (Hauser y De Stefano, 1989; Işcan y Kennedy, 1994). Entre las principales limitaciones se encuentran la subjetividad del observador y el escaso conocimiento sobre los factores ambientales o los patrones de herencia que influyen en la aparición de ciertos rasgos, lo que dificulta la interpretación de las variaciones anatómicas en poblaciones del pasado. Algunos estudios han demostrado que actividades físicas generales pueden incidir en el desarrollo de determinados rasgos (Cox y Mays, 2000), mientras que otros, como ciertas variaciones dentales, parecen mantenerse estables, sin verse afectados durante el desarrollo del individuo por condiciones ambientales. En cuanto a la subjetividad del observador, se ha documentado que puede mitigarse mediante el uso de pruebas de concordancia interobservador e intraob-

servador, que permiten evaluar la consistencia en la identificación de los rasgos (Case *et al.*, 2017; Mann, 1990; Silva, 2011).

Hacia un enfoque integrado: combinaciones de rasgos

Uno de los principales desafíos en los estudios de rasgos no-métricos es que, en la mayoría de los casos, su patrón de herencia permanece desconocido (Cockerill *et al.*, 2024, 2025). Se ha sugerido que tanto los rasgos craneales como los postcraneales responden a un modelo poligénico más que monogénico (Karapetian, 2017). Sin embargo, ni los genes específicos involucrados, ni la constitución genética ni los factores epigenéticos que regulan su expresión fenotípica han sido aún caracterizados con precisión. Para que un rasgo pueda utilizarse como aproximación genética, debería ser independiente de varios factores, como la edad, el sexo o la coexistencia con otros rasgos asociados a actividades específicas, como las entesopatías. No obstante, múltiples estudios han señalado que la mayoría de los rasgos, especialmente los postcraneales, están influenciados por una combinación de factores biológicos y de estilo de vida (Bolanowski *et al.*, 2005; Byron *et al.*, 2018; Hunt y Bullen, 2007; Khudaverdyan, 2018b; Mays, 2008; Mellado *et al.*, 2014; Radi *et al.*, 2013; Sugimoto *et al.*, 2009), lo que limita su aplicación directa en estudios de parentesco y dificulta el uso de herramientas estadísticas como la Medida Media de Divergencia (MMD).

Una alternativa consiste en analizar combinaciones de rasgos no-métricos presentes en un mismo individuo (Cockerill *et al.*, 2021), con el objetivo de identificar asociaciones que se repitan en otros miembros de un grupo. Este enfoque se basa en reconocer conjuntos de rasgos morfológicos localizados en una misma área anatómica, como facetas articulares e inserciones musculares en un mismo hueso, para inferir patrones de actividad o estilos de vida. Así, en contextos donde no es posible aplicar rasgos no-métricos individuales con fines de estimación de parentesco, este tipo de análisis puede ofrecer información valiosa sobre relaciones sociales o vínculos entre individuos enterrados en proximidad espacial, como en agrupaciones de tumbas o enterramientos.

Dado que la interpretación de vínculos entre individuos inhumados en grupo depende, en parte, de comprender la etiología de los rasgos no-métricos combinados, resulta fundamental avanzar en su estudio. En este contexto, es especialmente relevante distinguir entre variantes anatómicas normales y secuelas de traumatismos, ya que ambas pueden manifestarse de forma similar en el registro osteológico (Mann y Hunt, 2019). Para facilitar esta diferenciación, se han desarrollado herramientas informáticas que permiten analizar y clasificar características morfológicas en restos óseos con mayor precisión (Andrade *et al.*, 2016; Chrysostomou y Thompson, 2016).

El análisis combinado de distintos rasgos no-métricos ha cobrado relevancia en el estudio de las relaciones sociales y familiares en poblaciones del pasado. Algunos trabajos centrados en la prevalencia de combinaciones específicas de rasgos dentales no-métricos han permitido identificar afinidades fenotípicas entre poblaciones, así como individualizar posibles linajes (Marado y Silva, 2018; Waters-Rist *et al.*, 2016). Estos estudios también han revelado que ciertas combinaciones de rasgos tienden a acentuarse a lo largo de las generaciones, mientras que otras se atenúan, lo que abre la posibilidad de proyectar trayectorias fenotípicas poblacionales hacia el futuro. Más recientemente, el enfoque basado en la combinación de rasgos se ha aplicado a la identificación de diferentes especies de homínidos (Pablos *et al.*, 2017; Prang, 2016), aunque esta estrategia comparativa ya había sido utilizada desde la década de 1980 (Stern y Susman, 1983).

Las combinaciones de rasgos dentales no-métricos han demostrado ser útiles para identificar diferencias poblacionales (Rathmann *et al.*, 2017). Sin embargo, también se ha documentado el valor de las combinaciones de rasgos no dentales para detectar relaciones entre individuos inhumados en un mismo enterramiento, incluso cuando los restos carecen de conexión anatómica (Cockerill *et al.*, 2021). Este enfoque resulta particularmente valioso cuando los rasgos dentales no están disponibles, porque nos permiten distinguir entre diferentes grupos dentro de un área funeraria (McIlvaine *et al.*, 2014; Rathmann *et al.*, 2021). En casos donde no se observa relación genética entre individuos que comparten combinaciones morfológicas similares y fueron inhumados en contextos comparables—como una ubicación específica en el cementerio o una tipología funeraria común (cistas, túmulos, etc.)—se ha propuesto que dichas similitudes podrían reflejar prácticas compartidas en vida. Así, es posible interpretar que ciertos grupos poblacionales seleccionaban espacios de entierro según la ocupación o el rol social de los individuos. Aunque sigue abierta la posibilidad de identificar combinaciones genéticas que expliquen la aparición simultánea de varios rasgos no-métricos, esta interpretación alternativa ofrece una vía complementaria para comprender morfologías en contextos funerarios (Cox y Mays, 2000; Grüneberg, 1952; Laughlin y Jørgensen, 1956).

