

Alteraciones tafonómicas *in vitro* del micro desgaste dental, modelización de los patrones de microestriación del esmalte y caracterización de la variabilidad de la microtextura en Primates y Homininos fósiles

Eugenio Andrés Aliaga Martínez

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (**www.tdx.cat**) i a través del Dipòsit Digital de la UB (**diposit.ub.edu**) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX ni al Dipòsit Digital de la UB. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX o al Dipòsit Digital de la UB (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (**www.tdx.cat**) y a través del Repositorio Digital de la UB (**diposit.ub.edu**) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR o al Repositorio Digital de la UB. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR o al Repositorio Digital de la UB (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (**www.tdx.cat**) service and by the UB Digital Repository (**diposit.ub.edu**) has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized nor its spreading and availability from a site foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository is not authorized (framing). Those rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

Universitat de Barcelona

Alteraciones tafonómicas *in vitro* del microdesgaste dental, modelización de los patrones de microestriación del esmalte y caracterización de la variabilidad de la microtextura en Primates y Homininos fósiles

Memoria presentada por

Eugenio Andrés Aliaga Martínez

para optar al grado de

Doctor por la Universitat de Barcelona

Programa de Doctorado en *Biodiversidad* (2009-2010)

Tesis Doctoral dirigida por

Alejandro Martínez Pérez-Pérez
Alejandro Romero Rameta

Alteraciones tafonómicas *in vitro* del microdesgaste dental, modelización de los patrones de microestriación del esmalte y caracterización de la variabilidad de la microtextura en Primates y Homininos fósiles

Memoria Doctoral

Eugenio Andrés Aliaga Martínez

Tesis Doctoral dirigida por

Alejandro Martínez Pérez-Pérez

Profesor Titular de Antropología Física
Dept. Biologia Animal, U. d'Antropologia
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Alejandro Romero Rameta

Profesor Contratado Doctor
Departamento de Biotecnología
Facultad de Ciencias
Universidad de Alicante

A mis viejos,

a mi compañera,

a nuestra petita.

Agradecimientos

Resulta del todo imposible describir en breves palabras las sensaciones y experiencias que durante este período de aprendizaje he tenido la fortuna de disfrutar en la *Unitat d'Antropologia* de esta universidad. Me refiero tanto a las experiencias dentro como fuera de sus muros, así como aquellas vivencias que esta ciudad amablemente me ha entregado en cada uno de sus rincones y en la cual mis raíces se han ido asentando desde el primer día, incluso sin siquiera darme cuenta. Durante el desarrollo de este camino he tenido la fortuna de compartir y aprender de diversas personas, a las cuales quisiera agradecer profundamente vuestra ayuda, enseñanza, o simplemente, vuestra compañía durante toda esta aventura en estas tierras del viejo mundo.

En primer lugar quiero agradecer a mis padres, sin cuyo apoyo y amor incondicional no habría podido llevar a cabo este proyecto y, sin duda, a convertirme en la persona que soy. Pese a que muchas de mis decisiones me han llevado a vivir lejos de mis padres y del resto de mi familia, llegando incluso a cruzar el charco echando raíces que dificultan el día a día junto ellos, la presencia, cariño y compresión de Mercedes y Eugenio siempre han estado en cada uno de mis actos, animándome constantemente a seguir avanzando en todo lo que me proponía. Sin ellos nada de esto hubiera sido posible. Gracias también a mis hermanas, Pamela y Loretto, y mis sobrinos Pablo y Max a quienes quiero mucho y los extraño más, así como también a Juan Pablo. Agradezco sin duda, a toda la familia que dejé creciendo en nuestra larga y angosta faja de tierra al sur del mundo, así como a los amigos que quedan más allá del recuerdo. También, claro, gracias a los servicios de llamada, mensajería y videollamadas han hecho posible sentirlos a todos aún cerca (un detalle no menor para quienes hemos estado en esta situación: ¡bendita tecnología!).

Quisiera recodar y agradecer a los amigos que he tenido la alegría de conocer desde que partí de mi querido Chile, tanto en esta prodigia ciudad como a aquellos que dejé en Madrid, a los que siguen por aquí y a los que por diversos motivos se han marchado. Aquellos que viven ya en otras latitudes, espero poder verlos pronto y siempre. En cambio, los amigos que aún deambulan por las calles condales (constantemente o de vez en cuando) con la mayoría de los cuales hemos ido haciendo familia juntos a parte

de amistad, ahora espero verlos más seguido compartiendo simplemente una buena conversación, o tal vez alguna cerveza y, por que no si el tiempo acompaña, unas buenas carnes a las brasas. En especial quiero destacar a mi amigo y compañero de instituto Paulo, con quien por casualidad nos volvimos a cruzar después de tantos años ausentes y que tras recibirme un día de verano en Sants, he tenido la suerte de encontrar a un hermano con quien desarrollar nuestras familias a la par que nuestra amistad.

Quiero agradecer a mis directores de Tesis, Drs. Alejandro Pérez-Pérez y Alejandro Romero, quienes me han dado la oportunidad de realizar este largo trabajo abriéndome las puertas de la antropología biológica y la evolución humana. Por lo que estoy en deuda por la confianza depositada en mi, agradeciendo la dedicación, la ayuda y el soporte a lo largo de los años. Particularmente, agradezco al Dr. Romero que pese a la distancia –y con ayuda de diversos soportes de comunicación– fue posible acceder a sus consejos y correcciones prácticamente como si estuviéramos en la misma ciudad.

Como no agradecer a toda la gente que he tenido el placer de conocer y compartir dentro de la *Unitat d'Antropologia* y, en general, del *Departament de Biologia Animal*, así como también a la gente del master de otras universidades de Barcelona. Particularmente, gracias por el compañerismo y alegría de mis queridas compañeras/os del grupo de investigación (las mujeres parecen ser mayoría en estas disciplinas): Gaëlle, Mónica, Julia, Bea Gamarra, Bea Pinilla, Kasia, Merche, Maite, Ares, Vanesa, Nerea, Dámaris, Laia, Ferran, Laura, Mohammad e Ivana. Me gustaría agradecer particularmente el apoyo y ayuda que siempre me ha otorgado Jordi, un auténtico naturalista, que con una simple conversación demuestra y contagia la pasión por la ciencia, así como por la diversidad y evolución de los humanos y primates. También quiero reconocer al resto de profesores, becarios, técnicos y empleadas de limpieza con quienes he compartido, recordando concretamente a los profesores Pedro, Mireia, Esther, Miguel, Clara, Carles, Daniel, Txomin, Bárbara, Lourdes, Mar, Araceli y al siempre recordado Dr. Josep Pons, así como también a diversos compañeros, como Marc, Robert, Daniela, Aldo, Ana, Aniol, Emili, Neus, Silvia, Yorgos y Magda.

Quiero agradecer la confianza y el apoyo económico de la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT) perteneciente al Gobierno de Chile por la beca de estudio "Doctorado en el extranjero por gestión propia" que me fue otorgada para las obtención del grado académico de doctor, la cual es parte del programa Formación de Capital Humano Avanzado. Sin su soporte difícilmente sería posible llevar a cabo este tipo de formación.

Por su colaboración, soporte técnico y paciencia me gustaría dar las gracias a todo el personal de la *Unitat de Microscòpia Electrònica (TEM/SEM)* (en especial a Eva, Ana, Aranzazu y Javier), a Xavier Albobé del *Uni-*

tat de Difracció de Raigs X ambos del *Serveis Cientificotècnics* de la *Universitat de Barcelona* y al personal de los Servicios Técnicos de Investigación y Análisis Instrumental de la Universidad de Alicante.

Agradezco a toda la gente que me ayudó durante mi estancia en Fayetteville (Arkansas), sobretodo por hacer más fácil mi vida y hacerme sentir como en casa. En primer lugar gracias a mis directores por apoyarme en aquella breve y fructífera aventura. Gracias al Dr. Peter Ungar por darme la oportunidad de trabajar en su laboratorio y por ofrecerme todas las facilidades para un trabajo óptimo, así como por su cálida y familiar acogida. Gracias a los amigos que pude hacer durante el breve período de tiempo en la Universidad de Arkansas, donde fue posible conocer a gente tan abierta, amable, colaboradora y sincera. En especial agradezco a Almudena, Lucas, Carrie, Diana, Nicki, David, Carmen, Sal, Sarah y Melissa.

Finalmente, quiero agradecer con todo mi corazón a mi compañera Marta, quien me introdujo en el campo de la Antropología, dándome soporte y consejo a lo largo del desarrollo de toda la investigación, mostrándome especialmente lo bonita que puede ser la estadística. Quiero destacar que desde el primer momento, entre chats, emails, Estrellas y kebabs, ella me conoció de tal manera que ha sido imposible alejarme de su lado y dejar de quererla. Gracias, querida, por la preciosa retoñito atómica que desde hace un año nos acompaña, en fin, simplemente gracias por la vida que me has dado y que espero sigamos compartiendo hasta hacernos viejitos.

Gracias totales.

Índice

1. Introducción 1
   1.1. Microdesgaste dental 1
   1.2. Masticación y microdesgaste dental 3
   1.3. Análisis del microdesgaste sobre las superficies vestibulares 5
   1.4. Alteraciones tafonómicas y microdesgaste dental 16
   1.5. Análisis discriminante lineal y estudio del microdesgaste vestibular 20
   1.6. Análisis de textura del microdesgaste dental 25
      1.6.1. Parámetros de textura del microdesgaste dental 33
      1.6.2. Dieta y textura del microdesgaste en primates y homininos fósiles 37
2. Objetivos 45
3. Material y Métodos 49
   3.1. Materiales 50
      3.1.1. Simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro* 51
      3.1.2. Análisis estadístico del microdesgaste vestibular 53
      3.1.3. Textura del microdesgaste vestibular en Primates no-humanos 57
      3.1.4. Textura del microdesgaste vestibular en homininos fósiles 59
      3.1.5. Simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro* 60
         3.1.5.1. Agentes tafonómicos de la primera serie de experimentos 60
         3.1.5.2. Agentes tafonómicos de la segunda serie de experimentos 61
   3.2. Métodos 64
      3.2.1. Análisis del microdesgaste vestibular en dientes postcaninos 64
         3.2.1.1. Elaboración de replicas dentales de alta resolución 64
         3.2.1.2. Obtención de micrografías del esmalte vestibular mediante *SEM* 67
         3.2.1.3. Tratamiento de las imágenes 71
         3.2.1.4. Obtención de las variables del microdesgaste vestibular 72
      3.2.2. Alteraciones tafonómicas en los patrones de microdesgaste dental 73
         3.2.2.1. Diseño de la primera serie de simulaciones experimentales 74
         3.2.2.2. Diseño de la segunda serie de simulaciones experimentales 76
      3.2.3. Comportamiento de las variables del microdesgaste vestibular 77
         3.2.3.1. Diseño de modelos y análisis del patrón de microdesgaste 79
         3.2.3.1.1. Estructura de los *conjuntos de datos* estudiados 80
         3.2.3.1.2. Conjunto de datos *Test* 81
         3.2.3.1.3. Selección de las variables predictoras para las series de *LDA* 83
         3.2.3.1.4. Introducción de predictores: métodos directo y paso a paso 85
         3.2.3.1.5. Cambios en las condiciones de clasificación 86
      3.2.3.2. Parámetros de evaluación de los análisis discriminantes 86
      3.2.4. Análisis de la textura del microdesgaste vestibular 90
         3.2.4.1. Obtención de datos mediante microscopía confocal 90
         3.2.4.2. Procesamiento de datos a través del software *SolarMap Universal* 93
         3.2.4.3. Obtención de datos mediante análisis fractal sensible a escala 95

3.2.4.4. Descripción de variables de la textura del microdesgaste vestibular 98
3.2.5. Análisis de la textura vestibular en Primates no-humanos 102
3.2.6. Análisis de la textura vestibular en homininos fósiles africanos 102
3.3. Tratamiento de las bases de datos y análisis estadísticos 103
3.3.1. Transformación por asignación de rangos (*Data rank-transformed*) 104
3.3.2. Análisis de las alteraciones tafonómicas del microdesgaste dental 105
3.3.3. Análisis multivariantes del microdesgaste vestibular 106
3.3.4. Análisis de la textura del microdesgaste vestibular 107
4. Resultados 111
4.1. Alteraciones tafonómicas de los patrones de microdesgaste dental 111
4.1.1. Primera serie de simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro* 111
4.1.1.1. Evaluación cualitativa de las alteraciones del esmalte por erosión ácida 111
4.1.1.1.1. Experimento 1: erosión por ácido clorhídrico al 2,5% (pH 0,67) 112
4.1.1.1.2. Experimento 2: erosión por ácido acético al 20% (pH 1,82) 113
4.1.1.1.3. Experimento 3: erosión por ácido cítrico (pH 2,16) 115
4.1.1.1.4. Experimento 4: abrasión por partículas de Al_2O_3 116
4.1.1.2. Alteraciones del patrón de microdesgaste por erosión con ácido acético 116
4.1.1.2.1. Densidad de microestrías por erosión con ácido acético 118
4.1.1.2.2. Longitud de las microestrías por erosión con ácido acético 118
4.1.1.3. Alteraciones del patrón de microdesgaste por erosión con ácido cítrico 120
4.1.1.3.1. Densidad de microestrías por erosión con ácido cítrico 122
4.1.1.3.2. Longitud de las microestrías por erosión con ácido cítrico 123
4.1.1.4. Alteraciones del microdesgaste por abrasión con partículas de Al_2O_3 125
4.1.1.4.1. Densidad de microestrías por abrasión con partículas de Al_2O_3 125
4.1.1.4.2. Longitud de las microestrías por abrasión con partículas de Al_2O_3 126
4.1.2. Segunda serie de simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro* 127
4.1.2.1. Evaluación cualitativa 128
4.1.2.1.1. Abrasión por partículas abrasivas sedimentarias 128
4.1.2.1.2. Erosión por los ácidos acético y cítrico 132
4.1.2.2. Análisis cuantitativo de las alteraciones del microdesgaste vestibular 132
4.1.2.2.1. Tasa de cambios del patrón de microdesgaste vestibular (*TCBM*) 136

4.2. Análisis multivariante de las variables del microdesgaste 140
4.2.1. Variables de microdesgaste predictoras en las primeras FD 146
4.2.2. Porcentaje de varianza en las primeras funciones discriminantes 154
4.2.3. Lambda (λ) de Wilks de las funciones canónicas 159
4.2.4. Tasas de clasificación de los casos 166
4.2.4.1. Tasa de clasificación correcta (*CC*) 167
4.2.4.2. Tasa de validación cruzada (*CV*) 169
4.2.4.3. Sobreajuste de las tasas de clasificación (*OF*) 170
4.3. Textura del microdesgaste en Primates no-humanos actuales 174
4.3.1. Análisis de la variabilidad de los parámetros de textura 179
4.3.2. Correlaciones bivariadas entre textura (3D) y microdesgaste (2D) 182
4.3.2.1. Correlaciones entre los parámetros de textura 182
4.3.2.2. Correlación entre textura (3D) y las variables de microdesgaste (2D) 184
4.4. Análisis de la textura vestibular en homininos fósiles africanos 184
4.4.1. Análisis de los parámetros de textura 187
5. Discusión 195
5.1. Alteración del patrón del microdesgaste: simulación tafonómica *in vitro* 195
5.1.1. Primera serie de experimentos *in vitro* de simulación tafonómica 197
5.1.2. Segunda serie de experimentos *in vitro* de simulación tafonómica 202
5.1.2.1. Cambios en los patrones del microdesgaste por abrasión 204
5.1.2.2. Cambios en los patrones de microdesgaste por erosión 207
5.2. Análisis Discriminante Lineal (LDA) en homínidos 209
5.3. Textura del microdesgaste vestibular en Primates no-humanos 217
5.3.1. Parámetros de textura en las superficies vestibulares de los molares 217
5.3.2. Textura del microdesgaste en Primates no-humanos y el tipo de dieta 220
5.4. Texturas del microdesgaste en homininos fósiles africanos 229
6. Conclusiones 243
7. Bibliografía 249
Lista de Tablas y Figuras 275

Introducción

"La ausencia de prueba no es prueba de ausencia"

Carl E. Sagan (1934-1996) Astrónomo estadounidense

1. Introducción

1.1. Microdesgaste dental

El estudio del microdesgaste dental se ha constituido en una herramienta útil para realizar interpretaciones sobre la dieta y los hábitos alimentarios de diferentes grupos de humanos y de Primates no-humanos, tanto en especies extintas como en actuales (Puech et al. 1983a, 1986; Gordon 1988; Teaford 1988a, 1994, 2007; Ungar et al. 2006a, 2008a; Ungar & Sponheimer 2011; Grine et al. 2012; Pérez-Pérez 2004; Pérez-Pérez et al. 1999, 2003; Romero & De Juan 2003, 2005, 2007, 2012). El microdesgaste dental se define como el conjunto de alteraciones físicas a escala microscópica de las superficies del esmalte de los dientes, tanto oclusales como no-oclusales, que son resultado de la interacción entre las partículas abrasivas presentes en los alimentos ingeridos y el esmalte durante el proceso de masticación. Su estudio se realiza a partir del análisis microscópico del esmalte por medio de Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) (en inglés, *Scanning Electron Microscope* o *SEM*) o recientemente a partir de la reconstrucción 3D por microscopía confocal (Romero & De Juan 2012; Ungar & Sponheimer 2011). El análisis de estas abrasiones microscópicas que se producen sobre el esmalte, tales como estrías, agujeros o surcos, pueden aportar información acerca de los tipos de alimentos consumidos, en relación a su carácter abrasivo en condiciones naturales o ligado a su proceso de transformación o preparación. El análisis de los rasgos del microdesgaste dental en especies vivas con dietas conocidas, tales como Primates no-humanos (Galbany 2006; Galbany et al. 2009; Gordon 1982; Nystrom et al. 2002, 2004, Teaford 1985, 1986; Teaford & Glander 1991; Teaford & Runestad 1992; Ungar & Teaford 1996), poblaciones humanas modernas (Organ et al. 2005; Ungar & Spencer 1999; Teaford & Lytle 1996; Lalueza Fox et al. 1996a; Romero et al. 2013), o incluso diversas poblaciones de mamíferos (Walker et al. 1978; Hopley et al. 2006; Kay & Covert 1983; Mainland 1998, 2000, 2006; Merceron et al. 2004, Nelson et al., 2005; Silcox & Teaford 2002; Ungar et al. 2007; Caporale et al. 2014) permite establecer las relaciones entre los patrones de microdesgaste con las adaptaciones a ciertos tipos de dietas, así como las conductas alimentarias en determinados nichos ecológicos. De este modo, en base al estudio de la variabilidad interespecífica de los patrones de microdesgaste dental es posible teorizar acerca de las adaptaciones a determinados tipos de dieta y entornos ecológicos de poblaciones arqueológicas y de especies fósiles extintas que compartirían similitudes en los rasgos de microdesgaste, junto a diversas características biológicas y ecológicas (Kay 1977a; Puech et al. 1983a-b, 1986, 1989; Grine 1986; Pérez-

Pérez 1990; Puech 1992; Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999, 2003; Lalueza Fox et al. 1993a-b, 1996a; Teaford & Ungar 2000; Galbany et al. 2005a; Merceron et al. 2005, 2007; Grine et al. 2006a-b; Ungar et al. 2006a, 2008b; Alrousan 2009; Estebaranz et al. 2009a; Romero et al. 2003, 2004, 2012, 2013; Romero & De Juan 2007, 2012).

El desgaste microscópico sobre las superficies del esmalte dental se ha relacionado con el efecto abrasivo de partículas con alto grado de dureza (Gügel et al. 2001), como los fitolitos presentes en algunas plantas comestibles (Ciochon et al. 1990) constituidos por sílice cristalizado producto de la excreción del propio vegetal (partículas intrínsecas del alimento) (Walker 1981; Teaford & Glander 1991, 1996; Ungar et al. 1995; Lalueza Fox et al. 1994, 1996 a-b; Schubert et al. 2006; Fortelius & Solounias 2000) u otras partículas incorporadas al alimento durante su manipulación o preparación como polvo, ceniza o tierra (partículas extrínsecas al alimento). El esmalte dental puede verse dañado únicamente por materiales que presenten un índice de dureza superior a éste, el cual es medido normalmente mediante la escala de Mohs, con valores de 1 a 10 basado en la dureza diferentes minerales desde el talco al diamante (Mohs 1825; Tabor 1954; 1970; Klockmann & Ramdohr 1961). Los materiales intrínsecos al alimento, como los fitolitos en forma de cristales de ópalo, presentan una dureza entre 5,5 y 6,5 en la escala de Mohs, y las partículas extrínsecas al alimento, como el cuarzo, muestran valores de dureza cercanos a 7, presentando por tanto la capacidad de producir una abrasión en el esmalte durante su contacto con el mismo al estar compuesto por cristales de apatita con dureza cercana a 5 (Baker et al. 1959; Peters 1982; Ungar 1994a-b; Pérez-Pérez et al. 1994; Ungar et al. 1995; Lalueza Fox et al. 1996b; Reinhard & Danielson 2005; Sanson et al. 2007).

La capacidad abrasiva de los alimentos consumidos (especialmente la densidad y tipo de fitolitos) y la proporción de partículas abrasivas extrínsecas incorporadas a los alimentos durante su manipulación, determinan en gran parte la formación de los patrones de microdesgaste presentes en las superficies de esmalte dental. Por ello, es posible hacer inferencias sobre la dieta de diferentes especies y sobre los procesos productivos a partir del estudio de la variabilidad de los patrones de microdesgaste. Diferentes trabajos han sugerido que los fitolitos son la causa directa de las micro-abrasiones en las superficies vestibulares de los dientes (Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Lucas & Teaford 1995; Lalueza Fox et al. 1996b; Pérez-Pérez et al. 1999). En consecuencia, las dietas que tienen como base una alta proporción de componentes vegetales, o que son esencialmente vegetarianas, contienen un elevado número de fitolitos y producirán, por tanto, una elevada densidad de abrasiones microscópicas en el esmalte. No obstante, estudios experimentales *in vivo* e *in vitr*o indican que las partículas extrínsecas, como el polvo o granos de minerales, tienen un potencial abrasivo mayor que los fitoli-

tos (Teaford & Oyen 1988, 1989a-b; Gügel et al. 2001; Sanson et al. 2007; Romero et al. 2012; Lucas et al. 2013). En consecuencia, las diferencias en los patrones de microdesgaste vestibular en especies de primates estarían explicadas por diferencias en la composición de la dieta y relacionadas con factores ecológicos, así como por la importancia de la alimentación terrestre (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Ungar & Teaford 1996).

Sin embargo, existen otros factores que pueden determinar el patrón de microdesgaste dental. Por ejemplo, distintos autores han propuesto que la abrasión del esmalte depende de las propiedades físicas del mismo, con variaciones entre distintas especies y según la zona que se analiza en un mismo diente (Teaford & Tylenda 1991; Teaford et al. 2003; Dennis et al. 2004; Cuy et al. 2002). Así, desde la región oclusal de la corona hasta la línea amelo-cementaria en las superficies vestibulares de los dientes, se observa una disminución en la concentración de cristales de hidroxiapatita que proporcionan la dureza al esmalte y, por tanto, determinan la capacidad de ser afectado a nivel microscópico (Cuy et al. 2002).

1.2. Masticación y microdesgaste dental

Los movimientos de la mandíbula durante la masticación presentan dos fases diferenciadas: una fase de compresión (fase I, *puncture crushing)* y una segunda fase de desplazamiento (fase II, *chewing cycle*) (Kay & Hiiemae 1974; Hillson 1996) (Figura 1). Durante la fase I se produce el contacto entre los molares superiores e inferiores, con la consiguiente compresión del alimento. El grado de contacto entre los dientes dependerá del estado de procesamiento del alimento y de su consistencia. En la fase II los molares se separan, sin ejercer ninguna fuerza sobre el alimento. En ambas fases se forman facetas de contacto entre los dientes debidas a la atrición (contacto diente con diente), formándose rasgos microscópicos sobre la superficie oclusal. De este modo, el tipo de faceta oclusal examinada y el patrón de microdesgaste observado, determinan la biomecánica de la masticación tanto en humanos como en otros primates (Gordon 1982; Krueger et al. 2008; Mahoney 2006a).

Son numerosos los estudios que han analizado el microdesgaste de las facetas de contacto oclusal entre los dientes superiores e inferiores (Kay 1975, 1977a-b; Gordon 1982, 1984a; Hillson 1996) y que han servido para explicar la variabilidad de los patrones de microdesgaste sobre el esmalte oclusal en función de las diferencias en la ingestión de determinados alimentos en primates (Gordon 1982; Teaford & Walker 1984; Teaford 1985, 1986, 1994; Teaford & Glander 1991, 1996; Teaford & Oyen 1986, 1988, 1989a-b; Teaford & Robinson 1989; Teaford el al. 1996; Nystrom et al. 2002, 2004; Ungar et al. 2008a).

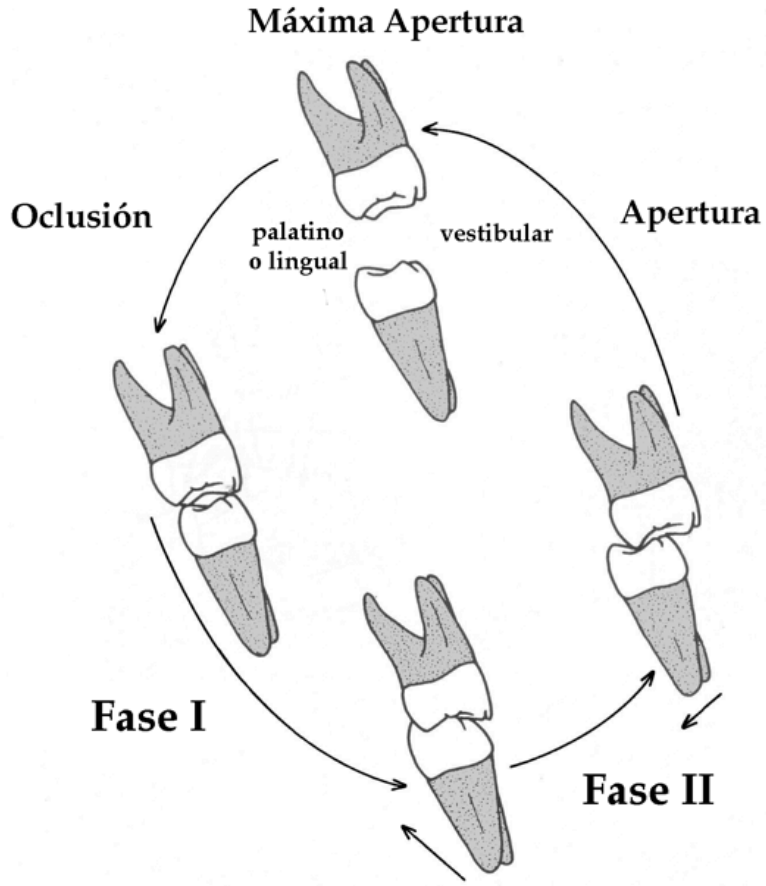


***Figura 1**. Movimientos de los molares durante la masticación. Durante el ciclo masticatorio se destaca la máxima apertura y las Fases I y II de la oclusión (adaptado de Hillson 1996).*

La caracterización del microdesgaste en las superficies oclusales se basa en el análisis de dos tipos de estructuras morfológicas: elementos lineales o microestrías (*scratches* o *striations*) con una relación longitud/ancho superior a 4:1 y elementos no lineales o micro-agujeros (*pits*) (Galbany 2006). Estos rasgos microscópicos presentes en las superficies oclusales o masticatorias son creados por la fuerza y mecánica de la masticación, por la intensidad del esfuerzo producido durante la masticación y por las propiedades físicas de los alimentos (Gordon 1982, 1984a; Grine 1986; Ungar 1995, 1996). Este hecho dificulta la interpretación de los patrones de microdesgaste presentes en las superficies oclusales, ya que los rasgos pueden ser debidos a la abrasión causada por las partículas intrínsecas o extrínsecas al alimento, o bien debidos a la atrición resultante del contacto entre los dientes durante el proceso masticatorio (Kaidonis et al. 1999). En este contexto, es imposible diferenciar a nivel microscópico los rasgos debidos a la atrición producida por el contacto entre los dientes y la abrasión debida a las características físicas de los alimentos ingeridos. Sin embargo, a pesar de las limitaciones citadas para el estudio del microdesgaste en las superficies oclusales, éstas han sido las superficies más estudiadas tanto en Primates, incluidas poblaciones humanas, como en homininos fósiles.

Se han observado diferencias en el microdesgaste de las superficies oclusales en función de la región del esmalte analizada (King et al. 1999a), destacándose una mayor frecuencia de abrasiones microscópicas en las regiones de contacto ocluso-vestibular. Esta variabilidad intra-dental en el microdesgaste se debería a la propia mecánica de la masticación, sin una influencia, por tanto, de la dieta (Gordon 1982; Teaford & Walker 1984; Teaford 1985, 1986; Gambarotta 1995; King et al. 1999a). También se ha observado variabilidad en los patrones de microdesgaste dependiendo del diente estudiado (Mahoney 2006a) y que se relacionaría con la biomecánica de la masticación. Del mismo modo, se ha observado la influencia de la morfología de la mandíbula en la formación de los patrones de microdesgaste oclusal afectando a su variabilidad (Mahoney 2006b). Además, diversos análisis muestran que los tamaños y formas de los rasgos de microdesgaste presente en las facetas Fase II permiten diferenciar especies de primates acorde a lo esperado por el tipo de dieta (Gordon 1982; Teaford & Walker 1984; Gordon & Walker 1983). Por lo tanto, se ha estandarizado el análisis del microdesgaste en las superficies oclusales empleando sólo un tipo de diente postcanino, así como examinando únicamente las facetas de la oclusión post-céntrica (Fase II) (Figura 1), esto es las facetas *9*, *x* ó *10n*, aunque en mayor medida se efectúa sobre la faceta 9 (Teaford 1994; Krueger et al. 2008). Recientes resultados basados en técnicas 3D y analizando la microtextura del esmalte (Krueger et al. 2008) apoyan las sugerencias de los análisis 2D por medio de microscopía electrónica del microdesgaste oclusal que afirman que los tipos de facetas no deben mezclarse, por lo que esta pauta también se lleva a cabo en los estudios de textura del microdesgaste dental sobre las superficies oclusales (Ungar et al. 2003, 2007, 2008a-b, 2010a-b, 2013; Scott et al. 2005, 2006, 2012; Prideaux et al. 2009; Schubert et al. 2010; El-Zaatari et al. 2010, 2011; Krueger & Ungar 2010; Ungar & Sponheimer 2011; Scott 2012; Krueger 2013; Delezene et al. 2013; Caporale et al. 2014)

Por último, la atrición continuada entre las superficies oclusales puede llegar a provocar la pérdida del esmalte y la exposición de la dentina (Chimenos et al. 1999; Campillo 2001; Hillson 1996). Este hecho supone la necesidad de estudiar el microdesgaste dental en las superficies oclusales antes que se haya producido la pérdida del esmalte, lo que reduce el tamaño de las muestras disponibles para el análisis.

1.3. Análisis del microdesgaste sobre las superficies vestibulares

En las superficies vestibulares (o bucales) de los dientes, que no están afectadas por el contacto entre dientes durante el proceso masticatorio, el microdesgaste depende de la naturaleza de los alimentos, y de los procesos que tienen lugar en su elaboración, sin estar afectado por la el contacto interdental durante la

masticación (Lalueza Fox et al. 1994; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999). La mayoría de estudios han destacado la ausencia de diferencias en el patrón de microdesgaste de la superficie vestibular en función del diente, premolar o molar, estudiado (Fine & Craig, 1981; Pérez-Pérez et al. 1994; Estebaranz et al. 2009a; Martínez 2010; Martínez et al. 2012).

La caracterización del microdesgaste en las superficies vestibulares se basa en el estudio de un único tipo de microestructura: las microestrías. Para ello se ha protocolizado una metodología que permite el análisis estandarizado de estas superficies (Pérez-Pérez 1988; 1990; Pérez-Pérez et al. 1991, 1994, 2003). Dicha metodología se ha desarrollado y estandarizando a lo largo de los años gracias al estudio de diferentes especies de Primates no-humanos actuales (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany 2006; Galbany et al. 2005a; 2009), homininos fósiles (Martínez et al. 2004, 2009, 2012; Martínez & Pérez-Pérez 2009; Martínez 2010; Estebaranz 2011; Estebaranz et al. 2009a, 2012) y poblaciones humanas del Paleolítico Medio, Superior y Neolítico tanto europeas como del próximo oriente (Pérez-Pérez et al. 1999, 2003; Lalueza Fox et al. 1993a-b,1996a; Alrousan 2009; Pinilla 2012), grupos humanos durante el Calcolítico o la Edad del Bronce (Romero et al. 2004; Polo-Cerdá et al. 2007), poblaciones medievales (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1994; Romero et al. 2003; Romero & De Juan 2007) o humanos actuales, incluidos cazadores-recolectores (Romero & De Juan 2006; Romero et al. 2012, 2013).

Básicamente dicha estandarización determina una serie de etapas que tienen como objetivo analizar los patrones del desgaste microscópico que se observan sobre las superficies vestibulares de los dientes, analizando el número (densidad) y longitud de las microestrías microscópicas (longitud media y variabilidad de las longitudes) (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1999, 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004). El registro de estos rasgos microscópicos se realiza mediante micrografías obtenidas mediante microscopía electrónica de barrido (*SEM*). Habitualmente los patrones de microdesgaste vestibular son observados y registrados a partir de réplicas de resina de alta resolución (Pérez-Pérez et al. 1994; 1999, 2003; Galbany et al. 2004a) debido a que los especímenes originales son demasiado valiosos para ser estudiados directamente por *SEM* (Beynon 1987) y, particularmente, porque permite el almacenamiento de las muestras para posibles exámenes futuros dada sus condiciones de durabilidad y resolución (Galbany et al. 2004a-b), ya sea utilizando las mismas técnicas de análisis o para ser analizados mediante otras metodologías.

Esta metodología de análisis del microdesgaste en las superficies no-oclusales de los dientes comenzó a desarrollarse con el odontólogo francés Pierre-François Puech, quien relacionó la dieta con la formación de microdesgaste sobre la su-

perficie vestibular en molares y premolares humanos (en especial los segundos premolares y primeros molares, P4 y M1 respectivamente) (Puech 1976; Puech et. al 1980, 1983a; Puech & Albertini 1984). Sus estudios propusieron un método para cuantificar la densidad, longitud e orientación de las microestrías por medio de *SEM*, sugiriendo que los patrones de microdesgaste en la superficies vestibulares de los dientes yugales se relacionan con la abrasión efectuada por el alimento mientras es procesado, reflejando las adaptaciones masticatorias según la dieta ingerida en poblaciones cazadoras-recolectoras (Puech 1976, 1978; Puech & Pant 1980) y en poblaciones de fósiles humanos (Puech 1986a-b, 1992; Puech et al. 1980, 1983a, 1985, 1986). El análisis del microdesgaste en superficies vestibulares de premolares y molares mostró ser un indicador potencial para la diferenciación social y dietaria en poblaciones del siglo XIX con dietas específicas, como poblaciones esquimales, indo-asiáticos del noroeste y aborígenes australianos (Fine & Craig 1981). Sin embrago, no fue hasta finales de los años ochenta que la metodología desarrolla su actual protocolo de análisis, mejorando aspectos técnicos y estandarizando las etapas de trabajo (Pérez-Pérez 1988, 1990; Pérez-Pérez et al. 1991). De este modo, impulsada principalmente por Alejandro Pérez-Pérez y colaboradores, se asentaron las bases para el análisis del microdesgaste de las superficies vestibulares (Pérez-Pérez 1990, 2004), en contraposición a otras metodologías de análisis del microdesgaste dental que se han realizado a lo largo de los años en diversos grupos de investigación, en particular los estudios que analizan el microdesgaste dental sobre las facetas oclusales y que tradicionalmente ha sido llevado a cabo por investigadores norteamericanos (Walker et al. 1978, 1987; Grine & Kay 1988; Walker & Teaford 1989; Strait 1993; Daegling & Grine 1999; Grine et al. 2002, 2006a-b; Teaford 1988a, 1994, 2007; Gordon 1982, 1984a, 1988; Ungar et al. 1991; Ungar 1995, 1996), no obstante, este tipo de investigación ha convergido desde hace algunos años en el desarrollo del análisis de la textura del microdesgaste como metodología única (Ungar et al. 2003, 2006a-b; 2008a-b, 2010a-b, 2012a-b; Grine et al. 2010; Daegling et al. 2011; Ungar & Sponheimer 2011; Ungar & Scott 2007, 2009; Scott et al. 2005, 2006, 2012; Scott 2012; Teaford et al. 2013; Delezene et al. 2013; Zolnierz et al. 2013).

Siguiendo lo establecido por los trabajos llevados a cabo por Puech, Pérez-Pérez y colaboradores, adoptaron una magnificación estándar para la identificación, contaje y medición de las microestrías en un área de observación determinada mediante determinados procedimientos y programas informáticos semi-automáticos (Pérez-Pérez et al. 1994; Galbany et al. 2004a). Dichas técnicas han ido mejorando a lo largo de los años en relación a los materiales e instrumentos utilizados. Por ejemplo, para obtener réplicas dentales para la observación al *SEM*, se ha pasado del uso de Triafol plástico mezclado con cloroformo (*BALZERS UNION BU-008-002-T*) y siliconas de condensación (p. ej. *Sistema Optosil®/Xanto-*

pren®) (Pérez-Pérez 1990; Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Lalueza Fox et al. 1996a; Pérez-Pérez et al. 1994, 2003) a emplear siliconas por adición de mayor resolución junto a resinas de poliuretano (Galbany et al. 2004a-b, 2009; Estebaranz et al. 2009a, 2012). También ha quedado atrás el uso del programa informático semi-automático *IBAS II* (*Image Analyzer System*) para identificar y medir las microestrías para utilizar actualmente para dichos objetivos el software *Sigma Scan ProV®* de *Systat Software*.

De esta manera, mediante la metodología de análisis del microdesgaste de las superficies vestibulares se elabora una base de datos que comprende las características de las microestrías presentes en cada superficies analizada: el número o densidad de microestrías y longitud media (en μm) y desviación estándar de la longitud en cada superficie analizada (Pérez-Pérez et al. 1994; Galbany et al. 2004a). Dichas características también son definidas acorde a las orientaciones de las microestrías y se basan en la angulación producida respecto a la unión amelocementaria, que es considerada como eje horizontal. Así, la base de datos obtenida se compone por 15 variables cuantitativas continuas que son analizadas mediante una serie de pruebas estadísticas para establecer los patrones de microdesgaste en los respectivos grupos de especímenes analizados (para detalles metodológicos véase apartado *3.2.1.4* de *Métodos*).

Al inicio de la estandarización de la metodología del análisis del microdesgaste vestibular, se observó que los patrones de microestriación en una población medieval del sitio de La Olmeda (Palencia, España) (véase Campillo et al. 1988) dependían de la proporción de vegetales y carne (Pérez-Pérez 1988). De igual modo, al ampliar la muestra a poblaciones ganaderas medievales catalanas (España) y aborígenes de Tierra del Fuego (Chile-Argentina), también se observó que los patrones de microdesgaste están determinados principalmente por la abrasividad de la dieta y no por el tipo de diente estudiado, además, sugiriendo que las diferencias radicaban más en el número que en la variabilidad de las longitudes de las microestrías (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1991). A nivel más individual, se estudiaron las posibles adaptaciones alimentarias de fósiles humanos, tanto en especímenes neandertales de Gibraltar (RU) como de Banyoles (Girona, España) (Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Lalueza Fox et al. 1993a-b). Debido a la naturaleza de las muestras arqueológicas, los estudios de microdesgaste han intentado distinguir los tipos de desgaste *ante-mortem* y *post-mortem* (Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1994), por lo cual se ha sugerido no considerar dentro de los análisis cualquier diente que se sospeche de alteraciones tafonómicas, lo cual se corresponde con las recomendaciones en diversos estudios realizados, tanto mediante los análisis de facetas oclusales (Teaford 1988b; King et al. 1999b; Ungar et al. 2006a; Teaford et al. 2008), como de vestibulares (Pérez-Pérez et al. 1999, 2003; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Aliaga-Martínez et al. 2012). Por lo de-

más, desde un inicio se ha mostrado especial interés en examinar la implicación de los fitolitos de las plantas en la formación de microestrías en las superficies vestibulares (Lalueza Fox et al. 1993c, 1994, 1996b), observándose que los fitolitos proporcionan información directa sobre la dieta de las poblaciones del pasado (Lalueza Fox et al. 1994).

Siguiendo la línea de investigación a nivel poblacional, en una amplia y variada muestra de la población medieval de La Olmeda se caracterizó la variabilidad de las microestrías intra- e inter-poblacionalmente, poniendo énfasis en la variabilidad asociada a la edad, lo cual mostró que el patrón de microdesgaste vestibular es un indicador de gran fiabilidad para determinar la dieta, especialmente en poblaciones infantiles (Pérez-Pérez et al. 1994). Posteriormente, se analizó la variabilidad de los patrones de microdesgaste en poblaciones de cazadores-recolectores modernos, pastores y agricultores con dietas diferentes para inferir el tipo de dieta que podrían presentar diversos homininos fósiles, como por ejemplo en este caso, *Homo sapiens* "arcaicos", *H. sapiens* "anatómicamente modernos" y *Neandertales,* en base a sus patrones de microdesgaste (Lalueza Fox et al. 1996a). Por su lado, tras analizar el microdesgaste en una amplia muestra de dientes fósiles de *H. heidelbergensis* de la Sima de los Huesos (Atapuerca, España), se observó que la densidad y las longitudes de las microestrías estaban influenciadas por sus orientaciones y la posición en que se encontraban los dientes (Pérez-Pérez et al. 1999). Dicha variabilidad sugirió que probablemente en estas poblaciones las fuerzas masticatorias desempeñaban un importante rol, por lo cual fueron relacionadas a hábitos dietéticos bastante abrasivos, indicando que estos especímenes se alimentaban probablemente de alimentos duros, tales como plantas, raíces, tallos y semillas. En este estudio también se detectaron dos interesantes aspectos a destacar: por una parte se identificaron patrones de microdesgaste inusuales, especialmente en dientes aislados, lo cual fue atribuido a abrasiones *post-mortem*, y además, se observaron diferencias en los patrones de microdesgaste relacionadas al sexo de los especímenes, lo cual sugiere una diferencia social respecto a la ingesta de alimentos. Por lo demás, al estudiar los patrones de microdesgaste vestibular en fósiles de Europa y del Próximo Oriente (Pérez-Pérez et al. 2003) se observó que las diferencias en la densidad, longitud media y orientación de las microestrías indicaban que las poblaciones del Pleistoceno Medio tenían hábitos alimentarios más abrasivos que las poblaciones del Pleistoceno Tardío (las muestras más antiguas respecto a las otras más nuevas), sugiriendo que probablemente en la transición de estos períodos por parte de las poblaciones se experimentó un gran cambio que se relacionaría con los hábitos alimenticios y las técnicas de procesamiento de alimentos, así como también con las fluctuaciones paleo-climáticas a través del tiempo. De este modo, debido a las diferencias en los patrones microdesgaste observados en los humanos modernos y en poblaciones antiguas

de homínidos se hace evidente la necesidad de analizar el patrón de microdesgaste vestibular de las poblaciones fósiles en muestras grandes, y de esta forma registrar con mayor precisión y certeza la variabilidad intra- e inter-poblacional (Pérez-Pérez 2004; Pérez-Pérez et al. 1999, 2003).

Seguidamente, los estudios de microdesgaste vestibular se centraron en la correlación de los patrones microdesgaste con variables morfológicas y ecológicas gracias al análisis de la variabilidad de los patrones de microdesgaste dental en Primates *Cercopithecoidea* y *Hominoidea* actuales (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2002, 2005a, 2009). Estos estudios muestran como el patrón de microdesgaste fluctúa con las condiciones ambientales (tales como temperatura, el tipo de hábitat, recursos alimenticios disponibles, etc.) y que las poblaciones se adaptan progresivamente a las nuevas exigencias. Por ejemplo, estudios en primates no-humanos actuales muestran cómo dietas de consistencia más dura y abrasiva producen una elevada densidad de microestrías en las superficies vestibulares (Ungar & Teaford 1996; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2002, 2005a, 2009), lo cual revela que existe una clara relación entre la dureza del alimento y los patrones de microdesgaste vestibular. Por otro lado, se ha observado que entre especies de cercopitécidos, por ejemplo, los colóbidos (folívoros) presentan microestrías más cortas y de menor densidad que los *Cercopithecus spp*. (que son esencialmente frugívoros), y también que los *Papio anubis*, los cuales son considerados forrajeadores terrestres de sabana abierta (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a). A su vez, estudios de microdesgaste vestibular indican que la masticación de alimentos de consistencia dura requiere de una considerable fuerza de mordida durante el proceso de ruptura del alimento (Romero et al. 2012; Romero & De Juan 2012), lo que podría explicar la presencia de superficies de esmalte con alta densidad de abrasiones en especies de primates frugívoros y granívoros (Ungar & Teaford 1996; Galbany & Pérez-Pérez 2004).

Los análisis de los patrones de microdesgaste vestibular detectan por otro lado, diferencias en la composición de las dietas entre especies de primates que presentan un estrecho espectro de preferencias alimentarias. Por ejemplo, el análisis de *Gorilla* y *Pan troglodytes* mostró que podían detectarse adaptaciones ecológicas de la dieta a nivel de subespecie o de población a pesar de la presencia de patrones de microdesgaste más homogéneos en comparación con los primates *Cercopithecoidea* (Galbany et al. 2005a; Galbany et al. 2009). Por ello, el estudio de la variabilidad de los patrones de microdesgaste vestibular en Primates actuales de distintos tipos de hábitat y con distintos hábitos de explotación se ha aplicado en los estudios evolutivos para inferir las adaptaciones ecológicas de los hominos fósiles (Estebaranz et al. 2009a, 2012). Estos tipos de análisis requieren el estudio de muestras grandes, y además con períodos de largo plazo de adaptación y evolución, por lo que en la línea de investigación iniciada e incentivada por el

Dr. Pérez-Pérez (Pérez-Pérez 2004; Pérez-Pérez et al. 2003) se ha recopilado una extensa colección de moldes de dientes de homínidos que se encuentra disponible y catalogada (Galbany et al. 2004b) para el estudio tanto del microdesgaste vestibular como del desgaste dental y de la morfología dentaria de poblaciones de Primates actuales y homininos fósiles (Pérez-Pérez 1990; Galbany 2006; Alrousan 2009; Martínez 2010; Estebaranz 2011; Gamarra et al. 2011; Pinilla 2012; Aliaga et al. 2013; Romero et al. 2013). Dicha colección incluye moldes de dientes de especies de primates platirrinos y catarrinos, tanto *Hominidae* como *Cercopithethidae*, para comparaciones, así como una importante colección de homininos fósiles del Plioceno y del Pleistoceno, tanto de África como de Europa (Galbany et al. 2004b).

El estudio del microdesgaste vestibular de homininos fósiles africanos, denota en primer lugar, que los patrones de microdesgaste de los *Australopithecus afarensis* se asemejan a los de especies de homínidos que viven en ambientes abiertos, como *G. g. gorilla* de Camerún y chimpancés (Estebaranz et al. 2009a). Estos resultados sugieren que probablemente presentaban una estrategia alimentaria oportunista, esto es, en zonas cerradas con una dieta basada principalmente en frutos carnosos, hojas y tallos, y durante la estación seca con ingesta de recursos de reserva de temporada (*fall-back foods)* como los explotados por *P. anubis y P. t. verus* (Estebaranz et al. 2009a), lo cual es consistente con lo descrito en estudios de la dentición anterior y textura oclusal (Ungar & Grine 1991; Ungar 2004). Por otro lado, un estudio de la variabilidad del patrón de microdesgaste vestibular en especies robustas del este de África, como *P. aethiopicus* y *P. boisei*, mostró menos microestrías de lo esperado debido la robustez de sus adaptaciones morfológicas, por lo que se sugirió que las formas robustas de la dentición se asociarían a la ingestión de los recursos críticos, en cambio, una baja abrasividad estaría causada por el consumo de los alimentos habituales en la estación húmeda (Martínez 2010). Sin embargo, se observó una mayor densidad de microestrías en las superficies vestibulares de los dientes fósiles de *Paranthropus robustus*, lo que hace suponer que estos homininos del sur de África consumían recursos más abrasivos. Por su parte, los patrones de microdesgaste muestran similitud entre los primeros representantes del género *Homo* (*Homo habilis sensu lato*) y los *A. afarensis*, por lo que se ha sugerido por otro lado, que ambas especies presentarían dietas asociadas a ecosistemas cerrados, en cambio, los *Homo ergaster* corresponderían a ecosistemas abiertos de tipos sabana, debido a una mayor presencia de microestrías vestibulares (Martínez 2010). También se ha sugerido que esta mayor abrasividad de la dieta de los *H. ergaster* estaría asociada a una ingesta de un tipo de dieta más compleja (tanto recursos vegetales como animales) gracias al uso de una tecnología lítica y a un mayor desarrollo cerebral (Martínez 2010). En otro claro ejemplo del uso de la variabilidad de los patrones de microdesgaste vesti-

bular en primates *Cercopithecoidea* y *Hominoidea* actuales y su comparación con el microdesgaste observado en homininos fósiles africanos, se ha indicado que especímenes *Australopithecus anamensis* probablemente basaron su alimentación en productos duros y frágiles, al menos estacionalmente (Estebaranz et al. 2012). Esta suposición se basa en que los individuos analizados mostraron patrones de microdesgaste con una alta densidad de microestrías, similares a Primates cercopitécidos, tales como *Papio anubi*s y *Chlorocebus aethiops*, quienes viven en bosques estacionales de sabana y presentan dietas que incluyen frutas y hierbas, así como órganos subterráneos de almacenamiento (en inglés, *Underground Storage Organs* o *USO*), tales como bulbos o semillas, y además, con similitudes al microdesgaste vestibular observado en primates *Mandrillus* y *Cercocebus*, especies que habitan ambientes forestales con dietas frugívoras y granívoras. Dicho estudio también mostró que los patrones microdesgaste vestibulares de los *A. anamensis* difiere claramente de los observados en especímenes *A. afarensis* (Estebaranz et al. 2012), lo cual apoyaría las interpretaciones de la dieta basadas en reconstrucciones anatómicas y paleo-ecológicas (Leakey et al. 1995; Teaford & Ungar 2000; Macho et al. 2005; White et al. 2006), pero contrastaría con las observaciones llevadas a cabo sobre la textura oclusal del esmalte y que muestran valores de complejidad similares a los *A. afarensis*, evidencia que sugiere que ambos homininos no ingerían alimentos duros (Ungar et al. 2010a).

Por otro lado, el análisis de microdesgaste vestibular se ha aplicado en poblaciones bioarqueológicas de la Prehistoria reciente e períodos históricos con el fin de dilucidar la variabilidad en los grupos humanos y el efecto abrasivo de la dieta en sus procesos de formación en relación a factores culturales y temporales. De este modo, los patrones de microdesgaste en grupos humanos del Calcolítico del Este de España han mostrado que las diferencias entre grupos se relacionan con la cantidad de abrasivos en la dieta, lo cual indicaría diferencias en la dependencia a los recursos agrícolas o la tecnología en la preparación de alimentos (Romero et al. 2004; Polo-Cerdá et al. 2007). En este sentido, el microdesgaste vestibular (y también oclusal) observado a nivel inter-grupal sugirió una progresiva reducción en la abrasividad en la dieta desde grupos arqueológicos prehistóricos hasta poblaciones actuales (*in vivo*), relacionado claramente con la cantidad de partículas abrasivas masticadas (Romero et al. 2003). Las diferencias inter-grupales entre cazadores-recolectores carnívoros y poblaciones agrícolas indicaron que las poblaciones humanas que consumen grandes cantidades de carne en su dieta mostrarían baja densidad de microestrías en las superficies no-oclusales de sus dientes (Polo-Cerdá et al. 2007). Similares relaciones entre el comportamiento alimentario y los patrones de microdesgaste vestibular han sido observadas en poblaciones de pigmeos cazadores-recolectores, bantúes agricultores y pastores de África Central (Romero et al. 2010, 2013), lo cual también estaría en concordancia

con los contactos socioculturales y factores genéticos entre las poblaciones. Asimismo, un estudio de la variabilidad del microdesgaste vestibular intra- e interpoblacional en agricultores prehistóricos e históricos y una población moderna española *in vivo* (Romero & De Juan 2007) indicó que las características abrasivas de los alimentos ingeridos se relacionarían con las diferencias en la dieta entre los patrones de dichos grupos, sugiriendo, además, que la formación de las microestrías en el esmalte obedecería a un proceso acumulativo a largo plazo que dependería de la naturaleza abrasiva de la dieta.

Tras evidenciar que los procesos de formación de las microestrías sobre las superficies vestibulares se relacionan con la abrasividad de partículas de los alimentos, se hizo necesario identificar los efectos microscópicos *in vivo* de alimentos específicos sobre las superficies del esmalte vestibular, así como también caracterizar los cambios producidos en las superficies desgastadas, determinando la velocidad de formación de las microestrías y si éstas se estabilizan, borran, acumulan o modifican a lo largo de la vida de los individuos. Las primeras observaciones en este sentido se realizaron sobre el microdesgaste vestibular de dientes mandibulares postcaninos *in vivo* a partir de una dieta *ad limitum* (Romero & De Juan 2006), mostrando un incremento de sólo 1,4% de las nuevas microabrasiones en un período aproximado de 7 días, sin llegar a ser significativo. Este estudio sugirió que la formación de microestrías en las superficies vestibulares por dietas no-inducidas se debería esencialmente a la acumulación a largo plazo, más que a modificaciones drásticas, tales como las que se observan en las facetas oclusales y que rondan entre el 8,8% y 11,8% en los primeros molares (Teaford & Glander 1991; Teaford & Tylenda 1991). En esta misma línea experimental *in vivo*, se analizaron las tasas de cambio (en inglés, *turnover rates*, que corresponde al registro de las microestrías perdidas y ganadas) del microdesgaste dental sobre las superficies vestibulares de dientes humanos a corto y largo plazo sometidos a dietas controladas (Romero et al. 2007, 2009, 2012). Inicialmente se observaron semanalmente los patrones de microdesgaste en voluntarios que consumieron una dieta mediterránea *ad limitum*, quienes luego modificaron su dieta durante una semana con la inclusión de productos alimenticios similares a aquellos que son documentados en poblaciones prehistóricas de la cultura del mediterráneo occidental (Polo-Cerdá et al. 2007; Romero & De Juan 2007). De este modo, separadamente se sometieron a una dieta adicional de pasteles cocinados con harina procesada en molino de piedra o de pescados y carnes asadas y secadas con sal de roca. Tras este control "a corto plazo", se observó que las dietas abrasivas aceleran las tasas de formación de microdesgaste vestibular (Romero et al. 2007, 2009, 2012), tanto en la densidad como en la longitud de las microestrías presentes en las superficies de esmalte, siendo algo mayor la abrasión efectuada por la dieta inducida con productos de harina procesados en molino de piedra. Sin em-

bargo, los patrones de microdesgaste después de una semana control, retomaron valores similares a los observados en los controles previos a la inducción abrasiva, por lo que se evidencia que los posibles cambios en los patrones de microdesgaste vestibular obedecerían a un proceso de formación dinámico de efectos acumulativos (Romero et al. 2009). Por su parte, los cambios a largo plazo (durante cinco años) no presentaron diferencias significativas en los patrones de microdesgaste vestibular, ya que la formación de microdesgaste se compensó con la ganancia y desaparición de microestrías (Romero et al. 2012). De este modo, el proceso de formación dinámica que se relaciona directamente con la masticación de partículas abrasivas en los alimentos ingeridos, mostraría una estabilidad a largo plazo, por lo que confirmaría el patrón de microdesgaste como un indicador fiable de los hábitos alimenticios, al menos por el momento, en poblaciones humanas (Romero et al. 2012).

La estandarización metodológica del análisis del microdesgaste vestibular también requiere obtener información sobre los posibles obstáculos asociados con la técnica, con el objetivo de determinar si estos inciden significativamente en el registro de los patrones de microdesgaste de una muestra, pudiendo influir, por tanto, en la robustez de los resultados en este tipo de estudios. Esto se debe a que la caracterización, medida y contaje de las microestrías en las micrografías *SEM* se lleva acabo mediante métodos semiautomáticos, pudiendo conllevar errores subjetivos en la identificación de las microestrías, así como también realizar variaciones en los parámetros de observación empleados. En este sentido, se destaca la cuantificación y comparación de las tasas de error inter- e intraobservador registradas mediante el análisis del patrón del microdesgaste vestibular en cuatro micrografías *SEM* de forma sistemática y repetida por siete investigadores (Galbany et al. 2005b). Dicho estudio indicó que la precisión en la medición de las microestrías vestibulares dependía en gran parte de la definición variable y de la experiencia del observador, además, que las tasas de error bajas no garantizan que todos los observadores midan las mismas magnitudes de las variables consideradas. Sin embargo, también se observó que los investigadores tienden a mantener en sus mediciones alta homogeneidad intra-poblacional y bajas tasas de error, mientras que a nivel inter-observador se presentan ciertas diferencias, lo que se sugiere que los investigadores deben acordar previamente las interpretaciones en las características de las microestrías y en las definiciones de las variables de forma precisa y detallada (Galbany et al. 2005b). En este sentido, para evitar totalmente las tasas de error relacionadas con el observador sería necesario la substitución de este sistema semiautomático hacia uno con procedimientos completamente automatizados (Galbany et al. 2005b).

Por otra parte, los procesos involucrados durante la realización del moldeo y replicación de los dientes pueden implicar una serie de posibles problemas du-

rante su elaboración. Por ejemplo, se ha observado que moldes negativos a base de silicona de consistencia regular son indicados para la replicación de alta calidad de las superficies de esmalte y que las resinas de base epoxi son recomendables para la confección de los respectivos positivos o réplicas para asegurar altos estándares de calidad y durabilidad para el análisis del microdesgaste vestibular (Galbany et al. 2004a). También se recomienda realizar un máximo de cuatro réplicas consecutivas del molde original para mantener una óptima calidad en la observación a los altos niveles de magnificación *SEM* (Galbany et al. 2006), ya que las sucesivas replicaciones de siliconas y epoxi dan como resultado la pérdida de detalle y precisión de las superficies (Galbany et al. 2004a). También se aconseja seguir adecuadamente los pasos del fabricante y llevar acabo procesos que conlleven la eliminación de burbujas tanto durante la impresión con silicona (realizar ciertos movimientos para extender las silicona de forma apropiada), como durante el colado de los moldes de resina (centrifugado o vibración en la etapa plástica, por ejemplo) (Galbany et al. 2004a). Siguiendo recomendaciones de estudios previos (Rose 1983), para el análisis del desgaste microscópico vestibular al *SEM* se aconseja limpiar con aire cada vez que se examinan las muestras para evitar cargas estáticas que perjudiquen la imagen y derivadas de partículas de polvo, así como limpiar bien antes del recubrimiento de oro de las réplicas, para evitar elementos que obliteren los rasgos de microdesgaste (Galbany et al. 2006). Asimismo, se sugiere la utilización del *SEM* en modo de electrones secundarios para el análisis del microdesgaste de réplicas dentales, debido que el modo de retrodispersados muestra diferencias en la observación de los patrones que se relacionan con las orientaciones de las microestrías (Galbany et al. 2004a, 2006). Aunque en dientes aislados y originales se recomienda el empleo de electrones retrodispersados, pero mediante microscopía electrónica ambiental (en inglés, *Environmental Scanning Electron Microscopy* o *ESEM*) en modo de bajo vacío (Romero et al. 2004; Romero & De Juan 2012). Otro aspecto técnico que se recomienda considerar para el análisis del patrón de microdesgaste sobre las superficies vestibulares, son las alteraciones producidas por el llamado efecto *wrinkle*. Básicamente dicho fenómeno se presenta como un patrón de fondo en forma sinusoidal con apariencia de "aguas" (en inglés, *wrinkles* o *waves*) sobre las superficies de las réplicas dentales epoxi mal recubiertas con una capa de oro (Estebaranz et al. 2006), lo cual también ha sido estudiado en algunas siliconas recubiertas y que se debería a una deficiente deposición del oro durante el proceso de metalización o *sputtering* (Bowden et al. 1998; Watanabe 2005a-b). Se ha aconsejado evitar la inclusión de muestras afectadas por los *wrinkles* en los estudios del patrón de microdesgaste vestibular, ya que el plegamiento de la superficie tiende a homogeneizar el contaje de microestrías y disminuye la variabilidad en el patrón de microdesgaste, aunque la presencia de éste efecto en las muestras no

provocaría diferencias significativas entre las especies observadas (Estebaranz et al. 2006a). Un aspecto interesante de este estudio sobre las alteraciones producidas por el efecto *wrinkle* es que para su realización, también fue empleada una metodología para el análisis de la rugosidad superficial y que utiliza la interferometría de luz blanca e índices específicos que miden la rugosidad a partir de la diferencia entre picos y valles en una superficie examinada mediante imágenes tridimensionales (Estebaranz et al. 2006a-b, 2007). Pese a que esta técnica para el estudio de la rugosidad superficial también emplea interferometría de luz blanca, como los análisis de textura del microdesgaste dental en las superficies oclusales (Ungar et al. 2003, 2006a; Scott et al. 2005, 2006), es completamente diferente desde un punto de vista de las variables y conceptos utilizados para el estudio tridimensional de las superficies dentales (véase Ungar et al. 2003; Scott et al. 2006, Estebaranz et al. 2006a-b, 2007). No obstante, esta metodología del análisis de la rugosidad de la superficie vestibular también fue aplicada de forma detallada para el estudio de topográfico de las superficies vestibulares de homínidos fósiles del Plio-pleistoceno y grandes simios actuales en relación a los patrones de microdesgaste y la erosión tafonómica (Estebaranz et al. 2006b, 2007). En este estudio se observó que la relación entre la densidad de microestrías y rugosidad dependería de los daños *post-mortem* en la superficie del esmalte (Estebaranz et al. 2006b), por lo que el análisis de la rugosidad sería muy sensible a los daños *post-mortem* (Estebaranz et al. 2007), al menos con esta metodología de análisis. Efectivamente, se observó que la densidad de microestrías tiende a disminuir cuando aumentan los daños del esmalte, pero de igual modo incrementa su valor cuando las superficies están ya ligeramente dañadas, y disminuye en tipos de esmalte con erosión moderada y altamente dañado. Finalmente, en este sentido se recomendó que en la utilización de procedimientos automáticos para el análisis del microdesgaste vestibular se debe tener en cuenta previamente los posibles daños *post-mortem* en las muestras.

1.4. Alteraciones tafonómicas y microdesgaste dental

Además del microdesgaste dental producido por la abrasión y la atrición, es necesario tener en cuenta la posible acción producida por otros factores. En este contexto, es posible observar rasgos de microdesgaste dental que no es producido durante la vida de los individuos y que se relacionan con procesos tafonómicos *post-mortem* (King et al. 1999b; Pérez-Pérez et al. 1999, 2003; Martínez et al. 2001; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Romero et al. 2004; Romero & De Juan 2012).

La tafonomía se ha definido como el estudio de los procesos *post-mortem* que afectan a la conservación, observación o recuperación de los organismos muertos, a la reconstrucción de su biología o ecología y a la reconstrucción de las cir-

cunstancias de su muerte (Haglund & Sorg 1996). Estos procesos incluyen la descomposición, la digestión por otros mamíferos, el transporte *post-mortem*, el enterramiento, la combustión, la compactación y otras actividades químicas, biológicas o físicas que afecten a los restos arqueológicos. Estos agentes pueden ser categorizados en dos tipos. En primer lugar, se encuentran aquellos agentes que actúan desde el momento de la muerte del individuo hasta el momento en que es excavado y recuperado el resto, incluyendo el periodo de enterramiento y fosilización. Y, por otra parte, se encuentran los agentes que actúan desde el momento en el que el resto arqueológico es recuperado, como sería el caso de las alteraciones producidas durante el proceso de manipulación y limpieza para su conservación (Fernández-López 1986; Andrews & Fernández-Jalvo 1997; Behrensmeyer et al. 2000; Denys 2002; Fernández-Jalvo & Marín Monfort 2008, Fernández-Jalvo et al. 2010; Haslam & Tibbett 2009).

El estudio de los procesos que se producen entre la muerte del individuo y su enterramiento en el sedimento se conoce como bioestratinomía, e incluye el consumo de los restos por otro organismo, los procesos de descomposición y necrocinesis (el desplazamiento *post-mortem* de los restos) (Figura 2). Los restos de los vertebrados pueden ser ingeridos y digeridos por predadores, uno de los agentes tafonómicos más frecuentes y que puede ser fácilmente reconocido (Andrews 2010). Por su parte, los agentes físicos y químicos que afectan a los restos una vez que éstos son enterrados forman parte del proceso de diagénesis. El grado de alteración del material óseo depende de factores intrínsecos y extrínsecos. Entre los factores intrínsecos se encuentra la estructura química y molecular, la porosidad, el tamaño, la forma y la edad del individuo al morir (Von Endt & Ortner 1984; Boaz & Behrensmeyer 1976; Lyman 1984). Entre los factores externos se encontrarían la acción de microorganismos, el pH del sedimento, el régimen hidrológico y la temperatura. Una combinación de factores internos y externos actúa a lo largo del tiempo, determinando la magnitud y la extensión de las alteraciones que presentan los restos de material óseo.

La erosión por sedimentos y la exposición a ambientes ácidos (a sedimentos ácidos o como producto de la digestión del diente por otro individuo) son algunos de los múltiples agentes tafonómicos que pueden afectar a los dientes. La información contenida en los restos arqueológicos puede ser ocultada o bien destruida como consecuencia de cambios químicos y físicos que los afectan antes o después de su enterramiento (Figura 2). Por ello, el no tener en cuenta los posibles efectos de los factores *post-mortem* puede conducirnos a interpretaciones erróneas. En lo que concierne a nuestro objeto de estudio, los procesos tafonómicos tienden a eliminar y destruir los rasgos de microdesgaste formados durante la vida de los individuos, por lo que es necesario tenerlos en cuenta a la hora de hacer interpretaciones e inferencias basadas en el análisis de las microestrías

(Gordon 1983, 1984c; Teaford 1988b; King et al. 1999b; Pérez-Pérez et al. 1999; Martínez et al. 2001, 2004; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Romero et al. 2004).

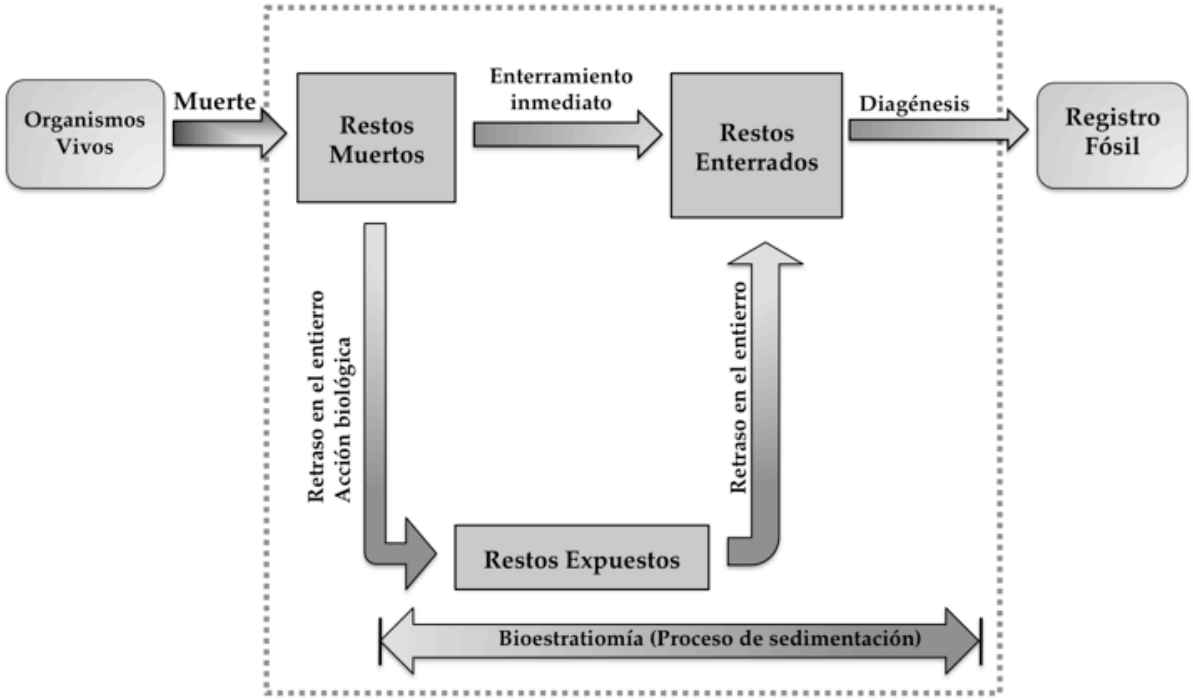


***Figura 2**. Principales vías de los restos orgánicos desde la muerte hasta la inferencia paleobiológica. Cada ruta se ve afectada por los procesos tafonómicos y circunstancias que filtran la información a medida que pasa a la siguiente etapa. Tafonomía es el estudio de cómo los procesos biológicos, químicos y físicos operan entre cada etapa para preservar o destruir los restos orgánicos y afectar la información en el registro fósil (adaptado de Behrensmeyer & Kidwell 1985 y McRoberts 1998).*

Diversos estudios han destacado la posibilidad de distinguir las alteraciones tafonómicas *post-mortem* de los rasgos de microdesgaste *ante-mortem* relacionados con los hábitos alimentarios, especialmente si estos rasgos se encuentran en ciertas áreas de la superficie dental y de las facetas de los dientes, y si el yacimiento arqueológico sugiere la posible acción de agentes tafonómicos (Teaford 1988b; Martínez et al. 2001, 2004; Pérez-Pérez et al. 1999, 2003). La presencia de microdesgaste en las superficies de contacto interdental, tanto mesial como distal, que no están expuestas durante la vida del individuo al contacto con el alimento, pueden utilizarse como control de los procesos tafonómicos (Teaford 1988b; Ungar & Teaford 1996; Pérez-Pérez et al. 2003). En las superficies vestibulares la presencia de agujeros (*pits*) es un indicador de la acción ejercida por agentes tafonómicos, ya que son abrasiones no debidas a la acción de la dieta (Martínez & Pérez-Pérez 2004). Se ha sugerido la necesidad de eliminar del análisis de la dieta todos los dientes con sospecha de haber sufrido alteraciones *post-mortem*. La proporción de especímenes que podrían eliminarse por este hecho podría llegar a situarse entre el 30 y el 40% (Teaford 1988b).

La acción de los agentes tafonómicos sobre el microdesgaste dental se ha intentado simular en distintos estudios (Gordon 1983, 1984c; Puech et al. 1985; King et al. 1999b; Fernández-Jalvo et al. 2002). La primera simulación experimental estudió el efecto del transporte sedimentario y deposición sobre el microdesgaste (Gordon 1983, 1984c). En este estudio, se sometieron diversos molares de origen humano a un proceso de rotación durante cortos intervalos de tiempo, utilizando cuatro tipos de sedimentos en condiciones tanto húmedas como secas. Se observaron cambios significativos en los patrones de microdesgaste después de 5 horas de rotación, lo que equivaldría a una distancia recorrida de 4 km. La magnitud de la alteración se correlacionó con el tamaño de las partículas del sedimento. No obstante, la destrucción de los rasgos de microdesgaste no produjo la adición otros nuevos.

Puech y colaboradores (1985), por su parte, llevaron a cabo una serie de simulaciones experimentales con el objetivo de relacionar el daño presente sobre la superficie del esmalte y distintos agentes tafonómicos (Puech et al. 1985). El experimento que simuló la erosión eólica mediante una corriente de arena propulsada con aire provocó erosión y rugosidades sobre la superficie del esmalte; más tarde condujo a la exposición de las bandas *Hunter-Schreger* y a la aparición de nuevas estrías finas con cristales de calcita en su interior. En la simulación experimental de abrasión sedimentaria en medio acuoso con partículas de cuarzo, inicialmente se observó inicialmente una pérdida de esmalte aprismático superficial, y en seguida, a medida que la distancia recorrida incrementaba, los dientes se fueron redondeando, apareciendo pequeñas estriaciones de forma exponencial. Este experimento indicó que la superficie del esmalte es más dura que el esmalte sub-superficial. Finalmente, en la simulación experimental de erosión química con ácido fosfórico al 30% durante 60 segundos, la superficie del esmalte presentó una apariencia irregular, con pequeños agujeros oscuros y, finalmente, una red de prismas del esmalte que hizo que no pudiera distinguirse la superficie del esmalte.

King y colaboradores (1999b) simularon el efecto de los procesos tafonómicos sobre la superficie dental con el objetivo de explicar las microestrías anómalas observadas en muestras de origen paleontológico (King et al. 1999b). Para ello se analizó el efecto sobre el esmalte de tres tipos de sedimentos de diferentes tamaños (2.000-11.000 μm, 500-1.000 μm y 250-500 μm), dos tipos de ácidos (ácido clorhídrico y ácido cítrico) y un producto alcalino como posibles agentes tafonómicos, tanto abrasivos como erosivos. Se efectuaron observaciones en iguales tiempos de exposición para su posterior análisis y comparación. Los resultados obtenidos evidenciaron que las alteraciones tafonómicas del microdesgaste dental son claramente identificables, causando la eliminación de los rasgos de microdesgaste en lugar de producir alteraciones secundarias. En este estudio se ob-

servó que las partículas de sedimento de menor tamaño fueron las que causaron una mayor modificación y completa eliminación de los rasgos de microdesgaste, en contraposición a los estudios anteriormente citados. La mayoría de los agentes estudiados produjeron alteraciones en los rasgos de microdesgaste con la excepción del agente alcalino que no tuvo ningún efecto.

Aunque no se llevó a cabo ningún análisis del desgaste o microdesgaste dental (ni siquiera cualitativo), cabe mencionar el estudio realizado por Fernández-Jalvo y colaboradores (2002) quienes simularon la erosión química por acción de sedimentos ácidos y alcalinos sobre dientes humanos. En dicho estudio se sumergieron dientes en tubos que contenían 15ml de ácido clorhídrico 0,1 M (pH 1,07) por períodos de 15, 40 y 60 minutos y otros dientes en tubos que contenían 15ml de hidróxido de potasio 1 M (pH 14) por períodos de 60 minutos, 12, 24, 48 y 72 horas (Fernández-Jalvo et al. 2002). Los resultados de las simulaciones evidenciaron que los sedimentos alcalinos producen desconches de la dentina, mientras que el esmalte no se ve afectado, sugiriendo que el colágeno es el principal componente afectado por la exposición a ambientes alcalinos. Sólo se observaron modificaciones en los dientes sumergidos a 48 y 72 horas, lo que indica que la erosión por la exposición a pH altos es un proceso lento y a largo plazo. Por el contrario, los resultados de la exposición a ácido clorhídrico indicaron que los sedimentos ácidos pueden provocar un profundo daño y erosión del esmalte desde el primer minuto, mientras que la dentina y las raíces dentales se ven poco afectadas.

Todos los estudios descritos previamente han evaluado el efecto de los agentes tafonómicos sobre el microdesgaste dental desde una perspectiva cualitativa, sin llegar a cuantificar las microestrías de nueva formación, o alteradas mediante la aplicación de las metodologías de análisis de los patrones de microdesgaste. En este contexto, en este trabajo de investigación se han realizado una serie de experimentos cuantitativos *in vitro* que pretenden estudiar el efecto de diferentes agentes tafonómicos potenciales sobre los patrones de microdesgaste dental en las superficies vestibulares. De este modo, se pretende proyectar un paralelo con la actividad tafonómica natural para la identificación de los daños de los agentes que causan cambios *post-mortem* en los patrones de microdesgaste.

