

EL SISTEMA DENTAL Y SU IMPORTANCIA EN EL ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN HUMANA: Revisión bibliográfica

Reyes, Gerson; Bonomie, Justo; Guevara, Edgar; Palacios María

Facultad de Odontología. Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela

E-mail: gprojo@hotmail.com, justo@ula.ve, Guevara@ula.ve, mariafpalacios@hotmail.com

Malgosa Assumpció

Unidad de Antropología Biológica, Departamento de Biología animal, Biología Vegetal y Ecología,
Universidad Autónoma de Barcelona, España. e-mail: assumpcio.malgosa@uab.cat

Chimenos Eduardo

Departamento de Odontostomatología, Universidad de Barcelona, España.

e-mail: eduardochimenoskustner@gmail.com

Jordana, Xavier

Departament de Paleobiologia, Institut Català de Paleontologia (ICP), Universitat Autònoma de
Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona, España. e-mail: xavier.jordana@icp.cat

García-Sívoli, Carlos

Facultad de Odontología. Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela.

e-mail: sivolig@gmail.com

Resumen

La dentición ha sido durante mucho tiempo una de las estructuras biológicas mejor estudiadas, esta singularidad radica en su resistencia al paso del tiempo. El sistema dental ofrece una posibilidad incomparable para comprender mejor el origen y filogénesis de los vertebrados, entre ellos el hombre. Esta investigación, a través de una revisión bibliográfica, explora cuatro aspectos del sistema dental, como son: Su origen, el aspecto biológico, la utilidad de los rasgos dentales en los análisis poblacionales, y finalmente, intenta precisar las bases genéticas de los dientes. Con respecto a este último, lo fundamental no estaría sólo en la descripción morfológica del diente, sino el porqué de su morfología, es decir, porqué son lo que son. Por lo tanto, se puede indagar: ¿porqué se producen diferentes variedades morfológicas dentro de nuestra especie?, entre otras interrogantes.

Palabras clave: Sistema dental, evolución humana, revisión bibliográfica

THE DENTAL SYSTEM AND ITS SIGNIFICANCE IN THE STUDY OF HUMAN EVOLUTION: Literature review

Abstract

The dentition has long been one of the best analyzed biological structures, this is unique in its resistance to the passage of time. The dental system is an unparalleled opportunity for a better understanding of the origin and phylogenesis vertebrates, including the man. This research, through a review of the literature, explores four dimensions of the dental system, such as: their origin, the biological aspect, the usefulness of the dental population features in the analysis, and finally, tries to specify the genetic bases of the teeth. With regard to the latter, the key would not only in the description of the morphological tooth, but the why of morphology, namely, why they are what they are. Therefore, you can ask questions: why would a morphological diversity be produced within our species?, among other questions.

Keywords: dental system, human evolution, literature review

Origen del sistema dentario

Conocer la estructura dental de los vertebrados, en general, es importante para poder comprender la del hombre, ya que el hombre no es sino uno más entre los vertebrados, y los dientes de un modo u otro confirman estas relaciones de parentesco (Türp et al., 1997). La dentición fue durante mucho tiempo el rasgo más estudiado de la biología de los vertebrados. En este sentido, reclamó la atención de figuras tan importantes de la biología europea como Georges y Francis Cuvier, o Richard Owen. El interés particular se centró en el desarrollo de los dientes, su número y morfología (Weiss et al., 1998). Dentro de este contexto, observaron que la morfología dental había ido modificándose en el transcurso de la evolución, siguiendo procesos de adaptación al modo de vivir característico de cada grupo en particular.

No cabe duda que gran parte del registro fósil de los mamíferos se encuentra representado por los dientes. En tal sentido, los dientes más estudiados del reino animal son sin lugar a dudas los de mamíferos, incluso se tiene referencia de muchas especies sólo a través de dientes que dan testimonio de su existencia. Además los dientes revelan los hábitos alimenticios y por tanto los hábitos de vida de los mamíferos. La evolución del sistema dentario permite observar, a través de las sucesivas especies, los cambios que se han dado en la morfología, estructura, y función de los dientes (Figun y Garino, 2007). Es ampliamente aceptado que la dentición de los mamíferos y de los vertebrados en general, se genera a partir de placas córneas las cuales son el resultado de la interacción entre dos tejidos; el epitelio de recubrimiento de la boca y el mesénquima subyacente. Tanto en los reptiles, peces, así como en los mamíferos, estos dos tejidos originan el esmalte y la dentina, respectivamente.

Tal vez los peces coladores son los representantes más antiguos de este proceso de morfo diferenciación dental (Kawasaki et al., 2005) cuyo origen radica en la búsqueda de una mayor y mejor capacidad en la captura y posterior elaboración de los alimentos para su digestión la cual depende no sólo de la forma y tamaño de los dientes, sino también de la manera en que se utilizan (Myers et al., 2006; Butler et al., 2008). En tal sentido, el aparato masticador de los mamíferos es más fuerte que el de los reptiles, y por supuesto que el de los peces, y extraordinariamente más eficiente, puesto que procesa mejor el alimento, que estos dos últimos grupos de animales, antes de tragarlo (Tudge, 2000).

A lo largo de los años surgieron diversas teorías que han tratado de explicar el origen de la morfología del sistema dentario de los mamíferos; sin embargo, la teoría aceptada actualmente es la teoría tritubercular. Esta teoría fue descrita y dada a conocer por Cope en 1871 en su obra “El método de la creación de la forma orgánica” y en opinión de numerosos paleontólogos ha probado ser de gran valor para descifrar la historia evolutiva de muchas familias de mamíferos incluyendo al hombre. Con respecto a la dentición, su idea principal era que el más complejo diente de los mamíferos ha derivado de un simple tubérculo por dos procesos: primero, repetida aceleración anteroposterior (mesio-distal) del tipo simple cilíndrico (como el diente de los cetáceos) y segundo, una repetición lateral (vestíbulo-lingual) como resultado de una fuerza de crecimiento en dirección transversal.

Posteriormente, en 1883, Cope hace una breve pero fundamental comunicación anunciando su convencimiento de que entre los mamíferos fósiles del Eoceno había descubierto el tipo tritubercular de molares superiores que era la forma más antigua de las cuales han derivado las formas más complejas de mamíferos recientes. Los molares de los primeros marsupiales y placentarios presentaban una forma generalmente descrita como tribosfénica.

Más tarde, y a raíz del estudio detallado de algunos mamíferos del Jurásico, Henry Fairfield Osborn elabora y publica en 1907 su teoría acerca de la evolución del sistema dental de las cúspides, que generalmente se conoce como “teoría tritubercular de Cope”. Los dientes fueron en un principio sencillos y su posterior complicación no se debe a la fusión de varios dientes simples, sino a la adición de partes nuevas. Los dientes tribosfénicos eran característicos de los mamíferos que vivían al principio del período Terciario; los diferentes tipos de molares que actualmente se encuentran en los mamíferos provienen todos de este tipo básico. Los molares tribosfénicos más antiguos fueron hallados en depósitos del Cretáceo, pero hay también una gran variedad de molares de otros tipos que proceden del período anterior o sea del Jurásico, y que pueden arrojar cierta luz sobre el origen del patrón tribosfénico.

Osborn toma como punto de partida o primera etapa, la existencia de un cono primitivo que se modifica por la aparición de expansiones laterales. En particular, con respecto a los molares, establece cuatro tipos evolutivos (Haplodonte: diente simple, coniforme; Bunodonte: señalando la adición de tubérculos; Pticodonte: con cúspides de arquitectura simple; Lofodonte: con cúspide de arquitectura compleja). Osborn, que denominó protocono, a la más antigua de las cúspides superiores y protocónido a las inferiores (utilizando el sufijo *ido*, para señalar las cúspides de los molares inferiores), supone que estas cúspides van desarrollando bordes cortantes mesial y distalmente y que cúspides adicionales surgen sobre dichos bordes cortantes. Las cúspides del lado mesial se denominan paracono (o paracónido) y metacono (o metacónido) del lado distal.

Así se llegaba a la segunda etapa, en la cual los molares presentaban tres cúspides en fila; este tipo de dientes era característico del orden triconodonta. Al concluir la esta etapa Osborn suponía que los dientes adquirirían forma triangular (trígono, trigónido) desplazándose el protocono en sentido vestibular, lo cual conduciría a posteriori a la interdigitación entre los molares superiores e inferiores (tercera etapa), este tipo de dientes era característico de los mamíferos del orden Symetrodonta, del Jurásico.