El análisis de combinaciones de rasgos ha comenzado a aplicarse también en las ciencias forenses, donde se ha evaluado su utilidad para individualizar restos humanos a partir de patrones morfológicos recurrentes (Palamenghi *et al.*, 2021, 2024). En este contexto, las similitudes en los rasgos postcraneales suelen interpretarse como el resultado de actividades físicas compartidas por los miembros de un mismo grupo cultural, lo cual refleja un estilo de vida común (Movsesian y Vagner-Sapukhina, 2021).

El futuro de la investigación de rasgos no-métricos

Muchos rasgos postcraneales se consideran de origen mecánico (Hauser y De Stefano, 1989), y se ha demostrado que incluso aquellos con una posible base genética pueden verse influidos por el estrés mecánico. Este fenómeno ha sido documentado en casos como la sacralización de la quinta vértebra lumbar (Hayes, 1921), la doble faceta del atlas (Hauser y De Stefano, 1989), el tercer trocánter (Velemínsky y Dobisíková, 2005), el *os acromiale* (Fury, 2012; Hunt y Bullen, 2007), la apertura septal (Mays, 2008), la placa del fémur y la fosa de Allen (Radi *et al.*, 2013), así como la exostosis de la fosa trocantérica del fémur (Mellado *et al.*, 2014), entre otros. Estos ejemplos refuerzan la necesidad de considerar factores funcionales y biomecánicos al interpretar la presencia y frecuencia de rasgos no-métricos en contextos bioarqueológicos.

Aunque existe una base empírica sólida para considerar los rasgos postcraneales como herramientas útiles en el análisis de parentesco y en el estudio de patrones migratorios (Cvrček *et al.*, 2018; Saunders y Popovich, 1978; Velemínsky *et al.*, 2008; Velemínsky y Dobisíková, 2005), su aplicación presenta ciertas limitaciones metodológicas. Uno de los principales requisitos del análisis mediante la MMD, frecuentemente empleado en estos estudios, es que los rasgos seleccionados no estén significativamente correlacionados entre sí. No obstante, esta condición no siempre se cumple, ya que se ha demostrado que muchos rasgos postcraneales no-métricos presentan correlaciones internas, lo que compromete su independencia estadística (Spiros y Hefner, 2020), como ya se ha mencionado previamente.

Es posible analizar si la asociación de ciertos rasgos no-métricos — tanto de origen genético como adquirido — puede utilizarse para identificar grupos dentro de un cemen-

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a la Facultad de Biología de la Universidad de Atenas por las fotografías utilizadas en este trabajo y por su amabilidad.

terio (Cockerill *et al.*, 2021, 2024). El método de combinación de rasgos ya ha mostrado resultados prometedores en contextos con restos humanos desarticulados y dispersos (Cockerill *et al.*, 2021). Sin embargo, su aplicación en contextos ideales, con esqueletos articulados o hallados en posición anatómica original, podría ofrecer una perspectiva más completa, permitiendo estudiar patrones de asociación no solo en un hueso aislado, sino a nivel corporal, incluyendo huellas de actividades que afectan múltiples elementos esqueléticos.

Investigaciones recientes han demostrado que ciertos rasgos postcraneales de origen claramente mecánico pueden coincidir en individuos que comparten variantes genéticas específicas (Movsesian y Vagner-Sapukhina, 2021). Esto podría explicarse por la transmisión intergeneracional de actividades específicas—como el uso del arco o técnicas particulares de fabricación cerámica— que, aunque no genéticamente determinadas, dejan marcas osteológicas similares a través de mecanismos epigenéticos. Este tipo de coincidencias refleja la complejidad inherente al estudio de combinaciones de rasgos no métricos y subraya la necesidad de seguir ampliando la investigación en este campo.

CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES

Samuel J. Cockerill: Escritura - preparación del borrador original (principal), Investigación (principal), Metodología (principal). Matilde Arnay-De-La-Rosa: Escritura - revisión y edición (principal), Conceptualización (directora), Supervisión (principal). Emilio González-Reimers: Escritura - revisión y edición (principal), Conceptualización (director), Supervisión (principal).