1.5. Análisis discriminante lineal y estudio del microdesgaste vestibular

El análisis discriminante es una técnica estadística que permite identificar aquellas características que diferencian (discriminan) a dos o más grupos, construyendo una función capaz de distinguir con la máxima precisión posible a los miembros de los distintos grupos. La utilización del análisis discriminante es cada vez más frecuente en diversas áreas del conocimiento, tales como la psicolo-

gía, la economía, el análisis financiero, la geología, la ecología y, sin duda, la arqueología. En lo que concierne al estudio del microdesgaste dental sobre las superficies vestibulares, el análisis discriminante ha sido utilizado como una de las herramientas estadísticas para diversos estudios que intentan reconstruir la dieta y los hábitos alimentarios en poblaciones fósiles humanas (Lalueza Fox et al. 1996a; Pérez-Pérez et al. 1999; Romero et al. 2003; Romero & De Juan 2007, Estebaranz et al. 2009a, 2012; Martínez et al. 2012), así como para el estudio de la variabilidad alimentaria en grupos de Primates no-humanos (Galbany et al. 2002, 2005a, 2009; Galbany & Pérez-Pérez 2004), o incluso también, para analizar las alteraciones en los patrones de microdesgaste por factores metodológicos (Estebaranz et al. 2006). Entre los diferentes tipos de análisis discriminante, el más utilizado es el análisis discriminante lineal (en inglés, *Lineal Discriminant Analysis* o *LDA*) que se basa en la construcción de combinaciones lineales de las variables independientes (funciones discriminantes) que mejor permitan agrupar o diferenciar a dos o más casos (Huberty & Lowman 1997). Como cualquier técnica estadística, el conjunto de datos sobre el que se aplica el análisis discriminante lineal debe cumplir ciertos requisitos o supuestos con el propósito de garantizar la robustez de la prueba. La violación de los supuestos para la aplicación de este tipo de análisis puede tener un impacto relevante sobre la validez de los resultados y afectar a la generalización de los mismos (Kovarovic et al. 2011).

En la gran mayoría de los casos, sin embargo, es difícil cumplir estos supuestos (White & Ruttenberg 2007; Kovarovic et al. 2011). De hecho, diferentes investigadores de distintas áreas han sido bastante críticos con el abuso en la utilización de esta técnica estadística, así como con el poco cuidado en garantizar los requisitos *a priori* que deben presentar las bases de datos para su correcta aplicación (Huberty 1984; Strauss 2010; Kovarovic et al. 2011; Tabachnick & Fidell 2007; Hair et al. 2010). En este contexto, se han realizado distintas aproximaciones para intentar solventar este problema cuando el análisis discriminante lineal es utilizado para estudiar muestras de origen paleontológico o arqueológico (Degusta & Vrba 2003; Turbón et al. 1997; Hart & Matson 2009; Kovarovic et al. 2011).

Las características y requisitos del análisis discriminante lineal pueden encontrarse en la literatura estadística, sin embargo usualmente se trata de descripciones que son en ocasiones demasiado teóricas (Klecka 1980; Lachenbruch & Goldstein 1979; Huberty 1984; Norušis 1994; Tabachnick & Fidell 2007; Hair et al. 2010). Además, aunque algunos investigadores han discutido en detalle el análisis discriminante lineal desde un punto de vista más práctico (Sheets et al. 2006; Stevens 2009; Strauss 2010; Kovarovic et al. 2011), hasta ahora en la literatura no se encuentran estudios que lo hagan en relación a bases de datos procedentes del análisis del microdesgaste dental, independientemente de la metodología de análisis empleada o de las superficies dentarias estudiadas.

Para la aplicación del análisis discriminante lineal es necesario que las variables, y la combinación de las mismas, presenten una distribución normal. Sin embargo, se ha observado en diferentes estudios que los resultados del análisis lineal discriminante son robustos a pesar de la violación de este requisito (McLachlan 2004; Titterington et al. 1981), sobretodo si las muestras y los grupos son lo suficientemente grandes. Otro requisito para la aplicación de este tipo de análisis consiste en la necesidad de que el número de variables predictoras no debe exceder al número de especímenes del grupo más pequeño considerado en una base de datos. En este sentido, se ha sugerido la necesidad de incluir entre 5 y 20 individuos por cada variable considerada en el análisis (Hair et al. 2010; Strauss 2010). El reducido tamaño de las muestras arqueológicas supone la necesidad de tener en cuenta este requisito mediante la reducción del número de predictores incluidos en los análisis. Una de las estrategias posibles consiste en la aplicación del *método paso a paso* (en inglés, *stepwise*), el cual evalúa la contribución de cada una de las variables predictoras (también llamadas independientes) en la discriminación global, seleccionando e incluyendo en el modelo solamente a aquellas variables que presenten mayor capacidad discriminativa. Otra aproximación posible para reducir el número de variables predictoras consiste en aplicar inicialmente un análisis de componentes principales (en inglés, *Principal Components Analysis* o *PCA*) a las variables involucradas, para luego utilizar los primeros componentes principales como variables predictoras (Sheets et al. 2006; DeGusta & Vrba 2003; Kovarovic et al. 2011). Sin embargo, la aplicación de cualquiera de las estrategias posibles para la reducción del número de variables predictoras no está ausente de controversia (p. ej. Huberty 1984; Huberty & Hussein 2003).

La aplicación del análisis discriminante produce mejores resultados cuando las variables predictoras incluidas en el modelo no están correlacionas entre sí, es decir, cuando no existe colinealidad y cuando las observaciones se han realizado de forma independiente entre ellas. Adicionalmente, el análisis discriminante lineal asume la igualdad de las matrices de varianza-covarianza poblacionales (homocedasticidad) (Pinches 1980; Klecka 1980; Huberty 1984; Kovarovic et al. 2011; Tabachnick & Fidell 2007). La homocedasticidad en una base de datos significa que la varianza de cada variable independiente debe ser similar en cada uno de los grupos que constituye la variable dependiente, lo cual quiere decir que en un modelo predictivo la varianza del error de la variable dependiente se mantiene constante.

La ausencia de homocedasticidad es común en las bases de datos de estudios paleontológicos y arqueológicos debido, principalmente, al reducido tamaño de las muestras a analizar, por lo que es un inconveniente difícil de evitar (Marcus 1990). Sin embargo, diversos investigadores han sugerido que los resultados de la aplicación del análisis discriminante lineal pueden ser robustos a pesar de la

violación de este requisito, especialmente si el resto de requisitos para su aplicación se cumplen y el número de casos analizados dentro de cada grupo es suficientemente grande (Tabachnick & Fidell 2007; Hair et al. 2010; Kovarovic et al. 2011). Otros autores, por su parte, consideran la necesidad de aplicar un análisis discriminante cuadrático en el caso que se viole la condición de homocedasticidad para evitar la probabilidad de clasificar incorrectamente los casos (p. ej. Plummer et al. 2008), sin embargo, la aplicación de este tipo de análisis discriminante requiere de muestras amplias en número.

Para el tratamiento estadístico las variables de microdesgaste vestibular usualmente se emplean pruebas como el análisis de la varianza (ANOVA), para detectar diferencias entre las medias, o correlaciones entre variables de las muestras estudiadas (Lalueza Fox et al. 1993b, 1996a; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999, 2003; Galbany et al. 2002, 2005a-b, 2009; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Martínez et al. 2004; Estebaranz et al. 2006a, 2009a; Romero et al. 2003, 2013; Romero & De Juan 2007; Aliaga-Martínez et al. 2012), o incluso se analizan las posibles asociaciones con los oligoelementos presentes en las dietas (Pérez-Pérez 1988, 1990). Al mismo tiempo, como parte del tratamiento de los datos, también se han estudiado las frecuencias de ciertas variables de microdesgaste (Galbany et al. 2002, 2005a-b, 2009;Galbany & Pérez-Pérez 2004, 2006; Martínez et al. 2004; Estebaranz et al. 2006a, 2007, 2009a, 2012; Romero et al. 2004, 2012, 2013; Romero & De Juan 2006, 2007; Aliaga-Martínez et al. 2012) o de índices basados en éstas mismas, con el objetivo de asociarlos a las dietas de determinados grupos de especímenes o poblaciones (p. ej. los índices de la frecuencia de las microestrías por orientación, ya sea el número de microestrías horizontales (H) o verticales (V) entre si o respecto al total de estrías (NT): NH/NV, NH/NT y NV/NT (Lalueza Fox et al. 1993a-b, 1996a; Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; Galbany et al. 2005b, 2009; Romero et al. 2013). Sin embargo, el análisis discriminante (*DA*) se ha estado aplicando cada vez más frecuente en diversos estudios como prueba estadística multivariante, desde los primeros estudios donde se analizó la variabilidad de los patrones de microdesgaste de poblaciones actuales con dietas y ecología conocidas para asociarlas a determinados comportamientos dietarios de homininos fósiles (Lalueza Fox et al. 1993a-b, 1996a).

De este modo, el *DA* ha sido utilizado durante años en estudios ecológicos que describen diferencias en el patrón de microdesgaste entre diferentes grupos de homínidos (Pérez-Pérez et al. 1999; Romero et al. 2003; Romero & De Juan 2007; Martínez et al. 2012) y Primates cercopitécidos (Galbany & Pérez-Pérez 2004) u hominoideos (Galbany et al. 2002, 2009), en lo que se suele llamar *análisis discriminante descriptivo*. Básicamente, las funciones discriminantes obtenidas en un modelo discriminante descriptivo describen la separación o cercanía entre los grupos (variable dependiente) que son previamente definidos acorde a las varia-

bles predictoras de una muestra determinada, permitiendo, además, observar la clasificación de los individuos según el conjunto de variables del modelo (las funciones discriminantes). En cambio, en lo que se podría llamar *análisis discriminante predictivo*, esta prueba estadística tiene como objetivo predecir a qué grupo pertenecería un individuo (o varios) en base a un modelo discriminante llevado a cabo sobre una muestra con información conocida, de tal forma que es posible inferir qué nuevo individuo presenta características similares a las de una agrupación determinada. Esta modalidad predictiva ha sido aplicada para clasificar especies extintas en determinados grupos de especies de Primates no-humanos con dieta y ecología conocida en base a sus patrones de microdesgaste vestibular analizados de forma previa, tal como se ha llevado a cabo en diferentes estudios con dientes fósiles del Mioceno (*Dryopithecus* y *Oreopithecus*) o de homininos africanos fósiles (*Australopithecus afarensis* y *anamensis*) en base a los patrones de microdesgaste vestibular de Primates cercopitécidos y hominoideos (Galbany et al. 2005a; Estebaranz et al. 2009a, 2012).

Los diversos estudios en los cuales se ha empleado el *LDA* en el análisis del microdesgaste vestibular no han aportado información detallada acerca del cumplimiento de los requisitos y supuestos necesarios para la correcta aplicación del análisis discriminante lineal, tales como la homocedasticidad o la colinealidad de las variables predictoras. Solamente se han descrito ciertos problemas de colinealidad en la aplicación de análisis de componentes principales (*PCA*) en los patrones de microdesgaste vestibular de una muestra de pigmeos con las variables de la variabilidad de las longitudes de las microestrías (ST, SV, SH, SMD, SDM) respecto al resto de las variables (Romero et al. 2013) y se ha mencionado la alta correlación entre estas mismas variables con aquellas que informan sobre las longitudes medias en una muestra de primates *Cercopithecoidea* y *Hominoidea* analizada mediante un modelo discriminante (Estebaranz et al. 2012). Razón por la cual no fueron empleadas en los respectivos análisis multivariantes.

Hasta el momento no se dispone de información publicada sobre la capacidad informativa de las variables predictoras utilizadas en los estudios de los patrones de microdesgaste de las superficies vestibulares. Se trata de un problema relevante ya que la elección y número de variables predictoras a incluir en el análisis discriminante deben ser consideradas de forma cuidadosa. Además, añadir demasiadas variables a un modelo puede conllevar aumentar las tasas de error de clasificación de los casos, mientras que la eliminación de algunas de ellas puede suponer la pérdida de información relevante (Kovarovic et al. 2011). De este modo, es necesario recabar información sobre los factores que influyen en los modelos discriminantes realizados en base a los patrones de microdesgaste vestibular y determinar las variables que permiten la obtención de modelos discriminantes óptimos y de esta forma, identificar aquellas que permitan clasificar mejor los

comportamientos alimenticios de diversos grupos de homínidos, tanto actuales como extintos.

1.6. Análisis de textura del microdesgaste dental

En los últimos años, la microscopía confocal de luz blanca se ha utilizado para analizar la textura tridimensional del microdesgaste dental (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Ungar et al. 2008a-b). Los datos obtenidos consisten en nubes de puntos tridimensionales de la textura de la superficie que son analizados mediante Análisis Fractal Sensible a Escala o *SSFA* (*Scale-Sensitive Fractal Analysis*) (Scott et al. 2006).

El *SSFA* está basado en el principio de geometría fractal, el cual indica que la longitud aparente de un perfil (contorno) de una superficie rugosa, de un área de aquella superficie o de un volumen de un objeto cambian con la escala de observación (Scott et al. 2006). En concreto, una superficie que se observa lisa a escalas mayores puede aparentar ser significativamente más rugosa a escalas menores (véase Figura 3a-d). En otras palabras, es como observar la superficie de una carretera pavimentada, que a nuestros ojos parece suave y lisa, pero en cambio para una hormiga parecería una superficie con gran rugosidad, incluso con estructuras semejantes a grandes montañas. Es decir, la textura de aquella carretera depende de la escala con la cual se observa (Krueger & Ungar 2010).

Si nos basamos en la idea básica del *SSFA* en términos lineales, podríamos explicarlo como si la longitud de una línea retorcida aumentara cuando la escala disminuye, ya que para medirla se toman en cuenta cada una de sus circunvalaciones y se relacionan con el punto de inicio y final real de la línea (Figura 4). Se puede decir que es una ratio entre estas dos medidas, denominada longitud relativa. Este concepto se utiliza para medir el contorno del relieve de una superficie en el proceso llamado *length-scale analysis* y que posteriormente es utilizado para calcular la anisotropía de una superficie. Por otro lado, si extrapolamos este mismo concepto a una perspectiva tridimensional (como si habláramos de la topografía de un plano) utilizando pequeñas fracciones en dos dimensiones para definir la rugosidad de una superficie, estamos hablando de un proceso de cálculo llamado *area-scale fractal analysis* (Figura 3).

Matemáticamente el concepto de fractalidad está relacionado con la presencia de cierto orden dentro de los procesos o fenómenos aleatorios o caóticos (Mandelbrot 1977, 1982). Mientras que la geometría euclídea describe los conjuntos geométricos formados por la reunión de los elementos como puntos, líneas, planos y volúmenes cuyas combinaciones forman figuras o formas específicas. La geometría fractal construye la forma descrita mediante modelos matemáticos de

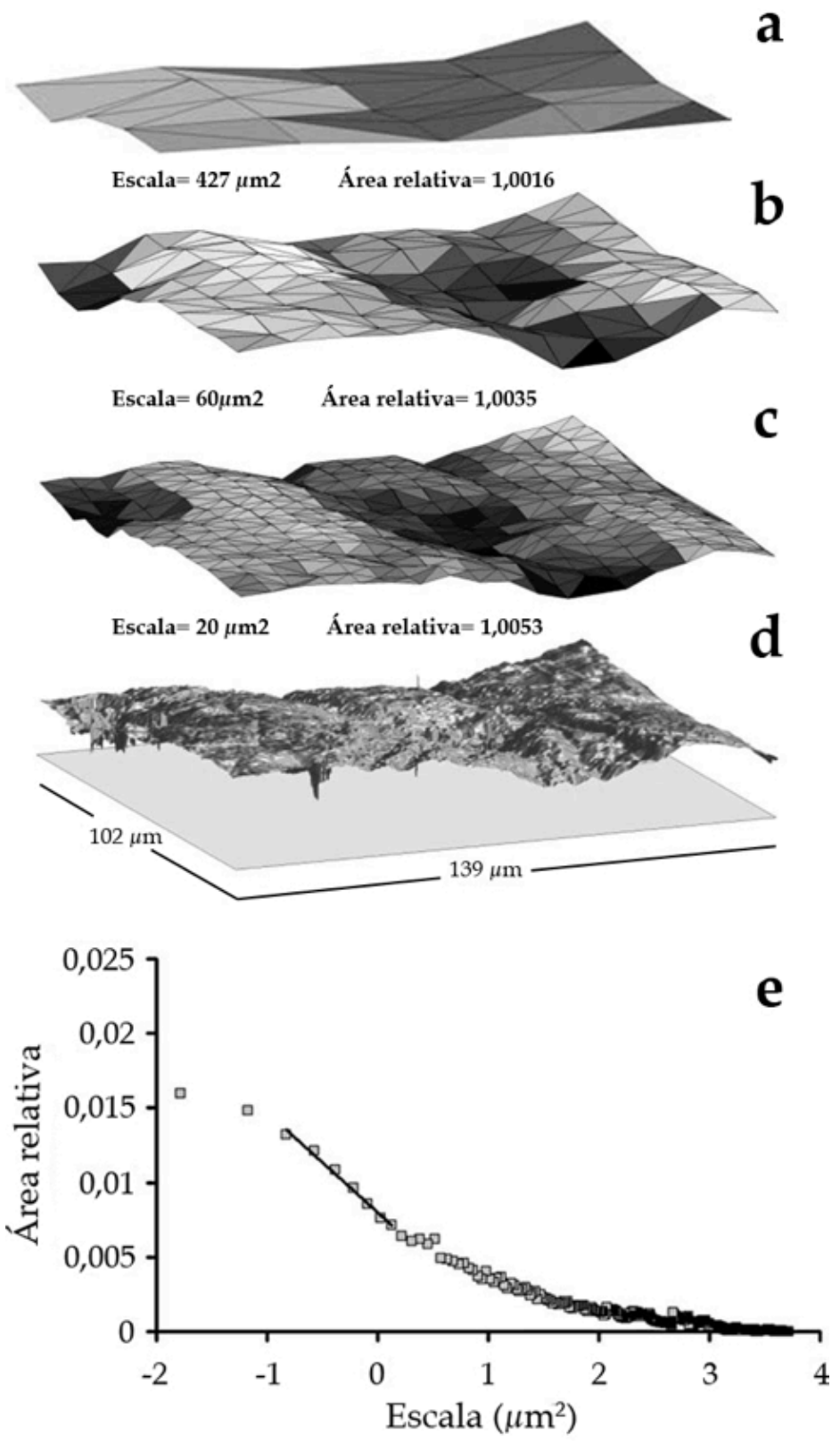


***Figura 3**. Análisis fractal sensible a escala. La descripción topográfica de una superficie mediante reconstrucciones con mosaicos de losetas virtuales triangulares (a-c). El área relativa se obtiene dividiendo el área de una superficie (calculada con las losetas a una escala dada a través de un algoritmo de mosaicos virtuales) (a, b, c) por el área proyectada de la superficie (d). El área relativa se representa gráficamente frente a la escala en un gráfico log-log (e). La complejidad (Asfc) es una medida de la rugosidad sensible a la escala y está representada por la parte más pronunciada de la curva ajustada al gráfico del área relativa sobre la escala (e) (adaptado de Scott et al. 2005, 2006).*

complicadas formas presentes en la naturaleza, tales como montañas, franjas costeras, nubes, hojas, árboles, vegetales o copos de nieve, o formas que no pueden ser fácilmente definidas por la geometría tradicional. Un fractal es un objeto geométrico cuya estructura básica es fragmentada e irregular y que se va repitiendo a diferentes escalas, lo que da como resultado una estructura final de una complicación aparente extraordinaria. Normalmente los fractales son semejantes a sí mismos y poseen la propiedad por la cual cada pequeña porción del fractal puede ser visualizada como una réplica a escala reducida del todo. No obstante, los fractales son una idealización matemática, ya que los objetos reales no poseen infinita cantidad de detalles como los fractales, por lo que una descripción geométrica puede conllevar varios algoritmos fractales para la definición de las características geométricas y, además, las repeticiones se manifiestan dentro de cierto rango de tamaños.

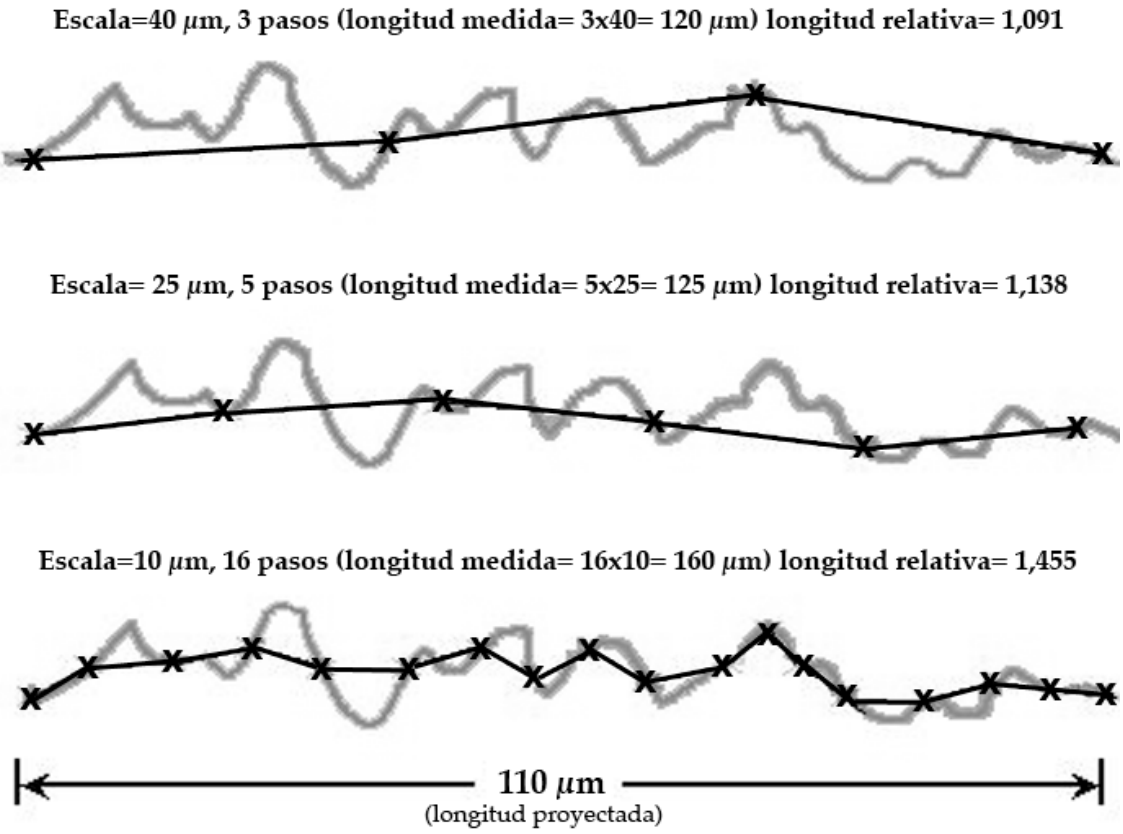


***Figura 4**. Análisis de la longitud del contorno a escala. La longitud de un perfil o contorno con múltiples circunvoluciones depende de la escala de medición. Para su cálculo se utiliza la longitud relativa, la cual corresponde a la longitud de la línea retorcida (Long. medida= pasos x escala) dividida por la distancia en línea recta proyectada entre los puntos extremos (Long. relativa= long. medida/long. proyectada). Cuanto más pequeña es la escala es posible distinguir relieves más finos (adaptado de Ungar et al. 2003).*

La geometría fractal fue introducida por Benoit B. Mandelbrot en la década de 1970 (Mandelbrot 1977; Mandelbrot & Blumen 1989) y emplea fracciones o di-

mensiones fractales para representar la complejidad de un objeto para describir la forma en que se llena dicha dimensión, en lugar de estar limitado a números enteros, tal como la geometría euclidiana. De esta forma, la descripción tridimensional por ejemplo de las superficies del esmalte dental a nivel microscópico, conlleva dificultades geométricas y que pueden ser superadas utilizando la geometría fractal (Brown et al. 1994; Ungar et al. 2003; Scott et al. 2006).

En conjunto, la aplicación del *SSFA* se compone de: *length-scale analysis* (análisis de la longitud del contorno a escala), *area-scale analysis* (análisis del área a escala) y *volume-filling scale analysis* (análisis del volumen del relleno a escala). Mientras que el análisis de la longitud de los contornos a escala permite describir una superficie de forma lineal, los otros dos análisis permiten describir las superficies tridimensionalmente (Ungar et al. 2003, 2008b; Scott et al. 2006). En este sentido, el análisis tridimensional de una superficie mediante *SSFA* implica describir topográficamente una superficie mediante la reconstrucción con triángulos equiláteros de igual tamaño; técnica conocida como método de mosaico de losetas (*patchwork method*) (Brown et al. 1993, 1994; Brown & Siegmann 1997, 2001; Articus et al. 2001) (Figuras 3 y 5).

Este método determina el área de una superficie dada a través de su reconstrucción por medio de pequeños triángulos equiláteros, como losetas virtuales (Brown et al. 1993, 1994). Por lo que cada vez que se utilizan triángulos o losetas de tamaños más pequeños para definir una superficie, la superficie se reproduce cada vez con más precisión (véase Figura 3a-d). Este proceso de medición se realiza varias veces dentro de determinados niveles de magnificación, lo que llevará finalmente al cálculo de la complejidad de una superficie al relacionarse las áreas relativas obtenidas con los tamaños de los triángulos. De esto se deduce que el tamaño de la loseta equivale a la escala de medición utilizada (Escala= área de las losetas o *patches* triangulares). Además, el mosaico de losetas virtuales que se define cada vez que se mide una superficie, también registra la altura (o profundidad, según lo que se mida) como una función de la posición y que se define mediante series de datos topográficos considerando las tres dimensiones. De esta manera, el área medida corresponde al tamaño del triángulo por tantas veces el número de triángulos, dicha área se divide por el área nominal o proyectada en cada escala. Finalmente permite el cálculo de un área normalizada o relativa. Posteriormente las áreas relativas de la superficie se establecen en relación con el tamaño de los triángulos por medio de un gráfico *log-log* (Figuras 3e y 5).

Así, en las superficies fractales el logaritmo del área relativa disminuye linealmente mientras aumenta el logaritmo de la escala de medición, obteniéndose como resultado una línea casi recta descendente sobre un rango específico de los tamaños de los triángulos. En cambio, en las superficies euclidianas (p. ej. planos,

poliedros o pirámides) el área relativa es prácticamente independiente de la escala, por lo que se observa una línea casi horizontal en un gráfico *log-log*. Cuando los triángulos han alcanzado un tamaño suficientemente grande, las losetas ya no son sensibles a los detalles topográficos, siendo cero la pendiente del gráfico *log-log*, por lo que cada superficie producirá una línea casi horizontal (Figuras 3e y 5). De esta forma se analiza el cambio en el área aparente o relativa como una función de la escala (con la que se configuran las losetas y se establecen las áreas relativas), pudiéndose observar los cambios en la rugosidad de una superficie a medida que la escala de observación disminuye.

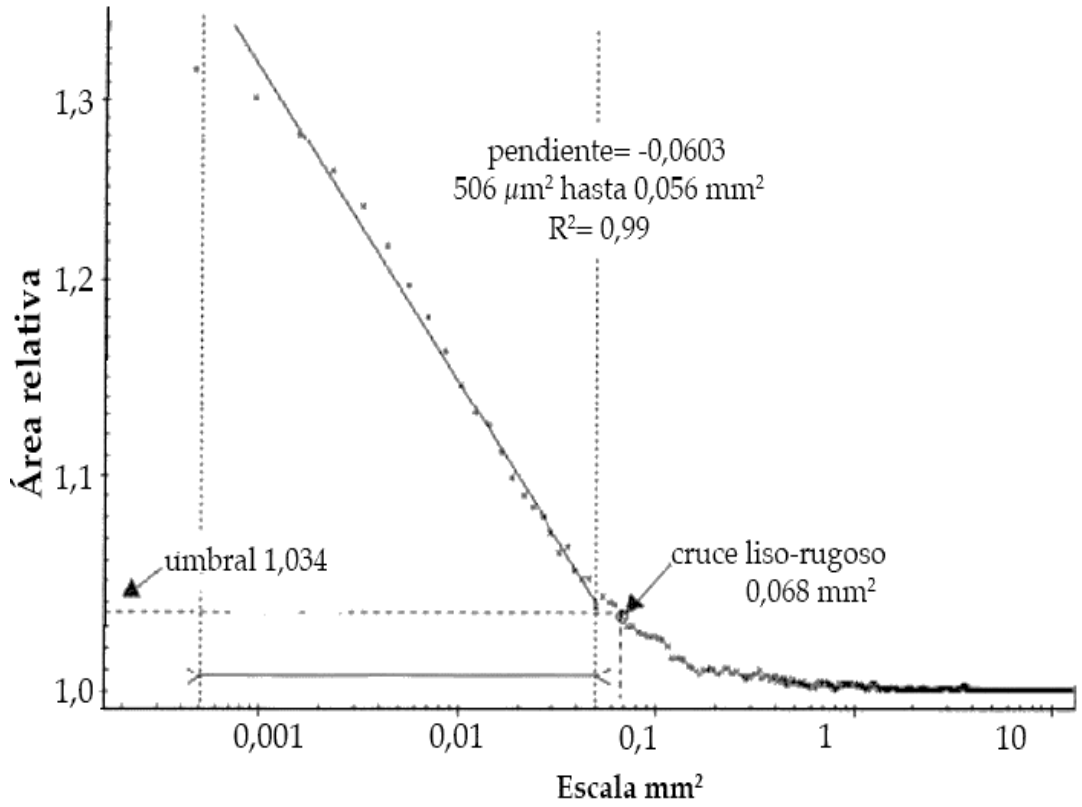


***Figura 5**. Representación gráfica log-log de las áreas relativas versus la escala de repetidos mosaicos de losetas virtuales de la textura de la piel. El gráfico corresponde al uso del análisis fractal sensible a escala mediante el método de mosaico de losetas (patchwork method) para el estudio de la rugosidad de la piel. Se distingue el cruce liso-rugoso que determina la escala por la cual la textura pasa de lisa (euclídea) a rugosa (fractal) (donde la pendiente descendente se cruza con la parte horizontal), el umbral sobre el cual la superficie parece estar lisa o áspera y la zona más pronunciada de la pendiente que representa a la complejidad (Asfc) de la rugosidad de la superficie (adaptado de Articus et al. 2001).*

Tanto el análisis del área a escala como de la longitud del contorno a escala, proporcionan una medida de la rugosidad de la superficie de dos maneras: mediante la escala del cruce liso-rugoso (*smooth-rough crossover*) o a través de la complejidad fractal (Ungar et al. 2003). La primera medida establece un umbral fijo sobre el cual la superficie aparenta estar lisa o bajo el cual parece estar áspera. El cruce liso-rugoso determina la escala en la cual los cambios en la textura de la superficie pasan desde lisa (euclídea) a rugosa (fractal), es decir, en el gráfico *log-*

log es la parte donde la pendiente descendente se cruza con la parte horizontal (véase Figura 5). El protocolo del *SSFA* del análisis de textura del microdesgaste dental establece el cruce liso-rugoso cuando el *patch* triangular alcanza el 10% del logaritmo del área relativa máxima, calculada con el *patch* triangular de tamaño más pequeño de la superficie, determinado mediante las respectivas herramientas informáticas (para detalles véase en el apartado *3.2.4.3* de *Material y Métodos*). En términos matemáticos, cuanto menor sea el cruce liso-rugoso, más suave será la superficie. En cambio, la segunda medida de rugosidad se basa en la función de la pendiente de las longitudes o áreas relativas sobre un segmento de la escala de análisis, es decir, es la pendiente de la parte descendente del gráfico *log-log* (Figura 5). Cuanto más pronunciada es la pendiente, más compleja es la superficie, ya que son necesarios más triángulos para definir la superficie (y además de menor tamaño). Esta última medida de la rugosidad constituye la base del cálculo de los parámetros de textura a través del *SSFA*, en particular para la medición de la complejidad (*Asfc*), permitiendo analizar y comparar la textura microscópica del microdesgaste dental entre diferentes especímenes.

En definitiva, el empleo del *SSFA* conlleva el cálculo de parámetros o variables que caractericen las texturas microdesgaste a partir de algoritmos específicos (Ungar et al. 2003; Scott et al. 2006). A continuación se explican detalladamente los tres algoritmos básicos involucrados en el cálculo de los parámetros de microtextura dental.

a. *Length-scale rotational algorithm* (algoritmo de la rotación de la longitud del contorno a escala)

Este algoritmo corresponde a la suma de segmentos lineales a una escala dada ajustados a un contorno o perfil (*Measured length* o longitud medida), dividido por la longitud proyectada del contorno desde el principio hasta el final del contorno lineal (*Projected length* o longitud proyectada). En otras palabras, es como si al medir un contorno con múltiples circunvoluciones (como una línea retorcida) primero lo dividiéramos virtualmente en múltiples pequeños segmentos lineales de igual tamaño y luego los sumáramos todos, obteniendo en este caso la longitud medida. Este valor se divide por la longitud proyectada, que es longitud medida proyectada en línea recta desde el principio hasta el final de toda esta línea retorcida y que permite obtener finalmente la longitud relativa de esta línea (Figura 4), contorno o perfil (*Relative length* o $RelL_{scale}$), también llamada longitud normalizada o aparente:

$$RelL_{scale} = Measured\ length\ /\ Projected\ length$$

$$Measured\ length = steps * scale$$

$$Relative\ length\ (RelL_{scale}) = área\ relativa\ o\ normalizada\ o\ aparente$$

Debido a que cada pequeño segmento lineal que corta el perfil proyectado tiene el mismo tamaño, y el tamaño de cada segmento es igual al tamaño de la escala (ya que estamos midiendo a una escala determinada), usualmente se dice que la longitud medida es igual al número de pasos por la escala de medición. Estas longitudes relativas pueden ser calculadas a diferentes escalas y a diferentes orientaciones, por lo que si un contorno lo calculamos múltiples veces, entonces cada vez que se cambia la escala de medida cambiará también la longitud relativa hasta que la complejidad de esta línea lo permita, ya que llegará un punto en que por más que se cambie la escala de medición, la longitud medida será igual. Por lo tanto, si aumenta la longitud relativa de una línea retorcida, entonces quiere decir que la escala va disminuyendo (Ungar et al. 2003; Scott et al. 2006) dado que, a medida que la escala baja, se van distinguiendo un mayor número de pequeñas circunvoluciones (vueltas). Finalmente, podemos decir que si la escala es pequeña, habrá muchos puntos para crear esta longitud, y ésta será más larga y más compleja (se distinguirán más detalles), en cambio, si la escala es grande, bastarán con pocos puntos para logar la longitud relativa, siendo la longitud de menor tamaño.

b. *Area-scale tiling algorithm* (algoritmo del área de las losetas a escala)

Este algoritmo calcula las áreas relativas ($RelA_{scale}$) a través de un rango de escalas hasta el intervalo de muestreo de la superficie de interés (Scott et al. 2006). Las áreas relativas se obtienen dividiendo el área superficial, obtenida por la suma de múltiples pequeñas áreas como losetas triangulares de igual tamaño a una escala particular ajustadas a una superficie mediante el área planométrica de dicha superficie (Ungar et al. 2003; Scott et al. 2006) (Figura 3). En definitiva, este algoritmo funciona de forma similar al anterior, pero utilizando pequeños planos o *patches* triangulares (losetas) para medir o representar las superficies (Figura 3). Igualmente, el tamaño de dichas losetas pueden varían en relación a la escala utilizada, de esta forma es posible obtener la complejidad de la rugosidad de una superficie mediante el análisis fractal de la complejidad (*Asfc*), que se obtiene cuando se utilizan múltiples áreas relativas ($RelA_{scale}$) ajustadas las respectivas escalas.

Cuanto más pequeña es la escala utilizada, más losetas triangulares por unidad de área son necesarias para definir una superficie (Brown et al. 1993; Scott et al. 2006), por lo que hablar del tamaño de las losetas equivale a hablar de la escala de medición utilizada, tal como ocurre para el cálculo de la longitud relativa. El área medida (*measured area*) se divide por el área nominal o proyectada (*projected area*) para obtener el $RelA_{scale}$, tal y como se realiza con el algoritmo de longitud. En este caso, el área proyectada corresponde al tamaño de los triángulos por tantas veces su número.

c. ***Volume-filling versus scale square cuboid filling algorithm*** (algoritmo de la relación volumen del relleno *vs.* relleno de prismas cuadrangulares a escala)

Este algoritmo (llamado también *Volume-filling vs. scale algorithm*) permite calcular el volumen de una superficie que se puede llenar mediante prismas cuadrangulares, para un rango de escalas definida por las dimensiones de las caras cuadradas de los prismas. La dimensión rectangular de cada ortoedro o prisma cuadrangular es igual a la distancia desde la base del prisma (que reposa sobre el contorno o relieve de la superficie) hasta la elevación vertical más alta sobre la superficie (Figura 6) (Scott et al. 2006). Esto conlleva que a medida que se reduce la escala o el tamaño de los prismas es posible encajar más prismas rectangulares en la superficie, rellenando cada vez más el volumen (Figura 6).

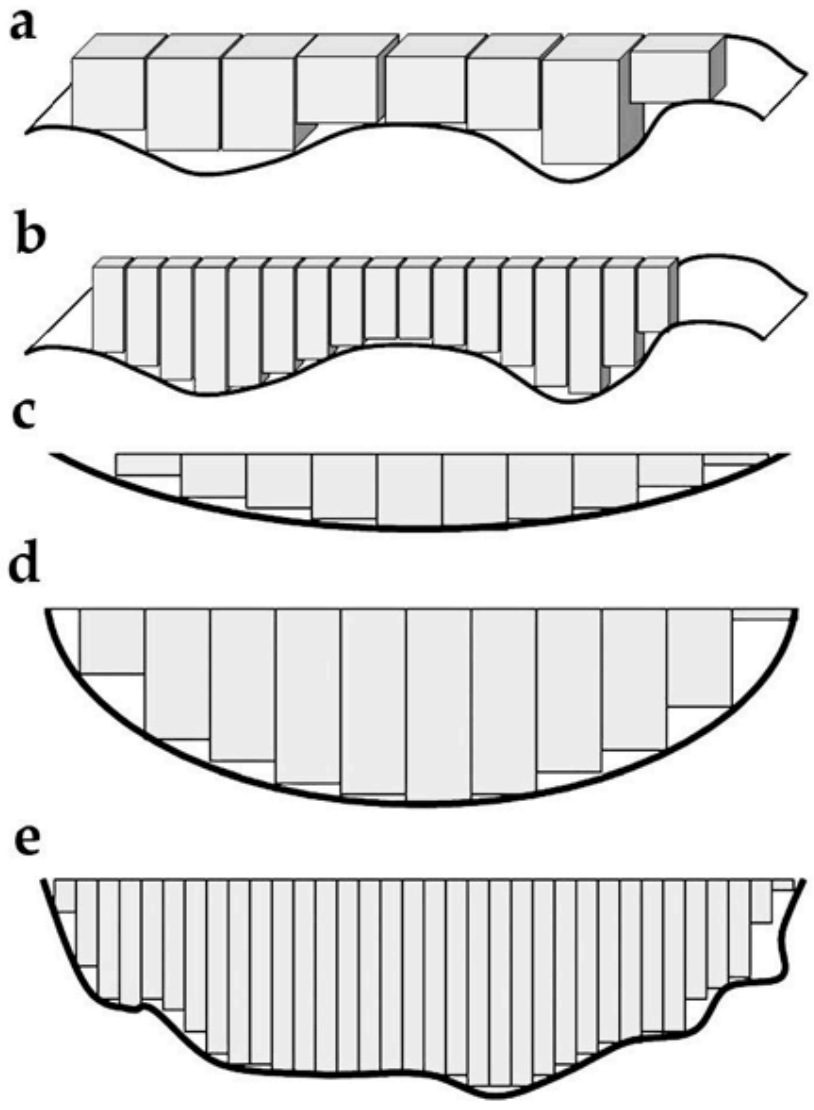


Figura 6*. Esquemas sobre el volumen del relleno en superficies con distintas texturas mediante prismas cuadrangulares de diferentes volúmenes. Se observa el llenado de relieves de superficies por prismas gruesos (a) y finos (b), así como la comparación esquemática de superficies con bajo (c) y alto (d) volumen de relleno estructural. El volumen de relleno de textura se calcula restando el relleno con primas gruesos (d) con respecto a prismas de escala más fina (e) de la superficie analizada (adaptado de Scott et al. 2006).*

1.6.1. Parámetros de textura del microdesgaste dental

Los parámetros de textura del microdesgaste dental definen las características tridimensionales del microdesgaste en forma de variables cuantitativas continuas. Estos parámetros han sido explicados en detalle en estudios anteriores (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Prideaux et al. 2009 Ungar et al. 2003, 2007, 2008b, 2010a; Scott 2012), sin embargo, estos estudios solamente han considerado el análisis de las áreas de esmalte oclusal y no contamos con trabajos que expresen estas variables en la superficie vestibular de dientes molares. No obstante, esta técnica cada vez más se está utilizando para analizar otras superficies dentales no-oclusales, tales como las superficies labiales en incisivos de diversos grupos bioarqueológicos humanos modernos (Krueger & Ungar 2010), de neandertales (Krueger & Ungar 2012; Krueger 2013), de poblaciones de calitrícidos (Ungar et al. 2013) e incluso de grupos de sorícidos (Caporale et al. 2014).

Los parámetros de textura que hasta ahora han sido empleados en los diversos estudios del análisis de la textura del microdesgaste dental son seis: complejidad o *Asfc* (*Area-scale fractal complexity*), anisotropía o $epLsar_{1.8\ micras}$ (e*xact proportion Length-scale anisotropy of relief*), escala de la máxima complejidad o *Smc* (*Scale of maximum complexity*), volumen del relleno de la textura o *Tfv* (*Textural fill volume*) y heterogeneidad de la complejidad medida con cuadrículas de 9 ($HAsfc_9$) y 81 celdas ($HAsfc_9$) (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 9 cells* y *by 81 cells*, respectivamente). No obstante, se podría decir que *Asfc* y *epLsar* son los parámetros de textura que definen principalmente las características de la rugosidad del microdesgaste en las superficies dentales, por lo que están presentes en todos los estudios donde se emplea esta metodología de análisis, y además, fueron los primeros en ser desarrollados (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Prideaux et al. 2009 Ungar et al. 2003, 2007, 2008a-b, 2010a-b, 2012a-b, 2013; Scott 2012; Krueger & Ungar 2012; Krueger 2013; Delezene et al. 2013; Zolnierz et al. 2013; Withnell & Ungar 2014; Ragni et al. 2014; Remy et al. 2014; Stone & Krueger 2014; Caporale et al. 2014). El parámetro *Asfc* mide el cambio en la rugosidad de una superficie a través de diferentes escalas de observación, de este modo se puede evaluar la complejidad de la textura del microdesgaste de las superficies examinadas. Los valores altos en la complejidad (*Asfc*) han sido relacionados a superficies oclusales con microtexturas rugosas, asociado a la presencia de agujeros (*pits*) y microestrías (*scratches* o *striations*) de diferentes tamaños superponiéndose entre sí (Krueger & Ungar 2010), así como a superficies dominadas por *pits* de diferentes tamaños (Ungar et al. 2007) (Figura 7a).

De la misma forma, se han asociado los valores de *Asfc* con la dureza de alimentos (Scott et al. 2005, 2006; Schubert et al. 2010; Ungar et al. 2010a-b). Específicamente se ha sostenido que los dientes de mamíferos que presenten superficies

de esmalte con complejidades bajas mantendrían una dieta basada en alimentos fibrosos (*tough foods*), tales como hojas, partes fibrosas de plantas o quizás algunos tejidos animales, en cambio, aquellos que consumieran alimentos extremadamente duros y/o quebradizos (*hard and/or brittle food*), tales como frutos secos con cubiertas duras o semillas, o incluso trituración de huesos (Schubert et al. 2010; Ungar et al. 2010b), presentarían alta complejidad en sus superficies dentales (Scott et al. 2005, 2006; Prideaux et al. 2009; Ungar et al. 2007, 2010a).

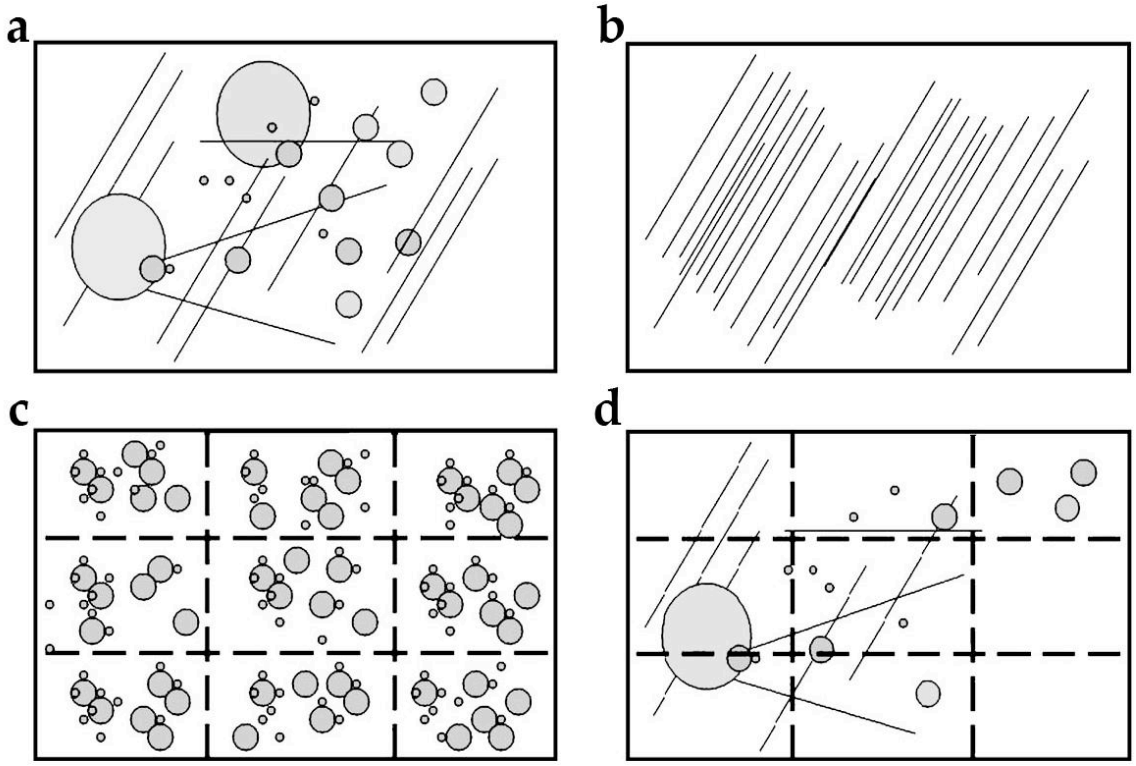


***Figura 7**. Representaciones esquemáticas de superficies con hipotéticas texturas de microdesgaste dental: compleja (a), anisotrópica (b), homogénea (c) y heterogénea (d). Los esquemas c y d muestran la heterogeneidad basada en cuadrículas de 3x3 celdas por lado ($HAsfc_9$) (adaptado de Scott et al. 2006).*

Por otro lado, la anisotropía es la propiedad general de la materia en la cual ciertas propiedades físicas varían dependiendo de la dirección en que son examinadas. Un objeto anisótropo, por ejemplo, puede presentar diferentes características según la dirección. Esto es más común en los objetos sólidos cristalinos, donde su estructura atómica y molecular es regular. De esta manera, la anisotropía (*epLsar*) en el análisis de textura del microdesgaste dental hace referencia a los cambios en la longitud relativa que se producen al variar la orientación de la observación. La anisotropía es mayor en las superficies donde los vectores de longitud relativa normalizados presentan mayor varianza entre las distintas orientaciones de medición. Precisamente, una alta anisotropía en la textura de una superficie quiere decir que la rugosidad está constituida por relieves que comparten orientaciones, los cuales correrían en la misma dirección (Figura 8a).

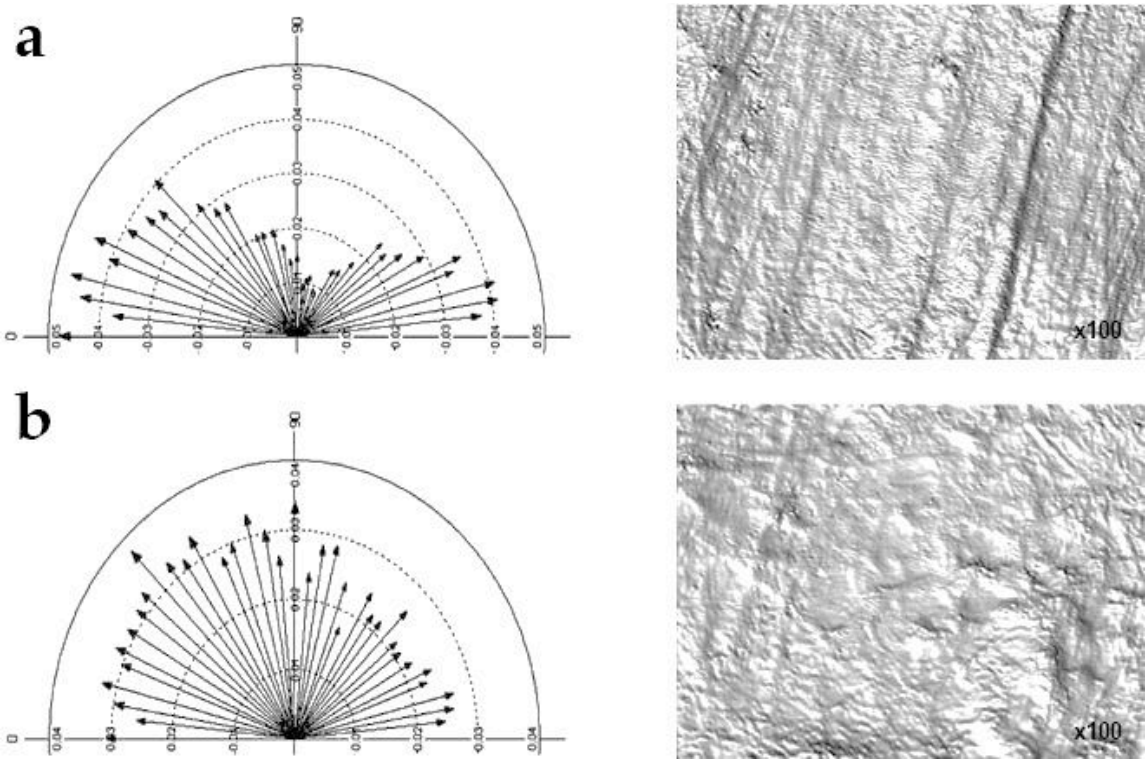


***Figura 8**. Fotosimulaciones bidimensionales de texturas del microdesgaste de superficies dentales (izquierda) con el correspondiente diagrama de roseta de longitudes relativas tomadas con 36 orientaciones diferentes (derecha). Los gráficos muestran niveles de anisotropía para una superficie con alta densidad de microestrías con orientación dominante (a) y a una superficie basada en pits, es decir, sin dirección principal de los rasgos de la textura (b). La longitud del vector medio de las imágenes (calculado a partir de los vectores individuales y que indican longitudes relativas de transectos muestreados a 1,8 µm) se utiliza para calcular epLsar (adaptado de Ungar et al. 2007).*

En definitiva, la anisotropía constituye una medida de la direccionalidad del microdesgaste a través de la superficie (Scott et al. 2006; Ungar et al. 2007), por lo que valores altos de $epLsar_{1.8\mu m}$ indican que las superficies analizadas se encuentran dominadas por microestrías paralelas (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Prideaux et al. 2009; Schubert et al. 2010) (Figura 7b).

En estudios previos del análisis de la textura del microdesgaste sobre superficies oclusales, los valores altos de $epLsar_{1.8\mu m}$ (o simplemente *epLsar*) son relacionados con alimentos fibrosos (*tough foods*), tales como hojas o hierbas, ya que los movimientos masticatorios realizados para el procesamiento de estos alimentos implican una considerable lateralidad (molienda, cizalla o arrastre entre cúspides antagonistas), lo cual produciría superficies dominadas por microestrías paralelas (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Prideaux et al. 2009; Schubert et al. 2010).

Por su parte, la *Smc* se refiere al rango de escala sobre el cual la complejidad (*Asfc*) es calculada, es decir, cuando el microdesgaste de una superficie es más complejo. Este parámetro es considerado informativo en estudios de la textura del microdesgaste dental sobre las superficies oclusales (Scott et al. 2005, 2006). Por ejemplo, los valores altos en *Smc* han sido relacionados con superficies do-

minadas por rasgos gruesos, y probablemente también profundos, como grandes *pits* con ausencia de microestrías finas o rasgos de desgaste microscópico pequeños (Krueger & Ungar 2010; El-Zaatari et al. 2011; Stynder et al. 2012; Ungar et al. 2012a-b). En cambio, los valores bajos de *Smc* se han relacionado con rugosidades de microdesgaste medidos a escalas más pequeñas, por ejemplo tipos de microestrías finas. Por lo tanto, la escala de máxima complejidad es un indicador del tamaño de los rasgos microscópicos de desgaste (Daegling et al. 2011), pudiendo inferir el tamaño que probablemente tendrían las partículas abrasivas que produjeron dicho microdesgaste (Scott 2012).

El volumen del relleno de la textura (*Tfv)* , en cambio, es una función entre la forma de las superficies y las texturas de las mismas (Figura 6). Esto quiere decir que para la obtención de este parámetro se mide el volumen de las superficies mediante dos escalas establecidas, una gruesa y otra más fina, que corresponden a la forma geométrica y a la textura o rugosidad de las superficies medidas, respectivamente. De este modo se obtiene una correcta estimación del volumen de la textura del microdesgaste. Este cálculo se realiza debido a que las superficies de esmalte dentario se caracterizan por presentar variaciones de la forma a lo largo de sus superficies (concavidades y/o convexidades), especialmente si los dientes han sufrido desgaste o presentan una curvatura característica pronunciada, como puede ocurrir en las superficies vestibulares.

Por ejemplo, para obtener el volumen de las micro-abrasiones de un tazón (como "arañazos") primero se mide todo el volumen a escala muy fina y a continuación se mediría el volumen del recipiente a escala más gruesa, siendo la diferencia entre estas dos mediciones la correspondiente al volumen de la textura de aquellas abrasiones microscópicas. Esta diferencia permite eliminar de manera eficaz la forma general de la superficie y caracterizar únicamente las modificaciones de la superficie a pequeña escala que son resultado del microdesgaste en un rango determinado (Krueger & Ungar 2010; Ungar et al. 2012a-b).

Por lo tanto, los valores altos de *Tvf* se relacionan con superficies dominadas por rasgos microscópicos de desgaste profundos y anchos, en lugar de pequeños y estrechos (El-Zaatari 2007; Krueger & Ungar 2010; Schubert et al. 2010; El-Zaatari et al. 2011; Scott 2012), pero dentro de un rango establecido por los tamaños de las escalas de medición (fina y gruesa). Debido a esto último, cuando se interpretan los datos se debe tener en cuenta de igual modo, que la profundidad de los rasgos de microdesgaste se encuentran dentro de un límite determinado (véase apartado *3.2.3.2* de *Métodos*), sean estos microestrías o *pits*, por lo que los valores absolutos no son tan importantes como la comparación de los diferentes especímenes analizados, ya que los rangos de medida son similares para todas las observaciones.

Tal como hemos visto en los diferentes parámetros de textura hasta ahora definidos, podemos obtener información específica acerca de las características de la textura de una superficie; sin embargo, la variación de estas medidas a lo largo de una superficie también puede ser importante, particularmente en lo que se refiere la complejidad de la rugosidad (*Asfc*) (Figura 7c-d). De este modo, los *scan* adyacentes de un mismo espécimen pueden producir valores diferentes para *Asfc*, o incluso, la complejidad dentro de un mismo campo de visión puede variar. Esto se debe a que hay zonas con más rugosidades que otras. Por ello se ha desarrollado un parámetro que permite reflejar la variabilidad de la complejidad de una manera sensible a la escala en los especímenes analizados, expresado a partir de la medición de la heterogeneidad de la complejidad (*HAsfc*) a lo largo de una superficie (Scott et al. 2006; Ungar et al. 2012b; El-Zaatari et al. 2011).

De este modo, altos valores en *HAsfc* indican que los dientes analizados tienen diferentes patrones morfológicos de microdesgaste sobre sus superficies (Krueger & Ungar 2010) (Figura 7d). Por tanto, elevados valores de heterogeneidad señalan una marcada variación en los patrones de textura del microdesgaste, que en el caso de las superficies vestibulares debería estar relacionado con una variabilidad en la densidad y morfología de las microestrías en el esmalte o simplemente diferencias en el patrón de distribución de las mismas.

1.6.2. Dieta y textura del microdesgaste en Primates y homininos fósiles

La metodología desarrollada para el estudio de la textura del microdesgaste dental sobre la superficie oclusal deriva de una línea de investigación inicial basada en la identificación y registro tanto de microestrías como de *pits* presentes en facetas de esmalte analizadas por medio de micrografías obtenidas por *SEM* (p. ej. Gordon 1982, 1988; Grine 1986; Ungar 1996; Galbany 2006; Teaford 2007). En este tipo de análisis se interpreta que la mayor presencia de *pits* se encuentra asociada al consumo de alimentos duros y frágiles, los cuales provocarían cierto golpeteo al masticar (*crushing*) dejando este tipo particular de abrasiones en el esmalte. Por el contrario, la masticación de productos más resientes, produciría un mayor deslizamiento entre las superficies masticatorias (ya sea cizallamiento, trituración o molienda, en ingles: *shearing*, *grinding* o *milling*), provocando un aumento en la proporción de microestrías (Kay & Hiiemae 1974; Teaford 1988a; Teaford & Oyen 1989b; Teaford & Runestad 1992; Ungar 1994a; Ungar et al. 1995). De este modo, durante años el análisis del microdesgaste dental oclusal en 2D se ha empleado en estudios paleobiológicos para obtener modelos de dieta de Primates no-humanos y establecer inferencias acerca de la dieta en homínidos extintos (Scott et al. 2005). En este contexto, los análisis de microdesgaste en 3D o análisis de textura del microdesgaste se presentan como un nuevo método de estudio que evita problemas metodológicos derivados de la repetibilidad de datos

(errores asociados a la medición debido al observador) o el excesivo tiempo de trabajo que conllevan los análisis semiautomáticos en 2D en muestras con un amplio número de especímenes (Ungar et al. 2003, 2007; Scott et al. 2005, 2006; Ungar & Scott 2009). En efecto, a pesar que ha habido avances en la caracterización del microdesgaste en 2D para mitigar problemas metodológicos, tales como procedimientos cada vez más objetivos y semi-automatizados (Ungar et al. 1991, 1995; Ungar 1995; Grine et al. 2002), estandarización en la definición de las características de las abrasiones (Gordon 1988; Teaford 1988b, 2007; Grine 1986; Ungar & Grine 1991; Ungar et al. 1991) o definición de los márgenes de error intra- e interobservador para un análisis óptimo (Grine et al. 2002), las ventajas que ofrece la aplicación de la técnica en 3D hace que cada vez sea más creciente el número de trabajos y aplicaciones (Ungar et al. 2008a).

El análisis de microdesgaste dental mediante microscopía confocal en tándem con *SSFA* (*scale-sensitive fractal analyses*) se ha ido desarrollado y consolidando a medida que han sido analizadas diferentes especies de mamíferos actuales y fósiles, ofreciendo objetividad, repetibilidad y caracterización cuantitativa en sus resultados (Ungar et al. 2003). En uno de los primeros trabajos que aplicaron esta técnica se analizaron las facetas oclusales del esmalte de los segundos molares superiores de tres especies de mamíferos con dietas diferenciadas (*Tragelaphus scriptus*, *Connochaetes taurinus* y *Cebus apella: browser* o ramoneador, *grazer* o que pastorea y *hard-object feeder* o que se alimenta de objetos duros, respectivamente) (Ungar et al. 2003), indicando que las diferencias en la complejidad (*Asfc*) y anisotropía (*epLsar*) de las texturas superficiales se encuentran relacionadas con diferencias específicas en sus dietas. Este trabajo permitió mostrar un tipo de metodología cuantitativa efectiva para su desarrollo posterior. El análisis de la variabilidad en la textura del microdesgaste de una amplia muestra de platirrinos (*Cebus apella* y *Alouatta palliata*) permitió obtener un modelo para su comparación con homininos sudafricanos del Plio-Pleistoceno (*Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus*) (Scott et al. 2005). Los resultados mostraron que la textura del microdesgaste de *A. africanus* presenta valores más elevados en anisotropía con respecto a *P. robustus*, especie con una mayor complejidad de microtextura del esmalte, sugiriendo que *Paranthropus* se alimentaría en mayor medida de alimentos duros y frágiles (*hard & brittle items*) y *Australopithecus* de otros productos de consistencia más resientes (*tough foods*) (Scott et al. 2005).

Los resultados de textura del microdesgaste obtenidos de cuatro especies de Primates actuales con diferentes dietas, dos cercopitécidos (*Lophocebus albigena* y *Trachypithecus cristatus*) y dos platirrinos (*Alouatta palliata* y *Cebus apella*) aumentaron los patrones de dieta conocida (Scott et al. 2006). Entre los resultados generales obtenidos podemos resaltar que las superficies de los *C. apella* y los *L. albigena* (que consumen ciertos alimentos más duros) mostraron mayores valores en

complejidad que aquellos folívoros o frugívoros adaptados a productos de menor consistencia. Con este estudio además se amplió el rango de variables analizadas y sus características, estableciendo diversos aspectos metodológicos y una serie de parámetros de textura (*Asfc*, *epLsar*, *Smc*, *Tfv*, $HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$) para futuros análisis.

En este contexto, otros trabajos metodológicos analizaron la posible influencia y variabilidad de los parámetros de textura en relación a áreas específicas de esmalte, previa y posterior a la oclusión céntrica (*Fase I* y *Fase II* respectivamente) en tres especies de Primates con dietas diferentes (*Alouatta palliata*, *Cebus apella* y *Lophocebus albigena*) (Krueger et al. 2008), confirmando finalmente que la Fase II produce mejores resultados para registrar la variabilidad en patrones de dieta entre especies de primates.

Progresivamente, el análisis de la textura del microdesgaste se ha ido aplicando sobre dientes de homininos fósiles africanos del Plio-Pleistoceno y Pleistoceno de África y Europa, junto con primates de dieta conocida como modelos de comparación (Ungar et al. 2008a). El análisis de la textura del microdesgaste de las superficies oclusales realizado en *Paranthropus boisei* respaldo la paradoja de Liem, que explica como una morfología altamente derivada no necesariamente refleja una dieta especializada, ya que estos homininos con aparatos masticatorios especialmente robustos mostraron bajos valores en complejidad y anisotropía (Ungar et al. 2008b). Los patrones de Primates actuales (Scott el al. 2006) también fueron empleados para contrastar las texturas del microdesgaste dental de una muestra de los primeros *Homo* del Plio-Pleistoceno recuperados de Olduvai Gorge, Koobi Fora, Baringo, West Turkana, Sterkfontein y Swartkrans (Ungar & Scott 2009). Otros trabajos, en cambio, han analizado especímenes *Procynocephalus subhimalayanus* del Plioceno tardío de la región superior de Siwaliks en India (Williams & Holmes 2012). Por su parte, los patrones de texturas del microdesgaste de varios especímenes *Australopithecus anamensis* (provenientes de Kanapoi y Allia Bay) y *Australopithecus afarensis* (de Laetolil Beds y Hadar Formation) (Ungar et al. 2010a), sugieren que ambas especies no presentaron dietas dominadas por alimentos duros y quebradizos (derivado de sus valores en complejidad), pero tampoco habrían mantenido dietas dominadas por alimentos resistentes (en base a sus resultados en anisotropía), o al menos aquellos productos resistentes consumidos habrían sido procesados por movimientos masticatorios más restringidos que aquellos ingeridos por la muestra de Primates actuales de comparación con dietas predominantes y basadas en el consumo de hierbas y hojas. Del mismo modo, se contrastaron las texturas del microdesgaste en una muestra de *Cercocebus atys* junto a diversas especies de primates actuales para interpretar las adaptaciones alimentarias de los *Australopithecus africanus* y los *Paranthropus robustus* (Daegling et al. 2011). Y más recientemente se han analizado las texturas

de microdesgaste en una muestra de *Pan troglodytes* que fue comparada con especímenes *A. afarensis* con el objetivo de analizar las diferencias funcionales que revelan los cambios evolutivos en los australopitecinos (Zolnierz et al. 2013). Otros trabajos han comparado las texturas del microdesgaste oclusal en una muestra de diversos Primates antropoides actuales (*Alouatta, Cebus, Cercocebus, Colobus, Presbytis, Semnopithecus* y *Theropithecus*) con varios catarrinos no-cercopitécidos del Mioceno temprano de Kenia para determinar sus posibles comportamientos alimentarios (Shearer et al. 2013).

No son muchos los estudios de textura del microdesgaste oclusal que se han llevado a cabo únicamente con muestras de Primates actuales, ya que han sido básicamente empleados como modelo de comparación, en ocasiones de un modo restringido a muy pocas especies, para inferir aspectos de dietas en especímenes fósiles. En este sentido, podemos destacar los análisis realizados sobre una muestra de monos aulladores (*Alouatta belzebul*) que resaltan la plasticidad ecológica de esta especie para ingerir alimentos con propiedades materiales similares, independientemente del área que habitaban dentro la selva tropical (Teaford et al. 2013). Otro análisis, investiga la diversidad alimentaria y variabilidad en la textura del microdesgaste dental, en especial centrada en la heterogeneidad, en *Theropithecus gelada* y *Papio cynocephalus* (Scott et al. 2009). Un análisis particular en *Theropithecus gelada* se ha realizado en individuos que habitan praderas afroalpinas ecológicamente intactas de Etiopía (Shapiro et al. 2013). Destaca por otro lado, el análisis de la textura del microdesgaste oclusal realizado en ciertas especies de Primates pitécidos (*Ch. satanas*, *P. irrorata* y *C. moloch*) de la cuenca del Amazonas que mostraron que las variaciones en complejidad y anisotropía reflejan las diferencias en sus comportamientos alimentarios (Ragni et al. 2014). Por último, cabe destacar el estudio más completo hasta la fecha realizado acerca de la variabilidad en la textura del microdesgaste en superficies de esmalte oclusal y obtenida de una amplia y variada muestra de 21 especies de primates antropoides (Scott et al. 2012), que incluyó a cinco especies de cercopitécidos africanos (*Colobus guereza, Colobus polykomos, Procolobus badius, Lophocebus albigena* y *Cercocebus atys*) que habitan zonas boscosas, tres especies de papiones africanos terrestres de ambientes abiertos (*Papio cynocephalus, Papio ursinus* y *Theropithecus gelada*), tres especies Primates hominoideos (*Pan troglodytes, Gorilla gorilla* y *Gorilla beringei*), seis especies de platirrinos (*Alouatta palliata, Ateles belzebuth, Ateles hybridus, Cebus xanthosternos, Cebus nigritus robustus* y *Cebus nigritus x libidinosus*) y cinco especies de catarrinos asiáticos (*Semnopithecus entellus, Trachypithecus cristatus, Presbytis rubicunda, Macaca fascicularis* y *Pongo pygmaeus*). Este estudio evaluó la variabilidad inter- e intraespecífica a partir del análisis de cuatro parámetros de textura (*Asfc*, *epLsar*, *Tvf* y $HAsfc_{81}$), obteniendo contrastes significativos entre las especies con un consumo de alimentos con diferentes propiedades ma-

teriales, como aquellos adaptados a una dieta folívora de alimentos resistentes (*tough foods*). En concreto, estas especies muestran niveles altos de anisotropía y baja complejidad de textura, en cambio, aquellas especies adaptadas al consumo de alimentos duros y frágiles (*hard & brittle items*), ya sea como alimentos principales (*staples*) o como alimentos de reserva (*fallback foods*), presentan alta complejidad y baja anisotropía en las texturas del microdesgaste. Junto con constatar que todos los parámetros de texturas empleados variaban acorde a las dietas de las especies analizadas y establecer una base de datos comparativa de las texturas microdesgaste dental en antropoides, en este estudio, a su vez se sugirió la adopción de un punto de corte para la complejidad y anisotropía que permitiría la nominalización de estos datos para una mejor visualización de la variabilidad en el microdesgaste dental de especies actuales y extintas (Scott et al. 2012). Si bien dicha sugerencia originariamente se basó en observaciones previas realizadas sobre las texturas del microdesgaste de dientes de rumiantes y macropódidos, con dietas definidas como *browser* y *grazers* (véase Ungar et al. 2007; Prideaux et al. 2009).

Por otra parte, cabe señalar que diferentes estudios no han empleado muestras de Primates no-humanos como línea de base comparativa para la reconstrucción de las dietas de homininos fósiles del Plio-Pleistoceno, es decir, en dichos estudios solamente se han utilizando muestras de taxones de homininos fósiles, sean estos africanos (Grine et al. 2010; Ungar et al. 2010a,c, 2012a; Pontzer et al. 2011; Ungar & Sponheimer 2011) o euroasiáticos (El-Zaatari 2007; El-Zaatari et al. 2011; Krueger & Ungar 2012; Krueger 2013; Karriguer & Schmidt 2013). Por ejemplo, los patrones del microdesgaste en molares de *Australopithecus africanus* se han relacionado con aspectos biomecánicos (Grine et al. 2010). También se ha analizado la textura del microdesgaste oclusal en los molares de especímenes de los primeros homininos descubiertos entre 1995 y 2007 por el *OLPP* (*Olduvai Landscape Paleoanthropology Project*) procedentes los miembros *Bed I* y *Bed II* del yacimiento Olduvai Gorge (Arusha, Tanzania). De forma que los análisis de seis especímenes (cinco *H. habilis* y uno *P. boisei*) (Ungar et al. 2010c) sugieren que *P. boisei* habría tenido una dieta carente de productos duros y frágiles (*hard/brittle*), al presentar valores bajos en complejidad (*Asfc*), anisotropía (*epLsar*) y volumen del relleno de la textura (*Tfv*), lo que también se correlaciona con los atributos de textura obtenidos previamente de este mismo taxón (Ungar et al. 2008b). Por su parte, los *H. habilis* analizados evidenciaron altos promedios en complejidad, pero con más variación que las observadas en los *P. boisei*, indicando que los *H. habilis* podrían haber tenido una dieta más variada. Posteriormente, a esta muestra se incluyó un nuevo individuo más de *P. boisei* obtenido a través del *OLPP* y que fue analizado y comparado con los resultados de textura previamente obtenidos de *A. afarensis*, *A. africanus*, *H. erectus*, *P. robustus* y otros individuos *P. boisei* y *H. habilis* (Scott et

al. 2005 ; Ungar et al. 2010a, 2012a). Estos nuevos resultados confirmaron que los *P. boisei* no presentan los patrones de microdesgaste que son esperables para un especialista en el consumo de alimentos duros. Además, los resultados en la complejidad de las texturas de los taxones estudiados sugirieron de igual modo que los *Homo erectus* se alimentarían de una amplia gama de alimentos en términos de dureza, tal como los *H. habilis*, *P. boisei* y los australopitecos "gráciles" analizados. También en este estudio se observaron diferencias en *Smc* y *Tfv* entre los *H. habilis* y los *H. erectus*, indicando posibles diferencias entre sus dietas. Esta amplia muestra de texturas del microdesgaste oclusal de homininos fósiles africanos (Ungar et al. 2012a), también ha sido empleada para evaluar los resultados de 2 molares de homínidos fósiles de 1,8 millones años (Ma) provenientes de Dmanisi (Georgia) (Pontzer et al. 2011). Los resultados presentan similitud con respecto a los obtenidos en los primeros *H. erectus* africanos, y pese a lo reducido de la muestra, se sugirió que existe cierta continuidad en el tipo de dieta durante la expansión hacia Eurasia. Recientemente, el análisis de textura en *Australopithecus sediba*, realizado en dos especímenes provenientes de Malapa (Sudáfrica) con una datación de aproximadamente 2,0 Ma (Henry et al. 2012), muestra como esta especie presenta valores de anisotropía en el rango de la mayoría de los homininos del Plio-Pleistoceno, no obstante sus valores de complejidad son mayores que muchos de los especímenes analizados del género *Australopithecus* y de otros *Homo habilis* y *Paranthropus boisei*, sugiriendo, por tanto, un consumo de alimentos de consistencia dura y abrasiva.

En una revisión de la investigación llevada a cabo sobre las dietas de los primeros homininos por Ungar y Sponheimer (2011) se destaca el papel de los análisis de isótopos estables y del microdesgaste dental para evaluar la diversidad y complejidad de los comportamientos y ecología alimentaria en nuestros ancestros (Ungar & Sponheimer 2011). Particularmente, se subraya que los resultados obtenidos mediante estas metodologías permiten inferir la creciente dependencia de alimentos de consistencia dura en la alimentación a lo largo de la adaptación alimentaria durante el Plio-Pleistoceno o en la dicotomía alimentaria entre *Australopithecus* y *Paranthropus*. El análisis de textura no ha sido aplicado hasta el momento en los estudios del microdesgaste de las superficies vestibulares. Por ello, se hace necesario analizar si la aplicación de esta metodología produce resultados similares que los estudios bidimensionales realizados con el microscopio *SEM* o bien si se trata de una técnica más precisa para analizar la variabilidad de los patrones de microdesgaste de las superficies vestibulares.

Objetivos

"Dime lo que comes y te diré quién eres"
"La suerte de las naciones depende de su manera de alimentarse"

Anthelme Brillat-Savarín (1755-1826) Gastrónomo y escritor francés

2. Objetivos

- Analizar el efecto abrasivo y erosivo de diferentes agentes tafonómicos en condiciones controladas de laboratorio sobre los patrones de microdesgaste dental en superficies vestibulares de dientes postcaninos humanos.
- Desarrollar y establecer una metodología de estudio que permita registrar y comparar longitudinalmente los cambios en los patrones de microdesgaste sobre la misma área de observación en dientes sometidos a condiciones experimentales *in vitro*.
- Explorar la metodología del análisis discriminante lineal y su influencia sobre la capacidad predictiva de las funciones discriminantes en modelos realizados a partir de variables que explican el patrón de microdesgaste vestibular entre especies de Primates no-humanos y homininos fósiles.
- Aplicar el método de análisis 3D de textura al microdesgaste vestibular y analizar su variabilidad interespecífica en Primates no-humanos (cercopitecoideos y hominoideos africanos) como respuesta a factores ecológicos y de dieta.
- Analizar la textura del microdesgaste dental de las superficies vestibulares de molares de los homininos fósiles africanos *Australopithecus afarensis, Australopithecus africanus y Paranthropus robustus* en comparación con la variabilidad de los patrones de textura del microdesgaste observada en especies de Primates no-humanos actuales.

Material y métodos

"Me lo contaron y lo olvidé; lo vi y lo entendí; lo hice y lo aprendí"

Confucio (551 AC-478 AC) Filósofo chino

3. Material y métodos

La investigación de la presente tesis doctoral se basa en diferentes aspectos metodológicos relacionados con los análisis del microdesgaste en las superficies vestibulares (no-oclusales) de dientes postcaninos en poblaciones de Primates y homininos fósiles africanos del Plio-Pleistoceno.

Los estudios del microdesgaste dental vestibular, desarrollados a lo largo de los años, muestran ciertas cuestiones metodológicas que aún quedan por resolver. Este es el caso de aspectos relacionados con las dificultades para analizar el microdesgaste vestibular en muestras fósiles debidas a procesos *post-mortem*, a las posibles controversias relacionadas con el tratamiento estadístico de las variables cuantitativas empleadas, así como su consistencia con las nuevas metodologías desarrolladas para el estudio del microdesgaste en superficies dentales, especialmente las técnicas de análisis de registro automático en 3D.

Esta Tesis se ha elaborado a partir del análisis de cuatro conjuntos de muestras conformadas desde un inicio de forma separada y cuyos tratamientos estadísticos y análisis de resultados son independientes.

Los trabajos de investigación que conforman esta Tesis son: (1) caracterización de las alteraciones tafonómicas dels esmalte y su efecto sobre los patrones de microdesgaste dental; (2) estudio del comportamiento de las variables del microdesgaste vestibular mediante métodos estadísticos multivariantes; (3) análisis de la textura del microdesgaste vestibular en Primates no-humanos actuales; y finalmente (4) análisis de la textura del microdesgaste vestibular en homininos fósiles africanos (*Australopithecus* y *Paranthropus*). Las respectivas muestras son descritas en la sección de *Materiales* en los apartados *3.1.1*, *3.1.2*, *3.1.3* y *3.1.4*. Además, en el apartado *3.1.5* se describen los materiales empleados específicamente en los experimentos *in vitro* para la caracterización de las alteraciones tafonómicas.