Durante la cuarta etapa de Osborn, el desarrollo se inicia a partir del lado distal del molar inferior, de un talón (o talónido) que alojaba el protocono del molar superior cuando se cerraban las quijadas.

Posteriormente (quinta etapa) fueron surgiendo cúspides adicionales del talónido; hipocónido o cúspide vestibular, entocónide, o cúspide lingual e hipoconúlido o cúspide distal, al parecer la última adquisición filogenética (Figun y Garino, 2007). Así pues las cúspides principales de los molares tribosfénicos recibieron los nombres y nomenclatura de Osborn, utilizada hoy en día por paleontólogos, antropólogos y odontólogos en sus estudios e investigaciones, favoreciendo la comunicación entre los mismos (Rodríguez, 2001; Hlusko, 2004).

Finalmente, se puede decir que no existe una teoría que dé una respuesta satisfactoria a la pregunta sobre el origen del sistema dentario la cual incluya todos los grupos dentales. Sin embargo, la teoría propuesta por Cope, y posteriormente desarrollada por Osborn, explica con mayor precisión la transformación de la dentición homeodonta de los Reptiles en la heterodonta de los Mamíferos y del diente monocúspide al tribosfénico (Rodríguez, 2001). Desafortunadamente, las investigaciones subsiguientes no han confirmado completamente la teoría de Osborn, sobre todo en lo que se refiere a los molares superiores. En cuanto a los molares inferiores, es posible que Osborn tuviera razón al creer que el talónido se desarrolló después del trigónido.

Perspectiva biológica del sistema dental

El estudio del sistema dental ha sido siempre motivo de interés para investigadores en varias de las áreas del conocimiento humano. Antropólogos, biólogos, zoólogos, paleontólogos, genetistas, odontólogos entre otros, han estudiado los dientes por la gran información que aportan al campo específico de cada investigador. Esta singularidad radica en que los dientes son los registros fósiles más abundantes. Los dientes, al estar constituidos histológicamente por elementos muy duros, resisten fácilmente el paso del tiempo llegando a convertirse en el tejido humano menos destructible (Harris y Ponitz, 1998), inclusive a veces, es la única evidencia de la presencia del hombre dentro de los contextos arqueológicos. En este sentido, constituyen muestras fundamentales y de primer orden en las investigaciones antropológicas.

Los dientes siguen siendo una fuente potencial de información, incluso en especímenes de cientos o miles de años (Prieto, 2002); en otras palabras, los dientes y el

aparato masticador en su conjunto es la única parte del cuerpo directamente relacionada con la masticación que fosiliza (Arsuaga y Martínez, 2001). De ahí, que el conocimiento del origen y evolución del sistema dental es de principal interés en la interpretación de la variabilidad del número, tamaño y forma de los dientes en los Homínidos (Rodríguez, 2003). Por lo tanto, la morfología dental ha sido usada para analizar las relaciones de los antropoides entre sí y con otros primates (Gauthier et al., 1998; Ross et al., 1998; Marivaux et al., 2001; Bermúdez de Castro, 2002), así como para analizar la dieta de los primates del Mioceno-Eoceno y sus relaciones filogenéticas (Kirk et al., 2001; Boyd y Silk, 2001; Bloch y Boyer, 2002; Scott y Fox, 2005; Galbany et al., 2003, 2005). Por otra parte, el estudio de las características del esmalte dentario ha llevado a establecer modelos de microdesgaste de las superficies libres y oclusales de los dientes, los cuales han servido como indicadores de la dieta de los primates Hominoideos (Galbany et al., 2002; Pérez-Pérez et al., 2003); asimismo, la morfología interna de los dientes también ha jugado un rol fundamental en la interpretación de la evolución de los Homínidos a través del estudio de las peculiaridades del espesor de los tejidos histológicos. (Bermúdez de Castro, 2002; Hlusko, 2004; Guatelli-Steinberg y Reid, 2008).

En las investigaciones de las principales familias de antropoides, especialmente la de los homínidos, que incluyen a los seres humanos actuales y todos los fósiles de nuestra propia línea evolutiva, el análisis de la morfología dental ha aportado interesantes datos que han ayudado a entender mejor el proceso evolutivo y las relaciones filogenéticas, entre las diferentes categorías o clasificaciones de los mismos (Ardipithecus, A. anamensis, A. afarensis, A. africanus, A. garhi, A. aethiopicus, A. robustus, A. boisei, H. habilis, H. rudolfensis, H. ergaster, H. erectus, H. heidelbergensis, H. neanderthalensis, H. sapiens) que han sido objeto de un considerable y profundo debate (Strait et al., 1997; Ross et al., 1998; Arsuaga, 2000; Arsuaga y Martínez, 2001; Ward et al., 2001; Carbonell y Bermúdez de Castro, 2004; Kaifu et al., 2005; Bailey y Hublin, 2005, 2006; Bailey y Lynch, 2005; Bailey, 2006; Spoor et al., 2007, entre otros). En tal sentido, el ser humano ha alcanzado diferencias significativas con las especies que lo antecedieron con las cuales ha compartido una historia evolutiva y a partir de ciertos procesos como la selección natural, deriva genética, aislamiento geográfico, se han fijado los cambios que permiten caracterizar al hombre actual. Boyd y Silk (2001) sostienen que dentro de esos procesos de transformación que confluyen en la evolución y que aparecen en la filogénesis de las especies del hombre, se encuentran cambios a nivel del esqueleto óseo y del sistema dental. Efectivamente, a través del tiempo, los factores evolutivos han ido modificando la morfología original de todas las porciones anatómicas, incluyendo los dientes, dando a la vez el proceso de especiación, es decir, las características diferenciales propias de cada especie

y sus variaciones internas. Tal vez para comprender el porqué de la morfología de nuestro sistema dental actual, es decir, del único superviviente de las diferentes líneas evolutivas del género homo, el Homo sapiens, hay que retroceder varios millones de años, porque fue entonces cuando vivió un ser antropomorfo cuyos descendientes evolucionaron en direcciones diferentes: antropomorfos y humanos (Tattersall, 1998). O tal vez, se tenga que retroceder a 65 millones de años cuando vivió una criatura llamada Purgatorius ceratops de la que se cuentan con fragmentos dentales y cráneos dispersos descubiertos en el este de Montana, en los Estados Unidos (Mithen, 1998) y la que se presume es el antepasado más directo de los primates (Clemens, 2004; Radhakrishna, 2006). Dentro de este contexto se puede estimar que el sistema dental humano es el resultado de un largo, gradual y lento proceso evolutivo a lo largo de las diferentes linajes (Gould, 2006). Proceso de cambios necesarios para que, a partir de una criatura parecida a una musaraña, estemos hoy ante la presencia del Homo Sapiens. Este proceso tan complejo requiere de muchas explicaciones, sin embargo se puede decir que la transformación de esta criatura, de tamaño similar a una rata pequeña, evolucionó a un animal parecido a un primate (protoprimate) (Radhakrishna, 2006). A partir de este punto comienza la evolución de los primates los cuales son la génesis biológica de la evolución de los primeros miembros de la familia humana, los homínidos. Es así como en una época previa a hace dos millones y medio de años, todavía no se sabe exactamente cuándo, evolucionó la primera especie humana de cerebro grande. Los dientes también cambiaron, por lo menos dimensionalmente; una adaptación probablemente producida por el cambio de una dieta constituida exclusivamente por alimentos vegetales a una dieta que incluía grandes cantidades de proteínas de origen animal.

Los rasgos dentales y su utilidad en los estudios poblacionales

Rodríguez (2003), recalca lo siguiente “El conocimiento de las variaciones biológicas de los grupos humanos tanto en tiempo como en espacio, integradas al contexto donde estos se desarrollan, permite establecer además de los parentescos y diferencias con otros grupos, su estado evolutivo, permitiendo, además, analizar sus contactos en diversos períodos históricos y la trayectoria de sus desplazamientos”. Para lograr este propósito, la Antropología física, o Antropología biológica, se ha nutrido de una amplia gama de datos métricos y no métricos de diferentes estructuras del cuerpo humano que le son de utilidad para alcanzar sus propósitos. Los datos métricos han desempeñado un papel fundamental para el análisis de la variación intra e inter poblacional, cambios evolutivos, dimorfismo sexual, entre otras aplicaciones. No obstante, en los últimos años ha crecido el

interés por la utilidad que, para este propósito, pueden ofrecer los denominados caracteres no-métricos (Scott y Turner, 1997; Corrucini y Shimada, 2002; Irish, 2006; Bailey y Hublin, 2006; Jordana, 2007; Coppa et al., 2007; Matsumara, 2007). Al respecto, Scott y Turner (1997) designan a estos rasgos del esqueleto óseo como variantes morfológicas. Asimismo, se han propuesto otras denominaciones tales como: Variantes no métricas, rasgos casi-continuos o discontinuos, caracteres discretos, discretos fijados o variantes epigenéticas (Moreno, 2004). Antiguamente se asignaba este nombre a diversas configuraciones anatómicas tales como el tamaño de la apófisis mastoides, la forma del mentón o de la abertura nasal, etc.