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida Prado, P. S., Garcia-Donas, J. G., Langstaff, H., Cunha, E., Kyriakou, P. y Kranioti, E. F. (2016). Os parietale partitum: Exploring the prevalence of this trait in four contemporary populations. *HOMO*, 67(4), 261–272. <https://doi.org/10.1016/j.jchb.2016.04.001>
- Alsoleihat, F. y Khraisat, A. (2013). The phenetic distances of the living Druze from other human populations suggest a major genetic drift from the Western Eurasian ancestral category. *HOMO*, 64(5), 377–390. <https://doi.org/10.1016/j.jchb.2013.07.002>
- Alt, K. W., Pichler, S., Vach, W., Huckenbeck, W. y M. Stloukal. (1996). Bronze Age family burial Velke Pavlovce. Verification of kinship hypothesis by odontologic and other nonmetric traits. *HOMO*, 46(3), 256–266.
- Alt, K. W. y Vach, W. (1995). Odontologic kinship analysis in skeletal remains: concepts, methods, and results. *Forensic Science International*, 74(1–2), 99–113.
- Amundson, R. (2005). *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge University Press.
- Andrade, B., Dias, P., Coelho, C., Coelho, J., Navega, D., Wasterlain, S. N., Ferreira, M. T. y Santos, B. S. (2016). Towards automatic non-metric traits analysis on 3D models of skulls. 23rd Portuguese Meeting on Computer Graphics and Interaction (EPCGI) (pp. 1-7), Covilha, Portugal. <https://doi.org/10.1109/EPCGI.2016.7851196>

- Ansorge, H. (2001). Assessing non-metric skeleton characters as a morphological tool. *Zoology*, 104(3), 268–277. <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00032>
- Arnay-de-la-Rosa, M., González-Reimers, E., Velasco-Vázquez, J. y Santolaria-Fernández, F. (2001). Auricular exostoses among the prehistoric population of different islands of the Canary Archipelago. *Annals of Otolaryngology & Laryngology*, 110(11), 1080–1083. <https://doi.org/10.1177/000348940111001117>
- Ashwini, S., Kumar, P. y Shetty, S. (2017). An osteological study of nutrient foramina in radius and ulna with its embryological and clinical significance. *International Journal of Anatomy and Research*, 5(2.3), 3891–3895. <https://doi.org/10.16965/ijar.2017.197>
- Bass, W. M. (1987). *Human Osteology. A laboratory Field Manual* (3rd ed.). Missouri Archaeological Society.
- Benson, K. R. (2001). T. H. Morgan's resistance to the chromosome theory. *Nature Reviews Genetics*, 2(6), 469–474. <https://doi.org/10.1038/35076532>
- Berry, A., y Berry, R. J. (1967). Epigenetic variation in the human cranium. *Journal of Anatomy*, 101(2), 361–379.
- Berry, A. C. (1975). Factors affecting the incidence of non-metrical skeletal variants. *Journal of Anatomy*, 120(3), 519–535.
- Bolanowski, W., Smiszkiewicz-Skwaraska, A., Polguj, M. y Jedrzejewski, K. S. (2005). The occurrence of the third trochanter and its correlation to certain anthropometric parameters of the human femur. *Folia Morphologica*, 64(3), 168–175.
- Byron, C., Segreti, M., Hawkinson, K., Herman, K. y Patel, S. (2018). Dietary material properties shape cranial suture morphology in the mouse calvarium. *Journal of Anatomy*, 233(6), 807–813. <https://doi.org/10.1111/joa.12888>
- Carter, K., Worthington, S. y Smith, T. M. (2014). News and views: Non-metric dental traits and hominin phylogeny. *Journal of Human Evolution*, 69, 123–128. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.01.003>
- Case, D. T., Jones, L. B. y Offenbecker, A. M. (2017). Skeletal kinship analysis using developmental anomalies of the foot. *International Journal of Osteoarchaeology*, 27(2), 192–205. <https://doi.org/10.1002/oa.2529>
- Chrysostomou, P. y Thompson, T. J. U. (2016). Anthropology: Ancestry Assessment. En J. Payne-James y R. W. Byard (Eds.), *Encyclopedia of Forensic and Legal Medicine (Second Edition)* (pp. 162–168). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800034-2.00028-8>
- Coble, M. D., Loreille, O. M., Wadhams, M. J., Edson, S. M., Maynard, K., Meyer, C. E., Niederstätter, H., Berger, C., Berger, B., Falsetti, A. B., Gill, P., Parson, W. y Finelli, L. N. (2009). Mystery solved: the identification of the two missing Romanov children using DNA analysis. *PLOS ONE*, 4(3), e4838. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004838>
- Cocilovo, J. A., Varela, H. y O'Brien, T. G. (2009). La divergencia genética entre poblaciones del área andina centro meridional evaluada mediante rasgos no métricos del cráneo. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 11(1), 43–59.
- Cockerill, S. J., Alberto-Barroso, V., Arnay-De-La-Rosa, M. y González-Reimers, E. (2024). Intracemetery relationships: Non-metric trait combination analysis of Maspalomas of Gran Canaria (Canary Islands, Spain). *Anthropologischer Anzeiger*, 81(4), 433–447. <https://doi.org/10.1127/anthranz/2024/1785>
- Cockerill, S. J., Arnay-De-La-Rosa, M. y González-Reimers, E. (2021). Guild burials or family graves? Intrapopulation relationship analysis of 18th century La Concepción church cemetery in Santa Cruz de Tenerife, Canary Islands. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 37, 102915. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.102915>
- Cockerill, S. J., Arnay-de-la-Rosa, M. y González-Reimers, E. (2025). An Atlas of Anatomical Variants of the Human Talus. *Journal of morphology*, 286(1), e70023. <https://doi.org/10.1002/jmor.70023>