Del mismo modo, en los apartados *3.2.2*, *3.2.3*, *3.2.5* y *3.2.6* de la sección de *Métodos* se detallan de forma respectiva el diseño de los estudios. El estudio para la caracterización de las alteraciones tafonómicas en los patrones de microdesgaste dentario se realizó a partir de dos bases de datos diferentes, correspondientes a una primera y segunda serie de simulaciones experimentales *in vitro*, razón por la cual tanto la descripción de las muestras, el diseño de los experimentos y los resultados son descritos en forma separada, pero dentro del mismo apartado general. Sin embargo, los experimentos se numeran de forma correlativa (primera serie de experimentos del 1 al 4 y la segunda del 5 al 10) ya que corresponden a un único trabajo de investigación. En el apartado *3.2.3* se detallan las pruebas es-

tadísticas y el tratamiento de los datos que fueron aplicados para la construcción de modelos estadísticos, ya que el diseño del segundo estudio contempla el uso de métodos estadísticos multivariantes para determinar el comportamiento de las variables.

Al tratarse de una tesis esencialmente metodológica, la descripción y explicación de las metodologías 2D y 3D empleadas para el análisis del microdesgaste es de fundamental importancia, por lo que se describe de forma separada y detallada en los apartados *3.2.1* y *3.2.4* de la sección de *Métodos*. Para el desarrollo de los dos primeros trabajos se han utilizado los procedimientos estandarizados y usuales en el análisis cuantitativo semi-automatizado del patrón de microdesgaste mediante microscopía electrónica de barrio (*SEM*) (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; Galbany et al. 2004a; Romero & De Juan 2012). En los dos últimos trabajos se ha aplicado otro tipo de metodología, basada en métodos cuantitativos automatizados en 3D, analizando la textura del microdesgaste dental mediante microscopía confocal de luz blanca y análisis fractal sensible a escala (en inglés, *Scale-Sensitive Fractal Analysis* o *SSFA*) (Ungar et al. 2003, 2006a, 2008a; Scott et al. 2005, 2006, 2012). Este método ha sido aplicado hasta ahora únicamente en superficies de esmalte oclusal y en algunos casos sobre la superficie labial de incisivos, adaptando aquí por primera vez este método de análisis a superficies vestibular de dientes molares. Además, a diferencia de la metodología de análisis por micrografías obtenidas mediante *SEM*, este método permite analizar la textura del microdesgaste en imágenes tridimensionales.

Finalmente, en el apartado *3.3* se realiza una descripción del tratamiento de las bases de datos y los métodos estadísticos aplicados al análisis de los datos. En el apartado *3.3.1* se describe detalladamente el proceso de transformación de los datos analizados mediante asignación de rangos a los casos, que fueron empleado para el tratamiento estadístico de diferentes bases de datos. A continuación se describen globalmente los programas informáticos utilizados, debido a que son de uso común para todos los trabajos, y se detallan específicamente las pruebas estadísticas aplicadas para cada uno de los trabajos en los apartados *3.3.2*, *3.3.3* y *3.3.4* (en este último apartado se describen los dos trabajos de textura del microdesgaste vestibular).

3.1. Material

A continuación se describe la muestra analizada, detallándose de forma separada cada uno de los trabajos planteados. Se especifica tanto el tamaño de cada grupo como el diente analizado, así como la descripción del origen de los dientes. Las especies empleadas en el estudio de las variables del microdesgaste ves-

tibular mediante métodos estadísticos multivariantes y en los análisis de la textura del microdesgaste vestibular son similares en número y tipo a trabajos previos (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009; Galbany 2006; Martínez et al. 2004; Martínez 2010; Estebaranz et al. 2009a, 2012; Estebaranz 2011), y sus réplicas se encuentran depositadas en la colección de dientes de Homínidos de la *Unitat d´Antropologia* (*Departament de Biologia Animal*) de la *Universitat de Barcelona* (Barcelona, España), correspondiendo a homininos fósiles africanos y a Primates no-humanos actuales (*Cercopithecidae* y *Hominoidea*) (Galbany et al. 2004b). Sin embargo, las muestras empleadas en los distintos estudios no son exactamente las mismas, por lo que cada muestra se describe de forma separada en los respectivos apartados. Por su parte, en los dos experimentos *in vitro* se analizaron dientes muestras de humanos modernos, tanto de origen arqueológico como de extracciones en una clínica odontológica.

Finalmente, se describen los materiales empleados en las simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro* y los agentes tafonómicos utilizados para ambas serie de experimentos. Los materiales, insumos, programas informáticos e instrumental utilizados para los análisis del microdesgaste se detallan en la descripción de las metodologías empleadas en los correspondientes apartados en la sección de *Métodos*, tanto para la metodología *SEM* 2D (apartado *3.2.1*) como para la metodología del análisis de la textura del microdesgaste dental en 3D (apartado *3.2.4*).

3.1.1. Simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro*

En la primera serie de simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro* se analizó mediante *SEM* la superficie vestibular de 8 dientes humanos postcaninos pertenecientes a individuos adultos (mayores de 18 años): 5 de origen arqueológico y 3 dientes obtenidos de extracciones en clínica odontológica, cedidos para estudios experimentales por la Clínica Dental Kranion (Alicante) y depositados en el Dept. de Biotecnología (Universidad de Alicante).

Todos los dientes de origen moderno pertenecen a adultos de entre 30 y 50 años de edad sin historias clínicas de prótesis o bruxismo. Dos de los dientes arqueológicos provienen del yacimiento medieval La Olmeda (Palencia, España) datado entre los siglos XI al XII d.C. y depositados en el *Departament de Biologia Animal* (*Universitat de Barcelona*). Los otros tres dientes de origen arqueológico proceden de un cementerio de la segunda mitad del siglo XIX d.C. (Valencia, España) y depositados en la colección osteológica del Departamento de Biotecnología (Universidad de Alicante) (Tabla 1).

Por otra parte, para la segunda serie de simulaciones experimentales se analizaron las superficies vestibulares de 30 dientes molares (M1-M2) procedentes del yacimiento de La Olmeda (Palencia, España). Se estudió el mismo número de M1

Tabla 1. Tamaño de la muestra de la primera serie de simulaciones experimentales. Se detalla por experimento, origen y posición de los dientes en la arcada.

	n	*Origen*	*Tipo de diente*		*Lado*		*Maxilar*	
			P4	*M2*	*Izq.*	*Der.*	*Inf.*	*Sup.*
Experimento *1* *HCl al 2,5%*	2	extracción clínica [a]		1		1	1	
		arqueológico [b]		1	1			1
Experimento *2* *Ac. acético 20%*	2	extracción clínica [a]	1		1			1
		arqueológico [b]		1	1		1	
Experimento *3* *Ac. cítrico (zumo de limón)*	2	extracción clínica [a]		1		1		1
		arqueológico [c]		1	1		1	
Experimento *4* *partículas de Al_2O_3*	2	arqueológico [c]		2	2		2	
Total	8		1	7	6	2	5	3

n=número de especímenes o dientes por experimento; **P4**=segundo premolar; **M2**= segundo molar; **Izq.**=izquierdo; **Der.**=derecho; **Inf.**=inferior; **Sup.**=superior.

[a] Donados por una clínica odontológica de Alicante.

[b] Cementerio de la segunda mitad del siglo XIX d.C. (Valencia). Colección del Departamento de Biotecnología, *Universidad de Alicante*

c Yacimiento medieval de los siglos XI al XII d.C. de La Olmeda (Palencia). Colección del *Departament de Biologia Animal, Universitat de Barcelona*.

Tabla 2. Tamaño de la muestra de la segunda serie de simulaciones experimentales. Se detalla por experimento, origen y posición de los dientes en la arcada.

	n	*Origen*	*Tipo de diente*		*Lado*		*Maxilar*	
			M1	*M2*	*Izq.*	*Der.*	*Inf.*	*Sup.*
Experimento 5 *Ceniza fina*	5	arqueológico [a]	5	0	3	2	3	2
Experimento 6 *Ceniza gruesa*	5	arqueológico [a]	2	3	4	1	1	4
Experimento 7 *Arena negra*	5	arqueológico [a]	4	1	3	2	3	2
Experimento 8 *Arena blanca*	5	arqueológico [a]	1	4	2	3	1	4
Experimento 9 *Ac. acético 5%*	5	arqueológico [a]	3	2	2	3	4	1
Experimento 10 *Ac. cítrico 5%*	5	arqueológico [a]	1	4	1	4	3	2
Total	30		16	14	15	15	15	15

n=número de especímenes o dientes por experimento; **M1**=primer molar. **M2**= segundo molar; **Izq.**=izquierdo; **Der.**=derecho; **Inf.**=inferior; **Sup.**=superior.

[a] Yacimiento medieval de los siglos XI al XII d.C. de La Olmeda (Palencia). Colección del *Departament de Biologia Animal, Universitat de Barcelona*.

y M2, tanto superiores como inferiores, así como de ambos lados del arco dental, distribuyéndose de forma aleatoria entre los experimentos (Tabla 2). La selección de las muestras se llevó a cabo con la ayuda de una lupa binocular a 10X aumentos con el propósito de seleccionar dientes que presentasen condiciones óptimas de preservación, sin caries ni desgaste severo u anómalo de origen patológico. Del mismo modo, se consideraron únicamente los dientes con un patrón de microdesgaste bien preservado sobre la superficie vestibular. En esta segunda serie se lrealizaron 6 experimentos, numerados siguiendo la serie anterior (Tablas 1), es decir, experimentos del 5 al 10 (Tablas 2).

3.1.2. Análisis estadístico del microdesgaste vestibular

Para la evaluación estadística de las variables de microdesgaste de las superficies vestibulares, se analizó una muestra de dientes postcaninos de 210 individuos adultos pertenecientes a 14 especies de Primates no-humanos actuales (*Cercopithecidae* y *Hominoidea*) y de homininos fósiles de África del Este y del Sur (*Australopithecus, Paranthropus* y *Homo*) (Tablas 3-5). De estas, 5 eran Primates no-humanos (44% de la muestra total) y 9 de homininos fósiles africanos (56% de la muestra total). El número y tipo de dientes para cada especie se detalla en la Tabla 3. Se estudió un diente por espécimen y la mayor parte de los dientes ana-

Tabla 3. Tamaño de la muestra de las especies analizadas, detallado por tipo de dientes y subgrupos de las especies.

Especies	*Subgrupos de especies*	*n*	*Tipo de dientes*					*Arcada*	
			P3	*P4*	*M1*	*M2*	*M3*	*Inf.*	*Sup.*
Paranthropus robustus	Homínidos fósiles	29	6	5	11	6	1	11	18
Australopithecus afarensis		26		3	10	12	1	20	6
Australopithecus africanus		19	4	3	7	4	1	4	15
Homo habilis		11	2	1	5	3		4	7
Paranthropus boisei		10	1	4	4	1		5	5
Homo ergaster		7		1	5		1	6	1
Paranthropus aethiopicus		7	3			4		4	3
Australopithecus anamensis		5			1	3	1	3	2
Homo sp.		4		1	2	1		2	2
Gorilla g. gorilla	Primates no-humanos	31				31		31	
Papio anubis		27				27		27	
Chlorocebus aethiops		14			2	12		14	
Cercopithecus sp. [a]		10				10		8	2
Pan t. troglodytes		10				10		10	
Total		210	16	18	47	124	5	149	61

n= número de especímenes o dientes por especies; **P3**= primer premolar; **P4**= segundo premolar; **M1**= primer molar; **M2**= segundo molar; **M3**= tercer molar; **Inf.**= inferior; **Sup.**= superior.

[a] Incluye a *Cercopithecus mitis* (*n*= 7) y *Cercopithecus neglectus* (*n*= 3).

lizados correspondieron a primeros y segundos molares (M2 y M1, en este orden), preferentemente de la mandíbula (Tabla 3). La base de datos empleada en este estudio procede de los resultados de los análisis del microdesgaste vestibular de estudios anteriores (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009; Galbany 2006; Martínez et al. 2004; Martínez 2010; Estebaranz et al. 2009a, 2012; Estebaranz 2011), obtenidos siguiendo el protocolo estandarizado de análisis del patrón de microdesgaste vestibular (Pérez-Pérez et al. 1994; Galbany et al. 2004a) que se describen en los apartado *3.2.1* y *3.2.3* de la sección de *Material y métodos*. Asimismo, si bien la descripción de las muestras se detalla en dichos estudios previos, se describen aquí brevemente los especímenes considerados y las las especies seleccionadas y su procedencia, tanto para Primates no-humanos actuales (Tablas 4) como homininos fósiles (Tabla 5), indicando el origen y cronología de los fósiles. Todos los especímenes analizados corresponden a réplicas de resina de alta resolución (véase apartado *3.2.1.1* y Galbany et al. 2006), realizadas a partir de moldes obtenidos sobre los dientes originales depositados en museos o colecciones de Kenia, Tanzania, Etiopia, Sudáfrica (homininos fósiles), así como en EE.UU., Suiza, Inglaterra y Kenia (Primates no-humanos actuales).

Tabla 4. Tamaño, origen y presencia en estudios previos de microdesgaste vestibular de los especímenes de Primates no-humanos analizados (grupos por especie).

Especie	***n***	***Origen Geográfico***	***Museos*** [a, b]	***Estudios Previos*** [c]
Gorilla gorilla	31	Camerún	*AMNH, IMAZ, NHML, HMCZ*	*Galbany et al. 2002,2005a, 2009; Galbany 2006; Estebaranz et al. 2006a-b, 2007, 2009a-b, 2012; Martínez 2010; Martínez et. al 2012*
Papio anubis	27	Kenia, Tanzania	*NMK*	*Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a; Galbany 2006; Estebaranz et al. 2009a-b, 2012; Martínez 2010*
Chlorocebus aethiops	14	Kenia, Uganda	*NMK*	*Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a; Galbany 2006; Martínez 2010; Estebaranz et al. 2012*
Cercopithecus sp. [d]	10	Kenia, Uganda	*NMK*	*Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a; Galbany 2006; Martínez 2010; Estebaranz et al. 2012*
Pan t. troglodytes	10	Camerún, Guinea Ecuatorial, Gabón, RDC	*AMNH, NHML, IMAZ*	*Galbany et al. 2002, 2005a, 2009; Galbany 2006; Estebaranz et al. 2006a-b, 2007, 2009a-b, 2012; Martínez 2010; Martínez et. al 2012*

[a] Colecciones originales**.** Los códigos de los museos son: ***AMNH***, *American Museum of Natural History*, Nueva York, EE.UU.; ***IMAZ***, Anthropological Institute and Museum, Universität Zürich, Zurich, Suiza,; ***NHML***, *Natural History Museum*, Londres, RU; ***HMCZ***, *Harvard Museum of Comparative Zoology, Cambridge*, Massachusetts, EE.UU.; ***NMK***, *National Museum of Kenya*, Nairobi, Kenia.

[b] Todas las muestras proceden finalmente de la colección de dientes de Homínidos del *Departament d'Antropologia* de la *Universitat de Barcelona* (Galbany et al. 2004b)

[c] Estudios de microdesgaste dental de la superficies vestibulares en los cuales las muestras han sido analizados previamente.

[d] Incluye a *Cercopithecus mitis* (*n*= 7) y *Cercopithecus neglectus* (*n*= 3).

Tabla 5. Tamaño, origen y presencia en estudios previos de microdesgaste vestibular de los especímenes hominins fósiles extintos del Este y del Sur de África analizados (grupos por especie).

Especies [a]	*n*	*Especímenes fósiles*	*Unidad Litoestratigráfica*	*Datación* [b]	*Yacimiento*	*Estudios Previos* [c]
		– SKW12; SKW8; SKW29; SKW4769; SKX3354; SKX3356; SKX5002	– Miembro 1 W6-N1; Miembro 1 HR; Miembro 1 E-3 N-4	– 1,83 ± 1,38 Ma;	– Swartkrans (Sudáfrica)	
Paranthropus robustus	29	– SK6; SK7; SK13; SK16/1591; SK17; SK23; SK33; SK74a,b,c; SK83; SK821; SK829; SK834; SK876; SK877; SK14001; SK12; SK65; SK74; SK46; SK52; SK55; SK18a	– Miembro 1; Miembro 1 HR (Hanging Remnant); Miembro 2	– 1,83 ± 1,38 Ma; 1,36 ± 0,29 Ma (*Balter et al. 2008; Sutton et al. 2009*)	– Swartkrans (Sudáfrica)	*Martínez et. al 2004; 2009, 2012; Martínez 2010*
Australopithecus afarensis	26	– LH-4 – MAK-VP 1/12; MAK-VP 1/2 – AL 128-23; AL-145-35; AL 198-1; AL 199-1; AL 200-1-B; AL 225-8; AL 266-1; AL 400-1; AL 417-1A; AL 188-1; AL 333-59; AL 333-9; AL 333W-1a; AL 333w-58; AL 333w-59; AL 333W-60; AL 442-1; AL 486-1; AL 288-1i; AL 437-2; AL 438-1k; AL 444-2; AL 462-7	– Tobas (*Tuffs*) 5-6 – Maka Sands "W – Miembros: Sidi Hakoma (SH); Denen Dora (DD); Kada Hadar (KH)	– 3,63–3,85 Ma – 3,40 Ma –3,42–2,96 Ma (*Leakey et al. 1976; Leakey 1987; Lockwood et al. 2000; Grine et al. 2006b; Kimbel & Delezene 2009; Deino 2011*)	– Laetoli (Tanzania) – Maka (Ethiopia) – Hadar (Etiopía)	*Estebaranz et al. 2006b, 2007; 2009a-b; 2012; Martínez 2010*
Australopithecus africanus	19	– MLD 6; MLD 9; MLD 23 – TM 1512; TM 1511; STS1; STS17; STS31; STS37; STS53; STS61; STW13; STS 42; STW183; STW213; STW233; STW240; STW291; STW498	–Miembro 3, Limeworks –Miembro 4, Type Site; Miembro 5; Miembro 4	– 3,03–2,58 Ma – 2,80–2,60; 2,6–2,0 Ma (*Sponheimer & Lee-Thorp 1999; Moggi-Cecchi et al. 2006; Hopley et al. 2007; Herries et al. 2010; Pickering & Kramers 2010; Herries & Shaw 2011*)	– Makapansgat (Sudáfrica) – Sterkfontein (Sudáfrica)	*Estebaranz et al. 2006b, 2007; Martínez 2010; Martínez et. al 2012*
Homo habilis	11	– L 894; 75s-69-14a – Al-666-1 – STW 19 – OH 21; OH 27; OH 62; OH 16; OH 13; OH 41; OH 69	– Miembro Shungura G – BKT-3 – Incierto – Surface; Bed I; Uppermost Bed I; Miembro Lemuta; Bed II	– 2,33 ± 0,03 Ma – 2,33 ± 0,07 Ma –1,86–1,74 Ma; 1,1–1,2 Ma (*Leakey 1971; Howell & Coppens, 1974; Hay 1976; Cerling & Brown 1982; Feibel et al. 1989; Tobias 1991; Kimbel et al. 1997; Curnoe & Tobias 2006; Van der Merwe 2008*).	– Omo (Etiopía) – Hadar (Etiopía) – Sterkfontein (Sudáfrica) – Olduvai (Tanzania)	*Martínez el al. 2004; Martínez & Pérez-Pérez 2009; Martínez 2010*

Paranthropus boisei	10	– L7-A-125 – NMT-W64-160 – OH 5; OH 66 – KNM-WT-18600; KNM-WT-17400 – KNM-ER-1509; KNM-ER-1804; KNM-ER-5431 ; KNM-ER-729	– Miembro Shungura G – Humbu F – Bed I y Upper Bed I – Miembros: Natoo y Kaitio – Miembros: KBS, Upper KBS, Tulu Bor, Okote	– 2,33 ± 0,03 Ma – 1,56–1,70 Ma – 1,75–1,80 Ma – 1,60–1,34; 1,88–1,60 Ma – 1,88–1,65 Ma; 3,40–2,68 Ma; 1,6–1,39 Ma (*Leakey & Leakey 1964; Isaac 1965, 1967; Howell 1968, 1969; Isaacs & Curtis 1974; McDougall 1985; Leakey & Walker 1988; Harris et al. 1988; Feibel et al. 1989; Walter et al. 1991; Wynn, 2004; Brown et al. 2006; Van der Merwe 2008)*	– Omo (Etiopía) – Peninj (Tanzania) – Olduvai (Tanzania) – Nachukui (Kenia) – Koobi Fora (Kenia)	*Martínez & Pérez-Pérez 2009; Martínez et al. 2009, 2012; Martínez 2010; Estebaranz 2011*
Homo ergaster	7	– SK-15 – OH 23 – KNM-WT-15000 – KNM-ER-820; KNM-ER-992; KNM-ER-806; KNM-ER-807	– Miembro 2 – Bed IV – Miembro Natoo, F. Nachukui – Miembros: Okote ; KBS	– 1,36 ± 0,29 Ma – 1,4–1,0 ± 0,2 Ma – 1,60 Ma – 1,6–1,39 Ma; 1,88–1,64 Ma (*Leakey 1971; Hay 1976; Brown et al. 1985, 2006; McDougall 1985; Harris et al. 1988; Tobias 1991; Walker & Leakey 1993; Balter et al. 2008; Sutton et al. 2009*)	– Swartkrans (Sudáfrica) – Olduvai (Tanzania) – West Turkana (Kenia) – Koobi Fora (Kenia)	*Martínez & Pérez-Pérez 2009; Martínez 2010*
Paranthropus aethiopicus	7	– KNM-WT-17000; KNM-WT-16005 – L62-17; L338X-35; OMO L157-35; L860-2; L238-35	– Miembro Lomekwi 1 – Miembros: Shungura C, E, F	– 2,50 Ma – 2,7–2,3 Ma (*McDougall 1985; Walker et al. 1986; Harris et al. 1988; Leakey & Walker 1988; Feibel et al. 1989; Suwa et al. 1996*)	– Nachukui (Kenia) – Omo (Etiopía)	*Martínez et al. 2009; 2012 Martínez 2010*
Australopithecus anamensis	5	– KNM-KP-29283; KNM-KP-29287 – KNM-ER-35231; KNM-ER-35233; KNM-ER-35236	– Tobas: Lower Pumiceous; Above Kanapoi – Toba Below Moiti	– 4,17 ± 0,03 y 4,07 ± 0,02 Ma – 3,92 ± 0,3 – 3,5 ± 0,1 Ma. (*Leakey et al. 1995, 1998; Ward et al. 1999, 2001*)	– Kanapoi (Kenia) – Allia Bay (261-1) (Kenia)	*Estebaranz et al. 2006b, 2007; 2012; Martínez 2010*
Homo sp. (indeterminado)	4	– SE 1579 – KNM-ER-1814; KNM-ER-3734; KNM-ER-6128	– Miembro 5 West – Miembros: Upper KBS, Upper Burgi , KBS	– 2,6–1,4 Ma – 1,88 ± 0,02–1,64 Ma (*Wood 1991, 1992; Kuman & Clarke 2000; Prat et al., 2005; Curnoe & Tobias 2006; Ungar et al. 2006b; Grine et al. 2009; Ungar & Scott 2009; Pickering & Kramers 2010*)	– Sterkfontein (Sudáfrica) – Koobi Fora (Kenia)	*Martínez 2010*

[a] Todas las muestras proceden finalmente de la colección de dientes de Homínidos del *Unitat d´Antropologia* del *Departament de Biologia* de la *Universitat de Barcelona* (Galbany et al. 2004b).

[b] Se indican algunas referencias bibliográficas relacionadas con las dataciones de las unidades litoestratigráficas de los especímenes analizados y la descripciones de los fósiles.

[c] Estudios de microdesgaste dental de la superficies vestibulares en los cuales las muestras han sido analizados previamente.

Los dientes de homininos fósiles proceden de las colecciones osteológicas del *National Museum of Tanzania* (***NMT***), Dar es Saalam, Tanzania; *National Museums of Kenya* (***NMK***), Nairobi, Kenia; *National Museum of Ethiopia* (***NME***), Addis Ababa, Etiopía; *Transvaal Museum of Natural History* (***TMNH***), Pretoria, Sudáfrica; *University of the Witwatersrand* (***TUW***), Johannesburgo, Sudáfrica y *Arusha Museum of Natural History* (***AM***), Arusha, Tanzania. Por otro lado, los dientes de los Primates cercopitécidos y hominoideos actuales proceden de los siguientes museos: *American Museum of Natural History* (***AMNH***), Nueva York, EE.UU; *Anthropological Institute and Museum* (***IMAZ***), *Universität Zürich*, Zurich, Suiza; *Natural History Museum* (***NHML***), Londres, RU; *Harvard Museum of Comparative Zoology* (***HMCZ***), Cambridge, Massachusetts, EE.UU. y *National Museum of Kenya* (***NMK***), Nairobi, Kenia.

Los especímenes analizados han sido agrupados y analizados siguiendo los mismos criterios utilizados en estudios previos y basados en su clasificación por especie, preferencia alimentaria y nicho ecológico (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009; Galbany 2006; Martínez et al. 2004; Martínez 2010; Estebaranz et al. 2009a; 2012; Estebaranz 2011). De este modo, la muestra de Primates no-humanos incluye las siguientes especies: *Gorilla gorilla* (*n*=31), *Papio anubis* (*n*=27), *Chlorocebus aethiops* (*n*=14), *Cercopithecus sp.* (*n*=10) –que incluye *C. mitis* (*n*=7) y *C. neglectus* (*n*=3)– y *Pan troglodytes* (*n*=10) (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009) (Tabla 4).

Por su parte, la muestra de homininos está compuesta por: *Paranthropus robustus* (*n*=29), *Australopithecus afarensis* (*n*=26), *Australopithecus africanus* (*n*=19), *Homo habilis* (*n*=11), *Paranthropus boisei* (*n*=10), *Homo ergaster* (*n*=7), *Paranthropus aethiopicus* (*n*=7) y *Australopithecus anamensis* (*n*=5) (Estebaranz et al. 2007, 2009a, 2012; Martínez 2010; Martínez et al. 2004) (Tabla 5).

3.1.3. Textura del microdesgaste vestibular en Primates no-humanos

Para el análisis de microtextura del microdesgaste dental vestibular se seleccionó una muestra de 91 réplicas de dientes procedentes de diversas colecciones osteológicas que corresponden, en todos los casos, a especímenes adultos de ambos sexos de primates africanos muertos en libertad y agrupados en siete taxones (Tabla 6). Dichos taxones incluyen las siguientes especies: *Cercopithecus sp.* (*n*=9) –*C. mitis* (n=7) y *C. neglectus* (*n*=2)–, *Chlorocebus aethiops* (*n*=12), *Cercocebus/Mandrillus* (*n*=7) –*C. torquatus* (*n*=3) y *M. sphinx* (*n*=4), que se agruparon siguiendo el mismo procedimiento que en estudios previos–, *Colobus sp*. (*n*=19) –*C. abyssinicus* (*n*=3), *C. angolensis* (*n*=2), *C. badius* (*n*=5) y *C. polykomos* (*n*=9)–, *Gorilla gorilla* (*n*=13), *Pan troglodytes* (*n*=9) –*P. t. troglodytes* (*n*=2), *P. t. schweinfurthii* (*n*=3) y *P. t. verus* (*n*=4)– y *Papio anubis* (*n*=22).

Tabla 6. Tamaño de los taxones de la muestra de Primates no-humanos detallado por origen geográfico y colecciones osteológicas**.**

Taxón [a]	*n*	*Origen*	*Museos* [b]
Cercopithecus sp.	9	Kenia, Uganda	*NMK*
Chlorocebus aethiops	12	Kenia	*NMK*
Cercocebus/Mandrillus	7	Gabón, Camerún, Congo, Liberia	*IMAZ*
Colobus sp.	19	Kenia y Liberia	*NMK, IMAZ*
Gorilla gorilla	13	Camerún	*NHML, IMAZ, AMNH*
Pan troglodytes	9	Camerún, RDC, Tanzania, Liberia, Uganda	*IMAZ, NHML, NMK, AMNH, PMAE*
Papio anubis	22	Kenia	*NMK*
Total	91		

[a] Algunos taxones incluyen distintas especies, tal como se detalla a continuación: *Cercopithecus sp.* –*C. mitis* (*n*=7) y *C. neglectus* (*n*=2)–; *Cercocebus/Mandrillus* –*C. torquatus* (*n*=3) y *M. sphinx* (*n*=4)–; *Colobus sp.* –*C. abyssinicus* (*n*=3), *C. angolensis* (n=2), *C. badius* (n=5) y *C. polykomos* (*n*=9)– y, *Pan troglodytes* –*P. t. troglodytes* (*n*=2), *P. t. schweinfurthii* (*n*=3) y *P. t. verus* (*n*=4)–.

[b] Los códigos de los museos son: ***NMK****, National Museum of Kenya, Nairobi, Kenia;* ***IMAZ,*** *Anthropological Institute and Museum, Universität Zürich, Zürich, Suiza;* ***NHML****, Natural History Museum, London, RU;* ***AMNH****, American Museum of Natural History, New York, EE.UU.;* ***PMAE****, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Cambridge, Massachusetts, EE.UU.*

En la Tabla 6 se detalla el origen de los pecímenes considerados. Al igual que en los estudios previos de esta muestra (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009), se examinó un diente por individuo, en su mayoría segundos molares (M2), izquierdos y mandibulares (Tabla 7). Gran parte de esta muestra también se utilizó en el estudio del comportamiento de las variables del microdesgaste vestibular mediante análisis discriminantes, descritos en el apartado anterior (*3.1.2*) (Galbany 2006; Galbany et al. 2004b).

Tabla 7. Descripción de los dientes de Primates no-humanos analizados por especie y arcada dental.

Taxón	*n*	*Tipo de diente*		*Lado*		*Arcada*	
		M1	*M2*	*Izq.*	*Der.*	*Inf.*	*Sup.*
Cercopithecus sp.	9		9	8	1	7	2
Chlorocebus aethiops	12	2	10	12		12	
Cercocebus/Mandrillus	7		7	7		7	
Colobus sp.	19		19	18	1	16	3
Gorilla gorilla	13		13	9	4	13	
Pan troglodytes	9		9	7	2	9	
Papio anubis	22		22	17	5	22	
Total	91	2	89	78	13	86	5

n=número de especímenes o dientes por taxón; **M1**= primer molar; **M2**= segundo molar; **Izq.**=izquierdo; **Der.**=derecho; **Inf.**=inferior; **Sup.**=superior.

3.1.4. Textura del microdesgaste vestibular en homininos fósiles

El análisis de la microtextura vestibular sólo se aplicó a los géneros *Paranthropus* y *Australopithecus*. Se analizó la textura del microdesgaste dental de las superficies vestibulares de 13 molares pertenecientes a tres especies de homininos fósiles africanos: *Australopithecus afarensis* (*n*=6), *Australopithecus africanus* (*n*=4) y *Paranthropus robustus* (*n*=3), procedentes de los yacimientos de Hadar, Sterkfontein y Swartkrans, respectivamente (Tabla 8).

Tabla 8. Tamaño muestral y origen de los dientes de homininos fósiles analizados [a].

Especies	*n*	*Especímenes fósiles*	*Unidad Litoestratigráfica*	*Yacimiento*
Australopithecus afarensis	6	AL_198_1; AL_417-1a; AL_333W_1a; AL_188_1; AL_442_1; AL_288_1i;	Sidi Hakoma (SH); Denen Dora (DD); Kada Hadar (KH)	Hadar (Etiopía)
Australopithecus africanus	4	STS17; STS37; STS53; STW291	Miembro 4 (Type Site)	Sterkfontein (Sudáfrica)
Paranthropus robustus	3	SK6; SK13; SK834	Miembro 1	Swartkrans (Sudáfrica)

[a] Todas las muestras son réplicas dentales depositadas en la colección de dientes de Homínidos de la *Unitat d´Antropologia* del *Departament de Biologia* de *la Universitat de Barcelona* (Galbany et al. 2004b).

La muestra está compuesta, en su mayoría por segundos molares del lado izquierdo de la mandíbula (M2) (Tabla 9).

Tabla 9. Descripción de los dientes de homininos fósiles analizados por especie y arcada.

Taxón	*n*	*Tipo de diente*		*Lado*		*Maxilar*	
		M1	*M2*	*Izq.*	*Der.*	*Inf.*	*Sup.*
Australopithecus afarensis	6	-	6	3	3	5	1
Australopithecus africanus	4	3	1	1	3	1	3
Paranthropus robustus	3	2	1	1	2	1	2
Total	13	5	8	5	8	7	1

n=número de especímenes o dientes por taxón; **M1**= primer molar; **M2**= segundo molar; **Izq.**=izquierdo; **Der.**=derecho; **Inf.**=inferior; **Sup.**=superior

Las texturas del microdesgaste vestibular de los homininos fósiles se compararon con las de 66 molares correspondientes a seis especies de Primates no-humanos actuales: *Cercopithecus mitis* (*n*=6), *Chlorocebus aethiops* (*n*=12), *Colobus polykomos* (*n*=9), *Gorilla gorilla* (*n*=13), *Pan troglodytes verus* (*n*=4) y *Papio anubis* (*n*=22) (véase apartado *3.2.6*). En todos los casos se analizó un diente por individuo, tanto en las muestras de homininos fósiles como en las de Primates no-humanos actuales, sumando en total una muestra de 79 especímenes en este estudio.

3.1.5. Simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro*

Para la realización de las simulaciones tafonómicas experimentales con agentes abrasivos y erosivos se utilizaron tubos *Falcon*, matraces, pipetas, pH-metro y, especialmente, una incubadora *Hybridization Incubator Combi-H FINEPC®* (Figura 9), con la que se realizaron los experimentos haciendo rotar las muestras a velocidad (r.p.m.) y temperatura (ºC) controladas.



***Figura 9**. Incubadora Hybridization Incubator Combi-H FINEPC® (izquierda) utilizada para simular el arrastre de sedimentos y para evitar la precipitación de las sales de hidroxiapatita durante la erosión del esmalte por ácidos en las series de simulaciones experimentales in vitro por agentes tafonómicos. Además, se observa el interior de la incubadora donde se aprecia el movimiento rotatorio que simula el arrastre por la rotación de los tubos Falcon (derecha).*

Se emplearon diversos materiales que simularon distintos agentes tafonómicos para las respectivas series experimentales. En la primera serie se realizaron 4 experimentos *in vitro*, en tres de ellos se estudiaron los efectos de la erosión química con diferentes agentes y en el cuarto se analizó el patrón de microdesgaste sobre la superficie del esmalte tras diversas exposiciones a un agente altamente abrasivo (Tabla 10). En base a la experiencia recogida de esta primera serie de experimentos, se realizaron otros 6, cuatro correspondieron a agentes que simulaban abrasiones físicas y dos a erosiones químicas (Tabla 11).

3.1.5.1. Agentes tafonómicos de la primera serie de experimentos

En cada uno de los experimentos con ácidos se utilizaron tanto dientes de origen clínico como uno arqueológico con el fin de constatar las diferencias en las alteraciones entre los dientes frescos (clínicos) y secos (arqueológicos), debido a que la deshidratación afecte a las propiedades físicas del esmalte (Burnett & Zenewitz 1958; Bonte et al. 1988; Betke et al. 2006). En los experimentos con ácidos los dientes arqueológicos procedieron de la colección de Valencia, mientras que en los el experimento abrasivo sólo se utilizaron dientes arqueológicos (n=2) procedentes del yacimiento de La Olmeda.

Tabla 10. Agentes tafonómicos de la primera serie de las simulaciones experimentales *in vitro*.

	Agente tafonómico	*pH de los ácidos / diámetro partículas*	*Tipo de agente*	*Origen del agente tafonómico*
Experimento 1	HCl 2,5%	pH 0,67	erosión ácida	Disolución desde Ácido Clorhídrico 37% QP *Panreac* ®
Experimento 2	Ácido acético 20%	pH 1,82	erosión ácida	Disolución desde Ácido Acético 96% PA *Panreac* ®
Experimento 3	Ácido cítrico	pH 2,16	erosión ácida	Zumo de limón exprimido
Experimento 4	Partículas de Al_2O_3	80 μm 150-95 MESH	abrasión física, fricción	Corindón puro, Al_20_3 al 99,7% suministrado por la Dra. E. Fernández, UCM, Madrid

Emulando las experiencias de los experimentos de simulación de la tafonomía realizada por King et al. (1999b), para el Experimento 1 se utilizó ácido clorhídrico al 2,5% (pH 0,67) que simuló la digestión estomacal de un depredador. En el Experimento 2 se utilizó ácido acético (AcOH) al 20% (pH 1,82), que simuló el efecto de los alimentos ácidos sobre la superficie de los dientes pero buscando una elevada intensidad de erosión. En cambio, en el Experimento 3 se empleó ácido cítrico, procedente de zumo de limón (pH 2,16), para simular mejor el efecto de los alimentos ácidos sobre el esmalte, dado que el pH del ácido cítrico es algo mayor que el del AcOH. Con estos dos ácidos débiles se buscó registrar los cambios en los patrones dado que experiencias anteriores informaron que el ácido clorhídrico lograba una destrucción rápida del esmalte (King et al. 1999b). La medición precisa de los pH de los ácidos se realizó con un pH-metro digital de laboratorio antes de la inmersión de los dientes en los respectivos ácidos en cada una de las exposiciones.

Por último, para el Experimento 4 se utilizaron partículas de oxido de aluminio (Al_2O_3) de 150-95 MESH y 80 μm (Tabla 10) de diámetro para inducir desgaste por fricción, debido a la conocida capacidad abrasiva de este material para la limpieza y granallado en los procesos de trabajo de los laboratorios dentales.

3.1.5.2. Agentes tafonómicos de la segunda serie de experimentos

Cuatro de los experimentos de esta segunda serie se diseñaron para estudiar el efecto sobre el patrón de microdesgaste de agentes que causan desgaste físico-abrasivo sobre la superficie del esmalte. Los otros dos experimentos se diseñaron para estudiar el efecto de agentes erosivos causantes de interacciones ácido-químicas sobre las superficies del esmalte (Tabla 11).

Como agentes abrasivos se eligieron cenizas y arenas para simular la acción abrasiva del sedimento. Estos agentes difieren tanto en el tamaño como en la dureza de sus partículas. En el Experimento 5 se utilizó ceniza volcánica fina proce-

dente de la última erupción del volcán Chaitén en mayo de 2008 y extraída en Futaleufú, Provincia de Palena (Chile). En el Experimento 6 se utilizó ceniza volcánica gruesa procedente de la rivera del Lago Corredizo en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Neuquén (Argentina). Para el Experimento 7 se utilizó arena de playa negra procedente de Punta de Lobos, Pichilemu (Chile) y finalmente en el Experimento 8 fue utilizada arena de playa blanca procedente de Castelldefels (España) (Tabla 11).

Tabla 11. Agentes tafonómicos utilizados en la segunda serie de las simulaciones experimentales *in vitro*.

	Agente	*Origen*	*Diámetro partículas / pH*	*Principales componentes de los agentes tafonómicos*
Exp. 5 *(abrasión física)*	Ceniza Fina	Futaleufú, Palena, Chile	5-50 μm	Compuesta mayoritariamente por fase amorfa (principalmente sílice volcánico). En fase cristalina (minoritaria) se identifica: Cuarzo, Cristobalita, Andesita. [a]
Exp. 6 *(abrasión física)*	Ceniza Gruesa	Lago Corredizo, Neuquén, Argentina	500–3.000 μm	Compuesta mayoritariamente por fase amorfa (principalmente sílice volcánico), y en minoría en fase cristalina se identifica: Albita, Hornblenda magnesio-férrica. [a]
Exp. 7 *(abrasión física)*	Arena Negra de Playa	Punta de Lobos, Pichilemu, Chile	200–1.000 μm	Compuesta por fase amorfa parcialmente (probablemente sedimentos volcánicos). En fase cristalina (mayoritaria) se identifica: Cuarzo, Corindón, Cristobalita, Andesita, Diópsido férrico. [a]
Exp. 8 *(abrasión física)*	Arena Blanca de Playa	Castelldefels, Barcelona, España	200–800 μm	Compuesta escasamente por fase amorfa y en su mayoría por fase cristalina, donde se identificó: Cuarzo, Calcita, Dolomita, Albita, Clinocloro, y Moscovita. [a]
Exp. 9 *(erosión ácida)*	Ácido Acético 5%	Disolución desde Ácido Acético 96% PA *Panreac*®	pH 4,5	$C_2H_4O_2$ M= 60,05 EINECS: 200-580-7
Exp. 10 *(erosión ácida)*	Ácido Cítrico 5%	Disolución desde Ácido Cítrico anhidro 99% PS Panreac®	pH 4,5	$C_6H_8O_7$ M=192,13 EINECS: 201-069-1

M=Peso molecular. **EINECS**= Numeración en *European Inventory of Existing Chemical Substances*.
[a] Muestras analizadas por la *Unitat de Difracció de Raigs X* del *Serveis Cientificotècnics* de la *Universitat de Barcelona*, referencia DRX103* (Anexo 1).

El tamaño de las partículas fue medido en el laboratorio de la *Unitat d'Antropologia* (*Universitat de Barcelona*) mediante regleta de medida 10X a 35X aumentos utilizando un microscopio estereoscópico *Leica*® Modelo *EZ4 D* con iluminación por sistema de *leds*. Se registraron los tamaño de las partículas que componen los agentes tafonómicos abrasivos empleados, observándose diferencias notables (Tabla 11). Por ejemplo, la ceniza fina midió de 5 a 50 μm mientras que las partículas de la ceniza gruesa midieron de 500 a 3.000 μm aproximadamente. En cam-

bio, las arenas negra y blanca mostraron estar compuestas por partículas de tamaños similares (200-1.000 μm y 200-800 μm, respectivamente) (Tabla 11).

La dureza de las cenizas y arenas se estimó a partir de la identificación de los componentes principales de los agentes tafonómicos utilizados (véase Tabla 11 y Anexo 1). Para la caracterización de la composición se realizaron análisis por difracción de rayos X cuatro muestras pulverizadas de los agentes utilizados para las simulaciones tafonómicas (arenas y cenizas) en la *Unitat de Difracció de Raigs X* del *Serveis Cientificotècnics* de la *Universitat de Barcelona* (Anexo 1). Se observó que las dos cenizas se componen fundamentalmente de una fase amorfa que se relacionaría con sílice de origen volcánico (Tabla 11).

Por tanto, en comparación, las cenizas tendrían mayor dureza que el esmalte dental, ya que se ha observado que el sílice cristalizado presenta un dureza de 6-7 en la escala de Mohs, mientras que el esmalte dental tiene una dureza entre 4,5 y 5 (Mohs 1825; Klockmann & Ramdohr 1961; Tabor 1954; 1970; Ungar 1994a; Galbany 2006; Romero & De Juan 2006). Además, en las fases cristalinas identificadas se detectaron algunos componentes de alta dureza, como cuarzo, cristobalita y andesita en la ceniza fina (escala de Mohs: 7, 6,5 y 6-6,5, respectivamente), así como albita y hornblenda magnésico-férrica en la ceniza gruesa (escala de Mohs: 6-6,5 y 5-6, respectivamente) (Tabla 11 y Anexo 1). Por su parte, la arena negra de Pichilemu empleada en nuestro estudio también está formada por una fase amorfa, pero en forma parcial, probablemente debida a los sedimentos volcánicos (Tabla 11), lo cual puede explicarse por el componente volcánico de la arena procedente de la costa chilena (González-Bonorino 1971; Thornburg & Laverne 1987; Dill 2003). Además, en la arena negra se detectaron componente cristalinos de alta dureza, como el corindón y la andesita, e incluso el diópsido férrico (escala de Mohs: 9, 6-6,5 y 5,5-6,5, respectivamente), a diferencia lo observado en la arena blanca de Castelldefels (Tabla 11 y Anexo 1). De este modo, se podría decir que las cenizas utilizadas en las simulaciones tafonómicas difieren entre si en el tamaño de sus partículas y, en cambio, las arenas se diferenciarían fundamentalmente por el grado dureza de sus partículas, siendo también teóricamente más duras ambas cenizas respecto a las arenas.

Por otra parte, los efectos erosivos en la superficie del esmalte fueron estudiados a través de las simulaciones experimentales 9 y 10. En el Experimento 9 se utilizó una solución al 5% de ácido acético (pH 4,5) y en el Experimento 10 se empleó una solución al 5% de ácido cítrico (pH 4,5). Se eligieron los ácidos acético y cítrico debido a que se encuentran comúnmente en la naturaleza, siendo ambos ácidos débiles y suelen interactuar con el esmalte dental durante la masticación de los alimentos. El pH seleccionado para ambas soluciones varió en un rango entre 4,3 y 5,5 al inicio de la desmineralización superficial de la hidroxia-

patita (Brown et al. 1975; Featherstone 1999; Margolis et al. 1999; Robinson et al. 2000; Wang et al. 2006). Se utilizó un elevada dilución de estos ácidos para posibilita una observación graduada de los efectos erosivos de los agentes tafonómicos sobre los patrones de microdesgaste dental.

3.2. Métodos

En el apartado *3.2.1* se describe la metodología empleada para el análisis del microdesgaste vestibular en dientes postcaninos y en el apartado *3.2.4* se explican en detalle los procesos metodológicos relacionados con el análisis de la textura del microdesgaste. Los detalles metodológicos de los cuatro trabajos realizados son explicados en apartados específicos: *3.2.2*, *3.2.3*, *3.2.5* y *3.2.6*.

3.2.1 Análisis del microdesgaste vestibular en dientes postcaninos

Tanto la caracterización de las alteraciones tafonómicas en los patrones de microdesgaste dental como el estudio del comportamiento de las variables del microdesgaste vestibular se realizó mediante los procedimientos estandarizados y semi-cuantitativos desarrollados para el análisis del patrón de microdesgaste vestibular mediante *SEM* (véase apartado *1.3* de *Introducción* y Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; Galbany et al. 2004a; Romero & De Juan 2012). A continuación se explica en detalle los procedimientos relacionados con dicha técnica de análisis, incluyendo algunos aspectos metodológicos particulares aplicados en los dos primeros trabajos.

3.2.1.1. Elaboración de réplicas dentales de alta resolución

El uso de réplicas de los dientes permite evitar el deterioro de la muestra original tras someterla a las preparaciones previas, tales como las condiciones de vacío o cualquier otra manipulación excesiva (Galbany et al. 2004a; Lozano 2002, 2005). Además, gracias a las réplicas es posible sortear otros problemas, como la dificultad para la manipulación de las muestras originales, ya sea por los obstáculos de algunos museos y/o conservadores, o la imposibilidad de analizar directamente a nivel microscópico las muestras procedentes de especímenes vivos (Beynon 1987; Rose 1983; Galbany et al. 2004a). Adicionalmente, el uso de reproducciones de alta calidad en Paleontología y Antropología permite visualizar las áreas inaccesibles en las muestras originales (Rose 1983; Beynon 1987; Palin-Luc et al. 2002; Lozano 2005).

El proceso de elaboración de las réplicas consta básicamente de dos partes consecutivas: la obtención de un molde o impresión negativa, y a partir de ésta se elabora una copia o réplica en positivo (Galbany et al. 2004a; 2006). Como paso previo a la impresión es necesario realizar una limpieza minuciosa de los dientes

originales. Así, en primer lugar, el esmalte de los dientes se limpia frotando suavemente con bastoncillos de algodón impregnados en acetona (>99,5%) para eliminar posibles agentes consolidantes o grasos. Esto es especialmente importante en los dientes de origen arqueológico o paleontológico ya que están en ocasiones impregnados por consolidantes durante el proceso de recuperación y conservación. En una segunda etapa se limpian las superficies con bastoncillos levemente humedecidos en etanol absoluto para eliminar los posibles restos de acetona adheridos a la superficie. Finalmente, se dejan secar a temperatura ambiente (Galbany et al. 2004a).

El examen a nivel microscópico de la superficie de esmalte dental conlleva elegir un material de impresión que sea capaz de reproducir los rasgos del microdesgaste con adecuada resolución. Además, se espera que dicho material no altere las superficies que se vayan a replicar, ya sea dañándolas o dejando residuos, asimismo, se espera que permitan ser almacenadas conservando su morfología y resolución de detalles a lo largo del tiempo. En este sentido, las siliconas de impresión utilizadas en clínica odontológica constituyen el producto más frecuentemente empleado para el registro de los patrones de microdesgaste (Rose 1983; Gordon 1984a; Grine 1986, 2010; Ungar et al. 1991; 2006a, 2012; Ungar & Spencer 1999; Galbany et al. 2004a; Romero & De Juan 2007; Fiorenza et al. 2009). Se ha observado que estos materiales pueden reproducir los rasgos del desgaste con resoluciones de una fracción de una micra (Teaford & Oyen 1989c) y son capaces de mantener la estabilidad dimensional durante muchos años (Beynon 1987). Además, poseen otras características apropiadas, como son su fácil manipulación, coste moderado y amplia gama de marcas y consistencias accesibles en el mercado.

La silicona dental *President MicroSystem*^{TM} de *Coltène* es un elastómero de silicona por adición de polivinilsiloxano que ofrece la posibilidad de utilizar tres consistencias o viscosidades: baja (*Light body*), media (*Regular body*) y alta (*Heavy body*). Cuanto más viscosa, más fácil es la manipulación, pero al mismo tiempo se pierde la capacidad de resolución en la impresión de los detalles, por lo que se elige comúnmente la forma *Regular* (Galbany et al. 2004a; 2006). La base y el catalizador se combinan mediante un sistema de auto-mezclado que proporciona el fabricante (Keck 1985; Hamalian et al. 2011). El material de impresión se aplica utilizando una pistola dispensadora con una punta fina. Se comienza por la zona de interés con pequeños y suaves movimientos laterales para reducir la formación de burbujas al contactar con la superficie del esmalte, que en nuestro caso es la superficie vestibular de los dientes. La aplicación del material de impresión debe cubrir desde el borde oclusal hasta las raíces de los dientes, incluyendo la unión amelo-cementaria y los bordes proximales, desde mesial a distal, cubriendo toda la corona formando un capuchón (Galbany et al. 2004a). A continuación,

se da paso a la polimerización del material que no excede de los 5 minutos. La impresión negativa endurecida se desprende del original, dejándola sobre una superficie plana con la zona que corresponde al cuello de los dientes hacia arriba. Finalmente, se rellenan los bordes con más silicona de impresión con el objeto de aumentar el zócalo de la futura réplica. Es importante siempre identificar, etiquetar y almacenar correctamente (dentro de bolsas plásticas independientes o sobre *stubs* dentro de cajas rígidas), las muestras, evitando la acumulación de polvo en las superficies de las mismas (Galbany et al. 2004b; Galbany 2006). Las réplicas o positivos analizados han sido confeccionadas utilizando dos tipos de resinas diferentes (Galbany et al. 2004b; Martínez 2010). Por una parte se han elaborado réplicas de resina de poliuretano (*Feropur*® PR-55 + E-55, *Feroca Composites*) exclusivamente en los experimentos *in vitro* para el estudio de las alteraciones tafonómicas, en cambio, se ha utilizado principalmente resina epoxi (Epo-Tek 301, *Química del Aditivo*®) tanto en los especímenes de homininos fósiles (Martínez et al. 2001; Estebaranz et al. 2009a; 2012) como en los Primates no-humanos (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a). En menor medida se utilizó resina de poliuretano *Feropur*® para la confección de las réplicas dentales, tal como se describe en publicaciones anteriores (Galbany et al. 2009; Estebaranz et al. 2012).

Las resinas epoxi son compatibles con los moldes negativos de silicona, conservan gran estabilidad dimensional a lo largo del tiempo (Gordon 1984b; Teaford & Oyen 1989c), poseen adecuada resolución de los detalles microscópicos del desgaste (Rose 1983) y son fáciles de manipular. No obstante, se ha observado que las réplicas de resina de poliuretano *Feropur*® logran el mismo detalle microscópico que las resinas epoxi (Galbany et al. 2004a, 2009), no difiriendo en el tamaño y forma de los detalles microscópicos con respecto a los dientes originales. Además, la polimerización y tiempo de trabajo es más rápido, y, especialmente el coste por réplica es significativamente menor comparado con la resina epoxi (Galbany et al. 2004a; 2006).

Los pasos para la preparación de ambas resinas son similares. Para la preparación de la resina epoxi (*Epo-Tek 301*) se mezclan los dos componentes líquidos en proporción de 1:4 en peso (Parte A y B), en cambio, la resina de poliuretano *Feropur*® consiste en una mezcla de dos componentes líquidos en proporciones iguales de 1:1 en peso. Esta última se compone de una base (*Feropur® PR 55*) de resina de poliol incolora de percloretileno (tetracloroetileno) y de un endurecedor (*Feropur® E 55*) de isocianato de color amarillento basado en difenilmetano diisocianato. A continuación, se centrifuga la mezcla aún en estado plástico-líquido durante 1 minuto a 3.000 rpm (centrifugadora *Orto-Alresa Digicen*). De esta forma se busca eliminar las burbujas de aire dentro la mezcla. Luego, cuidadosamente, se vierte la mezcla de resina dentro de los moldes negativos mediante una pipeta Pasteur antes que endurezca, y se centrifugan nuevamente durante 2-3 minutos a

2.500 rpm (centrifugadora *Meditronic Selecta*) para eliminar las burbujas de aire que pudieran quedar en el molde, mientras la mezcla polimeriza pasando a estado elástico-rígido. Finalmente, se obtiene como resultado una copia de alta resolución de los especímenes (Galbany et al. 2004a, 2006). La centrifugación asegura una réplica de mejor calidad reduciendo el número de burbujas atrapadas en la interfaz molde/réplica (Waters & Savage 1971; Rose 1983; Galbany et al. 2004a).

El periodo de polimerización de la resina epoxi se completa después de 6-8 horas (Rose 1983), pero la experiencia ha demostrado que tras este periodo la superficie de las réplicas sigue pegajosa, por lo que se sugiere esperar al menos 48 horas para retirar las réplicas de los moldes (Galbany et al. 2004a, 2006). Por otra parte, las réplicas de resina de poliuretano solamente se centrifugan una vez, ya que el endurecimiento es más rápido, estando consolidada la copia tras sólo cinco minutos a temperatura ambiente. No obstante, se esperan al menos 24 horas para eliminar los posibles restos de monómeros en la superficie antes de recubrirlas de metal.

Después de retirar las réplicas de los moldes se procede a montarlas con cola termofusible sobre un disco de cobre o en *stubs* de aluminio, aplicando una capa de disolución de plata coloidal sobre la goma de unión (*Electrodag 1415M-Acheson Colloiden*) (Rose 1983; Pérez-Pérez et al. 1999; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2004a, 2006) con el objetivo de mejorar la conductividad y evitar la acumulación de cargas electrostáticas durante la observación con *SEM* (Rose 1983). Finalmente, se metalizan las superficies de las réplicas mediante pulverización catódica con una capa de oro puro de 400 Å utilizando un diodo de *sputtering Ion-sputter Polaron E5000* para facilitar su observación con *SEM* (Galbany et al. 2004a, 2006).

Todas las réplicas analizadas en el presente trabajo presentaron una previa metalización con oro, incluyendo aquellas réplicas estudiadas mediante microscopía confocal de luz blanca y análisis fractal sensible a escala para los análisis microtextura del microdesgaste, a pesar de no ser técnicamente necesario. Esto se debió a que las réplicas utilizadas en estos trabajos (para detalles de las muestras véase los apartados *3.1.3* y *3.1.4* del tercer y cuarto trabajo, respectivamente) han sido analizadas en trabajos previos y por tanto se encontraban previamente metalizadas.

3.2.1.2. Obtención de micrografías del esmalte vestibular mediante *SEM*

Previo a la obtención de las micrografías del microdesgaste de las superficies dentales, se seleccionó la muestra de acuerdo a protocolos estandarizados (Pérez-Pérez 1990; Galbany et al. 2004a). En este contexto, se buscaron superficies de esmalte vestibular en los dientes postcaninos que presentasen microestrías que pudieran ser asociadas con el microdesgaste y bien preservadas, es decir, sin alte-

raciones evidentes *post-mortem*, sin pátina, ausencia de depósito mineral o cualquier daño en las superficies (Galbany et al. 2004a, 2005a, 2006; Estebaranz et al. 2009a). De este modo, fueron eliminadas aquellas muestras que no presentaran buenas condiciones. Esta selección se realizó en base a un examen visual con una lupa binocular *Nikon*® con luz artificial de 10X a 40X aumentos (Estebaranz et al. 2009a; Aliaga-Martínez et al. 2012). Además, como parte del procedimiento, se aplicó aire a presión sobre la superficie de las réplicas para eliminar cualquier partícula de polvo depositada sobre la cubierta de oro antes de introducirlas dentro de la cámara de vacío del *SEM*, con el fin de evitar la acumulación de cargas electroestáticas que pudieran afectar la captación de micrografías (Galbany et al. 2004a; Martínez 2010).

El microscopio electrónico de barrido o *SEM* es una clase de microscopio electrónico que genera imágenes de una muestra mediante un barrido por un haz de electrones de alta energía. La interacción entre los electrones y los átomos que conforman la superficie de la muestra produce diversas emisiones, que se pueden detectar y analizar, que contienen información acerca de la topografía y la composición de la superficie de la muestra. Las muestras pueden ser observadas en condiciones de bajo vacío, alto vacío o de humedad (esta última sólo mediante un microscopio ambiental de barrido o *ESEM*) (Romero et al. 2004). Estos dispositivos tienen gran profundidad de campo, lo que permite enfocar gran parte de la muestra, además, las imágenes (o micrografías) obtenidas son de alta resolución, permitiendo examinar los rasgos con gran detalle (Grimstone 1981; Goldstein et al. 2003). Se requiere que las muestras sean conductoras para ser analizadas, por lo que son recubiertas con una capa delgada de carbono o de un metal altamente conductor (como el oro) cuando no lo son.

Se pueden detectar dos tipos de electrones reflejados en la interacción del haz con la superficie escaneada: electrones primarios o retrodispersados (en inglés, *back-scattered electrons o BSE*) y los secundarios (en inglés, *secondary electrons* o *SE*). La energía de los retrodispersados es prácticamente igual a la energía que presentaban antes de ser reflejados, en cambio, los secundarios presentan menos energía tras la interacción, incluso es posible que algunos no sean capaces de salir de la muestra o que escapen formando trayectorias no rectilíneas (Pérez-Pérez 1990). De esta forma, la posición de los detectores combinado con el tipo de emisión detectada condiciona el tipo de imagen que se obtiene. Los detectores son lentes que se basan en electroimanes que miden la cantidad e intensidad de electrones reflejados desde la muestra y que finalmente conforman una imagen (digital, en el caso de los microscopios empleados en estos trabajos) que mediante diferentes niveles de intensidad de grises representan los rasgos microscópicos de las superficies vestibulares de los dientes analizados (Romero & De Juan 2005).

Se utilizaron diferentes dispositivos según la muestra analizada para la obtención de micrografías en dos dimensiones mediante *SEM*. No obstante, se emplearon similares parámetros de observación para todas las muestras examinadas a través del *SEM*, acorde a los protocolos de trabajo previamente estandarizados (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1999 2003; Galbany et al. 2004a, 2006). Los parámetros variaron únicamente en los especímenes de la primera serie de los experimentos *in vitro* al ser dientes originales y no réplicas de alta resolución metalizadas. La razón de utilizar dientes originales en la primera serie de experimentos se basa en el hecho que no era necesario tener excesivo cuidado con dichas muestras, pues eran dientes extraídos en clínica odontológica o dientes de origen arqueológico prescindibles. Además, de esta forma fue posible reducir el número de pasos previos a la observación (Galbany et al. 2005b), pudiendo obtener alta calidad de las imágenes igualmente (Galbany et al. 2004a). El uso de muestras originales en estos primeros experimentos también permitió probar lo reportado en estudios previos de microdesgaste, donde se observó que el examen de especímenes originales no recubiertos permite la obtención de mejores micrografías en términos de contraste, claridad y profundidad de campo que en las micrografías obtenidas con un *SEM* de electrones retrodispersados (King et al. 1994, 1999a, 1999b; Ungar 1994a), proporcionando imágenes incluso más cercanas a la realidad (Boyde & Cowham 1980; Boyde & Jones 1983). Sin embargo, continuamos utilizando réplicas de resina para las observaciones de la segunda serie de experimentos *in vitro* con el objetivo de registrar y guardar la información de las réplicas para posibles nuevos análisis de imágenes, tal como se realizó con los análisis de microtextura sobre las muestras de Primates no-humanos actuales.

Para la obtención de micrografías se emplearon microscopios electrónicos de diferente manufactura y modelo de los *Serveis Cientificotècnics* (*SCT*) de la *Universitat de Barcelona* y de los *Servicios Técnicos de Investigación y Análisis Instrumental* de la Universidad de Alicante. La descripción detallada de los dispositivos utilizados se expone en los respectivos apartados de cada trabajo de investigación. Sin embrago, cabe destacar que para la obtención de micrografías de los dientes originales de la primera serie de experimentos de simulación tafonómica *in vitro* se utilizó microscopía ambiental de barrido (en inglés, *Environmental Scanning Electron Microscope* o *ESEM*) en la modalidad de presión variable con el modo de emisión de electrones retrodispersados (*BSE*) (Aliaga-Martínez et al. 2012) (Figura 10). En cambio, se utilizaron dispositivos de microscopía electrónica de barrido (*SEM*) en la modalidad de alto vacío usando un detector de electrones secundarios (*SE*) para la obtención de las micrografías sobre las réplicas de la segunda serie de experimentos de simulación tafonómica *in vitro*, así como para la obtención de todas las micrografías de la base de datos de homininos fósiles y Prima-

tes no-humanos analizados en el segundo trabajo, y obtenidas previamente en su mayor parte en trabajos anteriores (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009; Estebaranz et al. 2009a, 2012; Martínez 2010; para más detalles del segundo trabajo véase apartados *3.1.2* y *3.2.3*).

Se estableció un área de observación de acuerdo con los procedimientos estandarizados (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004). Este área corresponde al tercio medio de la superficie vestibular en dientes molares, evitando las zonas de contacto oclusal y cervical. Para ello se disponen las réplicas ya preparadas dentro de la cámara de vacío con el área de observación de la superficie vestibular perpendicular al haz de electrones (Romero & De Juan 2005), horizontalmente con respecto a la unión amelo-cementaria y con cero grados de inclinación (*tilt*) (Galbany et al. 2004a, 2006).

Para la búsqueda del área adecuada se examinaron las superficies con aumentos entre 10X y 50X (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1999; Galbany et al. 2004a, 2006; Estebaranz et al. 2009a). Una vez establecida el área, se obtuvieron las micrografías digitales con un aumento estandarizado en todos los casos de 100X (1280 x 866 pixeles, 1024 x 832 pixeles ó 1293 x 970 pixeles, dependiendo del microscopio utilizado).

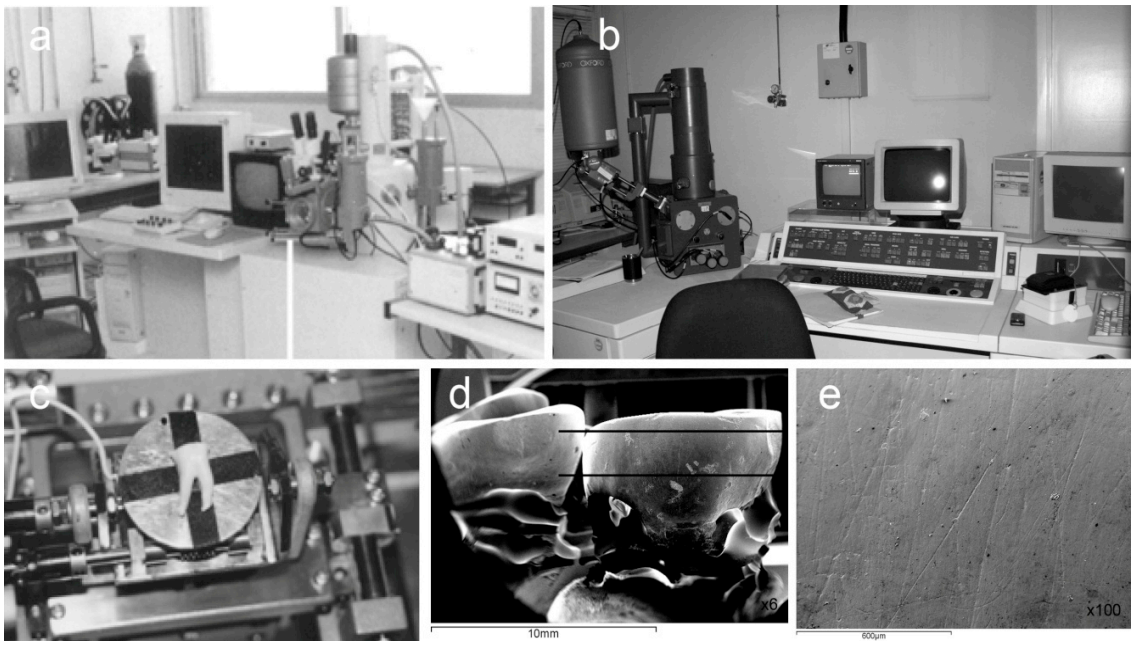


***Figura 10**. Microscopio ambiental de barrido (ESEM) Hitachi S-3000N de los Servicios Técnicos de Investigación y Análisis Instrumental de la Universidad de Alicante (a). Microscopio electrónico de barrido (SEM) Oxford Instruments Stereoscan-360 de los Serveis Cientificotècnics de la Universitat de Barcelona (b). Posición de un diente original en el ESEM para el análisis de la superficie vestibular en la primera serie de experimentos in vitro (c). Réplica dental de resina recubiertas por oro en posición para el análisis del microdesgaste en el SEM (6X aumentos); se destaca el área de observación establecida (tercio medio de la superficie vestibular) (d). Patrones del microdesgaste vestibular a 100X aumentos de la réplica anterior (e) (imágenes propias y adaptadas de figuras de Romero & De Juan 2005 y Martínez 2010).*

La adquisición de las micrografías mediante *SEM* fue realizada a partir de parámetros estandarizados en trabajos previos (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004), esto es, con voltaje de aceleración relativamente bajo, entre 10-15 kV, con una distancia de trabajo (en inglés, *working distance* o *WD*) en un rango entre 15 y 25 mm, dependiendo del tamaño de los dientes examinados, y utilizando un detector de electrones secundarios (*SE*) en la modalidad de alto vacío (Pérez-Pérez et al. 1999; Galbany et al. 2004a; Estebaranz et al. 2009a, 2012). Cabe mencionar que en un estudio previo se ha comprobado que los rasgos del microdesgaste se distinguen menos si coinciden las orientaciones del eje mayor de las microestrías y del detector del *SEM* en las micrografías realizadas con electrones retrodispersados (*BSE*) (Galbany et al. 2004a), por lo que a pesar que las micrografías obtenidas mediante *SE* muestren algo menos relieve sobre la superficie, se ha establecido como protocolo la utilización del modo *SE*, evitando el uso de *BSE*, ya que si las muestras analizadas poseen suficientes diferencias entre las orientaciones de las microestrías esto podría afectar a los resultados.

Los especímenes de la primera serie de experimentos *in vitro* fueron examinados por medio de *ESEM* en modo de bajo vacío a presión parcial de vapor con detector *BSE*, utilizando prácticamente los mismos parámetros estandarizados. Únicamente se modificó el voltaje de aceleración, que se mantuvo a 20 kV (Aliaga-Martínez et al. 2012) ya que permite obtener una mejor calidad del microdesgaste vestibular en la imagen que a un voltaje menor, tal como se ha observado en estudios previos (Romero et al. 2003, 2004; Romero & De Juan 2003, 2005).

3.2.1.3. Tratamiento de las imágenes

Una vez obtenidas las micrografías, fueron tratadas con el programa *Adobe PhotoShop*®. Se utilizaron diferentes versiones del programa (CS, CS3, 5.0 y 6.0), no afectando al proceso, debido a que los procedimientos estandarizados para los análisis de microdesgaste vestibular utilizan funciones básicas del programa informático. Si bien, se utilizó la versión más actualizada del software disponible en cada momento. Por ejemplo, para las micrografías de los experimentos *in vitro* se usaron versiones más modernas debido a que dicho procedimiento se llevó a cabo más recientemente (Aliaga-Martínez et al. 2012). En cambio, para las micrografías relacionadas con la base de datos de homininos fósiles y Primates se utilizadas las versiones más antiguas, debido a que fueron realizadas con anterioridadpor otros investigadores (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009; Estebaranz et al. 2009a, 2012; Martínez et al. 2004; Martínez 2010). En esta etapa, las micrografías digitales fueron recortadas en un área cuadrada de 0,56 mm^2 (Pérez-Pérez et al. 1999; Galbany et al. 2004a, 2005b) (Figura 11). A continuación se aplicó el filtro *high pass* (50 pixeles) para eliminar los efectos de sombra en

la imagen y se realizó un ajuste automático de los niveles de grises para mejorar el contraste. Este proceso es de uso habitual para la caracterización del patrón de microdesgaste ya que permite maximizar la resolución sin producir alteraciones en la imagen (Galbany et al. 2004a).

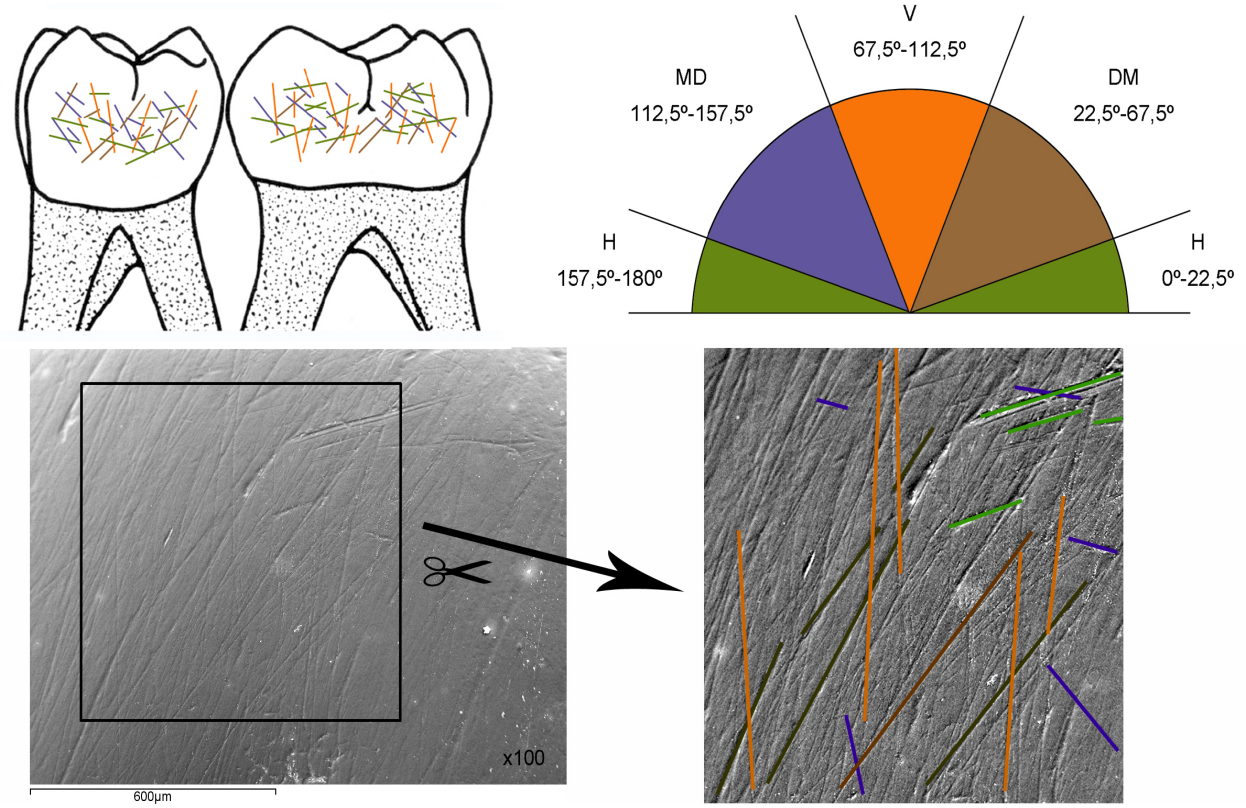


***Figura 11**. Esquemas de la distribución de las microestrías en molares (arriba-izquierda), categorizadas en ángulos de 45º (arriba-derecha): horizontales (H), disto-mesiales (DM), verticales (V) y mesio-distales (MD) (adaptado de Pérez-Pérez et al. 1994 y Galbany 2006). Micrografías SEM de microestrías sobre la superficie vestibular a 100x aumentos: abajo-izquierda se observa la imagen adquirida con el área de 0,56 mm² marcada, la cual es recortada y tratada como se ilustra en la imagen de abajo-derecha, donde se muestra como se identifican y registran las microestrías según los procedimientos metodológicos establecidos (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004).*

3.2.1.4. Obtención de las variables del microdesgaste vestibular

En un siguiente paso fueron identificadas, contadas y medidas de forma semi-automática todas las microestrías en cada una de las imágenes recortadas, siguiendo los procedimientos metodológicos establecidos (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004). Las microestrías se identificaron manualmente con el software *Sigma Scan ProV* de *Systat Software* (*Systat Software Inc.*, San José, California, EEUU). Este programa informático permite medir de forma semi-automática el número total (o densidad) de microestrías, sus longitudes (en μm) y sus orientaciones (con respecto a la unión

amelo-cementaria) (Galbany et al. 2004a; Pérez-Pérez et al. 1999). No obstante, para ello el operador identifica las microestrías basándose en criterios preestablecidos: una microestría se define como una rasgo lineal sobre la superficie del esmalte con una proporción al menos cuatro veces más larga que ancha (4:1) y de longitud mínima de 15 μm, independientemente de su curvatura (Pérez-Pérez et al. 1999). Las orientaciones de las microestrías son categorías basadas en la angulación que se produce respecto a la unión amelo-cementaria a intervalos de 45° en un espectro de 0 a 180 grados (considerado como eje horizontal). Razón por lo cual se obtienen cuatro categorías: Vertical (V), entre 67,5°-112,5°; Horizontal (H), entre 0-22,5° y 157,5°-180,0°; Mesio-oclusal a Disto-cervical (MD), entre 112,5°-157,5° en dientes inferiores izquierdos o superiores derechos y entre 22,5°-67,5° en dientes inferiores derechos o superiores izquierdos; y finalmente Disto-oclusal a Mesio-cervical (DM), entre 112,5°-157,5° en dientes inferiores derechos o superiores izquierdos y entre entre 22,5°-67,5° en dientes inferiores izquierdos o superiores derechos (Pérez-Pérez 1990; Galbany et al. 2004a; Pérez-Pérez et al. 1994) (véase Figura 11). Nótese que las orientaciones MD y DM dependen de la posición del diente en la boca dado que estas categorías se definen en función del hipotético desplazamiento primario, de mesial a distal y de oclusal a cervical, de una partícula abrasiva en la boca, formando una estría mesio-distal (MD). La formación de una microestría disto-mesial (DM) requiere un desplazamiento preferente de distal a mesial, aunque el movimiento del alimento en la boca puede ser complejo.

Para cada categoría de orientación se calculó la densidad o número de las microestrías (N), la longitud media (X) y la desviación estándar de la longitud de las microestrías (S). De este modo se obtiene un total de 15 variables cuantitativas continuas: NT, XT, ST, NH, XH, SH, NV, XV, SV, NMD, XMD, SMD, NDM, XDM y SDM, que generalmente muestran distribuciones normales (Pérez-Pérez 1990; Galbany, et al. 2004a; Pérez-Pérez et al. 1999). Las variables NT, XT y ST se refieren a la densidad, longitud media y variabilidad de la longitud (desviación estándar) de todas las microestrías presentes en cada imagen analizada (Figura 11).

3.2.2. Alteraciones tafonómicas en los patrones de microdesgaste dental

Se realizaron dos series de simulaciones experimentales *in vitro* para caracterizar las alteraciones tafonómicas en los patrones de microdesgaste vestibular causadas por agentes tafonómicos que provocan daños en las superficies del esmalte dental tanto a través de erosión (química) como mediante abrasión por partículas (física). De esta forma, se comparó la densidad y longitud de las microestrías en las superficies vestibulares de los especímenes a medida que fueron expuestos a un agente abrasivo o erosivo.

