



**El patró de microestriació dental de primats  
*Catarrhini*: un model ecològic per primats  
fòssils i homínids**

*Memòria presentada per*

**Jordi Galbany i Casals**

*per a optar al grau de*

**Doctor en Biologia**

Dirigida pel Dr. Alejandro Martínez Pérez-Pérez, Professor Titular d'Antropologia  
Física de la Unitat d'Antropologia del Departament de Biologia Animal de la  
Universitat de Barcelona

Programa de Doctorat d'*Antropologia Biològica*, bienni 1999-2001

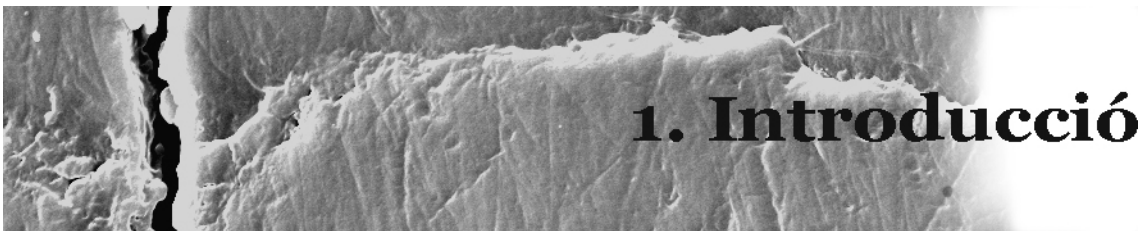
Alejandro Martínez Pérez-Pérez  
Director

Clara García Moro  
Tutora

Jordi Galbany i Casals  
Doctorand

“En biologia res no té sentit si no es  
considera sota el prisma de l’evolució”

**Theodosius Dobzhansky, 1973**





## 1.1 Som el que mengem

Som el que mengem. Aquesta senzilla afirmació que sembla no tenir res a veure amb la ciència és totalment aplicable a la biologia. L'adaptació de les espècies animals a l'alimentació ha estat un dels grans motors de l'evolució; un dels grans motors del canvi. Un dels exemples més clàssics i narrats en els llibres de text dels nostres temps són els clàssics "pinsans de Darwin", publicat a "*The origin of species*" el 1859. Charles Darwin, durant la seva volta al Món a bord del *Beagle*, va formar-se com a naturalista observant i recol·lectant nombrosos espècimens biològics. Va ser a les illes Galápagos on va poder observar i registrar de ben a prop diferents espècies de pinsans. Totes aquestes espècies tenien el plomatge de colors apagats i característiques similars, però presentaven becs diferents els uns dels altres. Uns pinsans s'havien adaptat a menjar llavors i tenien el bec gros i robust, d'altres, per contra, s'alimentaven d'insectes i presentaven un bec petit i punxegut. Aquests ocells havien poblat les diferents illes de les Galápagos a partir de migracions de pocs exemplars colonitzadors i havien experimentat una radiació adaptativa en un ampli espectre de nínxols ecològics. Així varen evolucionar diverses formes de bec a les diferents illes de l'arxipèlag, i aquestes diferències es devien a la gran diversitat d'adaptacions alimentàries d'aquells ocells. Cada població de pinsà havia desenvolupat una especialització alimentària diferent, afavorida per Selecció Natural, originant-se becs amb formes òptimes en cada una de les noves espècies, que els permetrien alimentar-se evitant la competència pels recursos tròfics o alimentaris amb les altres. Des del moment en què apareixia una explotació diferencial d'un recurs, ja no hi havia marxa enrere en el procés evolutiu i la Selecció Natural ja estava afavorint un aïllament reproductor que catalitzava aquest procés d'especiació. Podem assegurar doncs, que la dieta d'aquests animals va fer-los tal i com els coneixem actualment com a espècies diferents.

El concepte de Selecció Natural, mitjançant la supervivència dels més aptes, va ser el mecanisme proposat per Darwin després d'ordenar les seves evidències a favor de l'evolució de les espècies. Així mateix, Alfred Russell Wallace, després d'estudiar la història natural de l'arxipèlag Malai va arribar

exactament a les mateixes conclusions generals sobre l'origen de les espècies i al concepte de Selecció Natural.

Aquest famós exemple de diversificació d'un grup zoològic quan s'adapta als diversos recursos tròfics no és únic. Molts altres grups han passat pel mateix procés. Per exemple, els microquiròpters, que presenten una gran diversificació, han evolucionat fins a donar formes molt especialitzades que s'alimenten de peixos, sang, fruita, pol·len, nèctar, insectes o bé són omnívors. La diversificació alimentària dels descendents permet ocupar un major nombre d'econínxols.

Així doncs, l'alimentació ha estat un dels motors de l'evolució, donat que és un requeriment bàsic per a la supervivència dels organismes, que han d'alimentar-se de manera continuada i freqüent. Moltes vegades és el tipus de recurs tròfic que exploten allò que els diferencia del seu veí o d'una espècie genèticament molt propera.

En l'Ordre dels Primats la dieta és el factor diversificador més important que explica les diferències etològiques i ecològiques en les diferents espècies actuals (Fleagle, 1999). Nombroses espècies de primat coexisteixen en un mateix hàbitat gràcies a que consumeixen recursos diferents, o en fan un ús diferencial. Presenten, per tant, adaptacions alimentàries específiques que els fa diferents a altres grups. Un exemple el trobem a la Reserva de Lopé, al Gabon, on hi habiten nombroses espècies de primats originats per especiació simpàtrida (Tutin & Fernández, 1992; Tutin, 1999), tant *Cercopithecoidea* (*Mandrillus sphinx*, *Colobus satanas*, *Cercocebus albigena*, *Cercopithecus nictitans*, *Cercopithecus pogonias* i *Cercopithecus cephus*) com *Hominoidea* (*Pan troglodytes* i *Gorilla gorilla*), que ocupen un mateix hàbitat explotant recursos tròfics diferents.

L'home, des que és home, sempre s'ha preguntat el perquè de tot allò que l'envolta. Multitud de preguntes transcendents sense resposta han fet voltar el cap de moltes generacions... i entre elles, una de les preguntes més recurrents i verbalitzades: Qui som, i d'on venim? És a dir, ens preguntem per l'existència de nosaltres mateixos. És el nostre parer que la resposta a aquesta pregunta està íntimament lligada a les especialitzacions alimentàries de la nostra espècie. Si volem saber qui som els humans i quins llinatges ens precediren, hem de

conèixer les nostres adaptacions alimentàries, motor del canvi evolutiu per Selecció Natural.

## **1.2 Les adaptacions alimentàries dels nostres avantpassats**

L'objectiu general d'aquest treball de recerca és aportar eines vàlides per ajudar a interpretar, seguint el mètode científic, quines van ser les adaptacions alimentàries del nostres avantpassats per tal d'entendre millor què ens va fer com som. Aquest objectiu no és senzill d'assolir i ja ha estat objecte de moltes investigacions des de diversos punts de vista. En particular, s'han realitzat molts estudis morfològics dels fòssils d'homínids i primats *Hominoidea* recuperats en nombrosos jaciments, sobretot de dents i fragments mandibulars i maxil·lars, basats en principis de morfologia comparada amb altres primats (Hartman, 1989; Ungar, 1992; Benefit, 1993; Koufos, 1995; Moyà-Solà & Köhler, 1995; Waddle et al., 1995; Braüer & Schultz, 1996; Greenfield, 1996; Flynn Zuccotti et al., 1998; Uchida, 1998a,b; Kordos & Begun, 2001; Kelley et al., 2002; Kordos & Begun, 2002; Irish & Guatelli-Steinberg, 2003).

L'estudi de la dieta dels nostres avantpassats s'ha fet també a partir de l'anàlisi de la concentració d'elements traça o d'isòtops estables en ossos i dents. Aquestes anàlisis químiques aporten informació sobre la interrelació entre l'entorn i els individus (Schwarcz & Schoeninger, 1991; Pate, 1994). Les concentracions i el fraccionament d'aquest elements en els diferents nivells de les xarxes tròfiques, en hàbitats marins o terrestres, es reflexen als teixits dels consumidors de cada nivell i ens aporten informació sobre els aliments que van ingerir durant la seva vida i sobre les conductes tròfiques i l'ús de l'hàbitat de les poblacions prehistòriques (Pate, 1997).

L'estudi d'elements traça, com l'estronci (Sr) i el Zinc (Zn), han estat bons indicadors de la ingesta de vegetals i de carn en nombroses poblacions prehistòriques i bioarqueològiques (Schöeninger & Peebles, 1981; Schöeninger, 1982; Sillen & Kavanagh, 1982; Pérez-Pérez & Lalueza, 1992; García & Subirà, 2001; Manero et al., 2005). Altres estudis s'han basat en l'anàlisi de les relacions entre els isòtops estables del Carboni ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) i del Nitrogen ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) en poblacions prehistòriques humanes (Pate, 1997; Gordon et al., 2003; Hatch & Novak 2003; García & Subirà, 2005), i fins i tot en homínids antics com

*Australopithecus robustus* o *Australopithecus africanus* (Lee-Thorp et al., 1994; Sponheimer & Lee-Thorp, 2003; Sponheimer et al., 2005a).

### **1.3 El microdesgast dental: una nova tècnica per interpretar la dieta dels nostres avantpassats**

Es defineix com microdesgast dental el conjunt d'alteracions físiques microscòpiques de la superfície de l'esmalt dental que resulten de la interacció entre partícules presents als aliments ingerits i el propi esmalt durant la masticació de l'aliment abans de ser ingerit.

La interpretació de la dieta dels nostres avantpassats es pot basar en l'estudi d'aquest microdesgast de les dents. Estudiar les traces microscòpiques que els aliments, i altres partícules abrasives, produeixen sobre l'esmalt ens pot ajudar a entendre quins van ser els processos de preparació i quins aliments es van consumir o, com a mínim, la seva capacitat abrasiva i duresa.

Les traces microscòpiques trobades a les superfícies d'esmalt dental són provocades per partícules abrasives d'igual duresa, o superior, al propi esmalt. A aquesta conclusió ja hi van arribar Baker et al. (1959) quan relacionaven directament el desgast dental amb l'abrasió produïda per partícules minerals de major duresa, que es troben de forma natural en els aliments d'origen vegetal: són els anomenats fitòlits, constituïts per sílice (Si) cristal·litzat com a producte d'excreció del propi vegetal (Walker, 1981).

Altres partícules de major duresa que l'esmalt, com ara el quars que és present al sòl, poden incorporar-se als aliments durant la seva manipulació o preparació, per exemple partícules de pols o sorra de diferent naturalesa o cendres producte de la cocció dels aliments.

Existeix una clara relació de causa-efecte entre les partícules abrasives i els patrons de microdesgast dental, que depèn tant de la capacitat abrasiva dels aliments ingerits (densitat de fitòlits principalment), com de la proporció d'abrasius extrínsecs, incorporats a l'aliment abans de ser ingerit. Així doncs, a partir de la variabilitat dels patrons de microdesgast dental es poden inferir les propietats físiques dels aliments consumits pels nostres avantpassats i també els possibles processos productius (Dahlberg, 1960; Dahlberg & Kinzey, 1962; Hoffman et al. 1969; Shkurkin et al. 1975; Lalueza et al., 1993a, 1996b;

Danielson & Reinhard, 1998; Domínguez-Rodrigo et al., 2001; Gügel et al., 2001; Galbany et al., 2002).

### **1.3.1 Els fitòlits i el microdesgast dental**

Els fitòlits són cristalls de sílice o de calci de forma i mida variable, normalment entre 10 i 60  $\mu\text{m}$  (Walker, 1981; Lalueza et al., 1994), que es formen en els teixits d'alguns vegetals, tan a nivell intracel·lular com extracel·lular, sobretot a les fulles, tiges i llavors (Danielson & Reinhard, 1998; Gügel et al., 2001; Lalueza et al. 1993c,d, 1996b). Les plantes assimilen els minerals i nutrients del sòl a través de les arrels i els dipositen als diferents òrgans en forma de cossos sòlids (Rapp & Mulholland, 1992). El principal constituent dels fitòlits és la sílice (Si), silici en forma oxidada ( $\text{SiO}_2$ ), tot i que també poden presentar altres elements com ara calci (Ca), magnesi (Mg), potassi (K), manganès (Mn), ferro (Fe) o carboni (C), així com aigua ( $\text{H}_2\text{O}$ ). La sílice cristal·litzada és més dura que l'esmalt dental, format per cristalls d'hidroxiapatita amb calci (Ca) i fòsfor (P) i, per tant, pot ratllar-lo quan contacten l'un amb l'altre (Baker et al., 1959).

La densitat de microestriacions dentals, doncs, està molt relacionada amb la quantitat de fitòlits ingerits amb la dieta. Una dieta amb una alta proporció de components vegetals o bàsicament vegetariana contindrà un elevat nombre de fitòlits (Lalueza & Pérez-Pérez, 1993; Lalueza et al., 1996a). Així, grups humans agrícoles, amb dietes on predominen els cereals amb una gran quantitat de fitòlits, presenten una densitat de microestriacions a l'esmalt més alta que poblacions de caçadors-recol·lectors amb dietes mixtes amb un consum significatiu de recursos animals (Lalueza et al., 1996a). Sembla clar, doncs, que els fitòlits són un dels causants del les traces microscòpiques que componen el patró de microestriació dental. Això és degut a que l'esmalt dental pot ser ratllat per materials amb un índex de duresa superior, segons l'escala de duresa de Mohs, que va de 1 a 10 des del talc fins el diamant (Mohs, 1824; Tabor, 1954, 1970). Els cristalls d'apatita de l'esmalt presenten una duresa propera a 5, i els fitòlits d'òpal el superen, ja que presenten una duresa d'entre 5,5 i 6,5. El quars, que també pot ser ingerit amb el menjar en forma de partícules de pols extrínseques a l'aliment, presenta valors de duresa encara més elevats, propers a 7 (Baker *et al.*, 1959; Ungar, 1994a,b).



En ocasions, s'han pogut detectar fitòlits clavats sobre l'esmalt dental mitjançant microscòpia electrònica i emissió de raigs X (Lalueza et al., 1996a), el que representa una evidència directa sobre quin recurs alimentari vegetal es va ingerir en vida de l'individu, tot i que no ens informen de la importància relativa d'aquest recurs. Fins i tot, els fitòlits ens dibuixen, no només la possible composició de la dieta, sinó que també ens informa dels hàbitats predominants en el passat. Això és possible ja que la morfologia d'alguns tipus de fitòlits és característica d'una espècie, en el millor dels casos, o d'una família o grup vegetal determinat (Ciochon et al. 1990; Juan et al. 1993; Lalueza et al. 1996b; Piperno, 1988). Algunes famílies de plantes, com ara les gramínies, presenten una elevada densitat de fitòlits en tots els seus teixits amb una particular morfologia (Gügel et al., 2001), que en algunes sèries arqueològiques ha permès determinar el tipus de gramínia consumit, diferenciant si es va consumir la varietat salvatge o la cultivada (Lalueza et al., 1996b).

També s'han detectat fitòlits en sediments associats a eines lítiques molt antigues, i directament sobre les eines, que suggereixen els usos a que van ser sotmeses. En el jaciment africà de Peninj, de fa 1,5 milions d'anys, les destrals de mà analitzades probablement van ser utilitzades per tallar fusta (Domínguez-Rodrigo et al., 2001). En altres jaciments antics, com ara Fort Ternan (Kenya) del Miocè, s'han pogut detectar fitòlits preservats en els sediments que indiquen la presència d'un ecosistema en mosaic amb boscos i sabana (Retallack et al., 1990; Dugas & Retallack, 1993).

### **1.3.2 La formació del microdesgast dental**

Tot i l'estreta relació entre la capacitat abrasiva dels fitòlits i la microestriació de les superfícies d'esmalt, aquest no és l'únic factor a considerar. La formació del microdesgast dental depèn d'una multitud de causes. Diversos autors han donat explicacions parcials de certs aspectes del mecanisme de formació de les microestriacions dentàries, però no existeix un model general que expliqui la seva formació.

Molts investigadors han analitzat els patrons de microdesgast dental en mamífers en general (Kay & Covert, 1983; Young & Marty, 1986; Taylor & Hannan, 1987; Young & Robson, 1987; Robson & Young, 1990; Van

Valkenburgh et al., 1990; Ward & Mainland, 1999; Silcox & Teaford, 2002; Nelson et al., 2005), així com en primats (Ryan 1979a,b; Maas, 1994a; Teaford & Walker, 1984; Teaford, 1985; Kay, 1987; Beymon 1987; Teaford & Robinson 1989; Hojo, 1991; Gordon, 1984a, 1992; Teaford & Oyen 1989b, Teaford & Glander 1991; Ungar & Grine, 1991; Teaford & Runestad, 1992; Teaford, 1994; Teaford et al., 1996; Ungar & Teaford, 1996; Flynn Zuccotti et al., 1998; King et al., 1999b; Ungar et al., 2001) i en poblacions humanes modernes (Peters, 1982; Benevius & Hultenby, 1991; Maas, 1994a; Rose & Ungar, 1998; Ungar & Spencer, 1999; Grine et al., 2001; Göhring et al., 2002; Hojo, 2002; Hobson et al., 2002; Organ et al., 2004, 2005). L'anàlisi del patró de microdesgast dental s'ha basat en la majoria dels casos en l'estudi de la correlació entre la dieta (coneguda per els estudis de camp) de les poblacions naturals de primats i les dades aportades pel patró de microestriació (Teaford, 1991, 1993; Teaford & Walker, 1984; Grine, 1986; Grine & Kay, 1988), que han estat utilitzades en nombroses ocasions per interpretar la dieta de poblacions arqueològiques o d'espècies fòssils (Grine, 1986; Walker & Teaford, 1989; Pérez-Pérez et al., 1991; Pastor, 1992; Pérez-Pérez et al., 1994, 1999; Teaford, 1994; Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1996; Teaford & Ungar, 2000; Ungar & Teaford, 1996; Godfrey et al., 2004; Guàrdia et al., 2005; Liu & Zheng, 2005; Ungar et al., 2006).