A partir de la segunda mitad del siglo XIX fueron tema de estudio para los antropólogos, caracteres aislados como el hueso epactal, osículos o huesos wormianos, metopismo, sutura palatina transversa, torus palatino, variaciones en forámenes, etc. En este sentido, se han propuesto un considerable número de caracteres discontinuos para estudiar distancias entre poblaciones humanas llegándose a contabilizar más de 200 rasgos epigenéticos. La gran variedad de los mismos hace que no todos sean igualmente útiles, ni que resulte fácil confeccionar una lista tipo que reúna los más adecuados; asimismo, existen otros caracteres cuya clasificación no resulta tan clara (Rolo, 2003). Algunos antropólogos consideran más útiles los caracteres discontinuos que los métricos para evaluar distancias genéticas entre poblaciones. Sin embargo, el estudio en conjunto de ambos datos (métricos y no-métricos) pueden proporcionar resultados más fructíferos en los análisis poblacionales (Jordana, 2007).

En lo que respecta al estudio de los caracteres dentales, el interés se remonta a la Edad Antigua, cuando Aristóteles mencionaba el supuesto mayor número de dientes en la mujer con relación al hombre (Rodríguez, 2003). En todo caso, los estudios de la morfología dental humana se iniciaron en el siglo XIX. En este siglo son notorios los trabajos de de Lyell (1830), Darwin (1859), Owen (1845), Huxley (1858) y del mismo Cuvier (1817) que condujeron a un mejor entendimiento de la diversidad de las especies (Rodríguez, 2003). Posteriormente, diversos anatomistas (Flower, Zuckerkandl, Bolk, Black, entre otros) identificaron algunas peculiaridades de la dentición tales como: dientes supernumerarios, la ausencia congénita del tercer molar o terceros molares “comprimidos”, giroversión en los incisivos superiores, la cúspide de Carabelli, diferentes tubérculos, el diente de pala, cúspide en espolón, etc. A modo de ejemplo, se puede citar la investigación realizada por el fundador de la American Association of Physical Anthropology (AAPA), A. Hrdlička (1925), sobre los orígenes del hombre ame-

ricano mediante el estudio de la variación dental, diferenciándose las poblaciones mongoloides de las demás por la elevada frecuencia y marcado grado de expresión del carácter diente de pala. Esta similitud era interpretada por Hrdlička como prueba de un origen exclusivamente asiático de los amerindios, demostrando así una afinidad entre los nativos americanos y los asiáticos y la diferencia de ambos con grupos europeos. El origen mongólico se basó principalmente en el asombroso parecido que presentan las poblaciones esquimales y las poblaciones del Nordeste Asiático, ambas muy bien conocidas y estudiadas por Ales Hrdlička (González, 2003).

En algunos casos, un rasgo dental no-métrico por sí sólo puede ser utilizado para discriminar entre grupos humanos, por ejemplo, incisivos en forma de pala, la cúspide paramolar de Carabelli, la cúspide 6, la presencia de la cúspide bucal en molares inferiores, entre otros (Heather, 2005), bajo este argumento hay que ser cuidadoso, ya que se podría caer en riesgos sobreinterpretación. Scott y Turner (1997) señalan que todas estas características (léase en conjunto) hacen de la dentición una de las mejores fuentes de datos para establecer relaciones y afinidad entre poblaciones, patrones de migración y adaptación y a su vez, permitir el esclarecimiento de los orígenes étnico-geográficos de diferentes poblaciones humanas.

El estudio de los dientes proporcionan un importante registro de rasgos marcadores en la clasificación de la especie humana introduciendo valiosa información sobre la edad, sexo, patrón étnico y hábitos alimenticios (Rodríguez, 2003). A pesar de la importancia de este tipo de estudios, las investigaciones especializadas (sobre todo las odontológicas) en el tema se reducen a trabajos osteológicos generales, y unos pocos son propiamente estudios dentales. En ambos casos la identificación se hace por algo “extraño” observado (“anomalías”, o “variantes anómalas”) que presentan, o por el tratamiento de orden cultural al que fueron sometidas, pero muy poco con referencia a sus caracteres morfológicos y anatómicos normales, en todo caso en la investigación de las “anomalías” morfológicas, se requiere que los límites de la variación normal estén expresamente establecidos (Alt y Türp, 1998).

A lo largo del siglo XX y lo que va del siglo XXI se recurre al sistema dental por poseer un reconocido carácter informativo. Por consiguiente, durante más de un siglo, se han realizado un considerable número de investigaciones que tienen como objetivo estudiar el origen, la variabilidad biológica, grados de similitud y las migraciones de distintas poblaciones actuales y del pasado, de diferentes períodos prehistóricos e históricos, tanto a nivel macro como micro evolutivo,

en distantes partes del mundo, utilizando para ello el análisis de la morfología dental (Lukacs et al., 1998; Manabe et al., 2003, 2008; Irish, 1997, 1998, 2000, 2003, 2005, 2006; Irish y Konigsberg, 2007; Rodríguez, 2003; Scott y Turner, 1997; Irish y Guatelli-Steinberg, 2003; Da Silva, 2002; Moreno, 2001; Ullinger et al., 2005; Coppa et al., 1998, 2001, 2007; Haneji et al., 2007; Matsumara, 2007; Lovell y Haddow, 2006; Manzi et al., 1997; Guatelli-Steinberg et al., 2001; Salo, 2005; Matsumara y Hudson, 2005; Hanihara T, 2008; Heather, 2007; Martínón et al., 2007; entre muchos otros).

De acuerdo con lo expresado, en el año 1968 el investigador japonés Kasuro Hanihara introdujo el concepto de “complejo dental mongoloide” que comprende una serie de rasgos morfológicos dentales muy frecuentes en poblaciones asiáticas e indígenas americanas. Dos décadas después, en 1988, los antropólogos norteamericanos Scott y Turner, proponen la división de este complejo dental mongoloide en cuatro patrones: “Sinodonto” (al norte de Asia), que se caracteriza por unas frecuencias elevadas de los caracteres discretos, en general, y que es característico de los pueblos de China, Japón, Siberia y los nativos americanos. “Sundadonto” (al sur de Asia), que se caracteriza por unas frecuencias un poco menores de incidencia y expresión marcada de los caracteres que en el caso anterior; este patrón lo presentan los pueblos del sudeste de Asia, Polinesia, Micronesia y Jomon. El patrón “Australo-Melanesio”, el cual deriva del patrón anterior (“Sundadonto”) y se presenta en Australia y Melanesia, y finalmente, el patrón europeo o “caucásico”, con una morfología dental mucho más simple que en los grupos anteriores (Moreno, 2001). Asimismo, Turner en 1985 basándose en el estudio de los rasgos no-métricos dentales, confirma la teoría del poblamiento americano, propuesta con anterioridad por Hrdlička, a través del Estrecho de Bering, además afirma que son las poblaciones sinodontes quienes llegaron a este continente por lo menos en tres oleadas migratorias. Posteriormente, y en función de la frecuencia (alta, intermedia y baja) de un conjunto de rasgos dentales, Zoubov (1998) e Irish (1997, 2000) introducen, en la literatura especializada, otros perfiles o complejos dentales específicos de poblaciones europeas y africanas, los cuales se denominaron “complejo dental occidental o caucasoide” y “complejo dental subsahariano-norteafricano”, respectivamente.