La primera serie de experimentos se llevó a cabo con cuatro experimentos con

sólo dos dientes en cada experimentación, entre los cuales también se distinguieron los cambios en los patrones de microdesgaste, teniendo en cuenta del mismo modo el posible efecto entre dos tipos de esmalte dental (dientes de origen arqueológico y dientes actuales extraídos de una clínica dental). Pese a que la cuantificación de los cambios del patrón de microdesgaste se realizó mediante tipos de análisis estadísticos en relación al tamaño muestral, fue posible por otro lado, sentar las bases de una segunda serie de seis experimentos con el objetivo de obtener los valores medios de los cambios en los patrones de microdesgaste a medida que son expuestos a condiciones de tafonomía i*n vitro* en varios dientes (cinco dientes por experimento), y de esta manera observar las tendencias en los cambios de forma más clara y precisa. En la segunda serie de experimentos también se utilizaron agentes que provocan efectos erosivos (ácidos) y abrasivos (partículas de sedimentos) sobre el esmalte dental, pero esta vez se dosificaron los tiempos de exposición, los grados de acidez y los tipos y grosores de las partículas de los agentes utilizados. Esto se realizó teniendo en cuenta tanto la experiencia anterior, como la capacidad de daño potencial de los agentes empleados. De esta forma, se obtuvo un registro de los cambios moderados y se logró efectuar pruebas que constatasen si los patrones varían o no significativamente frente a las simulaciones tafonómicas *in vitro*.

3.2.2.1 Diseño de la primera serie de simulaciones experimentales

Los dientes seleccionados para la primera serie de simulaciones *in vitro* fueron sumergidos en el respectivo ácido por lapsos sucesivos de 30 minutos en las tres simulaciones de erosión química, registrándose el patrón de microdesgaste mediante las técnicas de análisis estandarizadas (véase apartados anteriores) en los diferentes períodos establecidos: antes de la exposición o *baseline* (Tiempo 0), después de 30 minutos (Tiempo 1) y después de 60 minutos (Tiempo 2). En el Experimento 2 las muestras fueron sometidas a 30 minutos más de exposición, sumando 90 minutos en total (Tiempo 3).

En la simulación por abrasión del Experimento 4 se hicieron rotar las muestras dentro de tubos *Falcon* con 15 ml de Al_2O_3 dentro de la incubadora *Hybridization Incubator Combi-H FINEPC®* a velocidad constante de rotación (34 rpm) sobre un perímetro de 60 cm (Figura 9). Los registros del cuarto experimento se llevaron a cabo tras períodos de exposición consecutivos de 72 horas y que equivalen a distancias o longitudes de arrastre (LAE): después de 72 h (4.320 min) o Tiempo 1, que equivale a 88.218 metros; después de 144 h (8.640 min) o Tiempo 2, equivalente a 176.256 metros; tras 216 horas (12.960 min) o Tiempo 3, equivalente a 264.384 metros; y finalmente después de 288 horas (17.280 min) o Tiempo 4, equivalente a 352.512 metros de arrastre (Tabla 12).

Se utilizó la conversión a distancias o longitudes de arrastre (LAE) para facili-

tar la comparación con estudios similares llevados a cabo con anterioridad (King et al. 1999b). Pese a que en dichos experimentos los cambios en el esmalte fueron constatados en períodos de tiempos determinados, los recipientes en los que fueron inmersos los dientes y las velocidades de rotación de aquellos experimentos fueron diferentes a los que se pudieran lograr a través de los dispositivos utilizados en las dos series de simulaciones experimentales *in vitro* de los trabajos aquí presentados, lo que convierte la utilización de la LAE en un óptimo referente temporal para comparar con aquellos experimentos o cualesquiera que indiquen alguna referencia para calcular una distancia de arrastre.

Tabla 12. Esquema del diseño de los experimentos 1, 2, 3 (erosión ácida) y 4 (abrasión física) correspondientes a la primera serie de simulaciones tafonómicas *in vitro*.

	Tipo de Diente [a]	***N***	***Exposición al agente tafonómico in vitro***									
			Tiempo 0		***Tiempo 1***		***Tiempo 2***		***Tiempo 3***		***Tiempo 4***	
			min	***LAE***	***min***	***LAE***	***min***	***LAE***	***min***	***LAE***	***min***	***LAE***
Exp. 1 HCl 2,5%	extracción clínica [b]	2	0	-	30	-	60	-	-		-	-
	arqueológico [c]	2	0	-	30	-	60	-	-		-	-
Exp. 2 Ac. acético 20%	extracción clínica [b]	3	0	-	30	-	60	-	90	-	-	-
	arqueológico [c]	3	0	-	30	-	60	-	90	-	-	-
Exp. 3 Ac. cítrico (z. limón)	extracción clínica [b]	2	0	-	30	-	60	-				
	arqueológico [c]	2	0	-	30	-	60	-				
Exp. 4 partículas de Al_2O_3	arqueológico [d]	4	0	0	4.320	88,2	8.640	176,2	12.960	264,4	17.280	352,5
	arqueológico [d]	4	0	0	4.320	88,2	8.640	176,2	12.960	264,4	17.280	352,5

N= número de exposiciones; **LAE**= distancias o longitudes de arrastre equivalentes, en kilómetros.
[a] Dos dientes por cada experimento. [b] Donados por una clínica odontológica de Alicante. [c] Cementerio de la segunda mitad del siglo XIX (Valencia). Colección del Departamento de Biotecnología, *Universidad de Alicante*. [d] Yacimiento medieval de los siglos XI al XII de La Olmeda (Palencia). Colección del *Departament de Biologia Animal, Universitat de Barcelona*.

Acorde a la metodología estandarizada para el análisis del microdesgaste vestibular (Pérez-Pérez et al. 1994; Galbany et al. 2004a), en esta primera serie de experimentos de simulación tafonómica *in vitro* se obtuvieron micrografías de las superficies de dientes originales (véase apartado *3.2.1.2*).

Por este motivo se utilizó microscopía ambiental de barrido (*ESEM*) en la modalidad de presión variable con el modo de emisión de electrones retrodispersados (*BSE*). Las micrografías fueron realizadas con dos dispositivos diferentes: un *ESEM Quanta 200 FEI* perteneciente a los *Serveis Cientificotècnics* de la *Universitat de Barcelona* y un *Hitachi S-3000N* perteneciente a los *Servicios Técnicos de Investigación y Análisis Instrumental* de la Universidad de Alicante (Aliaga-Martínez et al. 2012) (Figura 10).

Las micrografías obtenidas en la *Universidad de Alicante* correspondieron a los Tiempos 0, 1 y 2 de los Experimentos 1 (ácido clorhídrico al 2,5%, pH 0,67) y 2

(ácido acético al 20%, pH 1,82). En cambio, las micrografías obtenidas en la *Universitat de Barcelona* corresponden a todas las micrografías del Experimento 3 (ácido cítrico como zumo de limón, pH 2,16) y 4 (abrasión por partículas de óxido de aluminio, Al_2O_3) y a las micrografías del Tiempo 3 del Experimento 2 (Aliaga-Martínez et al. 2012).

3.2.2.2. Diseño de la segunda serie de simulaciones experimentales

Para la segunda serie de experimentos *in vitro*, se introdujeron cinco dientes en 5 tubos *Falcon* con 15 ml de cada agente abrasivo para evaluar cada uno de los experimentos de forma independiente. Tal y como se procedió para la primera serie de simulaciones experimentales *in vitro*, se hicieron rotar los dientes para simular el arrastre de sedimentos mediante una máquina incubadora (*Hibridación Incubadora Combi-H de FINEPCR®*), dibujando un perímetro de 60 cm para una rotación completa (Figura 9). Se mantuvieron constantes la temperatura (37° C) y la velocidad de rotación a 25 rpm a lo largo de todos los tiempos de exposición: después de 1, 2, 3, 4 y 5 días, es decir, tras 1.44 min, 2.880 min, 4.320 min, 5.760 min y 7.200 min, respectivamente. Cada tiempo de rotación de 24 horas corresponde a una distancia o longitud de arrastre de 21.600 metros (Tabla 13).

Tabla 13. Esquema del diseño de los experimentos 5, 6, 7, 8 (abrasión física), 9 y 10 (erosión ácida) de la segunda serie de simulaciones tafonómicas *in vitro* [a, b]

		Exposición al agente tafonómico in vitro [c]											
	N	***Tiempo 0***		***Tiempo 1***		***Tiempo 2***		***Tiempo 3***		***Tiempo 4***		***Tiempo 5***	
		min	***LAE***	***min***	***LAE***	***min***	***LAE***	***min***	***LAE***	***min***	***LAE***	***min***	***LAE***
Exp. *5* *Ceniza fina*	5	0	0	1.440	21,6	2.880	43,2	4.320	64,8	5.760	86,4	7.200	108
Exp. *6* *Ceniza gruesa*	5	0	0	1.440	21,6	2.880	43,2	4.320	64,8	5.760	86,4	7.200	108
Exp. *7* *Arena negra*	5	0	0	1.440	21,6	2.880	43,2	4.320	64,8	5.760	86,4	7.200	108
Exp. *8* *Arena blanca*	5	0	0	1.440	21,6	2.880	43,2	4.320	64,8	5.760	86,4	7.200	108
Exp. *9* *Ac. acético 5%*	5	0	-	10	-	20	-	30	-	40		50	-
Exp. *10* *Ac. cítrico 5%*	5	0	-	10	-	20	-	30	-	40	-	50	-

N= número de exposiciones al respectivo agente tafonómicos; **LAE**= longitudes de arrastre equivalentes, en kilómetros.

[a] Cinco dientes por cada experimento. [b] Los dientes previenen de un yacimiento medieval de los siglos XI al XII de La Olmeda (Palencia). Colección del *Departament de Biologia Animal, Universitat de Barcelona*. [c] Cada "Tiempo" corresponde a un periodo de exposición, el Tiempo 0 (*baseline*) a los dientes antes de cualquier experimentación y el Tiempo 5 (total del experimento) a la exposición total de los especímenes a cada agente tafonómico.

En cuanto a los experimentos erosivos con ácidos débiles, se sumergieron cinco dientes en 5 tubos *Falcon* que contenían 15 ml de ácido acético (AcOH) (pH

4,5) y otros cinco de ácido cítrico (pH 4,5) durante tiempos de exposición de 10 minutos (10 min, 20 min, 30 min, 40 min y 50 min). Igualmente fue utilizada la misma máquina incubadora pero a velocidad más baja con el fin de evitar la adhesión del precipitado de iones de calcio y fosfato a la superficie del esmalte ya que podría afectar a la posterior visibilidad de los rasgos del microdesgaste. Después de cada exposición ácida, los dientes se lavaron con agua destilada durante 1 minuto, con el fin de detener la acción del ácido, dejándose secar durante 24 horas a temperatura ambiente. Se registró el patrón de microdesgaste vestibular de todas las muestras mediante las técnicas de análisis estandarizadas (Pérez-Pérez et al. 1994; Galbany et al. 2004a) después de cada de período de exposición a los agentes y al principio de cada experimento (Tiempo 0, Tiempo 1, Tiempo 2, Tiempo 3, Tiempo 4 y Tiempo 5).

Cabe señalar que se desarrolló un protocolo para controlar la selección de la misma área de observación en todos los exámenes mediante el *SEM* en el mismo diente, en ambas serie de experimentos, con el objetivo de registrar longitudinalmente los cambios de los patrones de microdesgaste. De hecho, esta es la parte más compleja en este tipo de estudios, ya que se debe tener particular precaución en captar micrografías en la misma área exposición tras exposición a los agentes tafonómicos con similares condiciones de observación entre ellas (kilovoltaje, *spot*, posición e inclinación de la muestra, distancia de trabajo y la modalidad de emisión de electrones) (véase Romero et al. 2012).

En primer lugar, se procedió a obtener imágenes a menores aumentos con el fin de identificar los rasgos característicos, tales como grandes microestrías o alteraciones en el esmalte que pudieran ayudar a identificar en los diferentes controles el área seleccionada. A continuación se utilizaron las micrografías del Tiempo 0 (y además las de los tiempos anteriores, si es que era necesario) de cada diente para proyectar en una pantalla de ordenador adicional que se tenía a disposición de forma paralela, y así poder captar el área exacta para las comparaciones.

El registro del patrón de microdesgaste vestibular de todas las observaciones de la segunda serie de experimentos de simulación tafonómica *in vitro* se efectuó sobre réplicas de resina de alta resolución recubiertas con una capa de oro (Pérez-Pérez et al. 1994; Galbany et al. 2004a) (véase apartados *3.2.1.1* y *3.2.1.2*). Todas las micrografías obtenidas se realizaron mediante un microscopio electrónico de barrido (*SEM*) modelo *Oxford Instruments Stereoscan-360* en la modalidad de alto vacío usando un detector de electrones secundarios (*SE*) perteneciente a los *Serveis Cientificotècnics* (*SCT*) de la *Universitat de Barcelona* (Figura 10).

3.2.3. Comportamiento de las variables del microdesgaste vestibular

Debido a que la base de datos analizada en este trabajo proviene de muestras y

resultados de estudios anteriores (véase apartado *3.1.2*), la obtención de las variables de microdesgaste vestibular fue realizada por diferentes investigadores. De este modo, los moldes negativos de los homininos fósiles fueron obtenidos por A. Pérez-Pérez (*Universitat de Barcelona*, España), P. Ungar (*University of Arkansas*, EEUU), M. Teaford (*John Hopkins University School of Medicine*, EE.UU). y F. Grine (*Stony Brook, State University of New York*, EE.UU.). La mayoría de las réplicas positivas fueron realizadas por M. Teaford, a excepción de los especímenes de homininos africanos del *OLAPP Group* (*Olduvai Landscape Project*) en Arusha, Tanzania, que fueron realizados por L. Martínez (*Universitat de Barcelona*, España). Todas las impresiones y réplicas de todos los especímenes de Primates no-humanos fueron realizadas por J. Galbany (*Universitat de Barcelona*, España), a partir de los dientes *in situ* de los primates originales en las respectivas colecciones osteológicas.

Las micrografías de los homininos africanos y de Primates no-humanos fueron obtenida con los *SEM Hitachi-2300* y *Cambridge Stereoscan-120*, ambos pertenecientes al *Serveis Cientificotècnics* (*SCT*) de la *Universitat de Barcelona* (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009; Estebaranz et al. 2009a, 2012; Martínez 2010). Las réplicas fueron examinadas por J. Galbany, L. Martínez y F. Estebaranz (*Universitat de Barcelona*, España).

La identificación, contaje y medición de las microestrías de los especímenes *P. aethiopicus*, *P. boisei*, *P. robustus*, *H. habilis* y *H. ergaster* fue realizada por L. Martínez (Martínez 2010), las de los especímenes *A. anamensis* y *A. afarensis* fueron obtenidos por F. Estebaranz (Estebaranz et al. 2009a, 2012) y las de todos los primates *Hominoidea* y *Cercopithecoidea* por J. Galbany (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009). En la elaboración de las bases de datos se midió el error intra- e inter-observador al tratarse de un problema importante en este tipo de estudios (Grine et al. 2002; Galbany et al. 2005b). Dichos errores se encontraron dentro del rango de valores esperados para investigadores experimentados en microdesgaste (Galbany et al. 2005b; Estebaranz et al. 2009a; Martínez 2010), siendo similar a lo observado en estudios previos de análisis del microdesgaste en superficies oclusales (Grine et al. 2002).

Los rasgos del microdesgaste vestibular de los 210 especímenes analizados se caracterizaron mediante las 15 variables cuantitativas continuas ya indicadas (NT, XT, ST, NH, XH, SH, NV, XV, SV, NMD, XMD, SMD, NDM, XDM y SDM) siguiendo el protocolo para el análisis de los patrones de microdesgaste vestibular (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; Galbany et al. 2004a). Las variables empleadas en los análisis del microdesgaste-vestibular caracterizan el número, longitud y orientación (respecto al plano horizontal del diente) de las microestrías presentes en las superficies analizadas (véase apartado *3.2.1.4*).

3.2.3.1. Diseño de modelos y análisis del patrón de microdesgaste

La base de datos total (conformada por 210 casos) fue subdividida en 5 *conjuntos de datos* o submuestras (Tabla 14) que se analizaron por separado para evaluar el rendimiento discriminatorio y clasificatorio de las variables de microdesgaste vestibular. Se aplicaron múltiples series de análisis discriminantes lineales (*Lineal Discriminant Analysis*, *LDA*) a cada conjunto de datos de forma paulatina y ordenada, cambiando el número de variables, el orden de entrada, la estrategia de introducción de las variables en los modelos discriminantes y las opciones de clasificación (Tabla 15), dado estos factores pueden ser determinantes en el resultado del análisis (Sheets et al. 2006; Kovarovic et al. 2011).

Tabla 14. Conformación y tamaño muestral de los *conjuntos de datos* analizados mediante Análisis Discriminante (*LDA*) sobre las variables del microdesgaste vestibular.

Subgrupo de especies	***Especies***	***n***	***Conjuntos de datos***
Homininos fósiles africanos	*Homo sp.*	4	*Conjunto de datos 3* 9 especies *n*= 118
	A. anamensis	5	
	P. aethiopicus	7	
	H. ergaster	7	
	P. boisei	10	
	H. habilis	11	
	A. africanus	19	
	A. afarensis	26	
	P. robustus	29	
Primates no-humanos actuales	*G. gorilla*	31	*Conjunto de datos 5* 5 especies *n*= 132 / *Conjunto de datos 4* 5 especies *n*= 132
	P. anubis	27	
	C. aethiops	14	
	Cercopithecus sp.[a]	10	
	P. troglodytes	10	
	Total	210	

Conjunto de datos 2 5 especies *n*= 92

Conjunto de datos 1 14 especies *n*= 210

[a] Incluye a *Cercopithecus mitis* (*n*=7) y *Cercopithecus neglectus* (*n*=3).

El análisis discriminante lineal (*LDA*) implica el cálculo de una función teórica, llamada *función discriminante* o f*unción canónica* (*FD*), que es resultado de la combinación lineal de dos o más variables *independientes* (también llamadas *predictoras*). Estas funciones lineales se basan en el método de clasificación de Fisher. La aplicación de las funciones obtenidas a un nuevo conjunto de datos permite clasificar nuevos casos en relación con las agrupaciones del modelo discriminante predictivo diseñado. Así, las funciones discriminantes discriminan entre los grupos definidos *a priori* (Sheets et al. 2006; White & Ruttenberg 2007; Hair et al. 2009; Kovarovic et al. 2011), maximizando la varianza entre-grupos *versus* la intra-grupos. El número de funciones discriminantes que se obtienen depende del número grupos de la variable de agrupación o *dependiente*, siendo el número de *FD* iagul al número de grupos menos uno. No obstante, si el número de variables *predictoras* es menor que el número de grupos, entonces el número máximo de

funciones será igual al número de variables *predictoras*. En nuestro caso, las *variables predictoras* se seleccionan entre las variables de microdesgaste vestibular (Pérez-Pérez et al. 1994, 1999), siendo 15 el número máximo, y el número de grupos depende del número de especies consideradas en cada *conjunto de datos* o submuestra analizada (Tabla 14).

Las series de *LDA* consintieron en llevar a cabo diversos análisis discriminantes en cada uno de los *conjuntos de datos*, seccionando en primer lugar las 15 variables de microdesgaste y a continuación reducir las variables progresivamente hasta llegar a sólo 2 variables de microdesgaste (Tabla 16). También se realizaron modelos discriminantes modificando las condiciones de discriminación de los modelos, como la probabilidad *a priori*, el tipo de matriz de varianza-covarianza utilizado o el método de selección de variables *independientes*.

3.2.3.1.1. Estructura de los *conjuntos de datos* estudiados

Los resultados estadísticos de cada análisis discriminante realizado con los diferentes *conjuntos de datos* sirvieron para de analizar la capacidad de discriminación de las variables y parámetros seleccionados. Las diferentes configuraciones diseñadas para cada *conjunto de datos* se muestran en la Tabla 14.

***Conjunto de datos* 1.** En esta submuestra se incluyó toda la muestra: 210 especímenes de 14 especies diferentes, con los tamaños de los grupos distribuidos de forma desigual. Las agrupaciones se basan a la pertenencia de los especímenes a una u otra especie, lo que en este caso significa que el *conjunto de datos 1* está conformado por 14 grupos.

***Conjunto de datos* 2**. En esta submuestra fueron incluidos únicamente los Primates no-humanos, lo que incluyó 92 ejemplares de 5 especies diferentes con los tamaños de los grupos distribuidos desigualmente: *Gorilla gorilla* (*n*=31), *Papio anubis* (*n*=27), *Chlorocebus aethiops* (*n*=14), *Cercopithecus sp.* (*n*=10) –incluye a *C. mitis* (*n*=7) y *C. neglectus* (*n*=3)– y *Pan troglodytes* (*n*=10).

***Conjunto de datos 3*.** Esta submuestra incluyó únicamente especies de hominínos fósiles: 118 ejemplares de 9 especies diferentes, con los tamaños de los grupos también distribuidos de forma desigual: *Paranthropus robustus* (*n*=29), *Australopithecus afarensis* (*n*=26), *Australopithecus africanus* (*n*=19), *Homo habilis* (*n*=11), *Paranthropus boisei* (*n*=10), *Homo ergaster* (*n*=7), *Paranthropus aethiopicus* (*n*=7) y *Australopithecus anamensis* (*n*=5).

***Conjunto de datos 4*.** Esta submuestra incluyó 132 especímenes pertenecientes a las 5 especies con más de 15 especímenes, incluidos Primates no-humanos y hominínos fósiles, y con los tamaños de los grupos parecidos: *Gorilla gorilla* (*n*=31), *Paranthropus robustus* (*n*=29), *Papio anubis* (*n*=27), *Australopithecus afarensis* (*n*=26) y *Australopithecus africanus* (*n*=19). En este conjunto de datos se cumple el

Tabla 15. Esquema de las estrategias utilizadas en los diferentes *conjuntos de datos* analizados. Se indican los procedimientos utilizados para la introducción de las variables predictoras en las series de *LDA* realizadas y opciones de clasificación.

Conjunto de datos	***Especies incluidas***	***Métodos para la selección de variables***		***Opciones de clasificación***	
		Orden de entrada [b]	***Estrategia de introducción*** [d]	***Probabilidades previas*** [d]	***Matriz de covarianza*** [d]
Test [a]	*P. robustus*, *A. africanus*, *G. gorilla*	Selección manual: la cual se basa en la creación de las variables utilizadas en los análisis del microdesgaste dental de las superficies vestibulares.	Método directo y Método paso a paso	Iguales para todos los grupos. Calculadas tomando en cuenta los tamaños de los grupos	Intra-grupos y Grupos separados [e, f]
1	Todas				
2	Primates actuales no-humanos				
3	Homininos fósiles				
4	con más 15 especímenes				
5	con más 15 especímenes	PCA previo [c]			

[a] Todas las variables analizadas en el *Conjunto de Datos Test* fueron tratadas previamente mediante el proceso *data rank-transformed* (para detalles de este procedimiento véase apartado *3.3.1*).
[b] Se refiere al procedimiento establecido para la introducción de variables a las series de LDA.
[c] Se basa en el factor más alto de un *PCA* (*Principal Component Analysis*) realizado con las 15 variables de microdesgaste.
[d] Se utilizaron ambos procedimientos en todos los *conjuntos de datos* para todas las series de LDA
[e] Por matriz de covarianza intra-grupos combinada.
[f] Por matrices de covarianza de los grupos separados.

supuesto estadístico recomendado sobre el número de casos por grupo en los *LDA*, que debe ser mayor al número de variables predictora (Pinches 1980; Klecka 1980; Huberty 1984; Kovarovic et al. 2011; Tabachnick & Fidell 2007). No se buscó cumplir necesariamente con la homocedasticidad de las variables debido a la dificultad asociada al analizar restos antiguos de origen arqueológico o paleontológico (DeGusta & Vrba 2003; Kovarovic et al. 2011).

Conjunto de datos 5. Esta submuestra incluyó los mismos especímenes que el *conjunto de datos 4* pero se utilizaron como variables *predictoras* los componentes principales derivados de un *Principal Component Analysis* (*PCA*) realizado sobre el total de variables de microestriación.

3.2.3.1.2. Conjunto de datos *Test*

Además de los 5 *conjuntos de datos* se creó un *conjunto de datos ideal* o conjunto de datos *Test* a partir la base de datos original. La finalidad de este conjunto de datos es dotar de mayor robustez a los análisis para compararlos con las 5 muestras definidas (Tabla 14), que no cumplen todos los requeridos estadísticos para la aplicación del *LDA* (análisis discriminante lineal).

La aplicación de los *LDA* a este conjunto *Test* conlleva contrastar previamente una serie de supuestos o hipótesis que las variables *predictoras* y de *agrupación* deben cumplir para el correcto rendimiento de un modelo discriminante. Para la óptima aplicación de la regla de clasificación de Fisher (mediante funciones discriminantes lineales) no basta con una distribución normal de los datos, sino que es necesario que las matrices de varianzas-covarianzas sean iguales entre los grupos (*homocedasticidad* de los datos). El no cumplimiento de este supuesto indica que uno de los grupos es significativamente más variable que otro, lo que provoca que aumenten las probabilidades de no clasificar correctamente los datos. El análisis discriminante lineal es altamente sensible a los valores atípicos, por lo que la falta de homogeneidad en las varianzas puede indicar la presencia de valores extremos (*outlyers*) en uno o más grupos. Además, el exceso de heterogeneidad de varianzas puede significar que las pruebas de significación no sean fiables (por ejemplo, los estadísticos *F* o las pruebas de contraste *chi-cuadrado* de las lambdas de Wilks), especialmente si el tamaño de la muestra es pequeño y la división de la variable *dependiente* (de agrupación) es muy desigual. La ejecución de un análisis discriminante implica la aplicación conjunta de la prueba *M de Box* para verificar la homocedasticidad de una base de datos, cuyos resultados pueden ser solicitados de forma sencilla al respectivo paquete estadístico (p. ej. *SPSS*®). Este test permite contrastar la hipótesis nula (H_0) de igualdad de las matrices de varianzas-covarianzas de los grupos. La prueba consiste en la obtención del estadístico *M*, cuyo cálculo depende de la matriz de varianzas-covarianzas combinada de los grupos, del número de total casos, del número de casos de los grupos y del número de grupos. El estadístico *M* presenta una distribución similar al estadístico *F* de *Snedecor* (si se cumplen los supuestos del mismo) por lo que su contraste permite rechazar H_0 cuando se obtiene un *p*-valor pequeño ($p<0,05$) y, por tanto, interpretar que uno de los grupos analizados varía significativamente más que otro.

La homocedasticidad en las bases de datos es el supuesto *a priori* más difícil de cumplir para realizar un *LDA* (DeGusta & Vrba 2003; Kovarovic et al. 2011). Esto se debe a que cuando se utilizan modelos discriminantes en este tipo de muestras es bastante frecuente observar disparidades en los tamaños de los grupos, además de que el tamaño de las muestras suele ser bastante limitado (Kovarovic et al. 2011). Del mismo modo, es difícil observar condiciones de homocedasticidad en las bases de datos de microdesgaste vestibular, ya que la preservación del patrón suele ser escasa, tal como han descrito estudios previos (Estebaranz et al. 2009a, 2012; Romero et al. 2013).

A partir de la base de datos total, para este estudio se elaboró una base de datos que se comportarse como un "conjunto de datos ideal", cumpliendo todos los requisitos y supuestos estadísticos propuestos para una óptima aplicación de un

modelo discriminante lineal, y se comparó con las bases de datos de los 5 *conjuntos de datos* "reales". Esta base de datos (*Conjunto de datos Test*) se confeccionó con tan sólo 3 especies del total de la muestra, pero con un alto número de casos en cada grupo: *P. robustus* (*n*=29), *A. africanus* (*n*=19) y *G. gorilla* (*n*=31). Para seleccionar esta muestra se tuvo en cuenta la recomendación sobre el tamaño de los grupos y que no deben ser muy diferente entre ellos, lo que también se cumplió en los *conjuntos de datos 4* y *5*. Asimismo, se tuvo especial precaución para que el *Conjunto de datos Test* presentase igualdad entre las matrices de varianzas-covarianzas (homocedasticidad), requerimiento que no fue posible cumplir con las variables originales, que fueron tratadas previamente mediante el proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (*Data rank-transformed*) (véase apartado *3.3.1*). Además, se aseguró el cumplimiento de los otros supuestos estadísticos *a priori*: que la variable dependiente sea discreta (especie), que el número de casos o especímenes por grupo fuera superior al número de variables independientes y al número de grupos, que la pertenencia a los grupos sea excluyente, que presente normalidad multivariante y que no se observe nocolinealidad entre las variables independientes (ausencia de correlación entre variables). Esta última condición se cumplió particularmente en los análisis realizados con 8, 3 y 2 variables predictoras en los modelos.

3.2.3.1.3. Selección de las variables predictoras para las series de *LDA*

Tras realizar el primer análisis discriminante con las 15 variables de microdesgaste vestibular en cada *conjunto de datos*, se utilizaron dos métodos diferentes para seleccionar y ordenar las variables *predictoras* que fueron incluidas en los subsiguientes análisis de cada *conjunto de datos*: 1) selección manual de las variables (realizado en los *Conjuntos de datos 1-4* y *Test*) y 2) selección basada en los resultados obtenidos en un análisis previo de componentes principales (*PCA*), que se realizó únicamente con el *conjunto de datos* 5.

Para el método de selección manual se utilizó el orden en que usualmente son presentadas las 15 variables de microdesgaste vestibular (p. ej. Pérez-Pérez 1990; Lalueza Fox et al. 1996a; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999) como procedimiento básico de introducción de variables en las series de *LDA*: NT, XT, ST, NH, XH, SH, NV, XV, SV, NMD, XMD, SMD, NDM, XDM y SDM. Las primeras variables de microdesgaste no incluidas como predictoras en el siguiente análisis discriminante utilizando este método de selección manual fueron la que se refieren al total de microestrías (NT, XT y ST) y se llevaron acabo los respectivos *LDA* con 12 variables en cada *conjunto de datos* (NH, XH, SH, NV, XV, SV, NMD, XMD, SMD, NDM, XDM y SDM). Las variables *totales* realmente expresan la misma información contenida por el conjunto de las otras 12 variables de microdesgaste (Lalueza Fox et al. 1996a; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; Romero et al. 2013), por lo que se

Tabla 16. Procedimientos utilizados para la selección de variables predictoras en los diferentes conjuntos de datos. Se detallan las variables introducidas en las series de *LDA*.

Tipo	*Conjunto de datos*	*Variables introducidas* [a]	
		Nº	*Listado*
Selección manual [b]	1, 2, 3, 4 y *Test* [d]	15	NT, XT, ST, NH, XH, SH, NV, XV, SV, NMD, XMD, SMD, NDM, XDM, SDM
		12	NH, XH, SH, NV, XV, SV, NMD, XMD, SMD, NDM, XDM, SDM
		10	NT, XT, NH, XH, NV, XV, NMD, XMD, NDM, XDM
		8	NH, XH, NV, XV, NMD, XMD, NDM, XDM
		3	NT, XT, ST
		2	NT, XT
PCA previo [c]	5	15	XT, ST, SMD, XH, XMD, SH, XDM, XV, SDM, NV, SV, NT, NDM, NH, NMD
		12	XT, ST, SMD, XH, XMD, SH, XDM, XV, SDM, NV, SV, NT
		10	XT, ST, SMD, XH, XMD, SH, XDM, XV, SDM, NV
		8	XT, ST, SMD, XH, XMD, SH, XDM, XV
		3	XT, ST, SMD
		2	XT, ST

[a] Ordenadas según como fueron ingresadas inicialmente al modelo. Lo que no es igual al orden en que ingresan y conforman las respectivas funciones canónicas, ya que se relaciona con los resultados del análisis (véase apartado *4.2.1* de *Resultados* y Tablas 32-33)

[b] Basada en la creación directa de las variables de las microdesgaste vestibular.

[c] Se basa en el factor más alto de un PCA (*Principal Component Analysis*) realizado con las 15 variables de microdesgaste vestibular.

[d] Todas las variables analizadas en el *Conjunto de datos Test* fueron tratadas mediante el proceso *data rank-transformed* (para detalles véase apartado *3.3.1*).

espera que presenten alta correlación con estas variables. No incluirlas en un modelo multivariante permite observar el efecto de la alta colinealidad entre los predictores, situación que se sugiere evitar en la aplicación de modelos discriminantes. Recientemente se ha destacado la alta correlación entre las variables totales y el resto de las variables de microdesgaste vestibular, por lo que se ha propuesto evitar su uso al aplicar pruebas estadísticas multivariantes (Romero & De Juan 2007; Romero et al. 2013). También se realizaron análisis discriminantes con 10 variables, eliminando las variables de dispersión (ST, SH, SV, SMD, SDM), quedando las variables de densidad y longitud media de las microestrías (Tabla 16). Las variables de microdesgaste vestibular indicadoras de la variabilidad de las longitudes medias muestran una alta correlación con variables de longitud media y densidad de microestrías (Estebaranz et al. 2012).

En el siguiente paso se analizaron únicamente 8 variables en cada *conjunto de datos*, que corresponden a las variables de número (o densidad) y longitud media de las microestrías (Tabla 16), que *a priori* no cabe esperar que esten correlacionadas entre si (o no significativamente), descartándose así las variables *totales* y las variables relativas a las desviaciones estándar.

Por último, se realizaron dos análisis adicionales con un número mínimo de variables: uno con 3 variables (las variables t*otales*: NT, XT y ST) y otro con tan sólo 2 (densidad total y longitud media: NT y XT) (Tabla 16). El propósito de estas últimas series de análisis fue observar el valor de discriminación de los parámetros de microdesgaste *de resumen* en la clasificación de individuos.

El segundo método de selección de variables predictoras se basó en los resultados obtenidos mediante un análisis de componentes principales (*PCA*) realizado al total de la submuestra de forma previa y que incluyó las 15 variables originales de microdesgaste, realizado exclusivamente en el *Conjunto de datos 5* (Tabla 16). Este es un procedimiento estándar comúnmente utilizado en los estudios de discriminante con el fin de mejorar la selección de los predictores (Sheets et al. 2006; DeGusta & Vrba 2003; Kovarovic et al. 2011). Se utilizó la puntuación de los coeficientes de cada variable para el primer factor del *PCA* para determinar el orden de seleccionan de las variables predictoras, que resultó ser XT, ST, SMD, XH, XMD, SH, XDM, XV, SDM, NV, SV, NT, NDM, NH, NMD. A continuación, en los sucesivos análisis se eliminaron variables en orden inverso a su peso inicial. Así, en el primer análisis se utilizaron 15 variables, en el segundo se eliminaron tres (quedando 12), en el tercero se eliminaron cinco (10 variables), después se excluyeron siete (8 variables) y finalmente se utilizaron sólo tres y dos variables. La descripción de las variables incluidas en todos los *conjuntos de datos* mediante ambos métodos se resume en la Tabla 16.

3.2.3.1.4. Introducción de predictores: métodos directo y paso a paso

Una de las características del análisis discriminante lineal es que la construcción de las funciones discriminantes depende de las variables predictoras incluidas en un modelo, por lo que la clasificación de los casos en uno u otro grupo se relaciona con las variables *predictoras* que entran en el modelo. La capacidad discriminativa de las variables puede variar considerablemente en función de las variables consideradas, tal como se ha observado en estudios previos (Estebaranz et al. 2009a; 2012; Romero et al. 2013). Además, se pueden utilizar una estrategia de introducción de las variables *predictoras* en un modelo basada en la capacidad discriminativa de las variables (*método paso a paso* o *stepwise method*), que sólo incluye los predictores más informativos, aunque el *método directo* (entrada de todas las variables) es el más habitual (Lalueza Fox et al. 1996a; Pérez-Pérez et al. 1999; Galbany et al. 2002, 2005a, 2009; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Romero et al. 2003; Romero & De Juan 2007; Estebaranz et al. 2006a, 2009a, 2012; Martínez & Pérez-Pérez 2009; Martínez et al. 2012). La estrategia de inclusión por pasos permite obtener información sobre la significación individual de cada variable predictora en la función discriminante, ya que las variables se incorporan al modelo una a una, evaluando su contribución individual a la diferenciación entre los grupos. De esta forma, la construcción de las funciones discriminantes se realiza empleando únicamente las variables que son útiles para la clasificación y se eliminan las que no aportan información clasificatoria según los criterios de *entrada* y *salida* del modelo. Los criterios de entrada permiten seleccionar las variable independiente más predictiva, siendo posible la salida de variables del modelo si

dejan de ser relevantes tras sucesivos pasos. El criterio de entrada y salida de las variables de los modelos discriminantes se basa en los valores del estadístico *F* de la lambda (λ) de Wilks, que mide el cambio de la λ al incorporar (o expulsar) cada una de las variables al modelo. Se utilizaron los valores establecidos por defecto en el método *paso a paso* por el programa *SPSS®*: *F* mayor que 3,83 para la entrada y menor que 2,71 para la eliminación.

3.2.3.1.5. Cambios en las condiciones de clasificación

Por último, se modificaron las condiciones de clasificación *a posteriori* del *LDA*, que afecta a las tasas de clasificación (*CC*, *CV* o *OF*; véase el siguiente apartado) sin modificar la λ de Wilks y el porcentaje de varianza de las funciones discriminantes, ya que no afectan la conformación de las funciones discriminantes, pero sí a los resultados en la clasificación de los casos.

Una manera de controlar los resultados clasificatorios es determinando si las probabilidades previas o *a priori* (*prior probabilities*) de pertenencia a los grupos deben tener en cuenta o no su tamaño. Si no se tiene en cuenta, las probabilidades previas son iguales para todos los grupos, como si todos los grupos tuviesen igual tamaño, de forma que este factor no influye en la clasificación de los casos. Sim embargo, es posible considerar el tamaños de los grupos para calcular las probabilidades de pertenencia a los grupos, es decir, se asigna una probabilidad *a priori* a cada grupo proporcional a su tamaño. En este caso, si un caso posee una puntuación discriminante equidistante de los centroides de dos (o más) grupos, se clasificará en el grupo de mayor tamaño.

También es posible considerar la matrices de varianzas-covarianzas *intra-grupos* o *por grupos separados* para clasificar los casos. Con la primera opción la clasificación se realiza calculando la probabilidad *a posteriori* (que es la probabilidad de un caso de pertenecer a un grupo una vez obtenida su puntuación discriminante) mediante la matriz de varianzas-covarianzas combinada de las variables discriminantes, sin tener en cuenta la variabilidad de las puntuaciones discriminantes dentro de cada grupo (en *SPSS®* esta opción se corresponde con la casilla de verificación *within-groups covariance* en la selección de matrices). En cambio, con la segunda opción la clasificación de los casos se realiza considerando la matrices de varianzas-covarianzas de cada *función* discriminante por separado para calcular las probabilidad *a posteriori*, por lo que se tienen en cuenta las diferencias en la variabilidad de los grupos (en *SPSS®* esta opción se selecciona mediante la casilla de verificación *matrices separate-groups covariance*.

3.2.3.2. Parámetros de evaluación de los análisis discriminantes

Para evaluar el rendimiento discriminativo de las funciones discriminantes de las series de *LDA* realizadas en los diferentes *conjuntos de datos* se estudiaron tres

parámetros: el *porcentaje de varianza de los autovalores* de las dos primeras funciones discriminantes, los valores de la λ de Wilks del contraste de todas las funciones discriminantes (*CF1*) y del contraste de todas las funciones exceptuando la primera (*CF2*). Además, se identificaron las variables de microdesgaste vestibular utilizadas como predictores que presentaron las correlaciones absolutas más altas con las dos primeras funciones discriminantes, independientemente del método de selección de variables utilizado (directo o por pasos). Estas correlaciones lineales entre las variables y las puntuaciones discriminantes de cada función se basan en los coeficientes de correlación brutos, siendo posible que en ciertos casos las variables con alta correlación no sean las que más capacidad discriminativa aporten (podrían incluso quedar fuera del modelo, lo que se indica si corresponde). Sin embrago, estas correlaciones permiten distinguir de forma simple y suficientemente informativa la relación entre determinada función y las variables que la conforman, estimando su contribución a la construcción de las funciones.

La primera (*FD1*) y la segunda (*FD2*) función discriminante de cualquier modelo con más de una función, concentran la mayor parte de la puntuación discriminante de las variables predictoras. Esto se debe a que las funciones se generan de forma jerárquica en un modelo discriminante, de tal forma que la primera función explica el máximo de las diferencias entre los grupos y la segunda el máximo de las diferencias todavía no explicadas, y así sucesivamente hasta alcanzar el 100% de las diferencias existentes (recordemos que el número de funciones está limitado por el número de grupos o el número de variables predictoras). La dos primeras funciones discriminantes son las mayormente seleccionadas para ilustrar los resultados de los análisis discriminantes, sobretodo en los estudios de los patrones del microdesgaste, tanto de las superficies vestibulares como oclusales (p. ej. Pérez-Pérez et al. 1999; Galbany et al. 2005a, 2009; Grine et al. 2006a; Romero & De Juan 2007; Estebaranz et al. 2012; Ungar et al. 2012b).

El principal parámetro para comparar la capacidad discriminativa de cada función es su *autovalor* (o *valor propio*), que corresponde al cociente entre las diferencias *entre* los grupos y la variación que se da *dentro* de cada grupo combinada. El *autovalor* de una función permite comparar cómo se distribuye la dispersión intra-grupos cuando existe más de una función, pero como su valor no tiene máximo, hace difícil su interpretación y comparación con otros modelos (como en el estudio que planteamos). Por esta razón se tiende a utilizar el estadístico λ de Wilks, que se se relaciona estrechamente con los autovalores pero que presenta valores mínimo de 0 y máximo de 1 (rango 0-1) que pueden ser interpretado por sí solo y comparado con otros modelos discriminantes, tal como se realiza en el presente estudio (salvaguardando el hecho de que se analizan modelos compuestos por diferentes especímenes y con diferentes variables independientes). Los autovalores de modelos discriminantes distintos varían con el número de fun-

ciones discriminantes obtenidas, ya que la variabilidad de las diferencias entre los grupos se reparte entre todas las funciones discriminantes. Por tanto, para evaluar la variabilidad de los datos que conforman el modelo y distinguir dónde se concentra la mayor capacidad discriminativa, se consideraron los porcentajes de varianza de los autovalores de las dos primeras funciones discriminantes de los modelos discriminantes obtenidos.

La λ Wilks es una prueba que permite contrastar si las medias multivariantes de los grupos (representadas por los centroides) difieren, indicando el porcentaje de la variabilidad total no debida a las diferencias entre los grupos. Se calcula como el cociente entre la matriz de varianzas-covarianzas *combinada* (medida a partir de las matrices de varianzas-covarianzas de cada grupo) y la matriz de varianzas-covarianzas *total* (medida sobre todos los casos como si pertenecieran a un único grupo). Un valor de λ cercano a 1 significa que las medias de los grupos no difieren (los valores del numerador y denominador serían aproximadamente iguales), lo que en un espacio multidimensional se observaría como una superposición entre los grupos. En cambio, si los valores son cercanos a cero, los grupos presentan una mayores diferencias, ya que a medida que disminuye el valor del cociente significa que la diferencia *entre-grupos* aumenta y la variabilidad *intra-grupos* se hace comparativamente menor con respecto a la variabilidad *total*, lo que finalmente indica un aumento en la diferencia entre las medias de los grupos (Klecka 1980; Lachenbruch & Goldstein 1979; Huberty 1984; Tabachnick & Fidell 2007; Stevens 2009). Por otra parte, considerando los grados de libertad, número de grupos y número de funciones discriminantes, la distribución de λ se aproxima a la distribución de *chi-cuadrado*, con lo cual se ha aprovechado esta condición para contrastar su significación antes de evaluar el la capacidad discriminativa entre grupos. Un *p*-valor significativo (*p*-valor menor a 0,05) asociado a la λ Wilks mediante una transformación *chi-cuadrado* indica que existen diferencias de comportamiento entre las medias de los grupos para el respectivo contraste de funciones, ya sea en el modelo global (*CF1*), para todas las funciones discriminantes excepto la primera (*CF2*) o para todas las funciones excepto la primera y la segunda, etcétera (según el contraste de funciones que se evalúe, lo que depende del número de funciones generadas por el respectivo modelo discriminante). En los *LDA* realizados en el presente estudio, donde los modelos discriminantes presentan más de dos funciones, la evaluación *CF1* consistió en el contraste de la hipótesis nula de que no se pueden distinguir las medias entre los grupos en el modelo completo, que incluye todas las funciones. La evaluación *CF2* consistió en el contraste de la hipótesis nula de que no se pueden distinguir las medias entre los grupos excluyendo a la primera función discriminante. Si el modelo tuviera sólo 2 funciones, entonces *CF2* contrastaría la igualdad de medias de los grupos únicamente en la segunda función. Cabe destacar que las funciones

generadas de un análisis discriminante son ortogonales (independientes entre sí), lo que permite que en modelos con más de tres grupos la primera función (*CF1*) informe sobre las diferencias entre los dos grupos que más se separen, mientras que la segunda (*CF2*) indique las diferencias entre los siguientes grupos que más se distancian en el modelo, y así sucesivamente.

También se analizó la fiabilidad de cada análisis discriminante realizado con el fin de evaluar su capacidad predictiva, independientemente de las diferencias entre los *conjuntos de datos* analizados, ya sea en relación al número de grupos (en este caso especies) o a las variables utilizadas (Titus et al. 1984; White & Ruttenberg 2007; Kovarovic et al. 2011). Dado que el análisis discriminante permite clasificar tanto los casos que componen el modelo como casos nuevos que se quieren clasificar, es importante cuantificar su fiabilidad.

En primer lugar se estudió la tasa de clasificación correcta o *Correct Classification rate* (*CC*), que se define como el porcentaje de casos clasificados correctamente en cada *conjunto de datos* en base a los resultados de los análisis discriminantes lineales realizados. Esta tasa se presenta mediante una tabla de contingencia (llamada *matriz de confusión*) que confronta el grupo nominal (filas) y el pronosticado (columnas) en la clasificación de los casos; los casos correctamente clasificados se localizan en la diagonal de la matriz.

También se analizó el porcentaje de validación cruzada dejando un caso fuera (conocida como *Leave-one-out cross-validation* o *LOOCV*). Este procedimiento proporciona una validación cruzada (*cross-validation*) para determinar el efecto del tamaño muestral sobre la capacidad predictiva de las funciones discriminantes (Huberty 1984; Lachenbruch & Goldstein 1979; Tabachnick & Fidell 2007; Norušis 2008; Strauss 2010). El método consiste en un proceso automatizado en el cual se deja fuera un caso de la muestra para inmediatamente recalcular las funciones discriminantes. El caso "dejado fuera" evalúa la contribución de un caso a la discriminación de los grupos en un análisis. A continuación, el caso retenido se le asigna a uno de los grupos en base a las nuevas funciones. Este procedimiento se repite para cada caso en el respectivo análisis discriminante y se obtiene una segunda matriz de confusión con su correspondiente porcentaje de casos correctamente asignados (tasa de validación cruzada o *Cross-Validation rate, CV*), más conservador que el anterior, con un porcentaje de clasificación correcta más bajo pero más realista (Sheets et al. 2006; White & Ruttenberg 2007; Hair et al. 2009; Kovarovic et al. 2011).

Finalmente, se estudió el sobreajuste de las tasas de éxito, también llamado *Overfitting* (*OF*) o simplemente sobreajuste. Esta tasa corresponde a la diferencia entre *CC* y *CV*, y es utilizada para revelar cuándo (y cuánto) el modelo no se ajusta bien a un conjunto dado de datos determinado (Kovarovic et al. 2011).

3.2.4. Análisis de la textura del microdesgaste vestibular

La metodología utilizada para el análisis de textura del microdesgaste sobre las superficies vestibulares de los dientes analizados se adaptó a partir del protocolo desarrollado por los Drs. P. Ungar y R. Scott para superficies de esmalte oclusal en molares (Scott et al. 2006, 2012; Ungar et al. 2003, 2008b). No obstante, y siguiendo la línea de investigación de los análisis del microdesgaste sobre las superficies vestibulares, se examinó la textura de las áreas vestibulares comúnmente establecidas en el tercio medio de los molares, evitando las zonas de contacto interdental oclusal y cervical (Pérez-Pérez 1990; Galbany et al. 2004a, 2006; Pérez-Pérez et al. 1991, 1994, 1999).

La obtención y procesamiento de los datos fue realizada en el laboratorio de Paleoantropología en la *University of Arkansas* bajo la supervisión del Dr. Peter S. Ungar entre los meses de junio y agosto de 2012 (*Paleoanthropology Laboratory and Neogene Paleoecology Working Group, Department of Anthropology, University of Arkansas, Fayetteville, AR. http://comp.uark.edu/~pungar/index.html*).

En este apartado se describen detalladamente los aspectos relacionados con la metodología de textura del microdesgaste debido a que por primera vez se utiliza esta metodología de análisis sobre las superficies vestibulares de los dientes (para detalles de las muestras empleadas véase los apartados *3.1.3* y *3.1.4*, para sus diseños *3.2.5* y *3.2.6*, y *3.3.4* para el tratamiento estadístico de los datos).

Para describir los procedimientos del análisis de texturas del microdesgaste nos hemos basado en el manual de instrucciones, disponible exclusivamente para los usuarios investigadores del laboratorio de Paleoantropología de la *University of Arkansas*, y en publicaciones sobre la textura del microdesgaste dental (Ungar et al. 2003, 2008b; Scott et al. 2006, 2012; El-Zaatari 2007; Krueger & Ungar 2010; Schubert et al. 2010; El-Zaatari et al. 2011; Scott 2012), así como en nuestra propia experiencia con la metodología y los conceptos relacionados con el análisis fractal sensible a escala y los parámetros de textura del microdesgaste.

3.2.4.1. Obtención de datos mediante microscopía confocal

El análisis de la textura del microdesgaste sobre la superficie vestibular a partir de réplicas de alta resolución se realizó mediante un microscopio perfilómetro confocal de luz blanca modelo *Sensofar®* modelo *PLμ®* (*Sensofar PLμ White-light Confocal Imaging Profiler*, de *Solarius Development Inc*., Sunnyvale, California) (Figura 12) con un objetivo de larga distancia a 100X aumentos, intensidad de luz baja y alta calidad en la resolución de imagen, siguiendo protocolos previos estandarizados (Scott et al. 2006).

Cabe destacar que esa es la primera vez que se analiza la textura de réplicas metalizadas (Peter S. Ungar, comunicación personal, junio 2012). Por esta razón

fue necesario explorar las mejores condiciones para la obtención de imágenes, por ejemplo el equilibrio del brillo debido al reflejo de las superficies metalizadas bajando la intensidad de luz respecto a la indicada en el protocolo de base para obtener imágenes con óptima calidad.

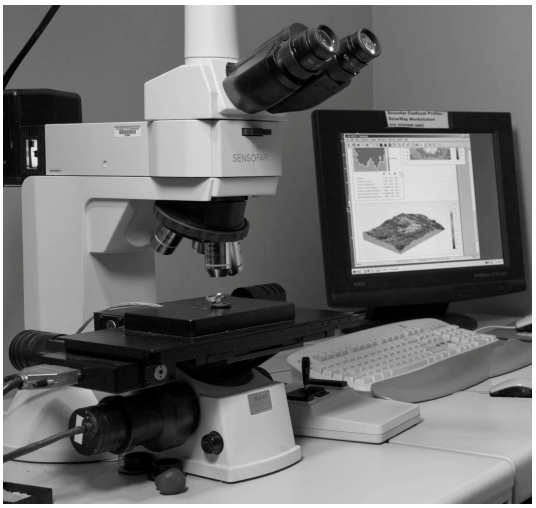


***Figura 12**. Microscopio perfilómetro confocal de imágenes de luz blanca Sensofar® modelo PLμ® (Sensofar PLμ White-light Confocal Imaging Profiler, de Solarius Development Inc., Sunnyvale, California) perteneciente al laboratorio de Paleoantropología en la University of Arkansas (Paleoanthropology Laboratory and Neogene Paleoecology Working Group, Department of Anthropology, University of Arkansas, Fayetteville, AR).*

La microscopía confocal se basa en eliminar la luz reflejada procedente de los planos que están fuera de foco (o los destellos de la lente) de especímenes que son más gruesos que el plano focal. En un microscopio confocal solamente se ilumina una pequeña zona de la muestra (*point illumination*), registrándose el haz luminoso que proviene únicamente del plano focal, de modo que la calidad de las imágenes es mucho mejor que las de campo amplio (Bromage et al. 2003, Pawley 2006; Minsky 2011). Para obtener este efecto se utiliza un colimador de orificio delimitante (*spatial pinhole*) que elimina los haces procedentes de los planos inferiores y superiores lo que incrementa el contraste. Se utiliza un sistema monocromático como fuente de luz. Debido a que sólo se ilumina un punto cada vez, es necesario explorar el espécimen (*scanning*) sobre una imagen ráster regular para la obtención de las imágenes. La muestra es escaneada verticalmente en diferentes planos gracias un sistema de barrido sobre el eje Z, por lo que se obtiene una imagen tridimensional de la superficie en observación (Pawley 2006; Toriwaki & Yoshida 2009). La microscopía confocal es una técnica no destructiva, ya que no hay contacto con la superficie del diente y no se necesitan preparaciones especiales de las muestras, a diferencia del *SEM* que requiere condiciones de vacío o se debe tener en cuenta la conductividad de las superficies a observar (Boyde 1985; Boyde & Fortelius 1991). Por tanto, esta técnica ha ido adquiriendo cada vez mayor popularidad entre las comunidades científica e industrial, aplicándose tanto en las ciencias biológicas como en la inspección de semiconductores y en estudios de ciencia de los materiales.

El protocolo de observación para el montaje de los dientes con microscopio confocal de luz blanca *Sensofar PLμ®* está indicado originalmente para la observación de superficies de esmalte oclusal de la fase II de la masticación (oclusión post-céntrica), sean éstas las facetas 9, x ó 10n (Kay & Hiiemae 1974; Krueger et al. 2008). No obstante, en nuestro trabajo se examinaron superficies vestibulares,

por lo que, como se ha comentado, las instrucciones de montaje se modificaron ligeramente, adaptándose a nuestras necesidades.

Las réplicas se montaron sobre una platina fijándolas con plastilina. Las superficies vestibulares se colocaron perpendicularmente a la fuente de iluminación y al eje del objetivo, orientadas siempre con la linea amelo-cementaria hacia el observador y la superficie oclusal del diente hacia un lado. Así, el lado mesial se orientó a la derecha en los molares derechos inferiores y a la izquierda en los molares izquierdos inferiores, en cambio, en los molares superiores el lado distal estuvo a la derecha en los dientes derechos y a la izquierda en los izquierdos.

Se obtuvieron datos de la superficie de esmalte vestibular de los molares analizados de cada espécimen a partir de cuatro campos de visión (*scan*) adyacentes de 138 × 102 μm, con intervalo de muestreo lateral de 0,18 μm y resolución vertical de 0,005 μm por cada exploración; por lo tanto, en total se obtuvo un área de observación de 276 × 204 μm por cada espécimen (56,304 μm^2) (Ungar et al. 2003; Scott et al. 2005, 2006, 2012) (Figura 13a). Las áreas de observación establecidas en los protocolos de los análisis del microdesgaste vestibular en 2D por medio del *SEM* y 3D (a partir de esta nueva metodología) difieren en una magnitud de 10 aproximadamente: 0,56 mm^2 en el *SEM* y 0,056304 mm^2 en 3D. Se diseñó de esta manera de forma intencionada para facilitar posibles comparaciones entre los datos (Peter S. Ungar, comunicación personal, junio 2012).

Por otro lado, en el microscopio confocal, las superficies niveladas planas se escanean mejor que las superficies que tienen pendientes con ángulos pronunciados. Este microscopio utiliza cinco planos de exploración o niveles por cada μm de profundidad. Así, la superficie de escaneado o *scan* se define en los ejes X e Y mediante el software *PLμ*® del microscopio confocal. Las exploraciones en superficies con pendientes pronunciadas dan lugar a menos puntos muestreados por unidad de longitud de la muestra, además de tiempos de exploración más largos. Por ello es necesario minimizar la inclinación del espécimen y la profundidad de la ventana necesaria para capturar una superficie determinada.

Este procedimiento se logra consiguiendo que las zonas que serán escaneadas en las áreas de observación presenten inclinaciones adecuadas dentro de los límites de profundidad de escaneado. Así, el valor de la profundidad de escaneado se establece mediante el software *PLμ*® sobre el eje Z (*Z Scan*). Para cada adquisición de imágenes se deben establecer los valores del espesor de la superficie que se desea examinar. Se determinan los puntos de inicio y final del área sobre el eje Z de forma que, en la práctica, este recorrido se encuentre dentro de foco. El valor de recorrido *Z Scan* debe ser inferior a 20-30 μm. Las superficies vestibulares presentan mayor convexidad que las facetas de esmalte de la superficie oclusal, por lo que la búsqueda de áreas apropiadas es más compleja en estas superficies.

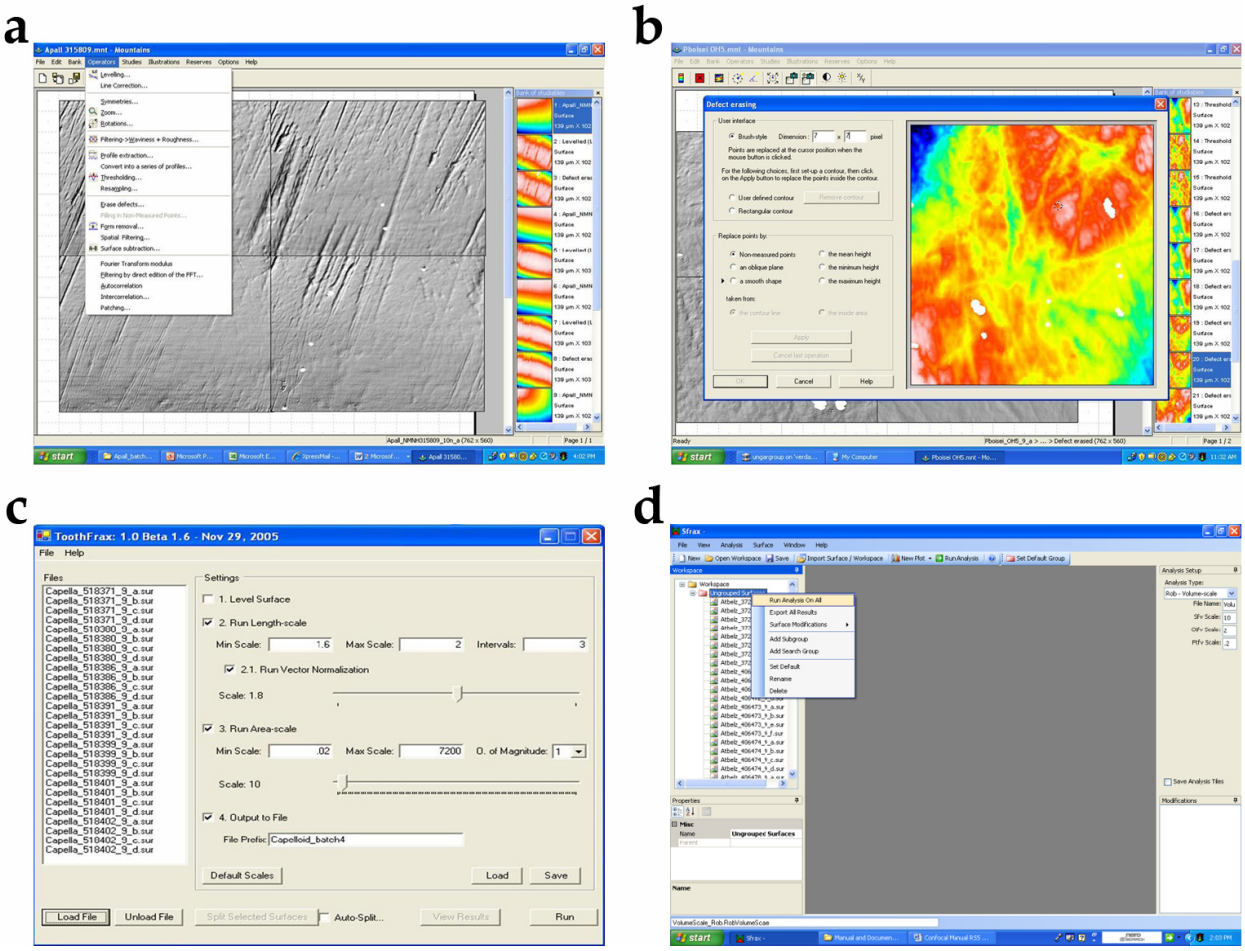


Figura 13. *Capturas de pantallas de tres programas informáticos empleados para el análisis de la textura del microdesgaste vestibular. Se observan los cuatro scans adyacentes de un espécimen con el menú de operadores disponibles (a) y la ventana para el borrado de defectos con SolarMap® (b), así como detalles para la configuración con Toothfrax® (c) y Sfrax® (d).*

Por otro lado, el máximo grosor de los especímenes que este instrumento permite examinar es de 1,9 cm, por lo que si las réplicas superaban esta altura desde la base de la platina fue necesario adaptarlas o en algunos casos fue imposible su análisis. Cuando se busca una zona adecuada para el análisis en un espécimen es necesario que los cuatro *scan* adyacentes estén en óptimas condiciones a 100X aumentos, presentando áreas de esmalte preservado y con patrones de microdesgaste definidos, adecuado relieve de los prismas, sin picos topográficos, sin partículas adheridas, sin grietas y sin defectos de replicación o *casting* (Figuras 13a y 14). En cada adquisición de imágenes se estableció el valor de umbral (*threshold value*) siempre en un 15%, basado en las indicaciones del protocolo establecido (Scott et al. 2006).

3.2.4.2. Procesamiento de datos a través del software *SolarMap Universal®*

Las coordenadas 3D obtenidas a partir de las áreas escaneadas fueron niveladas y editadas con el software *Solarius SolarMap® Universal 3.1* (también llamado "*Mountains*") (*Solarius Development Inc.*, Sunnyvale, California) (Scott et al. 2006).

Las anomalías o errores identificables en las imágenes, tales como las partículas de polvo adheridas y pequeños defectos, fueron corregidos por medio de las funciones *thresholding* y *defect erasing* (borrado de defectos) (Figura 13b) del software *SolarMap Universal*® y a través de *slope-filtering* (filtros de la pendiente) del software *Sfrax*®, para el volumen de relleno *vs.* el análisis de escala (*volume-filling v. scale analyses*).

La función *thresholding*, o método del valor umbral, consiste en la segmentación de imágenes o gráficos rasterizados, separando los objetos que interesan de una imagen. Un grupo de algoritmos deciden qué pixeles conforman los objetos que buscamos y qué pixeles son el entorno de aquellos objetos (Gonzalez & Woods 2002). La función *defect erasing* del software *SolarMap*® permite eliminar manualmente cualquier área problemática específica que el operador considere que interfiere en la textura normal de la superficie escaneada, sobre todo los llamados picos topográficos, es decir, se eliminan todos los puntos por encima y por debajo del umbral de elevaciones. El protocolo de trabajo establecido la supresión de las zonas sospechosas ya que es ventajoso no disponer de datos deficientes. No obstante, las superficies en las que se deben eliminar más de un 30% de los pixeles son excluidas de los análisis. Por último, todas las imágenes son invertidas en relación al eje Z mediante una función del software *SolarMap*® *(Symetries*). Esta corrección es necesaria ya que el controlador utilizado en el microscopio confocal tiene invertidas por defecto las coordenadas Z durante el escaneo.

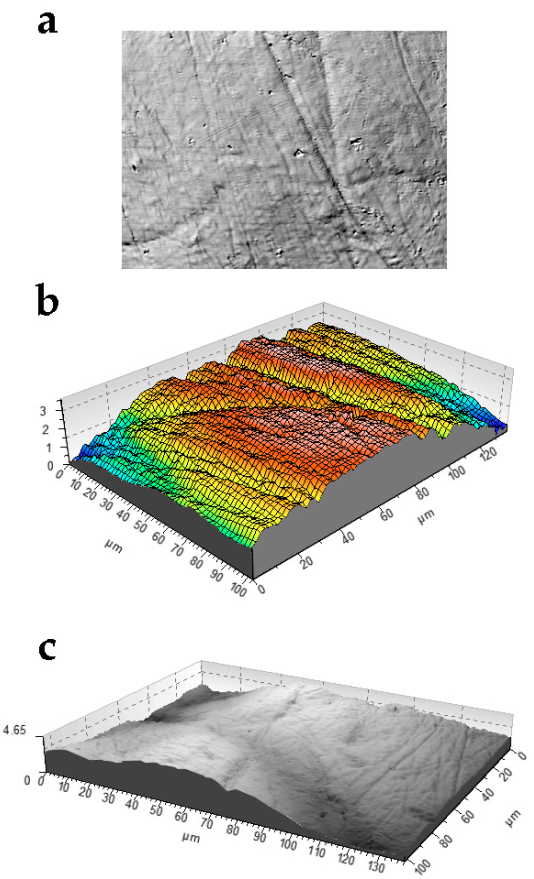


***Figura 14**. Tipos de fotosimulaciones de las texturas del microdesgaste de las superficies vestibulares de Primates no-humanos obtenidas mediante el microscopio confocal de luz blanca Sensofar® modelo PLµ®: fotosimulación en dos dimensiones de Colobus polykomos (a), imagen digital de elevación en malla axonométrica de Gorilla gorilla (b) y fotosimulación tridimensional de Chlorocebus aethiops (c). Las imágenes fueron obtenidas 100x aumentos y representan uno de los cuatro campos de visión de 138 µm × 102 µm. Se observa la versatilidad de la técnica.*

Los datos de cada una de las 4 áreas de escaneado (*4 adjoining scan*) se archiva en formato **.plu* (Figura 13a) y se procesan nivelando y editando las áreas escaneadas con el software *SolarMap*®. Después del proceso de edición se obtienen diversos archivos. En primer lugar, se obtiene un documento con extensión **.mtn* de cada

uno de los especímenes que contiene la información total de los cuatro campos de visión. En segundo lugar, se guardan dos archivos por cada campo de visión de cada espécimen editado y procesado: uno con la extensión **.sur* que contiene la información que se procesará posteriormente y otro que corresponde a la respectiva imagen en mapa bits (**.bmp*). Esto último se realiza debido a que las imágenes con extensiones **.sur* únicamente se pueden visualizar con el software *SolarMap®*, por lo que de esta forma podemos tratar o examinar la imagen a partir de software menos especializados.

Cabe destacar que cada campo de visión de 138 × 102 μm puede ser visualizado por medio de diferentes tipos de fotosimulaciones, tanto para evaluar la calidad de las imágenes adquiridas con el microscopio confocal como para la aplicación de diferentes procesos de edición mediante el software *SolarMap®*, o incluso, para la posterior publicación de imágenes (Figura 14).

3.2.4.3. Obtención de datos mediante el análisis fractal sensible a escala

Las coordenadas de la nubes de puntos 3D se procesaron con los programas *Toothfrax®* y *SFrax®* (*Surfract Corporation*, *http://www.surfract.com*) siguiendo el protocolo de análisis fractal sensible a escala o *SSFA* (*Scale-Sensitive Fractal Analysis*) (Ungar et al. 2003; Scott et al. 2006). Todo el procesamiento de los datos de las superficies se realizó en un ordenador PC con procesador Intel® Pentium® 4 de 2,66 Ghz con 512 MB de RAM.

Se obtuvieron 6 parámetros de textura: *Asfc (*Complejidad), $epLsar_{1.8\ micras}$ (Anisotropía), *Smc* (Escala de la máxima complejidad), *Tfv* (Volumen del relleno de la textura), $HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$ (Heterogeneidad de la Complejidad de una superficie a 9 y a 81 celdas, respectivamente). Las variables *Asfc, epLsar, Smc* y las *HAsfc* son generadas con el software *Toothfrax®*, la variable *Tfv* es generada con el software *Sfrax®*. Finalmente, con el software *Toothfrax®* se realizan dos procedimientos separados: se calculan en primer lugar las variables *Asfc, epLsar* y *Smc*, y en segundo lugar se generan las variables de heterogeneidad ($HAsfc_9$ *y* $HAsfc_{81}$).

Estas variables se obtienen a partir de los archivos **.sur,* que corresponden a cada uno de los 4 campos de visión o *scan* de cada espécimen analizado (véase esquema de Figura 15). Tras cargar las archivos **.sur* en *Toothfrax®* se seleccionan los ajustes para los cálculos (Figura 13c). El nivel de las superficies no se comprueba debido a que éstas ya fueron niveladas anteriormente con *SolarMap®*. *Toothfrax®* permite procesar al mismo tiempo hasta un máximo de 60 archivos **.sur* sin colapsar el cálculo, por lo que cada vez que se ejecuta *Toothfrax®* se analizan hasta 15 especímenes a la vez. Esto requiere mantener un orden en el procesamiento de datos, por lo que se establecieron protocolos y flujos de trabajo, con una nomenclatura particular para facilitar la labor (véase esquema de Figura 15).

La aplicación del software *Toothfrax®* se realiza mediante dos procedimientos separados, uno para la obtención de las variables *Asfc, epLsar* y *Smc*, y en segundo lugar, se ejecuta para calcular *HAsfc*. La primera vez que se ejecuta el software debe comprobar una serie de órdenes: 1) *Run Length-scale* para calcular los valores de la escala del parámetro *epLsar*, que en este caso establece la escala de cálculo mínima a 1,6 y la máxima a 2, con intervalos de 3; 2) *Run Vector Normalization* estableciendo la escala de a 1,8 (los resultados significativos a escalas muy finas se obtienen en un orden superior al intervalo del muestreo de la superficie; en nuestro caso el intervalo de muestreo es de 0,18 μm ya que se seleccionó 1,8 μm); y 3) *Run Area-scale* para calcular los parámetros *Asfc* y *Smc.* En estas variables las unidades son en μm^2, por lo que se establece la escala de cálculo mínima a 0,02 y máxima a 7200. Además, se establece el orden de magnitud en 1 con escala a 10, lo que calcula el área relativa a la décima escala comenzando desde la más fina y luego se reinicia el proceso de cálculo (Figura 13c). El máximo establecido en la escala determina el área que tendrá la loseta (*tile*) más grande y que debería ser el número más alto de la escala cuando se representan gráficamente los resultados. De la misma forma, con la escala mínima se establece el área de la loseta más pequeña. Estos cálculos con *Toothfrax®* demoran en promedio de 3 a 6 minutos por archivo **.sur*, por lo que 60 archivos correspondientes a 15 especímenes tardarían en ejecutarse entre 3 y 6 horas.

La segunda vez que se ejecuta el software *Toothfrax®*, para calcular las variables $HAsfc_9$ *y* $HAsfc_{81}$, se ordenan los archivos de la misma forma que cuando se calcularon las variables *Asfc, epLsar* y *Smc*, y se mantienen los mismos valores de escala (como los de *Run Area-scale* señalados anteriormente). No se comprueba *Run Length-scale*, ya que la longitud a escala no es analizada. Además, aunque la superficie total es nivelada previamente con *SolarMap®*, es necesario comprobar el nivel de la superficies, ya que en este proceso la superficie se divide en sub-áreas y cada sub-zona tendrá que ser nivelada de forma individual. La obtención de *HAsfc* consiste básicamente en calcular el *Asfc* para cada una de las sub-áreas de una superficie y el microdesgaste de una superficie es más heterogéneo si los valores de *Asfc* varían más entre las diferentes sub-áreas. Por este motivo, es necesario calcular los valores *HAsfc* de forma simultánea y separada para un amplio rango de tamaños/números de sub-áreas a través de la comprobación de la opción *Auto-Split* en *Toothfrax®*. De este modo se ejecutan todas las divisiones desde 2x2 hasta 11x11, es decir, se divide cada superficie analizada en una red de 4 hasta 121 celdas o sub-áreas. El cálculo en *Toothfrax®* tarda algo más de 10 minutos por *scan,* por lo que el tiempo de ejecución es de casi 7 horas para procesar 15 especímenes, que corresponden a 60 *scan*.

Por otra parte, con el software *Sfrax®* se calcula la variable *Tfv*. Primero se cargan todos los archivos **.sur* que se desean analizar (Figura 13d). A continuación

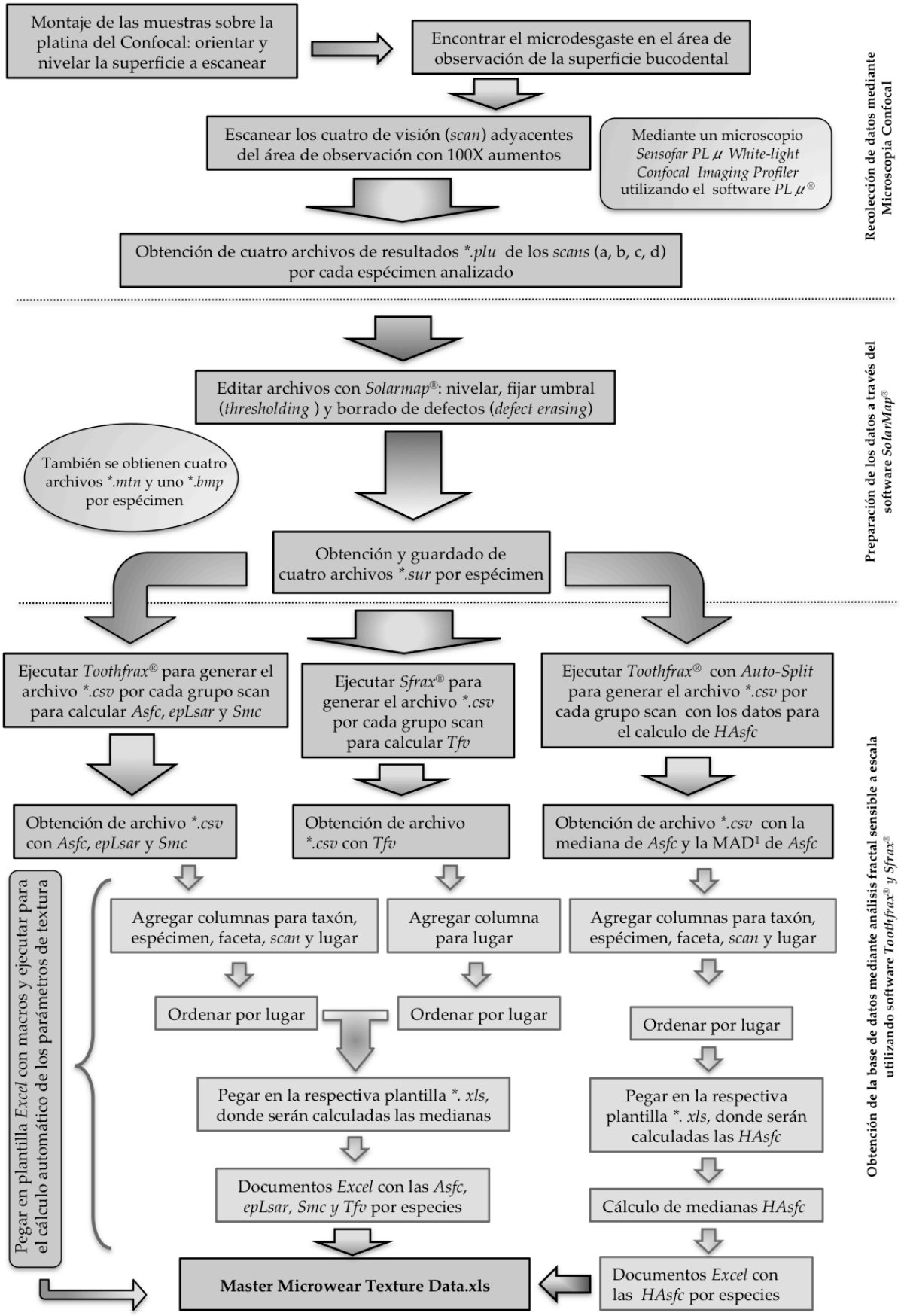


***Figura 15**. Diagrama de flujo de los procedimientos metodológicos para el análisis de la textura del microdesgaste dental. Se indican los procesos desde el escaneo de las superficies de las muestras hasta la obtención de una base de datos que reúne la información de la textura de microdesgaste vestibular (incluyendo la utilización de una plantilla Excel con macros como opción de últimos pasos del procedimiento).*

se selecciona el análisis *Rob-Volume-scale*, que corresponde al algoritmo de relleno de volumen desarrollado por Robert S. Scott y Ben Childs (Scott et al. 2006). Los valores que definen el volumen de relleno de estructura y de textura se establecen con 10,5 y 0,2 para las opciones *Sfv scale*, *Ctfv scale* y *Ftfv scale*, respectivamente (Figura 13d). Estas tres escalas son las que determinan el llenado de los prismas utilizados para el cálculo de *Tfv.* La escala de *Sfv* da lugar al volumen de relleno estructural (*Structural fill volume*). La escala de *Ctfv* es una escala del elemento de relleno más fino. Al restar el volumen de llenado a esta escala de la *Sfv*, el resultado corresponde a *Tfv*. La escala de *Ftfv* da como resultado un volumen de llenado de textura a una escala aún más fina (Scott et al. 2006). Posteriormente se ejecutan los análisis en todos los archivos sin agrupar las superficies.