Aquests tipus d'estudis analitzen la variabilitat dels patrons de microestriació dental en nombroses espècies i els relacionen amb la dieta consumida, però pocs plantegen hipòtesis sobre el procés de formació del patró de microestriació durant la masticació dels aliments. Tot i que no existeix encara una explicació global de com actuen les partícules abrasives dels aliments sobre les superfícies d'esmalt i com es genera i es manté el patró de microdesgast, alguns estudis experimentals han permès abordar parcialment aquesta qüestió.

Puech & Prone (1979) i Ryan (1979a) van realitzar treballs experimentals pioners en l'estudi de la formació del microdesgast. Aquests es van centrar en comprendre el procés de formació del microdesgast dental quan l'esmalt és sotmès a l'acció mecànica de partícules abrasives. Els resultats obtinguts mostraven una elevada correlació entre la mida de la partícula abrasiva i la mida dels trets microscòpics observats a la superfície de l'esmalt, així com entre

L'orientació dels trets lineals del patró de microestriació i el moviment relatiu de la dent durant la masticació. Diversos estudis del microdesgast dental van indicar la necessitat d'aprofundir en l'anàlisi dels mecanismes responsables de la formació del patró de microestriació (Gordon, 1984b; Puech *et al.* 1985; Covert & Kay, 1981; Gordon & Walker, 1983; Kay & Covert, 1983; Peters, 1982; Puech, 1984; Teaford & Walker, 1983a,b), però no va ser fins a finals dels anys vuitanta quan es va començar a analitzar la relació entre els trets microscòpics de l'esmalt dental i els fitòlits i altres partícules abrasives aportades per la dieta (Grine, 1986; Lucas, 1989; Lucas & Teaford, 1995; Teaford, 1988a).

Per tal de comprendre bé el procés de formació del patró de microdesgast dental, era necessari també entendre la seva variabilitat, tant intra-individual com intra-poblacional i inter-poblacional. En aquest sentit, Walker *et al.* (1978) van realitzar les primeres observacions sobre la variabilitat del patró de microdesgast en dues espècies de damà (*Procavia johnstoni* i *Heterohyrax brucei*) en funció de l'estacionalitat de la seva dieta. Aquestes espècies pertanyen a l'Ordre dels *Hyracoidea*, taxonòmicament molt emparentats amb els elefants i els sirenis actuals, però morfològicament similars a alguns rosegadors. A l'estació seca, quan aquests animals s'alimenten bàsicament d'herba, no s'observaven diferències en el patró de microdesgast dental entre les dues espècies. Però a l'estació humida, *Procavia johnstoni* mostrava un patró de microdesgast dental diferent a *Heterohyrax brucei*, amb menys estries, degut a la disminució en la ingesta d'herba, amb més quantitat de fitòlits i característiques més abrasives.

Altres treballs es van centrar en el coneixement dels mecanismes de formació dels patrons de microdesgast dental format a l'esmalt (Covert & Kay, 1981; Gordon & Walker, 1983; Kay & Covert, 1983), i d'altres en la comparació dels patrons de microdesgast dental d'espècies fòssils amb diverses espècies de mamífers actuals, per tal d'inferir estratègies alimentàries (Gordon, 1982; Rensberger, 1978). Covert & Kay (1981) van realitzar un estudi experimental amb el mamífer marsupial *Didelphis marsupialis* on recollien dades de quins aliments produïen microdesgast i quins no, i en quina mesura. Van subministrar diversos aliments als animals, alguns amb elements abrasius afegits com a control, i van comprovar posteriorment el patró de microestriació resultant. Les conclusions mostraven que el patró de microestriació observat a

les dents no sempre indicava correctament la dieta que havia ingerit l'animal, però sí van poder concloure que cada patró de microestriació, per variable que fos, depenia d'una dieta específica, tot i que no era possible discriminar l'efecte de cada tipus d'aliment ingerit. Aquest resultat contradictori semblava indicar que, al menys per les espècies fòssils, la interpretació de la dieta a partir de la comparació dels patrons de microdesgat dental quedava limitada.

Gordon & Walker (1983) van replicar aquest i d'altres treballs anteriors indicant que eren insuficients perquè hi havia una manca de control dels experiments, en particular del temps utilitzat. A més, Covert & Kay (1981) havien assumit que els patrons inicials de microdesgat serien similars en tots els individus, però no ho van comprovar. Gordon & Walker (1983) també van qüestionar aquest estudi mostrant que els patrons de microdesgat observats en el ximpanzé (*Pan troglodytes verus*) i en una espècie de damà (*Procapra johnstoni*) eren molt similars qualitativament, però quantitativament difereixen. En aquest mateix sentit, Puech et al. (1986) també van mostrar que és possible trobar similituds en els patrons de microdesgat d'espècies molt diferents com ara ovicàprids i goril·les. Un estudi recent (Semprebon et al., 2004) va analitzar superfícies oclusals a baix augment en ungulats i primats de diverses espècies, indicant alhora la dieta de cada grup en funció de la importància del consum d'herbes, fruita o fulles. Els resultat van mostrar que els primats amb dietes mixtes o basades en aliments durs presentaven valors elevats en el nombre de microestriacions i també en el nombre de forats a l'esmalt dental, a l'igual que els ungulats amb dietes mixtes amb una gran proporció de fruits. Els ungulats ramonejadors i els primats folívors presenten patrons de microestriació amb un nombre baix de microestriacions i també de forats, i finalment, els primats granívors i els ungulats herbívors pasturadors també comparteixen patrons de microdesgat dental, amb un baix nombre de forats i un alt nombre de microestriacions.

Així doncs, la interpretació dels patrons de microestriació dental pot ser informativa del caràcter abradiu d'una dieta concreta a partir del predomini de consum d'un determinat tipus d'aliment, però la presència de partícules abrasives similars en dietes diferents fa difícil precisar la contribució d'un determinat tipus d'aliment a la formació del patró de microdesgat dental

(Puech et al., 1983). L'anàlisi del microdesgast ha de tenir en compte, doncs, les característiques del grup animal estudiat, el nínxol ecològic que ocupa i les dades directes i indirectes conegudes de la dieta de l'espècie (Puech et al., 1983, 1986). Per totes aquestes raons, és necessari realitzar un plantejament experimental adequat, amb un precís control sobre la classificació i quantificació dels trets morfològics del patró de microdesgast i un gran rigor estadístic (Puech *et al.* 1980a; Fine & Craig, 1981; Gordon, 1982; Gordon & Walker, 1983).

Un altre plantejament en aquest tipus d'estudis s'ha basat en l'anàlisi de la presència de partícules residuals d'aliments a les femtes i també a la pàtina o càlcul dental dipositat sobre l'esmalt en vida de l'individu (Walker et al. 1978; Gordon & Walker, 1983; Lalueza *et al.* 1996b; Danielson & Reinhard, 1998; Pla *et al.* 2003) per tal de determinar quins elements de la dieta poden estar relacionats amb la producció de trets morfològics microscòpics del patró de microdesgast dental. Aquests estudis van permetre detectar diversos fitòlits a les femtes o al càlcul dental que haurien estat els responsables dels trets microscòpics observats a l'esmalt de les dents analitzades. També s'han estudiat les relacions de causa-efecte entre la dieta i el microdesgast dental reproduint experimentalment en dents humanes diferents efectes d'abradió amb diversos agents erosius dels aliments (Peters, 1982). Tot i així, no es va trobar cap associació entre l'amplada de les microestriacions dentals i la mida de les partícules que les haurien produït, com ara els fitòlits presents als aliments d'origen vegetal o altres partícules abrasives que poden formar part dels aliments, com per exemple pols, cendres o grans de sorra. Els fitòlits tenen diàmetres que varien entre 10 i 60  $\mu\text{m}$  (Walker, 1981; Lalueza et al., 1994) i les partícules abrasives extrínseques als vegetals, com ara la pols o la sorra, poden presentar diàmetres molt superiors, d'entre 50 i 200  $\mu\text{m}$  (Puech & Prone, 1979; Puech et al. 1981, 1985, 1986; Walker, 1981). Tot i així, l'amplada de les microestriacions produïdes per ambdós tipus de partícules són indistingibles (Rose & Ungar, 1998), encara que Gügel et al., (2001) afirmen que poden existir diferències en la morfologia dels trets microscòpics produïts per diferents espècies de cereals.

Els darrers anys, però, s'han realitzat nombrosos estudis sobre la duresa dels aliments i les seves propietats físiques, així com de la mecànica mastegadora (Mahoney et al., 2000; Cuy et al., 2002). Nombrosos autors defensen la idea que l'abradió de l'esmalt també depèn de les propietats de duresa i elasticitat d'aquest en diferents espècies (Teaford & Tylanda, 1991; Teaford et al., 2003; Dennis et al., 2004), així com de la resistència diferencial de l'esmalt en diferents zones d'una mateixa dent (Cuy et al., 2002). Mass (1988, 1989, 1991, 1993, 1994a,b) va realitzar una sèrie d'estudis sobre l'estructura interna de l'esmalt en les diferents espècies de primats en relació amb la biomecànica mastegadora i el desgast de les dents. Sembla ser que la disposició dels cristalls d'apatita de l'esmalt juguen un paper important sobre el microdesgast. Els cristalls de l'esmalt disposats perpendicularment a les forces de compressió són més resistents que aquells que se situen paral·lels a la força exercida sobre la superfície oclusal. És a dir, les facetes oclusals de compressió, planes i horitzontals, pateixen més desgast que les facetes oclusals d'abradió, en disposició obliqua, perquè la disposició dels cristalls d'apatita és molt més inclinada respecte la força exercida en aquestes segones. Aquest model biomecànic és el mateix per tots els primats *Catarrhini* (Maas & Dumont, 1999) (Figura 1.3.1).

També s'han realitzat estudis sobre la relació entre les propietats físiques dels aliments i la morfologia oral en diverses espècies de primats, com en orangutans, gorilles i ximpanzés, que indiquen que l'eficiència en el processament de determinats aliments depèn de l'adaptabilitat de la dentició molar de cada espècie tant com de les propietats físiques dels aliments, com la seva duresa o l'elasticitat. L'orangutan, per exemple, és l'*Hominoidea* amb un patró de cúspides bucal i un gruix de l'esmalt més adaptats a la dissipació de forces, i això li possibilita l'ingesta d'aliments més durs i de partícules de mida gran. (Lucas, 1989; Strait, 1997; Macho & Spears, 1999; Lucas et al., 1994; 2002; Lucas & Peters, 2000). Spears & Crompton (1996) suggereixen que les diferències en la força exercida durant la masticació i la mida de la partícula ingerida són factors suficients per determinar la disposició del patró de cúspides de les molars dels *Hominoidea*. Aquestes dents en els gèneres *Homo*, *Pan* i *Gorilla* estan més adaptades a trencar partícules petites mitjançant forces

d'abradió i, per contra, les de *Pongo* poden trencar partícules de mida més gran per forces de compressió.

Altres estudis realitzats en *Colobus* (Daegling & Mc Graw, 2001) suggereixen que les diferències morfològiques en mandíbules d'espècies simpàtrides no s'adiuen a les prediccions biomecàniques basades en les adaptacions alimentàries. Això podria ser degut a que s'han produït errors en els models biomecànics o que realment no hi ha cap relació entre la composició alimentària i la morfologia mandibular.

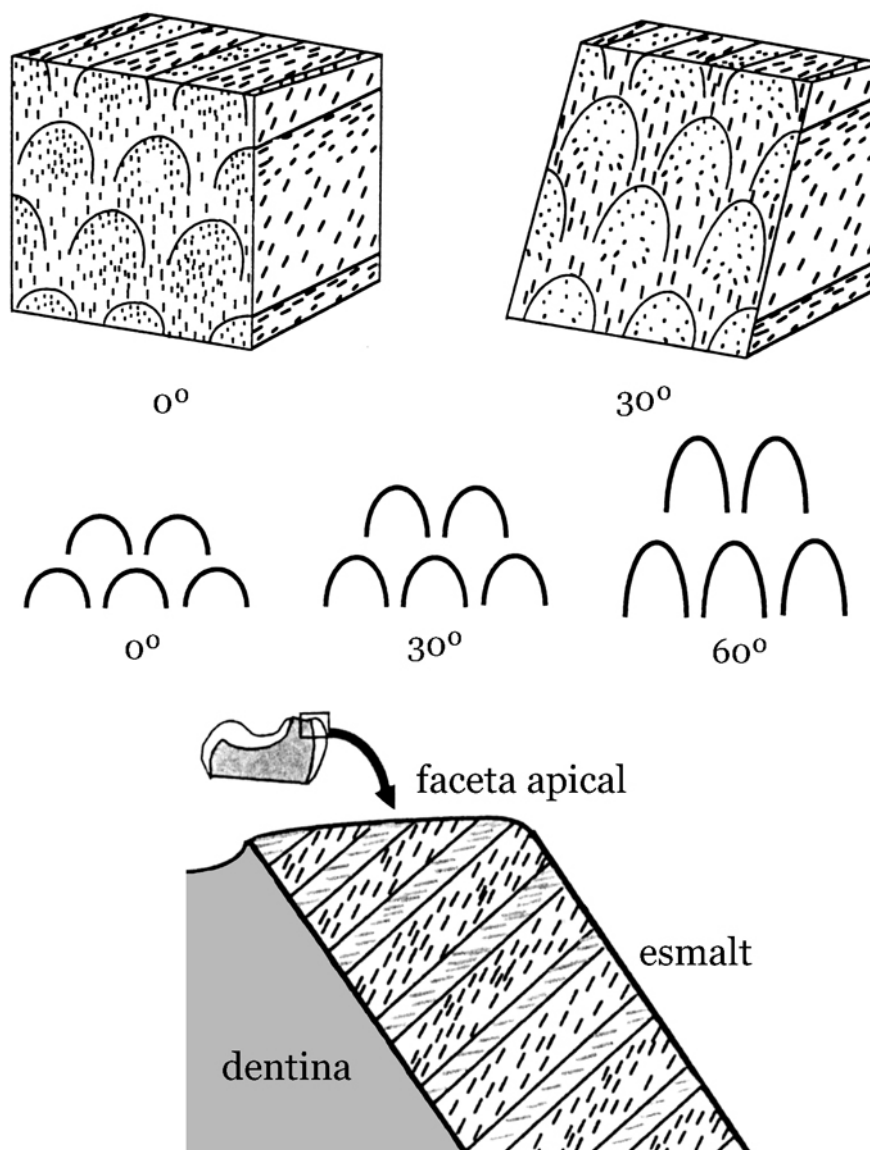


Figura 1.3.1. Disposició dels prismes d'esmalt a la corona dental. Adaptat de Boyde & Martin (1984) i Maas & Dumont (1999).

Nombrosos estudis basats en *Homo sapiens sapiens* suggereixen que la trituració dels aliments i el seu processament depenen de múltiples factors relacionats amb la disposició de les dents a la cavitat oral, la seva morfologia i mida, la forma de les cúspides o l'estructura i duresa de l'esmalt, així com de la manera particular de mastegar (Hylander, 1975; Hannam & Wood, 1989; Pallav et al., 1993; Agrawal et al., 1997, 2000; Ogawa et al., 1998; Porter, 1998; Koolstra & van Eijden, 1999; Bourdiol & Minoche, 2000; Peck et al., 2000; Schwartz, 2000; Zeygerson et al., 2000).

Pel que fa a altres espècies d'homínids, Spencer & Demes (1993) troben moltes similituds entre les especialitzacions morfològiques de la dentició anterior dels Neandertals i els Inuit, que indiquen un ús intensiu d'aquestes dents. Això suggereix que la retenció de grans molars va ser adaptativa per al consum d'una dieta abrasiva, i contradiu la hipòtesi que els Neandertals presentaven mandíbules poc adaptades a grans forces mastegadores. Un altre estudi (Spencer & Ungar, 2000) a partir de l'anàlisi de la variabilitat craniofacial, la dieta i l'ús de les incisives en individus de poblacions americanes, conclou que la forma de l'esplacnocrani en humans actuals varia en funció de les adaptacions alimentàries produïdes per les forces de masticació i suggereix que l'anàlisi del complex mastegador d'espècies d'homínids fòssils pot aportar informació de la seva paleobiologia.

Es pot concloure, doncs, que el patró de microdesgast dental depèn de factors de diferent naturalesa, relacionats tant amb l'estructura de l'esmalt com amb les propietats físiques dels aliments. Tots els estudis coincideixen en establir una clara associació entre les partícules abrasives de la dieta, tant intrínseques com extrínseques, la biomecànica del procés de masticació i el patró de microdesgast dental, entès com el conjunt d'alteracions microscòpiques que resulten de la interacció entre partícules de major duresa que l'esmalt, present en els aliments ingerits, i el propi esmalt durant la masticació de l'aliment a la boca abans de ser ingerit.

Una bona estratègia que pot ajudar a entendre millor els mecanismes de formació del patró de microdesgast és analitzar-lo *in vivo*, tant en humans com en primats, controlant variables com ara el processament de l'aliment a la



cavitat bucal, el temps de formació dels trets microscòpics o les diferències d'hàbitat entre espècies o en l'estacionalitat de la dieta.