En lo que respecta al sistema dental, la observación más precisa, más allá de la valoración de la dicotomía ausencia / presencia de los rasgos dentales, fue propuesta por primera vez por Hrdlička (1920), lo que constituye el primer intento de estandarización de caracteres discretos para su estudio antropológico (Moreno, 2001). En su clásico estudio de los incisivos en forma de pala, Hrdlička observó que las características, cuando están presentes, tomaban diferentes formas, es

decir, diferentes niveles o grados. Es de hacer notar que los primeros estudios discutían gradaciones en las formas de los dientes, pero fueron criticados ampliamente por Hrdlička ya para el sólo se limitaban a valorar globalmente el diente, pero no las características anatómicas propias de cada diente. Posteriormente, Dahlberg en 1956 da el siguiente paso en el desarrollo de las técnicas de estandarización para la observación de los rasgos no-métricos localizados tanto en la corona como en la porción radicular. Este trabajo amplió el rango de caracteres discretos observables en la dentición permanente. La importancia de su trabajo se basa en la elaboración de unas placas con moldes de dientes donde se reflejaba, no solamente la presencia o ausencia del carácter, sino también el rango de variación en su expresión, las cuales, además, se podrían distribuir a otros investigadores, promoviendo así la reciprocidad de resultados entre observadores. Algunos de los estándares representados en las series de Dahlberg incluyen placas de los siguientes rasgos: diente de pala, doble diente de pala, hipocono, tubérculo de Carabelli y protostílido. Morris en 1965 llegó a observar hasta 188 rasgos dentales distintos solamente en la corona de los dientes, pero no todos ellos han sido igualmente estudiados, ya que la mayoría de los investigadores reducen sus trabajos a unas pocas variantes que presentan una serie de ventajas como por ejemplo: posibilidad de observación, no presentar dimorfismo sexual, baja o nula influencia ambiental, no estar influenciados ni por la edad ni el sexo, simétrica, fácil evaluación estadística, ubicación en zonas sin especiales dificultades para la descripción morfoscópica, etc.

En este sentido, Turner, Scott y sus colegas del Departamento de Antropología de la Universidad del Estado de Arizona desarrollaron a partir de estudios comparativos sistemáticos durante casi un siglo, un método antropológico para el análisis de la morfología de los dientes conocido por sus siglas en inglés como ASUDAS. Esta metodología consiste en la descripción de más de 50 rasgos morfológicos no-métricos localizados en las porciones coronaria, radicular y soporte óseo del sistema dental. En la misma se puede observar nuevos aspectos metodológicos que permiten precisar con mayor claridad las valoraciones de los caracteres epigenéticos de la dentición, tales como una mejor apreciación de las diferentes gradaciones lo que facilita la ubicación de los tipos morfológicos representativos de estos valores en los diferentes intervalos de clase o grados de desarrollo. Así pues, uno de los aportes más significativos de esta nueva metodología es el avance en la estandarización de los rasgos dentales.

El ASUDAS, que inicialmente fue desarrollado para ser usado en el registro y comparación de los datos no-métricos en poblaciones modernas, también ha sido usado con efectividad en estudios comparativos entre muestras antiguas y fósiles

(Stringer et al., 1997; Irish, 1998; Bailey 2000, 2002; Bailey y Hublin, 2006). Como se ha podido apreciar, en el transcurso de los siglos XIX y XX, se han descrito un buen número de caracteres dentales diferentes. De ellos, un número cercano a 60 han sido reconocidos para las investigaciones antropológicas. De todos estos caracteres, solamente hay alrededor de 30 ó 40 rasgos tanto coronales, radiculares, u óseos (relacionados con los procesos alveolares inferiores y con el paladar duro), que han sido bien detallados, estandarizados, estudiados antropológicamente (Moreno, 2001) y que son utilizados ampliamente hoy en día. Finalmente, y a pesar de lo señalado sobre la morfología interna de los dientes en el apartado anterior, es necesario indicar que los estudios sobre la misma son escasos, sobre todo los relacionados con la conformación o anatomía interna. La gran mayoría se centran en el estudio de la anatomía de los conductos radiculares de molares, tanto superiores como inferiores, y de premolares inferiores. Al respecto se pueden mencionar la investigación llevada a cabo por Cucina y colaboradores en el 2008, relacionada con el estudio de la morfología de la raíz de los segundos molares inferiores en una población maya (prehispánica y moderna); o la concerniente al análisis de la morfología de los conductos radiculares de los primeros y segundos molares superiores realizada en población Birmana (Gulabivala et al. 2001), y las referentes al número de conductos radiculares de los segundos premolares inferiores (Varrela, 1990; Wong, 1991). También se destaca la investigación sobre el estudio de la morfología de los conductos radiculares de los molares superiores en una población indígena thai (Alavi et al., 2002).

De acuerdo al número de reportes presentados, se puede apreciar que es un área de investigación, si se quiere, muy novedosa. Por lo tanto, los resultados que se originen del área en cuestión, pueden ayudar a interpretar las posibles relaciones con la presencia de los caracteres dentales no-métricos externos, al mismo tiempo establecer su importancia en la identificación de grupos humanos a través del estudio de las singularidades de la morfología interna de los dientes.

Bases genéticas del sistema dental

Todas las denticiones humanas están conformadas de forma similar, es decir, están constituidas por el mismo número de dientes (32, en el caso de la dentición permanente o 20, en el caso de la dentición temporal), y por los mismos grupos dentarios (incisivos, caninos, premolares y molares). No obstante, la diferencia entre individuos, y por ende entre poblaciones, radica en la presencia, extensión y número de caracteres o rasgos dentales dentro de cada grupo de dientes, y dentro de cada grupo humano, los cuales comprenden expresiones específicas de la corona o raíz (García, 1997).

En el caso específico de los rasgos no-métricos ubicados en la corona de un diente, pueden ser considerados como un desarrollo, bien sea por adición o aumento, de cualquiera de los segmentos o tercios que conforman las caras del diente (fundamentalmente los ubicados en las caras oclusales, palatinas o linguales), los cuales son el reflejo a su vez, de los procesos evolutivos y de la constitución genética del individuo (Boyd y Silk, 2001). Si bien los rasgos dentales no-métricos tienen una fuerte base genética, no se ciñen a un modo simple de herencia, pero a pesar de ello son útiles para evaluar las relaciones y tendencias micro y macroevolutivas. En este sentido, diversos investigadores han podido establecer la heredabilidad de diversos rasgos discretos dentales, en algunos casos, analizando sujetos identificados cuyo origen familiar es conocido (Moskona et al., 1997; Larsen, 1997; Scott y Turner 1997; Da Silva, 2002; González, 2003). En suma, la morfología dentaria es un atributo de expresión fenotípica heredable, que posee un fuerte componente genético que se evidencia más que todo en la forma de la corona tanto de los dientes deciduales, como permanentes (Scott y Turner, 1997). Por otra parte, Manabe y col. (2003) consideran que los rasgos dentales son selectivamente neutros, de modo que es el azar y no la función la responsable de la difusión de los rasgos no-métricos en una determinada población. Por otro lado, también es posible plantear que la presencia de rasgos dentales no-métricos no reduce ni aumenta las posibilidades de supervivencia de los grupos humanos, aunque la alta frecuencia de algunos rasgos dentales en algunas poblaciones podría indicar la selección positiva en un área geográfica concreta; sin embargo, algunos autores refieren que la morfología del diente (patrón de depresiones y elevaciones) sobre todo en los dientes posteriores (premolares y molares), así como el espesor del esmalte, están en relación con la dieta, ya que las propiedades físicas de la comida demandan una determinada relación interdientaria y definen, a través de la selección por adaptación de la función (Kono, 2004), ciertas características de patrones oclusales.

A modo de ejemplo, el consumo de grano estaría en relación con una cubierta gruesa de esmalte en los dientes anteriores (Rodríguez, 2003; Arsuaga y Martínez, 2001). A pesar de ello, hoy en día se acepta que la morfogénesis de la corona dental está controlada en su mayor parte por factores genéticos, más que por factores ambientales (Kono, 2004; Kenneth, 2004). Por otro lado, la expresión de los rasgos dentales no-métricos pueden verse afectada por los procesos de reducción de las dimensiones de los dientes (Coppa et al., 2007). A modo de ejemplo se puede citar la transición desde el Pleistoceno al Holoceno con el correspondiente establecimiento de la cultura neolítica en Europa, en la que se evidencia una marcada reducción de las dimensiones de la dentición humana.