- Cockerill, S. J. y Rodríguez Caraballo, S. (2022). El astrágalo como un indicador para el estudio de la infancia en las poblaciones prehispánicas de las islas Canarias. *Revista Española de Antropología Física*, 46, 40-50.
- Cox, M. y Mays, S. (2000). *Human Osteology in Archaeology and Forensic Science*. Greenwich Medical Media Limited.
- Crubezy, É. y Sellier, P. (1990). Caractères discrets et "recrutement" des ensembles sépulcraux. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 2(3), 171-177. <https://doi.org/10.3406/bm-sap.1990.1756>
- Csanády, A. y Mošanský, L. (2021). Morphometric analysis of skull features and sexual size dimorphism in *Microtus arvalis* from Slovakia. *Biologia*, 76, 2913-2920. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00764-3>
- Cvrček, J., Velemínský, P., Dupej, J., Jor, T. y Brůžek, J. (2021). Kinship and the familial occurrence of skeletal developmental anomalies in the noble Swéerts-Sporck family (Bohemia, 17th to 20th centuries). *International Journal of Paleopathology*, 34, 163-167. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2021.07.005>
- Cvrček, J., Velemínský, P., Dupej, J., Vostrý, L. y Brůžek, J. (2018). Kinship and morphological similarity in the skeletal remains of individuals with known genealogical data (Bohemia, 19th to 20th centuries): A new methodological approach. *American Journal of Physical Anthropology*, 167(3), 541-556. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23683>
- De Coster, G., Van Dongen, S., Malaki, P., Muchane, M., Alcántara-Exposito, A., Matheve, H. y Lens, L. (2013). Fluctuating asymmetry and environmental stress: understanding the role of trait history. *PLoS ONE*, 8(3), e57966. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057966>
- DeLisi, C. (1988). The Human Genome Project: The ambitious proposal to map and decipher the complete sequence of human DNA on JSTOR. *American Scientist*, 76(5), 488-493.
- Di Ieva, A., Bruner, E., Davidson, J., Pisano, P., Haider, T., Stone, S. S., Cusimano, M. D., Tschabitscher, M. y Grizzi, F. (2013). Cranial sutures: a multidisciplinary review. *Child's Nervous System*, 29(6), 893-905. <https://doi.org/10.1007/s00381-013-2061-4>
- Dutour, O. Hublin, J. J., y Vandermeersch, B. (2005). *Objets et méthodes en paléanthropologie*. Orientations et méthodes.
- Edgar, H. J. H. y Lease, L. R. (2007). Correlations between deciduous and permanent tooth morphology in a European American sample. *American Journal of Physical Anthropology*, 133(1), 726-734. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20564>
- Eisová, S., Naňka, O., Velemínský, P. y Bruner, E. (2021). Craniovascular traits and braincase morphology in craniostotic human skulls. *Journal of Anatomy*, 239(5), 1050-1065. <https://doi.org/10.1111/joa.13506>
- Falconer, D. S. (1960). *Quantitative Genetics*. Roland Press.
- Falconer, D. S. (1965). The inheritance of liability to certain diseases, estimated from the incidence among relatives. *Annals of Human Genetics*, 29(1), 51-76. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1965.tb00500.x>
- Finnegan, M. (1978). Non-metric variation of the infracranial skeleton. *Journal of Anatomy*, 125(1), 23.
- Frassanito, P. y Di Rocco, C. (2011). Depicting cranial sutures: a travel into the history. *Child's Nervous System*, 27(8), 1181-1183. <https://doi.org/10.1007/s00381-010-1352-2>
- Freimer, N. y Sabatti, C. (2003). The Human Phenome Project. *Nature Publishing Group*, 34(1), 15-21. <https://doi.org/10.1038/ng0503-15>
- Fury, C. A. (2012). *The social history of English seamen, 1485-1649*. Boydell Press.
- Gawlikowska-Sroka, A., Stocki, Ł., Dąbrowski, P., Kwiatkowska, B., Szczurowski, J. y Czerwiński, F. (2013). Topography of the mental foramen in human skulls originating from different time periods. *HOMO*, 64(4), 286-295. <https://doi.org/10.1016/j.jchb.2013.03.009>