### **1.3.3 El microdesgast dental *in vivo***

Els estudis experimentals del microdesgast dental *in vivo* en primats, humans i no humans, són complexos en la seva preparació, elaboració i execució i són, per tant, molt poc freqüents entre els investigadors. Requereixen, per exemple, l'ús de materials d'impressió dental hidrofòbics per tal d'evitar al màxim que la saliva s'interposi entre l'esmalt i la rèplica. També és necessari capturar els primats mitjançant tècniques d'anestèsia a distància amb la utilització d'una escopeta de CO<sub>2</sub> i dards amb anestèsia com el Telazol (Glander et al., 1991) (Figura 1.3.2). Tot i la seva complexitat, ofereixen una informació de gran rellevància: ens informen de quins són els processos que causen els patrons de microdesgast dental, bé siguin deguts a les propietats físiques dels propis aliments, o de les partícules extrínseques associades, i permeten analitzar les variacions intrapoblacionals i interpoblacionals del patró quan s'indueixen canvis alimentaris. Així mateix, aporten informació sobre el desgast oclusal macroscòpic relacionat amb l'edat i permet relacionar-lo amb patrons peculiars de desgast produïts per hàbits higiènics orals en humans (Teaford & Oyen, 1986; 1988a,b; 1989a,b; Teaford, 1988c, 2003; Teaford & Tylenda, 1991; Romero & De Juan, 2003; Romero et al., 2003/4, 2005; Romero, 2005). L'heterogeneïtat d'aquest tipus d'estudis fa que siguin difícilment comparables entre ells i això limita el plantejament d'un model general de formació del patró de microdesgast. Es poden diferenciar tres tipus bàsics d'estudis *in vivo*: els que es realitzen en primats vius en captivitat o condicions experimentals en laboratori; aquells que també es fan sobre primats vius, però en condicions de llibertat; i, finalment, els estudis de microdesgast dental realitzats sobre persones que es sotmeten a experiments voluntàriament, ja siguin de tipus transversal o longitudinal.

Els estudis realitzats en primats en captivitat van ser pioners per la seva menor complicació, ja que només requereixen tenir accés a un grup de primats mantingut en condicions de captivitat. Això sí, la metodologia emprada és la mateixa que si es fa amb primats en llibertat, ja que cal anestesiari els animals i aplicar mètodes de replicació adients (Teaford & Oyen, 1986; 1988a,b; 1989a,b).



Figura 1.3.2. Entorn ecològic de “La Pacífica” (Guanacaste, Costa Rica), captura dels primats i realització dels motlles *in vivo*. Campanya febrer 2005.

Mark F. Teaford i Ordean J. Oyen van ser capdavanters a mitjans dels anys vuitanta en aquest tipus d'estudis, realitzats sobre un grup de *Chlorocebus aethiops* en captivitat. Els seus treballs consistien en subministrar dietes induïdes amb diferent grau d'abrasivitat a diversos espècimens, realitzant motlles dentals abans i després del consum dels aliments subministrats per veure com afectaven les partícules abrasives al patró de microdesgast dental. Les primeres conclusions assenyalaven que els canvis observats en el patró de microdesgast a les superfícies oclusals es produïen en un temps molt breu (Teaford & Oyen, 1986). Treballs posteriors, on s'escurçaven els temps de control demostraven que els períodes de transformació eren realment molt curts. Així, la transformació del patró de microdesgast dental a les superfícies oclusals de les dents, induïda per un canvi en la dieta, es podia produir en només unes hores, en funció de l'abrasivitat de les partícules ingerides (Teaford & Oyen, 1989b). També van realitzar un estudi longitudinal a llarg termini, amb experiments d'un any de durada, per quantificar la pèrdua d'esmalt en funció de l'abrasivitat de la dieta. Les cúspides oclusals perdien més esmalt quan s'ingerien dietes abrasives de manera significativa (Teaford & Oyen, 1989b).

Posteriorment, s'han realitzat estudis *in vivo* del patró de microdesgast dental en primats capturats en hàbitats naturals per determinar si existia una correlació significativa entre les propietats físiques de la dieta i la presència d'un determinat patró de microdesgast dental. Aquests treballs requereixen un gran nombre d'hores d'observació de la conducta tròfica dels individus en el seu hàbitat i una captura posterior dels individus observats. En aquest sentit, Strait i Overdorff van observar l'ecologia alimentària de tres espècies de primats strepsirrhins de Madagascar, concretament lèmurs (*Eulemur fulvus*, *Eulemur rubiventer* i *Propithecus diadema*), i van arribar a la conclusió que *Propithecus* presentava un sever microdesgast relacionat amb el consum d'aliments de més duresa, com ara fulles, que no pas les dues espècies d'*Eulemur*, que s'alimentaven de fruits més que no pas fulles (Strait & Overdorff, 1994, 1995; Strait, 1997).

L'estudi longitudinal més llarg del patró de microdesgast dental en primats en llibertat s'està realitzant en mones udoladores (*Alouatta palliata*) a l'"Hacienda La Pacífica" (província de Guanacaste), Costa Rica. Aquesta línia de

recerca està dirigida per Mark Teaford i està inclosa dins l'estudi històric de Ken Glander sobre ecologia tròfica d'aquesta població de primats (Figura 1.3.2). Aquests treballs, pioners en aquest camp d'estudi, ofereixen un bon model de referència de desgast i microdesgast oclusal *in vivo* en primats en relació a l'ecologia i la conducta tròfica d'aquesta espècie (Glander, 1978, 1979, 1980; Glander et al., 1991; Teaford & Glander, 1991; Burnell et al., 1994; Teaford, 1994; Teaford et al., 1994; Pastor et al., 1995; Ungar et al., 1995; Glander, 1996; Teaford & Glander, 1996; Lucas et al., 1998; Wainwright, 2002; Dennis et al., 2003, 2004; Teaford et al., 2006). *Alouatta palliata* és un bon model de primat folívor, tot i que també consumeix flors i fruits en proporció variable segons l'estacionalitat del bosc tropical sec on habita (Glander, 1996; Wainwright, 2002). El seu patró de microdesgast dental a les superfícies oclusals es caracteritza per un baix nombre de forats respecte a estries, en comparació amb espècies frugívores (Teaford, 1994). A més, la marcada estacionalitat a La Pacífica provoca una gran variació en els patrons de microdesgast oclusal (Teaford & Glander, 1991, 1996; Ungar et al., 1995). Estudis recents realitzats en *Papio hamadryas* al Parc Nacional d'Awash, a Etiòpia, detecten associacions similars entre l'estacionalitat i la variabilitat del patró de microdesgast dental (Nystrom et al., 2002, 2004).

Els primers treballs de camp realitzats a “La Pacífica” (Teaford & Glander, 1991) van analitzar el patrons de microdesgast dental de nombrosos individus de diversos grups de mones udoladores, comparant-los amb els patrons de microdesgast d'espècimens capturats a Panamà els anys seixanta. El patró de migrodesgast observat a “La Pacífica” es caracteritzava per presentar un major nombre d'estries que de forats, diferent al patró trobat als espècimens de les col·leccions osteològiques dels primats de Panamà. A més, els primats que habitaven les zones properes als rius es diferenciaven en el patró de microdesgast dels grups que habitaven lluny de les vores dels rius a la mateixa regió, presentant els darrers una major densitat de trets microscòpics (Burnell et al., 1994). Tot semblava indicar que els aliments més durs, freqüents a les zones allunyades dels rius, provoquen més abrasió a l'esmalt de les dents, així com taxes de pèrdua d'esmalt dental més elevades (Teaford & Tylanda, 1991). Les diferències entre els patrons de microdesgast de les mones udoladores de Costa Rica i Panamà poden estar relacionades amb les diferències d'hàbitat



entre les dues poblacions i també amb les possibles variacions estacionals en el moment que van ser capturades. Així, els individus capturats, que inicialment es va considerar que s'alimentaven majoritàriament de fulles madures, presentaven durant l'estació seca una elevada densitat de trets microscòpics causada per un elevat nombre de fitòlits, pols i altres partícules abrasives extrínseques incorporades a l'aliment, sobretot les que hi ha a les zones altes de la capçada dels arbres (Teaford & Glander, 1991).

Quan aquestes partícules abrasives extrínseques van ser recollides i analitzades es va comprovar que estaven majoritàriament composades per sílice d'origen volcànic i probablement originades per la gran activitat volcànica del país (Teaford et al., 1994; Pastor et al., 1995), però curiosament es va observar que durant l'estació humida hi havia una major acumulació de partícules abrasives però de mida considerablement menor que durant l'estació seca (Ungar et al., 1995). Tot i que el major nombre de trets microscòpics observats a l'esmalt dels primats es donava durant l'estació seca, tot semblava indicar que les partícules extrínseques eren les responsables dels patrons de microestriació observats (Teaford & Glander, 1991; Teaford et al., 1994).

Estudis posteriors a la mateixa zona, realitzats a partir de la captura repetida dels mateixos individus durant diversos anys consecutius i diferents estacions van permetre analitzar la dinàmica del microdesgast dental en funció de l'estacionalitat de la dieta i alhora el macrodesgast de l'esmalt a llarg termini (Teaford & Glander, 1996). Es va observar que durant l'època seca les mones udoladores s'alimentaven majoritàriament de fulles tendres, fruits i flors en zones allunyades dels rius. Aquests recursos eren diferents als consumits durant l'estació humida, quan consumien majoritàriament fulles madures. Noves anàlisis de microdesgast dental van demostrar finalment que l'esmalt de les dents d'aquests primats presentaven a l'estació seca més densitat de trets microscòpics que a l'estació humida (Burnell et al., 1994; Teaford & Glander, 1996; Teaford et al., 1994), fins i tot, es van detectar diferències sexuals en el patró de microdesgast dental, ja que les femelles presentaven un desgast més acusat, que van atribuir a l'estrès provocat per la gestació o el període de lactància (Teaford & Glander, 1996; Teaford, 2000). Aquests estudis sobre el

patró de microdesgast dental realitzats en *Alouatta palliata* representen, doncs, l'únic model longitudinal en primats realitzat fins aquest moment.

El darrer tipus d'estudis en microdesgast dental *in vivo* inclou anàlisis realitzades en persones actuals. En aquest cas la dificultat tècnica per obtenir motlles dentals és superior a la que es presenta quan es volen estudiar col·leccions osteològiques, però molt inferior que als estudis en primats en llibertat, ja que sempre hi ha el consentiment del subjecte i no cal anestèsia.

Teaford i Tylanda (1991) van realitzar un estudi experimental basat en voluntaris sota condicions de dieta induïda. Els resultats indicaven que hi havia un augment del nombre de trets microscòpics sota condicions de major abrasivitat, sobretot als M1 en relació als M2, i també a les facetes analitzades de fase II en relació a les de fase I. Aquest estudi indicava que la taxa de formació de nous trets microscòpics en un mateix període de temps era menor en humans que no pas en altres espècies de primats, amb independència del caràcter abrasiu de la dieta, induïda o natural, (Teaford & Glander, 1991; Teaford & Lytle, 1996). Aquests resultats concorden amb altres que indiquen que la taxa promig de desgast dental de l'esmalt és de 29  $\mu\text{m}$  per any en humans (Lambrechts et al., 1989), valor molt inferior a les taxes calculades per altres primats, per exemple *Cercopithecus aethiops*, amb taxes entre 89 i 210  $\mu\text{m}$  anuals (Teaford & Oyen, 1989c). Recentment, però, Martínez et al. (2004a) han descrit taxes de desgast oclusal de l'esmalt d'*Homo habilis* molt superiors, d'un promig de 614  $\mu\text{m}$  anuals a la dentició molar. El treball de Bermúdez de Castro et al. (2003), en incisives d'*Homo heidelbergensis* del jaciment del Pleistocè mig Sima de los Huesos, obtenen taxes d'entre 23 i 30  $\mu\text{m}$  anuals, molt similars a les trobades per humans actuals.

Posteriorment, Teaford & Lytle (1996) van realitzar un nou estudi experimental basat en una única persona a la qual se li subministrava una dieta induïda variable al llarg del temps. En alguna de les fases de l'experiment la dieta control consistia en blat de moro mòlt en morters de pedra. El patró de microdesgast dental inicial s'havia modificat notablement en algunes zones de les dent després del consum d'aquella dieta, incrementant-se un 40 % de trets microscòpics entre la dieta amb blat de moro control i la que contenia blat de

moro molt experimentalment, probablement degut a l'augment en la densitat de partícules abrasives extrínseques incorporades a l'aliment ingerit.

Els estudis *in vivo* conclouen que, si considerem una mateixa espècie, les superfícies oclusals de les dents són les que es veuen afectades més ràpidament per l'abrasió alimentària, en relació a les superfícies vestibulars (Teaford & Oyen, 1989a,b; Teaford & Tylanda, 1991). En *Alouatta palliata*, les marges ocluso-vestibulars també es veuen afectades ràpidament, però mai tan ràpidament com les cúspides oclusals (Teaford & Glander, 1996; Teaford et al., 2003; Dennis et al., 2004). Tots els estudis realitzats *in vivo* suggereixen que els factors biomecànics durant la masticació són els que influeixen decididament en el percentatge i la tipologia dels trets microscòpics presents a l'esmalt (Gordon, 1988; Teaford, 1994).

Finalment, Romero et al. (2003/4), de la Universitat d'Alacant, han realitzat estudis del patró de microestriació dental en superfícies vestibulars *in vivo* a partir de motlles dentals obtinguts en població actual, i també estudis experimentals de dieta induïda per tal de conèixer el mecanisme de formació d'aquests patrons. Els resultats obtinguts en els subjectes experimentals estudiats mostraven diferències significatives respecte als obtinguts en diversos grups prehistòrics per les variables de densitat de microestriacions i algunes variables de longitud mitjana. Així mateix, la mostra actual *in vivo* també mostrava diferències significatives per algunes variables, sobretot de llargada, amb els grups històrics analitzats (Romero et al., 2003/4, 2005; Romero, 2005). Els mateixos autors van dissenyar una sèrie de situacions experimentals amb dieta induïda *in vivo* sobre diversos subjectes per tal d'establir quina és la dinàmica de formació del patró de microestriació dental a les superfícies vestibulars. En tots els casos van observar que la taxa de formació de noves microestries s'incrementava quan es consumia una dieta més abrasiva. Aquesta anàlisi indica que la taxa de formació de microestriacions dentals en superfícies vestibulars respon a un procés acumulatiu depenent del caràcter abradiu de la dieta (Romero et al., 2003/4). Fins i tot, Romero (2005) ofereix una explicació sobre la mecànica de formació dels trets microscòpics i afirma que la pèrdua progressiva de l'alçada de les cúspides a la superfície oclusal facilita el desplaçament de les partícules abrasives cap a les superfícies vestibulars i

incrementa la taxa d'impactes responsable de la formació de les microestriacions.

### 1.3.4 Masticació i tipus de microdesgast

Els moviments de la mandíbula durant la masticació presenten dues fases diferenciades: la fase de compressió (fase I) o *puncture crushing* i la fase de desplaçament (fase II) o *chewing cycle* (Kay & Hiimae, 1974; Kay, 1977a). A la fase I es produeix un contacte clar entre els molars superiors i inferiors, així com

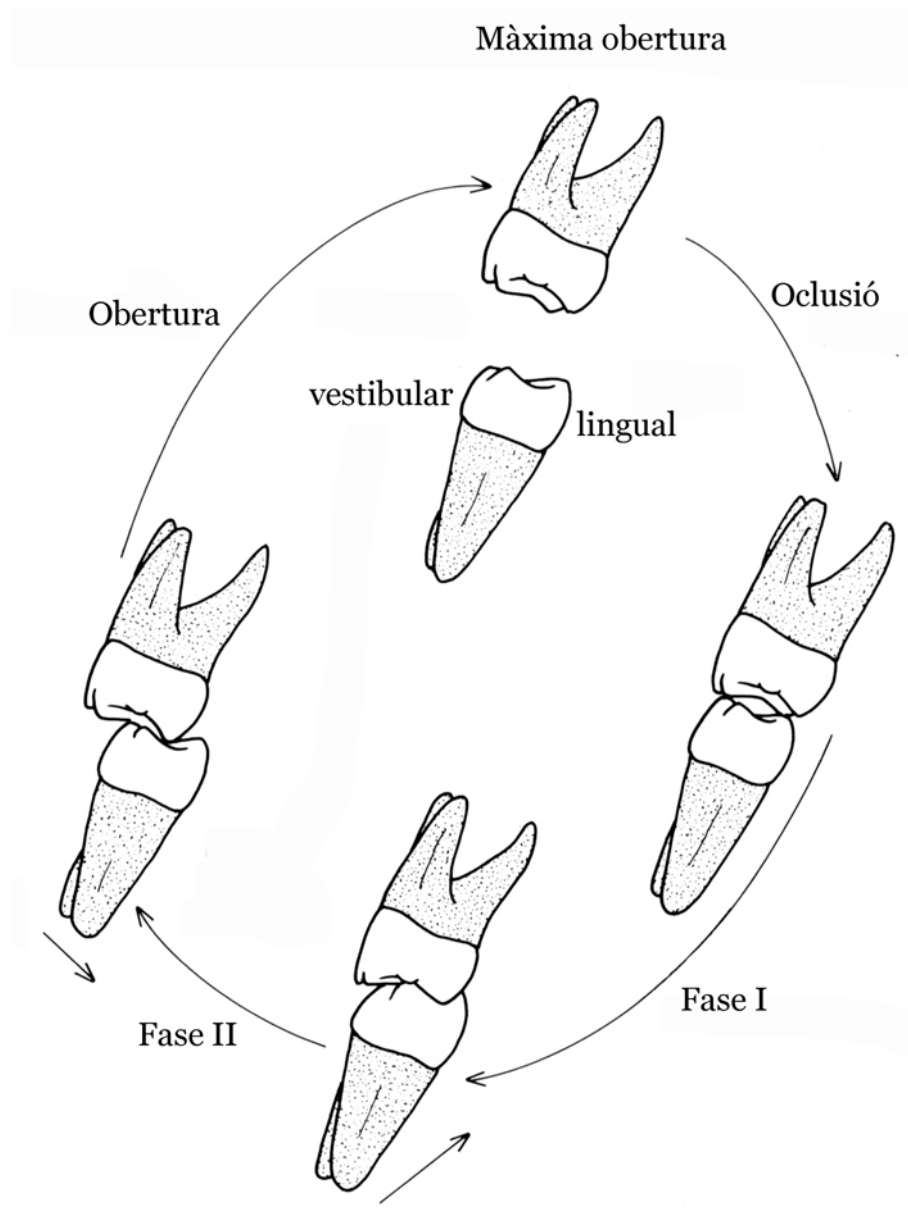


Figura 1.3.3. Moviments de les dents molars durant la masticació amb la fase I i fase II. Adaptat de Hillson (2002).



amb els aliments. El major o menor contacte entre dents dependrà de l'estat de processament de l'aliment i també de la seva consistència. A la fase II, per contra, la dentició inferior se separa de la superior i no s'exerceix força de la dentició contra el bol alimentari (Figura 1.3.3). Tant a la fase I com a la fase II de la masticació es produeixen facetes de contacte degudes a l'atrició, on es formen els trets microscòpics sobre la superfície oclusal. Nombrosos autors han realitzat estudis exhaustius de les facetes de contacte entre dents superiors i inferiors, sobretot en primats i humans actuals (Kay, 1975, 1977a,b; Gordon, 1982, 1984a; Maier & Schneck, 1981, 1982; Hillson, 2002). El coneixement de les facetes de contacte (Figura 1.3.4) ha possibilitat nombrosos estudis de la variabilitat dels patrons de microdesgast dental sobre l'esmalt oclusal deguts a les diferències quantitatives d'ingestió de determinats aliments per part de diverses espècies de primats (Walker et al., 1978; Walker, 1981).