Desde el punto de vista genético, ciertas estructuras del organismo están controladas por un número amplio de genes (Burnie, 2000), es decir son poligénicas, en donde más de un gen controla su expresión morfológica. Los dientes forman parte de estas estructuras; ya que al igual que otras partes del esqueleto óseo, los dientes están bajo el control de varios tipos de genes (Frazier-Bowers et al., 2002), que dependiendo de su función en las diferentes etapas embriológicas de diferenciación histológica de los tejidos dentales, esencialmente en la amelogénesis y dentinogénesis (Stephanopoulos et al., 2005) darán origen, posteriormente, a los distintos grupos dentarios y por ende a los distintos caracteres o rasgos dentales no-métricos que caracterizan el sistema dental humano. Sin embargo, para Graber y col (2006) los caracteres dentales estarían controlados por un solo tipo de gen. También, autores como Scott y Turner (1997) han sugerido que algunos caracteres dentales pueden estar codificados por un solo gen. Asimismo, para Kenneth (2004) un pequeño número de genes son los que estarían implicados en la expresión de los caracteres no-métricos.

Como sucede con la mayoría de los caracteres métricos, aún no está claro si la expresión de los caracteres no-métricos está controlada por un gen único o si, por el contrario, el control efectivo se debe a varios genes, o en qué medida otros genes son capaces de modificar un carácter concreto (Lisi et al., 2000). Al respecto se ha desarrollado un significativo número de estudios, mayoritariamente en animales de laboratorio, para investigar las diferentes etapas de la odontogénesis y sus mecanismos reguladores y así, lograr precisar las bases genéticas del sistema dental (Maas y Bei, 1997; Zhang, et al. 2001; Al-Shawi et al., 2001; Felszeghy et al., 2004, entre muchos otros), o sobre las mutaciones que pueden estar implicadas en las anomalías dentales tanto de forma como de número (Alt y Türp, 1998; Zhang et al., 2001; Das et al., 2002, 2003; Masuya et al., 2005, entre otros).

Igualmente, las investigaciones en genética dental han servido para comprender los mecanismos involucrados en el desarrollo ontogenético del diente, específicamente, en la identificación de los genes involucrados en la producción de la interfase dentina-esmalte (Zeichner, et al., 1997). Siguiendo lo expresado, las coronas de los dientes, independientemente de su ubicación en el arco dental, se desarrollan a partir de lóbulos de desarrollo, también llamados centros primarios que se caracterizan por el depósito estratificado del esmalte de adentro afuera, es decir, de forma centrífuga (Ash y Nelson, 2004; Figun y Garino, 2007).

En cada diente existen por lo menos cuatro centros formativos. Igualmente, en el esmalte se observan líneas o depresiones en todas las caras libres, proximales y/o oclusales de los dientes, las cuales reciben el nombre de surcos o ranuras de desarrollo. Estos surcos de desarrollo representan “cicatrices histológicas” que no son otra cosa que el lugar en donde ocurre la coalescencia o fusión de todos los lóbulos o centros de desarrollo.

En este sentido, cada centro o lóbulo estarían controlados por un gen o grupo de genes los cuales serían los encargados de dirigir el volumen, forma y ubicación de los mismos. Adicionalmente, y al comportarse como una unidad independiente, cada centro de desarrollo exhibirá una (s) característica (s) morfoanatómica (s) o rasgo (s) morfológico (s) en particular, que dependiendo del tipo de diente y grupo dental, van a caracterizar a un sistema dental en particular, y por ende, a ciertos grupos étnicos o humanos en general, manifestándose dentro de la dicotomía presencia / ausencia. Un elemento importante de los rasgos dentales no-métricos, es que una vez formados no se remodelan y mantienen inalterada su estructura histológica, microscópica y macroscópica a lo largo de toda la vida. Junto con esta particularidad, los rasgos morfológicos de los dientes no varían, o varían muy poco, entre los sexos, así que los estudios en relación al tema pueden ser dirigidos a todas las muestras independientemente de su composición demográfica o por sexo, y las comparaciones entre muestras diferentes resultan ser igualmente confiables. (Coppa et al. 1998).

Dependiendo del número de cúspides, el tamaño relativo de las mismas y del lugar o la posición que ocupa en la cara oclusal se consiguen diferentes morfologías, que en el caso específico de los dientes posteriores, da origen a un sistema que se conoce como patrones oclusales. De ahí, que es en las caras oclusales, funcionales o masticatorias del grupo dental posterior, en donde se puede observar la mayoría de los rasgos dentales no-métricos del individuo. El hombre es portador de dientes heteromorfos, es decir, dientes desiguales. Esto último, implica la existencia de diferentes tipos de dientes dentro del arco dental que, dependiendo de su ubicación en el mismo, asumen una forma y función determinada, lo que podría llamarse el “principio merístico” o de variabilidad de formas de los dientes. Por otro lado, esto trae como consecuencia la aparición de dientes morfogenéticamente más estables. En efecto, esta teoría, que se conoce como “campo morfogenético” (Corruccini, et al., 2005) fue elaborada por Butler (1939) y, posteriormente, adaptada por Dahlberg (1945, 1949, 1963) tiene su base en la morfología y genética específica de los grupos o tipos dentarios. En ella se expresa que en los diferentes grupos que conforman la dentición humana existe un diente “clave” o “polar”, es decir, un diente de cada grupo que se considera

morfológica y odontométricamente más estable, que otros miembros de su clase (Kenneth, 2004) en el sentido de que retiene los caracteres morfológicos ancestrales. Para cada grupo dental, con la excepción de los incisivos inferiores, el más mesial es el diente “polar” (Kenneth, 2004). Los otros dientes de cada grupo son menos estables en este aspecto. Los dientes considerados estables en la dentición humana son: los incisivos centrales superiores, los incisivos laterales inferiores, los caninos, los primeros premolares y los primeros molares. Los restantes se consideran variables. En consecuencia, el diente “polar” habitualmente es el elegido en los análisis métricos y morfológicos (Stojanowski 2001; Kenneth, 2004). Los caracteres primarios son los que definen los dientes de un grupo, y cada diente en particular. Se consideran caracteres primarios: la cúspide de Carabelli, el diseño driopitecoide en los molares inferiores, y el carácter de forma de pala en los incisivos. Los caracteres secundarios no caracterizan, si no que son más bien transformaciones a caracteres primarios que suceden en los dientes menos “estables” o “no-polares” de cada grupo. Algunas veces los factores responsables de estas modificaciones son tan fuertes que llegan a enmascarar los caracteres primarios de los dientes “estables”. La ausencia congénita de dientes, incisivos en forma de cono, de barril o cambios en diseño oclusal driopitecoide de los molares inferiores, son ejemplos de caracteres secundarios. En todo caso, lo difícil está en determinar con exactitud cuál es el carácter ancestral original y cuáles han sido las modificaciones o variaciones.

Por el momento, se ha identificado un grupo de genes conocidos como “homeobox gene” que actúan en el desarrollo de diversos fragmentos estructurales del organismo (Ferrier y Minguillón, 2003). En lo que respecta al sistema dental, se ha propuesto un “odontogenic homeobox gene code” el cual está constituido por una mezcla de “homeobox gene” estrechamente relacionados con el desarrollo de los gérmenes dentarios, independientemente de la clase o tipo de diente. Este grupo de genes, tales como: *Dlx-1*, *Dlx2*, *Msx-1* y *Msx-2*, tendrían un rol directo en la interacción epitelio-mesénquima contribuyendo a la formación de los gérmenes dentarios dentro de la lámina dental, lo que formaría, posteriormente, un diente con características morfológicas específicas (Peterkova et al., 2000; Venugopalan et al., 2008). Por otro parte, los rasgos dentales presentes en dientes ubicados a ambos lados del maxilar, están regulados por un sistema genético.

El no encontrar diferencias de lateralidad demuestra que la información genética es la misma para ambos lados. Sin embargo, esta simetría no siempre es perfecta, en algunos casos el lado izquierdo puede presentar un determinado carácter mientras que su antímero no (Corrucini et al., 2005).

En todo caso, lo que sí parece que está parcialmente claro, con respecto a la simetría de los rasgos dentales, es que no está subordinada a la actividad de genes diferentes.

Aunque las pruebas de regulación genética de la estructura dental son hasta el presente abrumadoras, lo cual ha contribuido a considerar la morfología dental como uno de los rasgos biológicos mejor estudiados del hombre, todavía no se ha podido determinar cómo opera exactamente la herencia. En este sentido, el campo de la genética, potencialmente rico y promisorio, ha resistido, por ahora, los intentos por explicar las bases genéticas de la morfología dental.