- Grüneberg, H. (1952). Genetical studies on the skeleton of the mouse. *Journal of Genetics*, 51(1), 95. <https://doi.org/10.1007/BF02986708>
- Guatelli-Steinberg, D., Irish, J. D. y Lukacs, J. R. (2001). Canary islands-north African population affinities: measures of divergence based on dental morphology. *HOMO*, 52(2), 173–188. <https://doi.org/10.1078/0018-442X-00027>
- Hanihara, T. (2008). Morphological variation of major human populations based on nonmetric dental traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 136(2), 169–182. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20792>
- Hauser, G. y De Stefano, G. F. (1989). *Epigenetic variants of the Skull*. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung.
- Hayes, M. R. J. (1921). Sacralisation of the fifth lumbar vertebra. *Dublin Journal of Medical Science* (1920-1922), 2(4), 152–160. <https://doi.org/10.1007/BF02974824>
- Herrera, B., Hanihara, T. y Godde, K. (2014). Comparability of multiple data types from the bering strait region: cranial and dental metrics and nonmetrics, mtDNA, and Y-chromosome DNA. *American Journal of Physical Anthropology*, 154(3), 334–348. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22513>
- Howe, W. L. y Parsons, P. A. (1967). Genotype and environment in the determination of minor skeletal variants and body weight in mice. *Development*, 17(2), 283–292.
- Hubbard, A. R., Guatelli-Steinberg, D. y Irish, J. D. (2015). Do nuclear DNA and dental nonmetric data produce similar reconstructions of regional population history? An example from modern coastal Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, 157(2), 295–304. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22714>
- Hunt, D. R. y Bullen, L. (2007). The frequency of os acromiale in the Robert J. Terry Collection. *International Journal of Osteoarchaeology*, 17(3), 309–317. <https://doi.org/10.1002/oa.877>
- Iorio, A., Battistini, A., De, A., Caldarini, C., Di, G., Pantano, W. y Catalano, P. (2012). Two mausoleums of Imperial Rome: New insights from the study of non-metric traits of the human skull. *Journal of Biological Research-Bollettino della Società Italiana di Biologia Sperimentale*, 85(1), 236–238. <https://doi.org/10.4081/jbr.2012.4123>
- Irish, J. D. (2006). Who were the ancient Egyptians? Dental affinities among Neolithic through postdynastic peoples. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(4), 529–543. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20261>
- Irish, J. D., Morez, A., Girdland Flink, L., Phillips, E. L. W. y Scott, G. R. (2020). Do dental nonmetric traits actually work as proxies for neutral genomic data? Some answers from continental- and global-level analyses. *American Journal of Physical Anthropology*, 172(3), 347–375. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24052>
- Işcan, M. I. y Kennedy, K. A. R. (1994). *Reconstruction of life from the skeleton*. Wiley-Liss.
- Jianing, H. E. (2021). Progress and prospects on osteological study of ancient human remains in China. *Acta Anthropologica Sinica*, 40(02), 165. <https://doi.org/10.16359/j.1000-3193/AAS.2021.0016>
- Karapetian M. K. (2017). Discrete morphological variants of human cervical vertebrae: Exploring pattern of distribution and biological significance. *Homo*, 68(3), 176–198. <https://doi.org/10.1016/j.jchb.2017.03.003>
- Katzenberg, M. A. y Saunders, S. R. (Eds.). (2007). *Biological anthropology of the human skeleton* (2nd ed). John Wiley & Sons.
- Kawakubo, Y., Dodo, Y. y Kuraoka, A. (2013). Two hyperostotic non-metric traits, caroticoclinoid foramen and pterygospinous foramen, which appear at an early developmental stage in the human cranium. *Anthropological Science*, 121(2), 123–130. <https://doi.org/10.1537/ase.130508>
- Kennedy, G. E. (1986). The relationship between auditory exostoses and cold water: A latitudinal analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 71(4), 401–415. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330710403>

- Khudaverdyan, A. Y. (2018a). Illuminating the processes of microevolution: A bioarchaeological analysis of dental non-metric traits from Armenian Highland. *HOMO*, 69(6), 304–323. <https://doi.org/10.1016/j.jchb.2018.10.002>
- Khudaverdyan, A. Y. (2018b). Tumpline deformation on skulls from late Bronze and early Iron Age Armenia: a cause of enigmatic cranial superstructures? *Mankind Quarterly*, 59(1). <https://doi.org/10.46469/mq.2018.59.1.2>
- Khudaverdyan, A. Y. (2012). Nonmetric cranial variation in human skeletal remains from Armenia. *Acta Biologica Szegediensis*, 56, 13–24.
- Kondo, S. y Manabe, Y. (2016). Analytical methods and interpretation of variation in tooth morphology. *Journal of Oral Biosciences*, 58(3), 85–94. <https://doi.org/10.1016/j.job.2016.04.001>
- Kumar, S., Ratnesh, R., Fatima, N., Jawed Akhtar, Md. y Kumar, V. (2017). Morphological study of nutrient foramina of human radius and their clinical importance. *IAIM*, 4(7), 105–110.
- Lamarck, J. B. (1986). *Filosofía Zoológica*. Alta Fulla.
- Lane, R. A. y Sublett, A. J. (1972). Osteology of social organization: residence pattern. *American Antiquity*, 37(02), 186–201. <https://doi.org/10.2307/278205>
- Laughlin, W. S. y Jørgensen, J. B. (1956). Isolate variation in greenlandic Eskimo crania. *Human Heredity*, 6(1), 3–12. <https://doi.org/10.1159/000150804>
- Le Minor, J. M., Mousson, J. F., de Mathelin, P. y Bierry, G. (2016). Non-metric variation of the middle phalanges of the human toes (II–V): long/short types and their evolutionary significance. *Journal of Anatomy*, 228(6), 965–974. <https://doi.org/10.1111/joa.12462> Wu
- Lehmann, L. y Stefen, C. (2021). Study of non-metric characters of the skull to determine the epigenetic variability in populations of the european wildcat (*Felis silvestris silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*). *Mammalian Biology*, 101, 407–417. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00119-0>
- Lind, R. (1975). *Studies in Pre-Vesalian Anatomy: Biography, Translations, Documents*. American Philosophical Society.
- Lukacs, J. R. y Pal, J. N. (2013). Dental morphology of early Holocene foragers of North India: Non-metric trait frequencies and biological affinities. *HOMO*, 64(6), 411–436. <https://doi.org/10.1016/j.jchb.2013.08.003>
- Mandal, F. B. (2015). *Introduction to Evolutionary Biology*. CBS Publishers & Distributors Pvt Ltd.
- Mann, R. y Hunt, D. (2019). Non-metric traits and anatomical variants that can mimic trauma in the human skeleton. *Forensic Science International*, 301, 202–224. <https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2019.05.039>
- Mann, R., Hunt, D. y Lozanoff, S. (2016). *Photographic Regional Atlas of Non-Metric Traits and Anatomical Variants in the Human Skeleton*. Charles C Thomas Pub Ltd.
- Mann, R. W. (1990). Calcaneus secundarius: Description and frequency in six skeletal samples. *American Journal of Physical Anthropology*, 81(1), 17–25. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330810104>
- Marado, L. M. y Silva, A. M. (2018). Dental and oral nonmetric traits in a Coimbra reference sample: Testing intrasample chronological and spatial variation. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 10(5), 1165–1177. <https://doi.org/10.1007/s12520-016-0455-4>
- Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Harvard University Press.
- Mays, S. (2008). Septal aperture of the humerus in a mediaeval human skeletal population. *American Journal of Physical Anthropology*, 136(4), 432–440. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20826>
- McDougall, A. (1955). The Os Trigonum. *The Journal of Bone and Joint Surgery. British Volume*, 37(2), 257–265. <https://doi.org/10.1302/0301-620X.37B2.257>