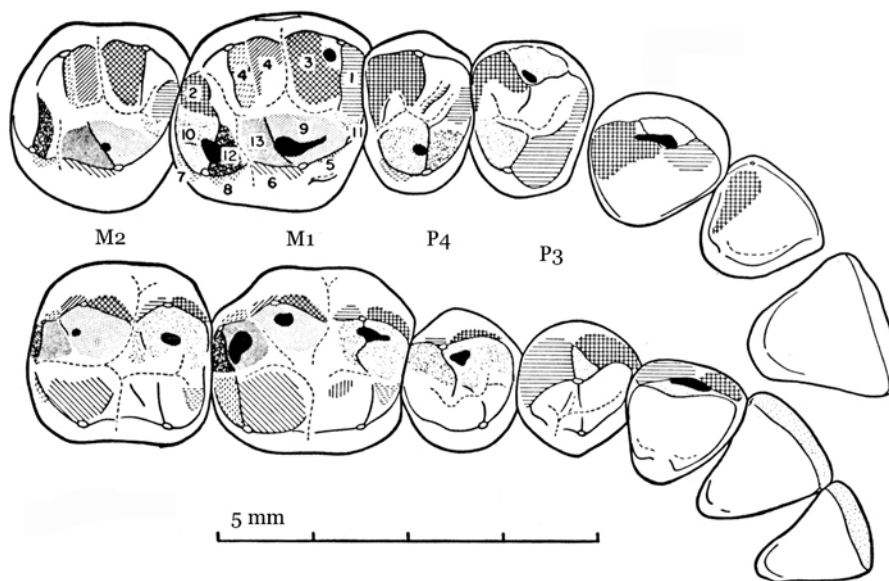


Figura 1.3.4. Facetes de contacte de la superfície oclusal de la dentició maxil·lar i mandibular en *Homo sapiens sapiens*. Adaptat de Maier & Schneck (1982).

Gordon (1982) va realitzar un treball bàsic per als estudis de microdesgast dental sobre les superfícies oclusals. Va desenvolupar una metodologia per a la quantificació de trets microscòpics que li permetia analitzar els patrons de microestriació d'espècies actuals i comparar-los amb els

d'espècimens fòssils i realitzar inferències sobre les seves dietes. Aquest estudi va descriure el patró de microdesgast dental a la superfície oclusal, però no el quantificava. Posteriorment, s'han analitzat els patrons de microdesgast de nombroses espècies de primats, que s'han pogut relacionar amb els recursos alimentaris consumits (Teaford & Walker, 1984). La quantificació dels trets morfològics dels patrons de microdesgast de les superfícies oclusals es basa en la definició i l'anàlisi de dos tipus d'estructures: els elements lineals o estries (*scratches* o *striations*) i els elements no lineals o forats (*pits*). La densitat relativa d'ambdues estructures sobre l'esmalt dental va ser interpretada de diverses maneres. Gordon (1982, 1984a,b) va considerar que la presència dels diferents trets era deguda a diferències en la mecànica mastegadora i va establir una clara relació de causa-efecte entre el contacte de les dents amb els aliments durant la masticació, i alhora la seva consistència, i els processos de formació del microdesgast dental. La incidència i la consistència de les partícules abrasives serien, doncs, els principals factors implicats en la formació del microdesgast en les superfícies oclusals de molars (Figura 1.3.5). Donat que altres estudis detectaven més microdesgast en individus adults que en infants de la mateixa població (Teaford & Walker, 1982, 1983a,b), semblava que els trets microscòpics es formaven al llarg de la vida de l'individu i que depenien de la funcionalitat de les dents. Recentment, Mahoney (2006b) ha presentat un nou treball on es relaciona el patró de trets microscòpics de les superfícies oclusals també amb la biomecànica de masticació.

Teaford & Walker (1984) van estudiar el microdesgast dental sobre la faceta 9, que es crea durant la compressió a la masticació, en nombroses espècies de primats *Platyrrhini* i *Catarrhini*, incloent *Ceboidea*, *Cercopithecoidea* i *Hominoidea*. Els resultats indicaven que les espècies frugívores presentaven una major densitat de trets microscòpics que les folívores i alhora hi havia diferències entre la tipologia de trets observats. Les espècies folívores presentaven una major densitat de forats i a les frugívores predominaven les microestriacions. Els ximpanzés presentaven una situació intermitja, que es va interpretar deguda a un consum de fruits tous o parts toves dels fruits. La variabilitat interespecífica del microdesgast dental es podia explicar per les diferents estratègies tròfiques de les espècies analitzades i la variabilitat intraespecífica del microdesgast es va atribuir a les variacions

estacionals i geogràfiques de la mostra analitzada. Aquesta observació va ser corroborada per un altre estudi on s'analitzava el patró de microestriació de diverses espècies del gènere *Cebus*, que ocupaven hàbitats diversos, en les que es van detectar patrons de microdesgast diferents (Teaford, 1985). Poc després es va realitzar un estudi, basat en la faceta 9 de la fase II, on es comparava el patró de microdesgast de diverses espècies de *Colobus*, observant-se que aquestes espècies també presentaven diferències entre els seus patrons de microdesgast que indicaven diferències en el processament i adquisició de la dieta (Teaford, 1986).

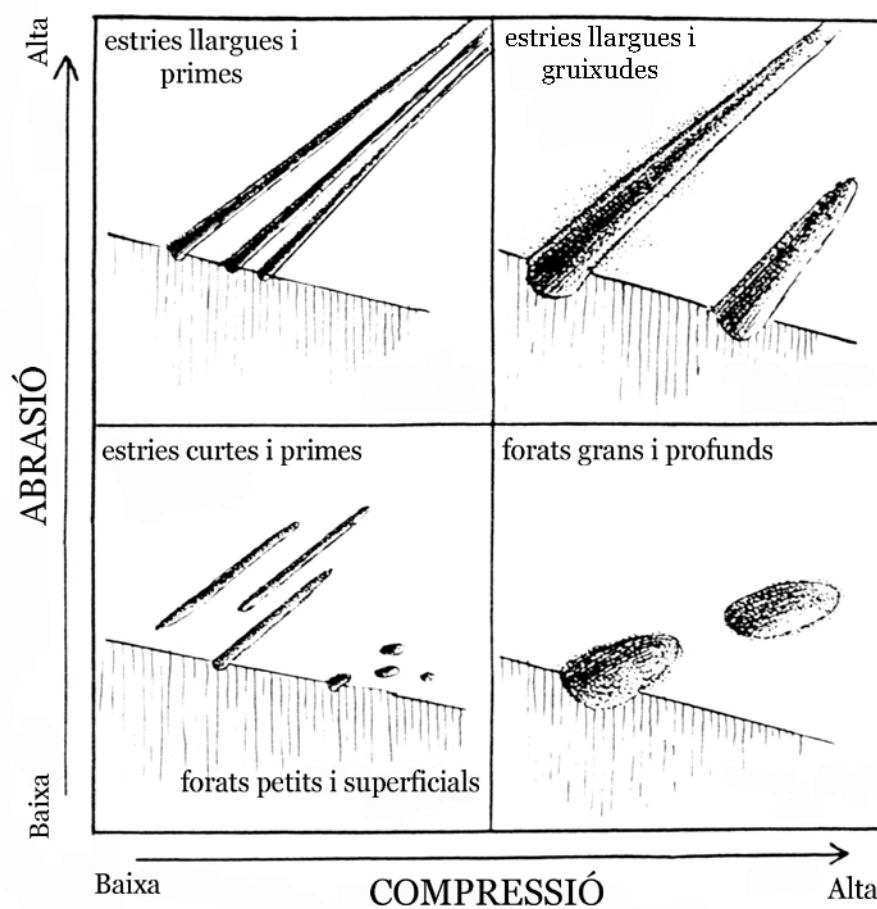


Figura 1.3.5. Tipologies de trets microscòpics i processos implicats en la seva formació. Adaptat de Gordon (1982).

En algunes ocasions també s'han analitzat els patrons de microdesgast dental de primats arborícoles i primats de caire més terrestre (Ungar & Teaford, 1996). Els primats que consumeixen recursos tròfics prop del terra ingereixen un nombre més alt de partícules de pols. Aquest elevat consum de partícules

abrasives extrínseques, sobretot en medis àrids com la sabana, tot i que també pot succeir a les parts baixes de les capçades dels arbres, pot produir una densitat més alta de trets microscòpics al patró de microdesgast dental (Walker et al., 1978; Ungar et al., 1995; Ungar & Teaford, 1996). En aquest aspecte, els papions són un bon model d'estudi perquè habiten zones obertes de sabana i s'adapten a gran varietat de recursos. Així, el patró de microdesgast dental de les superfícies oclusals del papiònid *Theropithecus gelada* és similar al dels primats folívors, tot i la gran diferència d'hàbitat entre un i els altres (Teaford, 1993). Daegling & Grine (1999) van analitzar el patró de microdesgast dental de diversos grups de *Papio ursinus* de Sud-Àfrica per tal de veure si existien diferències produïdes per petites diferències d'hàbitat. Les zones de procedència d'aquests primats eren sabanes arbustives amb una vegetació típicament semi-àrida i estacional. Les anàlisis del microdesgast dental d'aquests papions mostraven que tots els grups estudiats presentaven la mateixa proporció de forats o *pits* a totes les facetes analitzades, de fase I o fase II indistintament. Aquest fet sembla indicar que els forats són producte d'una elevada presència de partícules abrasives extrínseques, com ara grans de sorra o pols que s'adhereixen als aliments que es troben a terra, com arrels, tiges i tubercles (Daegling & Grine, 1999). Curiosament, els orangutans presenten una densitat de forats molt similar a *Papio ursinus*, però en aquest segon cas són causats per un alt contingut de fruita a la dieta, segons Teaford (1988b).

Tot i això, espècies de papiònids que ocupen hàbitats similars com són *Theropithecus gelada* i *Papio ursinus*, presenten patrons de microdesgast dental oclusal molt diferents, tant pel que fa a les estries com pels forats. Amb aquestes dades es pot deduir que els nivells de variabilitat del patró de microestriació depenen de moltes variables, i no només de l'entorn ecològic. És possible que lleus diferències sexuals o subespecífiques en l'alimentació afectin al patró de microdesgast (Daegling & Grine, 1999). Un treball recent sobre microdesgast dental en *Papio hamadryas* no ha detectat diferències significatives en les taxes de microdesgast dental de grups de diversos hàbitats, tot i que aquells que tenien accés a arbres i arbustos amb fruits, és a dir, que suposadament consumien aliments menys abrasius presentaven menys densitat de forats que els grups que únicament aconseguien recursos abrasius de zones àrides (Nystrom et al., 2004).

Hojo (1991, 1992, 1996) va analitzar molars de *Macaca fuscata* que mostraven un fort microdesgast oclusal. Aquest microdesgast, però, era degut a una dieta molt abrasiva únicament durant l'estació freda, quan els aliments preferits de l'estiu no eren presents, que els causava un patró de microdesgast dental típic d'espècies amb dietes molt abrasives. Així doncs, el microdesgast dental de la superfície oclusal pot mostrar patrons que no s'adiuen amb la dieta real, sinó que les circumstàncies estacionals i temporals forcen als individus a ingerir aliments no habituals, els anomenats *keystone resources*, tal i com succeeix en nombroses espècies de primats que habiten en boscos tropicals (Rogers et al., 1994; Wrangham et al., 1998; Yamakoshi, 1998). La variabilitat dels patrons de microdesgast a les superfícies oclusals, doncs, depèn de múltiples factors.

Altres estudis realitzats en micromamífers demostren també que aquells que consumeixen aliments durs presenten una major densitat de trets microscòpics, però no s'han detectat diferències significatives en el nombre de forats (Strait 1993a,b). És difícil diferenciar els patrons de microdesgast dental dels micromamífers insectívors d'aquells principalment carnívors, però si es consideren com a faunívors *sensu lato*, es poden diferenciar molt bé de les espècies folívores o frugívores pel percentatge de forats a l'esmalt (Strait, 1993c). És a dir, les qualitats físiques dels aliments semblen tenir efectes diferents sobre l'esmalt.

Tot i el gran nombre d'estudis realitzats sobre les superfícies oclusals per part de molts investigadors, val a dir que aquests presenten alguns inconvenients, a més de certes dificultats en l'interpretació. Durant la fase I de la masticació, la compressió, el contacte entre la dentició superior i inferior produeix una atrició que erosiona l'esmalt oclusal de les peces dentals d'ambdues arcades, sobretot a la dentició postcanina, on es formen les facetes de contacte. Així, els trets microscòpics que s'observen en aquestes facetes poden ser originats, no només pels fitòlits dels aliments o per altres partícules abrasives, sinó per l'atrició que resulta del contacte directe entre les dues superfícies d'esmalt. A nivell microscòpic és difícil diferenciar entre l'atrició produïda per les pròpies dents i l'abrasió deguda a les característiques físiques dels aliments ingerits. Avui dia encara no s'ha pogut diferenciar entre l'abrasió i

l'atrició dental i, per tant, les traces microscòpiques que s'observen a les superfícies oclusals són producte tant del contacte entre les dents com del contacte entre dents i aliments ingerits, tal i com indiquen Kaidonis et al. (1999). Altres autors també han comprovat que alguns trets microscòpics observats a les superfícies oclusals de l'esmalt poden haver-se creat pel contacte interdental, tot i que se'ls ha donat poca importància (Maas, 1991; Teaford & Runestad, 1992).

Els estudis de microdesgast dental realitzats sobre les superfícies oclusals s'han centrat en l'anàlisi de nombroses facetes. Manca, doncs, una estandardització de les àrees que s'estudien. Els resultats obtinguts per investigadors diferents no són comparables entre ells si es basen en l'estudi de facetes diferents i, fins i tot, de fases diferents.

King et al. (1999b) van detectar diferències significatives en el nombre i tipus de trets microscòpics en funció de la regió d'esmalt analitzada a la superfície oclusal, tal i com ja havia indicat Gordon (1982) en observar que les microestriacions eren molt freqüents a les regions de contacte ocluso-vestibular. Aquestes diferències, lògicament, no són causades per diferències alimentàries ja que es troben a la mateixa dent, sinó que s'originen en diferències en la mecànica mastegadora. Aquests resultats han estat corroborats per nombrosos estudis (Gordon, 1982; Teaford & Walker, 1984; Teaford, 1985; Teaford, 1986; Gambarotta, 1995; King et al., 1999b).

Recentment, Mahoney (2006a) ha publicat un treball on compara els patrons de microdesgast dental de la faceta 9 de la superfície oclusal en diferents molars dels mateixos individus i arriba a la conclusió que hi ha diferències en el percentatge de forats i la llargada de les microestriacions del M1 respecte el M2 i M3. La resta de variables analitzades, però, no presentaven diferències significatives a nivell interdental. Les diferències trobades poden estar en consonància amb l'hipòtesi de Gordon (1982) que suggereix que l'increment de forats o *pits* està relacionat amb una major compressió (Figura 1.3.5). Això implicaria forces de compressió més grans a la dentició molar posterior i menors al M1, on el percentatge de forats a les superfícies oclusals és menor. Les diferències en la llargada de les microestriacions, més gran al M1, podrien ser degudes a un major fregament entre cúspides en aquesta dent

(Mahoney, 2006a), que seria esperable donat que el M1 experimenta majors forces laterals durant la masticació (Gordon, 1982), tot i que sembla que aquests moviments laterals depenen de la duresa dels aliments, i són menors durant la masticació d'aliments tous (Luschei & Goodwin, 1974).