Algunos investigadores han puesto en evidencia que en el hombre las bases genéticas del sistema dental no son simples (Graber et al., 2006). En otras palabras, la complejidad morfológica del sistema dental humano, constituye, sin lugar a dudas, un sofisticado modelo genético; en este sentido, queda poco claro como los genes llegan a controlar la variabilidad morfológica de los mismos (Salazar-Ciudad y Jernvall, 2002, 2005).

Por otro lado, separar los efectos que tiene la herencia o el medio ambiente sobre la morfología dental, es uno de los más viejos, difíciles y discutidos temas en el campo de la genética humana.

Lo fundamental no estaría sólo en la descripción morfológica del diente, sino el porqué de su morfología, es decir, porqué son lo que son. Por lo tanto, se puede preguntar: ¿por qué se producen diferentes variedades dentro de nuestra especie?; ¿qué necesidades y/o situaciones hacen que los dientes sean distintos en los diferentes grupos humanos?, o por ejemplo, ¿Qué factores determinan la existencia de la gran variabilidad morfológica que exhiben los dientes premolares inferiores en su cara oclusal? Evidentemente, el potencial genético de las diferentes especies favorece la variación. En consecuencia, los dientes tienen un modelo eficaz dentro su morfología básica. Sin embargo, la base genética, aun desconocida, es muy compleja (Arias, 2002). Además, en los dientes, al igual que muchas otras estructuras del organismo, el incremento de nuevas formas usualmente involucra refinados cambios en la evolución de los mismos (Jernvall et al., 2000).

(Artículo recibido en julio 2010, aprobado para la publicación en sept. 2010).

Bibliografía

ALAVI, A., Opananon, A., and Gulabivala, K. 2002. Root canal morphology of Thai maxillary molars. *Int Endod J*, 35: 478–485.

ALT, KW. and Türp, JC. 1998. Hereditary Dental Anomalies. En: *Dental anthropology, fundamentals, limits, and prospects*. Springer Wien Press. Edited by: Alt, K., Rösing, F., and Teschler, N. New York. pp: 95-128.

ARIAS J. 2002. El estrés en las sociedades humanas: una perspectiva de ecología humana. Tesis de grado (magíster). Centro de Investigaciones y de Estudios Avanzados del I.P.N., Mérida, Yucatán.

ARSUAGA, JL and Martínez, I. 2001. La especie elegida. La larga marcha de la evolución humana. Ediciones Temas de Hoy. Madrid, España. 342 pp.

ARSUAGA, JL. 2000. El collar del Neandertal. En busca de los primeros pensadores. Nuevas ediciones de bolsillo, S.L. Barcelona, España. 405 pp.

ASH, N.; y Nelson, S. 2004. Wheeler: Anatomía, Fisiología y Oclusión dental. 8ª edición, Elsevier Science, Madrid, España. 514 pp.

BAILEY, S.E.; and Hublin JJ. 2005. Who made the Early Aurignacian. A reconsideration of the Brassempouy dental remains. *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 17 : 115-121.

BAILEY, S.E.; and Hublin, JJ. 2006. Dental remains from the Grotte du Renne at Arcy-sur-Cure (Yonne). *Journal of Human Evolution*, 50: 485-508.

BAILEY, S.E.; and Lynch, JM. 2005. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neandertals and anatomically modern humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 126: 268-277.

BAILEY, S.E. 2000. Dental morphological affinities among late Pleistocene and recent humans. *Dental Anthropology*. 14:1-8.

BAILEY, S.E. 2002b. Neanderthal Dental Morphology: Implications for Modern Human Origins. Ph.D. Dissertation. Tempe: Arizona State University.

BAILEY, S.E. 2006. The evolution of non-metric dental variation in Europe. *Mitteilungen der Gesellschaft für Urgeschichte* (en ingles), 15: 9-30.

BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. 2002. El chico de la Gran Dolina. En los orígenes de lo humano. Editorial Crítica, Drakontos, Barcelona, España, 293 pp.

BLOCH, J.I.; and Boyer, D.M. 2002. Grasping Primate Origins. *Science*, 298: 1606 -1610.

BOYD, R. y Silk, J. 2001. Cómo evolucionaron los humanos. Ariel Ciencia. Editorial Ariel, S.A., (primera edición), Provença, Barcelona, 624 pp.

BURNIE, D. 2000. Qué sabes de evolución. Ediciones B. Ivy press limited, Hong Kong. 192 pp.

BUTLER, R.; Porro, B.L. and Norman, D.B. 2008. A Juvenile Skull of the Primitive Ornithischian Dinosaur *Heterodontosaurus Tucki* from the 'Stormberg' of Southern Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28 (3), pp. 702–711.

CARBONELL, E. y Bermúdez de Castro, J.M. 2004. Atapuerca Perdidos en la colina: la historia humana y científica del equipo investigador. Ediciones Destino, S.A. Barcelona, España, pp. 404-431.

CLEMENS, W.A. 2004. *Purgatorius* (plesiadapiformes, primates, mammalia), a Paleocene immigrant into northeastern Montana: stratigraphic occurrences and incisor proportions. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 36 (1): 3-13.

COPPA, A.; Cucina, A.; Lucci, M.; Mancinelli, D. and Vargiu ,R. 2007. Origins and Spread of Agriculture in Italy: A Nonmetric Dental Analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 133: 918 – 930.

COPPA, A.; Cucina, A.; Mancinelli, D.; Vargiu, R.y Calcagno, J. 1998. Dental Anthropology of Central-Southern, Iron Age Italt: The Evidence of Metric Versus Nonmetric Traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 107:371-386.

COPPA, A.; Dicintip, F.; Vargiu, R.; Lucci, M. y Cucina, A. 2001. Morphological dental traits to reconstruct phenetic relationships between Late Pleistocene-Ancient Holocene human groups from Eurasia and North Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, (suppl) 32:54.

CORRUCCINI, R.S. and Shimada, I. 2002. Dental relatedness corresponding to mortuary patterning at Huaca Loro, Peru. *American Journal of Physical Anthropology*, 117:113 - 121.

CORRUCCINI, R.S.; Townsend, G.C. y Schwerdt, W. 2005. Correspondence Between Enamel Hypoplasia and Odontometric Bilateral Asymmetry in Australian Twins. *American Journal of Physical Anthropology*, 126:177-182.

CUCINA, A.; Vega, E.; Ramirez, M.; Cardenas, A. and Tiesler, V. 2008. Morphology of Root and C-Shape Canal in Prehispanic and Modern Maya Groups from Northern Yucatan. *Dental Anthropology*, 21:46-49.

DA SILVA, A.G. 2002. Antropología Funerária e Paleobiologia das Populações Portuguesas (Litorais) do Neolítico Final/Calcolítico. Tesis Doctoral, Universidade de Coimbra, Portugal.

DAS, P.; Stockton, D.W.; Bauer, C.; Shaffer, L.G.; D'Souza, R.N.; Wright, T. y Patel, P.I. 2002. Haploinsufficiency of PAX9 is associated with autosomal dominant hypodontia. *Human Genetics*, 110(4):371-376.

FELSZEGHY, S.; Módis, L.; Németh, P.; Nagy, G.; Zelles, T.; Agre, P.; Laurikkala, J.; Fejerskov, O.; Thesleff, I.; and Nielsen, S. 2004. Expression of aquaporin isoforms during human and mouse tooth development. *Archives of Oral Biology*, 49(4): 247-257

FERRIER, D. and Minguillón, C. 2003. "Evolution of the Hox/ParaHox gene clusters." *International Journal of Developmental Biology*, 47:605-611.

FIGUN, M. y Garino, R. 2007. Anatomía odontológica funcional y aplicada. Editorial "El Ateneo", 2ª impresión de la 11ª reimpression. Buenos Aires, Argentina, 520 pp.

FRAZIER-BOWERS, S.; Guo, D.; Cavender, A.; Xue, L.; Evans, B.; King, T.; Milewicz, D. and D'Souza, R. 2002. A novel mutation in human PAX9 causes molar oligodontia. *Journal of Dental Research*, 81(2):129-133.

GALBANY, J.; Martínez, L.M. y Pérez-Pérez, A. 2002. Variabilidad del patrón de microestriación dentaria en primates Hominoideos: ¿una cuestión de especie o de entorno ecológico? *Revista Española de Antropología Biológica*, 23: 77-83.