- McIlvaine, B. K., Schepartz, L. A., Larsen, C. S. y Sciulli, P. W. (2014). Evidence for long-term migration on the Balkan Peninsula using dental and cranial nonmetric data: Early interaction between Corinth (Greece) and its colony at Apollonia (Albania). *American Journal of Physical Anthropology*, 153(2), 236–248. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22425>
- McVaugh, M. (2006). *The rational surgery of the middle ages*. Sismel.
- Mellado, J., Quintana, I., Yanguas, N., Artola, J. S., Sanmartín, I. y Cabrejas, R. C. (2014). *Normal anatomy and variations of the proximal femur: A reappraisal with 64-slice MDCT*. European Society of Radiology conference 2014.
- Mokoena, P., Billings, B. K., Bidmos, M. A. y Mazenganya, P. (2017). Sex estimation using dimensions around the nutrient foramen of the long bones of the arm and forearm in South Africans. *Forensic Science International*, 278, 404.e1–404.e5. <https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2017.06.037>
- Movsesian, A. A. (2013). Nonmetric cranial trait variation and population history of medieval east slav-
vic tribes. *American Journal of Physical Anthropology*, 152(4), 495–505. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22386>
- Movsesian, A. A., Bakholdina, V. Y. y Pezhemsky, D. V. (2014). Biological diversity and population history of Middle Holocene hunter-gatherers from the Cis-Baikal region of Siberia. *American Journal of Physical Anthropology*, 155(4), 559–570. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22608>
- Movsesian, A. A. y Vagner-Sapukhina, E. A. (2021). Infracranial versus cranial nonmetric traits and mtD-
NA data in the study of genetic divergence of human populations. *International Journal of Os-
teoarchaeology*, 31(5), 809–819. <https://doi.org/10.1002/oa.2992>
- Murlimanju, B. V., Saralaya, V. V., Somesh, M. S., Prabhu, L. V., Krishnamurthy, A., Chettiar, G. K. y Pai, M. M. (2015). Morphology and topography of the parietal emissary foramina in South Indians: an ana-
tomical study. *Anatomy & Cell Biology*, 48(4), 292–298. <https://doi.org/10.5115/acb.2015.48.4.292>
- Nayak, S. R., Kumar, M., Krishnamurthy, A., Prabhu, L. V., D'Costa, S., Ramanathan, L. A., Potu, B. K. y
Gorantla, V. R. (2007). Population distance between Dakshina Kannada (South India) and Gujarati
(North India) population using infracranial nonmetric traits. *Romanian Journal of Morphology and
Embryology*, 48(4), 369–372.
- Nikita, E., Mattingly, D. y Lahr, M. M. (2012). Sahara: Barrier or corridor? Nonmetric cranial traits and
biological affinities of North African late holocene populations. *American Journal of Physical
Anthropology*, 147(2), 280–292. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21645>
- Ongeti, K. W., Obimbo, M. M., Bundi, P. K., Ogeng'o, J. y Ongeti, K. W. (2007). Anatomical Variation of
Position and Location of the Fibula Nutrient Foramen in Adult Kenyans. *East African Orthopaedic
Journal*, 1(1), 16–18. <https://doi.org/10.4314/eaaj.v1i1.49452>
- Pablos, A., Pantoja-Pérez, A., Martínez, I., Lorenzo, C. y Arsuaga, J. L. (2017). Metric and morpho-
logical analysis of the foot in the Middle Pleistocene sample of Sima de los Huesos (Sierra de
Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International*, 433, 103–113. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.08.044>
- Palamenghi, A., Borlando, A., De Angelis, D., Sforza, C., Cattaneo, C. y Gibelli, D. (2021). Exploring the
potential of cranial non-metric traits as a tool for personal identification: the never-ending dilem-
ma. *International Journal of Legal Medicine*, 135, 2509–2518. <https://doi.org/10.1007/s00414-021-02654-4>
- Palamenghi, A., Caccia, G., Mazzarelli, D., De Angelis, D., Campobasso, C., Donida Labati, R., Scotti, F.,
Cappella, A., Piuri, V., Cattaneo, C. y Gibelli, D. (2024). Can frequencies of cranial non-metric traits
be used for personal identification? Application to a real case of humanitarian forensic anthropo-
logy. *Italian Journal of Anatomy and Embryology*, 128, 293.
- Palancar, C. A., García-Martínez, D., Radović, D., Llidó, S., Mata-Escolano, F., Bastir, M. y Sanchis-Gi-
meno, J. A. (2020). Krapina atlases suggest a high prevalence of anatomical variations in the first
cervical vertebra of Neanderthals. *Journal of Anatomy*, 237(3), 579–586. <https://doi.org/10.1111/joa.13215>