Tras todo el proceso se obtienen tres archivos en formato **.csv* para cada grupo de *scan* analizado: uno con información de las variables *Asfc, epLsar* y *Smc*, otro con la de las medianas de *Asfc* y las MAD de *Asfc*, y por último un archivo con la información de *Tfv* (véase Figura 15).

Los ficheros **.csv*, que pueden ser abiertos *Excel* (*Microsoft*), tienen una estructura delimitada por comas. En nuestros archivos, cada caso corresponde a un *scan* de cada espécimen analizado y los campos representan las variables o características que la define (nombre de taxón, espécimen, tipo de faceta, tipo de *scan*, origen del espécimen, etc.). Una vez importados en *Excel*, se calculan las medianas de los 4 scans de cada espécimen para todos los parámetros de textura (*Asfc, epLsar, Smc, Tfv, HAsfc$_9$ y HAsfc$_{81}$*) con el fin de minimizar la dispersión de los resultados de los 4 escaneados, creando una tabla única que reúne toda la información de la textura de microdesgaste en una base de datos final o *Master Microwear Texture Data.xls*. Este último procesamiento de datos se realizó siguiendo un protocolo semi-automático a partir una base de datos de textura del microdesgaste con plantillas de *Excel* con macros que calculan automáticamente las medianas de las variables o parámetros de textura (Figura 15).

3.2.4.4. Descripción de variables de la textura del microdesgaste vestibular

El análisis de la textura se basó en los seis parámetros de textura obtenidos a partir de la aplicación del *SSFA*: complejidad o *Asfc* (*Area-scale fractal complexity*), anisotropía o *epLsar$_{1.8\ micras}$* (e*xact proportion Length-scale anisotropy of relief*), escala de la máxima complejidad o *Smc* (*Scale of maximum complexity*), volumen del relleno de la textura o *Tfv* (*Textural fill volume*), y dos variables que miden la heterogeneidad de la complejidad (*HAsfc$_9$ y HAsfc$_{81}$*). La variable *HAsfc$_9$* (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 9 cells*) se basa en una cuadrícula de 9 celdas, es decir de 3 × 3 celdas de lado, en cambio, la variable *HAsfc$_{81}$* (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 81 cells)* está basada en una red de celdas iguales de 9 × 9, lo que se traduce en un total de 81 celdas por superficie analizada.

Como se ha indicado, los parámetros de textura de cada espécimen se obtuvieron a partir de la mediana de los valores de las cuatro áreas o campos de observación (*scan*) adyacentes escaneadas (de 138 μm × 102 μm cada una) obtenidas de cada superficie analizada y que en conjunto cubren un área de 276 × 204 μm (véase apartado *3.2.4.1* de *Material y Métodos* y Scott et al. 2006; El-Zaatari 2007). A continuación se detallan cada uno de los parámetros de textura analizados:

(i) Complejidad o *Asfc* (*Area-scale fractal complexity*). El *Asfc* corresponde al punto con mayor pendiente de la curva ajustada de un gráfico *log-log* de las áreas relativas sobre el rango de escalas multiplicado por 1000 (Scott et al. 2006). Para calcular la complejidad, las áreas relativas ($RelA_{scale}$) de una superficie son relacionadas con el tamaño de los triángulos por medio de un gráfico *log-log*, es decir, los logaritmos de las áreas relativas se ajustan al correspondiente logaritmo de escala de medición, siendo el valor del segmento con mayor pendiente para cada superficie examinada el respectivo valor de *Asfc* de cada espécimen (Figuras 3e y 5). El protocolo de *SSFA* para el análisis de textura del microdesgaste sobre superficies dentales establece escalas que van de 7200 mm^2 a 0,02 mm^2 para calcular las $RelA_{scale}$ de cada *scan* (Scott et al. 2006). Además, para cada *scan* se calcula *Asfc* con un orden de magnitud, por lo que la complejidad es una medida del *cambio* en la rugosidad de una superficie respecto a la escala de observación. De este modo, en las superficies complejas la textura presenta rugosidades basadas en una gran diversidad de "accidentes" en la topografía. Así, superficies vestibulares con gran cantidad de microestrías deberían mostrar valores altos de *Asfc*, especialmente aquellas con estrías de tamaños variables y/o entrecruzadas (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1999, 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004).

(ii) Anisotropía o $epLsar_{1.8\ \mu m}$ (*exact proportion Length-scale anisotropy of relief*). La variable *epLsar* es una medida de las diferencias en las longitudes relativas (*RelL*) del contorno de profundidad de una superficie al realizar mediciones en diferentes orientaciones a una escala dada (véase Figura 4 y 8). La escala más pequeña para la que es posible calcular *epLsar* con valores robustos de *RelL* es una escala de observación de 1,8 μm para cada *scan* examinado (razón por la que también se denomina $epLsar_{1.8\mu m}$), balanceada con un número de píxeles adecuados en todas las orientaciones (Scott et al. 2006). Las medias de las longitudes relativas (*RelL*) de los contornos y sus orientaciones son tratados como vectores que son normalizados utilizando el método de "proporción exacta" (*ep*) de longitudes relativas, calculándose como una longitud media de vectores (Scott et al. 2006). La profundidad de las longitudes relativas (*RelL*) del contorno se refiere a la medición del recorrido de un perfil en relieve, lo que conlleva considerar un eje Z que otorga la profundidad, además de un eje horizontal (Bergstrom & Brown 1999) que corresponde a la proyección del respectivo vector. El tercer eje que conforma la tridimensionalidad de las mediciones está dado por las orienta-

ciones de los vectores de longitud relativa normalizados y que miden una superficie mediante las *RelL* en todas las direcciones, promediando los muestreos cada 5º, es decir, que en 360º habrá 36 vectores (Ungar et al. 2007). En los gráficos de roseta, la dirección de los vectores de longitud relativa normalizados más largos se relacionan con las zonas de microdesgaste con relieve más pronunciado (mayores valores *RelL*) y los más cortos con zonas más lisas, por lo que la concentración de las orientaciones de los vectores más cortos correspondería a la dirección de los rasgos del microdesgaste (véase Figura 8a). Así, aunque sobre las superficies vestibulares no se produce contacto entre dientes antagonistas, igualmente se realiza el arrastre del bolo alimenticio gracias a los movimientos de las mejillas. Por este motivo se podría esperar que los especímenes que consumen alimentos fibrosos presenten valores altos de anisotropía, sobretodo si son comparados con modelos alimentarios diferentes. Sin embargo, sus valores no deberían ser tan altos como los observados sobre las superficies oclusales.

(iii) Escala de la máxima complejidad o *Smc* (*Scale of maximum complexity*). La escala de máxima complejidad o *Smc* se define como el límite de escala fina de la parte con mayor pendiente de la curva descrita por la variable *Asfc* (El-Zaatari 2010; Krueger & Ungar 2010; Ungar et al. 2012a). Al medir la textura de una superficie utilizando *SSFA* sabemos que la parte de la pendiente más pronunciada en una curva de ajuste de las áreas relativas, en contraposición a las escalas de medición, corresponde a la complejidad de dicha superficie (*Asfc*). No obstante, la complejidad de dicha superficie se obtiene dentro de un rango de escalas, por lo que se mide tanto la rugosidad fina como gruesa sin saber con detalle si el tamaño dominante de los rasgos del microdesgaste es grande o pequeño (considerando tanto microestrías como *pits*). Para obtener esta información se utiliza el parámetro *Smc* de manera complementaria a la variable *Asfc*. De este modo, *Smc* corresponde al valor más pequeño de la escala con la que se está midiendo la complejidad, por lo que indica los tamaños de los rasgos de microdesgaste más finos que tendría una superficie con determinada complejidad; es decir, es la escala a la cual la superficie es más compleja o es el grosor de la escala a partir del que se obtiene el valor de *Asfc* (Scott et al. 2006; El-Zaatari 2007).

(iv) Volumen del relleno de la textura o *Tfv* (*Textural fill volume*). El volumen del relleno de la textura es una medida del volumen de los rasgos de microdesgaste de una superficie (Scott et al. 2006; Daegling et al. 2011). Para la obtención de este parámetro se utiliza el algoritmo de *volume-filling versus scale* que calcula el volumen de prismas cuadrangulares a una escala dada que pueden llenar los rasgos microscópicos de desgaste de una superficie determinada. Se pueden obtener diferentes escalas mediante el cambio de dimensiones de las caras de los prismas (nos referimos a las caras cuadradas de estos ortoedros virtuales). La dimensión vertical de los prismas se establece por la distancia desde la base

donde descansa el relieve de la superficie, hasta la elevación más alta de la superficie y que se extienden en forma rectangular por los prismas que conforman el relleno. De esta forma, cuanto más pequeña es la escala, más prismas se adaptan o encajan dentro una superficie, llenando mayor volumen (Figura 6).

Tfv se define como la diferencia entre el volumen de relleno que suman prismas finos o pequeños (de 2 μm de lado) por el volumen sumado de grandes prismas (de 10 μm de lado) que llenan una superficie. Es decir, inicialmente se utilizan prismas de bases cuadradas de 2 μm por lado para medir o llenar el volumen de una superficie, pero debido a que este volumen también contendría la forma geométrica o bruta de dicha superficie, es necesario restar el volumen de la estructura de la superficie al volumen total para obtener una correcta estimación del volumen de la textura del microdesgaste. Por lo tanto, se calcula el volumen de relleno estructural (*Structural fill volume o Sfv*) utilizando prismas cuadrangulares de 10 μm de lado como elementos gruesos de relleno y luego se le resta el volumen total medido con los prismas cuadrangulares de 2 μm, eliminando el impacto de la estructura de la superficie global y obteniendo finalmente el valor *Tfv* (véase Figura 6).

(v-vi) Heterogeneidad de la complejidad o *HAsfc* (*Heterogeneity of area-scale fractal complexity*). La heterogeneidad de la complejidad, o *HAsfc*, mide cómo varía la complejidad de la textura a través de una superficie (Scott et al. 2006; Ungar et al. 2012b; El-Zaatari et al. 2011). Para obtener este parámetro se divide el área de observación (referida a cada uno de los cuatro *scan* adyacentes) sucesivamente en múltiples subregiones cada vez más pequeñas utilizando el software *Toothfrax*® con la función *autosplit*. Este parámetro se representa mediante cuadrículas de igual número de filas y columnas, empezando por divisiones de 2×2 para terminar con cuadrículas de 11×11, es decir, se divide cada superficie (área de observación) desde 4 hasta 121 celdas o sub-áreas. Ahora bien, los valores de *Asfc* se distribuyen de forma sesgada, asimétrica, por lo que la variación relativa en complejidad para cada conjunto de subregiones de diferente tamaño se calcula como la mediana de la desviación absoluta (*median absolute deviation* o *MAD*) de los valores *Asfc* de todas las sub-áreas dividida por la mediana de los valores *Asfc* de todas las sub-áreas (Scott et al. 2006; Ungar et al. 2012a-b). Por tanto, *MAD* corresponde a la distancia absoluta entre el valor de *Asfc* por sub-área y la mediana de valores *Asfc* calculados para todas las sub-áreas. Además, se calcula la mediana de los valores observados entre los cuatro *scan* para obtener el valor de *HAsfc* para cada espécimen, tal y como se realiza para los otros parámetros de textura (Scott et al. 2006). Estudios previos en superficies de esmalte oclusal han demostrado que la heterogeneidad basada tanto en cuadrículas de 3x3 celdas ($HAsfc_9$ o *heterogeneity of area-scale fractal complexity by 9 cells)* como en divisiones de 9x9 celdas por lado ($HAsfc_{81}$ o *heterogeneity of area-scale fractal complexity by 81 cells)*

son particularmente útiles para distinguir el microdesgaste entre especies adaptadas a diferentes dietas (Scott et al. 2006; 2012; Prideaux et al. 2009; Ungar et al. 2008b, 2007, 2010a, 2012b; Krueger & Ungar 2010; Zaatari 2010; El Zaatari et al. 2011; Scott 2012), razón por la cual en este estudio han sido seleccionados ambos parámetros (*HAsfc*$_9$ y *HAsfc*$_{81}$) para ser evaluadas diferencias en las superficies de esmalte vestibular.

3.2.5. Análisis de la textura vestibular en Primates no-humanos

Se analizó la textura del microdesgaste dental de las superficies vestibulares de una muestra de taxones de Primates no-humanos (Tablas 6-7). Se utilizó la metodología establecida, desarrollada originalmente para el análisis de textura del microdesgaste dental en las superficies oclusales del esmalte en dientes molares (Scott et al. 2006, 2012; Ungar et al. 2003, 2008b), pero adaptada para examinar el microdesgaste vestibular en dientes de postcaninos (Pérez-Pérez 1990; Galbany et al. 2004a, 2006; Pérez-Pérez et al. 1991, 1994, 1999).

Tal como se ha indicado anteriormente, para el análisis de la textura del microdesgaste dental se utilizó un perfilometría confocal de luz blanca y análisis fractal sensible a escala o SSFA (*Scale-Sensitive Fractal Analysis*) para la obtención de los seis parámetros o variables de textura de los especímenes analizados antes descritos (véase apartado *3.2.4.4*). Además, se compararon los resultados de la textura del microdesgaste vestibular (tridimensional) con la información del microdesgaste examinado mediante técnicas de análisis con micrografías *SEM* en dos dimensiones de las superficies vestibulares. Para esto se utilizaron para el análisis de la textura los mismos especímenes que en los análisis *SEM* previos (Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al. 2005a, 2009). La obtención y procesamiento de los datos de textura se realizó en el laboratorio de Paleoantropología en la *University of Arkansas* sobre réplicas dentales de resina de alta resolución (véase apartado *3.2.4*; Ungar et al. 2003; Scott et al. 2006). En cambio, la base de datos del microdesgaste vestibular, obtenida de imágenes 2D mediante los *SEM Hitachi-2300* y *Cambridge Stereoscan-120* de los *Serveis Cientificotècnics* (*SCT*) de la *Universitat de Barcelona*, fueron obtenidos por otros autores (Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al. 2005a, 2009).

3.2.6. Análisis de la textura vestibular en homininos fósiles africanos

El análisis de texturas del microdesgaste dental de las superficies vestibulares de molares de homininos africanos del Plio-Pleistoceno se adaptó a partir de la metodología desarrollada para el análisis de las superficies oclusales o de contacto del esmalte (Ungar et al. 2003, 2008b; Scott et al. 2006, 2012). La obtención y procesamiento de los datos de las superficies vestibulares fue realizado, como en el caso de los Primates no-humanos, mediante perfilometría confocal de luz

blanca y análisis fractal sensible a escala o SSFA (*Scale-Sensitive Fractal Analysis*) sobre réplicas dentales de resina de alta resolución (véase apartado *3.2.4* y Ungar et al. 2003; Scott et al. 2006). La selección de la zona de esmalte vestibular para este estudio se basó en la metodología desarrollada para el análisis del microdesgaste vestibular en dientes de postcaninos (Pérez-Pérez 1990; Galbany et al. 2004a, 2006; Pérez-Pérez et al. 1991, 1994, 1999). Se siguió un modelo de análisis similar al llevado a cabo en estudios previos de la textura del microdesgaste dental en las superficies oclusales de diversas muestras de homininos fósiles africanos (Ungar et al. 2008b, 2010a, 2012a; Ungar & Scott 2009; Daegling et al. 2011).

Como modelo de comparación de la textura del microdesgaste de la muestra de homininos fósiles africanos (*A. afarensis*, *A. africanus* y *P. robustus*) se emplearon especies de Primates no-humanos de dietas conocidas, desde especies folívoras a frugívoras, de forma similar a lo realizado en trabajos previos de textura oclusal (Scott et al. 2012) en especies fósiles (Grine et al. 2012).

3.3. Tratamiento de las bases de datos y análisis estadísticos

En total se analizaron cinco bases de datos de forma independiente que corresponden a los cuatro trabajos de investigación que conforman esta tesis. En el apartado *3.3.2* se detalla el tratamiento estadístico realizado en las dos series de simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro*; en el apartado *3.3.3* se señalan los métodos estadísticos multivariantes aplicados en el estudio del microdesgaste dentario-vestibular; y en el apartado *3.3.4* se detalla el tratamiento estadístico de las dos bases de datos de textura del microdesgaste vestibular. Previamente, en el apartado *3.3.1*, se detallada el proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (en inglés, *data rank-transformed*). Aunque se han analizado dos tipos de dato numéricos (variables de microdesgaste y parámetros de textura vestibular, véase apartados *3.2.1* y *3.2.4* respectivamente), las bases de datos obtenidas están compuestas en ambos casos por variables cuantitativas continuas, por lo que el tratamiento estadístico uni- y multivariante empleado para el estudio del microdesgaste-vestibular no difiere en 2D o en 3D.

Antes de realizar los análisis y pruebas estadísticas se procedió a evaluar si las distribuciones de frecuencias de las variables consideradas se ajustaban a una distribución normal mediante el test no-paramétrico de *Kolmogorov-Smirnov* ($p > 0,05$). En algunas casos los datos fueron transformados por el procedimiento de asignación de rangos (*data rank-transformed*) para poder aplicar pruebas estadísticas paramétricas. Las bases de datos fueron analizadas de forma separada utilizando el paquete estadístico *SPSS*® v. 15 (*SPSS Inc.*, Chicago, Illinois, EE.UU.). Se utilizó el programa *XLSTAT-Pro Addinsoft*® de *Windows*® para realizar análisis es-

tadísticos de la segunda serie de los experimentos de simulación tafonómica y los análisis de textura del microdesgaste vestibular.

Todas las tablas empleadas han sido creadas con el programa *Word*® 2008 para Mac versión 12.3.6 de *Microsoft*®. Los gráficos fueron confeccionados con diferentes programas informáticos. En la primera serie de experimentos *in vitro* de simulación tafonómica y en el estudio de las variables del microdesgaste vestibular por métodos estadísticos multivariantes los gráficos fueron confeccionados mediante los programas *Excel*® 2008 para *Mac*® versión 12.3.6 de *Microsoft*® y *SPSS*®. En cambio, las representaciones gráficas de la segunda serie de experimentos *in vitro* y de los análisis de textura del microdesgaste fueron realizadas con el software *PAST* 2.17 (*PAleontological STatistics*) (http://folk.uio.no/ohammer/past) (Hammer et al. 2001). De igual modo, se utilizaron los programas *Adobe*® *PhotoShop*® *CS3 Extended* v. 10.0.1 y *Adobe*® *Illustrator*® *CS3* v. 13.0.2 para *Mac*® para realizar el montaje y la edición definitiva de las todas figuras y gráficos.

3.3.1. Transformación por asignación de rangos (*Data rank-transformed*)

Dadas sus características numéricas, los parámetros de textura de microdesgaste no presentan una distribución normal en sus frecuencias. Dicha situación es usual en los estudios de análisis de textura del microdesgaste de superficies oclusales (Scott et al. 2006, 2012; Krueger et al. 2008, 2010; Ungar et al. 2008a, 2008b, 2007, 2010a, 2010b; Prideaux et al. 2009; El Zaatari et al. 2010, 2011; Schubert et al. 2010; Scott 2012; Stynder et al. 2012), razón por la cual el procedimiento estándar indica preparar los parámetros de textura antes de proceder al análisis estadístico para poder tratarlos como si fueran variables con distribución normal. Este protocolo (también llamado *Data rank-transformed*) consiste en transformar los datos asignando rangos a los casosantes de los análisis (Norušis 1988, 1994, 2008; SPSS Inc. 2006) y se aplica cuando se violan los supuestos de normalidad o de igualdad de varianzas (Conover & Iman 1981), creando nuevas variables de textura a partir de cada uno de los parámetros de textura originales (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Krueger et al. 2008, 2010; Ungar et al. 2008b, 2007, 2012a-b; Scott 2012; Delezene et al. 2013).

En SPSS® se aplica la función *Rank Cases* (*Data* > *Transform* > *Rank Cases*) a los valores originales (sin transformar) de las variables. Cada nueva variable recibe de forma automática el mismo nombre que la variable original, pero precedida por una *r*. Así, los nuevos parámetros de textura reemplazan los valores originales de las variables numéricas por valores enteros consecutivos de 1 a *n*, de forma ascendente. Es decir, en de cada variable al caso que posea el valor más pequeño se le asigna el valor 1, al valor más pequeño de los restantes se le asigna 2, y así consecutivamente. Los empates son sustituidos por la media de los rangos. También se aplicó este tratamiento de transformación de datos a las variables anali-

zadas en el *Conjunto de datos Test* del estudio del microdesgaste vestibular (trabajo 2) con el objetivo de comparar los datos normalizados con los originales (apartado *3.2.3.1.2*).

3.3.2. Análisis de las alteraciones tafonómicas del microdesgaste dental

El tratamiento estadístico de las bases de datos de las dos series de simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro* fue ejecutado de forma independiente. Para la primera serie de experimentos *in vitro* de simulación tafonómica los datos fueron analizados mediante técnicas de análisis univariante convencionales. Se analizó variación de la densidad de microestrías (NT) a lo largo de la exposición a los ácidos acético y cítrico mediante la prueba de chi-cuadrado (χ^2). Por otra parte, se analizó la existencia de diferencias en la longitud media de las microestrías (XT) entre los dientes arqueológicos y de extracción clínica expuestos a los ácidos acético y cítrico mediante la prueba *t-Student* para muestras independientes. Mediante el análisis de regresión lineal simple se evaluaron las tendencias temporales de la densidad (NT) y longitud media de las microestrías (XT) en cada uno de los dientes examinados en todos los experimentos. De igual modo, la variación temporal de la longitud de las microestrías de los dientes se evaluó mediante la prueba *t-student* para datos relacionados (entre un tiempo de observación y el siguiente) en todos los experimentos.

En la segunda serie de experimentos *in vitro* de simulación tafonómica se analizaron, en cada experimento, las diferencias en las principales variables de microdesgaste vestibular (NT, XT y ST) entre los tiempos de exposición mediante análisis de la varianza (ANOVA) con pruebas *post-hoc* HSD de Tukey (p<0,05). Se realizó también un análisis de regresión lineal para evaluar las tendencias temporales de NT, XT y ST a lo largo de la exposición a los diferentes agentes tafonómicos basadas en la reducción el eje mayor (en inglés, *Reduced Major Axis regression* o *RMA*) (McArdle 1988, 2003; Warton et al. 2006). En todos los casos los parámetros empleados se transformaron mediante logaritmos (*log*) para realizar las regresiones.

Junto a los análisis estadísticos convencionales, se calculó una tasa de cambios o alteraciones del patrón de microdesgaste vestibular (*rate of Taphonomic Changes in Buccal Microwear* o *TCBM*) para cada agente tafonómico estudiado experimentalmente mediante la proporción de cambios entre un tiempo de exposición y el siguiente para los valores de NT, XT y ST. La tasa propuesta permite obtener una medida relativa que compara los cambios de microdesgaste vestibular entre los diferentes tiempos de exposición para el mismo agente tafonómico. Los valores negativos indican una reducción en el número, longitud media y variabilidad de longitudes de las microestrías, y los valores positivos un aumento. Sus valores absolutos indicarían la intensidad de tales cambios o alteraciones frente a una de-

terminada simulación tafonómica experimental *in vitro*. Esta tasa de cambios propuesta (*TCBM*) resulta de gran utilidad para visualizar el efecto de los respectivos agentes sobre los patrones de microdesgaste en cada tiempo de exposición, así como el efecto total. También permite comparar el efecto de los diferentes agentes sobre la superficie vestibular del esmalte, especialmente cuando las alteraciones son producidas por procesos diferentes: agentes abrasivos-físicos y erosivos-químicos. La tasa se calculó como porcentaje (%) teniendo en cuenta las diferencias de los valores de la variable antes y después de cada exposición, dividiéndola por el valor de ésta después de la exposición, es decir, expresada como la variación porcentual de los cambios:

$$[(Tx_2\text{-}Tx_1)/Tx_2] * 100 = TCBM_{\alpha}$$

Tx_1 = valor de la variable antes la exposición.
Tx_2 = valor de la variable después la exposición.
$TCBM_{\alpha}$ = variación porcentual de los cambios entre tiempos de observación, entre determinada observación y la siguiente.

En primer lugar se calcularon los valores de la tasa entre tiempos consecutivos (Tiempo 0 y Tiempo 1, Tiempo 1 y Tiempo 2, etc.) para cada diente observado ($TCBM_{\alpha}$). A continuación, fueron promediados los valores obtenidos para todas las exposiciones, registrándose el valor promedio de cambios del patrón de cada agente para cada diente. Por último, se promedió el valor obtenido para cada diente y de este modo obtener el valor de tasa *TCBM* de cada agente para cada una de las variables: NT $TCBM_{media}$, XT $TCBM_{media}$ y ST $TCBM_{media}$. El valor obtenido después de cada exposición se dividió por 5, ya que por cada espécimen (diente) de cada serie de experimentos fueron realizadas 6 observaciones (Tiempos 0, 1, 2, 3, 4 y 5). Adicionalmente, se obtuvo el valor de la tasa *TCBM* de la primera exposición de cada agente para cada experimento promediando los valores de la tasa de cada uno de los especímenes: NT *TCBM* T_1, XT *TCBM* T_1 y ST *TCBM* T_1. El contraste entre los valores de $TCBM_{media}$ y *TCBM* T1 permite ilustrar el impacto de la primera exposición a los respectivos agentes tafonómicos sobre los rasgos del microdesgaste.

3.3.3. Análisis multivariantes del microdesgaste dental vestibular

El análisis de datos consistió en la obtención de múltiples series de Análisis Discriminante Lineal (en inglés, *Linear Discriminant Analysis* o *LDA*) sobre 6 submuestras o *conjuntos de datos* (incluyendo el conjunto *Test*) que agruparon a diferentes especies procedentes de la división de una base de datos obtenida del microdesgaste vestibular de Primates no-humanos actuales y homininos fósiles del sur y este de África (apartado *3.1.2*). Los análisis estadísticos de dichas muestras se realizaron sobre las 15 variables establecidas para el estudio del de microdesgaste vestibular (Pérez-Pérez et al. 1994; Galbany et al. 2004a). Conjuntamente a

los *LDA* realizados, el diseño del estudio contempló la aplicación de pruebas estadísticas adicionales a los datos, tales como Análisis de Componentes Principales (en inglés, *Principal Component Analysis* o *PCA*), análisis de correlación de Pearson (*r* Pearson) y pruebas *M de Box* (para detalles véase apartado *3.2.3.1*). A pesar que esta última prueba es parte de un *LDA*, cobró importancia particular en nuestro estudio debido a la necesidad de analizar la homogeneidad de las matrices de varianzas-covarianzas de los datos.

3.3.4. Análisis de la textura del microdesgaste vestibular

El tratamiento estadístico de ambas bases de datos de textura del microdesgaste vestibular (en Primates no-humanos y en homininos fósiles africanos junto a Primates no-humanos, trabajos 3 y 4 respectivamente) fueron llevadas a cabo de forma separada e independiente. No obstante, las pruebas estadísticas aplicadas fueron las mismas, así como la preparación previa de los datos.

En cuanto a la preparación de los datos, cabe recordar que los valores de los parámetros de textura obtenidos para cada espécimen provienen de la mediana de los cuatro *scans* realizados (véase apartado *3.2.4.4*) y que las pruebas estadísticas se aplican sobre los datos previamente transformados mediante la asignación de rangos a casos (*data rank-transformed*) (véase apartado *3.3.1*) (Conover & Iman 1981), tal como indica la metodología establecida en los trabajos previos (Ungar et al. 2003, 2007, 2008b, 2012a; Scott et al. 2006, 2012).

Las bases de datos de textura del microdesgaste vestibular fueron analizadas mediante un MANOVA (en inglés, *Multivariate Analysis of Variance*) con el objetivo de determinar si los grupos considerados (seis o nueve taxones según el trabajo, 3 o 4 respectivamente) diferían en los seis parámetros textura del microdesgaste (*Asfc, epLsar, Smc, Tfv, HAsfc*$_9$ y *HAsfc*$_{81}$) obtenidos de las superficies vestibulares. Además, se analizó cada variable de textura de forma individual mediante un ANOVA-un factor (en inglés, *Analysis of Variance o single-classification of variance*) junto a comparaciones dos a dos mediante pruebas *post-hoc* combinando el test *HSD* de Tukey (en inglés, *Tukey's Honest Significant Difference*) y el test *LSD* de Fisher (en inglés, *Fisher's Least Significant Difference*) para balancear los riesgos de errores de Tipo I y de Tipo II (Cook & Farewell 1996; Legendre & Legendre 1998; Sokal & Rohlf 2012), de acuerdo a lo establecido en los procedimientos previos (Scott et al. 2006, 2012; Ungar et al. 2007, 2008a; Merceron et al. 2010). Cuando los resultados de ambas pruebas de contraste a *posteriori* mostraron valores significativos (p<0,05) la significación fue aceptada. En cambio, si sólo los resultados del contraste *LSD* de Fisher muestra valores de p<0,05, entonces la prueba fue utilizada solamente de manera orientativa, es decir, para indicar tendencias.

Por otra parte, particularmente en el análisis de la textura del microdesgaste vestibular en Primates no-humanos (trabajo 3), se calcularon las relaciones entre

los parámetros de textura (siempre como *data rank-transformed*) y las variables de microdesgaste obtenidas con técnicas de análisis 2D de las superficies vestibulares mediante el coeficiente de correlación *r* de Pearson. En este estudio se seleccionaron las correlaciones entre las seis variables de microtextura y las variables de microdesgaste NT, XT y ST. Se compararon estas tres variables de microdesgaste debido a su capacidad para resumir la información de los patrones vestibulares y para discriminar dieta y hábitos alimentarios tanto en Primates no-humanos como en homininos fósiles (Pérez-Pérez et al. 2003; Galbany et al. 2005a, 2009; Estebaranz et al. 2009a, 2012; Romero et al. 2012; Romero & De Juan 2012).

Resultados

"La estadística es una ciencia que demuestra que si mi vecino tiene dos coches y yo ninguno, los dos tenemos uno"

George Bernard Shaw (1856-1950) Escritor irlandés

4. Resultados

Los resultados obtenidos se muestran de forma independiente en base a los diferentes trabajos de investigación realizados: 1) caracterización de las alteraciones tafonómicas en los patrones de microdesgaste dental; 2) estudio de las variables del microdesgaste vestibular mediante métodos estadísticos multivariantes; 3) análisis de textura del microdesgaste vestibular en Primates no-humanos actuales y 4) análisis de la textura del microdesgaste vestibular en homininos fósiles africanos.El primer trabajo corresponde a dos series de experimentos *in vitro* de simulación tafonómica que comparten objetivos similares, aunque fueron llevados a cabo de forma independiente, tanto en relación a las muestras empleadas como a los análisis estadísticos realizados. Por tanto, la descripción de los resultados se realiza de forma separada dentro del apartado correspondiente (apartados *4.1.1* y *4.1.2*). Los resultados de los análisis de los trabajos 2, 3 y 4 se describen respectivamente en los apartados *4.2*, *4.3* y *4.4*.

4.1. Alteraciones tafonómicas de los patrones de microdesgaste dental

4.1.1. Primera serie de simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro*

Los cambios en los patrones del microdesgaste dental, producto de las simulaciones experimentales frente a los agentes tafonómicos, son evidentes tanto desde un punto de vista cualitativo como cuantitativo. En primer lugar se presentan los resultados cualitativos obtenidos (Experimentos 1 al 4) y después los cambios cuantitativos en los patrones de microdesgaste debidos a las erosiones con los ácidos acético (AcOH) y cítrico, y por la abrasión con partículas de Al_2O_3 (Experimentos 2, 3 y 4, respectivamente). No se presenta la evaluación cuantitativa del Experimento 1 (ácido clorhídrico) debido a que todas las abrasiones microscópicas desaparecieron tras la primera exposición erosiva, siendo imposible evaluar la tasa de cambio de las variables de microdesgaste consideradas.

4.1.1.1. Evaluación cualitativa de las alteraciones del esmalte por erosión ácida

Antes de la exposición a los respectivos ácidos, las superficies vestibulares se presentaban lisas y pulidas, con abrasiones producidas durante el proceso masticatorio en forma de microestrías y pequeñas cavidades (Figuras 16a-b, 18a-b y 19a-b). Antes de la experimentación, algunos dientes arqueológicos presentaban otras alteraciones, probablemente asociadas a procesos *post-mortem*, entre las que destacan una pequeña cavidad superficial estrellada (Figura 16b), grietas (Figuras 16b y 18b) o signos de erosión (Figura 18b).

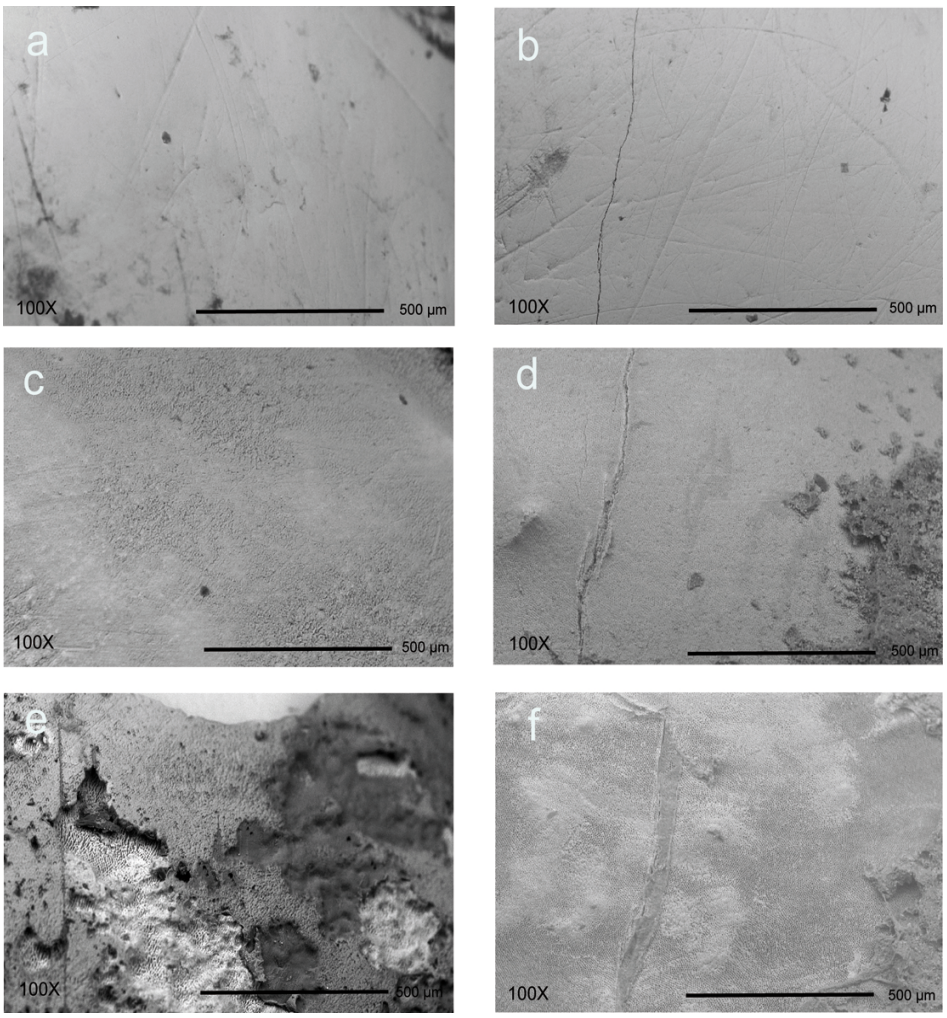


***Figura 16**. Efecto del ácido clorhídrico al 2,5% (pH 0,67) sobre los patrones de microdesgaste dental de las superficies vestibulares. Selección de micrografías obtenidas por SEM a 100X: antes de la erosión o Tiempo 0 (a y b), a los 30 minutos o Tiempo 1 (c y d) y a los 60 minutos o Tiempo 2 (e y f) del diente de origen clínico (segundo molar inferior derecho; a-e) y del diente de origen arqueológico (segundo molar superior izquierdo; b-f), respectivamente.*

4.1.1.1.1. Experimento 1: erosión por ácido clorhídrico al 2,5% (pH 0,67)

Los resultados de este proceso experimental mostraron que una erosión completa de la superficie del esmalte vestibular con ausencia total de microestriaciones abrasivas en todos los dientes expuestos al ácido clorhídrico al 2,5% (pH 0,67), por lo que únicamente se realizó la evaluación cualitativa de las superficies. Tanto en el diente de origen clínico como en el arqueológico desapareció casi completamente toda evidencia de abrasión en forma de microestrías dentarias después de 30 minutos de inmersión (Tiempo 1) (Figuras 16c-d). Además, se observó un aspecto irregular, rugoso del esmalte y pérdida de la capa superficial, observándose incluso las siluetas de los bordes de los prismas del esmalte. Particularmente en el diente de origen clínico se observaron múltiples líneas paralelas en diversas direcciones, similares a un "rayado", que no se corresponden con las microestriaciones que mostraba la mismas superficies de esmalte antes de la exposición al ácido (Figura 16d).

Por su parte, en el diente arqueológico se observó la microestructura de los prismas del esmalte de forma algo más evidente. Así, las estructuras en forma de *panal de abeja* comenzaron a evidenciarse junto a cambios de relieve que probablemente corresponden a las precipitaciones de los cristales (Figura 16d). Destaca, por otro lado, la desaparición de una cavidad con forma estrellada presentes en el control Tiempo 0 (Figuras 16b, 16d y 16f) y el ensanchamiento de un rasgo de fractura vertical (grieta) junto con la aparición de relieve en sus bordes (Figuras 16b y 16d).

En el Tiempo 2 (60 minutos) se observó una mayor pérdida de esmalte superficial en ambos dientes. El diente de origen clínico mostró una superficie con desconches de grandes lagunas (Figura 16e). En cambio, la superficie del diente arqueológico se observó más rugosa que tras los primeros 30 minutos, pero esta vez de forma más homogénea (Figura 16f). La grieta vertical se observó como una línea ancha y más lisa. De igual modo, los depósitos de material observados previamente fueron desapareciendo. Los bordes de los prismas del esmalte se hicieron más evidentes, con la forma de *panal de abeja* muy marcada (Figura 17).

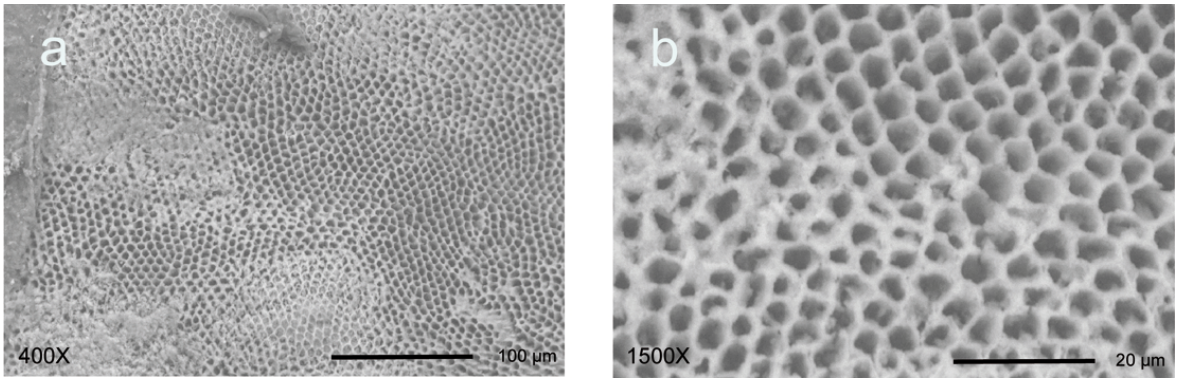


Figura 17. *Exposición de los prismas del esmalte de la superficie vestibular expuesta a HCl al 2,5% (pH 0,67) (Experimento 1) por 60 minutos (Tiempo 2) del diente arqueológico (segundo molar superior izquierdo). Micrografías realizadas mediante SEM a 400X (a) y 1500X (b).*

4.1.1.1.2. Experimento 2: erosión por ácido acético al 20% (pH 1,82)

En ambos tipos de dientes (clínico y arqueológico) se observó una eliminación parcial de microestrías y un aumento de la rugosidad de la superficie, con exposición de caracteres compatibles con la exposición de los prismas del esmalte después de 30 minutos de exposición (Tiempo 1) (Figuras 18c-d). Después de 60 minutos de inmersión (Tiempo 2), la pérdida de las microestrías aumentó progresivamente en ambos dientes (Figuras 18e-f). Sin embargo, el diente arqueológico mantuvo un mayor número de abrasiones en forma de microestrías, principalmente aquellas de mayor longitud y que destacan especialmente al final del experimento (Figura 18h). El aspecto irregular fue más marcado en el diente de origen clínico, tal como se observa tras los primeros 30 minutos de exposición

(Figura 18c). En todos los tiempos de exposición se observa que las alteraciones provocadas por el ácido acético son menos intensas que las producidas por el ácido clorhídrico, conservándose microestrías sobre las superficies después de la exposición a este ácido débil.

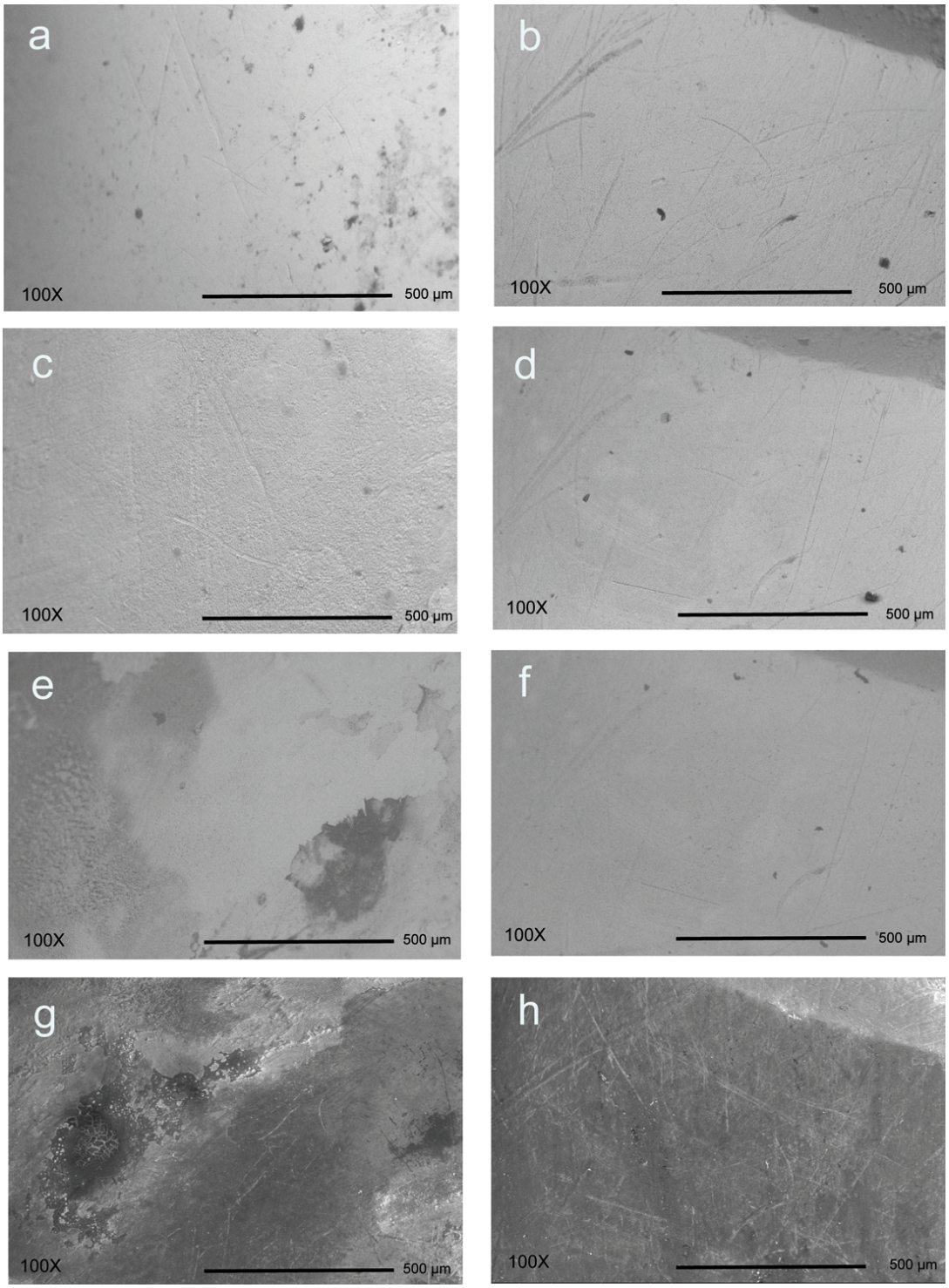


***Figura 18**. Efecto del ácido acético al 20% (pH 1,82) sobre los patrones de microdesgaste vestibular. Selección de micrografías realizadas mediante SEM a 100X: antes de la erosión o Tiempo 0 (a y b), a los 30 minutos o Tiempo 1 (c y d), a los 60 minutos o Tiempo 2 (e y f) y a los 90 minutos o Tiempo 3 (g y h) del diente de origen clínico (primer premolar superior izquierdo) y arqueológico (segundo molar inferior izquierdo), respectivamente.*

4.1.1.1.3. Experimento 3: erosión por ácido cítrico (pH 2,16)

Ambos dientes analizados, tanto el diente de origen clínico como el arqueológico, mostraron un leve aumento de la opacidad y rugosidad en las superficies con exposición de los prismas del esmalte, sin disminución evidente de las microestrías después de la primera exposición (Tiempo 1).

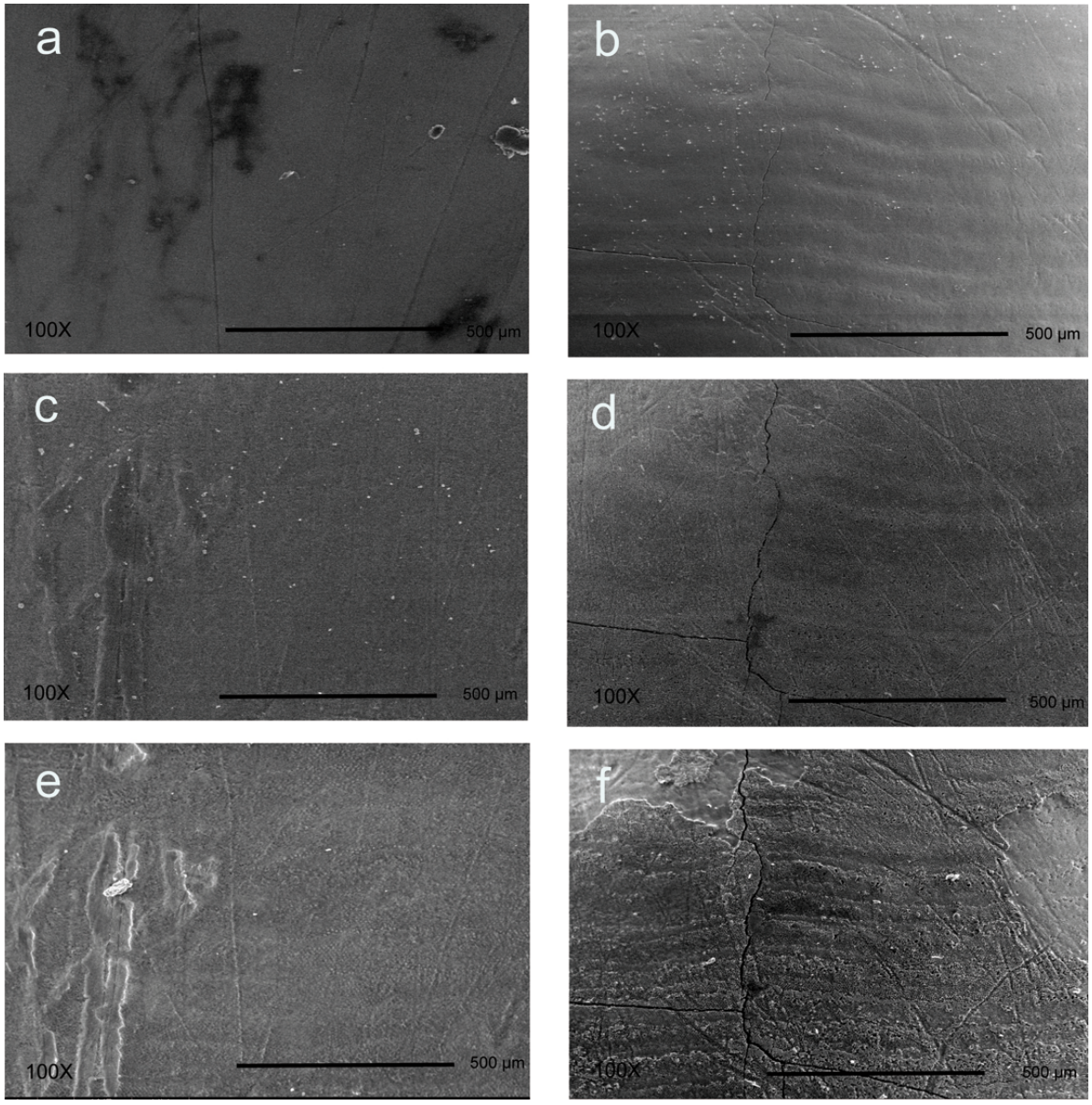


***Figura 19**. Efecto del ácido cítrico procedente de zumo de limón (pH 2,16) sobre los patrones de microdesgaste dental de las superficies vestibulares. Selección de micrografías realizadas mediante SEM a 100X: antes de la erosión o Tiempo 0 (a y b), a los 30 minutos o Tiempo 1 (c y d) y a los 60 minutos o Tiempo 2 (e y f) del diente de origen clínico (segundo molar superior derecho) y arqueológico (segundo molar inferior izquierdo), respectivamente.*

Algunas manchas o cambios de tonalidad observados en las imágenes *SEM* en el Tiempo 0 en el diente de origen clínico se vieron afectadas por pérdidas de material amorfo después de la primera exposición al ácido. En cambio, en el diente

arqueológico se observó engrosamiento y mayor definición de los bordes de las grietas junto con un aumento de la rugosidad de la superficie. Después de 60 minutos de exposición (Tiempo 2) la rugosidad aumentó en ambos dientes (Figuras 19e-f), en especial en el arqueológico. Este diente mostró perdida de material en forma de capas (Figura 19f), mostrando su estructura en forma de periquimatas o líneas de crecimiento (véase Figura 19b). En ambos dientes no se observó una disminución marcada en el patrón de microdesgaste, al menos en lo que respecta a las abrasiones de gran tamaño.

4.1.1.1.4. Experimento 4: abrasión por partículas de Al_2O_3

El comportamiento de ambos dientes arqueológicos ha sido muy diferente en los experimentos de simulación de arrastre con partículas. Un diente mostró completa destrucción de la superficie tras la primera exposición (Figura 20d); en cambio, el otro presentó un desgaste progresivo, permitiendo identificar los cambios en el patrón de microdesgaste durante todo el proceso experimental (Figuras 20a, 20c, 20e, 20f y 20g). En el diente analizado no se observaron grandes diferencias en las microestriaciones al cabo de las primeras 72 horas de arrastre (Tiempo 1), sólo se detectaron pocas y pequeñas cavidades, casi imperceptibles (Figura 20c). Lo mismo ocurre en el segundo control (Tiempo 2), observándose un leve aumento de pequeñas cavidades respecto al tiempo anterior (Figura 20e). En el Tiempo 3 aumentó la destrucción de la superficie de esmalte, que se caracterizó por la aparición de múltiples nuevas cavidades y aumento de la rugosidad (Figura 20f). Este tipo de cavidades de nueva formación dificultaron la distinción de las microestrías iniciales. Aunque la desaparición progresiva de estrías observadas en el patrón inicial de control (Figura 20a) fue muy significativos (Figura 20e), se observaron algunas microestrías diferentes a las iniciales.

4.1.1.2. Alteraciones del patrón de microdesgaste por erosión con ácido acético

Las alteraciones en los patrones de microdesgaste de los dos dientes expuestos a la erosión por ácido acético se presentan mediante el análisis de las mediciones de la densidad (número) y la longitud media (en micras) de las microestrías sobre las superficies vestibulares (Figuras 21 y 22, respectivamente). En la Tabla 17 se describen conjuntamente los valores de las 15 variables de microdesgaste obtenidos de ambos dientes a lo largo de la exposición al ácido acético y en la Figura 23 se representa la distribución de las frecuencias de la longitud de las microestrías en cada uno de los tiempos de exposición al ácido. La densidad y la longitud media de las microestrías de las Figuras 21 y 22 y la Tabla 18 se corresponden a las variables NT y XT de la Tabla 17, respectivamente. Se observa un descenso progresivo de la densidad de las estrías en el diente de origen clínico, mientras que en el arqueológico la variación es heterogénea.

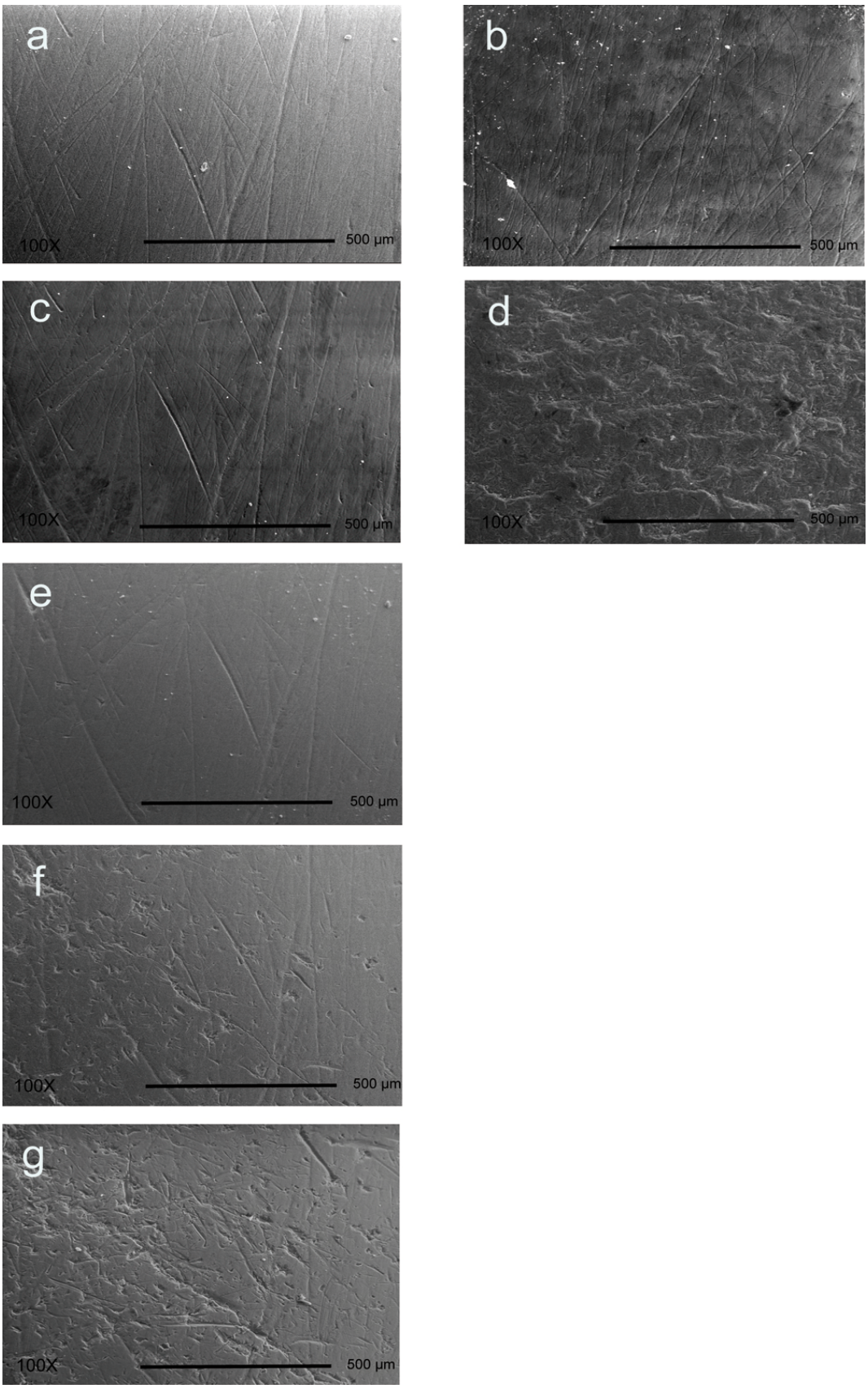


***Figura 20**. Efecto de la abrasión por partículas de Al_2O_3 sobre los patrones de microdesgaste dental de las superficies vestibulares. Selección de micrografías realizadas mediante SEM a 100X: antes de la abrasión o Tiempo 0 (a y b), a las 72 horas o Tiempo 1 (c y d), a las 144 horas o Tiempo 2 (e), a las 216 horas o Tiempo 3 (f) y a las 288 horas o Tiempo 4 (g) de dientes de origen arqueológico (segundos molares inferiores izquierdos).*

Tabla 17. Valores de las 15 variables de microdesgaste vestibular de los dos dientes expuestos al ácido acético al 20% (pH 1,82) en diferentes tiempos de exposición.

	Diente de origen clínico [a]				*Diente arqueológico* [b]			
	T0	***T1***	***T2***	***T3***	***T0***	***T1***	***T2***	***T3***
NT	100	72	62	57	104	105	86	101
XT	112,94	152,01	102,35	146,86	176,12	125,02	107,05	138,30
ST	70,45	112,45	36,16	59,76	122,87	100,13	72,83	78,62
NH	8	13	9	9	13	24	14	15
XH	93,98	133,25	92,34	150,11	215,50	114,02	127,97	164,81
SH	30,31	46,84	25,10	80,77	142,33	68,59	52,62	65,58
NV	42	10	17	15	42	42	36	32
XV	121,10	220,22	104,47	141,85	174,39	129,00	87,42	124,68
SV	72,93	183,08	35,29	41,01	139,31	106,87	39,08	59,96
NDM	19	23	27	27	5	16	22	20
XDM	125,36	140,83	110,57	152,62	122,61	94,43	81,91	167,83
SDM	98,43	81,95	41,97	63,91	51,00	48,85	28,89	123,34
NMD	31	26	9	6	44	23	14	34
XMD	99,16	145,06	83,68	128,64	172,22	150,50	176,12	122,04
SMD	50,98	121,12	19,53	54,21	104,60	134,34	136,77	58,89

N= número de microestrías; **X**= longitud media de las microestrías (μm); **S**= desviación estándar de las microestrías; **H**= microestrías horizontales; **V**= microestrías verticales; **DM**= microestrías disto-mesiales; **MD**= microestrías mesio-distales; **T**= total. Tiempos de exposición: **T0**= Tiempo 0; **T1**= Tiempo 1 (30 min); **T2**= Tiempo 2 (60 min); **T3**= Tiempo 3 (90 min).

[a] segundo premolar superior izquierdo; [b] segundo molar inferior izquierdo.

4.1.1.2.1. Densidad de microestrías por erosión con ácido acético

No se observaron diferencias estadísticas significativas entre los dos tipos de dientes respecto al número de microestrías en los diferentes tiempos de exposición (χ^2=6,479; gdl=3; p=0,090). Se destaca una disminución del número de microestrías en el diente de origen clínico a lo largo del experimento que no se observa en el diente arqueológico (Tabla 18 y Figura 21). Sin embargo, los resultados de la regresión entre el tiempo y los cambios en NT no muestran una tendencia significativa para ninguno de los tipos de dientes, ni para el de origen clínico (r= –0,930; p=0,060), ni para el arqueológico (r=–0,400; p=0,590).

4.1.1.2.2. Longitud de las microestrías por erosión con ácido acético

Se encontraron diferencias significativas en la longitud media de las microestrías (XT) entre el diente de origen clínico y el diente arqueológico en el Tiempo 0 (t=–4,53; gl=165,36; p<0,001). La longitud media de las microestrías antes de la exposición al ácido acético en el diente de extracción clínica fue de 112,94 μm (±70,45), en cambio en el diente arqueológico fue de 176,12 μm (±122,87) (Tabla 18). En el diente de origen clínico se observó que la longitud media de las microestrías incrementó significativamente (p=0,01) en el Tiempo 1 a 152,01 μm (±112,45) respecto al Tiempo 0 (112,94±70,45 μm).

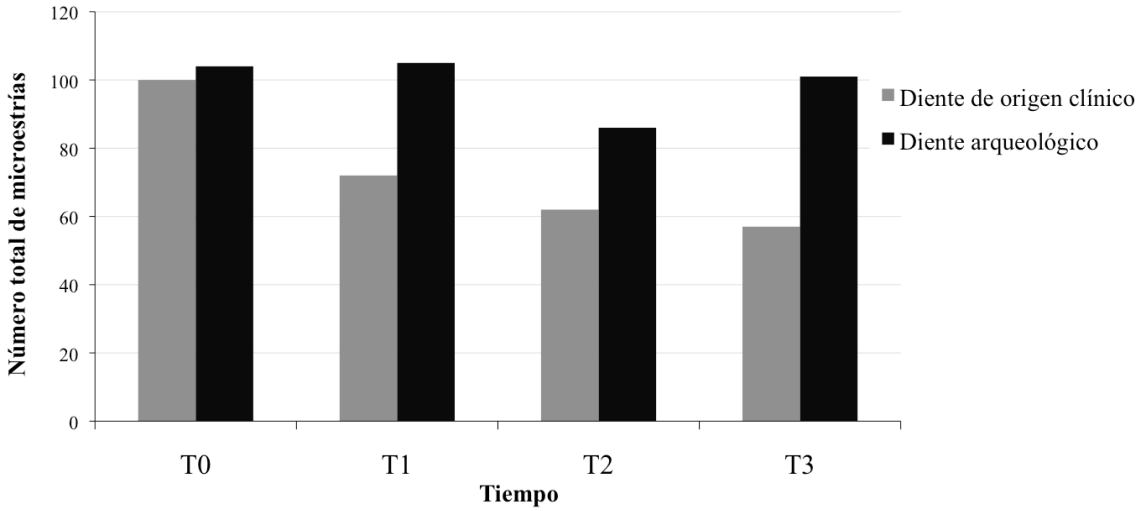


***Figura 21**. Cambio en la densidad de microestrías de los dos dientes analizados a diferentes tiempos de exposición en ácido acético al 20% (Experimento 2). T0= Tiempo 0 ; T1= Tiempo 1 (30 minutos); T2= Tiempo 2 (60 minutos) y T3= Tiempo 3 (90 minutos).*

Tabla 18. Densidad (NT) y longitud media (XT, en μm) de microestrías en los diferentes tiempos de exposición al ácido acético.

	Tiempo de exposición	*NT*	*XT*	*ST*	*p-valor* [c]
Diente de origen clínico [a]	Tiempo 0	100	112,94	70,45	-
	Tiempo 1	72	152,01	112,45	0,01
	Tiempo 2	62	102,35	36,16	< 0,001
	Tiempo 3	57	146,86	59,76	< 0,001
Diente arqueológico [b]	Tiempo 0	104	176,12	122,87	-
	Tiempo 1	105	125,02	100,13	0,001
	Tiempo 2	86	107,05	72,83	0,166
	Tiempo 3	101	138,29	78,62	0,005

NT y **XT** (media), **ST**= desviación estándar de XT. Tiempos de exposición: **Tiempo 0**; **Tiempo 1**= 30 min; **Tiempo 2**= 60 min; **Tiempo 3**= 90 min.

[a] segundo premolar superior izquierdo. [b] segundo molar inferior izquierdo. [c] Test *t-student* para la comparación de la longitud media de las microestrías entre los diferentes tiempos de exposición al ácido (Tiempo 0 vs. Tiempo 1; Tiempo 1vs. Tiempo 2; Tiempo 2 vs. Tiempo 3).

Después de 60 minutos de exposición al ácido (Tiempo 2) se observó un descenso de la longitud media de las microestrías con diferencias estadísticas significativas respecto a los 30 minutos (p<0,001). Finalmente, la longitud media de las microestrías aumentó nuevamente (146,86±59,76 μm) de forma significativa tras 90 minutos de exposición al ácido (Tiempo 3) con respecto al tiempo anterior (p<0,001) (Tabla 18 y Figura 22). Las frecuencias de la longitud de las microestrías muestran que el incremento de su longitud media a los 30 minutos de exposición (Tiempo 1) se debe a la disminución del número de microestrías de menor longitud en el diente de origen clínico (Figura 23). A los 60 minutos de exposición (Tiempo 2) desaparecieron las microestrías de mayor longitud, lo que explicaría el descenso en la longitud media de las microestrías (Figura 23).

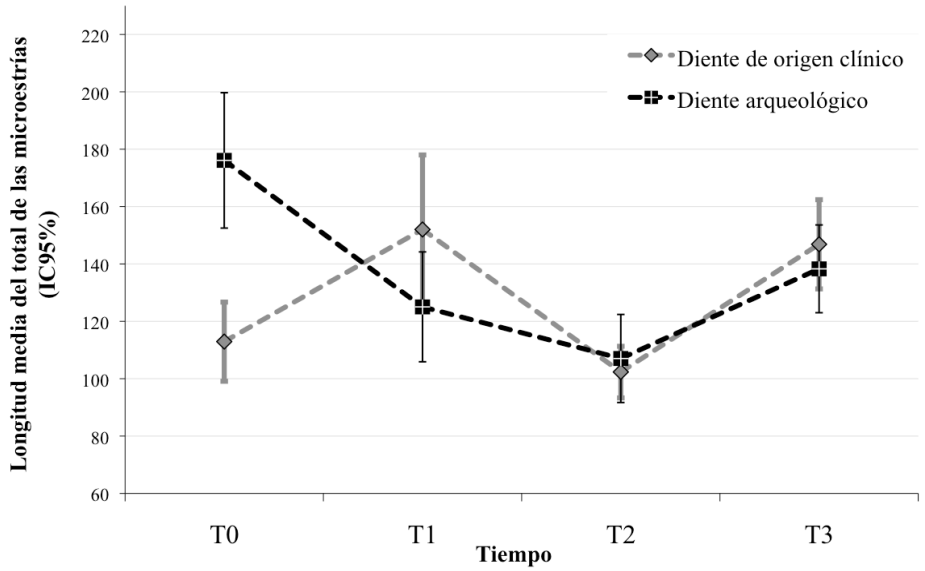


***Figura 22**. Evolución de la longitud media de las microestrías a lo largo de la exposición al ácido acético al 20% (Experimento 2). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos); T2= Tiempo 2 (60 minutos) y T3= Tiempo 3 (90 minutos). Intervalo de confianza (IC) del 95%.*

Por su parte, en el diente arqueológico se observó un descenso en la longitud media de las microestrías a lo largo del tiempo (Tabla 18 y Figura 22). Se detectaron diferencias significativas (p=0,001) en la longitud media entre el Tiempo 0 (176,12±122,87 μm) y los primeros 30 minutos (125,02±100,13 μm), pero no entre los 30 minutos (Tiempo 1) y la longitud media observada tras 60 minutos de exposición (107,05±72,83 μm) (Tiempo 2) (p=0,166). Tras 90 minutos de exposición (Tiempo 3) se observó un incremento significativo en la longitud media de las microestrías (138,29±78,62 μm) respecto al tiempo anterior (p=0,005). Del mismo modo, las microestrías de mayor longitud fueron desapareciendo a lo largo de la exposición al ácido acético, a la vez que se incrementó el número de microestrías de longitudes menores (Figura 23). Cuando se comparan las tendencias en XT entre ambos tipos de diente en relación al tiempo se observa una tendencia positiva para el diente de origen clínico (r=0,270) y una tendencia negativa para el arqueológico (r=–0,570), aunque sin significaciones estadísticas (p>0,05).

4.1.1.3. Alteraciones del patrón de microdesgaste por erosión con ácido cítrico

Los cambios en los patrones de microdesgaste de los dos dientes expuestos a la erosión (clínico y arqueológico) por ácido cítrico se presentan también mediante el análisis de las mediciones de la densidad (número) y longitud media de las microestrías (Figuras 24 y 25, respectivamente). Asimismo, en la Tabla 19 se muestran los valores de las 15 variables de microdesgaste vestibular obtenidos de ambos dientes a lo largo de la exposición al ácido cítrico. La Figura 26 muestra la distribución de la longitud de las microestrías en cada uno de los tiempos de exposición.

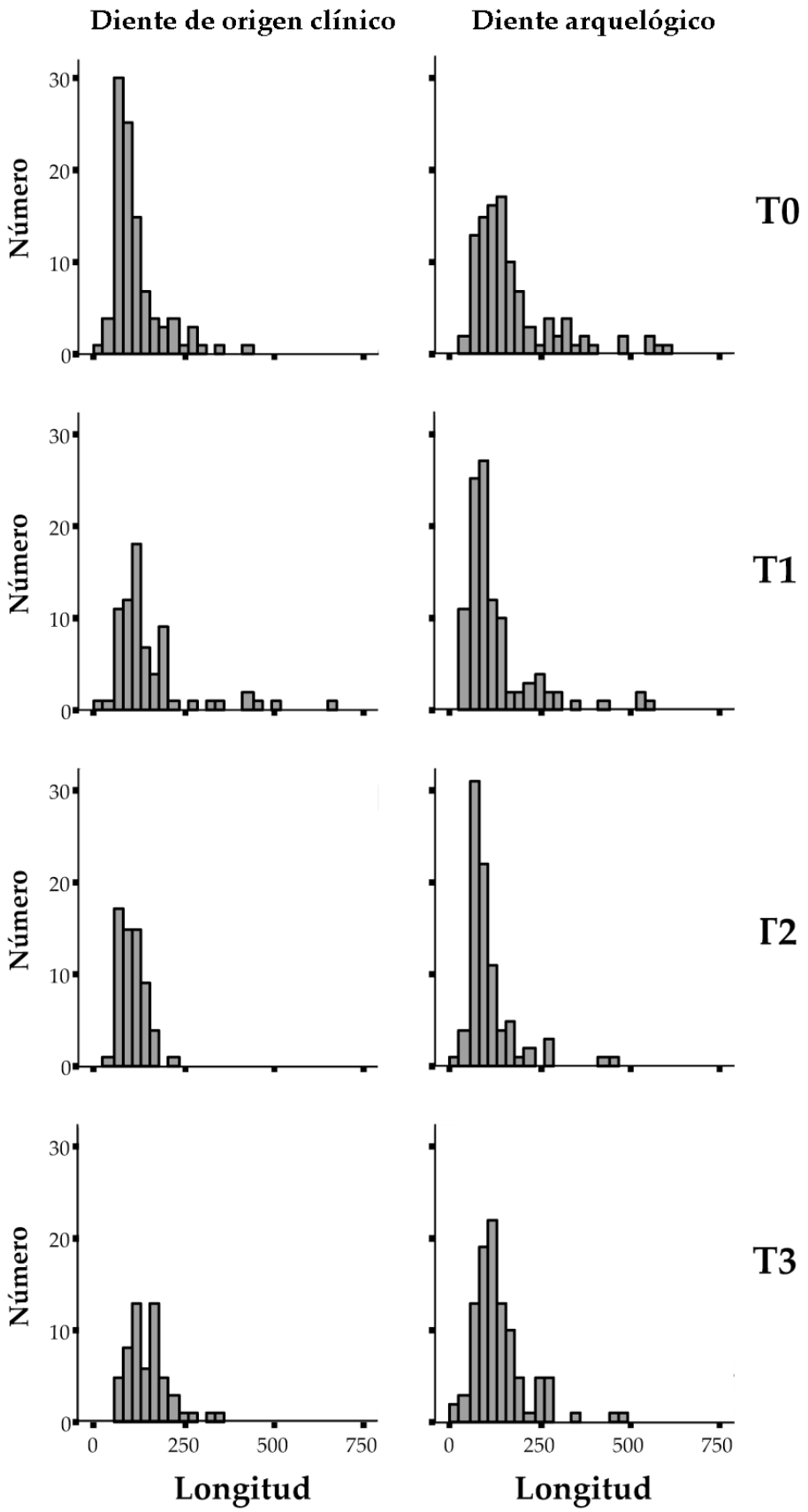


***Figura 23**. Distribución de frecuencias de la longitud (en µm) de microestrías en cada uno de los tiempos de exposición al ácido acético al 20% del diente de origen clínico (izquierda) y del diente de origen arqueológico (derecha). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos); T2= Tiempo 2 (60 minutos) y T3= Tiempo 3 (90 minutos).*

Tabla 19. Valores de las 15 variables de microdesgaste vestibular de los dos dientes expuestos al ácido cítrico de zumo de limón (pH 2,16) en diferentes tiempos de exposición.

	Diente de origen clínico [a]			*Diente arqueológico* [b]		
	T0	***T1***	***T2***	***T0***	***T1***	***T2***
NT	75	41	39	61	40	27
XT	144,09	171,83	162,42	96,42	169,43	180,83
ST	119,97	136,31	126,09	31,23	102,95	119,21
NH	5	4	4	1	4	1
XH	88,91	132,91	108,33	109,08	159,38	141,33
SH	16,43	44,87	12,72	-	66,31	-
NV	33	23	17	25	16	9
XV	193,70	223,36	210,64	91,17	159,55	145,19
SV	155,96	161,52	163,70	22,63	122,60	62,39
NDM	11	4	1	31	18	15
XDM	94,17	76,58	271,46	103,34	175,12	196,30
SDM	53,85	17,57	-	37,03	91,42	136,01
NMD	26	10	17	4	2	2
XMD	112,84	106,97	120,51	72,49	217,26	244,94
SMD	65,50	43,18	71,57	12,06	159,76	233,60

N= número de microestrías; **X**= longitud media de las microestrías (μm); **S**= desviación estándar de las microestrías; **H**= microestrías horizontales; **V**= microestrías verticales; **DM**= microestrías disto-mesiales; **MD**= microestrías mesio-distales; **T**= total. Tiempos de exposición: **T0**= Tiempo 0; **T1**= Tiempo 1 (30 min); **T2**= Tiempo 2 (60 min).

[a] segundo molar superior derecho. [b] segundo molar inferior izquierdo

4.1.1.3.1. Densidad de microestrías por erosión con ácido cítrico

La comparación de los dos tipos de dientes respecto al número de microestrías en los diferentes tiempos de exposición no muestra diferencias estadísticamente significativas (χ^2=1,07; gl=2; p=0,586). No obstante, en ambos dientes se observó una tendencia a la disminución en el número de microestrías a lo largo del experimento (Tabla 20 y Figura 24). En efecto, aunque la tendencia no fue significativa para ninguno de los dos dientes tratados, se observa una clara disminución en la densidad de microestrías tanto para el diente de origen clínico (r=–0,880; p=0,300) como para el arqueológico (r=–0,990; p=0,080).