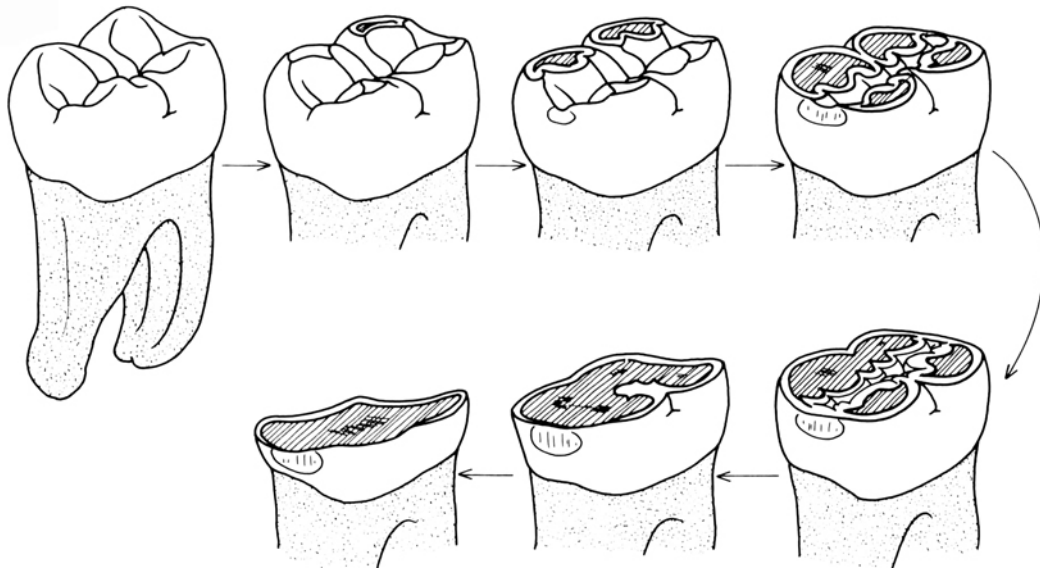


Figura 1.3.6. Desgast de l'esmalt de les cúspides i exposició de dentina a la superfície oclusal. Adaptat de Hillson (2002).

Mahoney (2006a) analitza també els patrons de microdesgast dental de la faceta 9 de la superfície oclusal en la seva part apical i a la zona més basal, i troba diferències significatives en el nombre de forats. Aquests resultats suggereixen que diferents parts d'una mateixa faceta de contacte interdental experimenten forces diferents. Les zones apicals o superiors presenten més microestriacions perquè sobre aquestes zones actuen més forces de fregament, i a les zones basals intervenen més forces de compressió (Mahoney, 2006a). Aquesta anàlisi mostra com la mecànica mastegadora pot explicar per sí mateixa la variabilitat de la densitat i la llargada dels trets microscòpics entre les diverses zones de la faceta 9 (Robson & Young, 1990; Teaford, 1988a) i adverteix de la necessitat d'una bona estandardització en la selecció de la dent i la zona de la faceta en l'estudi del patró de microdesgast dental de les superfícies oclusals (Mahoney, 2006a).

Eventualment, l'atrició continuada entre les superfícies oclusals de les dents acaba formant facetes cada vegada més grans fins arribar a la pèrdua de l'esmalt i l'exposició de la dentina (Figures 1.3.6 i 1.3.7). Les superfícies oclusals de les dents van perdent l'esmalt paulatinament i esdevenen, amb el temps, grans superfícies d'exposició de dentina degut a l'acció de l'atrició al llarg de la vida de l'individu (Chimenos et al., 1999; Campillo, 2001; Hillson, 2002).

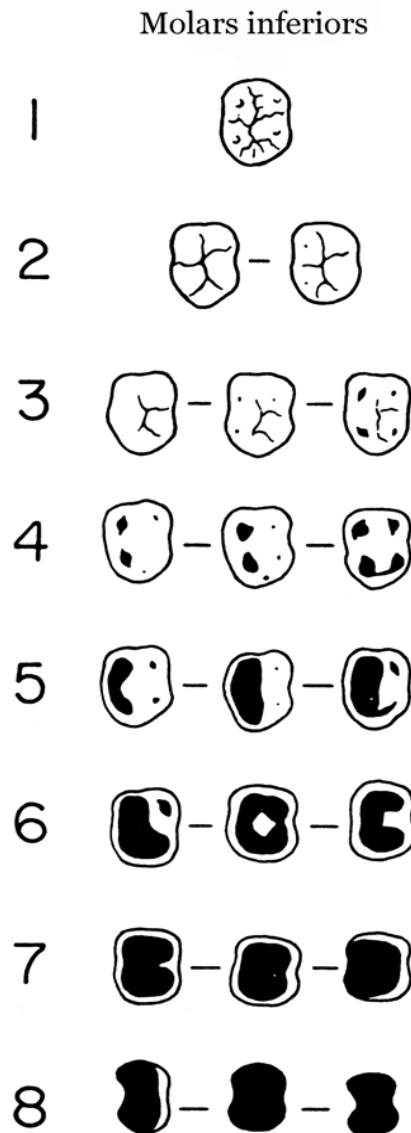


Figura 1.3.7. Categories de desgast de l'esmalt i exposició de dentina en dents molars inferiors d'*Homo sapiens sapiens*. Adaptat de Murphy (1959) i Smith (1984).



Nombrosos autors han categoritzat l'exposició de dentina a les superfícies oclusals de la dentició produïdes per a l'atrició, sobretot a nivell qualitatiu (Murphy, 1959; Miles, 1962; Scott, 1979; Smith, 1984; Brothwell, 1981; Chimenos et al., 1999; Hillson, 2002) (Figura 1.3.7), però també a nivell quantitatiu (Estebaranz et al., 2004; Galbany, 2005; Galbany & Pérez-Pérez, 2006; Galbany et al., 2006a) i n'han calculat les taxes d'erosió (Lambrechts et al., 1989; Teaford & Oyen, 1989c; Martínez & Pérez-Pérez, 2004; Martínez et al., 2004a, 2004b). Les taules qualitatives de categorització de l'atrició oclusal s'han utilitzat també per determinar l'edat de mort de l'individu, i poder realitzar estudis paleodemogràfics basant-se en aquestes estimacions dentals de l'edat de mort (Martínez & Pérez-Pérez, 2004; Martínez et al., 2004a,b). Els estudis de microdesgast dental se centren en l'estudi dels trets microscòpics que es formen sobre l'esmalt, que només existeix en individus joves o amb esmalt oclusal poc desgastat, però no sobre la dentina, que és més tova i es desgasta molt ràpidament.

### **1.3.5 Microdesgast vestibular: atrició vs. abrasió**

Com ja hem apuntat, els estudis de microdesgast dental basats en les facetes de contacte que es formen a les superfícies oclusals només es poden realitzar quan l'esmalt és present, és a dir, en estadis de desgast oclusal nul o lleuger (Figura 1.3.7). Paradoxalment, però, són aquestes les superfícies més estudiades, tant en primats com en homínids. A més, com s'ha vist, la majoria d'estudis de microdesgast dental realitzats en les facetes resultants de l'atrició dental diferencien dos tipus bàsics de microestructures: els forats o *pits* i les estries o *scratches*. La correcta quantificació d'aquests patrons de microdesgast, doncs, és complexa perquè ha de tenir en compte ambdós tipus de microestructures. Tot i això, moltíssims treballs es basen en el recompte d'aquestes dues estructures (Ryan 1979a,b; Peters, 1982; Teaford & Walker, 1984; Gordon 1984, Teaford 1985; Grine 1986, Beymon 1987; Kay, 1987; Teaford & Robinson 1989; Teaford & Oyen 1989b; Repetto, 1994; Molleson & Jones, 1991; Teaford, 1991; Teaford & Tylenda, 1991; Teaford & Glander 1991; Ungar & Grine, 1991; Teaford & Runestad, 1992; Gordon, 1992; Molleson et al. 1993; Teaford, 1994; Gambarotta, 1995; Teaford & Lytle, 1996; Ungar & Teaford, 1996; Teaford et al., 1996; Flynn Zuccotti et al., 1998; Teaford et al.

1997; Larsen et al. 1998; Schmidt, 2001a,b, 2004; Ungar & Spencer, 1999; Teaford & Ungar, 2000; Ungar et al., 2001; Grine et al., 2001; Hojo, 2002; Organ et al. 2004, 2005; Ungar et al., 2004).

L'alternativa clara a l'estudi del microdesgast de les superfícies oclusals, és el microdesgast produït per causes alimentàries a les superfícies no oclusals, concretament a les superfícies vestibulars o bucals de les dents. Aquestes superfícies són objecte d'estudi cada cop amb més freqüència per tal d'interpretar la dieta de mostres paleontològiques i arqueològiques (Puech 1975, 1976, 1978, 1980, 1981, 1982; Fine & Craig, 1981; Lalueza & Pérez-Pérez, 1991,

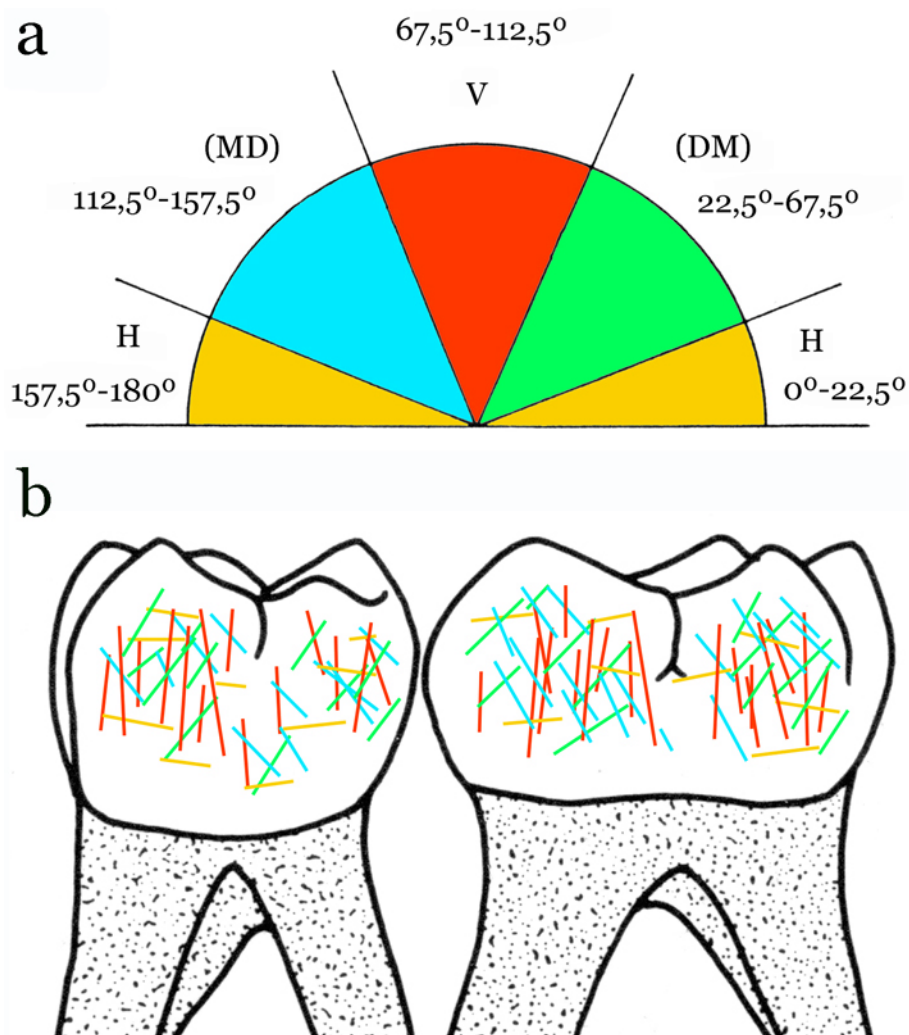


Figura 1.3.8. (a) Categorització de l'orientació de les microestriacions. Adaptat de Pérez-Pérez et al. (1994). (b) Molars amb microestriacions de diferents orientacions a la superfície vestibular.

1993; Pérez-Pérez *et al.* 1991, 1994; Puech *et al.* 1980a; Puech & Albertini, 1984; Pérez-Pérez *et al.*, 1999, 2003a,b; Yi-Chuang Lee *et al.*, 2004; Romero & De Juan, 2003, 2005; Romero, 2005; Romero *et al.*, 2003/4, 2004, 2005).

El primer investigador en desenvolupar les bases de l'anàlisi dels patrons de microestriació dental en superfícies vestibulars va ser l'odontòleg francès Pierre-François Puech. Puech va idear un mètode per tal de quantificar la densitat de microestriacions presents en una àrea determinada d'esmalt, així com la seva longitud i la seva inclinació (Figura 1.3.8). En particular, la longitud de les estries, segons l'orientació, que servia per realitzar interpretacions de la dieta d'altres grups externs (Puech *et al.* 1983, Puech & Albertini 1984, Puech, 1986a, 1986b).

Així doncs, començava una nova manera de fer recerca en microestriació dental, paral·lela a la ja existent i prolífica, sobre les facetes oclusals.

En primer lloc, l'estudi de la microestriació dental de les superfícies vestibulars no presenta dificultats en la distinció entre atrició interdental i abrasió produïda pels aliments, ja que únicament es produeix contacte directe entre aliment i esmalt, i no hi ha contacte de dent amb dent. Tampoc no hi ha un desgast macroscòpic de l'esmalt que acabi amb la seva desaparició i l'exposició de dentina. Tot i això, manca una explicació biomecànica i funcional de com es generen els patrons de microestriació dental a la superfície vestibular. També seria convenient creuar les dades d'ambdues metodologies per tal de poder entendre quin tipus d'informació aporta cada patró de microdesgast (Pérez-Pérez, 2004).

El present treball està basat en l'estudi de les microestriacions dentals observades a la superfície vestibular i s'inclou dins una línia de recerca que va començar el anys vuitanta i segueix la metodologia endegada per Puech. Les raons són múltiples. La més important és la no presència d'atrició a les superfícies bucals durant la masticació, a diferència del que succeeix a les facetes oclusals. A més, les microestructures generades a la superfície vestibular durant el procés de masticació només són estries longitudinals. La caracterització del patró de microdesgast de trets morfològics complexos, com ara els forats, complica l'anàlisi de la variabilitat perquè presenten múltiples formes, mides variables i un alt grau de superposició que en dificulta la seva

identificació (Pérez-Pérez, 2004). La majoria de treballs de microdesgast dental basats en les facetes oclusals es realitzen a magnificacions de 500X per observar correctament els forats o *pits*. Això pot representar un avantatge perquè implica l'estudi d'una superfície menor d'esmalt ben preservat, que és més fàcil de trobar a la mostra d'estudi. Per contra, l'estudi de les microestriacions de la superfície vestibular s'acostuma a realitzar a 100X augments de magnificació (seguint l'estandardització original de Puech), el que implica l'anàlisi d'una superfície major d'esmalt, que en les dents fòssils no sempre es troba ben conservat. Avui en dia, però, el debat no s'ha de centrar en quina metodologia és millor que l'altra, sinó en si ambdues metodologies aporten informació sobre les adaptacions alimentàries dels nostres avantpassats, així com d'altres primats fòssils.

Nombrosos treballs basats en la superfície vestibular demostren que aquesta interpretació és possible. Lalueza et al (1993b) i Lalueza & Pérez-Pérez (1993) van realitzar una primera aproximació a l'estudi de les dieta dels Neandertals de Gibraltar i Banyoles. Posteriorment es van realitzar estudis sobre la variabilitat poblacional del patró de microestriació vestibular dels individus de la població medieval de La Olmeda (Pérez-Pérez et al., 1994), i també en poblacions de caçadors-recol·lectors actuals (Lalueza et al., 1996a) que poguessin ser utilitzades com a models de referència per determinar la dieta d'espècimens humans fòssils del Pleistocè Mitjà i Superior. Altres treballs en poblacions més antigues, com ara els *Homo heidelbergensis* de la Sima de los Huesos d'Atapuerca, han demostrat, però, que la variabilitat del patró de microestriació dental de poblacions humanes actuals no és directament comparable amb la de les poblacions prehistòriques (Pérez-Pérez et al., 1999, 2003b). El patró de microestriació de les superfícies vestibulars, doncs, no només ens informa de les adaptacions alimentàries sinó que també aporta informació de les diferències tecnològiques en el processat dels aliments per part de diferents grups humans (Pérez-Pérez et al., 2003b), així com de les variables ecològiques o climàtiques (Lalueza et al., 1993a).