GALBANY, J.; Moyà-Solà, S. and Pérez-Pérez, A. 2005. Dental Microwear Variability on Buccal Tooth Enamel Surfaces of Extant Catarrhini and the Miocene Fossil *Dryopithecus laietanus* (Hominoidea), *Folia Primatologica*, 76: 325 -341.

GALBANY, J.; Pérez-Pérez, A.; Moyà-Solà, S. y Farrés, M. 2003. Análisis del patrón de microestriación dentaria en primates Hominoidea actuales: un modelo alimentario para los primates fósiles del Mioceno *Dryopithecus laietanus* y *Oreopithecus bamboli*. En: *Antropología y biodiversidad*. Eds. Aluja MP, Malgosa A y RM Nogués. Ediciones Bellaterra, Barcelona, pp. 148-156.

GARCÍA, S.C. 1997. Estudio Comparativo de Patrones Oclusales en Molares Inferiores en Poblaciones Prehispánicas y Actuales de zonas Andinas Venezolanas: Mucuchíes y Lagunillas de Mérida. *Boletín Antropológico*. ULA-CIET, N° 40: 94-115.

GAUTHIER, J.; Kluge, A.G. and Rower, T. 1998. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4, pp. 105-209.

GONZÁLEZ, J.R. 2003. El poblamiento de la Patagonia. Análisis de la variación craneofacial en el contexto del poblamiento americano. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona.

GOULD, S.J. 2006. El pulgar del Panda. Colección *Drakontos*. Crítica, Barcelona. España. 383 pp.

GRABER, T.M.; Vanarsdall, R. y Vig, K. 2006. *Ortodoncia: Principios y técnicas actuales*. 4ª edición. Elsevier España S.A. 1232 pp.

GUATELLI-STEINBERG, D. and Reid, D. 2008. What molars contribute to an emerging understanding of lateral enamel formation in Neandertals vs. modern humans. *Journal of Human Evolution*, 54: 236-250.

GUATELLI-STEINBERG, D.; Irish, J.D. and Lukacs, J.R. 2001. Canary Island - North African population affinities: Measures of divergence based on dental morphology. *Homo*, 52:173-188.

GULABIVALA, K.; Aung, TH.; Alavi A.; and Ng, YL. 2001. Root and canal morphology of Burmese mandibular molars. *Int Endod J*, 34: 359-370.

HANEJI, K.; Hanihara, T.; Sunakawa, H.; Toma, T. and Ishida, H. 2007. Non-metric dental variation of Sakishima Islanders, Okinawa, Japan: a comparative study among Sakishima and neighboring populations. *Anthropological Science*, 115: 35–45.

HANIHARA, T. 2008. Morphological variation of major human populations based on nonmetric dental traits. *American Journal of Physical Anthropology* (abstract), 136(2):169-182.

HARRIS, E.J.; Ponitz, P.V. and Ingalls, B.K. 1998. “Dental health in Ancient Egypt”. En: Cockburn, A., Cockburn, E. y Reyman, Th.A (eds), *Mummies, Disease and Ancient Cultures*, 2ª edición, Cambridge University Press, pp 59-68.

HEATHER, E. 2005. Prediction of race using characteristics of dental morphology. *Journal of Forensic Sciences*, 50(2):269-73.

HEATHER, E. 2007. Microevolution of African American Dental Morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 132: 535–544.

HLUSKO, L.J. 2004. Integrating the genotype and phenotype in hominid paleontology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101 (9):2653-2657.

IRISH, J.D. and Guatelli-Steinberg, D. 2003. Ancient teeth and modern human origins: an expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *Journal of Human Evolution*, 45:113–14.

IRISH, J.D. and Königsberg, L. 2007. The ancient inhabitants of Jebel Moya redux: Measures of population affinity based on dental morphology. *International Journal of Osteoarchaeology*, 17:138-156.

IRISH, J.D. 1997. Characteristic high- and low-frequency dental traits in Sub-Saharan African populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 102:455–467.

IRISH, J.D. 1998a. Ancestral dental traits in recent Sub-Saharan Africans and the origins of modern humans. *Journal of Human Evolution*, 34:81–98.

IRISH, J.D. 1998b. Diachronic and synchronic dental trait affinities of Late and post-Pleistocene peoples from North Africa. *Homo*, 49: 138–155.

IRISH, J.D. 2006. Who were the ancient Egyptians? Dental affinities among Neolithic through post-dynastic samples. *American Journal of Physical Anthropology*, 129: 529 - 543.

IRISH, J. D. 2000. The Iberomaurusian enigma: North African Progenitor or dead end? *Journal of Human Evolution*, 39(4):393-410.

IRISH, J. D. 2005. Population continuity vs. discontinuity revisited: dental affinities among late Paleolithic through Christian-era Nubians. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(3):520-35.

JERNVALL, J. 2000. Linking development with generation of novelty in mammalian teeth, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97 (6):2641–2645.

JORDANA, X.C. 2007. Caracterització i evolució d'una comunitat medieval catalana: Estudi bioantropològic de les inhumacions de les Esglésies de Sant Pere. Tesis Doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona.

KAIFU, Y.; Baba, H.; Aziz, F.; Indriat, E.; Schrenk, F. and Jacob, T. 2005. Taxonomic Affinities and Evolutionary History of the Early Pleistocene Hominids of Java: Dentognathic Evidence. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, (4): 709-726.

KAWASAKI, K.; Suzuki, T.; and Weiss, K.M. 2005. Phenogenetic drift in evolution: The changing genetic basis of vertebrate teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102 (50):18063–18068.

KENNETH, S.A. 2004. Dental analysis of classic period population variability in the Maya area. (Thesis Doctoral) Office of Graduate Studies of Texas A&M, University of Texas, Texas.

KIRK ECH and Simons, E. 2001. Diets of fossil primates from the Fayum Depression of Egypt: a quantitative analysis of molar shearing. *Journal of Human Evolution*, 40: 203 -229.

KONO, R.T. 2004. Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on a 3-dimensional whole crown perspective. *Anthropological Science*, 112: 121–146.

LARSEN, C.S. 1997. *Bioarchaeology: Interpreting behavior from the human skeleton*. Cambridge: Cambridge University Press.

LEAKEY, R. 2000. *El origen de la humanidad*. Editorial Debate, Barcelona, España. 223 pp.

LISI, S.; Peterková, R.; Kristenová, P.; Vonesch, J.; Peterka, M. and Lesot, H. 2001. Crown Morphology and Pattern of Odontoblast Differentiation in Lower Molars of Tabby Mice. *Journal Dental Research*, 80(11):1980-1983.

LOVELL, N. and Haddow. 2006. Nonmetrical analysis of the permanent dentition of Bronze Age Tell Leilan, Siria. *International Journal of Dental Anthropology*, 9:1-10.

LUKACS, J.R.; Hemphill, B.E. and Walimbe, S.R.1998. Are Mahars autochthonous inhabitants of Maharashtra?: A study of dental morphology and population history in South Asia. En: (J. R. Lukacs, Ed.) *Human Dental Development, Morphology, & Pathology: A Tribute to Albert A. Dahlberg*. University of Oregon Press, pp.119 -153.

MAAS, R. y Bei, M. 1997. The genetic control of early tooth development. *Critical Reviews in Oral Biology and Medicine*, 8(1):4 -39.

MANABE, Y.; Kitagawa, Y.; Oyamada, J.; Igawa, J.; Kato, K.; Kikuchi, N.; Maruo, H.; Kobayashi, S. and Rokutanda, A. 2008. Population history of the northern and central Nansei Islands (Ryukyu island arc) based on dental morphological variations: gene flow from North Kyushu to Nansei Islands. *Anthropological Science*, 116 (1): 49-65.

MANABE, Y.; Oyamada, J.; Kitagawa, Y.; Rokutanda, A.; Kato, K. and Matsushita, T. 2003. Dental Morphology of the Dawenkou Neolithic Population in North China: implications for the origin and distribution of Sinodonty. *Journal of Human Evolution*, 45: 369-380.

MANZI, G.; Santandrea, E. and Passarello ,P. 1997. Dental size and shape in the Roman Imperial Age: two examples from the area of Rome. *American Journal of Physical Anthropology*, 102:469-479.

MARIVAUX, L.; Welcomme, J.L.; Antoine, P.O.; Métais, G.; Baloch, I.M.; Benammi, M.; Chaimanee, Y.; Ducrocq, S.; and Jaeger, J.J. 2001. A Fossil Lemur from the Oligocene of Pakistan. *Science*, 294: 587-591.