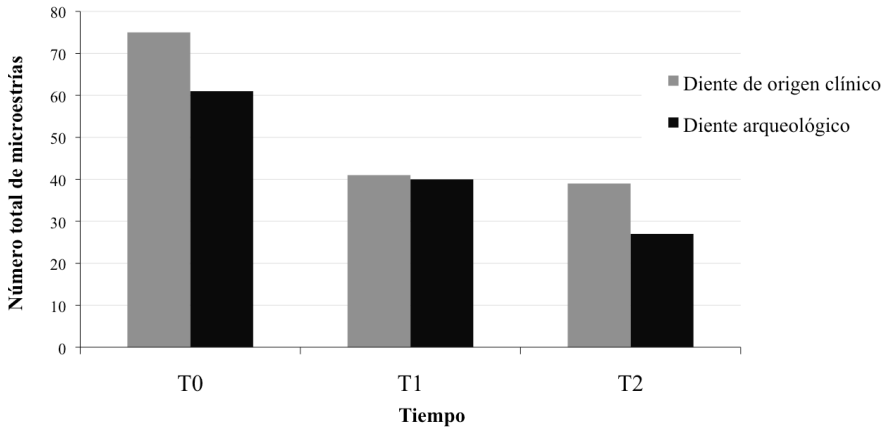


Figura 24*. Evolución del número total de microestrías de los dos dientes analizados a diferentes tiempos de exposición en ácido cítrico (Experimento 3). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos y T2= Tiempo 2 (60 minutos).*

Tabla 20. Densidad (NT) y longitud media (XT, en μm) de microestrías en los diferentes tiempos de exposición al ácido cítrico.

	Tiempo de exposición	*N*	*XT*	*ST*	*p-valor* [c]
Diente de origen clínico [a]	Tiempo 0	75	144,09	119,97	-
	Tiempo 1	41	171,83	136,31	0,259
	Tiempo 2	39	162,42	126,09	0,75
Diente arqueológico [b]	Tiempo 0	61	96,42	31,23	-
	Tiempo 1	40	169,43	102,95	< 0,001
	Tiempo 2	27	180,83	119,21	0,678

NT y **XT** (media), **ST**= desviación estándar de XT. Tiempos de exposición: **Tiempo 0**; **Tiempo 1**= 30 minutos; **Tiempo 2**= 60 minutos.

[a] segundo molar superior derecho. [b] segundo molar inferior izquierdo. [c] Test *t-student* para la comparación de la longitud media de las microestrías entre los diferentes tiempos de exposición al ácido (Tiempo 0 vs. Tiempo 1; Tiempo 1vs. Tiempo 2).

4.1.1.3.2. Longitud de las microestrías por erosión con ácido cítrico

Se observa la existencia de diferencias significativas en la longitud media de las microestrías entre el diente de extracción clínica y el diente arqueológico antes de la exposición al ácido cítrico (t=3,31; gl=86,11; p=0,001). En el diente de origen clínico la longitud media de las microestrías a Tiempo 0 fue de 144,09 μm (±119,97), mientras que en el diente arqueológico fue de 96,42 μm (±31,22) (Tabla 20). En el diente de origen clínico no se observaron diferencias significativas en la longitud media de las microestrías entre los diferentes tiempos de exposición (p>0,05) (Tabla 20 y Figura 25). No obstante, en el diente arqueológico se observó un incremento significativo de la longitud media de las microestrías entre el Tiempo 0 y los primeros 30 minutos de exposición (p<0,001): 96,42 μm (±31,23) a Tiempo 0 y 180,83 μm (±119,21) con respecto al Tiempo 1. A los 60 minutos (Tiempo 2) se aprecia un incremento de la longitud media de las microestrías con respecto al tiempo de observación anterior, aunque no estadísticamente significativo (p= 0,678). Aunque en relación al tiempo de exposición se observó una clara tendencia al incremento de la longitud media de microestrías (XT), para el diente de origen clínico (r=0,660) y para el arqueológico (r=0,900) no se observa significación estadística en las pendientes de regresión (p>0,05) en ambos casos. Por otro lado, en el diente arqueológico se manifestó un incremento en la dispersión de la longitud de las microestrías a lo largo de la exposición al ácido cítrico (Tabla 20 y Figura 26). Una distribución de frecuencias de la longitud de las microestrías del diente arqueológico muestra como las microestrías de menor longitud van disminuyendo a lo largo de la exposición al ácido (Figura 26). Al mismo tiempo, aparecen microestrías de mayor longitud con respecto a la exposición al ácido, cuando no eran visibles, lo que explica el incremento en la dispersión de la longitud de las microestrías a lo largo del experimento.

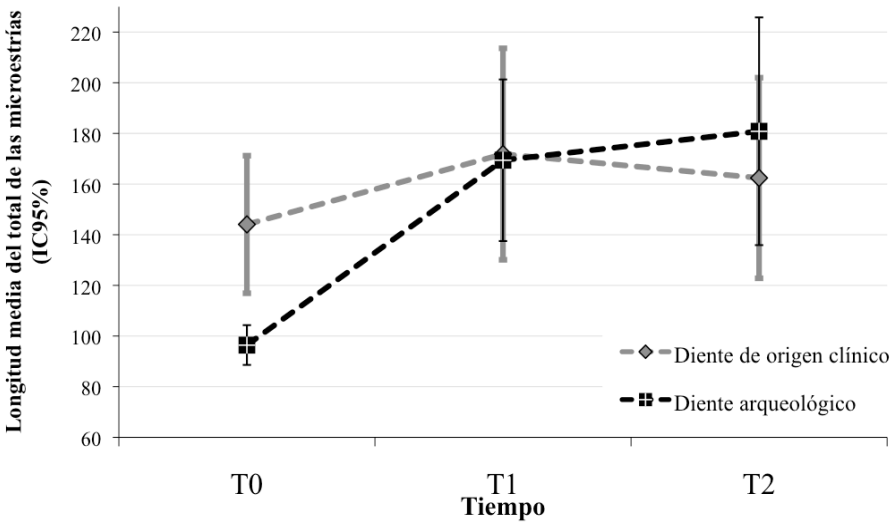


***Figura 25**. Evolución de la longitud media de las microestrías a lo largo de la exposición al ácido cítrico de los dos dientes analizados (Experimento 3). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos) y T2= Tiempo 2 (60 minutos). Intervalo de confianza (IC) del 95%.*

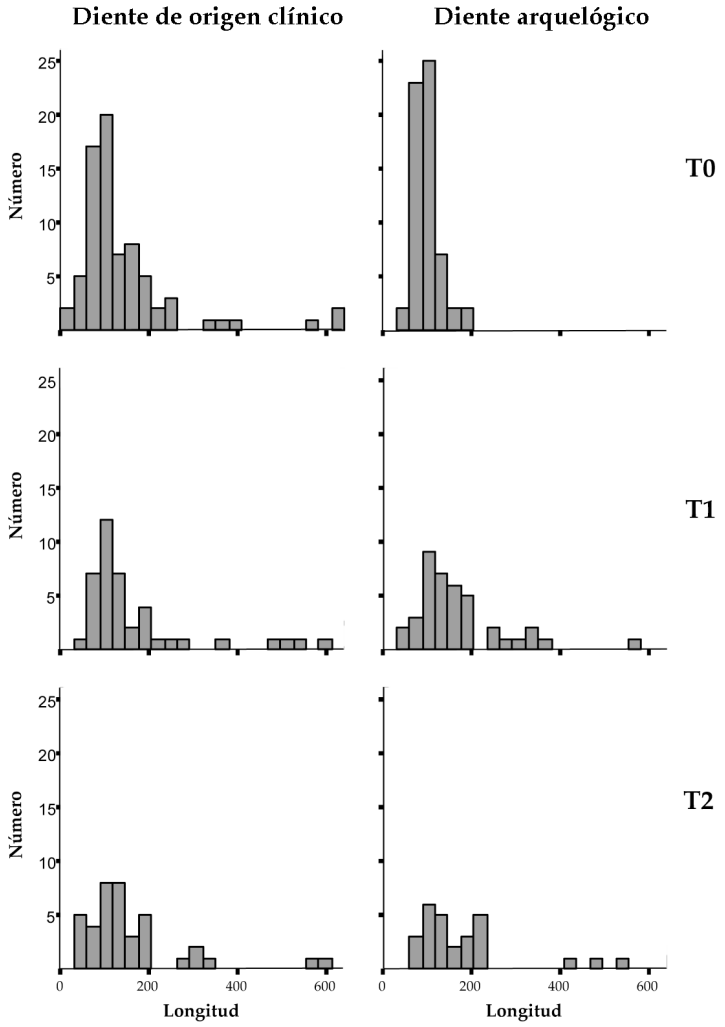


***Figura 26**. Distribución de frecuencias de la longitud de las microestrías (en µm) en cada uno de los tiempos de exposición al ácido cítrico del diente de origen clínico (izquierda) y del diente de origen arqueológico (derecha). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos) y T2= Tiempo 2 (60 minutos).*

4.1.1.4. Alteraciones del microdesgaste por abrasión con partículas de Al_2O_3

La superficie de esmalte vestibular de uno de los dientes de origen arqueológico sometidos a la abrasión con partículas de Al_2O_3 fue destruida completamente ales 72 horas de exposición (Tiempo 1), lo que condujo a la desaparición total del patrón de microdesgaste y la imposibilidad de analizar cualquier cambio en relación a los tiempos establecidos. En consecuencia, se describen las alteraciones en los patrones de microdesgaste de sólo uno de los dientes en los diferentes tiempos control establecidos (Figura 27). En la Tabla 21 se detallan los valores de las 15 variables de microdesgaste vestibular. En la Figura 28 se ilustran las frecuencias de la longitud de las microestrías a lo largo del experimento.

Tabla 21. Valores de las 15 variables de microdesgaste vestibular de uno de los dientes expuestos a las partículas de Al_2O_3 en diferentes tiempos de exposición.

	Diente arqueológico [a]				
	T0	***T1***	***T2***	***T3***	***T4***
NT	228	224	106	53	125
XT	138,53	119,84	133,56	127,72	70,84
ST	93,22	83,73	95,23	113,97	45,37
NH	11	7	6	0	26
XH	72,58	117,44	100,99	-	60,13
SH	32,02	76,47	93,45	-	33,05
NV	152	136	66	34	41
XV	154,54	127,91	143,67	137,50	86,72
SV	94,27	88,67	104,84	124,20	61,96
NDM	26	39	13	14	38
XDM	81,81	80,79	91,44	115,76	62,33
SDM	55,69	49,12	54,82	105,34	30,68
NMD	39	42	21	5	20
XMD	132,54	130,38	137,20	94,71	68,36
SMD	98,82	85,86	78,00	53,59	35,02

N= número de microestrías; **X**= longitud media de las microestrías (μm); **S**= desviación estándar de las microestrías; **H**= microestrías horizontales; **V**= microestrías verticales; **DM**= microestrías disto-mesiales; **MD**= microestrías mesio-distales.; **T**= total. Tiempos de exposición: **T0**= Tiempo 0; **T1**= Tiempo 1 (72 h); **T2**= Tiempo 2 (144 h); **T3**= Tiempo 3 (216 h); **T4**= Tiempo 4 (288 horas).

[a] segundo molar inferior izquierdo.

4.1.1.4.1. Densidad de microestrías por abrasión con partículas de Al_2O_3

Se observó un descenso del número de microestrías a lo largo de la exposición a la abrasión por partículas de Al_2O_3 hasta el Tiempo 3 (216 horas). La densidad de microestrías se incrementó nuevamente después de 288 horas de exposición (Tiempo 4), pero sin recuperar los valores iniciales (Tabla 22 y Figura 27a).

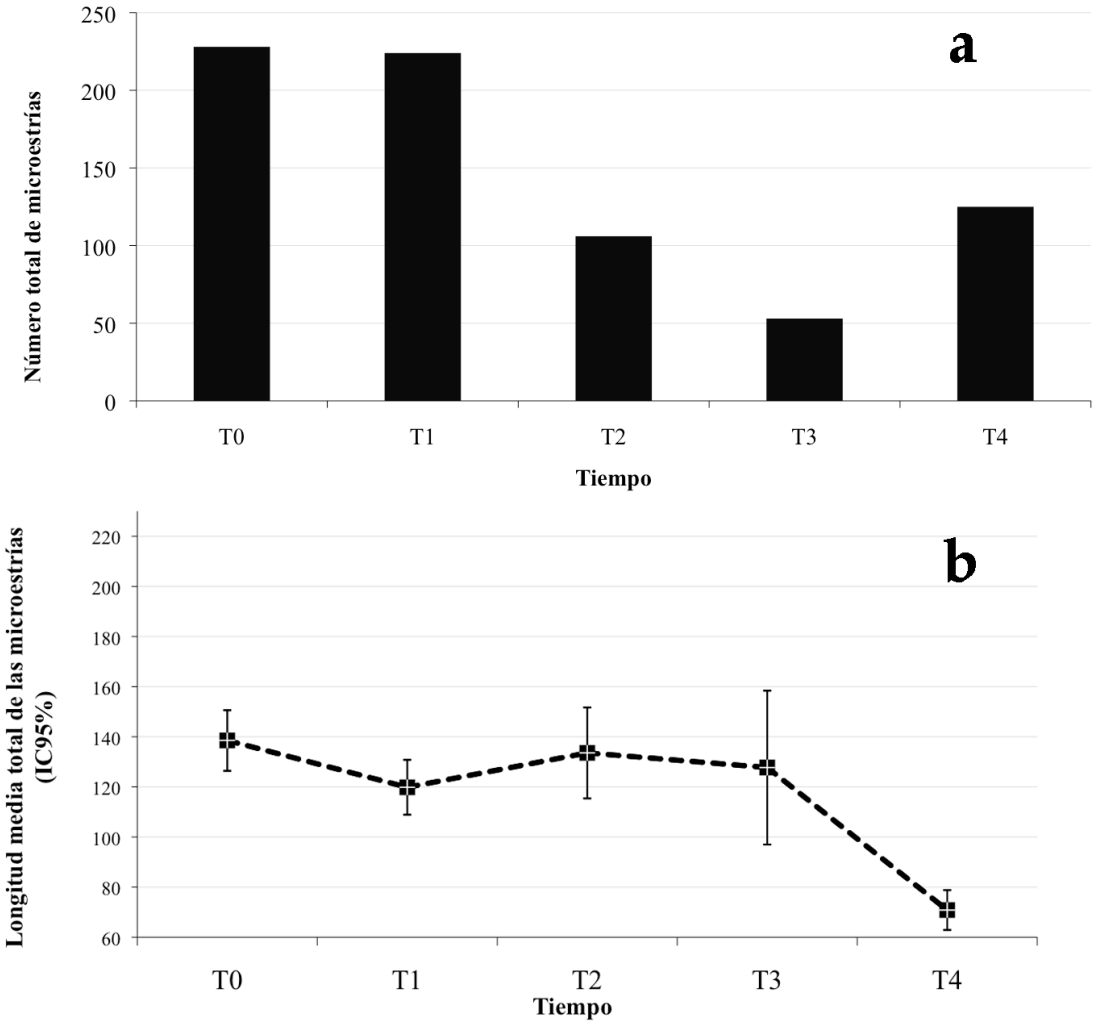


***Figura 27**. Evolución del número (a) y la longitud media (b) de las microestrías del diente analizadas en los diferentes tiempos de exposición a la abrasión por partículas de Al_2O_3. T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (72 horas); T2= Tiempo 2 (144 horas); T3= Tiempo 3 (216 horas) y T4= Tiempo 4 (288 horas). Longitud media con intervalo de confianza (IC) del 95%.*

4.1.1.4.2. Longitud de las microestrías por abrasión con partículas de Al_2O_3

La longitud media de las microestrías mantuvo una constancia relativa a lo largo del experimento. Aunque se observaron diferencias significativas (p=0,025) entre las longitudes medias del Tiempo 0 (138,53±93,22 μm) y del Tiempo 1 (119,84±83,73 μm), no existen variaciones significativas (p=0,184) en las longitudes medias entre el Tiempo 1 y Tiempo 2 (133,56±95,23 μm), ni entre el Tiempo 2 y el Tiempo 3 (127,72±113,97 μm) (p=0,733) (Tabla 22 y Figura 27b). Después de 288 horas de exposición (Tiempo 4) se produjo una disminución significativa de la longitud media de las microestrías (70,84 ±45,37 μm) con respecto al tiempo de observación anterior (p<0,001) (Figura 27b). Tanto para la densidad (NT) (r=–0,770) como para la longitud media (XT) (r=–0,730) de microestrías existe una clara regresión negativa en sus modelos en relación al tiempo de exposición a la abrasión, pero en ningún caso significativa (p>0,05)

Tabla 22. Densidad (NT) y longitud media (XT, μm) de las microestrías en los diferentes tiempos de exposición a las partículas de Al_2O_3.

	Tiempo de exposición	*NT*	*XT*	*ST*	*p-valor* [b]
Diente Arqueológico [a]	Tiempo 0	228	138,53	93,22	-
	Tiempo 1	224	119,84	83,73	0,025
	Tiempo 2	106	133,56	95,23	0,184
	Tiempo 3	53	127,72	113,97	0,733
	Tiempo 4	125	70,84	45,37	< 0,001

NT y **XT** (media); **ST**= desviación estándar de XT. Tiempos de exposición: **Tiempo 0**; **Tiempo 1**= 72 horas; **Tiempo 2**= 144 horas; **Tiempo 3**= 216 horas; **Tiempo 4**= 288 horas.

[a] segundo molar inferior izquierdo. [b] Test *t-student* para la comparación de la longitud media de las microestrías entre los diferentes tiempos de exposición al ácido acético (Tiempo 0 vs. Tiempo 1; Tiempo 1vs. Tiempo 2; Tiempo 2 vs. Tiempo 3; Tiempo 3 vs. Tiempo 4).

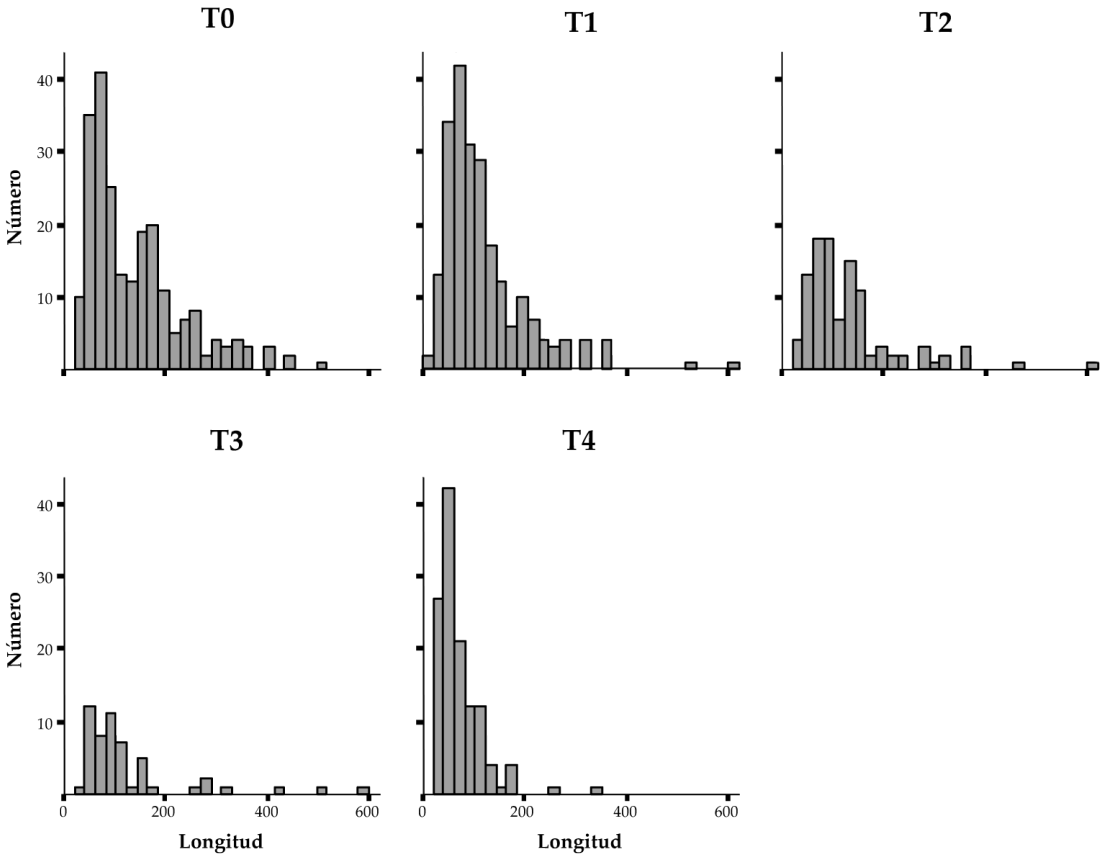


***Figura 28**. Frecuencias de la longitud de las microestrías (en µm) en cada uno de los tiempos de exposición a la abrasión por partículas de Al_2O_3 de un diente de origen arqueológico. T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (72 horas); T2= Tiempo 2 (144 horas); T3= Tiempo 3 (216 horas) y T4= Tiempo 4 (288 horas).*

4.1.2. Segunda serie de simulaciones tafonómicas experimentales *in vitro*

En primer lugar, se exponen los resultados de las alteraciones de los patrones de microdesgaste vestibular de forma cualitativa, para lo cual se han seleccionado micrografías de algunos tiempos de exposición para resumir los experimentos realizados (Tiempo 0-5). Estas imágenes se muestran en la Figura 29 (Experimen-

to 5 y 6, abrasión por partículas de cenizas), Figura 30 (Experimento 7 y 8, abrasión por partículas de arenas) y Figura 31 (Experimento 9 y 10, erosión por ácidos). A continuación se describen los resultados de los cambios cuantitativos en los patrones de microdesgaste vestibular a través del análisis estadístico de los cambios en las variables que definen los patrones de microdesgaste dentario vestibular, así como en sus tasas de cambio (*TCBM*).

4.1.2.1. Evaluación cualitativa

Las superficies del esmalte de todas las muestras se observaron lisas antes de comenzar la exposición a los respectivos agentes tafonómicos *in vitro* (Tiempo 0), con claros rasgos de microdesgaste en la superficie vestibular, como las microestrías y algunos pequeños *pits* (Figuras 29a, 29e, 30a, 30e, 31a, y 31e), aunque sin poder precisar si su etiología fue *ante-mortem* o *post-mortem* debido a que este tipo de abrasión no es común en las superficies vestibulares de los molares. Con los aumentos empleados para analizar la superficie del diente (en todos los casos a 100X) no se observaron detalles de la microestructura del esmalte (prismas del esmalte) antes de la exposición a los agentes tafonómicos (Tiempo 0).

4.1.2.1.1. Abrasión por partículas abrasivas sedimentarias

Se observaron cambios en las superficies del esmalte expuestas a las cuatro simulaciones sedimentarias por agentes abrasivos (cenizas y arenas; para detalles véase apartados *3.1.5.2* y *3.2.2.2* de *Material y Métodos*) a lo largo de todos los tiempos de observación (Figuras 29-30), aunque con variaciones según el tipo de agente utilizado y el tiempo de exposición. Las alteraciones más extensas y marcadas aparecieron en las superficies del esmalte después de la primera exposición (Tiempo 1) con todos los sedimentos abrasivos (Figuras 29b, 29f, 30b y 30f).

Los patrones de microdesgaste se mantuvieron durante todas las exposiciones a la ceniza fina (Experimento 5), con las superficies del esmalte aparentemente inalteradas (Figuras 29a-d). En el otro extremo, las mayores alteraciones del esmalte se observaron cuando la abrasión se produjo por ceniza gruesa (Experimento 6) y sólo se mantuvieron las microestrías más largas y anchas después del primer tiempo de exposición (Figura 29f), observándose superficies rugosas muy desgastadas en las exposiciones posteriores (Figuras 29g-h).

Por su parte, aunque sin llegar a desgastar la superficie como en el caso de la ceniza gruesa, se observaron alteraciones notorias en los patrones de microdesgaste en lo dientes tratados con arena de playa negra (Experimento 7). Entre otros efectos, se registró la desaparición gradual de microestrías así como la aparición de nuevos rasgos sobre el esmalte vestibular, tales como orificios, grietas o surcos (Figuras 30b-d). Por otra parte, las superficies de esmalte expuestas a la arena de playa blanca (Experimento 8), mostraron pocos cambios en relación a

las microestrías. Sin embargo, se observó la aparición de nuevos rasgos de microdesgaste, tales como agujeros (*pits*), que fueron aumentando en tamaño a lo largo de los tiempos de exposición (Figuras 30f-h).

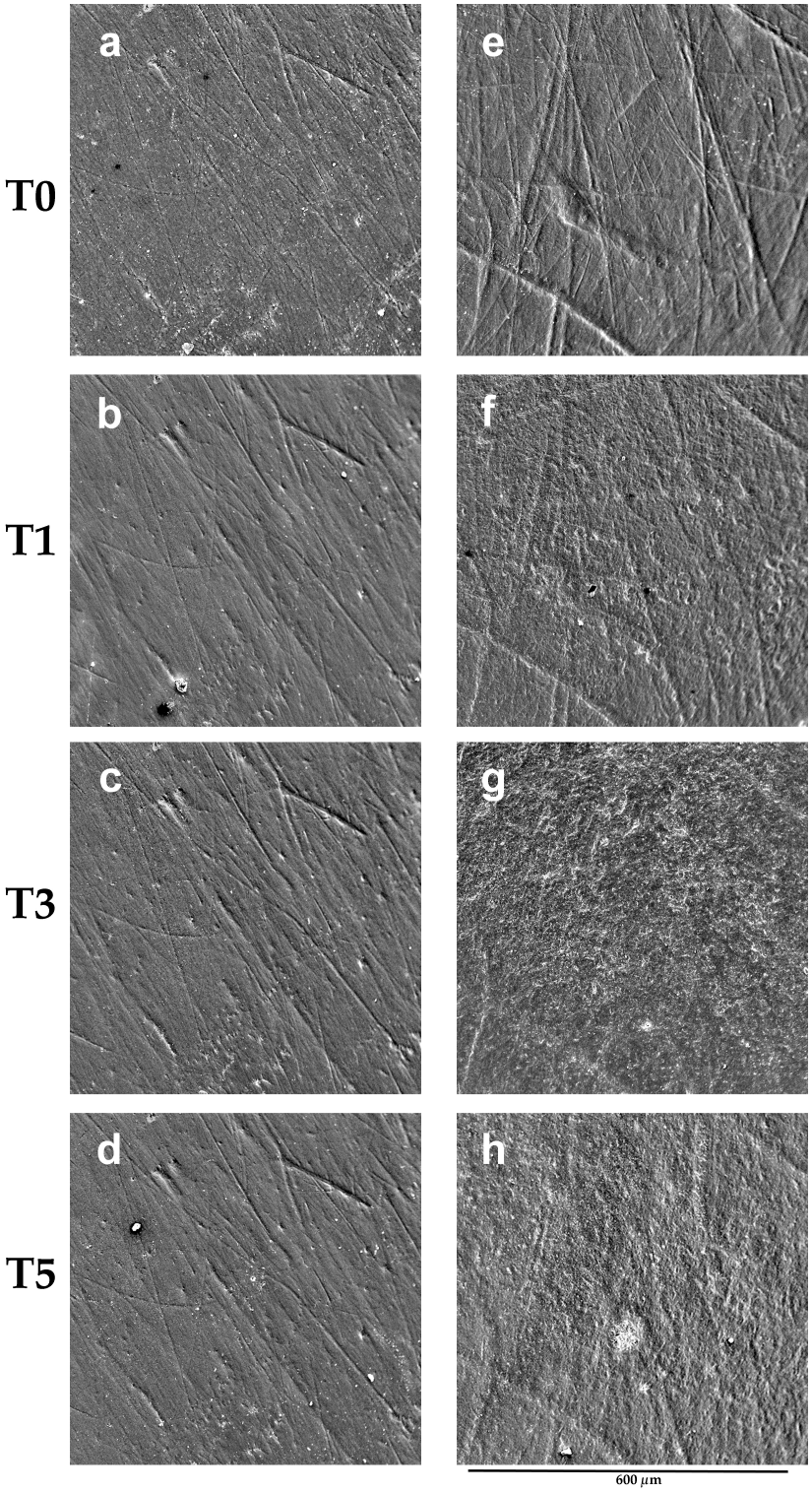


Figura 29. *Efecto de las cenizas sobre los patrones de microdesgaste de las superficies vestibulares. Micrografías de dientes de origen arqueológico realizadas con SEM a 100X y recortadas a un área cuadrada de 0,56 mm²: Experimento 5 (ceniza fina) (izquierda) y Experimento 6 (ceniza gruesa) (derecha) antes de la abrasión (T0= Tiempo 0) (a y e), después de 24 horas (T1= Tiempo 1) (b y f), 72 horas (T3= Tiempo 3) (c y g) y 120 horas de exposición (T5= Tiempo 5) (d y h).*

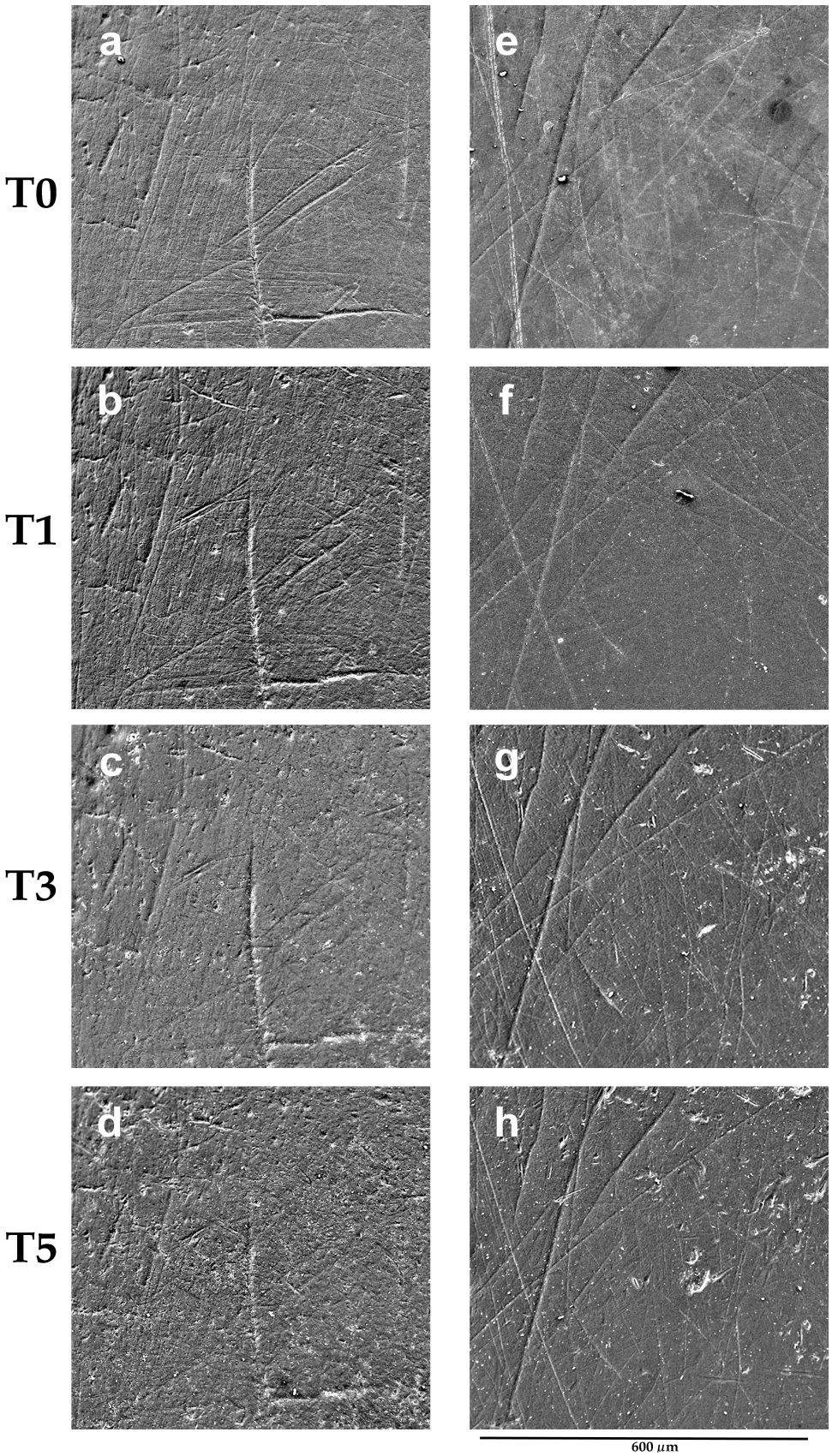


Figura 30. *Efecto de las arenas sobre los patrones de microdesgaste de las superficies vestibulares. Micrografías de dientes de origen arqueológico realizadas con SEM a 100X y recortadas a un área cuadrada de 0,56 mm²: Experimento 7 (arena negra) (izquierda) y Experimento 8 (arena blanca) (derecha) antes de la abrasión (T0= Tiempo 0) (a y e), después de 24 horas (T1= Tiempo 1) (b y f), 72 horas (T3= Tiempo 3) (c y g) y 120 horas de exposición (T5= Tiempo 5) (d y h).*

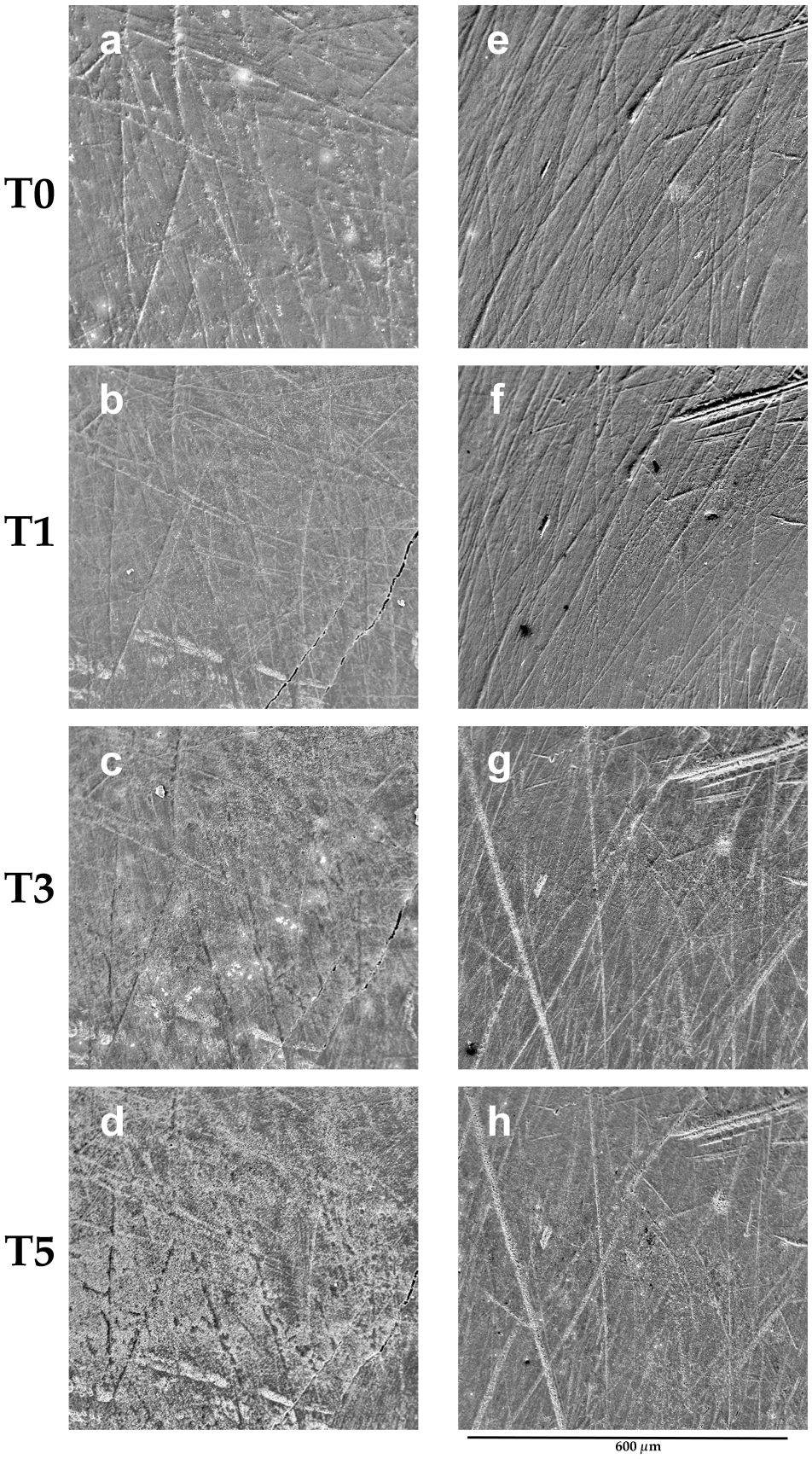


Figura 31. *Efecto de los ácidos (pH 4,5) sobre los patrones de microdesgaste dental de las superficies vestibulares. Micrografías SEM a 100X aumentos y recortadas a un área cuadrada de 0,56 mm² de dientes de origen arqueológico: Experimento 9 (ácido acético 5%) (izquierda) y Experimento 10 (ácido cítrico 5%) (derecha) antes de la erosión (T0= Tiempo 0) (a y e), después de 10 minutos (T1= Tiempo 1) (b y f), 30 minutos (T3= Tiempo 3) (c y g) y 50 minutos de exposición (T5= Tiempo 5) (d y h).*

4.1.2.1.2. Erosión por los ácidos acético y cítrico

Se observó un aumento progresivo de las alteraciones en las superficies del esmalte expuestas a ambos ácidos a lo largo de la experimentación (ambos al 5% y pH 4,5; para detalles véase apartados *3.1.5.2* y *3.2.2.2* de *Material y Métodos*). No obstante, el efecto del ácido acético pareció ser un poco más intenso. De igual modo sus efectos sobre el esmalte fueron observados de forma más temprana que en las muestras expuestas al ácido cítrico (Figura 31). En general, las alteraciones sobre las superficies del esmalte debidas a los ácidos se caracterizan por el aumento de la rugosidad del mismo. Este efecto probablemente se debió a la exposición de los prismas de esmalte, siendo una consecuencia directa de la pérdida del esmalte superficial aprismático.

Las alteraciones de los patrones de microdesgaste producidas por la exposición a ácidos fueron claramente diferentes a las producidas por abrasión física observadas en los Experimentos 5-8. Después de la primera exposición (Tiempo 1) las microestrías se hacen más visibles (Figuras 31b y 31f). No obstante, tras exponer la superficie de los dientes a una acción más larga a los respectivos ácidos, su efecto produjo que las microestrías menos marcadas en profundidad y longitud vayan desapareciendo progresivamente y que las restantes mostrasen ligeras transformaciones morfológicas en sus límites, especialmente en los últimos tiempos de exposición (Figuras 31d y 31h).

4.1.2.2. Análisis cuantitativo de las alteraciones del microdesgaste vestibular

A continuación se describen los resultados estadísticos de los cambios en los patrones de microdesgaste vestibular de la segunda serie de experimentos mediante el análisis de las variables de microdesgaste a lo largo de las exposiciones. Se detallan los resultados de la tasa de cambios del patrón de microdesgaste vestibular (*TCBM*) de las simulaciones experimentales *in vitro* (Experimentos 5-10). En la Tabla 23 se resumen los estadísticos descriptivos de las principales variables de microdesgaste y que corresponden a la densidad (NT), longitud media (XT) y su desviación estándar (ST) de microestrías en el esmalte en cada uno de los tiempos de exposición en cada una de las simulaciones experimentales tafonómicas.

La mayoría de las variables de microdesgaste vestibular analizadas en cada experimento y en todos los tiempos de exposición presentaron distribuciones normales (test de *Kolmogorov-Smirnov*, $p>0,05$). Únicamente las variables NMD y NV del Experimento 5 (ceniza fina) y las variables NMD y NMD del Experimento 6 (ceniza gruesa) no pasaron la prueba de normalidad (*K-S* test, $p<0,05$).

El análisis de la varianza (ANOVA) de la densidad de microestrías (NT) entre los tiempos de exposición mostró diferencias significativas en todos los experi-

Tabla 23. Estadísticos descriptivos de las principales variables de microdesgaste vestibular (NT, XT y ST) observadas a lo largo de los tiempos de exposición de cada una de las simulaciones experimentales tafonómicas. [a]

		Tiempo 0		*Tiempo 1*		*Tiempo 2*		*Tiempo 3*		*Tiempo 4*		*Tiempo 5*	
		Media	***DE***	***Media***	***DE***	***Media***	***DE***	***Media***	***DE***	***Media***	***DE***	***Media***	***DE***
Experimento 5 *Ceniza Fina*	NT	282,00	81,68	183,20	61,03	193,20	54,60	128,80	88,17	142,00	73,94	97,00	95,33
	XT	92,45	11,38	87,61	8,86	82,13	6,53	70,33	11,12	72,30	15,19	69,79	5,12
	ST	76,29	23,25	58,90	11,27	57,47	15,55	42,31	8,68	46,03	16,83	44,19	10,09
Experimento 6 *Ceniza Gruesa*	NT	266,80	117,27	98,40	38,00	48,80	22,99	47,80	15,80	40,40	16,82	38,20	18,42
	XT	116,40	20,03	100,27	18,21	82,91	5,74	84,60	17,56	85,04	21,49	87,08	21,32
	ST	85,87	16,48	70,51	18,10	47,48	14,33	38,46	12,85	54,05	27,05	53,98	33,23
Experimento 7 *Arena Negra*	NT	288,60	46,80	323,00	44,82	299,40	59,18	236,80	77,19	209,80	57,99	166,20	27,28
	XT	92,76	8,19	78,79	13,79	81,86	13,67	69,90	6,87	76,20	13,80	72,70	8,63
	ST	69,83	9,78	55,39	12,09	60,28	18,53	49,20	7,78	57,20	20,06	43,02	13,37
Experimento 8 *Arena Blanca*	NT	272,20	53,16	190,00	38,16	195,60	40,54	206,20	25,67	212,80	32,81	171,00	16,11
	XT	97,82	11,05	91,19	10,94	91,64	20,35	84,32	6,73	85,45	13,52	102,95	10,05
	ST	77,80	21,94	78,99	26,96	77,86	33,06	63,02	3,32	71,72	20,25	86,06	21,96
Experimento 9 *Á. Acético 5%*	NT	287,40	47,99	344,60	70,86	255,60	78,61	182,00	79,70	148,80	78,22	134,60	74,38
	XT	91,65	9,37	86,12	13,86	87,96	16,91	77,11	6,74	84,82	7,50	88,05	23,08
	ST	69,07	13,21	64,50	20,72	65,15	25,06	55,64	15,54	55,16	18,06	62,72	28,34
Experimento 10 *Á. Cítrico 5%*	NT	294,20	14,25	310,60	82,31	241,60	67,15	222,40	40,91	199,40	30,91	180,00	37,40
	XT	96,64	21,60	81,95	5,22	94,44	11,35	100,46	25,52	89,00	22,37	102,71	26,84
	ST	74,90	22,62	68,16	6,82	75,64	14,21	78,63	20,30	70,43	13,76	70,30	14,31

Media= valor promedio de la respectiva variable de microdesgaste vestibular entre los cinco especímenes analizados por cada experimento; **DE**= desviación estándar.
NT= densidad total de microestrías; **XT**=longitud media del total de las microestrías; **ST**= desviación estándar de la longitud media total de las microestrías.
[a] En los experimentos con sedimentos (del 5 al 8) cada Tiempo de exposición fue de 24 horas (que equivale a una distancia de 21,6 km de arrastre). En cambio, en los experimentos con ácidos (9 y 10) cada Tiempo de exposición fue de 10 minutos de inmersión.

Tabla 24. Análisis de la varianza (ANOVA) de las principales variables de microdesgaste vestibular y comparaciones dos a dos mediante pruebas *post-hoc* de la diferencia honestamente significativa (*HDS*) de Tukey entre los diferentes tiempos de exposición de la segunda serie de experimentos de simulaciones tafonómicas *in vitro* [a, b]

		ANOVA		***p-valor de las comparaciones post-hoc HSD de Tukey entre los tiempos de exposición***													
		F	***p***	***T0/T1***	***T0/T2***	***T0/T3***	***T0/T4***	***T0/T5***	***T1/T2***	***T1/T3***	***T1/T4***	***T1/T5***	***T2/T3***	***T2/T4***	***T2/T5***	***T3/T4***	***T3/T5***	***T4/T5***
Experimento 5 *Ceniza Fina*	NT	3,539	**0,015***	0,358	0,472	**0,045***	0,080	**0,010***	1,000	0,870	0,956	0,504	0,771	0,896	0,386	1,000	0,986	0,937
	XT	4,463	**0,005***	0,974	0,613	**0,025***	**0,049***	**0,020***	0,956	0,120	0,210	0,102	0,473	0,658	0,425	1,000	1,000	0,999
	ST	3,632	**0,014***	0,472	0,388	**0,018***	**0,043***	**0,028***	1,000	0,523	0,757	0,644	0,614	0,834	0,732	0,999	1,000	1,000
Experimento 6 *Ceniza Gruesa*	NT	14,443	**< 0,001***	**< 0,001***	**< 0,001***	**< 0,001***	**< 0,001***	**< 0,001***	0,673	0,655	0,518	0,478	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	XT	2,624	0,050															
	ST	3,114	**0,026***	0,867	0,091	**0,022***	0,222	0,221	0,555	0,216	0,831	0,829	0,985	0,996	0,997	0,860	0,862	1,000
Experimento 7 *Arena Negra*	NT	6,071	**0,001***	0,914	1,000	0,664	0,237	**0,018***	0,982	0,162	**0,032***	**0,002***	0,473	0,135	**0,008***	0,968	0,345	0,799
	XT	2,596	0,052															
	ST	2,084	0,103															
Experimento 8 *Arena Blanca*	NT	4,541	**0,005***	**0,017***	**0,029***	0,079	0,140	**0,002***	1,000	0,980	0,916	0,960	0,997	0,973	0,888	1,000	0,648	0,473
	XT	1,560	0,209															
	ST	0,568	0,723															
Experimento 9 *A.Acético al 5%*	NT	6,658	**0,001***	0,809	0,981	0,233	0,058	**0,029***	0,403	**0,018***	**0,003***	**0,001***	0,603	0,221	0,126	0,977	0,902	1,000
	XT	0,602	0,699															
	ST	0,355	0,874															
Experimento 10 *A. Cítrico al 5%*	NT	5,210	**0,002***	0,995	0,584	0,260	0,068	**0,018***	0,299	0,103	**0,022***	**0,005***	0,990	0,776	0,417	0,978	0,772	0,990
	XT	0,708	0,623															
	ST	0,305	0,905															

[a] Tiempos de exposición: **T0**=Tiempo 0; **T1**=Tiempo 1; **T2**=Tiempo 2; **T3**=Tiempo 3; **T4**=Tiempo 4; **T5**=Tiempo 5.

[b] Principales variables microdesgaste vestibular: **NT**= densidad total de microestrías; **XT**=longitud media del total de las microestrías; **ST**= desviación estándar del total de las longitudes medias de las microestrías.

* $p < 0,05$. Los contrastes significativos son presentados en negrita.

mentos (p<0,05) (Tabla 24). Las pruebas *post-hoc HSD* de Tukey en los experimentos de abrasión mostraron diferencias significativas (p<0,05) en la densidad de microestrías (NT) entre los siguientes pares de tiempos de exposición: Tiempo 0/Tiempo 3 (p= 0,045) y Tiempo 0/Tiempo 5 (p=0,010) en el Experimento 5 (ceniza fina); Tiempo 0 y todos los siguientes tiempos de exposición (p<0,001) en el Experimento 6 (ceniza gruesa); Tiempo 0/Tiempo 5 (p=0,018), Tiempo 1/Tiempo 4 (p=0,032), Tiempo 1/Tiempo 5 (p=0,002) y Tiempo 2/Tiempo 5 (p=0,008) en el Experimento 7 (arena negra); y Tiempo 0/Tiempo 1 (p= 0,017), Tiempo 0/Tiempo 2 (p=0,029) y Tiempo 0/Tiempo 5 (p=0,002) en el Experimento 8 (arena blanca). En el experimento con ácido acético las pruebas *post-hoc* permitieron detectar diferencias estadísticas (p<0,05) en la densidad de microestrías entre los tiempos de observación Tiempo 0/Tiempo 5 (p=0,029), Tiempo 1/Tiempo 3 (p=0,018), Tiempo 1/Tiempo 4 (p= 0,003) y Tiempo 1/Tiempo 5 (p=0,001). Además, se observaron diferencias significativas en el Experimento 10 (ácido cítrico) entre Tiempo 0/Tiempo 5 (p= 0,018), Tiempo 1/Tiempo 4 (p=0,022) y Tiempo 1/Tiempo 5 (p=0,005) (Tabla 24).

Por otro lado, se observaron diferencias significativas (p=0,005) en la longitud media de las microestrías (XT) a lo largo del tiempo de exposición únicamente en el Experimento 5 (ceniza fina). De este modo, se detectaron diferencias significativas (p<0,05) entre el Tiempo 0/Tiempo 3 (p=0,025), Tiempo 0/Tiempo 4 (p=0,049) y Tiempo 0/Tiempo 5 (p=0,020) a través las pruebas *post-hoc* (Tabla 24).

Por último, la desviación estándar de las longitudes de las microestrías (ST) a lo largo de los tiempos de exposición mostró diferencias significativas (p<0,05) solamente en los experimentos con cenizas (Experimentos 5 y 6). En el Experimento 5 (ceniza fina) se detectaron diferencias significativas a través de las pruebas *post-hoc HSD* de Tukey (p<0,05) entre los mismos pares de tiempos de exposición que los observados en XT, es decir, entre Tiempo 0/Tiempo 3 (p=0,018), Tiempo 0/Tiempo 4 (p=0,043) y Tiempo 0/Tiempo 5 (p=0,028). En cambio, en el Experimento 6 (ceniza gruesa) únicamente se observaron diferencias significativas en la desviación estándar de las longitudes de las microestrías entre el Tiempo 0 y el Tiempo 3 (p=0,022) (Tabla 24).

En la Tabla 25 y la Figura 32 se muestran los resultados de la aplicación de los modelos de regresión lineal que permitieron evaluar las tendencias temporales de la densidad (NT) y longitud media (XT) de las microestrías como resultado de la exposición a los agentes tafonómicos experimentales. Mediante modelos de regresión lineal (*RMA* o reducción del eje mayor) fueron observados valores significativos en el coeficiente de determinación (r^2) para la densidad de microestrías (NT) en todos los experimentos (p<0,01). Se observaron pendientes negativas para NT a lo largo del tiempo, por lo que podemos inferir que todos agentes

empleados (abrasivos y erosivos) inducen la desaparición progresiva de la densidad de microestrías en las superficies vestibulares. El experimento con ácido acético al 5% mostró la pendiente más marcada y el coeficiente de determinación más alto de todos (a=–40,714; r^2=0,482), seguido del experimento con ceniza gruesa (a=–37,657; r^2=0,466), siendo éste último el más sobresaliente entre los sedimentos (Figura 31). Tanto con ceniza fina (Experimento 5) como con arena negra (Experimento 7), los coeficientes de determinación y las pendientes fueron similares a los observados con los agentes más abrasivos (Tabla 25).

Tabla 25. Modelos de regresión lineal de la evolución temporal en la densidad (NT) y longitud media (XT) de microestrías vestibulares en diferentes simulaciones experimentales tafonómicas.

		Pendiente		*Constante*		*r*	*r²*	*p*
		a	*Error*	*b*	*Error*			
Experimento 5	NT	–31,800	8,072	250,533	24,440	0,597	0,357	**< 0,001***
Ceniza fina	XT	–4,887	1,066	91,316	3,228	0,655	0,429	**< 0,001***
Experimento 6	NT	–37,657	7,615	184,210	23,055	0,683	0,466	**< 0,001***
Ceniza gruesa	XT	–5,445	1,992	106,329	6,031	0,459	0,211	**0,011***
Experimento 7	NT	–28,977	5,976	326,410	18,092	0,676	0,456	**< 0,001***
Arena negra	XT	–3,430	1,218	87,275	3,687	0,470	0,221	**0,009***
Experimento 8	NT	–12,200	4,455	238,467	13,489	0,460	0,211	**0,011***
Arena blanca	XT	0,032	1,460	92,149	4,420	0,004	0,000	0,983
Experimento 9	NT	–40,714	7,974	327,286	24,142	0,694	0,482	**< 0,001***
Ácido acético 5%	XT	–0,936	1,474	88,291	4,464	0,119	0,014	0,531
Experimento 10	NT	–26,394	5,286	307,352	16,004	0,686	0,471	**< 0,001***
Ácido cítrico 5%	XT	1,643	2,139	90,092	6,478	0,144	0,021	0,449

* Los modelos de regresión lineal significativos son presentados en negrita (**p<0,05**).

En los modelos de regresión lineal para la longitud media de microestrías (XT) se obtuvieron coeficientes de determinación estadísticamente significativos (p<0,05) con pendientes negativas y bajas a lo largo del tiempo en los experimentos con ceniza fina, ceniza gruesa y arena negra. La variable XT se redujo de forma leve y progresiva a lo largo de las abrasiones (Figura 32 y Tabla 25). La ceniza gruesa mostró la pendiente más elevada entre los experimentos con sedimentos (a=–5,445), aunque la ceniza fina presentó el coeficiente de determinación más alto (r^2=0,429) de reducción en la longitud (XT) de las microestrías (Tabla 25).

4.1.2.2.1. Tasa de cambios del patrón de microdesgaste vestibular (*TCBM*)

La Tabla 26 muestra las tasas media de cambios de la densidad total de microestrías, la longitud media y la desviación estándar de las longitudes (NT $TCBM_{media}$, XT $TCBM_{media}$ y ST $TCBM_{media}$ respectivamente) junto con la tasas de cambios del primer tiempo de exposición (NT TCBM T_1 , XT TCBM T_1 y ST TCBM T_1 , respectivamente) de todos los experimentos.La Figura 33 muestra las tasas $TCBM_{media}$ y TCBM T_1 de la densidad total de estrías (NT, Figura 33a) y la longitud media (XT, Figura 33b) de la segunda serie de simulaciones.

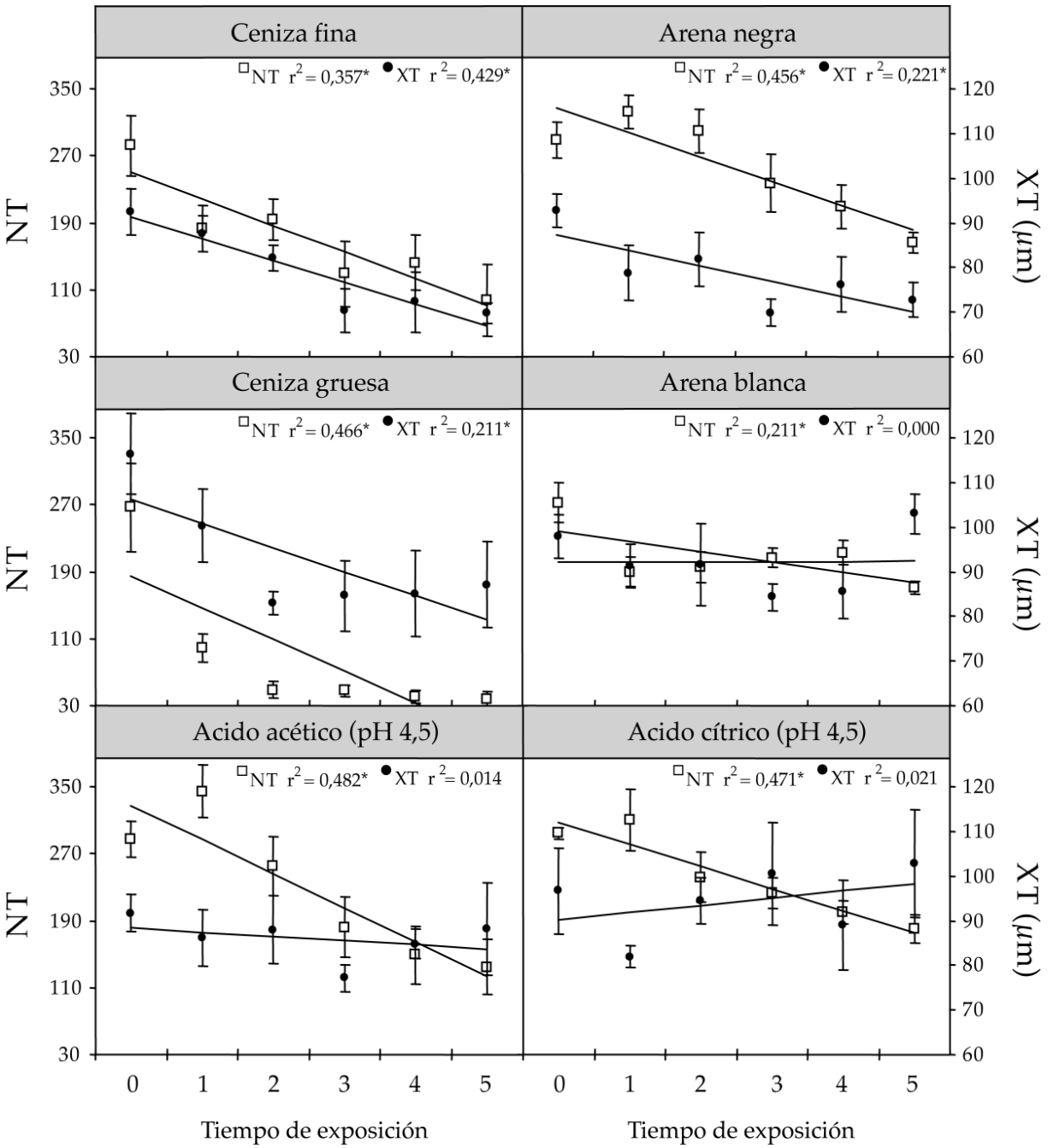


Figura 32. *Tendencias temporales de la densidad (NT) y la longitud media (XT) de microestrías sobre superficies vestibulares. Tiempos de exposición de 24 horas en las simulaciones con agentes tafonómicos abrasivos (cenizas fina y gruesa; arenas negra y blanca) y de 10 minutos con agentes ácidos (ácido acético y cítrico). Las rectas de regresión se basan en los modelos de regresión lineal con niveles de significación de p<0,05 (*). Para la representación gráfica de los datos se presentan las medias ± el error típico de la media para cada tiempo de exposición.*

La media de tasa de TCBM de la densidad de microestrías (NT $TCBM_{media}$) presentó valores negativos en todos los experimentos. No obstante, esta tasa varió entre valores moderados a altos en función del agente tafonómico considerado (Experimento 5=–18,3; Experimento-6=–23,8; Experimento 7=–8,7; Experimento 8=–5,9; Experimento 9=–13,5 y Experimento 10=–7,8). Se observaron valores negativos en los dos experimentos con cenizas en la tasa media TCBM de las va-

Tabla 26. Tasa de cambios o alteraciones del patrón de microdesgaste vestibular (*TCBM*) de la segunda serie de simulaciones experimentales *in vitro*.

	NT		***XT***		***ST***	
	TCBM$_{media}$	***TCBM T$_1$***	***TCBM$_{media}$***	***TCBM T$_1$***	***TCBM$_{media}$***	***TCBM T$_1$***
Experimento 5 *Ceniza fina*	–18,34	–34,92	–3,19	–3,72	–3,60	–17,77
Experimento 6 *Ceniza gruesa*	– 23,83	– 56,08	–3,11	– 11,14	–4,07	–16,33
Experimento 7 *Arena negra*	–8,69	12,44	–3,21	–14,42	–6,35	–19,66
Experimento 8 *Arena blanca*	–5,94	–28,71	2,91	–6,43	5,44	1,42
Experimento 9 *Ácido acético 5%*	–13,46	20,11	0,35	–6,29	–0,17	–8,30
Experimento 10 *Ácido cítrico 5%*	–7,84	6,55	3,66	–11,39	2,11	0,68

TCBM$_{media}$ = valor promedio de la tasa media TCBM para la respectiva variable de microdesgaste vestibular (NT, XT o ST) por experimento.

TCBM T$_1$ = valor promedio de la tasa TCBM durante la primera exposición para la respectiva variable de microdesgaste vestibular (NT, XT o ST) por experimento (para detalles véase apartado *3.3*.2.2 de *Material y Métodos*).

NT= densidad total de microestrías; **XT**= longitud media del total de microestrías ; **ST**= desviación estándar de la longitud media total de las microestrías.

riables XT y ST (Experimento 5: XT TCBM$_{media}$=–3,2 y ST TCBM$_{media}$=–3,6; Experimento 6: XT TCBM$_{media}$=–3,1 y ST TCBM$_{media}$=–4,1) y Experimento 7 con arena de playa negra (XT TCBM$_{media}$=–3,2 y ST TCBM$_{media}$=–6,4). Se observaron valores positivos y bajos para las tasas medias de la longitud y la desviación estándar total en el Experimento 8 (arena blanca) (XT TCBM$_{media}$=2,9; ST TCBM$_{media}$=5,4) y en el Experimento 10 (ácido cítrico) (XT TCBM$_{media}$=3,7; ST TCBM$_{media}$=2,1); en cambio en el Experimento 9 (ácido acético) ambas tasas fueron cercanas a cero (XT TCBM$_{media}$=0,4; ST TCBM$_{media}$=–0,2) (Tabla 26).

En la Figura 33 se muestran las tasas TCBM de NT y XT durante el primer tiempo de exposición de cada experimento (TCBM T$_1$) así como las tasas medias de los respectivos experimentos (TCBM$_{media}$). Destaca que todas las tasas medias (TCBM$_{media}$) están muy influenciadas por la tasa observada en la primera exposición (TCBM T$_1$). En el Experimento 5 (ceniza fina) la tasa TCBM de la densidad de microestrías fue negativa durante la primera exposición (NT TCBM T$_1$=–34,9), más del doble del valor de la tasa media. Por el contrario, en el Experimento 6 (ceniza gruesa) se observó que durante la primera exposición esta tasa (NT TCBM T$_1$=–56,1) casi duplicó el valor de la tasa media (Tabla 26).

En el Experimento 8 (arena blanca) la tasa a Tiempo 1 también es negativa, pero la diferencia entre la tasa de la primera exposición y de la media fue más intensa (NT TCBM T$_1$=–28,7). La tasa TCBM de NT durante la primera exposición fue positiva en los experimentos 7 (arena negra), 9 (ácido acético) y 10 (ácido cítrico), pero con diferentes valores de acuerdo con la simulación experimental: NT TCBM T$_1$=12,4; NT TCBM T$_1$=20,1 y NT TCBM T$_1$=6,6 respectivamente.

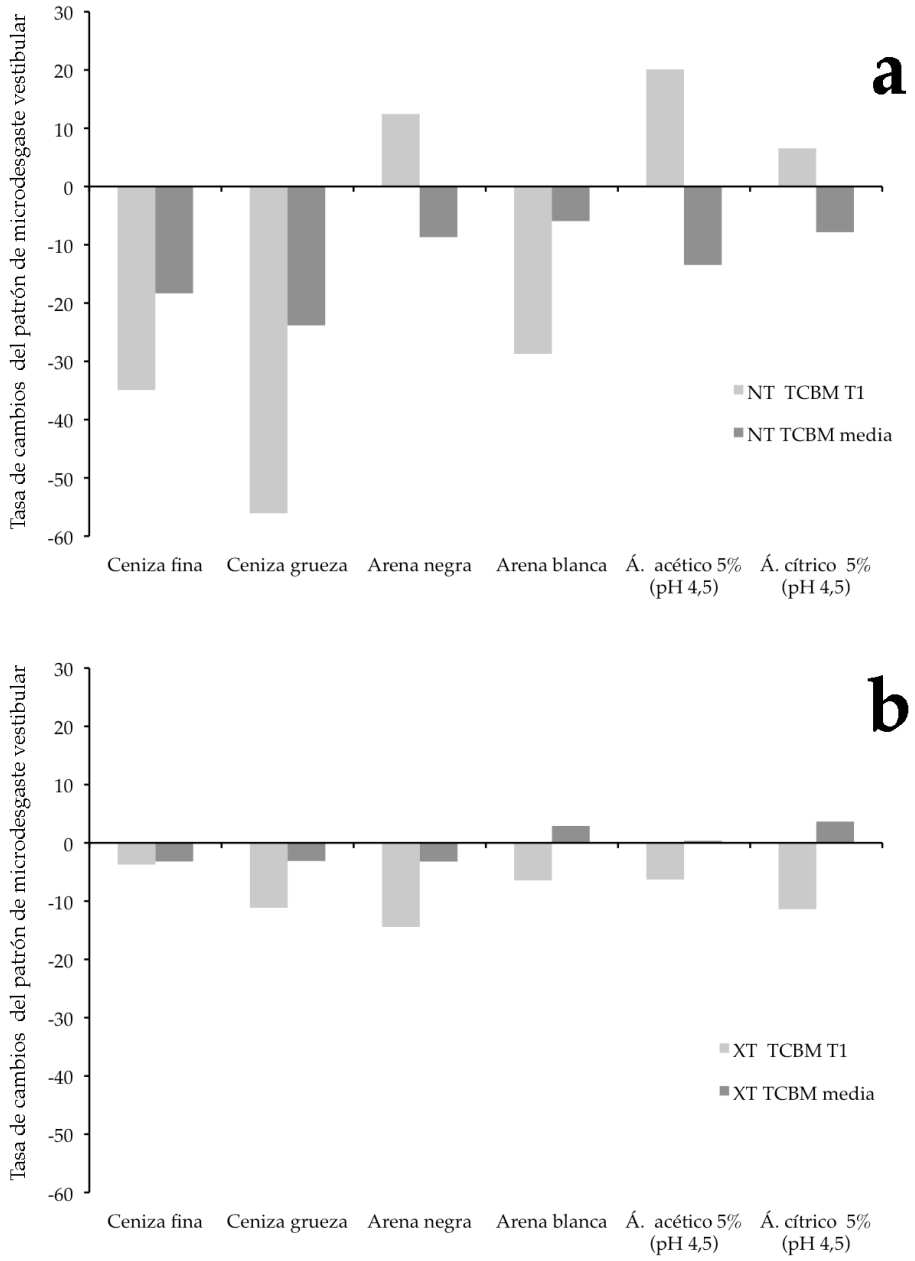


Figura 33. *Tasa de cambios o alteraciones del patrón de microdesgaste vestibular (TCBM) de la densidad (NT) (a) y la longitud media (XT) (b) de microestrías de la segunda serie de simulaciones experimentales. Por cada experimento se ilustra la tasa TCBM T_1 y la tasa $TCBM_{media}$, las cuales representan el valor de la tasa durante la primera exposición de cada experimento y el valor promedio de la tasa TCBM por experimento (barras gris claro y gris oscuro, respectivamente).*

Las tasas TCBM de longitud media y de la desviación estándar de la longitud de microestrías en las primeras exposiciones fueron negativas y con valores más altos que las respectivas tasas medias en los siguientes experimentos: Experimento 5 (ceniza fina) (XT TCBM T_1=–3,7 y ST TCBM T_1=–17,8); Experimento 6 (ceniza gruesa) (XT TCBM T_1=–11,1 y ST TCBM T1=–16,3); Experimento 7 (arena negra) (XT TCBM T_1=–14,4 y ST TCBM T_1=–19,7) y Experimento 9 (ácido acético) (XT TCBM T_1=–6,3 y ST TCBM T_1=–8,3). Sin embargo, las tasas de TCBM de la longitud media durante la primera exposición fueron negativas y con valores mode-

rados en el Experimento 8 (arena blanca) (XT TCBM T_1=–6,4) y en el Experimento 10 (ácido cítrico) (XT TCBM T_1=–11,4), mientras que las tasas TCBM de la desviación estándar de la longitud fueron positivas, pero con valores bajos en el Experimento 8 (arena blanca) (ST TCBM T_1=1,4) y en el Experimento 10 (ácido cítrico) (ST TCBM T_1=0,7) (Tabla 26 y Figura 33b).

4.2. Análisis multivariante de las variables del microdesgaste

Las 15 variables de microdesgaste vestibular mostraron distribución normal según la prueba de *Kolmogorov-Smirnov* para todas las especies en todos los *conjuntos de datos* analizados (p>0,05). Sin embargo, los resultados de la prueba *M de Box* fueron significativos (p<0,05) para la mayor parte de los análisis discriminantes realizados sobre los *Conjuntos de datos 1-5* (Tabla 27), rechazando la hipótesis nula de igualdad de las matrices de varianzas-covarianzas e indicando que el supuesto de homocedasticidad no se cumple para los *LDA* realizados. Solamente no se observaron diferencias significativas (p>0,05) en los análisis realizados con 10 y 2 variables sobre el *Conjuntos de datos 3* mediante el método por pasos y con 2 variables mediante el método directo, así como en todos los modelos llevados acabo sobre el *Conjunto de datos 2* a través del método por pasos y especialmente en todos los análisis realizados sobre *Conjunto de datos Test* con independencia del número de variables predictoras incluidas y del método empleado para la selección de las variables (Tabla 27). Esto último se debe a que la conformación del *Conjunto de datos Test* se llevó a cabo *a priori* e intencionadamente cumpliendo todos los supuestos necesarios para la ejecución óptima de un análisis discriminante lineal (*LDA*). Aunque la homogeneidad de las matrices de varianza-covarianza no se cumplió en las series de análisis de la mayoría de los *Conjunto de datos 4* y *5* (Tabla 27), el número de casos analizados de cada submuestra fue lo suficientemente grande para que sus resultados puedan ser considerados robustos.

Los coeficientes de correlación de Pearson entre las variables de microdesgaste vestibular (como variables predictoras de los modelos) fueron analizados para detectar posibles problemas de multicolinealidad en cada uno de los conjunto de datos (Tablas 28-31). En todos los conjuntos de datos se observaron correlaciones significativas en las variables con diferentes niveles de correlación (p<0,05). Sin embargo, la correlación entre las variables totales (NT, XT y ST) y el resto de variables independientes fueron significativamente positivas y con valores moderadamente altos (r>0,500; p<0,01) (Tablas 28-31). Al mismo tiempo, en todos los conjuntos de datos se observaron altas correlaciones positivas (r Pearson) entre las variables ST, SH, SV, SDM y SMD con las correspondientes variables de las longitudes medias (XT, XH, XV, XDM y XMD) (r>0,700; p<0,01) (Tablas 28-31). Particularmente, en el *Conjunto de datos 2* también se observaron correlaciones al-

tas y positivas de XMD con XT y ST, de SMD con XT y ST, de XDM con XT y de ST con XV y SV (r>0,700; p<0,01) (Tabla 29). Asimismo, el *Conjunto de datos 3* mostró correlaciones positivas entre XT y XH (r>0,700; p<0,01) (Tabla 30).

Tabla 27. Resultados de la prueba de *M de Box* de las series de análisis discriminantes realizados en todos *conjuntos de datos*. [a]

	Nº VS	*Método directo*			*Método paso a paso*		
		M	*F*		*M*	*F*	
			Aprox.	*p*		*Aprox.*	*p*
Conjunto de datos Test [b]	15	397,360	1,143	0,065	14,424	1,129	0,331
	12	201,760	0,976	0,569	7,302	0,571	0,867
	10	177,437	1,285	0,240	17,972	1,406	0,154
	8	95,069	1,106	0,252	20,392	0,937	0,539
	3	20,441	1,599	0,084	13,098	2,095	0,050
	2	12,649	2,023	0,059	12,649	2,023	0,059
Conjunto de datos 1	15	**	-	-	80,378	1,862	**<0,001**
	12	1518,851	2,926	**<0,001**	80,378	1,862	**<0,001**
	10	**	-	-	80,378	1,862	**<0,001**
	8	896,714	2,073	**<0,001**	80,378	1,862	**<0,001**
	3	178,391	1,935	**<0,001**	28,829	2,133	**0,010**
	2	96,949	2,245	**<0,001**	28,829	2,133	**0,010**
Conjunto de datos 2	15	555,280	3,857	**<0,001**	11,613	0,904	0,542
	12	570,924	2,537	**<0,001**	12,537	0,976	0,469
	10	444,816	1,673	**<0,001**	11,613	0,904	0,542
	8	303,778	1,510	**<0,001**	12,537	0,976	0,469
	3	52,234	1,956	**0,003**	2,072	0,503	0,734
	2	35,346	2,751	**<0,001**	2,072	0,503	0,734
Conjunto de datos 3	15	**	-	-	100,152	1,683	**0,002**
	12	715,522	3,405	**<0,001**	*	-	-
	10	**	-	-	38,607	1,414	0,087
	8	430,411	2,213	**<0,001**	*	-	-
	3	100,152	1,683	**0,002**	100,152	1,683	**0,002**
	2	40,782	1,494	0,058	12,574	1,496	0,153
Conjunto de datos 4	15	**	-	-	163,794	1,742	**<0,001**
	12	543,453	1,366	**<0,001**	151,326	1,609	**<0,001**
	10	**	-	-	117,698	1,787	**<0,001**
	8	271,249	1,615	**<0,001**	93,388	2,168	**<0,001**
	3	66,709	2,631	**<0,001**	66,709	2,631	**<0,001**
	2	36,014	2,895	**<0,001**	36,014	2,895	**<0,001**
Conjunto de datos 5	15	**	-	-	163,794	1,742	**<0,001**
	12	662,634	1,666	**<0,001**	123,758	1,879	**<0,001**
	10	502,009	1,874	**<0,001**	87,972	2,042	**<0,001**
	8	376,630	2,243	**<0,001**	75,199	2,966	**<0,001**
	3	66,735	2,632	**<0,001**	44,791	3,600	**<0,001**
	2	44,791	3,600	**<0,001**	44,791	3,600	**<0,001**

Nº VS= número de variables seleccionadas para ingresar en los respectivos modelos.

[a] Los modelos significativos son presentados en negrita (p<0,05).

[b] Todas las variables de este conjunto de datos han sido previamente sometidas al proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (*Data rank-transformed*).

* No fue posible realizar el análisis discriminante. Ninguna de las variables fue apta para el modelo debido a que antes de iniciar la construcción de los modelos el nivel de F de todas las variables fue inferior a 3,84.

** No se pudo realizar la prueba, ya que el modelo presentó menos de dos matrices de covarianzas de grupo no singulares. Pero sí el análisis discriminante.

Tabla 28. Matriz de correlación (*r Pearson*) entre las 15 variables de microdesgaste del *Conjunto de datos 1*, el cual incluye todas las especies de la muestra (*n*=210)

		NT	***XT***	***ST***	***NH***	***XH***	***SH***	***NV***	***XV***	***SV***	***NDM***	***XDM***	***SDM***	***NMD***	***XMD***	***SMD***
r	NT	1	-0,297**	-0,286**	0,479**	-0,288**	-0,212**	**0,572****	-0,257**	-0,099	0,403**	-0,156*	-0,140*	**0,588****	-0,211**	-0,146*
p-valor			<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,002	**<0,001**	<0,001	0,154	<0,001	0,024	0,043	**<0,001**	0,002	0,035
r	XT		1	**0,831****	-0,139*	**0,653****	0,492**	-0,077	**0,660****	**0,456****	-0,219**	**0,683****	**0,502****	-0,224**	**0,658****	**0,535****
p-valor				**<0,001**	0,044	**<0,001**	<0,001	0,268	**<0,001**	**<0,001**	0,001	**<0,001**	**<0,001**	0,001	**<0,001**	**<0,001**
r	ST			1	-0,156*	**0,549****	**0,542****	-0,114	**0,615****	**0,627****	-0,174*	**0,585****	**0,638****	-0,198**	**0,510****	**0,580****
p-valor					0,024	**<0,001**	**<0,001**	0,099	**<0,001**	**<0,001**	0,012	**<0,001**	**<0,001**	0,004	**<0,001**	**<0,001**
r	NH				1	0,036	0,062	-0,268**	-0,114	-0,141*	0,316**	-0,028	-0,023	0,266**	-0,035	0,013
p-valor						0,605	0,375	<0,001	0,101	0,042	<0,001	0,687	0,743	<0,001	0,610	0,852
r	XH					1	**0,872****	-0,306**	0,319**	0,165*	-0,060	0,403**	0,303**	-0,192**	0,432**	0,383**
p-valor							**<0,001**	<0,001	<0,001	0,017	0,388	<0,001	<0,001	0,005	<0,001	<0,001
r	SH						1	-0,286**	0,216**	0,141*	0,010	0,292**	0,285**	-0,142*	0,324**	0,381**
p-valor								<0,001	0,002	0,042	0,884	<0,001	<0,001	0,039	<0,001	<0,001
r	NV							1	-0,124	0,052	-0,074	-0,085	-0,141*	0,230**	-0,116	-0,117
p-valor									0,072	0,454	0,288	0,222	0,041	0,001	0,094	0,090
r	XV								1	**0,772****	-0,182**	0,315**	0,231**	-0,116	0,362**	0,339**
p-valor										**<0,001**	0,008	<0,001	0,001	0,094	<0,001	<0,001
r	SV									1	-0,134	0,221**	0,251**	-0,022	0,170*	0,252**
p-valor											0,053	0,001	<0,001	0,755	0,013	<0,001
r	NDM										1	-0,038	0,097	-0,227**	-0,161*	-0,182**
p-valor												0,583	0,159	0,001	0,020	0,008
r	XDM											1	**0,816****	-0,171*	0,337**	0,249**
p-valor													**<0,001**	0,013	<0,001	<0,001
r	SDM (**)												1	-0,214**	0,269**	0,260**
p-valor														0,002	<0,001	<0,001
r	NMD													1	-0,131	-0,01
p-valor															0,057	0,885
r	XMD														1	**0,805****
p-valor																**<0,001**
r	SMD (**)															1
p-valor																

Los coeficientes de correlación significativa > 0,7 se presentan en negrita y subrayado, y los > 0,5 se presentan solamente en negrita.