Pel que fa als estudis en primats, hi ha alguns treballs realitzats pels investigadors americans que n'han estudiat les superfícies vestibulars. Ungar & Teaford (1996) van estudiar els patrons de microdesgast dental vestibular de

diferents espècies de primats actuals, tan *Cebidae* americans, com *Cercopithecoidea* (cercopitècids i colòbids) i *Hominoidea*, i també de primats fòssils, per tal d'interpretar-ne la seva dieta. Els resultats indicaven que els cercopitècids eren el grup que presentava un major nombre de microestriacions, fins i tot més que els colòbids folívors. Així doncs, aliments com fruits, arrels, rizomes i tubercles produeixen patrons de microestriació més densos, en comparació als primats que presenten dietes estrictament folívores, com els colòbids. Aquest model de microestriació vestibular es va utilitzar per interpretar la dieta d'alguns primats fòssils (Ungar & Teaford, 1996; Ungar et al., 1995). Recentment, s'han realitzat estudis comparatius basats en el patró de microestriació de les superfícies vestibulars en dents molars d'una gran varietat d'espècies de primats (Galbany et al., 2003, 2004a,b). Aquests estudis posen en evidència l'existència de diferències sexuals en el patró de microestriació dental vestibular en primats Hominoidea. *Pongo pygmaeus*, per exemple, mostra grans diferències entre mascles i femelles que reflexen diferències en les seves estratègies alimentaries. Les femelles rarament descendeixen al sòl, contràriament als mascles ho fan sovint per desplaçant-se i alimentar-se. Els ximpanzés, no mostren diferències sexuals significatives, ja que no difereixen significativament en les seves estratègies alimentàries. Els goril·les, per contra, mostren grans diferències poblacionals dins la mateixa espècie, degudes a la gran diversitat d'hàbitats que ocupen i la gran variabilitat en l'explotació de recursos tròfics dels diferents grups (Galbany et al., 2002). Per altra banda, l'anàlisi de les superfícies d'esmail vestibular de primats *Cercopithecoidea* (Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al., 2004b) està aportant resultats similars als estudis de les facetes oclusals (Teaford, 1994; Daegling & Grine, 1999). Les espècies folívores estrictes presenten una menor densitat de trets microscòpics vestibulars, mentre que els cercopitècids i els papions presenten un major nombre de microestriacions degut a les seves adaptacions alimentàries frugívores i terrestres, respectivament (Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al., 2004b).

### **1.3.6 Microdesgast alimentari vs. erosió i altres tipus d'abrasions**

Abans de quantificar qualsevol tipus de patró de microdesgast dental cal tenir molt clar que totes les marques que s'observen s'han produït degut a la

masticació d'aliments (abració), i no pas per altres causes no relacionades amb la dieta (atrició o erosió).

Hi ha molts factors que poden produir alteracions del patró de microdesgast alimentari i, fins i tot, poden produir microdesgast a l'esmalt dental similar al que produeixen els fitòlits presents als aliments. En moltes ocasions, sobretot quan el material d'estudi són restes prehistòriques d'origen arqueològic o paleontològic, les dents poden haver sofert alteracions post-deposicionals d'origen divers, com ara alteracions durant el procés d'enterrament a causa de l'acció abrasiva dels sediments o per manipulacions intencionals paramasticatòries que poden afectar l'estat de conservació de l'esmalt. Els fòssils poden veure's afectats per processos tafonòmics que afecten a l'esmalt dental (King et al., 1999a; Martínez et al., 2001; Martínez & Pérez-Pérez, 2004). Per aquesta raó, és important diferenciar els trets produïts *ante-mortem* per l'alimentació dels produïts per causes no alimentàries, i alhora també dels trets formats *post-mortem* i, per tant, no associats a l'alimentació.

En ocasions es poden formar microestriacions a l'esmalt dental, en vida de l'individu, d'origen cultural o paramasticatori. Aquest és el cas de les microestriacions presents a la dentició incisiva originades per eines de tall quan s'aguanta l'aliment, generalment carn, amb la dentició anterior a mode de pinça i es talla directament l'aliment a la boca. D'aquesta manera, durant el procés de tall, l'eina podria colpejar l'esmalt i ratllar-lo, tot produint marques de tall o *cut-marks* (Puech, 1979, 1982; Trinkaus, 1983, Bermúdez de Castro et al., 1988; Lalueza, 1992b; Lalueza & Frayer, 1997; Lozano, 2001, 2002, 2005; Lozano et al., 2004).

Un altre lloc on es poden formar microestries és dins de solcs, generalment anomenats *tooth-picks*, relacionats amb la higiene bucal. Aquests solcs, que presenten una morfologia en forma de canal, es troben generalment en les superfícies interproximals de les dents, propers a la línia amelocementària de la dentició postcanina (Lalueza et al., 1993b). S'han trobat en espècimens d'*Homo habilis* (Ungar et al., 2001; Hlusko, 2003), *Homo heidelbergensis* (Bermúdez de Castro & Arsuaga, 1983; Bermúdez de Castro et al., 1997), la mandíbula neandertal de Banyoles (Lalueza et al., 1993b) i també en *Homo sapiens sapiens* (Ubelaker et al., 1969; Schulz, 1977; Berryman et al.,

1979; Lucaks & Pastor, 1988). La formació d'estries dins d'aquests solcs s'ha atribuït a la utilització repetida de bastonets o escuradents de fusta o os, que s'utilitzen amb funcions higièniques. També s'ha documentat l'ús de tendons d'animals per a la higiene bucal i per a la fabricació de cordes en aborígens australians, que produeixen marques similars (Brown & Molnar, 1990).

Les marques de desgast dental a les superfícies oclusals, sobretot a la dentició anterior, poden ser degudes a causes culturals de diversa naturalesa. Aquestes traces d'ús s'han associat a la realització de tasques paramasticatòries en moltíssimes poblacions humanes, que provoquen un elevat desgast oclusal. Els aborígens australians, per exemple, presenten una marcada pèrdua d'alçada de la corona dental dels incisius a causa de les grans forces a les que es veuen sotmeses les dents anteriors (Barrett, 1977). Aquest també és el cas dels Inuit actuals, sobretot les dones, que masteguen les pells de foca i caribú per estovar-les i poder confeccionar roba i per fabricar fils o cordes a partir de tendons (Lucaks & Pastor, 1988; Larsen et al., 1998). Tant els australians com els Inuit utilitzen la dentició anterior per nombroses activitats no estrictament alimentàries, com preparar pells d'animals, estirar peles de diversos fruits i arrels mentre les aguanten amb les incisives a mode de pinça o rosegar ossos per extreure'n la medul·la. Totes aquestes activitats produeixen un elevat desgast oclusal a la dentició anterior en diverses poblacions de caçadors-recol·lectors (Dahlberg, 1963; Turner & Cadien, 1971; Lucaks & Pastor, 1988; Lalueza, 1992b; Bax & Ungar, 1999).

Alguns espècimens fòssils també presenten un elevat desgast oclusal a la dentició anterior indicador de l'ús de les dents com a eines en activitats no alimentàries. Aquest és el cas del crani d'*Homo sapiens* arcaic de Broken Hill que presenta un fort desgast oclusal a la dentició anterior i posterior que indicaria un ús paramasticatori (Puech et al., 1980b).

Un altre tipus de marques que es poden observar són els solcs subverticals o *sub-vertical grooves* (Figura 1.3.9), presents a les facetes de contacte interproximal de la dentició postcanina, que no s'han de confondre amb els solcs interproximals que és troben a la línia amelocementària amb etiologia higiènica. Aquests solcs subverticals presenten una morfologia característica i estan orientats radialment seguint una direcció oclusal-cervical.

El nombre i longitud dels solcs és variable segons la població o grup humà considerat (Egocheaga et al., 2004). S'han descrit en nombrosos espècimens de neandertal (Borgognini-Tarli, 1982; Giacobini et al. 1984; Antunes & Santinho Cunha, 1992; Villa & Giacobini 1995; Pérez-Pérez et al., 2004; Egocheaga et al., 2004), en *Homo habilis* d'Omo a Etiòpia (Puech & Cianfarani, 1988) i en *Homo sapiens* de Qafzeh a Israel (Vandermeersch, 1981). En els aborígens australians moderns apareixen en el 60% dels individus analitzats (Kaidonis et al., 1992). La formació d'aquests solcs a les facetes de contacte interdental s'havia atribuït en alguns casos a processos tafonòmics (Antunes & Santinho Cunha, 1992), tot i que la seva morfologia i orientació indiquen que existeix un component alimentari associat a elevades forces de masticació (Villa & Giacobini 1995; Pérez-Pérez et al., 2004). També s'ha suggerit que podrien estar relacionats amb adaptacions alimentàries a dietes molt abrasives per tal d'atenuar els moviments entre dents i reduir el desgast interdental en aquestes poblacions amb elevades forces de masticació (Egocheaga et al., 2004; Pérez-Pérez et al., 2004).

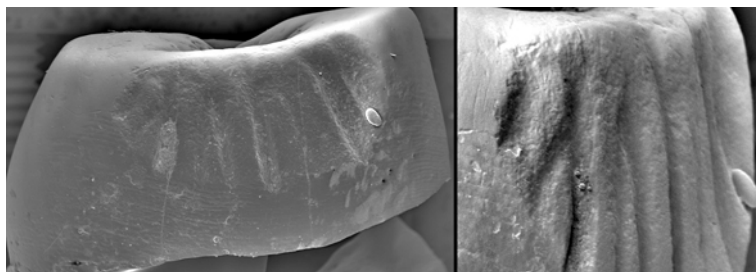


Figura 1.3.9. Solcs sub-verticals o *sub-vertical grooves* a la superfície interdental d'un molar de Figueira Brava, Portugal.

Però no només es produeix desgast dental per causes *ante-mortem*. En ocasions es troba microdesgast dental, fins i tot en forma de microestriacions, degut a causes tafonòmiques *post-mortem*. Martínez et al. (2001) i Martínez & Pérez-Pérez (2004) han analitzat nombroses superfícies d'esmalt dental amb alteracions *post-mortem* en homínids africans de Laetoli i Olduvai (*Australopithecus boisei*, *Homo habilis* i *Homo erectus*). En la majoria d'ocasions, però, les alteracions observades eren degudes a una forta erosió que esborrava els patrons de microestriació de les superfícies d'esmalt i, fins i tot,



exposava els prismes de l'esmalt, així com les perikymata (Martínez & Pérez-Pérez, 2004). Aquestes alteracions han estat atribuïdes a l'acció àcida dels sediments (Teaford, 1988b; King et al., 1999a). Altres accions químiques de caràcter àcid sobre l'esmalt dental, que atenuen el patró de microestriació, podrien tenir un origen diferent tot i presentar un mateix resultat final a la dent. Aquest podria ser el cas de la digestió de la dent i l'acció àcida estomacal per part de grans carnívors, tal i com mostren estudis *in vitro* i *in vivo* (King et al., 1999a; Galbany et al., 2005c).

Un altre tipus d'alteració que pot afectar del patró de microestriació pot ser l'aparició d'estries superposades a les microestriacions alimentàries, paral·leles i llargues, que s'atribueixen a un arrossegament de la dent en el sediment (King et al., 1999a; Martínez et al., 2001; Martínez & Pérez-Pérez, 2004). Romero (2005) descriu aquest mateix patró d'abrasió en poblacions arqueològiques de la Vall del Vinalopó. Aquestes microestriacions, d'origen tafonòmic, es podrien confondre amb les alimentàries quan no tenen una orientació preferent o una disposició paral·lela molt marcada. Un exemple d'això són els *Homo heidelbergensis* de Sima de los Huesos, que presenten algunes microestriacions d'origen tafonòmic (Pérez-Pérez et al., 2003b), però es poden detectar amb facilitat i no afecten significativament als patrons de microestriació dental de les superfícies vestibulars ben preservades. La comparació de les superfícies vestibulars amb les facetes de contacte interdental, on el contacte entre l'aliment i l'esmalt no és possible en vida de l'individu, permet discriminar processos d'abrasió no alimentària (Galbany & Pérez-Pérez, 1998; Pérez-Pérez et al., 2003b).

#### **1.4 L'Estudi del microdesgast dental**

Les primeres anàlisis de microdesgast dental es van iniciar com a font d'informació complementària dels estudis d'oclusió dental i formació de facetes de desgast oclusal. L'orientació de les microestriacions observades a les facetes aportava informació sobre els moviments de la mandíbula (Butler, 1952; Mills, 1955; Kay & Hiiemae, 1974). A partir d'aquesta observació, alguns investigadors es van adonar que determinades dietes podien produir diversos patrons de microestriació a l'esmalt dental (Dahlberg, 1960), però no va ser fins els anys setanta i principis dels vuitanta quan es van realitzar nombrosos estudis

comparats, i també experimentals, dels patrons de microdesgast a l'esmalt dental, amb l'ús del Microscopi Electrònic d'Escombrat (SEM). Aquest aparell va esdevenir una tècnica excepcional d'anàlisi en investigacions paleoantropològiques (Olsen, 1988) i nombrosos investigadors van desenvolupar tècniques qualitatives i quantitatives per a l'estudi del microdesgast dental a partir de les imatges obtingudes amb el SEM (Grine, 1977; Walker et al., 1978; Ryan, 1979a,b; Puech & Prone, 1979; Puech et al., 1980a, 1981; Ryan, 1981; Grine, 1981a; Walker, 1981; Fine & Craig, 1981; Gordon, 1982; Puech & Albertini, 1983; Puech et al., 1983; Gordon, 1984a,b; Teaford & Walker, 1984; Teaford, 1985; Bromage, 1985, 1987; Grine, 1986, 1987; Kay, 1987; Grine & Kay, 1988).

#### **1.4.1 El Microscopi Electrònic d'Escombrat**

El funcionament del SEM es basa en el comportament d'un feix d'electrons que es fa incidir sobre una superfície. Aquest feix incident interacciona amb la superfície i, com a resultat d'aquesta interacció, es genera en un feix secundari reflexat que aporta informació de la superfície quan és captat per un detector que l'interpreta.

La informació que aporten els electrons secundaris, així com altres electrons amb característiques diferents, com els electrons retrodispersats o *backscattered*, o els Raigs X, és múltiple: composició quantitativa, estructural, topogràfica, estat químic, estat elèctric o densitat. La naturalesa química dels fitòlits que provoquen les microestriacions, per exemple, es pot determinar a través de microanàlisi elemental per raigs X, utilitzant el Microscopi Electrònic d'Escombrat. Per a l'estudi de superfícies d'esmalt dental, però, únicament interessa la informació topogràfica que es mostra en forma d'imatges en un monitor a partir dels electrons secundaris.

A la part superior de la columna del SEM es fa circular un corrent elèctric per un filament de tungstè, que es posa incandescent i emet radiacions electromagnètiques en forma d'electrons. Aquests són conduïts per la columna del microscopi dirigits per un conjunt de lents magnètiques condensadores que els focalitzen. A la part inferior de la columna s'obté un feix explorador prim, estable i de gran intensitat, que sota condicions de buit es concentra sobre la

mostra disposada a l'interior de la cambra principal. El kilovoltatge del feix que s'utilitza en els estudis de microestriació dental és relativament baix, normalment d'entre 10 i 15 kV, per tal de no travessar la preparació. La mostra observada ha de ser conductora per evitar l'acumulació de càrrega electrostàtica formada pels electrons primaris de baixa energia que no són reflexats. Per això, la mostra es metal·litza normalment amb or (Au) o carboni (C). Els electrons primaris d'alta intensitat són reflexats originant electrons secundaris, mentre que els de baixa energia són dispersats per la superfície metal·litzada conductora i es perden a través d'una presa de terra formada per un pont de plata col·loidal. Si no es fes així, les càrregues electrostàtiques capturades per la mostra crearien interferències amb els electrons incidents i emascararien la informació aportada pels electrons secundaris. Les imatges que s'obtenen, a partir dels electrons secundaris captats pel detector, presenten una profunditat de camp molt elevada i un gran contrast topogràfic. La resolució pot arribar a ser d'uns 40 àngstroms (0,004  $\mu\text{m}$ ) (Grismtone, 1981; Graham, 1987).

#### **1.4.2 Replicació i microdesgast dental**

Per tal d'analitzar el microdesgast de les dents mitjançant microscòpia electrònica, és convenient obtenir rèpliques dels materials, ja que normalment no és possible estudiar les dents originals directament.

La majoria dels estudis de microestriació dental es realitzen sobre motlles dels materials originals, generalment procedents de col·leccions osteològiques (Gordon, 1982, 1984a; Teaford & Walker, 1984; Teaford, 1985; Grine, 1986; Teaford, 1988a; Solounias et al., 1988; Kelley, 1990; Solounias & Moelleken, 1992; Solounias & Hayak, 1993). També s'obtenen rèpliques dentals quan s'estudien primats vius capturats en llibertat (Teaford & Glander, 1991, 1996; Dennis et al., 2004). Només en comptades ocasions està justificat utilitzar les dents originals en estudis de microscòpia electrònica. Sigui com sigui, ha estat necessari desenvolupar tècniques eficaces de replicació que no malmetin aquestes dents úniques i irremplaçables.

Els primers estudis es van basar en motlles obtinguts amb materials, que s'aplicaven directament sobre l'esmalt, com ara vernissos o polímers plàstics com el triafol (Balzers Union), replicant únicament una part de la superfície en

forma d'una fina capa o *peel* (Puech, 1981, 1986a,b; Puech et al., 1981, 1983, 1985, 1989; D'Errico et al., 1984; Lalueza, 1992a; Lalueza & Berkovitz, 1992; Lalueza & Pérez-Pérez, 1993; Pérez-Pérez et al., 1994). Altres investigadors van utilitzar tècniques de replicació de tota la corona dental, millorant la qualitat i versatilitat dels motlles obtinguts (Rose, 1983; Gordon, 1984c; Beynon, 1987; Bromage, 1987; Teaford, 1988b; Teaford & Oyen, 1989a,b; Teaford & Glander, 1991; Teaford & Tylanda, 1991). La replicació de les corones dentals senceres s'aconsegueix amb elastòmers de polivinilsiloxà, que ofereixen una gran estabilitat temporal i una gran reproducció dels detalls a nivell microscòpic (Andritsakis & Vlamis, 1986; Craig et al., 1990; Lindquist et al., 1997), fins i tot arriben a la resolució d'una micra (Teaford & Oyen, 1989a). El polivinilsiloxà s'aplica mitjançant una pistola o aplicador, que barreja els dos components de forma homogènia (Keck, 1985; Lampe et al., 2004), amb una punta mescladora, que permet arribar a àrees poc accessibles. Aquests materials presenten un temps de polimerització curt a temperatura ambient i mantenen la resolució durant molt anys (Beynon, 1987; Mandikos, 1998).