MARTÍNÓN-TORRES, M.; Bermúdez de Castro, J.M.; Gómez-Robles, A.; Arsuaga, J.L.; Carbonell, E.; Lordkipanidze, D.; Manzi, D. and Margvelashvili, A. 2007. Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (33):13279-13282.

MASUYA, H.; Shimizu, K.; Sezutsu, H.; Sakuraba, Y.; Nagano, J.; Shimizu, A.; Fujimoto, N.; Kawai, A.; Miura, I.; Kaneda, H.; Kobayashi, K.; Ishijima, J.; Maeda, T.; Gondo, Y.; Noda, T.; Wakana, S. and Shiroishi, T. 2005. Enamelin (Enam) is essential for amelogenesis: ENU-induced mouse mutants as models for different clinical subtypes of human amelogenesis imperfecta (AI). *Human Molecular Genetics*, 14: 575-583.

MATSUMARA, H. 2007. Non-metric dental trait variation among local sites and regional groups of the Neolithic Jomon period, Japan. *Anthropological Science*, 115: 25-33.

MATSUMURA, H. and Hudson, M. 2005. Dental perspectives on the population history of Southeast Asia. *American Journal of Physical Anthropology*, 127: 182-209.

MATSUMURA, H. 2007. Non-metric dental trait variation among local sites and regional groups of the Neolithic Jomon period, Japan. *Anthropological Science*, 115: 35-45.

MITHEN, S. 1998. *Arqueología de la mente*. Editorial Crítica, Barcelona. 330 pp.

MORENO, F.; Moreno, S.; Díaz, C.; Bustos, E. y Rodríguez, J.V. 2004. Prevalencia y variabilidad de ocho rasgos morfológicos dentales en jóvenes de tres colegios de Cali, 2002. *Colombia Médica*. 35 (1):16-23.

MORENO, J.M. 2001. *Estudio antropológico de los caracteres discretos de la cavidad oral en población española contemporánea*. Tesis doctoral. Universidad de Alcalá, Madrid.

MOSKONDA, D.; Vainder, M.; Hershkovitz, I. and Kobyliansky, E. 1997. Dental Morphological (non-metric) traits in human isolates South Sinai Bedouin tribes. *Homo*, 48 (3):227-284.

MYERS, P. ; Espinosa, R. ; Parr, C.S. ; Jones, T. ; Hammond, G.S. and Dewey, T.A. 2006. The Animal Diversity Web (online). Accessed February 19, 2008 at <http://animaldiversity.org>.

PÉREZ-PÉREZ, A.; Farrés, M.; Martínez, L.; Martínez, H. y Galbany, J. 2003. Correlación entre tamaño dentario y microestriación vestibular en homínidos plio-pleistocénicos de Kenia y Tanzania. En: *Antropología y biodiversidad*. Eds. Aluja MP, Malgosa A y RM Nogués. Edicions Bellaterra, Barcelona, pp. 407-413.

PETERKOVA, R.; Peterka, M.; Viriot, L. and Lesot, H. 2000. Dentition development and budding morphogenesis. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology*, 20:158-172.

PRIETO, J. 2002. Datos biológicos aportados por los dientes. El proceso de neocrocentificación odontológica, en: *Antropología y Paleontología Dentarias*. Fundación Mapfre Medicina. Editorial MAPFRE, S.A., Madrid. pp. 93-150.

RADHAKRISHNA, S. 2006. From Purgatorius ceratops to Homo sapiens: I. Primate Evolutionary History. *Resonance*, pp 51-60.

RODRÍGUEZ, J.V. 2003. *Dientes y Diversidad Humana, Avances de la Antropología Dental*. Editora Guadalupe Ltda. Bogotá DC, Colombia, 167 pp.

RODRÍGUEZ, L. 2001. *Antropología Dental de los Restos el "Hombre del Sidrón"*. Tesis de grado. Universidad de Oviedo, España.

ROSS, C.; Williams, B. and Kay, F.R. (1998) Phylogenetic analysis of anthropoid relationships. *Journal of Human Evolution*, 35: 221-306.

SALAZAR-CIUDAD, I. and Jernvall, J. 2005. Graduality and innovation in the evolution of complex phenotypes: insights from development. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304(6): 619-631.

SALAZAR-CIUDAD, I. and Jernvall, J. 2002. A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99: 8116-8120.

SALO, K. 2005. What Ancient Human Teeth Can Reveal? Demography, Health, Nutrition and Biological Relations in Luistari. (Tesis Master en Arqueología). University of Helsinki, Finland.

SCOTT, C.S. y Fox, R.C. 2005. Windows on the evolution of *Picrodus* (Plesiadapiformes: primates): morphology and relationships of a species complex from the Paleocene of Alberta. *Journal of Paleontology*, 79(4): 635-657.

SCOTT, G.R. y Turner, C.G. 1997. The anthropology of modern human teeth: dental morphology and its variation in recent human populations. Cambridge University Press, 382 pp.

SPOOR, E.; Leakey, M.; Gathogo, P.N.; Brown, E.H.; Antón, S.C.; McDougall; Kiarie, C.; Manthi, E.K. and Leakey, L.N. 2007. Implications of new early Horno fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 448: 688-691.

STEPHANOPOULOS, G.; Garefalaki, M. and Lyroudia, K. 2005. Genes and Related Proteins Involved in Amelogenesis Imperfecta. *Journal of Dental Research*, 84 (12):1117-1126.

STOJANOWSKI, C.M. 2001. Cemetery Structure, Population Aggregation and Biological Variability in the Mission Centers of La Florida. Ph.D. dissertation, University of New Mexico, Albuquerque.

STRAIT, D.S. ; Grine, F.E. and Moniz, M.A. 1997. A reappraisal of early hominid phylogeny. *Journal of Human Evolution*, 32:17-82.

STRINGER, C.B.; Humphrey, L.T. and Compton, T. 1997. Cladistic analysis of dental traits in recent humans using a fossil outgroup. *Journal of Human Evolution*, 32:389-402.

TARTTESAL, I. 1998. Hacia el ser humano: la singularidad del hombre y la evolución. Península Atalaya. Ediciones Península. Barcelona, 285 pp.

TUDGE, C. 2000. La variedad de la vida: historia de todas las criaturas de la tierra. Editorial Critica S.A., Provença. Barcelona, España, pp. 445-448.

TÜRKP, J.C.; Brace, L.C. and Alt, K.W. 1997. Richard Owen and comparative anatomy of teeth. *Journal of the History of Dentistry*, 45 (1):11-16.

ULLINGER, J.M.; Sheridan, S.; Hawkey, D.; Turner and Cooley. 2005. Bioarchaeological Analysis of Cultural Transition in the Southern Levant Using Dental Nonmetric Traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 128:466- 476.

VENUGOPALAN, S.; Amen, M.; Wang, J.; Wong, L.; Cavender, A.; D'Souza, R.; Akerlund, M.; Brody, S.; Hjalt, T. and Amendt, B. 2008. Novel expression and transcriptional regulation of FoxJ1 during oro-facial morphogenesis. *Human Molecular Genetics*, 17(23):3643-3654.

WARD, C.V.; Leaky, M.G. and Walker, A. (2001) Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 41:255-368.

WEISS, K.M.; Stock, D.W. and Zhao, Z. 1998. Dynamic interactions and the evolutionary genetics of dental patterning. *Critical Reviews in Oral Biology and Medicine*, 9 (4):369-398.

ZEICHNER-DAVID, M.; Vo, H.; Tan, H.; Diekwisch, T.; Berman, B.; Thiemann F.; Alcocer, M.D.; Hsu, P.; Wang, T.; Eyna, J.; Caton, J. and Slavkin, H.C. 1997. Timing of the expression of enamel gene products during mouse tooth development. *International Journal of Developmental Biology*, 41(1):27-38.

ZHANG, X.; Zhao, J.; Li, C.; Gao, S.; Qiu, C.; Liu, P.; Wu, G.; Qiang, B.; Lo, W.H. and Shen, Y. 2001. DSPP mutation in dentinogenesis imperfecta Shields type II. *Nature Genetics*, 27(2):151-152.

ZOUBOV, A.A. 1998. La antropología dental y la práctica forense. Bogotá, Revista Maguare, Dpto. Antropología, Universidad Nacional de Colombia, 13: 243-252.