*p <0,05; ** p <0,01. **N**=número de microestrías; **X**=longitud media de las microestrías (μm); **S**=desviación estándar de las microestrías; **H**=microestrías horizontales; **V**=microestrías verticales; **DM**=microestrías disto-mesiales; **MD**=microestrías mesio-distales; **T**=total.

Tabla 29. Matriz de correlación (*r Pearson*) entre las 15 variables de microdesgaste del *Conjunto de datos* 2, el cual incluye las especies Primates no-humanos (n= 92)

		NT	***XT***	***ST***	***NH***	***XH***	***SH***	***NV***	***XV***	***SV***	***NDM***	***XDM***	***SDM***	***NMD***	***XMD***	***SMD***
r	NT	1	-0,170	-0,183	0,388**	0,001	0,044	0,446**	-0,250*	-0,158	0,220*	-0,064	-0,089	**0,552****	-0,165	-0,137
p-valor			0,105	0,081	<0,001	0,993	0,676	<0,001	0,016	0,133	0,035	0,544	0,398	**<0,001**	0,115	0,194
r	XT		1	**0,901****	-0,076	**0,606****	**0,517****	0,001	**0,665****	**0,607****	-0,176	**0,726****	**0,589****	-0,070	**0,843****	**0,751****
p-valor				**<0,001**	0,473	**<0,001**	**<0,001**	0,995	**<0,001**	**<0,001**	0,093	**<0,001**	**<0,001**	0,508	**<0,001**	**<0,001**
r	ST			1	-0,113	0,476**	0,475**	-0,035	**0,712****	**0,767****	-0,106	**0,660****	**0,651****	-0,069	**0,735****	**0,722****
p-valor					0,285	<0,001	<0,001	0,740	**<0,001**	**<0,001**	0,314	**<0,001**	**<0,001**	0,515	**<0,001**	**<0,001**
r	NH				1	0,200	0,171	-0,469**	0,011	-0,004	0,306**	0,083	0,052	0,12	-0,118	-0,121
p-valor						0,056	0,103	<0,001	0,917	0,972	0,003	0,429	0,621	0,256	0,262	0,250
r	XH					1	**0,867****	-0,203	0,160	0,182	0,017	**0,510****	0,426**	0,083	0,495**	0,461**
p-valor							**<0,001**	0,053	0,127	0,083	0,875	**<0,001**	<0,001	0,433	<0,001	<0,001
r	SH						1	-0,146	0,131	0,156	0,052	0,454**	0,417**	0,075	0,447**	0,477**
p-valor								0,164	0,212	0,136	0,620	<0,001	<0,001	0,476	<0,001	<0,001
r	NV							1	-0,235*	-0,160	-0,326**	-0,115	-0,158	0,100	0,036	0,032
p-valor									0,024	0,128	0,002	0,274	0,133	0,344	0,734	0,759
r	XV								1	**0,870****	-0,134	0,326**	0,282**	0,003	0,468**	0,397**
p-valor										**<0,001**	0,202	0,002	0,007	0,977	<0,001	<0,001
r	SV									1	-0,121	0,338**	0,344**	0,060	0,425**	0,401**
p-valor											0,251	0,001	0,001	0,569	<0,001	<0,001
r	NDM										1	0,118	0,234**	-0,330**	-0,237*	-0,2
p-valor												0,263	0,025	0,001	0,023	0,056
r	XDM											1	**0,879****	-0,132	**0,535****	0,499**
p-valor													**<0,001**	0,208	**<0,001**	<0,001
r	SDM (**)												1	-0,189	0,417**	0,418**
p-valor														0,071	<0,001	<0,001
r	NMD													1	-0,018	0,007
p-valor															0,866	0,945
r	XMD														1	**0,920****
p-valor																**<0,001**
r	SMD (**)															1
p-valor																

Los coeficientes de correlación significativa > 0,7 se presentan en negrita y subrayado, y los > 0,5 se presentan solamente en negrita. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

N=número de microestrías; **X**=longitud media de las microestrías (μm); **S**=desviación estándar de las microestrías; **H**=microestrías horizontales; **V**=microestrías verticales; **DM**=microestrías disto-mesiales; **MD**=microestrías mesio-distales; **T**=total.

Tabla 30. Matriz de correlación (*r Pearson*) entre las 15 variables de microdesgaste del *Conjunto de datos 3*, el cual incluye las especies homininos fósiles (*n*= 118)

		NT	*XT*	*ST*	*NH*	*XH*	*SH*	*NV*	*XV*	*SV*	*NDM*	*XDM*	*SDM*	*NMD*	*XMD*	*SMD*
r	NT	1	-0,395**	-0,347**	**0,586****	-0,302**	-0,179	**0,500****	-0,299**	-0,173	**0,581****	-0,237**	-0,135	**0,581****	-0,198*	-0,10
p-valor			<0,001	<0,001	**<0,001**	0,001	0,052	**<0,001**	0,001	0,061	**<0,001**	0,01	0,146	**<0,001**	0,032	0,281
r	XT		1	**0,784****	-0,188**	**0,717****	**0,504****	-0,159	**0,672****	0,378**	-0,246**	**0,654****	0,443**	-0,318**	**0,571****	0,399**
p-valor				**<0,001**	0,042	**<0,001**	**<0,001**	0,085	**<0,001**	<0,001	0,007	**<0,001**	<0,001	<0,001	**<0,001**	<0,001
r	ST			1	-0,187*	**0,610****	**0,599****	-0,160	**0,591****	**0,567****	-0,223*	**0,531****	**0,625****	-0,271**	0,389**	0,479**
p-valor					0,043	**<0,001**	**<0,001**	0,084	**<0,001**	**<0,001**	0,015	**<0,001**	**<0,001**	0,003	<0,001	<0,001
r	NH				1	-0,059	0,017	-0,238**	-0,187*	-0,253**	0,348**	-0,121	-0,077	0,366**	0,023	0,127
p-valor						0,523	0,853	0,009	0,043	0,006	<0,001	0,194	0,409	<0,001	0,801	0,170
r	XH					1	**0,859****	-0,193*	0,418**	0,226*	-0,14	0,361**	0,202*	-0,287**	0,389**	0,311**
p-valor							**<0,001**	0,036	<0,001	0,014	0,132	<0,001	0,028	0,002	<0,001	0,001
r	SH						1	-0,181*	0,272**	0,203*	-0,048	0,214*	0,183*	-0,188*	0,246**	0,302**
p-valor								0,050	0,003	0,027	0,604	0,02	0,048	0,042	0,007	0,001
r	NV							1	-0,121	0,091	0,171	-0,101	-0,077	0,202*	-0,163	-0,165
p-valor									0,193	0,327	0,064	0,276	0,408	0,028	0,078	0,075
r	XV								1	**0,748****	-0,198*	0,320**	0,216*	-0,173	0,330**	0,325**
p-valor										**<0,001**	0,032	<0,001	0,019	0,061	<0,001	<0,001
r	SV									1	-0,125	0,15	0,216*	-0,107	0,074	0,194*
p-valor											0,177	0,104	0,019	0,249	0,427	0,035
r	NDM										1	-0,115	0,022	-0,165	-0,147	-0,196*
p-valor												0,217	0,812	0,074	0,111	0,033
r	XDM											1	**0,775****	-0,204*	0,236**	0,082
p-valor													**<0,001**	0,027	0,010	0,375
r	SDM (**)												1	-0,213*	0,181*	0,141
p-valor														0,021	0,049	0,128
r	NMD													1	-0,163	0,014
p-valor															0,078	0,881
r	XMD														1	**0,748****
p-valor																**<0,001**
r	SMD (**)															1
p-valor																

Los coeficientes de correlación significativa > 0,7 se presentan en negrita y subrayado, y los > 0,5 se presentan solamente en negrita. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

N=número de microestrías; **X**=longitud media de las microestrías (μm); **S**=desviación estándar de las microestrías; **H**=microestrías horizontales; **V**=microestrías verticales; **DM**=microestrías disto-mesiales; **MD**=microestrías mesio-distales; **T**=total.

Tabla 31. Matriz de correlación (*r Pearson*) entre las 15 variables de microdesgaste vestibular de los *Conjuntos de datos 4 y 5*, los cuales incluyen las especies con más 15 especímenes de la muestra completa (*n*=132).

		NT	***XT***	***ST***	***NH***	***XH***	***SH***	***NV***	***XV***	***SV***	***NDM***	***XDM***	***SDM***	***NMD***	***XMD***	***SMD***
r	NT	1	-0,294**	-0,219*	0,365**	-0,307**	-0,264**	**0,523****	-0,154	0,041	0,426**	-0,079	-0,068	0,476**	-0,240**	-0,195*
p-valor			0,001	0,012	<0,001	<0,001	0,002	**<0,001**	0,078	0,64	<0,001	0,366	0,437	<0,001	0,006	0,025
r	XT		1	**0,811****	-0,133	**0,630****	0,497**	-0,089	**0,637****	0,416**	-0,238**	**0,585****	0,369**	-0,137	**0,664****	**0,611****
p-valor				**<0,001**	0,13	**<0,001**	<0,001	0,313	**<0,001**	<0,001	0,006	**<0,001**	<0,001	0,117	**<0,001**	**<0,001**
r	ST			1	-0,213*	**0,522****	**0,543****	-0,036	**0,558****	**0,601****	-0,142	**0,511****	**0,577****	-0,134	**0,519****	**0,662****
p-valor					0,014	**<0,001**	**<0,001**	0,686	**<0,001**	**<0,001**	0,104	**<0,001**	**<0,001**	0,126	**<0,001**	**<0,001**
r	NH				1	0,078	0,025	-0,406**	-0,145	-0,203*	0,326**	0,004	-0,068	0,166	-0,048	-0,073
p-valor						0,376	0,779	<0,001	0,097	0,020	<0,001	0,968	0,441	0,058	0,585	0,407
r	XH					1	**0,883****	-0,348**	0,254**	0,117	-0,072	0,363**	0,264**	-0,125	0,440**	0,435**
p-valor							**<0,001**	<0,001	0,003	0,183	0,410	<0,001	0,002	0,153	<0,001	<0,001
r	SH						1	-0,302**	0,191*	0,125	0,005	0,291**	0,276**	-0,141	0,347**	0,445**
p-valor								<0,001	0,028	0,152	0,952	0,001	0,001	0,108	<0,001	<0,001
r	NV							1	-0,037	0,176*	-0,089	-0,107	-0,129	0,115	-0,136	-0,101
p-valor									0,673	0,044	0,312	0,221	0,140	0,190	0,121	0,247
r	XV								1	**0,784****	-0,13	0,199**	0,044	-0,006	0,279**	0,242**
p-valor										**<0,001**	0,138	0,022	0,615	0,945	0,001	0,005
r	SV									1	-0,053	0,138	0,163	0,071	0,102	0,183*
p-valor											0,549	0,116	0,062	0,420	0,245	0,036
r	NDM										1	0,017	0,169	-0,267**	-0,141	-0,156
p-valor												0,848	0,053	0,002	0,108	0,075
r	XDM											1	**0,773****	-0,051	0,312**	0,322**
p-valor													**<0,001**	0,558	<0,001	<0,001
r	SDM (**)												1	-0,130	0,263**	0,363**
p-valor														0,136	0,002	<0,001
r	NMD													1	-0,138	-0,072
p-valor															0,114	0,414
r	XMD														1	**0,809****
p-valor																**<0,001**
r	SMD (**)															1
p-valor																

Los coeficientes de correlación significativa > 0,75 se presentan en negrita y subrayado, y los > 0,5 se presentan solamente en negrita.. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

N=número de microestrías; **X**=longitud media de las microestrías (μm); **S**=desviación estándar de las microestrías; **H**=microestrías horizontales; **V**=microestrías verticales; **DM**=microestrías disto-mesiales; **MD**=microestrías mesio-distales; **T**=total.

4.2.1. Variables de microdesgaste predictoras en las primeras FD

En las Tablas 32 y 33 se muestran las variables microdesgaste vestibular que ingresaron como predictores en todas las series de *LDA* realizados en todos los *conjuntos de datos*, utilizando tanto el método directo como el método por pasos respectivamente.

En la Tabla 32 se presentan las variables predictoras que ingresaron mediante el *método* directo ordenadas de acuerdo al tamaño de correlación de éstas con las funciones discriminantes (*FDs*) del respectivo análisis (de mayor a menor) para cada *conjunto de datos*. Conjuntamente, se especifica el número de predictores *seleccionados* para ingresar (*VS*) dentro de cada modelo discriminante, lo que se corresponde al número de variables que ingresaron finalmente por este método, ya que ingresan forzosamente todas juntas. Se han destacado las variables predictoras que presentaron las correlaciones absolutas más altas con las dos primeras funciones discriminantes (*FD1-2*) de cada modelo. Esto se debe a que dichas funciones concentran la mayor parte de la capacidad discriminativa de los modelos obtenidos. Entre paréntesis se detalla la función discriminante con la que se correlacionan las respectivas variables predictoras y también el coeficiente de correlación entre el valor de la variable y la puntuación de la función discriminante estandarizada. En la Tabla 32 se especifica el número de funciones discriminantes generadas en cada análisis. A su vez, en los análisis realizados mediante el método directo con 15 y 10 variables en el *Conjunto de datos 2* (submuestra de Primates no-humanos) se observó que la variable NMD no fue utilizada en la construcción de las funciones discriminantes, debido a que no pasó la prueba de tolerancia (*Varianza intra-grupo*= 531,223; *Tolerancia*< 0,001; *Tolerancia mínima*= 0,001) para el ingreso de las variables predictoras de forma simultánea a los respectivos modelos, por lo que dichos modelos finalmente se llevaron a cabo incluyendo 14 y 9 variables, respectivamente (Tabla 32).

En la Tabla 33 se detallan las variables del microdesgaste vestibular que conformaron los modelos discriminantes en las series de análisis realizados en todos los *conjuntos de datos* mediante el *método paso a paso*. En esta tabla se indica el número de variables predictoras que fueron seleccionadas inicialmente para ingresar en los modelos discriminantes como predictores (*VS*) y también el número de variables predictoras que finalmente ingresaron en cada uno de los modelos discriminantes (*VI*). Los valores de *VS* y *VI* difieren entre sí debido a que la estrategia de introducción por pasos permite incluir solamente a las variables que contribuyen a discriminar significativamente entre los grupos, de acuerdo con un criterio de entrada y salida preestablecido.

En ninguno de los análisis realizados se observaron variables que fueran excluidas después de alcanzar el criterio de entrada durante el proceso de selección

Tabla 32. Variables microdesgaste vestibular ingresadas en los modelos discriminantes mediante el *método directo* en las series de análisis de todos los *conjuntos de datos* estudiados. [a, b]

	VS	*FD*	*Variables ordenadas según el tamaño de correlación con las funciones discriminantes canónicas del respectivo análisis discriminante* [c]
Conjunto de datos Test [d]	15	2	**NT** (F1, 0,467); **SH** (F1, –0,467); **XH** (F1, –0,399); **NH** (F1, 0,309); **NDM** (F1, 0,235); **NV** (F1, 0,220); **NMD** (F1, 0,146); **ST** (F2, –0,684); **SMD** (F2, –0,532); **XT** (F2, –0,519); **XV** (F2, –0,470); **XMD** (F2, –0,427); **SV** (F2, –0,361); **SDM** (F2, –0,265); **XDM** (F2, –0,124)
	12	2	**SH** (F1, –0,555); **XH** (F1, –0,465); **NH** (F1, 0,326); **NV** (F1, 0,256); **NDM** (F1, 0,249); **NMD** (F1, 0,169); **XV** (F2, 0,710); **SMD** (F2, 0,606); **SV** (F2, 0,553); **XMD** (F2, 0,509); **SDM** (F2, 0,342); **XDM** (F2, 0,197)
	10	2	**NT** (F1, 0,469); **NH** (F1, 0,315); **NDM** (F1, 0,240); **XT** (F2, –0,729); **XMD** (F2, –0,633); **XV** (F2, –0,619); **XH** (F2, –0,516); **NV** (F2, 0,280); **NMD** (F2, 0,166); **XDM** (F2, –0,159)
	8	2	**XH** (F1, –0,479); **NH** (F1, 0,360); **NDM** (F1, 0,275); **NV** (F1, 0,263); **NMD** (F1, 0,175); **XV** (F2, 0,809); **XMD** (F2, 0,689); **XDM** (F2, 0,217)
	3	2	**NT** (F1, 0,960); **ST** (F2, 0,953); **XT** (F2, 0,734)
	2	2	**NT** (F1, 0,949); **XT** (F2, 0,995)
Conjunto de datos 1	15	13	**NV** (F1, 0,785); **NT** (F1, 0,517); NH; XT; ST; SMD; XMD; NMD; NDM; SH; XH; XV; SV; XDM; SDM
	12	12	**NV** (F1, 0,852); NH; SMD; XMD; SH; NMD; NDM; SDM; XDM; XV; XH; SV
	10	10	**NV** (F1, 0,868); **NH** (F2, 0,742); XMD; XT; XDM; NT; NMD; NDM; XV; XH
	8	8	**NV** (F1, 0,873); **NH** (F2, 0,733); XMD; XDM; NMD; NDM; XV; XH
	3	3	**NT** (F2, 0,748); ST; XT
	2	2	**NT** (F1, 0,999); **XT** (F2, 0,974)
Conjunto de datos 2	15	4	**NV** (F1, –0,708); **XV** (F1, 0,287); **SV** (F1, 0,250); **SDM** (F1, 0,235); **NT** (F2, 0,675); **NDM** (F2, 0,498); NH; ST; XT; XMD; SMD; XH; NMD*; SH; XDM
	12	4	**NV** (F1, 0,766); **SV** (F1, –0,274); **SDM** (F1, –0,249); **NDM** (F2, 0,553); NH; XV; XMD; SMD; XH; NMD; SH; XDM
	10	4	**NV** (F1, 0,783); **XV** (F1, –0,318); **NT** (F2, 0,753); **NDM** (F2, 0,616); NH; XH; XT; NMD*; XMD; XDM
	8	4	**NV** (F1, 0,783); **NDM** (F2, 0,623); NH; XV; XH; NMD; XMD; XDM
	3	3	**NT** (F1, 0,921); XT; ST
	2	2	**NT** (F1, 0,934); **XT** (F2, 0,919)
Conjunto de datos 3	15	8	**NMD** (F2, 0,577); **NT** (F2, 0,530); **NV** (F2, 0,528); ST; XT; XDM; SDM; NDM; XH; SH; NH; XMD; SMD; XV; SV
	12	8	**NV** (F2, 0,594); **NMD** (F2, 0,576); XDM; NH; XH; SDM; SMD; XMD; SH; NDM; XV; SV
	10	8	**XT** (F2, 0,639); **NMD** (F2, –0,633); **NT** (F2, –0,568); **NV** (F2, –0,540); **XH** (F2, 0,407); NH; XDM; XMD; XV; NDM
	8	8	**NMD** (F1, 0,548); **NV** (F1, 0,542); **XDM** (F2, 0,632); **XMD** (F2, 0,602); NH; XV; NDM; XH
	3	3	**XT** (F2, 0,935); **ST** (F2, 0,811); **NT** (F2, –0,688)
	2	2	**XT** (F1, 0,950); **NT** (F2, 0,996)
Conjunto de datos 4	15	4	**NV** (F1, –0,711); **NDM** (F1, 0,327); **SDM** (F2, –0,268); **NMD** (F2, 0,154); NH; NT; SV; XT; ST; XMD; SMD; SH; XV; XH; XDM
	12	4	**NV** (F1, 0,815); **NDM** (F1, –0,357); **NMD** (F1, 0,187); **NH** (F2, 0,400); SV; SDM; XMD; SMD; SH; XV; XH; XDM
	10	4	**NV** (F1, –0,827); **NDM** (F1, 0,378); **NMD** (F1, –0,186); **NH** (F2, 0,466); **NT** (F2, 0,438); **XDM** (F2, 0,185); XMD; XT; XH; XV
	8	4	**NV** (F1, 0,838); **NDM** (F1, –0,379); **NMD** (F1, 0,192); XMD; XH; XDM; XV; NH
	3	3	**NT** (F2, 0,892); XT; ST
	2	2	**NT** (F1, 0,796); **XT** (F2, 0,949)
Conjunto de datos 5	15	4	**NV** (F1, –0,711); **NDM** (F1, 0,327); **SDM** (F2, –0,268); **NMD** (F2, 0,154); NH; NT; SV; XT; ST; XMD; SMD; SH; XV; XH; XDM
	12	4	**SDM** (F1, –0,288); **NV** (F2, 0,821); NT; XT; ST; XMD; SMD; XV; SH; XH; SV; XDM
	10	4	**NV** (F1, 0,704); **SDM** (F1, –0,288); SH; XH; XT; ST; XMD; XV; SMD; XDM
	8	4	**SH** (F2, 0,781); **XH** (F2, 0,663); XT; ST; XV; XMD; SMD; XDM
	3	3	**XT** (F2, 0,940); **ST** (F2, 0,927); **SMD** (F2, 0,825)
	2	2	**XT** (F2, 0,978); **ST** (F2, 0,953)

VS= número de variables seleccionadas para ingresar en los respectivos modelos (e incluidas también).
FD= número de funciones discriminantes del respectivo modelo.
[a] Los análisis discriminantes se realizaron con 15, 12, 10, 8, 3 y 2 variables de microdesgaste predictoras
[b] Se definió como variable de agrupación la pertenencia a una determinada especie.
[c] Las variables en negrita corresponden a la mayor correlación absoluta entre la variable y una de las dos primeras funciones discriminantes del respectivo modelo.
[d] Todas las variables de este conjunto de datos han sido previamente sometidas al proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (*Data rank-transformed*).
* NMD no se incluyó en los modelos porque no pasó la prueba de tolerancia (*nivel mínimo de tolerancia*= 0,001).

mediante el método por pasos. Del mismo modo, las variables predictoras ingresadas en cada análisis se presentan ordenadas según su incorporación al modelo acorde al criterio de entrada y salida establecido para la construcción de las funciones discriminantes, destacándose las variables que presentaron las mayores correlaciones absolutas con las dos primeras funciones discriminantes de cada análisis y señalando entre paréntesis la función y el coeficiente de correlación entre el valor de la variable y la puntuación de dicha función discriminante. Por cada análisis discriminante realizado se indica el número de funciones discriminantes generadas (*FD*). De todos los análisis discriminantes realizados mediante el método por pasos, solamente en los efectuados con 12 y 8 variables en el *Conjunto de datos 3* (submuestra de homininos fósiles) ninguna de las variables fue adecuada para desarrollar el modelo (Tabla 33). Esto se debió a que el nivel de *F* de todas las variables fue inferior a 3,84 (valor de entrada establecido para las series de *LDA* realizadas mediante el *método por pasos*) antes de iniciar la construcción de los modelos (paso 0) (cuando, además, la tolerancia de todas las variables fue la máxima posible; *Tolerancia*=1,000), por lo cual fue insuficiente para continuar los cálculos. En la submuestra con todos los especímenes (*Conjunto de datos 1*), se observó que las variables NV y NH fueron siempre seleccionadas por el *método por pasos* cuando éstas estaban disponibles (análisis realizados con selección inicial de 15 a 8 predictores), presentando muy altas correlaciones con la primera (NV *r*=0,944) y segunda función (NH *r*=1,000) (Tabla 33). Estos resultados en gran parte se corresponden con lo observado en los modelos realizados mediante el *método directo* con 15 a 8 variables predictoras (véase Tabla 32), donde también se destacan las correlaciones entre las variables sobre la densidad de microestrías y la primera función discriminante, aunque con menor intensidad.

Por ejemplo, NV igualmente mostró alta correlación con la primera función en los modelos realizados con 15, 12, 10 y 8 variables predictoras (*r*=0,785, 0,852, 0,868 y 0,873, respectivamente), aunque NH sólo mostró altas correlaciones con la segunda función en los modelos realizados con 10 y 8 predictores (*r*=0,742 y 0,733). En el modelo que contempla todas las variables de este conjunto de datos, NT mostró correlación con la primera función (*r*=0,517). Del mismo modo, la variable NT destacó por su absoluta correlación con las funciones discriminantes del respectivo modelo cuando los análisis se realizaron con las variables llamadas "totales" (NT, XT y ST) en los modelos con 3 y 2 predictores (*r*=1,000). Esto se debió a que en dichos modelos NT fue la única variable seleccionada mediante el método paso a paso, llegando a representar el 100% de la variabilidad de la discriminación con sólo una función discriminante para estos modelos, repitiéndose esta situación en modelos discriminantes del *Conjunto de datos 2* con 3 y 2 predictores realizados por el método por pasos. Por contraparte, la variable XT únicamente se correlacionó intensamente con una de las dos funciones discriminantes

Tabla 33. Variables microdesgaste vestibular ingresadas en los modelos discriminantes mediante el *método paso a paso* en las series de análisis de todos los *conjuntos de datos* estudiados. [a, b]

	VS	*VI*	*FD*	*Variables ordenadas según el tamaño de correlación con las funciones discriminantes del respectivo análisis* [c]
Conjunto de datos Test [d]	15	3	2	**SH** (F2, 0,680); **ST** (F2, 0,983); **NH** (F1, 0,398)
	12	3	2	**SH** (F1, –0,672); **XV** (F2, 0,925); **NH** (F1, 0,416)
	10	3	2	**NT** (F1, 0,683); **XV** (F2, –0,944); **XH** (F2, –0,607)
	8	4	2	**XH** (F2, 0,604); **XV** (F2, 0,941); **NH** (F1, 0,391); **XDM** (F2, 0,249)
	3	2	2	**NT** (F1, 0,969); **ST** (F2, 0,998)
	2	2	2	**NT** (F1, 0,995); **XT** (F2, 0,995)
Conjunto de datos 1	15	2	2	**NV** (F1, 0,944); **NH** (F2, 1,000)
	12	2	2	**NV** (F1, 0,944); **NH** (F2, 1,000)
	10	2	2	**NV** (F1, 0,944); **NH** (F2, 1,000)
	8	2	2	**NV** (F1, 0,944); **NH** (F2, 1,000)
	3	1	1	**NT** (F1, 1,000)
	2	1	1	**NT** (F1, 1,000)
Conjunto de datos 2	15	2	2	**NV** (F1, 0,972); **NT** (F2, 0,825)
	12	2	2	**NV** (F1, 0,948); **NDM** (F2, 0,859)
	10	2	2	**NV** (F1, 0,972); **NT** (F2, 0,825)
	8	2	2	**NV** (F1, 0,948); **NDM** (F2, 0,859)
	3	1	1	**NT** (F1, 1,000)
	2	1	1	**NT** (F1, 1,000)
Conjunto de datos 3	15	3	3	**XT** (F2, 0,935); **ST** (F2, 0,811); **NT** (F2, –0,688)
	12	0	0	*
	10	10	2	**XT** (F1, 0,946); **NMD** (F2, 1,000)
	8	0	0	*
	3	3	3	**XT** (F2, 0,935); **ST** (F2, 0,811); **NT** (F2, –0,688)
	2	1	1	**XT** (F1, 1,000)
Conjunto de datos 4	15	6	4	**NV** (F1, –0,694); **NH** (F1, 0,441); **NDM** (F1, 0,337); XT; ST; SH
	12	6	4	**NV** (F1, 0,829); **NDM** (F1, –0,366); **NH** (F2, 0,546); SV; XV; SH
	10	5	4	**NV** (F1, 0,838); **NDM** (F1, -0,395); XT; XH; NH
	8	4	4	**NV** (F1, 0,856); **NH** (F2, 0,643); XV; NDM
	3	3	3	**NT** (F2, 0,892); ST; XT
	2	2	2	**NT** (F1, 0,796); **XT** (F2, 0,949)
Conjunto de datos 5	15	6	4	**NV** (F1, –0,694); **NH** (F1, 0,441); **NDM** (F1, 0,337); XT; ST; SH
	12	5	4	**NV** (F2, 0,959); NT; XT; ST; SH
	10	4	4	**NV** (F2, 0,959); XT; ST; SH
	8	3	3	**SH** (F2, 0,142); XT; ST
	3	2	2	**XT** (F2, 0,978); **ST** (F2, 0,953)
	2	2	2	**XT** (F2, 0,978); **ST** (F2, 0,953)

VS= número de variables seleccionadas inicialmente en los respectivos modelos. **VI**= número de variables ingresadas en los modelos. **FD**= número de funciones discriminantes del respectivo modelo.

[a] Los análisis discriminantes se realizaron con 15, 12, 10, 8, 3 y 2 variables de microdesgaste como variables predictoras.

[b] Se definió como variable de agrupación la pertenencia a una determinada especie.

[c] Las variables en negrita corresponden a la mayor correlación absoluta entre la variable y una de las dos primeras funciones discriminantes del respectivo modelo.

[d] Todas las variables de este conjunto de datos han sido previamente sometidas al proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (*Data rank-transformed*).

* No fue posible realizar el respectivo análisis discriminante. Ninguna de las variables fue apta para el modelo debido a que el nivel de *F* de todas las variables predictoras fue inferior a 3,84.

(con *FD2)* cuando fue incluida en el modelo junto a NT de forma exclusiva (r=0,974), por lo que parece no ser determinante para este conjunto de datos, a decir verdad, esta variable tampoco fue seleccionada cuando se aplicó el método

por pasos. Esta última situación se repitió en los *Conjuntos de datos 2* y *4* (r=0,919 y 0,949, respectivamente).

Del mismo modo, siempre que las variables NV, NT y NDM pudieron ser consideradas, fueron seleccionadas por el método paso a paso (en los análisis realizados con selección inicial de 15 a 8 predictores) en la submuestra conformada sólo con especies de Primates no-humanos (*Conjunto de datos 2*) (Tabla 33). Por su parte, estas mismas variables predictoras presentaron altas correlaciones con alguna de las dos primeras funciones en los análisis realizados mediante el método directo cuando fueron incluidas en los modelos (Tabla 32). Las variables SV y SMD presentaron una mayor correlación con la primera función discriminante cada vez que éstas fueron incluidas en los modelos mediante el método directo, es decir, en los análisis realizados con 15 (r=0,250 y 0,235, respectivamente) y 12 (r=–0,274 y –0,249, respectivamente) variables predictoras (Tabla 32). Al mismo tiempo, se destacan las correlaciones observadas entre la variable XV y la primera función discriminante en los análisis realizados con 15 y 10 variables mediante el método directo (r=0,287 y –0,318, respectivamente), coincidiendo con la inclusión de las variables NT y XT en los modelos (Tabla 32).

En el conjunto de datos conformado solamente por homininos fósiles (*Conjunto de datos 3*) se observó que cuando la variable XT estaba incluida en el modelo mediante el *método por pasos* (con 15, 10, 3 y 2 variables) fue posible realizar el análisis discriminante, siendo siempre seleccionada por esta estrategia (Tabla 33). Esto resalta la importancia de esta variable predictora en la discriminación de las muestras incluidas en esta submuestra. Pese a esto, XT no presentó correlación con ninguna de las dos primeras variables cuando el análisis se llevó a cabo con las 15 variables mediante el método directo, aunque sí con 10 (*FD2* r= 0,639), 3 (*FD2* r=0,935) y 2 predictores (*FD1* r=0,950). En el caso del modelo con 15 variables, las mayores correlaciones se concentraron en tres variables de densidad (NMD, NT y NV), aunque únicamente con la segunda función discriminante (*FD2* r=–0,663, –0,568 y –0,540, respectivamente) (Tabla 32). Por otro lado, las variables ST y NT fueron seleccionadas conjuntamente con la XT mediante el método por pasos en los modelos que inicialmente incluyeron 15 y 3 predictores (Tabla 33). A pesar de esto, la ST no mostró correlación con ninguna de las dos primeras funciones discriminantes al llevar a cabo el análisis con 15 variables mediante el método directo (Tabla 32). De hecho, salvo el modelo con 3 predictores (*FD2* r=0,811), no se observaron correlaciones entre ninguna de las dos primeras funciones con respecto a las variables que indican la desviación estándar al aplicar el método directo.

La variable NMD presentó mayor correlación absoluta con alguna de las dos primeras funciones discriminantes cuando ésta fue incluida en el modelo me-

diante el método directo (*r*=0,577, 0,576 y –0,633, respectivamente para *FD2* con los modelos de 15, 12 y 10 variables; y *r*=0,548 para *FD1* con 8 variables) (Tabla 32), aunque sólo fue incluida mediante el método por pasos cuando el análisis fue llevado a cabo con la selección de 10 variables predictoras de forma inicial, llegando a correlacionar al 100% con la segunda función (Tabla 33). Por otra parte, pese a que NV correlaciona con alguna de las dos primeras funciones discriminantes cuando los análisis se realizaron con el método directo (15, 12, 10 y 8 predictores) (Tabla 32), ésta no fue seleccionada por el método por pasos en ninguno de los análisis realizados (Tabla 33). Esta misma situación se observó con la variable NT cuando se llevaron a cabo análisis con el método directo para 10 y 2 predictores, con la variable XH para el análisis realizado con 10 y con XDM y XMD para el modelo con 8 variables predictoras, todas ellas con la segunda función (Tabla 32).

En el *Conjunto de datos 4* (compuesto por las 5 especies con más de 15 especímenes de la base de datos total), las variables NV, NH, NDM y XT siempre fueron seleccionadas mediante el método paso a paso cuando éstas estaban disponibles para el respectivo modelo, esto es, con 15, 12, 10 y 8 predictores para las de densidad de microestrías y con 15 y 10 predictores para la variable de la longitud media total (XT) (Tabla 33). Asimismo, la variable NV mostró altas correlaciones con la primera función discriminante siempre que fue incluida en el respectivo modelo mediante el método por pasos (*r*=–0,694, 0,829, 0,838 y 0,856, respectivamente para *FD1* con los modelos de 15, 12, 10 y 8 predictores), en cambio, la variable NDM sólo en los modelos proyectados con 15, 12 y 10 variables predictoras (*r*=0,337, –0,366, y –0,395, respectivamente). Por su parte, NH mostró una mayor correlación absoluta con la primera función en el análisis proyectado con 15 variables (*r*=0,441) y con la segunda función discriminante en los análisis con 12 y 8 predictores mediante el método paso a paso (*r*=0,546 y 0,643) (Tabla 33). Por otra parte, tanto NV como NDM en el *Conjunto de datos 4* mostraron mayor correlación absoluta con la primera función discriminante cuando estas variables fueron incluidas en los modelos realizados mediante el método directo de inclusión (de 15 a 8 variables) (Tabla 32). Del mismo modo ocurrió con la variable NMD, pero la mayor correlación absoluta se presentó con la segunda función discriminante en lugar de la primera cuando en el modelo se incluyeron las 15 variables (Tabla 32). Por su parte, NT fue seleccionada por el método por pasos únicamente cuando los análisis fueron proyectados con 2 y 3 variables predictoras, mostrando altas correlaciones con la primera función discriminante en los modelos con 2 predictores para los dos métodos de selección de variables (*r*=0,796, en ambos modelos) y con la segunda función en los modelos con 3 predictores, independientemente del método de selección de variables (*r*=0,892, en ambos modelos).

La variable XT únicamente mostró alta correlación en la segunda función discriminantes cuando el análisis se realizó con 2 predictores, independientemente del método de inclusión de predictores al modelo (*r*= 0,949, en ambos modelos). Además, se observó que según el modelo, fueron seleccionadas otras variables mediante el método paso a paso (ST, XT, SH, XV, SV, NH, XH), no obstante, éstas variables solamente mostraron mayor correlación absoluta con la tercera o cuarta función discriminante (Tabla 33). Por último, cabe destacar que la segunda función discriminante mediante el método directo mostró una correlación significativa con diferentes variables según los predictores ingresados en los modelos: SMD con 15 (*r*=–0,268); NH con 12 y 10 (*r*=0,400 y 0,466) y XDM con 10 (*r*=0,185) (Tabla 32).

Es necesario señalar que las funciones discriminantes obtenidas en las series de análisis realizados en el *Conjunto de datos 5* difieren de las obtenidas empleando el conjunto de datos anteriormente descrito (*Conjunto de datos 4*), a pesar que estos se conformen con los mismos especímenes y se agrupen por las mismas especies para el desarrollo de los modelos discriminantes. Esto se debe a que el orden y la selección de las variables independientes son diferentes para el mismo número de predictores ingresadas en los modelos, lo cual genera modelos discriminantes distintos. Dicho esto, en el *Conjunto de datos 5* se destaca que la variable NV fue seleccionada mediante el método paso a paso en los análisis proyectados con 15, 12 y 10 predictores (es decir, siempre que estuvo disponible para ser incluida en el modelo), mostrando igualmente alta correlación con la primera función discriminante en el modelo proyectado con todas las variables (*r*=–0,694), y con la segunda función en los otros dos (*r*=0,959 y 0,959, respectivamente) (Tabla 33). Asimismo, esta variable mostró alta correlación con alguna de las dos primeras funciones discriminantes en los análisis realizados con 15, 12 y 10 variables mediante el método directo (*r*=–0,771 y 0,704 para *FD1* con los modelos de 15 y 10 variables predictoras; *r*=0,821 para *FD2* con 12 predictores) (Tabla 32). Por su lado, las variables NH y NDM fueron seleccionadas a través del método paso a paso cuando éstas estuvieron disponibles para los análisis proyectados (en el análisis proyectado con 15 variables) y se observó mayor correlación absoluta entre NH y NDM con la primera función (*r*=0,441 y 0,337, respectivamente). Sin embargo, cuando se utilizó el método de introducción de variables directo NH no mostró mayor correlación absoluta con ninguna de las dos primeras funciones discriminantes, aunque sí NDM con la primera función (*r*=0,327) (Tablas 32-33). Por otra parte, NT solamente fue seleccionada por el método por pasos cuando se proyectaron 12 predictores en el modelo, sin presentar correlación con ninguna de las dos primeras funciones en los modelos realizados con el método directo. La variable SH fue seleccionada por el método paso a paso mientras estuvo disponible (de 15 a 8 predictores) (Tabla 33), solamente mostró mayor corre-

lación absoluta con una de las primeras funciones discriminantes (con *FD2*) cuando los análisis se llevaron a cabo con 8 variables (r=0,142), tanto con el método directo como por pasos (Tablas 32-33). Tanto la variable ST como XT correlacionaron con una de las dos primeras funciones (*FD2*) únicamente cuando las otras variables no fueron incluidas en los análisis (3 y 2 predictores), ya sea por el método directo como por el por pasos (Tablas 32-33). No obstante, ambas variables fueron seleccionadas mediante el método paso a paso en todos los análisis mientras estuvieron disponibles (Tabla 33). Por último, la variable SDM mostró mayor correlación absoluta con alguna de las dos primeras funciones discriminantes en los análisis realizados mediante el método directo mientras estuvo disponible (con 15, 12 y 10 predictores), aunque no fue seleccionada en ninguno de los modelos efectuados a través del método por pasos (Tabla 33).

En el *Conjunto de datos Test* (compuesto únicamente por las 3 especies con mayor número de casos por cada grupo del total de la muestra: dos homininos africanos fósiles y un primate no-humano: *P. robustus*, *A. africanus* y *G. gorilla*), todas las variables de microdesgaste ingresadas al respectivo modelo (de 15 a 2 predictores) mostraron fuertes correlaciones con alguna de las dos primeras funciones discriminantes obtenidas mediante el *método directo* de inclusión de variables (Tabla 32). Probablemente esto se debe al simple hecho que los modelos se estructuraron bajo la base de sólo dos funciones, ya que el conjunto de datos fue analizado con sólo tres grupos como factor de agrupación. Esta situación, junto al hecho que los valores de las correlaciones no fueron destacadamente altas (ya que pocas superaron el 50%, a excepción de los modelos con 3 y 2 predictores, véase Tabla 32), hace que las correlaciones con alguna de las funciones no tengan demasiada preponderancia al evaluar los resultados. Aunque se destaca que las variables de densidad de las microestrías son las que se correlacionan con más intensidad con la primera función discriminante (*FD1*) obtenida en los modelos mediante el *método directo*, exceptuando sólo a NV en el modelo con 10 variables que correlaciona con *FD2*. En cambio, las variables de longitud (media o variabilidad de longitud) tienden a correlacionarse de forma más elevada con la segunda función discriminante (*FD2*) a partir de esta estrategia de inclusión de predictores en los modelos (Tabla 32). Por su parte, la serie de análisis discriminantes realizados mediante la estrategia por pasos también fue ejecutada sobre la base de dos funciones discriminantes, por lo que para este conjunto de datos son realmente destacables la selección de las variables predictoras a través este método (Tabla 33). En particular, la variable NH fue seleccionada mediante el *método por pasos* en los modelos proyectados inicialmente con 15, 12 y 8 predictores, presentando mayor correlación absoluta con la primera función discriminante (*FD1*) en el correspondiente modelo (r=0,398, 0,416 y 0,391, respectivamente). Por su parte, la variable SH fue seleccionada sólo en los análisis proyectados con 15 y

12, con mayor correlación absoluta con la segunda (*FD2*) y primera función (*FD1*), respectivamente (*r*=0,680 y –0,672). La variable ST fue seleccionada en el modelo proyectado con 15 y 3 predictores, correlacionando altamente con las segundas funciones (*r*=0,983 y 0,998, respectivamente). Por último, cabe destacar que también las variables de longitud (media o variabilidad de longitud) se presentan correlación con la segunda función (*FD2*) y las variables de densidad con la primera (*FD1*) al emplear la estrategia de inclusión de predictores por pasos en los modelos desarrollados en el *Conjunto de datos Test* (Tabla 33). Por ejemplo, destacan las altas correlaciones con la segunda función de XV en los modelos proyectados con 12, 10 y 8 variables predictoras (*r*=0,925, –0,944 y 0,941, respectivamente) y XT con 2 predictores (*r*=0,995), así como las correlaciones con XH en los modelos con 10 y 8 predictores (*r*=–0,607 y 0,604), y con XDM con 8 variables predictoras en el modelo (*r*= 0,249). Asimismo, se observó que la variable NT fue seleccionada y correlacionó altamente con la primera función (*FD1*) en los modelos con 3 y 2 variables predictoras (*r*=0,969 y 0,995) y también, pero más moderadamente, con 10 predictores (*r*=0,683) mediante el método por pasos. (Tabla 33).

4.2.2. Porcentaje de varianza en las primeras funciones discriminantes

La primera función discriminante concentró mayor porcentaje de varianza que la segunda función, independientemente del método utilizado para incluir las variables en los modelos, del número de predictores o del conjunto de datos considerado (Tabla 34 y Figura 34). En términos generales, se observa que el porcentaje de varianza de los autovalores en la *primera función* (*FD1*) en los modelos con 15 a 8 predictores aumenta a medida que disminuye el número de variables predictoras incluidas en los modelos cuando se utiliza el *método directo* en todos los conjuntos de datos analizados; aunque con diferencias en los patrones de tendencia entre los conjuntos de datos. Por su parte, el porcentaje de varianza de los autovalores con 3 y 2 predictores aumenta o disminuye según el conjunto de datos en el que se lleva a cabo el modelo. De esta manera, en el *Conjunto de datos 1* se observa que el incremento del porcentaje de varianza para la primera función (*FD1*) se mantiene con una tendencia similar hasta que se ingresan sólo 2 variables predictoras en el modelo (Figura 34a). En cambio, en los *Conjuntos de datos 2* y *5* los porcentajes de la varianza aumentan con mayor intensidad cuando los análisis pasan a realizarse de 8 predictores (*FD1*=63,56% y 59,28%, respectivamente) a con 3 (*FD1*=79,90% y 82,55%) y 2 variables (*FD1*=97,44% y 87,65%). En los *Conjuntos de datos 3* y *4* también aumentaron considerablemente los porcentajes de varianza con 3 variables (*FD1*=43,11% y 58,56%) respecto al modelo con 8 predictores (*FD1*=67,68% y 71,56%), aunque en estos casos la varianza observada en las primeras funciones vuelve a disminuir con sólo 2 (*FD1*= 54,49% y 65,32%) variables respecto al análisis con 3 predictores. Por su parte, el *Conjunto de datos*

Test muestra una evidente disminución en el porcentaje de varianza cuando sólo son ingresadas 3 variables (*FD1*=55,72%), después de presentar altos porcentajes de varianza del autovalor en la primera función entre 15 a 8 variables (*FD1*=72,10%; 79,89%; 83,33% y 83,82%, respectivamente), para luego aumentar cuando en el modelo sólo se incluyeron 2 variables (*FD1*=69,54%) (Figura 34a).

Al comparar el porcentaje de varianza de los autovalores entre los conjuntos de datos para la primera función (*FD1*) podemos observar que el *Conjunto de datos Test* en los modelos con 15 a 8 predictores presenta valores superiores al resto de los conjuntos de datos para el mismo número de variables incluidas en los modelos, tanto por el método directo como por pasos (Figura 34a y Tabla 34). Los resultados se expresan de este modo debido a que en todos los modelos discriminantes del *Conjunto de datos Test* se obtuvieron sólo dos funciones, acumulándose en la primera función la mayor parte del porcentaje de varianza de los autovalores de los modelos discriminantes (Tabla 34). En cuanto a la comparación de la primera función (*FD1*) entre los *Conjuntos de datos* del 1 al 5, se observa que el *Conjunto de datos 2* presenta un mayor porcentaje de varianza de los autovalores (*FD1*=57,53%; 58,05%; 61,27%; 63,56%; 79,90% y 97,44%, respectivamente de 15 a 2 predictores) que el resto de los conjuntos de datos para el mismo número de variables predictoras, seguido del *Conjunto de datos 1* (*FD1*=44,79%; 49,27%; 55,22; 60,49%; 61,76% y 74,32%, respectivamente de 15 a 2 predictores) y luego por el *Conjunto de datos 4* (*FD1*=38,88%; 44,18%; 53,68%; 58,56%; 71,56% y 65,32%, respectivamente de 15 a 2 predictores) (Tabla 34 y Figura 34a).

Por su parte, el *Conjunto de datos 3* mostró en general los valores más bajos en el porcentaje de varianza para la primera función (*FD1*=46,48%; 37,32%; 45,31%; 43,11%; 67,68% y 54,49%, respectivamente de 15 a 2 predictores) que el resto de los conjuntos de datos analizados para el mismo número de predictores incluidos en los modelos (Tabla 34), exceptuando los modelos realizados con 15 y 10 predictores en el *Conjunto de datos* (*FD1*=38,88% y 42,07%) y con 3 predictores en el *Conjunto de datos Test* (*FD1*=55,72%) (Figura 34a).

Por otro lado, no se observaron variaciones significativas en los valores del porcentaje de varianza en la *segunda función* (*FD2*) entre los modelos con 15 a 8 predictores con el *método directo* en todos los conjuntos de datos analizados (Figura 34b), especialmente entre 10 a 8 variables (Tabla 34). Sin embargo, algunos conjuntos de datos mostraron cierta tendencia a la disminución en el porcentaje de varianza a medida que se redujeron los predictores en los modelos de 15 a 8 (*Conjunto de datos Test*, *Conjunto de datos 1 y Conjunto de datos 4*), del mismo modo que otros presentaron una ligera tendencia al aumento cuando se incluyeron 12 variables en los modelos (*Conjunto de datos 3* y *Conjunto de datos 2*), o bien a aumentar levemente hasta las 10 variables analizadas (*Conjunto de datos 5*) (Tabla 34

Tabla 34. Porcentajes de varianza en las dos primeras funciones discriminantes (*FD1-2*) en las series de análisis de los conjuntos de datos estudiados mediante los métodos de introducción de variables directo y paso a paso.

Método de introducción de variables	*Conjunto de datos*	*Función discriminante* [a]	*Número de predictores seleccionados para ingresar al respectivo modelo*					
			15	***12***	***10***	***8***	***3***	***2***
Método Directo	*1*	*FD1*	44,79	49,27	55,22	60,49	61,76	74,32
		FD2	19,70	16,27	14,38	15,60	28,25	25,68
		% acumulado	64,49	65,54	69,60	76,09	90,01	100
	2	*FD1*	57,53	58,05	61,27	63,56	79,90	97,44
		FD2	31,25	33,27	29,57	29,29	18,29	2,56
		% acumulado	88,78	91,32	90,84	92,85	98,19	100
	3	*FD1*	46,48	37,32	45,31	43,11	67,68	54,49
		FD2	16,79	23,55	23,75	22,35	21,06	45,51
		% acumulado	63,27	60,87	69,06	65,46	88,74	100
	4	*FD1*	38,88	44,18	53,68	58,56	71,56	65,32
		FD2	34,28	31,34	32,63	32,08	19,05	34,68
		% acumulado	73,16	75,52	86,31	90,64	90,61	100
	5	*FD1*	38,88	39,43	42,07	59,28	82,55	87,65
		FD2	34,28	35,58	39,12	25,36	11,99	12,35
		% acumulado	73,16	75,01	81,19	84,64	94,54	100
	Test [b]	*FD1*	72,10	79,89	83,33	83,82	55,72	69,54
		FD2	27,90	20,11	16,67	16,18	44,28	30,46
		% acumulado	100	100	100	100	100	100
Método paso a paso (*stepwise*)[c]	*1*	*FD1*	82,95	82,95	82,95	82,95	100	100
		FD2	17,05	17,05	17,05	17,05	*	*
		% acumulado	100	100	100	100	100	100
	2	*FD1*	71,70	74,30	71,70	74,30	100	100
		FD2	28,30	25,70	28,30	25,70	*	*
		% acumulado	100	100	100	100	100	100
	3	*FD1*	67,70	**	54,03	**	67,68	100
		FD2	21,10	**	45,97	**	21,06	*
		% acumulado	88,8	0	100	0	88,74	100
	4	*FD1*	42,04	57,18	57,91	70,56	71,56	65,32
		FD2	34,62	29,59	35,16	25,81	19,05	34,68
		% acumulado	76,66	86,77	93,07	96,37	90,61	100
	5	*FD1*	42,04	40,65	43,17	66,29	87,65	87,65
		FD2	34,62	36,27	41,39	24,45	12,35	12,35
		% acumulado	76,66	76,92	84,56	90,74	100	100
	Test [c]	*FD1*	76,24	82,44	82,99	86,61	55,45	69,54
		FD 2	23,76	17,56	17,01	13,39	44,55	30,46
		% acumulado	100	100	100	100	100	100

* Se obtuvo sólo una función discriminante, la que explica el 100% de las diferencias entre los grupos.

** No fue posible realizar el análisis discriminante, ya que ninguna de las variables fue apta para realizar el modelo porque el nivel de F de todas las variables fue inferior a 3,84 antes de iniciar la construcción de los modelos.

[a] Para el respectivo modelo se detalla el porcentaje de variabilidad que explica la primera (*FD1*) y segunda función discriminante (*FD2*), así como el porcentaje acumulado por las dos primeras funciones.

[b] Todas las variables de este conjunto de datos han sido previamente sometidas al proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (*Data rank-transformed*).

[c] Las variables predictoras que se seleccionaron para ingresar en los modelos discriminantes mediante el método por pasos difiere de las que finalmente se incluyeron. Lo cual se detalla en el apartado *4.2.1* y en la Tabla 33.

y Figura 34b). De la misma forma, se observó que los porcentajes de varianza de la función 2 (*FD2*) de los modelos realizados a través del método directo cambian de forma más evidente en los análisis realizados con 3 y 2 variables, disminu-

yendo en ambos análisis (*Conjunto de datos 2*), primero aumentando y luego disminuyendo (*Conjunto de datos Test* y *Conjunto de datos 1*) o viceversa (*Conjunto de datos 3* y *Conjunto de datos 4*), o incluso, manteniendo casi los mismos valores (*Conjunto de datos 5*) (Tabla 34 y Figura 34b). Al mismo tiempo, los porcentajes de varianza de la *FD2* obtenidos con 2 y 3 variables en los *Conjuntos de datos Test* y *1* (*FD2*= 44,28% y 30,46%; y 28,25% y 25,68%, respectivamente) son superiores a los observados con mayor número de predictores en los modelos (y con 2 en el *Conjunto de datos 3*: *FD2*=45,51%). En cambio en los *Conjuntos de datos* 2 y 5 ocurre lo contrario (Tabla 34 y Figura 34b). Por último, cabe señalar que se observa cierta relación inversa entre las tendencias presentadas por los valores del porcentaje de varianza de la primera (*FD1*) y de la segunda (*FD2*) función discriminante, es decir, la varianza es alta en la primera función (*FD1*) mientras que en la segunda (*FD2*) es más baja, independientemente del método utilizado para ingresar los predictores al modelo, lo que permite constatar el hecho que la varianza se concentra en las funciones discriminantes que se conforman primero en cada modelo, repartiendo la restante en las otras funciones a medida que se van conformando hasta llegar a la última (véase Tabla 34 y Figuras 34a -b).

También los porcentajes de varianza de los autovalores observados en la primera función (*FD1*) son más altos que los de la segunda función (*FD2*) en los análisis realizados por el *método paso a paso*. Se distinguieron tres tipos de patrones de tendencias al disminuir el número de predictores en los modelos, lo cual fue más evidente en los porcentajes de varianza en la primera función (*FD1*) que en la segunda (*FD2*) (Figuras 34c–d y Tabla 34). Por una parte, se observa que en los *Conjuntos de datos 4* y *5* el porcentaje de varianza de la *FD1* aumentó progresivamente a medida que los análisis se realizaron con un menor número de predictores (Tabla 34 y Figura 34c), estabilizándose con 3 predictores en el caso del *Conjunto de datos 5* (*FD1*=87,5% para 2 y 3 variables) y con 8 predictores en el *Conjunto de datos 4* con similares valores para 8, 3 y 2 variables (*FD1*=70,56%; 71,56% y 65,328, respectivamente) (Figura 34c). En el caso del *Conjunto de datos 5*, esto se debió a que ambos modelos se conformaron con los mismos predictores, en cambio, en el *Conjunto de datos 4* los predictores seleccionados a través del método paso a paso fueron diferentes entre los tres modelos desarrollados (véase Tabla 33). Por otra parte, se observó que los porcentajes de varianza en los *Conjuntos de datos 1*, *2* y *Test* mantuvieron valores similares con 15, 12, 10 y 8 variables (Figura 34c–d). En particular, el *Conjunto de datos 1* mostró los mismos valores (*FD1*= 82,95%) (Tabla 34) debido a que las variables predictoras que finalmente se seleccionaron en el modelo mediante el método paso a paso fueron las mismas (véase Tabla 33). Además, los *Conjuntos de datos 1* y *2* mostraron valores del porcentaje de varianza más altos con 3 y 2 predictores, llegando a contener el 100% de la variabilidad de los datos en la primera función para los respectivos modelos dis-

criminantes (Tabla 34). Este resultado es debido a que el análisis seleccionó una sola variable, obteniéndose una única función (Tabla 33). Por otro lado, el *Conjunto de datos Test* mostró los menores porcentajes de la varianza con sólo 3 y 2 predictores para la *FD1* obtenida por el método por pasos (*FD1*= 55,45% y 69,54%, respectivamente) en comparación a los análisis realizados con más predictores (de 15 a 8: 76,24%; 82,44%; 82,99% y 86,61%) (Figura 34).

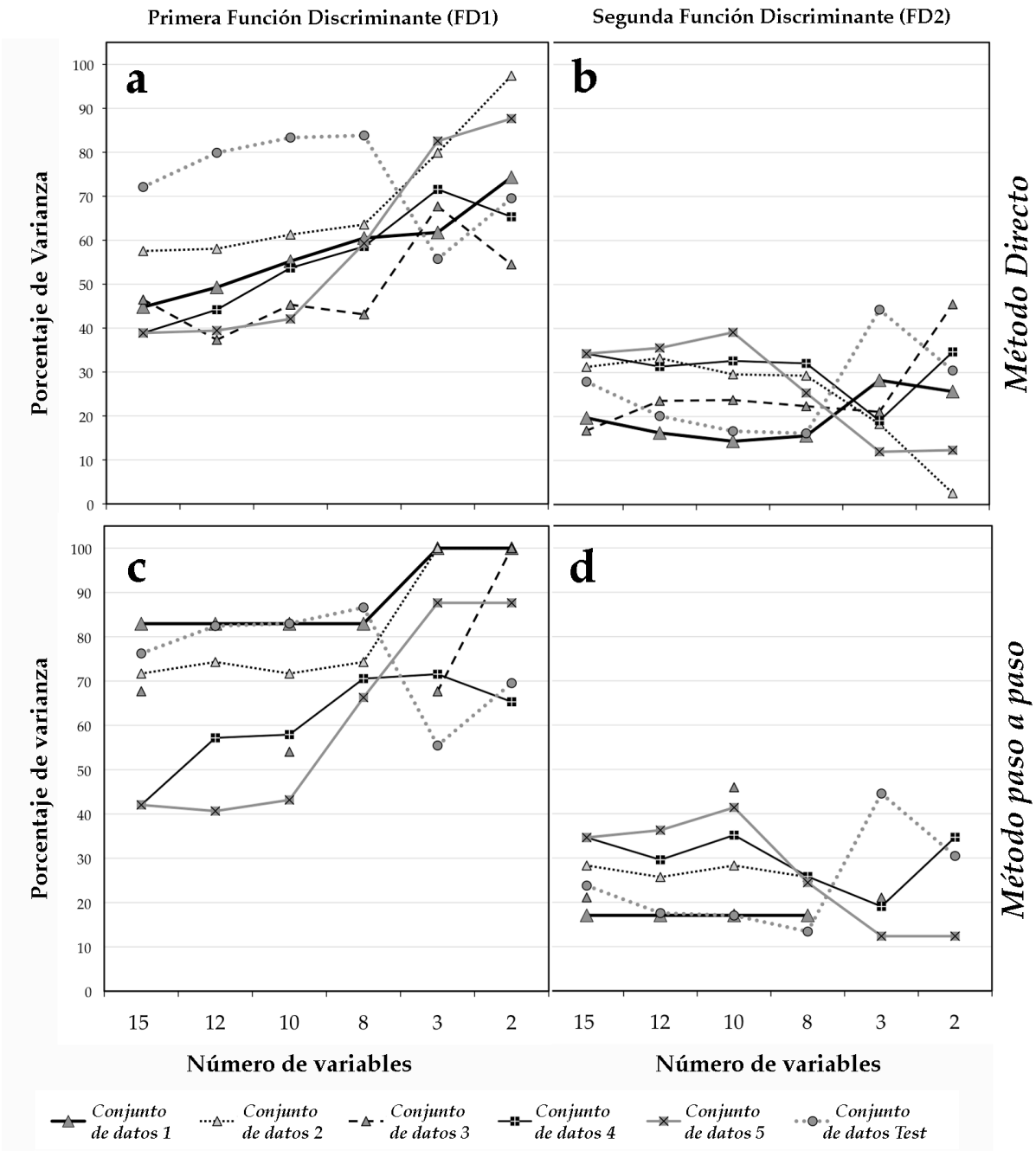


Figura 34. *Representaciones gráficas de los porcentajes de varianza obtenidos de las dos primeras funciones de los análisis discriminantes realizados con las variables de microdesgaste vestibular (ingresadas como predictores) a medida que disminuye el número de predictores en los modelos de los diferentes conjuntos de datos estudiados. Se representan los porcentajes de varianza obtenidos a través del el método directo (a y b) y mediante el método paso a paso (c y d) correspondientes a las primeras (a y c) y segundas (b y c) funciones discriminantes.*

Por último, cabe destacar que en el *Conjunto de datos 3* no se obtuvieron valores del porcentaje de varianza para los análisis realizados mediante el método por pasos con 12 y 8 predictores porque ninguna variable fue apta para los análisis. Sin embargo, se observa que el porcentaje de varianza inicialmente disminuye al realizar los análisis de 15 a 10 variables en la primera función (*FD1*= 67,70% y 54,03%), pero luego aumenta a valores similares con 15 predictores cuando el modelo se llevó a cabo con 3 variables (*FD1*= 67,68%) (Tablas 33-34).

Finalmente, el modelo con sólo 2 variables explica el 100% de las diferencias existentes entre los sujetos de los grupos para la primera función (*FD1*) obtenida del análisis del *Conjunto de datos 3*, dado que el método por pasos seleccionó únicamente una variable predictora para el modelo, con lo cual sólo se obtuvo una sola función discriminante (Tablas 33-34). En este contexto, los porcentajes de varianza en la segunda función obtenidos mediante el método por pasos, no variaron de forma notoria con respecto a sus valores entre los análisis realizados con 15, 12, 10 y 8 variables en todos los conjuntos de datos (Tabla 34 y Figura 34d); si bien es cierto que los patrones de tendencia fueron similares a los observados mediante el método directo (Figura 34).

4.2.3. Lambda (λ) de Wilks de las funciones canónicas

Se obtuvieron los valores de la lambda (λ) de Wilks del contraste de todas las funciones discriminantes tomadas conjuntamente (*CF1*) y del contraste de la segunda función discriminante a la última (*CF2*) de cada análisis realizado (exceptuando, en este caso, la primera función). La descripción de estos valores se detallan en la Tabla 35 y se ilustran en la Figura 35. Para cada conjunto de datos se exponen los resultados de las series de análisis lineales discriminantes proyectados con 15, 12, 10, 8, 3 y 2 predictores mediante el método directo y por el método por pasos. Los resultados obtenidos mediante el método directo del modelo completo se recogen en la Figura 35a y aquellos del modelo sin la primera función en la Figura 35b, así como los valores de λ obtenidos a través del método paso a paso del modelo completo (Figura 35c) y sin la primera función (Figura 35d). La significación de la λ de Wilks (evaluada mediante transformación *chi-cuadrado*, χ^2) mostró niveles críticos menores que 0,05 para casi la totalidad de los contrastes de funciones obtenidas (Tabla 35). Únicamente no se observaron diferencias significativas (p>0,05) en los contrastes de todas las funciones menos en la primera de cada análisis (*CF2*) en los siguientes modelos: con 3 y 2 variables predictoras en el *Conjunto de datos 2* (p=0,124 y 0,784, respectivamente) y con 15, 12, 10 y 8 predictores en el *Conjunto de datos Test* (p=0,061; 0,240; 0,175 y 0,205, respectivamente) mediante el método directo, así como también en el análisis llevado a cabo con 8 variables predictoras en el *Conjunto de datos Test* mediante el método por pasos (p=0,072) (Tabla 35 y Figuras 35b-d). Debido a esta razón se sugiere no

valorar la contribución de *CF2* al modelo y utilizar únicamente *CF1* en dichos modelos. En todos los conjuntos de datos, los valores de la lambda (λ) de Wilks aumentaron a medida que se redujo el número de variables incluidas en los análisis (véase Figura 35 y Tabla 35), es decir, las diferencias entre los grupos de cada conjunto de datos se van reduciendo a medida que menos predictores conforman los modelos. Sin embargo, se observaron algunas diferencias en el aumento de los valores de λ según el *conjunto de datos* analizado y según el *método* seleccionado en la introducción de las variables predictoras al modelo discriminante. De este modo, en el primer caso, se relaciona a las especies incluidas y agrupadas en cada conjunto de datos, y en el segundo, a las variables que finalmente conformaron las funciones discriminantes, ya sea introduciéndolas de forma *directa* (todas juntas forzosamente) o *paso a paso*, acorde la contribución discriminativa en los modelos. Asimismo, se observaron diferencias en los valores de λ entre el contraste del modelo completo (*CF1*) o del contraste sin contar la primera función discriminante (*CF2*), con lo cual se evalúan todos los grupos juntos y todos menos los dos que más se diferencian de un modelo.

En todos los conjuntos de datos se observó un aumento gradual de los valores de λ en términos generales, tanto en *CF1* como en *CF2* cuando los análisis fueron realizados con un alto número de predictores (de 15 a 8 variables) (Tabla 35). No obstante, cuando los análisis se efectuaron con sólo 3 y 2 predictores, el aumento fue más pronunciado (véase Tabla 35 y Figura 35 para evaluar las diferencias entre los valores con 8 y 3 predictores). Estas tendencias se observaron fundamentalmente en los análisis realizados mediante el *método directo*, tanto con los valores de λ de *CF1* como de *CF2* (Figuras 35a y 35b, respectivamente). Sin embargo, aunque también se observaron estos patrones con los análisis realizados mediante el método paso a paso (especialmente en los *Conjuntos de datos* 4 y *5*), las series de análisis discriminantes realizadas con el resto de *conjuntos de datos* mostraron patrones algo diferentes (Figuras 35c–d).

Los valores de λ del contraste las funciones del modelo completo (*CF1*) fueron inferiores a los valores obtenidos por el contraste de todas las funciones discriminantes exceptuando la primera (*CF2*) para el mismo número de variables analizadas en todos conjuntos de datos, independientemente del método empleado para incluir las variables en el modelo final, lo que significa que *CF1* permite diferenciar mejor las medias de los grupos para el respectivo modelo que *CF2* y que la capacidad discriminatoria se concentra en la primera función discriminante (*FD1*); este hecho podría indicar la intensidad con la cual aquel grupo se diferencia más del resto en un determinado modelo (Tabla 35 y Figuras 35a y 35c vs. 35b y 35d). Asimismo, los valores de λ obtenidos mediante el *método directo* fueron inferiores a aquellos valores obtenidos mediante el *método paso a paso* para el mismo número de variables analizadas en los respectivos conjuntos de datos

Tabla 35. Valores de la lambda (λ) de Wilks obtenidos por contraste de las funciones de las series de análisis discriminantes realizados en los conjuntos de datos por los *métodos directo y paso a paso*.

Método de introducción de variables	*Conjunto de datos*	*Contraste de funciones* [a]	*Número de predictores seleccionados para ingresar al modelo* [b]					
			15	***12***	***10***	***8***	***3***	***2***
Método Directo	*1*	*CF1*	0,074	0,111	0,150	0,183	0,340	0,529
		CF2	0,191	0,272	0,362	0,440	0,631	0,834
		FD	13	12	10	8	3	2
	2	*CF1*	0,208	0,243	0,271	0,287	0,602	0,672
		CF2	0,470	0,517	0,564	0,595	**0,891***	**0,988***
		FD	4	4	4	4	3	2
	3	*CF1*	0,092	0,169	0,234	0,315	0,333	0,590
		CF2	0,231	0,307	0,424	0,499	0,659	0,784
		FD	8	8	8	8	3	2
	4	*CF1*	0,177	0,221	0,303	0,340	0,476	0,762
		CF2	0,334	0,411	0,551	0,613	0,785	0,908
		FD	4	4	4	4	3	2
	5	*CF1*	0,177	0,220	0,268	0,403	0,541	0,567
		CF2	0,334	0,388	0,455	0,666	0,880	0,919
		FD	4	4	4	4	3	2
	Test [c]	*CF1*	0,355	0,441	0,424	0,502	0,672	0,729
		CF2	**0,717***	**0,821***	**0,837***	**0,875***	0,837	0,905
		FD	2	2	2	2	2	2
Método paso a paso (*stepwise)* [d]	*1*	*CF1*	0,365	0,365	0,365	0,365	0,635	0,635
		CF2	0,802	0,802	0,802	0,802	**	**
		FD	2	2	2	2	1	1
	2	*CF1*	0,461	0,464	0,461	0,464	0,709	0,709
		CF2	0,784	0,799	0,784	0,799	**	**
		FD	2	2	2	2	1	1
	3	*CF1*	0,333	***	0,588	***	0,333	0,755
		CF2	0,659	***	0,781	***	0,659	**
		FD	3	0	2	0	3	1
	4	*CF1*	0,217	0,319	0,346	0,422	0,476	0,762
		CF2	0,398	0,584	0,619	0,749	0,785	0,908
		FD	4	4	4	4	3	2
	5	*CF1*	0,217	0,263	0,311	0,460	0,567	0,567
		CF2	0,398	0,442	0,506	0,747	0,919	0,919
		FD	4	4	4	3	2	2
	Test [c]	*CF1*	0,521	0,578	0,617	0,557	0,686	0,729
		CF2	0,840	0,895	0,911	**0,911***	0,844	0,905
		FD	2	2	2	2	2	2

* $p > 0,05$. En estos modelos los contrastes de la función no fueron significativos, por lo que se considera utilizar sólo *CF1*.

** Se obtuvo sólo una función discriminante en los análisis, lo que representa una valoración global del grado de diferenciación entre los grupos en el modelo.

*** No fue posible realizar el análisis discriminante. Ninguna de las variables fue apta para el modelo debido a que antes de iniciar la construcción de los modelos el nivel de F de todas las variables fue inferior a 3,84.

[a] ***CF1***= contraste de todas las funciones discriminantes tomadas conjuntamente es decir, modelo completo (desde la 1 a la última); ***CF2***= contraste de todas las funciones discriminantes menos la primera función (desde la 2 a la última); ***FD***= número de funciones discriminantes de cada modelo.

[b] En cada conjunto de datos se realizaron series de análisis discriminantes con 15, 12, 10, 8, 3 y 2 variables de microdesgaste como predictores.

[c] Todas las variables de este conjunto de datos fueron previamente sometidas al proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (*Data rank-transformed*).

[d] Las variables predictoras seleccionadas para los modelos discriminantes mediante el método por pasos difiere de las que finalmente se incluyeron. Lo cual se detalla en el apartado *4.2.1* y en la Tabla 33.

(Tabla 35 y Figuras 35a y 35b vs. 35c y 35d), indicando que al ingresar todas las variables forzosamente en un modelo, permitiría diferenciar más las medias multivariantes de los grupos analizados.

Los valores de λ más bajos (mayor discriminación entre los grupos) fueron observados principalmente en el *Conjunto de datos 1* cuando se utilizó el *método directo* al comparar con el mismo número de variables predictoras, tanto para el contraste de las funciones del modelo global (*CF1*) como para el contraste sin contar la primera función (*CF2*), si bien con algunas excepciones como en el *CF1* del análisis realizado con 3 variables (λ=0,333) y en el *CF2* del modelo con 2 variables (λ=0,784) del *Conjunto de datos 3*. Por otro lado, los valores más altos (menor discriminación entre los grupos) se presentaron en casi todos los análisis realizados en el *Conjunto de datos Test* (con excepción del modelo con 2 variables del *Conjunto de datos 4*; λ=0,762) para el *CF1* y para el *CF2* y que se corresponde con los modelos llevados a cabo con 15, 12 y 10 en el *Conjunto de datos 1* y con 8, 2 y 3 en el *Conjunto de datos 5* para el *CF2* (Tabla 35 y Figuras 35a y 35b). Los valores de λ obtenidos mediante el método directo más altos fueron observados en los modelos realizados de 15 a 8 predictores con el *Conjunto de datos Test* y con 3 y 2 variables predictoras con el *Conjunto de datos 2* para el *CF2*, pero dichos contrastes de funciones no alcanzaron el nivel crítico mínimo (p>0,05), por lo que no han sido considerados para los análisis (Tabla 35).

Los valores de λ presentaron el siguiente orden de valores de forma creciente: *Conjunto de datos 1*, *Conjunto de datos 3*, *Conjuntos de datos 4* y 5 (con valores bastante similares con 15, 12 y 10 variables), *Conjunto de datos 2*, y finalmente *Conjunto de datos Test*, para el mismo número de variables en los respectivos conjuntos de datos (véase Figuras 35a y 35b y Tabla 35). No obstante, cuando se emplea el método directo de introducción de variables, se observaron diferentes tendencias de los valores de λ de Wilks en el contraste de las funciones del modelo completo (*CF1*) de acuerdo con el número de variables incluidas en cada conjunto de datos.

En el *Conjunto de datos 1* (muestra completa) se observó un ligero aumento de los valores de λ cuando las variables incluidas fueron reducidas de 15 hasta 8 predictores (λ=0,074; 0,111; 0,150 y 0,183, respectivamente). También se observó que los valores aumentaron cuando el número de variables analizadas se redujo a 3 y a 2 variables (λ=0,340 y 0,529, respectivamente). Se observó una tendencia incremental muy similar en los valores de λ del *Conjunto de datos 2* (Primates no-humanos) en los análisis realizados con 15, 12, 10 y 8 variables (λ=0,208; 0,243; 0,271 y 0,287, respectivamente) con respecto a los obtenidos cuando se analizó el *Conjunto de datos 1*, pero con valores más altos. En cambio, se observó un marcado incremento en los valores de λ en los análisis realizados con 3 variables (λ=0,602) , y sólo levemente mayor en el análisis con 2 variables (λ= 0,672) in-

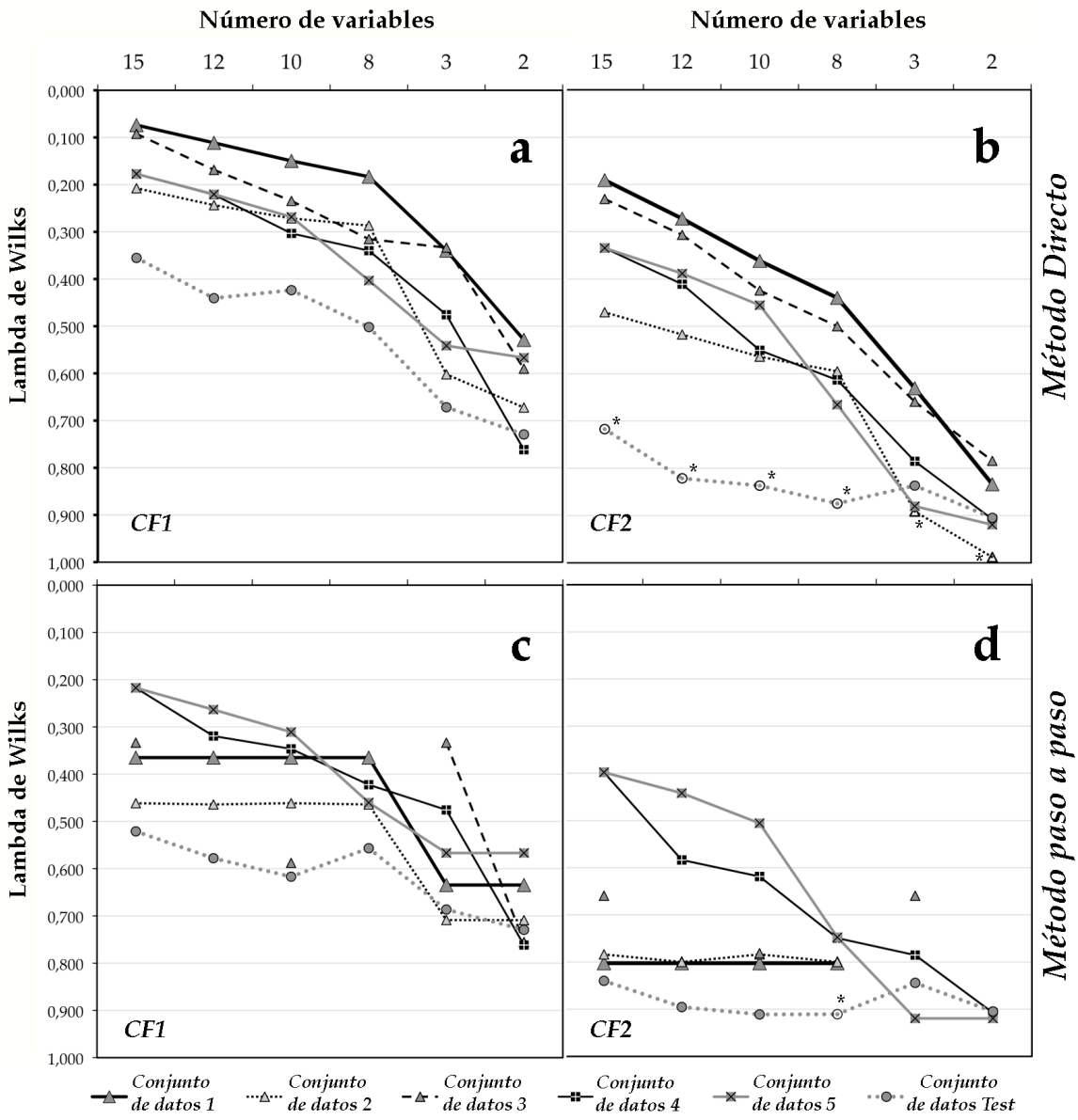


Figura 35. *Valores de la lambda (λ) de Wilks obtenidos de los dos primeros contrastes de funciones (CF1 y CF2) de los análisis discriminantes realizados con las variables de microdesgaste vestibular a medida que disminuyendo el número de predictores en los modelos de los diferentes conjuntos de datos estudiados. Se representan los valores de la λ obtenidos a través del método directo (a y b) y mediante el método paso a paso (c y d) correspondientes a los contrastes las funciones del modelo completo (CF1) (a y c) y de los contrastes de todas las funciones discriminantes exceptuando la primera función (CF2) (b y d). Los modelos con (*) indican que los contrastes del CF2 no fueron estadísticamente significativos, por lo que se considera utilizar sólo CF1 (p> 0,05).*

cluidas en el modelo. Asimismo, mientras el *Conjunto de datos 3* (homininos fósiles) mostró valores de λ similares a los del *Conjunto de datos 1* con 15 variables analizadas (λ=0,092 *vs.* λ=0,074), se observó una tendencia incremental más marcada de 15 a 8 variables (λ=0,092; 0,169; 0,234 y 0,315), llegando a mostrar incluso valores levemente superiores que el observado en el *Conjunto de datos 2* cuando se compara con 8 variables incluidas (λ=0,315 *vs*. 0,287). Además, en el *Conjunto de datos 3* los valores de λ con 8 y 3 variables analizadas no presentaron diferencias notorias (λ=0,315 y 0,333), sin embargo se observó que los valores aumenta-

ban considerablemente cuando sólo se incluyeron 2 predictores en el modelo (λ=0,590).