Malgrat la gran qualitat d'aquests materials de replicació, nombrosos autors han descrit alguns problemes tècnics en la seva utilització, com ara la deficient polimerització del polivinilsiloxà quan entra en contacte amb els guants de làtex, degut al talc, que s'utilitzen habitualment quan es realitzen motlles, a diferència del que succeeix amb altres materials de replicació (Neissen et al., 1986; Reitz & Clark, 1988; Burke et al., 1989; Rosen et al., 1989; Browning et al., 1993; Baumann, 1995). A més, les temperatures extremes inferiors a 4°C i superiors a 40°C influeixen en l'estabilitat i resolució de les rèpliques (Corso et al., 1998) i afecten també als temps de polimerització (Berg et al., 2003). Altres materials de replicació, com ara els polièters, presenten millors propietats mecàniques ja que resisteixen millor les forces de compressió i tensió sense deformar-se (Lu et al., 2004).

Diverses cases comercials fabriquen i distribueixen aquests productes, i el seu ús s'ha generalitzat entre els professionals de l'odontologia i l'ortodòncia, així com entre els investigadors que volen obtenir rèpliques d'estructures morfològiques dures i de baixa porositat. Goodwin & Chaney (2004) mostren un gran nombre d'aplicacions en paleontologia general i Norén et al. (2005)

utilitzen aquests productes per tal d'obtenir el motlle interior del canal auditiu en humans, i així poder determinar el sexe mitjançant una novedosa metodologia. Han estat els estudis de morfologia i de microdesgast dental en tots els seus aspectes, però, els que més han aplicat aquests materials.

El polivinilsiloxà es presenta comercialment en polímers de diferent resolució, cos o "mida de gra". Els de gra fi *light body*, així com els de gra mitjà *regular body*, presenten resolució suficient per realitzar estudis amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat. En canvi, el polivinilsiloxà de gra gruixut *heavy body*, no presenta suficient resolució per dur a terme aquest tipus d'estudis (Teaford & Oyen, 1989a; Ungar, 1996; Ungar & Spencer, 1999; Galbany et al., 2004a; Galbany et al., 2006b), però sí per replicar estructures que només cal estudiar a nivell macroscòpic.

A partir dels motlles negatius de polivinilsiloxà, cal obtenir rèpliques en positiu de l'original. Aquest tipus de replicació de dues etapes és necessari perquè no sempre es pot realitzar l'estudi de les superfícies replicades en polivinilsiloxà directament al Microscopi Electrònic d'Escombrat. En ocasions, la seva gran elasticitat impedeix realitzar un buit suficient a la cambra del microscopi sense que es produeixin deformacions del negatiu. Tampoc permeten un bon flux d'electrons i, per tant, no sempre és possible obtenir imatges sense càrregues electrostàtiques. Les tècniques de replicació en dues etapes són avantatjoses perquè el primer elastòmer s'adapta perfectament a l'original i la resina o poliuretà que s'apliquen a continuació i que formaran la rèplica, presenten una viscositat molt baixa i penetren a les zones més inaccessibles del negatiu, replicant-ne els detalls més petits. Les tècniques de replicació d'una sola etapa, com són l'aplicació de vernissos o de triafol, no permeten replicar la totalitat de la superfície (Beynon, 1987), i només permeten replicar petites parts de l'original (Puech, 1981, 1986a,b; Puech et al., 1981, 1983, 1985, 1989; Lalueza, 1992a; Lalueza & Berkovitz, 1992; Lalueza & Pérez-Pérez, 1993; Pérez-Pérez et al., 1994).

Els motlles positius o rèpliques, obtingudes a partir dels negatius de polivinilsiloxà, es realitzen normalment amb resines epoxy, que presenten una excel·lent resolució microscòpica (Rose, 1983) i, alhora, es tracta d'un material fàcil de manipular i amb una gran estabilitat temporal. Aquestes resines

s'utilitzen en nombroses aplicacions científiques, especialment en zoologia de vertebrats i invertebrats, tant actuals com fòssils, com ara per a replicar dents de marsupials i estudiar-ne el seu microdesgast (Young & Robson, 1987; Kay & Covert, 1983), d'insectívors (Silcox & Teaford, 2002), d'esquirols (Nelson et al., 2005), dents d'ungulats (Young & Marty, 1986; Ward & Mainland, 1999), de carnívors (Taylor & Hannan, 1987), de cocodrils (Maas, 1994a) o de dinosaures (Shubert & Ungar, 2005). També s'han fet servir per a replicar altres materials durs com ara fusta, os, pedra, conquilles d'invertebrats i conodonts fòssils (Nielsen & Maiboe, 2000; Backwell & d'Errico, 2001; Purnell, 2003).

Les resines epoxy s'han aplicat sobretot a la replicació de dents de primats (Ryan 1979a,b; Teaford & Walker, 1984; Gordon 1984, 1992; Teaford 1985; Kay, 1987; Flynn Zuccotti et al., 1998; Teaford & Robinson 1989; Teaford, Oyen 1989b; Teaford & Glander 1991; Hojo, 1991; Ungar & Grine, 1991, 1996; Teaford & Runestad, 1992; Maas, 1994b; Ungar & Teaford, 1996; Teaford et al., 1996; King et al., 1999b;) i d'humans i homínids, actuals i fòssils (Peters, 1982; Grine 1986, 1991; Beymon 1987; Benevius & Hultenby, 1991; Teaford, 1994; Ungar & Spencer, 1999; Teaford & Ungar, 2000; Ungar et al., 2001; Grine et al., 2001; Göhring et al., 2002; Hojo, 2002; Ungar, 2004).

A més de les resines epoxy, també s'utilitza el poliuretà. Aquest material triga menys temps en polimeritzar que les resines i té una gran fluïdesa, és net de treballar i aconsegueix la mateixa resolució. Això el fa ser una bona alternativa a aquestes, sobretot perquè presenta un cost menor al mercat (Galbany et al., 2004a; Lozano, 2005; Galbany et al., 2006b).

Per tal d'obtenir una bona replicació dels originals amb les tècniques de dues etapes (elastòmer + resina o poliuretà) cal centrifugar els motlles a fi d'evitar la formació de bombolles d'aire que esdevenen petits forats a les superfícies de la rèplica, impeding una correcta observació (Gordon, 1984c; Pérez-Pérez et al., 1999; Galbany et al., 2004a).

Excepcionalment, però, hi ha investigadors que no centren els seus estudis en rèpliques dels originals, sinó que estudien directament els originals al Microscopi Electrònic d'Escombrat, en aquest cas emprant un Microscopi Ambiental o amb equips amb mode de pressió variable (Taylor, 1986; King et al. 1999b; Romero & De Juan, 2003, 2005; Romero et al., 2003/4; Romero, 2005).

Aquestes metodologies només es poden realitzar si es té accés als originals i a un Microscopi Electrònic d'Escombrat Ambiental al mateix moment. El Microscopi Electrònic Ambiental no requereix una preparació excessiva de la mostra i, per tant, no s'han d'obtenir rèpliques ni metal·litzar les mostres. L'anàlisi dels materials originals amb aquest tipus de microscopis permet, si estan equipats amb detectors de raigs X, realitzar anàlisis químiques composicionals, per exemple dels fitòlits que produeixen les microestriacions a l'esmalt dental (Ciochon et al. 1990; Lalueza, 1994; Lalueza et al. 1993a,d, 1996b; Gügel et al. 2001).

Per contra, les rèpliques de resina epoxy o poliuretà han de ser convenientment preparades per poder obtenir bones imatges amb el SEM. Normalment són muntades en suports metàl·lics, de llautó o alumini, enganxades amb cola termofusible, i metal·litzades amb una fina capa d'or. En els punts de contacte entre la mostra i el suport s'aplica una solució de plata col·loidal per tal de facilitar la dispersió dels electrons que queden atrapats a la mostra, i així evitar càrregues electrostàtiques que dificulten l'obtenció d'una bona imatge (Rose, 1983; Pérez-Pérez et al., 1999; Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al., 2004a).

### **1.4.3 Obtenció i anàlisi de la imatge**

A partir de les rèpliques, convenientment preparades i muntades en suports d'alumini, s'obtenen les imatges amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat. Abans, però, és convenient aplicar aire a pressió sobre la superfície de les mostres per tal d'eliminar les partícules de pols dipositades, que podrien acumular càrregues electrostàtiques (Galbany et al., 2004a).

Habitualment s'obtenien les imatges amb una càmera fotogràfica amb rodet de negatius de gran format. Aquestes, doncs, havien de ser digitalitzades per analitzar les microestriacions (Pérez-Pérez, 1990, Lalueza & Pérez-Pérez, 1991, 1993; Pérez-Pérez *et al.* 1991, 1994; Grine et al., 2002). Actualment, els microscopis electrònics d'escombrat disposen de digitalitzadors automàtics que permeten obtenir les imatges directament amb una gran resolució. Sigui com sigui, les imatges digitals han de ser retocades amb programari especialitzat per homogeneïtzar els tons de grisos obtinguts i augmentar el contrast (Figura

1.4.1), sense alterar, però, la resolució de la imatge (Pérez-Pérez et al., 1999; Galbany et al., 2004a).

La qualitat de les imatges obtingudes amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat depèn de molts factors. L'acceleració dels electrons o kilovoltatge (KV), la distància de treball (mm) o *working distance* (WD), la inclinació de la mostra (*tilt*) o el tipus d'electrons utilitzats (retrodispersats o secundaris), entre d'altres, poden modificar el resultat final (Gordon, 1988; Ungar, 1996; Galbany et al., 2004a). Tan els electrons com els retrodispersats creen imatges topogràfiques de les superfícies analitzades. Els retrodispersats, però, tot i proporcionar imatges on es maximitza el relleu de les superfícies, causen un problema tècnic afegit: en les imatges obtingudes a partir d'electrons retrodispersats o *back-scattered electrons* els trets morfològics lineals i paral·lels al detector d'electrons del microscopi tenen tendència a extingir-se. És un efecte causat per la disposició dels detectors d'electrons respecte a la orientació de les microestriacions (Pérez-Pérez et al., 2001a,b; Galbany et al., 2004a). Tot i això, nombrosos investigadors ometen aquest problema i no indiquen quin tipus d'electrons, secundaris o retrodispersats, han utilitzat per obtenir les imatges en estudis quantitius d'interpretació de dietes en homínids i primats (Gordon, 1988; Teaford, 1991, 1994; Ungar, 1996; Ungar & Teaford, 1996; Ungar & Spencer, 1999; Teaford & Ungar, 2000; Grine et al., 2002).

Un altre factor a tenir en compte en els estudis de la microestriació dental és el grau de magnificació. Els augments utilitzats varien considerablement en funció de l'investigador. Gordon (1988) indicava que la utilització de 120X a 130X augments era un bon compromís entre l'àrea d'esmalt observada i la claredat de les estructures a analitzar a la imatge. La utilització de 500X per a les superfícies vestibulars cobreix una àrea massa petita i només permet detectar un nombre reduït de microestriacions (Pérez-Pérez et al., 1994). No obstant, la utilització de grans augments és molt habitual en estudis de les facetes de la cara oclusal de les dents (Grine, 1986, 1987; Grine & Kay, 1988; Teaford, 1985, 1994; Teaford & Walker, 1984; Teaford et al., 1996; Ungar, 1990, 1994a,b, 1996, 1998, El-Zaatari et al., 2005). La utilització de diferents nivells d'augment dificulta la comparació de resultats entre observadors i és probable que la informació que s'obtingui en una mateixa mostra sigui també diferent.



Evidentment, són necessaris més estudis del comportament dels patrons de microestriació en funció de l'àrea analitzada per comprendre com es comporta el patró en cada cas si volem fer inferències alimentàries més precises.

Un cop obtingudes les imatges, la seva anàlisi quantitativa es realitza utilitzant programaris adients, sovint de caire general, com ara el Sigma Scan (SPSS Inc.), o específic, com el software Microwear per quantificar microestriacions i forats de superfícies d'esmalt desenvolupat per Peter S. Ungar (Ungar et al., 1991; Ungar, 1995a,b, 1997, 2001, 2002).

### **1.5 La dentició dels primats *Catarrhini***

L'Ordre dels Primats presenta una gran variabilitat en el nombre de dents, mida, forma i funció que realitzen. Els primats *Catarrhini*, però, presenten tots ells una mateixa fórmula dental (2:1:2:3) amb 2 dents incisives (I1 i I2), 1 canina (C), 2 premolars (Pm3 i Pm4) i 3 molars (M1, M2 i M3) a cada hemimandíbula i hemimaxil·la. Aquesta fórmula dental deriva d'una dentició més nombrosa, present als altres grups de primats menys especialitzats. Els primats americans *Platyrrhini*, per exemple, presenten una premolar més (2:1:3:3) i els *Strepsirrhini* presenten una gran diversitat en el nombre de dents, però generalment tenen més incisives i premolars que els *Haplorrhini* (Warwick James, 1960; Fleagle, 1999). Tot i la reducció en el nombre de dents en alguns grups de primats, la dentició d'aquest grup presenta característiques plesiomòrfiques (retencions ancestrals), com ara la presència dels quatre tipus de dents, que possibilita una gran plasticitat i un ampli rang d'adaptacions alimentàries. Hi ha poques espècies de primats amb denticions molt especialitzades i quan es donen, normalment estan associades a funcions de premsió i manipulació (Wolpoff, 1999). Les diferències de forma i mida de les dents d'espècies properes de primats són generalment el resultat d'adaptacions alimentàries. Hi ha poques espècies de primats amb denticions molt especialitzades i quan es donen, normalment estan associades a funcions de premsió i manipulació (Wolpoff, 1999). Les diferències de forma i mida de les dents d'espècies properes de primats són generalment el resultat d'adaptacions evolutives vers l'explotació de recursos alimentaris (Ungar, 1992; Teaford, 1994, 2000), tal com ho són habitualment la mida corporal i la complexitat del tracte

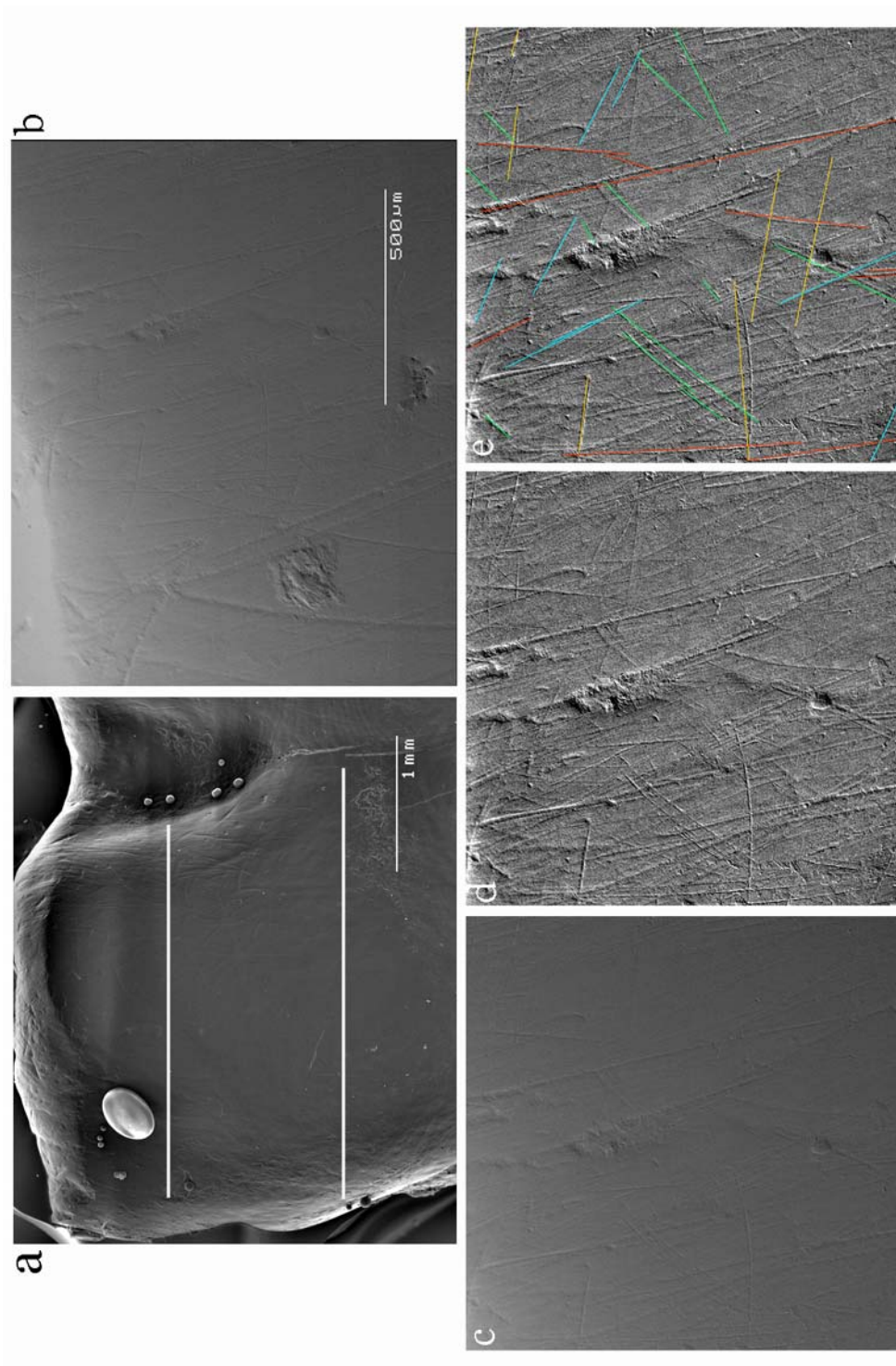


Figura 1.4.1. Imatge de la superfície vestibular d'un molar realitzada al SEM amb el terç mig marcat (a). Imatge original realitzada amb el SEM a 100X (b) i imatge retallada de 0,56 mm<sup>2</sup> (c). Imatge retocada amb Adobe Photoshop (d) i algunes estries comptades manualment amb el Sigma Scan (e).

digestiu (Wolpoff, 1999). Les diferències a nivell dental es manifesten sobretot a la superfície oclusal, on les dents presenten patrons variables de cúspides. Les espècies més folívores, per exemple, presenten una topografia oclusal amb cúspides més altes. Existeixen, però, limitacions importants en la interpretació de la dieta a partir de la morfologia dental, sobretot si s'aplica a primats *Hominoidea* (Teaford, 1994), tot i que la morfologia dental dels primats actuals ha estat utilitzada freqüentment per entendre les adaptacions alimentàries de diverses espècies de primats fòssils (Kay, 1985; Ungar, 1998, 2004; Teaford et al., 2002).