- Panneerchelvam, S. y Norazmi, M. N. (2003). Forensic DNA profiling and database. *The Malaysian Journal of Medical Sciences: MJMS*, 10(2), 20–26.
- Picin, A., Hajdinjak, M., Nowaczewska, W., Benazzi, S., Urbanowski, M., Marciszak, A., Fewlass, H., Socha, P., Stefaniak, K., Żarski, M., Wiśniewski, A., Hublin, J. J., Nadachowski, A. y Talamo, S. (2020). New perspectives on Neanderthal dispersal and turnover from Stajnia Cave (Poland). *Scientific Reports*, 10(1), 14778. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71504-x>
- Pilloud, M. A. y Larsen, C. S. (2011). "Official" and "practical" kin: Inferring social and community structure from dental phenotype at Neolithic Çatalhöyük, Turkey. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(4), 519–530. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21520>
- Piontek, J. (1988). Natural selection and non-metric traits in skeletal populations. *Human Evolution*, 3, 321–327. <https://doi.org/10.1007/bf02447213>
- Prang, T. C. (2016). The subtalar joint complex of Australopithecus sediba. *Journal of Human Evolution*, 90, 105–119. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.10.009>
- Radi, N., Mariotti, V., Riga, A., Zampetti, S., Villa, C. y Belcastro, M. G. (2013). Variation of the anterior aspect of the femoral head-neck junction in a modern human identified skeletal collection: Variation of the Femoral Head-Neck Junction. *American Journal of Physical Anthropology*, 152(2), 261–272. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22354>
- Rathmann, H., Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Creanza, N., Hanihara, T. y Harvati, K. (2017). Reconstructing human population history from dental phenotypes. *Scientific Reports*, 7(1), 12495. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12621-y>
- Rathmann, H., Stoyanov, R. y Posamentir, R. (2021). Comparing individuals buried in flexed and extended positions at the Greek colony of Chersonesos (Crimea) using cranial metric, dental metric, and dental nonmetric traits. *International Journal of Osteoarchaeology*, 32(1), 49–63. <https://doi.org/10.1002/oa.3043>
- Rhys Evans, P. y Cameron, M. (2017). Aural exostoses (surfer's ear) provide vital fossil evidence of an aquatic phase in Man's early evolution. *Annals of The Royal College of Surgeons of England*, 99(8), 594. <https://doi.org/10.1308/rcsann.2017.0162>
- Riddick, L., Brogdon, B. G., Lasswell-Hoff, J. y Delmas, B. (1983). Radiographic identification of charred human remains through use of the dorsal defect of the patella. *Journal of Forensic Sciences*, 28(1), 263–267.
- Rothhammer, F. y Cocilovo, J. A. (2008). Cranial microdifferentiation in the coast of Arica and Azapa valley of Northern Chile: Summary of results and conclusions. *Chungará (Arica)*, 40(ESPECIAL), 309–315. <https://doi.org/10.4067/S0717-73562008000300007>
- Rothhammer, F., Cocilovo, J. A. y Silva, C. (2006). Craniometric variation in the Azapa Valley: Reply to Sutter and Mertz (2004). *American Journal of Physical Anthropology*, 131(4), 456–457. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20448>
- Sangari, S. K., Dossous, P.-M., Heineman, T. y Mtui, E. P. (2015). Dimensions and Anatomical Variants of the Foramen Transversarium of Typical Cervical Vertebrae. *Anatomy Research International*, 2015, 1–5. <https://doi.org/10.1155/2015/391823>
- Saunders, S. R. y Popovich, F. (1978). A family study of two skeletal variants: Atlas bridging and clivoid bridging. *American Journal of Physical Anthropology*, 49(2), 193–203. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330490207>
- Schmidt, R. W. y Seguchi, N. (2016). Craniofacial variation of the Xiongnu Iron Age nomads of Mongolia reveals their possible origins and population history. *Quaternary International*, 405, 110–121. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.11.035>
- Silva, A. M. (2011). Foot anomalies in the Late Neolithic/Chalcolithic population exhumed from the rock cut cave of São Paulo 2 (Almada, Portugal). *International Journal of Osteoarchaeology*, 21(4), 420–427. <https://doi.org/10.1002/oa.1148>