### 1.5.1 Morfologia dental dels primats *Catarrhini*

En els primats *Catarrhini* les dents presenten una morfologia adaptada a la seva funció i existeixen clares diferències entre les dues superfamílies d'aquest grup, els *Cercopithecoidea* i els *Hominoidea*.

Els primats *Cercopithecoidea* presenten una gran diversitat morfològica, ecològica i tròfica. En podem diferenciar dues famílies: *Colobidae* i *Cercopithecidae* (Warwick James, 1960; Fleagle, 1999; Kingdom, 2001). Dins la Família dels cercopitècids, els *Cercopithecidae*, que habiten zones d'Àsia i Àfrica, inclouen un gran nombre de gèneres i espècies amb patrons corporals i adaptacions diferents, des d'espècies molt arborícoles, com els cercopitecs (*Cercopithecus*) fins altres més terrestres, com els papions (*Papio*) o els macacs (*Macaca*). La gran majoria de cercopitecins presenten bosses o sacs bucals, amb una gran capacitat, formats per extensions tegumentàries de la part interior de les galtes amb la funció d'emmagatzemar aliment. La presència d'aquestes bosses, però, no altera la funció mastegadora, ni quan estan plenes ni quan estan buides, que es troben col·lapsades (Warwick James, 1960).

Les característiques generals de les dents dels cercopitècids els diferencien clarament dels *Hominoidea*. El més característic d'aquells són les molars especialitzades on dues cúspides vestibulars (protocònid i hipocònid a les molars inferiors), i les linguals (metacònid i ectocònid a les molars inferiors) es troben alineades formant dues crestes paral·leles en sentit buco-lingual, condició anomenada bilofodontia (Figura 1.4.2). Aquestes molars, anomenades bilofodontes, són característiques i exclusives dels *Cercopithecoidea*, i són

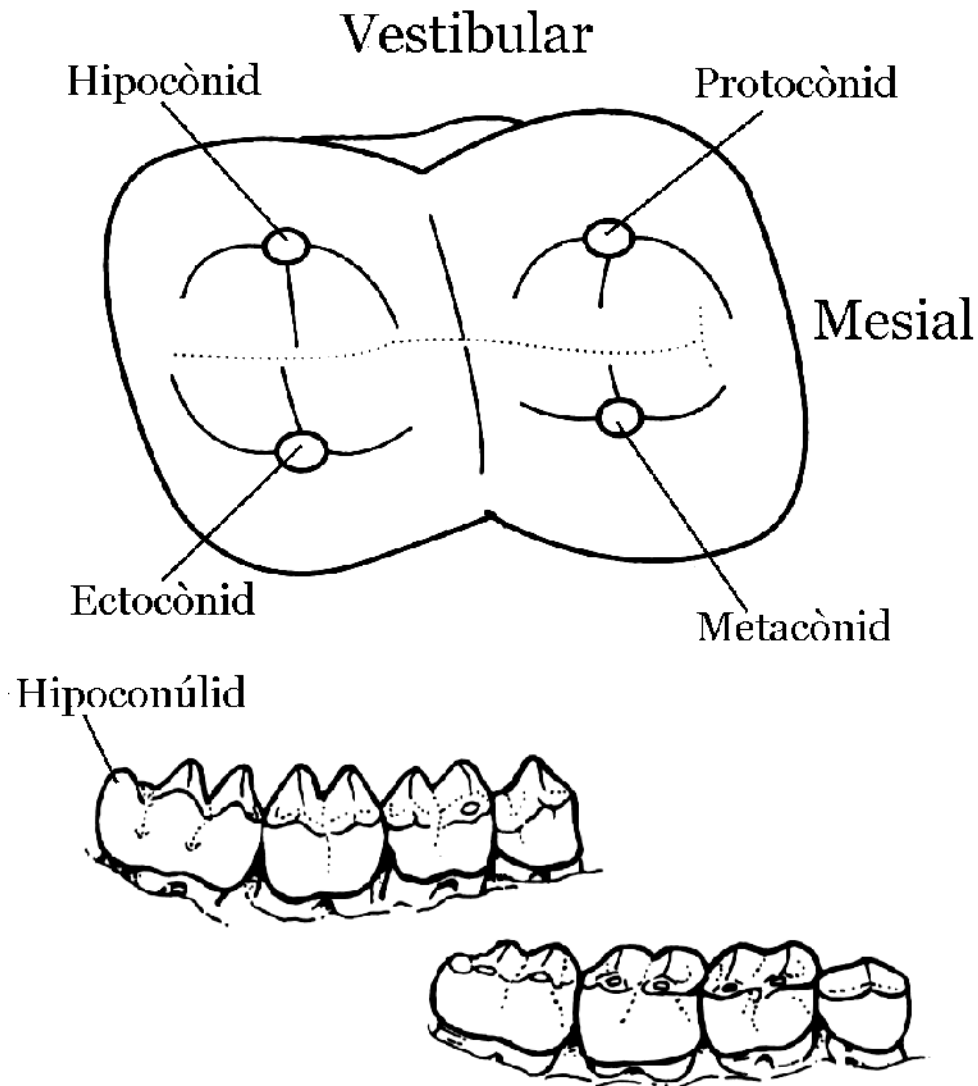


Figura 1.4.2. Morfologia dental i cúspides oclusals de les molars bilofodontes mandibulars dels *Cercopithecoidea*. Adaptat de Daegling & Grine (1999) i Fleagle (1999).

presentes tant a la mandíbula com a la maxil·la, de manera que les cúspides de les dents superiors i les inferiors encaixen perfectament creant grans superfícies de tall (Warwick James, 1960; Kay, 1977a, Fleagle, 1999). Com a particularitat dins dels *Cercopithecoidea*, el gènere *Cercopithecus* (Cercopitècids) i l'espècie *Erythrocebus patas* (mona patas) es caracteritzen per l'absència de la cúspide del taló (hipoconúlid) només a les seves terceres molars mandibulars. En la resta de gèneres del grup aquesta cúspide és absent a totes les molars inferiors. En general, la mida de les terceres molars dels cercopitècids sol ser relativament petita, sobretot en els papiònids (Warwick James, 1960; Swindler, 2002).

Pel que fa a la dentició canina, els *Cercopithecidae* presenten alts nivells de dimorfisme sexual, sobretot els papiònids. Els mascles posseeixen les canines en forma de daga i molt més grans que les femelles, i són esmolades continuament degut al fregament amb les primeres premolars (Pm3) inferiors, molt especialitzades en la funció de tall (Walker, 1984; Fleagle, 1999, Swindler, 2002). Els colòbids es diferencien dels cercopitècids perquè no presenten les bosses bucal, el cos mandibular més alt, les dents incisives són més primes i les

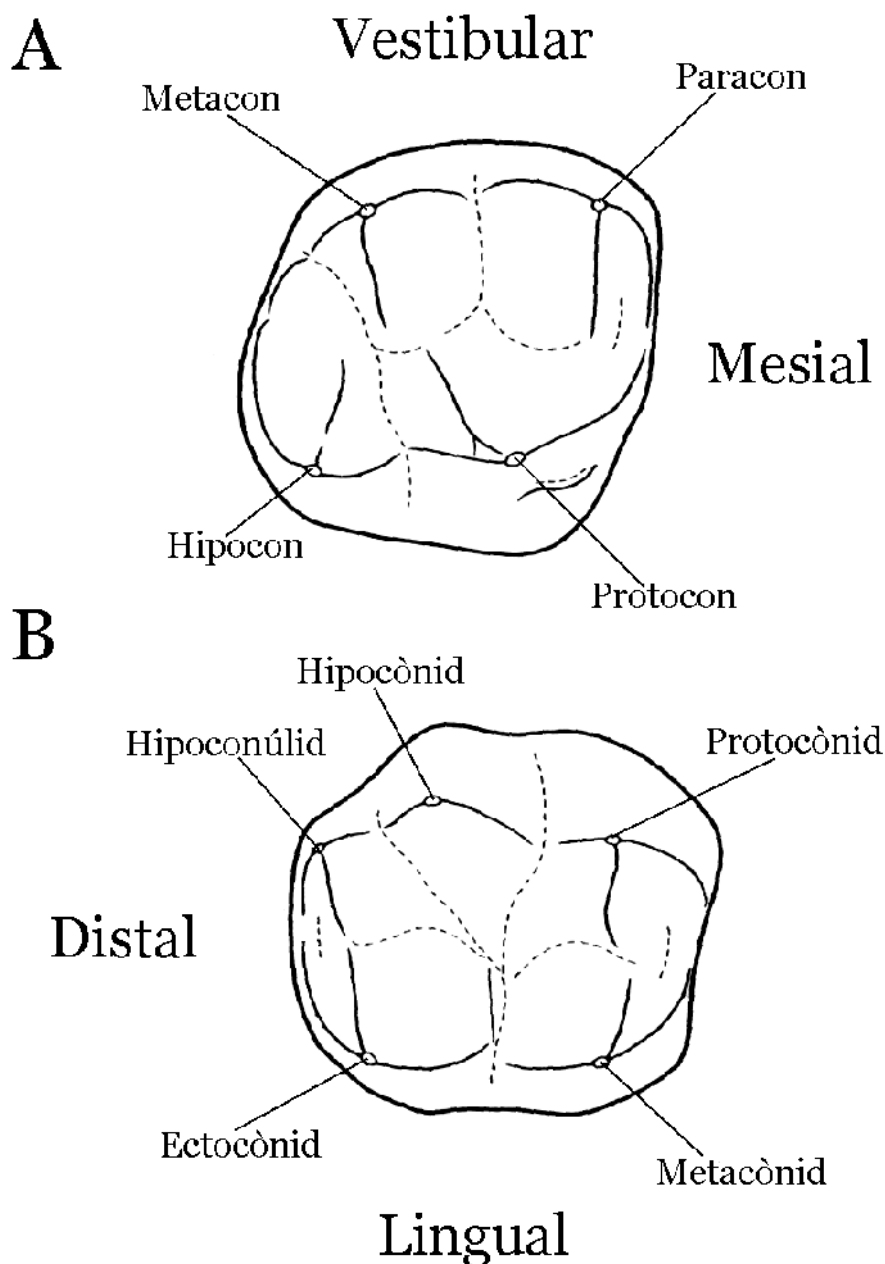


Figura 1.4.3. Patró de cúspides oclusals de les molars superiors (A) i inferiors (B) dels *Hominoidea*. Adaptat de Maier & Schneck (1981).

cúspides de les molars bilofodontes són molt més altes com a adaptació a l'alimentació folívora (Fleagle, 1999).

Per altra banda, la dentició dels *Hominoidea* és molt generalitzada respecte a la dels *Cercopithecoidea*, especialment a les molars. Aquestes presenten cúspides arrodonides enlloc de crestes bilofodontes. Les molars inferiors presenten una forma allargada mesiodistalment i es caracteritzen per tenir 5 cúspides, 3 a la superfície vestibular (protocònid, hipocònid i hipoconúlid) i 2 a la lingual (metacònid i ectocònid), formant el característic patró Y-5 (Figura 1.4.3). Per contra, les molars superiors són quadrangulars i presenten un trígon format per tres cúspides (paracon, metacon i protocon) i un taló amb una gran cúspide distolingual anomenada hipocon. Les primeres premolars inferiors (Pm3) varien de forma en funció de l'espècie. En el gènere *Hylobates* són allargades i en humans només presenten dues cúspides, una lingual i l'altra vestibular. Contràriament, la resta d'*Hominoidea* presenten una única cúspide en aquestes dents. Pel que fa a la resta de premolars, les Pm3 superiors i les Pm4, acostumen a presentar 2 cúspides a totes les espècies del grup. Els *Hominoidea* presenten incisives relativament gruixudes i la mida de les canines és molt més variable que en els *Cercopithecoidea*. També assoleixen elevats nivells de dimorfisme sexual, sobretot els gorilles i orangutans (Warwick James, 1960; Fleagle, 1999, Swindler, 2002).

### 1.5.2 Quantificació de la mida dental

La mida dental és un bon indicador de les estratègies alimentàries dels primats. La morfometria clàssica s'ha centrat en la mesura del diàmetre mesiodistal o llargada de la corona dental (Thomsen, 1951; Moores, 1957). La mesura d'aquest diàmetre s'ha realitzat de diverses maneres. Alguns autors han definit aquesta variable com la distància entre els punts de contacte entre les dents adjacents, tot i que sovint aquests no són punts concrets sinó àrees o facetes de contacte interdental. Aquest fet dificulta la mesura real de la dent perquè depèn de factors subjectius en la localització dels punts de contacte entre dents (Moores, 1957). A més, en arcades dentals amb maloclusió es formen nous punts de contacte entre dents que indueixen a error a l'hora de realitzar les mesures.

Per evitar aquests errors de mesura alguns autors van definir una nova mesura per caracteritzar la mida dental, el diàmetre mesiodistal, que es defineix com la distància entre els punts de contacte de les superfícies mesial i distal de la dent en oclusió normal (Goose, 1963; Wolpoff, 1971). Amb aquesta nova definició de mesura, però, persisteixen altres problemes perquè l'atrició interdental provoca un creixement de les facetes de desgast interdental que dificulta la situació correcta dels punts de contacte entre dents adjacents (Hrdlicka, 1952; Grine, 1981b; Kieser, 1990). A més, l'atrició oclusal també provoca modificacions en el diàmetre mesiodistal (Murphy, 1959; Smith, 1984; Bermúdez de Castro et al., 2003). Una alternativa és el diàmetre mesiodistal definit com la mesura màxima presa de manera paral·lela al pla oclusal (Mayhall, 1979; Pederson, 1949). Aquest mètode va resultar més senzill i va aportar informació amb valor biològic perquè indicava el creixement màxim d'aquest diàmetre de la dent. Davant tantes alternatives de mesura és important decidir quina realitzar en cada moment i una bona definició de les mateixes (Mayhall, 1979).

L'alternativa clara al diàmetre mesiodistal és la mesura del diàmetre oposat: el diàmetre bucolingual de la corona dental. Aquest es defineix com la distància màxima entre les superfícies vestibular i lingual de la corona dental, perpendicular al diàmetre mesiodistal, és a dir, l'amplada màxima del pla bucolingual (Mayhall, 1979; Hillson, 2002). Aquesta mesura no es veu afectada per l'atrició interdental, però sí per l'atrició oclusal, tal i com també succeeix amb el diàmetre mesiodistal.

La mida dental dels primats es va començar a estudiar a partir dels anys setanta (Hylander, 1975; Kay, 1977a,b; Fleagle, 1978; Gingerich, 1982). En un principi, la majoria d'estudis es van centrar en l'al·lometria de la dentició. Amb els anys, però, van emergir nous paradigmes i els investigadors van començar a utilitzar una nova variable, el producte dels dos diàmetres, com a estimador de la mida dental. Aquesta nova mesura s'assimilava a l'àrea oclusal de la dent i semblava una mesura més adequada que les mesures lineals per separat (Legendre, 1988), tot i que s'admetia que la corona dental no tenia una forma rectangular i que, alhora, aquesta nova mesura no considerava la forma real de la dent.

L'arribada de noves tecnologies va possibilitar el càlcul de l'àrea oclusal real, sense haver d'aproximar-la a partir de les mesures lineals dels diàmetres. Strait (1993c) va idear un mètode on es fixava un nombre limitat de punts sobre el perímetre de la corona dental en norma oclusal i obtenia el valor lineal de la suma dels segments dibuixats entre els punts. Altres estudis més recents han desenvolupat metodologies per calcular el perímetre i l'àrea reals de la superfície oclusal a partir d'imatges digitals d'alta resolució sense posar cap limitació en el número de punts definits (Bermúdez de Castro et al., 2003; Pérez-Pérez et al., 2003a; Estebaranz et al., 2004; Estebaranz, 2005; Galbany, 2005; Galbany & Pérez-Pérez, 2006).