- Silverstone, A. M. y Hammell, L. (2002). Spinal deformities in farmed Atlantic salmon. *The Canadian Veterinary Journal*, 43(10), 782–784.
- Sjovold. (1977). A method for familial studies based on minor skeletal variants. *OSSA*, 3(4), 97–107.
- Sjøvold, T. (1984). A report on the heritability of some cranial measurements and non-metric traits. En G. N. Van Vark y W. W. Howells (Eds.), *Multivariate Statistical Methods in Physical Anthropology: A Review of Recent Advances and Current Developments* (pp. 223–246). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-6357-3_14
- Spiros, M. C. y Hefner, J. T. (2020). Ancestry estimation using cranial and postcranial macromorphoscopic traits. *Journal of Forensic Sciences*, 65(3), 921–929. <https://doi.org/10.1111/1556-4029.14231>
- Standen, V. G., Arriaza, B. T. y Santoro, C. M. (1997). External auditory exostosis in prehistoric Chilean populations: A test of the cold water hypothesis. *American Journal of Physical Anthropology*, 103(1), 119–129.
- Stern, J. T. y Susman, R. L. (1983). The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), 279–317. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330600302>
- Strouhal, E. y Jungwirth, J. (1979). Paleogenetics of the late Roman-early Byzantine cemeteries at Sa-yala, Egyptian Nubia. *Journal of Human Evolution*, 8, 699–703.
- Sugimoto, K., Takakura, Y., Okahashi, K., Tanaka, Y., Ohshima, M. y Kasanami, R. (2009). Enlarged peroneal tubercle with peroneus longus tenosynovitis. *Journal of Orthopaedic Science*, 14(3), 330–335. <https://doi.org/10.1007/s00776-008-1326-3>
- Sutter, R. C. y Mertz, L. (2004). Nonmetric cranial trait variation and prehistoric biocultural change in the Azapa Valley, Chile. *American Journal of Physical Anthropology*, 123(2), 130–145. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10311>
- Titelbaum, A. R., Fresh, S., McNeil, B. E. y Ibarra Asencios, B. (2021). Three cases of brachydactyly type E from two commingled tombs at the late intermediate period—late horizon site of Marcajirca, Ancash, Perú. *International Journal of Paleopathology*, 33, 146–157. <https://doi.org/10.1016/j.ijpp.2021.04.006>
- Tolmacheva, Y. P., Sapozhnikov, A. S. y Petukhov, S. Y. (2021). A study of axial skeletal anomalies in common roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from the Angara River system. *Journal of Ichthyology*, 61(5), 731–737. <https://doi.org/10.1134/S0032945221040159>
- Ullinger, J. M., Sheridan, S. G., Hawkey, D. E., Turner, C. G. y Cooley, R. (2005). Bioarchaeological analysis of cultural transition in the southern Levant using dental nonmetric traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(2), 466–476. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20074>
- Velasco-Vazquez, J., Betancor-Rodriguez, A., Arnay-De-La Rosa, M. y Gonzalez-Reimers, E. (2000). Auricular exostoses in the prehistoric population of Gran Canaria. *American Journal of Physical Anthropology*, 112(1), 49–55.
- Velemínsky, P. y Dobisíková, M. (2005). Morphological likeness of the skeletal remains in a Central European family 17th to 19th century. *HOMO*, 56, 173–196.
- Velemínsky, P., Dobisíková, M., Stránska, P. y Velemínsky, J. (2008). Biological Diversity of Non-metric traits in the great Moravian Population-the Comparison of the Mikulcice power Centre and its Hinterland. En P. Velemínsky y L. Poláček (Eds.) *Studien Zum Burgwall von Mikulcice VIII. Anthropological and Epidemiological Characterization of Great-Moravian Population in Connection with the Social and Economic Structure*. Archaeologický ústav Akademie věd. Brno. Suppl. 50, 265–304.
- Verna, E. y Villotte, S. (2016). Several Infra-cranial Non-metric Variations in a Single Neolithic individual: A Common Genetic Underlying Predisposition? *International Journal of Osteoarchaeology*, 26(6), 1113–1118. <https://doi.org/10.1002/oa.2522>
- Villotte, S. y Knüsel, C. J. (2016). External auditory exostoses and prehistoric aquatic resource procurement. *Journal of Archaeological Science*, 6, 633–636. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2015.05.013>

- Voisin, J. L. y Obry, C. (2021). Un cas d'articulation coraco-claviculaire bilatérale exceptionnelle dans les collections du Musée de l'Homme (Paris, France). *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 33(2). <https://doi.org/10.4000/bmsap.7623>
- Wakode, N. S., Wakode, S. L. y Kujur, B. (2018). Morphometric analysis of vascular foramina in Indian dry calcaneus and its clinical applications. *Journal of Natural Science, Biology and Medicine*, 9(2), 132. https://doi.org/10.4103/jnsbm.JNSBM_35_18
- Waters-Rist, A. L., Bazaliiskii, V. I., Goriunova, O. I., Weber, A. W. y Katzenberg, M. A. (2016). Evaluating the biological discontinuity hypothesis of Cis-Baikal Early versus Late Neolithic-Early Bronze Age populations using dental non-metric traits. *Quaternary International*, 405, 122–133. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.09.060>
- Wu, X. y Athreya, S. (2013). A description of the geological context, discrete traits, and linear morphometrics of the Middle Pleistocene hominin from Dali, Shaanxi Province, China. *American Journal of Physical Anthropology*, 150(1), 141–157. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22188>