Los valores de λ observados en los *Conjuntos de datos 4* y *5* fueron los mismos con 15 variables incluidas en los modelos (λ=0,177), debido que en ambos análisis se incluyeron las mismas variables predictoras para las mismas muestras. A su vez, los valores con 12 variables fueron muy similares entre estos conjuntos de datos (λ=0,221 *vs.* 0,220). Ambos *conjuntos de datos* mostraron una tendencia similar en la expresión de valores de λ siendo mayores a medida que se reducían los predictores incluidos en los modelos (Figura 35a). Si bien fue posible observar una leve divergencia a partir de las 10 variables analizadas, los patrones fueron similares entre ellos (λ=0,303 *vs.* 0,268, respectivamente). Por otro lado, en los análisis realizados con 8 y 3 variables se observaron valores de λ superiores en el *Conjunto de datos 5* (λ=0,403 y 0,541) comparado con el *Conjunto de datos 4* (λ=0,340 y 0,476), en cambio, el *Conjunto de datos 4* mostró valores superiores para los análisis realizados con 10 y 2 variables (λ=0,303 y 0,762) comparados con el *Conjunto de datos 5* (λ=0,268 y 0,567). De hecho, el valor obtenido por el contraste de las funciones del modelo completo (*CF1*) en el *Conjunto de datos 4* con tan sólo 2 variables (λ=0,702) fue el más alto entre todos los conjuntos de datos analizados mediante el método directo, tal como se ha mencionado anteriormente (Figura 35 y Tabla 35). Aunque los valores de λ observados en el *CF2* fueron mayores a los observados en el contraste de las funciones del modelo completo (*CF1*), en los mismos conjuntos de datos y para el respectivo número de variables predictoras, las tendencias observadas fueron similares.

Por otro lado, cuando se emplea el *método por pasos* es posible observar que los valores de λ de Wilks describen dos claros tipos de patrones de tendencias al reducirse el número de variables predictoras ingresadas a los respectivos conjuntos de datos: una que incluye a los *Conjuntos de datos 1* y *2*, y otra que contempla a los *Conjuntos de datos 4* y *5* (Tabla 35 y Figuras 35c–d). Esto se evidencia en los resultados, tanto aquellos derivados del contraste de las funciones en el modelo completo (*CF1*), como por el contraste de las funciones discriminantes sin incluir a la primera (*CF2*). Los valores de λ en el *CF2* fueron mayores para el mismo número de predictores analizados en los respectivos conjuntos de datos (Figura 35d). En el *Conjunto de datos 1* se observó que los valores obtenidos a partir de 15, 12, 10 y 8 predictores seleccionados para ingresar en los modelos fueron iguales para ambos contrastes de funciones (λ=0,365 y 0,802) (Figuras 35c–d) debido a que las variables finalmente seleccionadas por el método *paso a paso* fueron las mismas en los respectivos modelos mientras se reducía el número de predictores (véase Tabla 33).

En el *Conjunto de datos 2* se observó una similitud de los valores de λ entre los

modelos con 15 y 10 (λ=0,461; 0,784) y 12 y 8 (λ=0,464; 0,799) variables, y también en los análisis con 2 y 3 variables, pero sólo para el *CF1* (λ=0,709). En cambio, los valores de λ de Wilks en las series de análisis discriminantes realizados en los *Conjuntos de datos 4* y *5*, mostraron patrones de tendencias similares tanto al utilizar método directo como el por pasos (Figuras 35c–d), observándose que los valores de la λ aumentaron a medida que se redujo el número de predictores en los modelos, con independencia que los resultados obtenidos a través del método por pasos en estos conjuntos de datos fueron menores en comparación a los obtenidos mediante el método directo. Estos patrones de tendencias se mantuvieron incluso considerando 3 variables en el contraste de funciones en el modelo completo (*CF1*) y hasta las 2 variables en el *CF2* (véase Figuras 35c y 35d), además, los valores de λ obtenidos con 3 y 2 predictores utilizando el método por pasos en el *CF1* fueron más altos que cuando se incluyeron más predictores inicialmente, aún cuando se observaron patrones de tendencias diferentes entre unos y otros conjuntos de datos.

Los valores de λ de los contrastes de funciones en los análisis realizados por el método *por pasos* fueron iguales con 2 y 3 predictores seleccionados desde un inicio en los *Conjuntos de datos* 1, *2* y *5* para *CF1* (λ=0,635, 0,709 y 0,567, respectivamente; y λ del *CF2* del *Conjunto de datos 5*= 0,919) (Tabla 35). Esto se debió a que las variables predictoras que finalmente fueron ingresadas a los modelos fueron las mismas: NT en los *Conjuntos de datos 1* y *2*, y ST y XT en el *Conjunto de datos 5*) (Tabla 31). En cambio, los *Conjuntos de datos* 3 y *4* mostraron un aumento marcado de los valores de λ entre los modelos con 3 y 2 variables, especialmente para el *CF1* (λ=0,476 y 0,762; 0,567 y 0,567 para los respectivos conjuntos de datos) (Figura 35c).

Por otra parte, los valores de λ de los *Conjuntos de datos* 3 y *Test* describieron patrones de tendencia diferentes a los otros conjuntos de datos ya descritos. Por ejemplo, los valores de λ de Wilks del *Conjunto de datos Test* no variaron en exceso a medida que se redujeron las variables predictoras seleccionadas para ingresar en los modelos utilizando el método por pasos (Tabla 35), especialmente para el contraste que no incluyó la primera función (*CF2*) (λ=0,840; 0,895; 0,911; 0,844 y 0,905, respectivamente de 15 a 2 predictores, exceptuando el modelo con 8 predictores, porque no fue significativo) (Figura 35d). No obstante, se observó un ligero aumento en los valores de λ en el *CF1* del *Conjunto de datos Test* a medida que disminuyó el número de predictores ingresados (λ=0,521; 0,578; 0,617; 0,557; 0,686 y 0,729, respectivamente de 15 a 2 predictores) (Figura 35c). En este conjunto de datos destaca que el valor de λ para el *CF1* con 8 variables es menor que con 10 variables (Tabla 35) debido a que se seleccionaron más variables predictoras con este método, lo cual probablemente aumentó la capacidad discriminativa del mismo. Por último, se observa que el *Conjunto de datos 3* no muestra valores

de λ con 12 y 8 predictores ingresados en el modelo inicialmente, ya que ninguna variable fue apta para incluirla en estos análisis, por lo que no fue posible calcular ningún resultado (Tabla 35).

En el análisis con sólo 2 variables predictoras en el *Conjunto de datos 3* tampoco se obtuvieron resultados para la λ de Wilks para el contraste de las funciones que excluyen a la primera (*CF2*) (Figura 35d y Tabla 35). El análisis discriminante realizado con este método únicamente seleccionó una variable, proporcionando como resultado una sola función que explica todo el modelo. Esta misma condición se presentó en los *Conjuntos de datos 1* y *2* analizados también mediante el *método por pasos* con solamente 2 variables seleccionadas para ingresar inicialmente a los modelos (véase Tabla 33). En cambio, en los análisis del *Conjunto de datos 3* se observa que los valores de λ para ambos contrastes de funciones (*CF1* y *CF2*) fueron iguales con 15 y 3 predictores (λ=0,333 y 0,659), en cambio, los valores de λ fueron más altos (λ=0,588 y 0,781) para el modelo con 10 variables predictoras seleccionadas para ingresar inicialmente, al igual que el valor de λ del contraste de funciones del modelo completo (*CF1*) con 2 predictores (λ= 0,755). Esto se pueden relacionar con la capacidad discriminativa de las variables de microdesgaste que conforman cada uno de los modelos. Así, los modelos con 15 y 3 predictores se incluyeron las variables ST y NT, mientras que en los otros modelos aumenta el valor de λ a medida que disminuyen los predictores, lo que sugiere que esas variables aumentan las diferencias entre las medias de los grupos para este conjunto de datos.

4.2.4. Tasas de clasificación de los casos

Las tasas de clasificación de los casos en los grupos de cada conjunto de datos analizados se muestran en la Tabla 36, tanto de la clasificación correcta o *Correct Classification rate* (*CC*), como de la validación cruzada o *Cross-Validation rate* (*CV*) y del sobreajuste de estas tasas o *Overfitting* (*OF*). Estos resultados corresponden a las tasas obtenidas de los análisis discriminantes realizados tanto a través del método directo así como por pasos, utilizando las matrices de covarianzas intragrupos o por grupos separados y teniendo en cuenta las probabilidades previas acerca del tamaño entre los grupos, en función de si fueron iguales o no. De este modo, en las Figuras 36 y 37 se ilustran las tendencias de estas tasas observadas a medida que se reduce el número de predictores en los modelos para cada uno de los *conjuntos de datos*, ilustrando los resultados clasificatorios cuando se modifican los métodos de selección de predictores, el tipo de matriz de covarianza utilizada y las probabilidades previas elegidas (véase Tabla 36). Las tasas de clasificación correcta (*CC*) y validación cruzada (*CV*) de los *Conjuntos de datos 1*, *2* y *3* están representadas en la Figura 36 y el la Figura 37 se recogen los valores para los *Conjuntos de datos 4*, *5* y *Test*.

4.2.4.1. Tasa de clasificación correcta (*CC*)

Los valores de las tasas de clasificación correcta (*CC*) presentan una tendencia más elevada cuando los análisis fueron realizados con una matriz de covarianza con los *grupos separados* con respecto a cuando se utilizó una matriz de covarianza intra-grupos con el mismo número de predictores y en todos los conjuntos de datos analizados, tanto por el método directo como por el de por pasos (Tabla 36 y Figuras 36-37). Esta tendencia se destacó especialmente en las tasas obtenidas de los *Conjuntos de datos 1* y *3*, donde se observa que los valores de las tasas varían en mayor rango al modificar las condiciones de los modelos (Figura 36). La excepción a esta tendencia se observó en el *Conjunto de datos Test* para los análisis con 15, 12 y 10 predictores mediante el método directo y con 12 predictores a través del método por pasos (Tabla 36 y Figura 37e–f).

Los valores de las tasas *CC* fueron mayores cuando los análisis se realizaron con el *método directo* que cuando se llevaron a cabo con el método paso a paso (Tabla 36). La diferencia en los valores destacaron considerablemente en los *Conjuntos de datos 1*, *2* y *3*, y en menor proporción en el *Conjunto de datos Test* (véase Figuras 36-37). Por otra parte, al comparar únicamente los métodos de introducción de variables en los *Conjuntos de datos* 4 y 5, se observa que las tasas de *CC* fueron similares. Si bien cuando son obtenidas mediante el método directo se produce un ligero aumento, especialmente si son empleadas las matrices de covarianza de los grupos por separado en los modelos (Tabla 36 y Figura 37). No obstante, las tasas fueron iguales con 3 y 2 predictores en el *Conjunto de datos 4* y con 2 predictores en el *Conjunto de datos 5* al comparar ambos métodos (Tabla 36).

En términos generales, las tasas de *CC* disminuyen al reducir el número de variables analizadas en el mismo conjunto de datos, independientemente de las probabilidades previas o del tipo de matrices de covarianza seleccionada (Figuras 36-37 y Tabla 36). Sin embargo, dos patrones de tendencias fueron observados claramente según el número de predictores seleccionados en los análisis. En los *Conjuntos de datos 1*, *2* y *3* se observó que los valores de *CC* disminuyeron ligeramente en los modelos con 15 hasta 8 predictores (o se mantuvieron con los mismos valores de clasificación, en función del método de inclusión de variables utilizado), para luego disminuir con mayor intensidad con 3 y 2 variables predictoras en los modelos (Figuras 36-37 y Tabla 36). Esta tendencia, aunque de forma menos marcada, se presentó también en el *Conjunto de datos Test* (Figura 37e–f).

Los valores de *CC* en los *Conjuntos de datos 4* y *5* tendieron a disminuir de manera constante en todas las series de análisis (Figuras 37a–b y 37c–d, respectivamente), aunque en el *Conjunto de datos 4* se observaron algunas excepciones, como por ejemplo que los valores obtenidos en los modelos con 10 y 8 predictores mediante el método directo tomando en cuenta el tamaño de los grupos, pero sin

considerar el tipo de matriz de covarianza utilizada, fueron muy similares entre ellos (56,8% y 56,1% empleando matriz de covarianza intra-grupos combinada y 57% para ambos análisis utilizando de matrices de los grupos separados), y de igual modo, las tasas mostraron un pequeño aumento tras llevar a cabo modelos con 12 y 10 predictores empleando la matriz de covarianza intra-grupos combinada en ambos, pero variando las probabilidades previas sobre el tamaño de los grupos (54,5–55,3% considerando a los grupos como iguales y 54,5–56,8%, tomando en cuanta el tamaño de los grupos) (Tabla 36 y Figura 37a).

Por otra parte, para el mismo número de variables analizadas las tasas de *CC* fueron usualmente más altas cuando los tamaños de los grupos observados en las submuestras determinaron las probabilidades de pertenencia a un grupo que cuando los grupos se consideraron con igual tamaño, independientemente del método de selección de variables y del tipo de matriz(es) de covarianza(s) empleada (s) (Tabla 36 y Figuras 36-37). No obstante, se observaron algunos modelos que presentaron excepciones, entre los cuales los valores de las tasas fueron iguales o levemente superiores al considerar el tamaño de los grupos como iguales (prácticamente iguales). En el primer caso se destacan los análisis realizados mediante el método directo con 15 predictores utilizando la matriz de covarianza intra-grupos combinada en los *Conjuntos de datos 1* (49,5%) y *2* (66,3%) y en los modelos con 15 predictores (76,3%) del *Conjunto de datos 3* y con 10 predictores del *Conjunto de datos 2,* en los cuales se utilizaron las matrices de covarianza de los grupos separados de igual modo que en los modelos realizados mediante el método por pasos con 15 variables predictoras seleccionadas para ser incluidas en el *Conjunto de datos 3* (71,2%) y con 10 predictores en el *Conjunto de datos Test* (59,5%) empleando las matrices de covarianza de los grupos separados. Por otra parte, las tasas de *CC* que se mostraron levemente más altas al considerar a los grupos iguales en tamaño se observaron solamente en ciertos modelos. Con el método directo esta condición se presentó en el *Conjunto de datos 4* (con 8 y 3 predictores utilizando la matriz de covarianza intra-grupos combinada; *CC*=56,1–53,0% y 48,5–47,7%, respectivamente), en el *Conjunto de datos 5* (con 12, 10 y 8 predictores a partir de la matriz de covarianza intra-grupos combinada; *CC*=63,6–62,1%, 57,6–56,8% y 51,5–50,8%, respectivamente) y en el *Conjunto de datos Test* (con 12, 10 y 8 predictores utilizando ambas opciones de matrices de covarianza y con 15 predictores en función de la matriz de covarianza intra-grupos combinada).

En cambio, una tasa de *CC* levemente mayor mediante el método por pasos se observó en el *Conjunto de datos 4* (con 12 y 3 predictores utilizando respectivamente matrices de covarianza de los grupos separados y la intra-grupos combinada; *CC*=61,4–60,6% y 48,5–47,7%), en el *Conjunto de datos Test* (con 15 y 8 predictores empleando la matriz intra-grupos combinada y las matrices de los gru-

pos separados, respectivamente; *CC*=62,8–60,8% y 65,8–64,6%) y finalmente en el *Conjunto de datos 5* con 8 predictores por medio de la matriz de covarianza intra-grupos combinada y con 10 predictores para ingresar en los modelos, independientemente del tipo de matrices de covarianzas empleadas (Tabla 36). Del mismo modo, en general los valores de *CC* más bajos fueron obtenidos por medio de la matriz de covarianza intra-grupos y, al mismo tiempo, considerando a todos los grupos iguales en tamaño para el mismo método de selección de variables (Figuras 36a, 36c, 36e, 37a, 37c y 37e) (Tabla 36). Las excepciones a este patrón se presentan en prácticamente los mismos modelos que acaban de ser detallados, excepto por la tendencia a observar valores superiores de *CC* cuando el tamaño de los grupos se considera de igual tamaño (Tabla 36).

Los valores de las tasas de *CC* fueron iguales en los análisis cuyos predictores seleccionados mediante el método paso a paso fueron los mismos que los introducidos por el método directo, con las mismas probabilidades *a priori* y con el mismo tipo de matriz de covarianza. Por ejemplo, en el *Conjunto de datos 3* con 3 predictores, en el *Conjunto de datos 4* con 2 y 3 predictores y en los *Conjuntos de datos 5* y *Test* con 2 predictores (véase Tabla 36). De manera similar, las tasas de *CC* obtenidas mediante el método por pasos fueron las mismas con 15, 12, 10 y 8 predictores y con 2 y 3 variables predictoras seleccionadas de forma inicial en el *Conjunto de datos 1,* así como con 2 y 3 predictores tanto en el *Conjunto de datos 2* como en el *Conjunto de datos* 5 (véase Tabla 36 y Figuras 36–37). De este modo, los predictores seleccionados utilizando el método por pasos entre esos modelos son los mismos porque se producen las mismas funciones discriminantes, es decir, son los mismos modelos discriminantes (Tabla 33). Una situación similar se observa con los valores de las tasas obtenidas por la validación cruzada en los mismos conjuntos de datos en la correspondiente selección e introducción de predictores mediante el método por pasos (Tablas 36 y 33).

4.2.4.2. Tasa de validación cruzada (*CV*)

Las tasas de validación cruzada de los análisis discriminantes sólo se pueden obtener cuando se utiliza la matriz de covarianza intra-grupos (Tabla 36). Los valores de la tasa de la validación cruzada (*CV*) fueron inferiores a los obtenidos mediante la tasa de clasificación correcta (*CC*) para el respectivo análisis con el mismo número de predictores, con similares condiciones de clasificación y la misma estrategia de introducción de predictores en los modelos discriminantes (Tabla 36). Además, al igual que en las tasas de *CC*, las tasas de *CV* fueron normalmente más altas cuando se tuvo en cuenta el tamaño del grupo para el mismo número de variables analizadas (Tabla 36 y Figuras 36–37).

Se observaron tres tendencias considerando el método utilizado para incluir variables en el modelo final (Tabla 36). En el *Conjunto de datos 1* y *2* se observó

que los valores de *CV* en general fueron más altos cuando se utilizó el *método directo* (Figura 36). En cambio, en el *Conjunto de datos 4, 5* y *Test* los valores altos de *CV* se observaron en los modelos con 15, 12, 10 y 8 predictores obtenidos por el método *por pasos* y con 3 y 2 variables fueron mayores preferentemente con el *método directo* (Figura 37). Los valores de *CV* en el *Conjunto de datos 3* mostraron una tendencia compleja debido a la falta de valores con 12 y 8 variables, no obstante, los valores más altos de la tasa se observaron en los análisis realizados con el *método directo* y también teniendo en cuenta el tamaño de los grupos (Figura 36 y Tabla 36). La excepción se observó en el modelo realizado con 2 predictores, que presentó un valor mayor cuando se consideró el tamaño del grupo y, además, mediante el método paso a paso (33,1%) (Tabla 36). Las tasas de *CV* disminuyeron o se mantuvieron al reducir el número de las variables introducidas en los análisis, independientemente de las condiciones de clasificación (Tabla 36), aunque se observaron algunas excepciones que consistieron en un leves incremento de la tendencia generales a la reducción de las tasas, especialmente en los modelos discriminantes realizados en los *Conjuntos de datos 2, 3* y *Test* (Tabla 36 y Figuras 36–37).

4.2.4.3. Sobreajuste de las tasas de clasificación (*OF*)

El éxito de este tipo de tasa de clasificación es mayor si sus valores son inferiores, ya que es un producto de la diferencia entre los resultados de la clasificación correcta y la validación cruzada (Kovarovic et al. 2011). Por esta razón (de igual modo que para la tasa de validación cruzada), únicamente se obtienen resultados en los análisis realizados con una matriz de covarianza intra-grupos.

En todos los conjuntos de datos analizados, los valores del sobreajuste fueron casi siempre más bajos cuando se utilizó el método *paso a paso*, independientemente de si se consideró el tamaño de los grupos en las probabilidades previas, a excepción de los modelos en los cuales las variables predictoras ingresadas por el método por pasos fueron las mismas que aquellas introducidas a través del método directo (los modelos con 2 y 3 predictores en el *Conjunto de datos 4* y con 2 predictores en los *Conjuntos de datos 3, 5* y *Test*) (Tabla 36). Cabe destacar que en los análisis realizados sobre el *Conjunto de datos 2* mediante el método por pasos y teniendo en cuenta los tamaños de los grupos, las tasas de sobreajuste fueron de 0 y 1% en los análisis de 15 a 8 variables predictoras (Tabla 36). Por el contrario, las tasas *OF* más altas se observaron en el *Conjunto de datos Test* cuando los modelos se realizaron mediante el método directo y especialmente considerando a los grupos con igualdad de probabilidades previas (Tabla 36). Asimismo, los modelos llevados a cabo sobre los *Conjuntos de datos 5* y *4* en términos generales, también mostraron altas tasas de sobreajuste con respecto al resto, en particular aquellos modelos efectuados mediante el método directo.

Tabla 36. Tasas de clasificación de los casos en los grupos de cada *conjunto de datos* analizado. [a]

		Tasa de clasificación correcta (CC)								*Tasa de validación cruzada (CV)*				*Tasa de sobreajuste (OF)*			
	VI	*mD CoI ppI*	*mD CoI ppT*	*mD CoS ppI*	*mD CoS ppT*	*mPP CoI ppI*	*mPP CoI ppT*	*mPP CoS ppI*	*mPP CoS ppT*	*mD CoI ppI*	*mD CoI ppT*	*mPP CoI ppI*	*mPP CoI ppT*	*mD CoI ppI*	*mD CoI ppT*	*mPP CoI ppI*	*mPP CoI ppT*
Conjunto de datos 1	15	49,5	49,5	71,9	79,0	20,0	31,9	22,9	30,5	33,3	33,3	16,7	28,6	16,20	16,20	3,30	3,30
	12	41,9	51,9	71,9	76,2	20,0	31,9	22,9	30,5	27,1	31,9	16,7	28,6	14,80	20,00	3,30	3,30
	10	40,0	41,4	75,7	78,6	20,0	31,9	22,9	30,5	25,6	30,0	16,7	28,6	14,40	11,40	3,30	3,30
	8	36,7	41,4	70,5	71,9	20,0	31,9	22,9	30,5	24,8	28,1	16,7	28,6	11,90	13,30	3,30	3,30
	3	29,5	35,2	36,2	42,9	12,4	22,9	12,9	25,5	24,8	31,4	11,9	22,4	4,70	3,80	0,50	0,50
	2	16,2	25,2	23,3	34,3	12,4	22,9	12,9	25,5	13,8	22,9	11,9	22,4	2,40	2,30	0,50	0,50
Conjunto de datos 2	15	66,3	66,3	69,6	73,9	47,8	54,3	47,8	56,5	48,9	50,0	44,6	53,3	17,4	16,3	3,2	1,0
	12	63,0	66,3	66,3	69,6	53,3	52,2	45,7	55,4	53,3	48,9	50,0	52,2	9,7	17,4	3,3	0,0
	10	62,0	63,0	64,1	64,1	47,8	54,3	47,8	56,5	51,1	52,2	44,6	53,3	10,9	10,8	3,2	1,0
	8	60,9	62,0	66,3	67,4	53,3	52,2	45,7	55,4	50,0	53,3	50,0	52,2	10,9	8,7	3,3	0,0
	3	43,5	51,1	48,9	56,5	23,9	41,3	21,7	43,5	34,8	43,5	22,8	38,0	8,7	7,6	1,1	3,3
	2	30,4	41,3	39,1	47,8	29,9	41,3	21,7	43,5	27,2	35,9	22,8	38,0	3,2	5,4	7,1	3,3
Conjunto de datos 3	15	55,9	63,6	76,3	76,3	39,0	47,5	44,1	55,9	39,0	43,2	34,7	42,4	16,9	20,4	4,3	5,1
	12	53,4	61,0	71,2	73,7	*	*		*	28,8	38,1	*	*	24,6	22,9	*	*
	10	46,6	51,7	72,9	74,6	28,0	33,9	27,1	36,4	31,4	34,7	25,4	27,1	15,2	17,0	2,6	6,8
	8	43,2	50,0	61,9	68,6	*	*	*	*	22,0	28,0	*	*	21,2	22,0	*	*
	3	39,0	47,5	44,1	55,9	39,0	47,5	44,1	55,9	34,7	42,4	34,7	42,4	4,3	5,1	4,3	5,1
	2	28,8	34,7	26,3	40,7	16,9	33,1	24,6	35,6	21,2	30,5	12,7	33,1	7,6	4,2	4,2	0,0
Conjunto de datos 4	15	69,7	70,5	74,2	75,8	68,9	69,7	71,2	71,2	50,8	52,3	61,4	62,9	18,9	18,2	7,5	6,8
	12	62,9	63,6	69,7	70,5	54,5	54,5	61,4	60,6	50,8	51,5	52,3	51,5	12,1	12,1	2,2	3,0
	10	56,8	57,6	57,6	59,1	55,3	56,8	56,8	57,6	43,9	44,7	50,0	50,8	12,9	12,9	5,3	6,0
	8	56,1	53,0	57,6	57,6	50,0	50,0	50,0	50,8	43,2	44,7	44,7	42,4	12,9	8,3	5,3	7,6
	3	48,5	47,7	53,8	55,3	48,5	47,7	53,8	55,3	43,2	44,7	43,2	44,7	5,3	3,0	5,3	3,0
	2	33,3	37,9	44,7	47,0	33,3	37,9	44,7	47,0	31,1	34,8	31,1	34,8	2,2	3,1	2,2	3,1
Conjunto de datos 5	15	69,7	70,5	74,2	75,8	68,9	69,7	71,2	71,2	50,8	52,3	61,4	62,9	18,9	18,2	7,5	6,8
	12	63,6	62,1	68,2	68,9	61,4	62,1	63,6	63,6	47,0	50,0	56,8	59,8	16,6	12,1	4,6	2,3
	10	57,6	56,8	62,9	64,4	59,1	56,8	65,2	63,6	48,5	48,5	54,5	53,0	9,1	8,3	4,6	3,8
	8	51,5	50,8	53,0	56,8	50,8	46,2	54,5	57,6	40,9	41,7	46,2	43,9	10,6	9,1	4,6	2,3
	3	43,9	45,5	50,8	52,3	38,6	42,4	50,0	51,5	37,1	41,7	37,1	37,9	6,8	3,8	1,5	4,5
	2	38,6	42,4	50,0	51,5	38,6	42,4	50,0	51,5	37,1	37,9	37,1	37,9	1,5	4,5	1,5	4,5
Conjunto de datos Test [b]	15	78,5	77,2	75,9	77,2	62,0	60,8	63,3	64,6	50,6	50,6	57,0	59,5	27,9	26,6	5,0	1,3
	12	74,7	69,6	72,2	67,1	58,2	63,3	57,0	62,0	43,0	49,4	57,0	55,7	31,7	20,2	1,2	7,6
	10	72,2	67,1	69,6	68,4	57,0	59,5	59,5	59,5	51,9	53,2	54,4	53,2	20,3	13,9	2,6	6,3
	8	63,3	67,1	65,8	67,1	63,3	64,6	65,8	64,6	46,8	53,2	58,2	59,5	16,5	13,9	5,1	5,1
	3	60,8	57,0	63,3	62,0	58,2	60,8	63,3	65,8	51,9	55,7	54,4	57,0	8,9	1,3	3,8	3,8
	2	54,4	59,5	58,2	63,3	54,4	59,5	58,2	63,3	51,9	58,2	51,9	58,2	2,5	1,3	2,5	1,3

VI = número de variables seleccionadas para ingresar en los respectivos modelos.

Condiciones en las opciones de clasificación en los modelos discriminantes**: mD**= Método directo para la introducción de los predictores en los modelos discriminantes; **mPP**= Método paso a paso para la introducción de los predictores en los modelos discriminantes; **CoI**= utilización de matriz de covarianza intra-grupos combinada; **CoS**= utilización de matrices de covarianza de los grupos separados; **ppI**= las probabilidades previas fueron iguales para todos los grupos en los modelos; **ppT**= a cada grupo se asigna una probabilidad previa proporcional a su tamaño.

[a] En cada conjunto de datos se realizaron series de análisis discriminantes con 15, 12, 10, 8, 3 y 2 variables de microdesgaste predictoras, utilizando diferentes condiciones de clasificación en los modelos discriminantes.

[b] Todas las variables de este conjunto de datos han sido previamente sometidas al proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (*Data rank-transformed*).

* No fue posible realizar el análisis discriminante. Ninguna de las variables fue apta para el modelo debido a que antes de iniciar la construcción de los modelos el nivel de F de todas las variables fue inferior a 3,84.

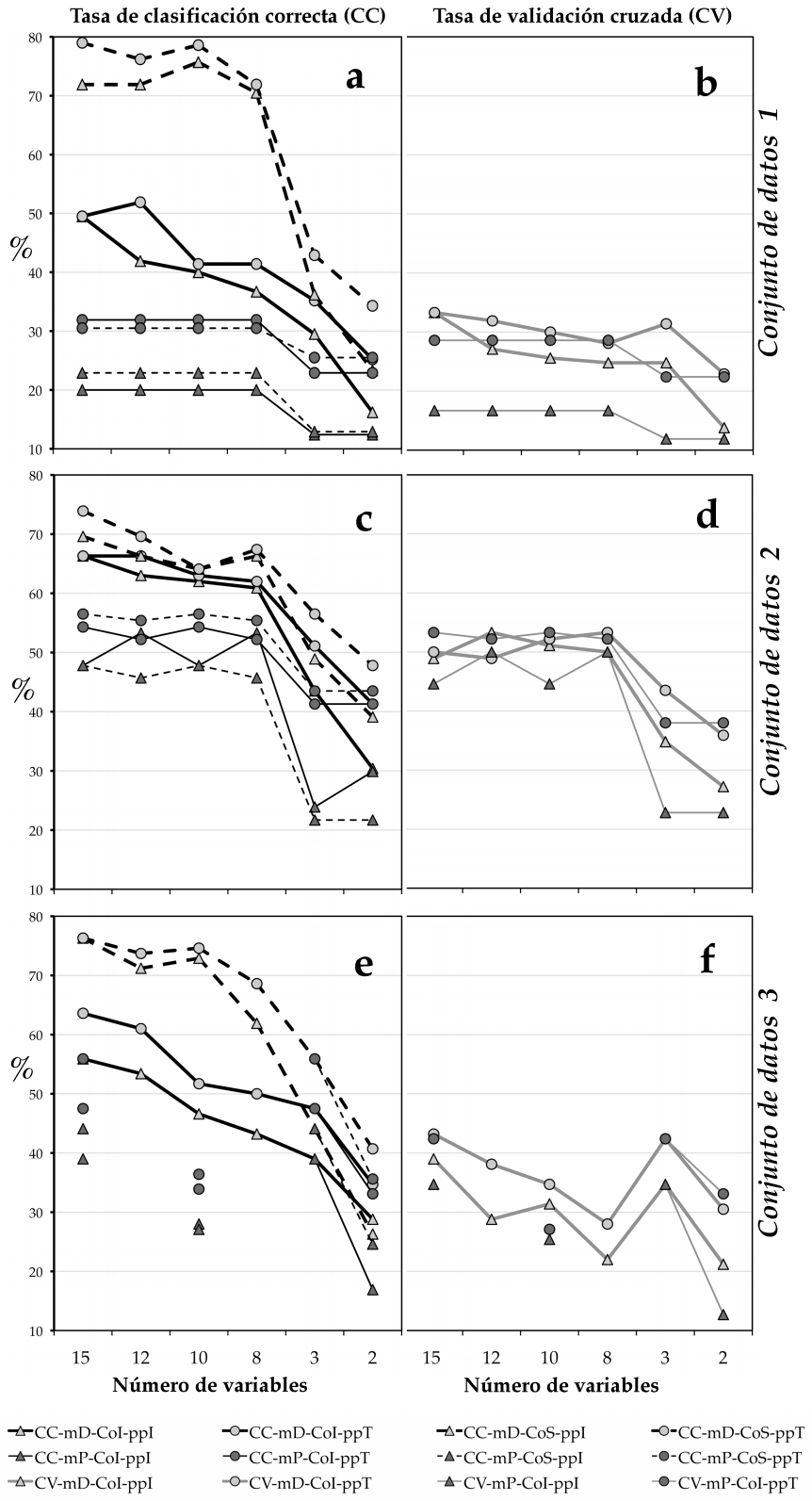


Figura 36. *Tasas de clasificación de los casos en los grupos de los Conjuntos de datos 1, 2 y 3. Se representan las tasas de clasificación correcta (a, c y e) y las tasas de validación cruzada (b, d y f) a medida que disminuye el número de predictores en los modelos. Las líneas de tendencia muestran las opciones de clasificación que se pueden modificar en los modelos discriminantes: mD= método directo para la introducción de predictores; mPP= método paso a paso para la introducción y selección de predictores; CoI= matriz de covarianza intra-grupos combinada; CoS= matrices de covarianza de los grupos separados; ppI= probabilidades previas iguales para todos los grupos; ppT= asignación de una probabilidad previa a cada grupo proporcional a su tamaño.*

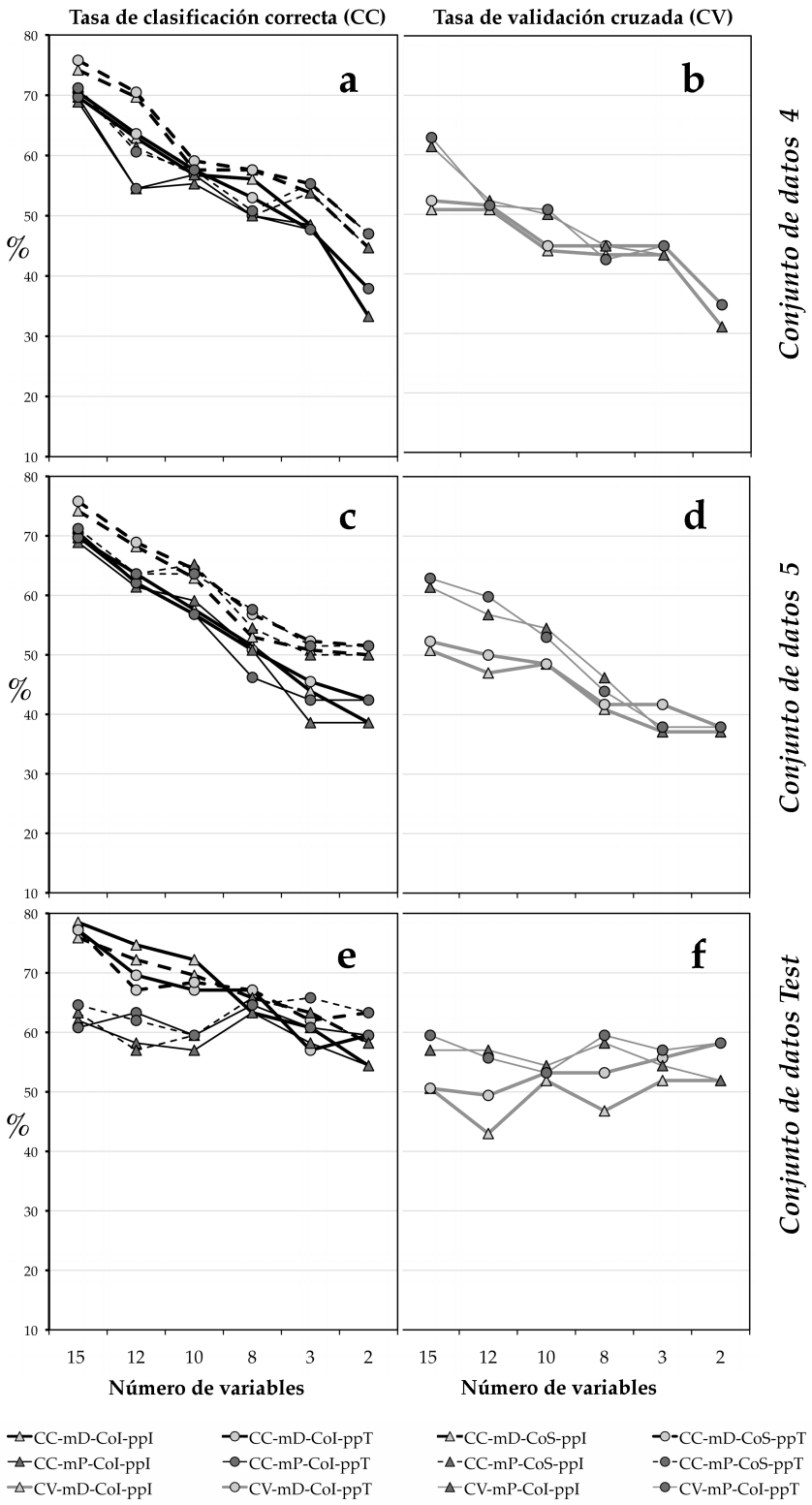


Figura 37. *Representaciones gráficas de las tasas de clasificación de los casos en los grupos de los Conjuntos de datos 4, 5 y Test. Se representan las tasas de clasificación correcta (a, c y e) y las tasas de validación cruzada (b, d y f) a medida que disminuye el número de predictores en los modelos. Las líneas de tendencia muestran las opciones de clasificación que se pueden modificar en los modelos discriminantes: mD= método directo para la introducción de predictores; mPP= método paso a paso para la introducción y selección de predictores; CoI= matriz de covarianza intra-grupos combinada; CoS= matrices de covarianza de los grupos separados; ppI= probabilidades previas iguales para todos los grupos; ppT= asignación de una probabilidad previa a cada grupo proporcional a su tamaño. Las variables del conjunto de datos Test fueron previamente sometidas al proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (Data rank-transformed).*

En relación con el número de predictores incluidos en los análisis, se observó que las tasas de sobreajuste fueron más altas en todos los conjuntos de datos cuando los modelos incluyeron 8 o más predictores (15, 12, 10 y 8) que cuando se utilizaron 3 o 2 predictores (Tabla 36). En ningún conjuntos de datos se observó que las tasas de sobreajuste variaran en exceso al tener en cuenta únicamente el tamaño del grupo (Tabla 36). En algunos modelos los valores de *OF* fueron iguales independientemente del tamaño de los grupos para el mismo número de predictores, por ejemplo en todos los modelos con el *Conjunto de datos 1* mediante el método por pasos (3,3% y 0,5%, respectivamente con 15–8 y 3–2 predictores) y con 15 predictores con el método directo (16,2%); también en los modelos con 12 y 10 predictores con el método directo en el *Conjunto de datos 4* (12,1% y 12,9%, respectivamente) y con 2 y 3 predictores mediante el método por pasos en el *Conjunto de datos Test*.

4.3. Textura del microdesgaste en Primates no-humanos actuales

Se observan claras diferencias en la textura del microdesgaste dental vestibular entre especies de primates tanto en las fotosimulaciones bidimensionales (Figura 38) como en las imágenes tridimensionales (Figura 39). La Tabla 37 muestra los parámetros de textura del esmalte de los primates analizados, detallándose la media, mediana y desviación estándar (DE) en orden decreciente de los valores medios de la complejidad (*Asfc*): *Cercopithecus sp.*, *Chlorocebus aethiops*, *Cercocebus/Mandrillus*, *Gorilla gorilla*, *Colobus sp.*, *Pan troglodytes* y *Papio anubis*. Los valores medios de la anisotropía (*epLsar*) se presentan en orden inverso a los valores de complejidad. *Cercopithecus sp.* y *C. aethiops* mostraron los valores de máxima complejidad (*Smc*) más bajos. *Colobos sp.*, *Cercopithecus sp.*, *C. aethiops* y *Cercocebus/Mandrillus* mostraron los valores más altos del volumen de relleno de la textura (*Tfv*), en cambio, *Papio anubis* y *G. gorilla* mostraron los más bajos. Por último, *Colobos sp*. mostró la heterogeneidad más alta ($HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$). Las medias *Smc* de *Colobus sp.* y *Pan troglodytes* fueron elevadas (117,979 y 7,932, respectivamente) en comparación con otras especies, pero acompañados de valores de desviación estándar (DE) especialmente altos (195,646 y 19,443, respectivamente), aunque con medianas similares al resto de las especies analizadas (0,342 y 0,816, respectivamente), en especial en *Colobus sp.* (Tabla 37).

La Figura 40 muestra la dispersión de los seis parámetros de textura y la Figura 41 representa la anisotropía (*epLsar*) y la complejidad (*Asfc*) en los diferentes primates analizados. La Tabla 38 muestra los estadísticos descriptivos de las tres principales variables del microdesgaste vestibular 2D mediante *SEM* (NT, XT y ST), que corresponden exactamente con los mismos individuos por especie seleccionados para el análisis de texturas.

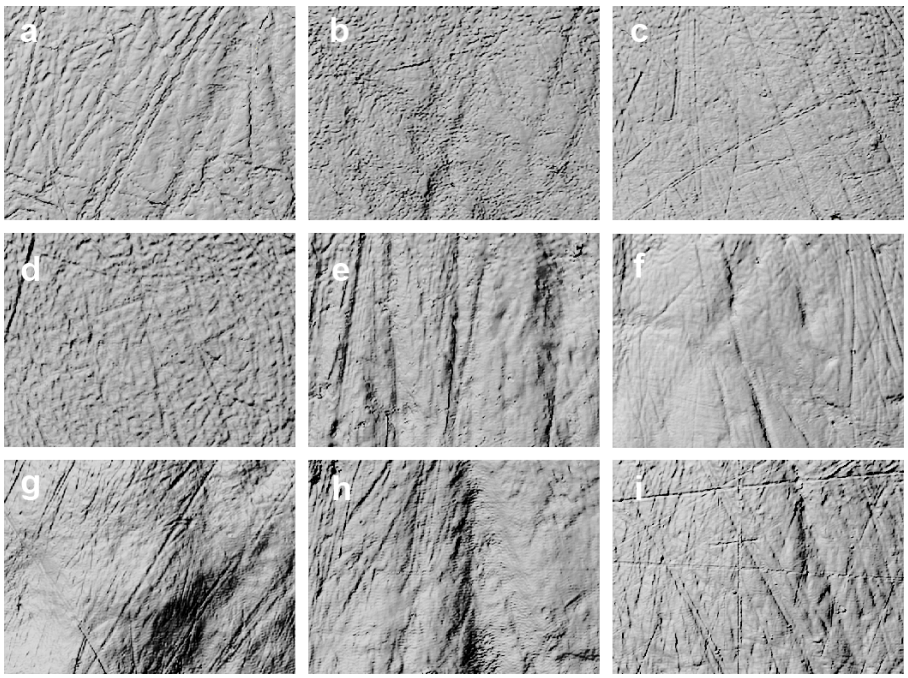


Figura 38. *Fotosimulaciones bidimensionales de las texturas del microdesgaste en superficies vestibulares de diversas especies primates: Cercopithecus mitis (a); Cercopithecus neglectus (b); Cercopithecus mitis (c); Cercocebus torquatus (d); Mandrillus sphinx (e); Chlorocebus aethiops (f); Colobus polykomos (g); Pan t. verus (h) y Papio anubis (i). Cada imagen representa a uno de los cuatro campos de visión de 138 µm × 102 µm por espécimen analizado.*

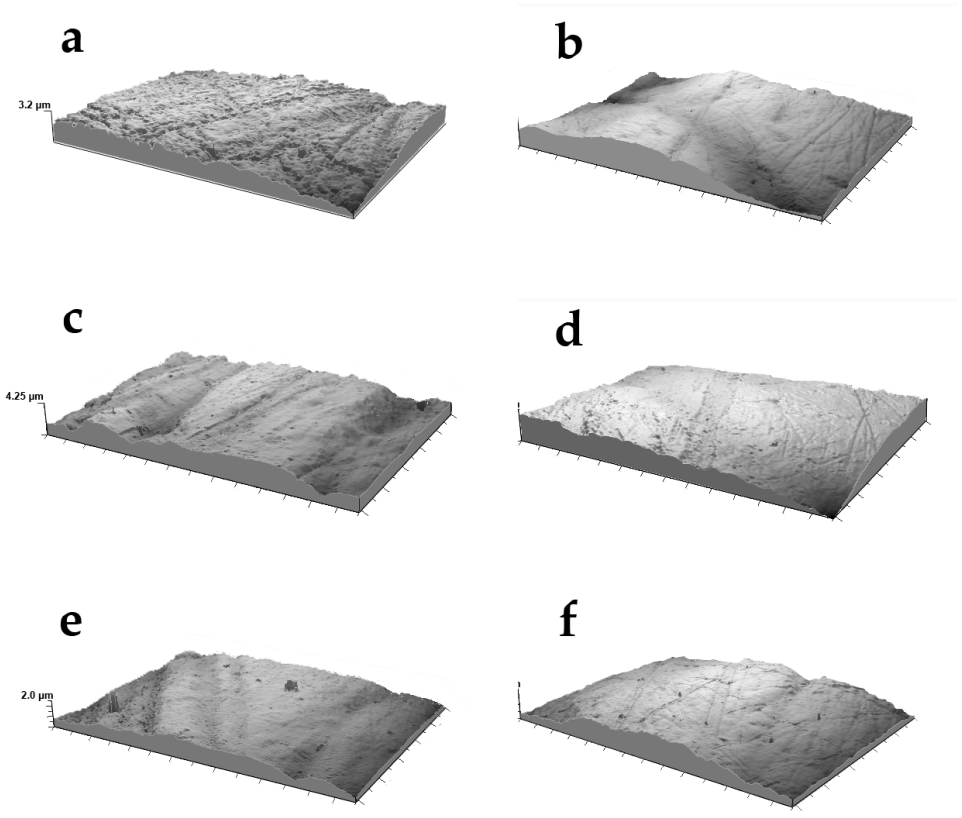


Figura 39. *Fotosimulaciones tridimensionales de las texturas del microdesgaste vestibular en los taxones primates analizados: Cercopithecus sp. (C. mitis) (a); Chlorocebus aethiops (b); Cercocebus/Mandrillus (Mandrillus sphinx) (c); Colobus sp. (C. polykomos) (d); Pan troglodytes (P. t. schweinfurthii) (e) y Papio anubis (f). Cada imagen tridimensional representa a uno de los campos de visión de 138 µm × 102 µm.*

Tabla 37. Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste vestibular de los primates analizados. [a]

Taxones	*n*		*Asfc*	*epLsar*	*Smc*	*Tfv*	*HAsfc$_9$*	*HAsfc$_{81}$*
Cercopithecus sp.	9	Media	1,956	0,0039	0,290	12234,483	0,306	0,432
		Mediana	1,984	0,0042	0,266	13180,753	0,294	0,417
		DE	0,719	0,0012	0,148	4398,720	0,084	0,096
Chlorocebus aethiops	12	Media	1,374	0,0046	0,281	11452,592	0,312	0,548
		Mediana	1,499	0,0044	0,239	12558,975	0,291	0,528
		DE	0,565	0,0010	0,125	3784,817	0,059	0,100
Cercocebus/Mandrillus	7	Media	1,370	0,0045	0,833	10559,741	0,380	0,558
		Mediana	1,593	0,0047	0,417	12346,544	0,368	0,522
		DE	0,665	0,0017	0,650	5544,483	0,092	0,149
Gorilla gorilla	13	Media	1,255	0,0051	3,252	6184,539	0,358	0,598
		Mediana	1,456	0,0055	0,267	5895,131	0,303	0,539
		DE	0,673	0,0020	7,670	4746,671	0,157	0,277
Colobus sp.	19	Media	0,906	0,0058	117,979	12443,236	0,495	0,826
		Mediana	0,817	0,0058	0,342	12105,111	0,415	0,682
		DE	0,442	0,0017	195,646	2353,241	0,297	0,471
Pan troglodytes	9	Media	0,821	0,0055	7,392	8069,009	0,327	0,555
		Mediana	0,640	0,0058	0,816	7576,354	0,363	0,531
		DE	0,635	0,0026	19,443	5551,845	0,117	0,165
Papio anubis	22	Media	0,489	0,0061	3,394	5410,558	0,335	0,522
		Mediana	0,503	0,0063	0,600	5177,325	0,330	0,495
		DE	0,189	0,0020	12,780	3704,920	0,067	0,091

DE= desviación estándar. ***Asfc***= Complejidad (*Area-scale fractal complexity);* ***epLsar***= Anisotropía *(exact proportion Length-scale anisotropy of relief*); ***Smc=*** Escala de máxima complejidad (*Scale of maximum complexity*); ***Tfv***= volumen de relleno de la textura (*Textural fill volume*); ***HAsfc$_9$***= Heterogeneidad por 9 celdas (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 9 cells*); ***HAsfc$_{81}$*** = Heterogeneidad por 81 celdas (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 81 cells*).

[a] Descripción de los parámetros de textura sin proceso *Data rank-transformed* (ap. *3.3.1 Material y métodos*).

Tabla 38. Estadísticos descriptivos de las principales variables de microdesgaste vestibular (NT, XT y ST) para los primates analizados.

Taxón	*n*		*NT*	*XT*	*ST*
Chlorocebus aethiops	12	Media	201,50	90,28	86,03
		Mediana	199,50	88,53	85,41
		DE	37,68	9,72	12,06
Cercopithecus sp	9	Media	247,67	86,24	74,37
		Mediana	253,00	84,31	77,87
		DE	45,95	19,11	23,35
Cercocebus/Mandrillus	7	Media	229,00	88,01	86,02
		Mediana	219,00	90,64	92,28
		DE	28,43	7,58	15,09
Chlorocebus aethiops	12	Media	201,50	90,28	86,03
		Mediana	199,50	88,53	85,41
		DE	37,68	9,72	12,06
Gorilla gorilla	13	Media	175,62	118,21	124,47
		Mediana	181,00	117,63	124,73
		DE	30,11	23,09	25,74
Papio anubis	22	Media	175,59	104,68	98,06
		Mediana	177,00	103,67	92,92
		DE	35,94	14,69	19,04
Pan troglodytes	9	Media	163,11	100,63	106,01
		Mediana	169,00	97,07	104,16
		DE	27,10	26,94	30,70
Colobus sp.	19	Media	148,63	86,60	83,07
		Mediana	151,00	86,43	83,02
		DE	34,05	15,08	22,51

NT= densidad total de microestrías; **XT**=longitud media total de las microestrías; **ST**= desviación estándar de la longitud de las microestrías.

DE= desviación estándar

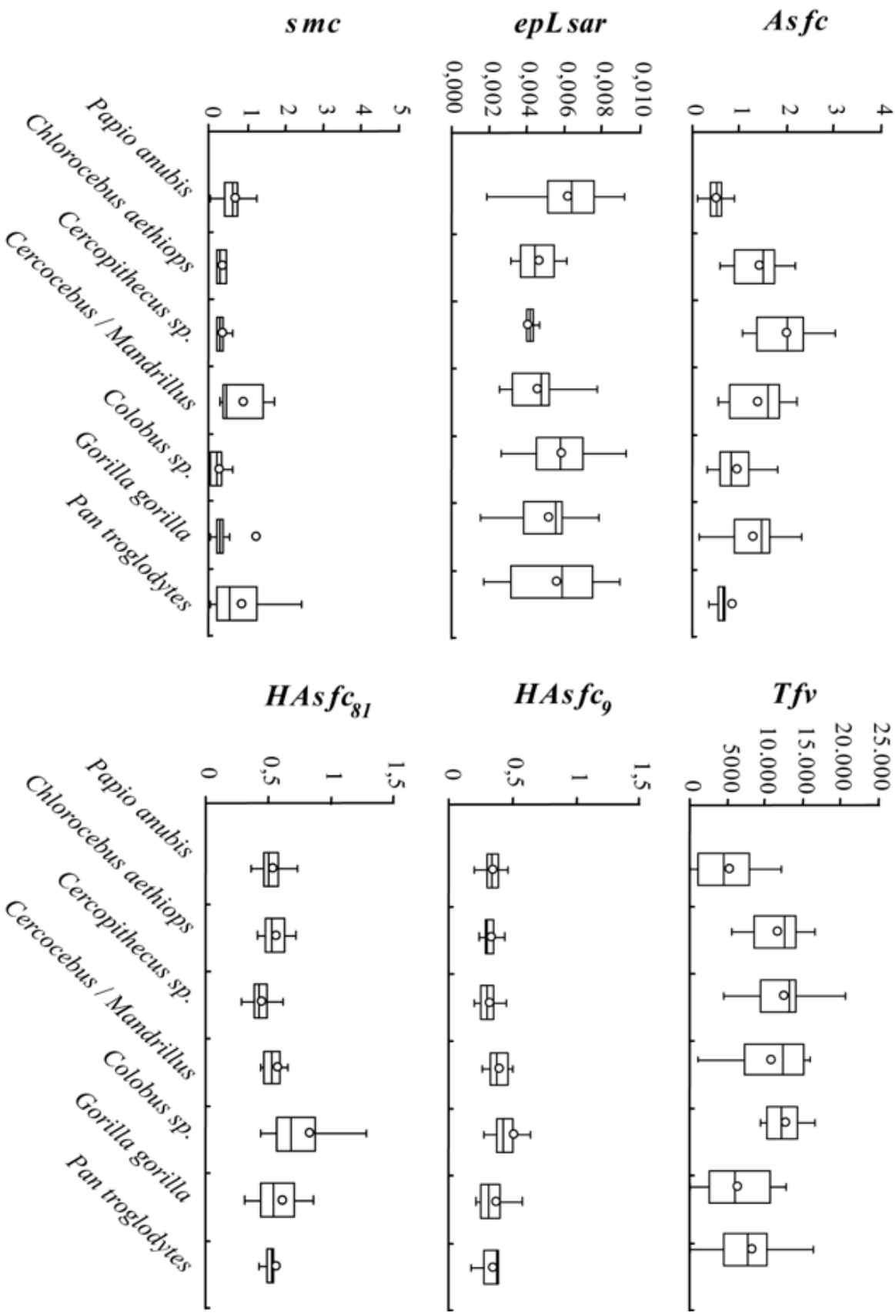


Figura 40. *Valores de los seis parámetros de textura del microdesgaste vestibular en primates. La representación de los parámetros se realizó con los datos no transformados (Data rank-transformed) (véase apartado 3.3.1 en Material y Métodos). En las cajas, una línea horizontal interna representa la mediana y los limites superior e inferior al primer y tercer quartil. La media se representa mediante un círculo y las líneas verticales representa los valores mínimo y máximo.*

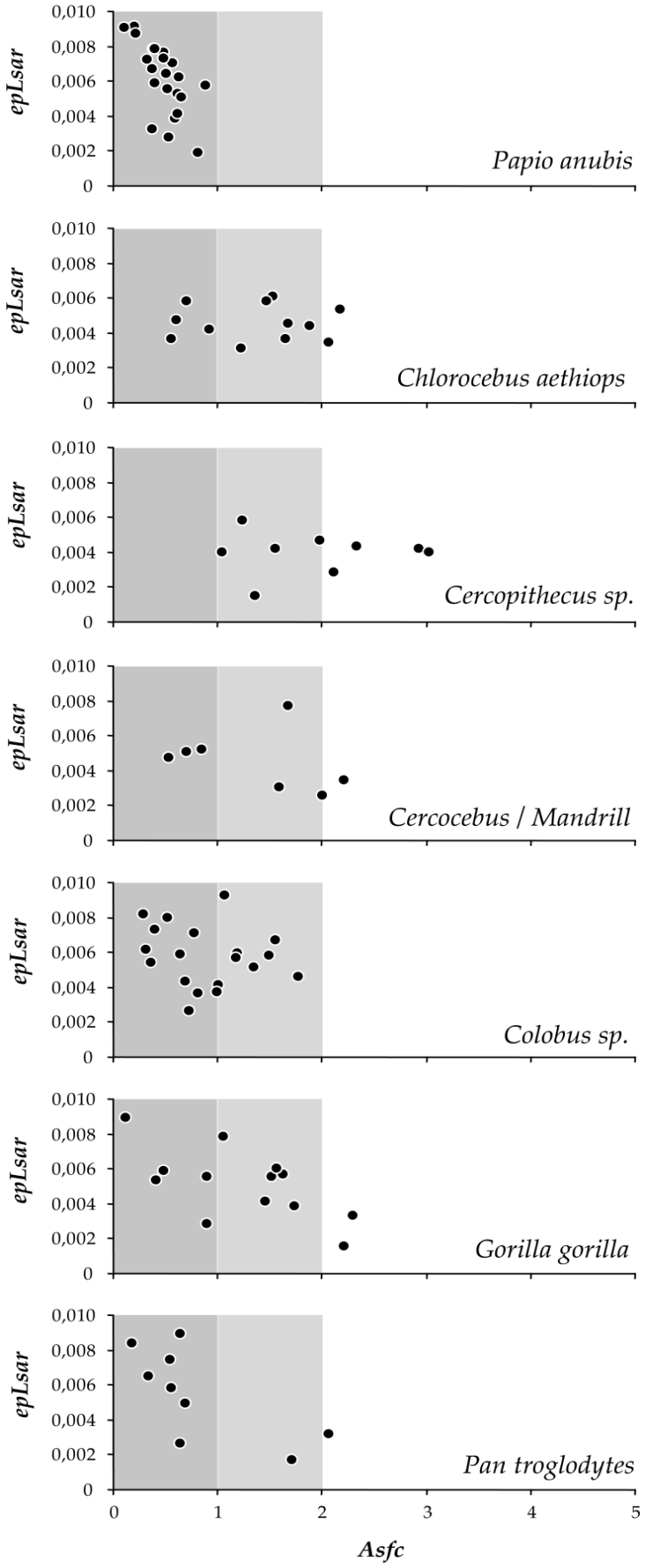


Figura 41. *Diagramas de dispersión de los parámetros de anisotropía (epLsar) y complejidad (Asfc) de texturas del microdesgaste vestibular entre taxones. Los parámetros están representados como los datos no transformados (véase apartado 3.3.1 en Material y Métodos).*

4.3.1. Análisis de la variabilidad de los parámetros de textura

Cuando se consideran conjuntamente todas las especies analizadas se observan diferencias significativas en los parámetros de textura del microdesgaste (MANOVA: λ=0,230; F=3,864; p<0,001) (Tabla 39). De igual modo, mediante la aplicación de ANOVA de un factor se observaron diferencias significativas entre los taxones para todas las variables analizadas (p<0,05) (Tabla 39). En la Tabla 40 se presentan los resultados de las pruebas de comparación múltiple *post hoc* entre los taxones para los seis parámetros de textura analizados mediante la diferencia honestamente significativa (*HDS*) de Tukey y la diferencia mínima significativa (*LSD*) de Fisher (p<0,05).

Tabla 39. Análisis de la varianza (MANOVA y ANOVA) de los seis parámetros de textura del microdesgaste vestibular por taxón. [a, b, c]

	MANOVA			
	Estadístico	***F***	***gl***	***p***
Lambda de Wilks	0,230	3,864	36; 349,674	**<0,001**
Traza de Pillai	1,141	3,289	36, 504,000	**<0,001**
Traza de Hotelling-Lawley	2,000	4,297	36, 464,000	**<0,001**
	ANOVA			
	Media cuadrática	***F***	***gl***	***p***
Asfc	4483,082	10,492	6; 84	**<0,001**
epLsar	1553,609	2,441	6; 84	**0,032**
smc	1624,983	2,573	6; 84	**0,024**
Tfv	3742,348	7,793	6; 84	**<0,001**
$HAsfc_9$	1941,314	3,189	6; 84	**0,007**
$HAsfc_{81}$	2403,541	4,174	6, 84	**<0,001**

[a] Los modelos significativos son presentados en negrita (p<0,05).

[b] Análisis realizados sobre los datos transformados por asignación de rangos a los casos (*Data rank-transformed*) para mitigar la violación de suposiciones inherentes a pruebas estadísticas paramétricas (Conover & Iman 1981) (véase apartado *3.3.1* en *Material y Métodos*).

[c] Las variables consideradas incluyen *Asfc*, *epLsar*, *Smc*, *Tfv*, $HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$.

Complejidad (*Asfc*)

Las comparaciones dos a dos entre grupos mediante los tests de comparaciones múltiples *HDS* de Tukey conjuntamente al *LSD* de Fisher (Tabla 40) mostraron diferencias significativas en los valores de complejidad (*Asfc*) entre *P. anubis* y los demás taxones (p<0,05), exceptuando las especies primates *Hominoidea* (*Gorilla* y *Pan*). *Gorilla gorilla* mostró diferencias significativas para la prueba de Fisher aplicada de forma única (p<0,001), sin embargo, *P. troglodytes* no mostró diferencias significativas con ninguna de las dos pruebas al compararlo con *P. anubis* (p>0,05). Los valores de este parámetro fueron inferiores para *P. anubis* respecto a los demás taxones (Tabla 39 y Figuras 40 y 41). Los valores medios de *Asfc* para *Cercopithecus sp*. fueron significativamente mayores que para *Colobus sp*. y *P. troglodytes* con ambas pruebas (*HDS* de Tukey, p=0,004 y p=0,003, respectivamente),

Tabla 40. Pruebas de comparaciones múltiples entre los taxones estudiados mediante matrices de diferencias de medias por pares. [a]

	P. anubis	*C. aethiops*	*Cercopithecus sp.*	*Cercocebus / Mandrillus*	*Colobus sp.*	*G. gorilla*
Complejidad (*Asfc*)						
C. aethiops	**39,515****					
Cercopithecus sp.	**53,515****	14,000				
Cercocebus/Mandrillus	**39,039****	–0,476	–14,476			
Colobus sp.	**21,287****	**–18,228***	**–32,228****	–17,752		
G. gorilla	**33,105***	–6,410	**–20,410***	–5,934	11,818	
P. troglodytes	15,182	**–24,333***	**–38,333****	**–23,857***	–6,105	**–17,923***
Anisotropía (*epLsar*)						
C. aethiops	**–21,402***					
Cercopithecus sp.	**–30,096***	–8,694				
Cercocebus/Mandrillus	**–23,461***	–2,060	6,635			
Colobus sp.	–4,266	17,136	**25,830***	19,195		
G. gorilla	–13,703	7,699	16,393	9,758	–9,437	
P. troglodytes	–8,763	12,639	21,333	14,698	–4,497	4,940
Escala de máxima complejidad (*Smc*)						
C. aethiops	**–25,182***					
Cercopithecus sp.	**–27,071***	–1,889				
Cercocebus/Mandrillus	–1,753	23,429	**25,317***			
Colobus sp.	–7,498	17,684	19,573	–5,744		
G. gorilla	**–20,720***	4,462	6,350	–18,967	–13,223	
P. troglodytes	–5,293	19,889	21,778	–3,540	2,205	15,427
Volumen de relleno de la textura (*Tfv*)						
C. aethiops	**32,311****					
Cercopithecus sp.	**34,283****	1,972				
Cercocebus/Mandrillus	**29,442****	–2,869	–4,841			
Colobus sp.	**37,464****	5,154	3,181	8,023		
G. gorilla	4,112	**–28,199****	**–30,171****	**–25,330***	**–33,352****	
P. troglodytes	14,172	–18,139	–20,111	–15,270	**–23,292***	10,060
Heterogeneidad (*HAsfc*$_9$)						
C. aethiops	–8,697					
Cercopithecus sp.	–9,141	–0,444				
Cercocebus/Mandrillus	10,208	18,905	19,349			
Colobus sp.	**22,531***	**31,228****	**31,673****	12,323		
G. gorilla	–2,979	5,718	6,162	–13,187	**–25,510***	
P. troglodytes	–3,808	4,889	5,333	–14,016	**–26,339***	–0,829
Heterogeneidad (*HAsfc*$_{81}$)						
C. aethiops	5,462					
Cercopithecus sp.	**–19,232***	**–24,694***				
Cercocebus/Mandrillus	2,688	–2,774	21,921			
Colobus sp.	**26,230****	**20,768***	**45,462****	**23,541***		
G. gorilla	4,315	–1,147	**23,547***	1,626	**–21,915***	
P. troglodytes	4,323	–1,139	**23,556***	1,635	**–21,906***	0,009

Los coeficientes de correlación significativos son destacados en negrita.

* $p<0,05$ para la prueba *LSD* de Fisher de forma única. ** $p<0,05$ para la pruebas de *HDS* de Tukey y también la prueba *LSD* de Fisher. [a] Análisis realizados sobre los datos transformados por asignación de rangos a los casos para mitigar la violación de suposiciones inherentes a pruebas estadísticas paramétricas (Conover & Iman 1981) (véase apartado *3.3.1* en *Material y Métodos*).

y que para *G. gorilla* con la aplicación del test de Fisher de forma única (p=0,025) (Tabla 40 y Figura 40-41). Además, la prueba *LSD* de Fisher mostró que *C. aethiops* presentó valores de complejidad significativamente mayores que *Colobus sp* (p=0,019) y *P. troglodytes* (p=0,009), así como *Cercocebus/Mandrillus* que *P. troglodytes* (p=0,025). A su vez, se observaron diferencias significativas entre *P. troglodytes* y *G. gorilla* (*LSD* de Fisher, p=0,049) (Tabla 40 y Figuras 40-41).

Anisotropía (*epLsar*)

No se encontraron diferencias significativas en los valores de anisotropía (*epLsar*) entre ninguno de los taxones analizados a través de la prueba de comparaciones dos a dos de *HDS* de Tukey ($p> 0,05$). Sin embargo, se observaron diferencias significativas ($p<0,05$) mediante la aplicación del test de comparaciones múltiples de *LSD* de Fisher entre los valores medios de *epLsar* entre *P. anubis* y *Cercopithecus sp., C. aethiops* y *Cercocebus/Mandrillus* ($p=0,003$; $p=0,020$ y $p=0,035$, respectivamente) (Tabla 40), siendo los valores de *P. anubis* mayores que los observados en los cercopitécidos (Tablas 37 y 40 y Figuras 40-41). Además, los valores medios de *Colobus sp.* fueron significativamente mayores que los observados en *Cercopithecus sp*. (*LSD* de Fisher, $p=0,013$) (Tabla 40).

Escala de máxima complejidad (*Smc*)

La escala de máxima complejidad (*Smc*) mostró diferencias significativas entre taxones solamente para la prueba de Fisher ($p<0,05$). Se observó que los valores de *P. anubis* fueron significativamente mayores que *Cercopithecus sp*., *C. aethiops* y *G. gorila* ($p=0,008$; $p=0,006$ y $p=0,021$, respectivamente). Además, se observaron diferencias significativas entre *Cercopithecus sp.* y *Cercocebus/Mandrillus* (*LSD* de Fisher, $p=0,049$), siendo superiores en *Cercopithecus sp.* (Tabla 40 y Figura 40).

Volumen de relleno de la textura (*Tfv*)

Para *Tfv*, *P. anubis* mostró valores significativamente inferiores para las pruebas de Tukey y Fisher con respecto a *C. aethiops*, *Cercopithecus sp*., *Cercocebus/Mandrillus* y *Colobus sp*. (*HDS* de Tukey, $p=0,002$; $p=0,003$; $p=0,041$ y $p<0,001$, respectivamente) (Tabla 40 y Figura 40). De igual modo, se observaron diferencias significativas para ambas pruebas entre *G. gorilla* con respecto a *C. aethiops, Cercopithecus sp*. y *Colobus sp*. (*HDS* de Tukey, $p=0,029$; $p=0,033$; y $p=0,001$, respectivamente). Por otro lado, se observaron diferencias significativas en *Tfv* mediante la aplicación única de la prueba de *LSD* de Fisher entre las medias de *G. gorila* y *Cercocebus/Mandrillus* ($p=0,016$), y entre *Colobus sp*. y *P. troglodytes* ($p=0,01$) (Tabla 40 y Figura 40).

Heterogeneidad (*HAsfc*$_9$ y *HAsfc*$_{81}$)

La heterogeneidad de la complejidad mostró resultados similares tanto para *HAsfc*$_9$ como *HAsfc*$_{81}$, tal como se observa en la Figura 40 y en las pruebas de comparaciones por pares entre los taxones (Tabla 40). Por una parte, para la variable *HAsfc*$_9$ los valores de *Colobus sp.* fueron significativamente mayores que los observados en *C. aethiops* y *Cercopithecus sp*. mediante las pruebas de Tukey y Fisher (*HDS* de Tukey, $p=0,016$ y $p=0,033$, respectivamente). Del mismo modo, *Colobus sp.* mostró valores significativamente mayores que *Cercopithecus sp.* y que

P. anubis para el parámetro $HAsfc_{81}$ con ambas pruebas de contrastes (*HDS* de Tukey, $p<0,001$ y $p=0,013$, respectivamente).

Conjuntamente, ambos parámetros de heterogeneidad ($HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$) mostraron diferencias significativas mediante la aplicación única de la prueba de *LSD* de Fisher ($p<0,05$) (Tabla 40) en la comparación de varios pares de taxones. Los valores de $HAsfc_9$ en *Colobos sp.* fueron significativamente mayores que los observados en *P. anubis*, *G. gorilla* y *P. troglodytes* (*LSD* de Fisher, $p=0,005$; $p=0,005$ y $p=0,010$, respectivamente). A su vez, *Colobos sp.* mostró valores significativamente mayores que *Cercocebus/Mandrillus, G. gorilla*, *P. troglodytes* y *C. aethiops* en $HAsfc_{81}$ (*LSD* de Fisher, $p=0,029$; $p=0,013$; $p=0,027$ y $p=0,021$, respectivamente). Finalmente, se observó que los valores de la heterogeneidad medida a través de 9 × 9 celdas ($HAsfc_{81}$) en *Cercopithecus sp*. fueron significativamente menores que *P. anubis*, *C. aethiops* y ambas especies de primates *Hominoidea* mediante la aplicación única de la prueba de contraste de medias *LSD* de Fisher ($p=0,046$; $p=0,013$; $p=0,022$; p=0,026 y $p=0,040$, respectivamente) (Tabla 40).

4.3.2. Correlaciones bivariadas entre textura (3D) y microdesgaste (2D)

Se realizaron correlaciones bivariadas mediante el coeficiente de correlación de Pearson (*r* de Pearson) entre los valores de los seis parámetros de textura (*Asfc*, *epLsar*, *Smc*, *Tfv*, $HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$) transformados por asignación de rangos (*Data rank-transformed*) y las tres principales variables de microdesgaste cuantificadas en 2D mediante *SEM* (NT, XT y ST) (véase Tabla 38). Las correlaciones entre los parámetros de textura se muestran en la Tabla 41 y en la Tabla 42 se presentan las correlaciones entre los parámetros de textura y las tres variables de microdesgaste vestibular obtenidas en los mismos especímenes (*paired correlations*).

4.3.2.1. Correlaciones entre los parámetros de textura

En cinco de los siete taxones analizados se observaron correlaciones significativas, altas y positivas entre ambas variables de heterogeneidad ($HAsfc_9$ *vs.* $HAsfc_{81}$): *G. gorilla*, *Colobus sp.*, *P. anubis* ($r=0,902$, 0,823 y 0,571 respectivamente; $p<0,01$); *Cercopithecus sp*. y *Pan troglodytes* ($r=0,779$, 0,691 respectivamente; $p<0,05$) (Tabla 41). Entre las variables *Asfc* y *epLsar* se observan correlaciones significativas y negativas solamente en *P. anubis* ($r=–0,588$; $p<0,01$), *P. troglodytes* ($r=–0,772$; $p<0,05$) y *G. gorilla* ($r=0,606$; $p<0,05$). Las variables *Asfc* y $HAsfc_9$ mostraron correlación significativa únicamente en *Colobus sp.* ($r=–0,531$; $p<0,05$). De igual modo, las variables *Asfc* y $HAsfc_{81}$ únicamente presentaron correlación significativa en *Cercocebus/Mandrillus* ($r=–0,880$; $p<0,01$). Además, cuatro de los taxones analizados mostraron correlaciones significativas y negativas entre *Asfc* y *Smc*: *Cercocebus/Mandrillus* ($r=–0,922$; $p<0,01$), *G. gorilla* ($r=–0,598$; $p<0,05$), *C. aethiops* ($r=–0,587$; $p<0,05$) y *Colobus sp.* ($r=–0,573$; $p<0,05$).

Tabla 41. Matriz de correlaciones (*r* de Pearson) entre los parámetros de textura por taxón. [a]

Taxón		*epLsar*	*Smc*	*Tfv*	*HAsfc*$_9$	*HAsfc*$_{81}$
Cercopithecus sp.	*Asfc*	–0,030	–0,105	–0,146	–0,612	–0,281
	epLsar		–0,261	0,323	–0,055	–0,083
	Smc			0,224	0,405	0,059
	Tfv				–0,369	–0,409
	HAsfc$_9$					**0,779***
Chlorocebus aethiops	*Asfc*	–0,022	**–0,587***	0,385	–0,163	–0,437
	epLsar		–0,005	0,371	–0,309	–0,220
	Smc			0,166	0,389	0,292
	Tfv			1,000	–0,052	–0,321
	HAsfc$_9$					0,431
Cercocebus/Mandrillus	*Asfc*	–0,321	**–0,922****	0,344	–0,529	**–0,880****
	epLsar		0,122	0,250	–0,211	0,588
	Smc		1	–0,558	0,689	**0,763***
	Tfv				–0,512	–0,293
	HAsfc$_9$					0,514
Gorilla gorilla	*Asfc*	**–0,606***	**–0,598***	0,048	–0,445	–0,507
	epLsar		**0,614***	0,419	0,276	0,373
	Smc			0,152	0,462	**0,602***
	Tfv				0,059	0,042
	HAsfc$_9$					**0,902****
Colobus sp.	*Asfc*	–0,304	**–0,573***	0,024	**–0,531***	–0,354
	epLsar		0,302	–0,183	0,418	0,295
	Smc			0,019	**0,492***	0,335
	Tfv				–0,240	–0,144
	HAsfc$_9$					**0,823****
Pan troglodytes	*Asfc*	**–0,772***	–0,583	–0,288	–0,166	–0,430
	epLsar	1,000	**0,732***	0,356	0,198	0,630
	Smc			0,205	0,312	**0,784***
	Tfv				0,482	0,250
	HAsfc$_9$					**0,691***
Papio anubis	*Asfc*	**–0,588****	–0,256	0,142	0,350	–0,027
	epLsar	1,000	0,313	0,218	–0,224	–0,005
	Smc			–0,167	–0,203	0,204
	Tfv				0,236	0,014
	HAsfc$_9$					**0,571****

Asfc= Complejidad (*Area-scale fractal complexity);* ***epLsar***= Anisotropía *(exact proportion Length-scale anisotropy of relief*); ***Smc*=** Escala de máxima complejidad (*Scale of maximum complexity*); ***Tfv***= volumen de relleno de la textura (*Textural fill volume*); ***HAsfc*$_9$**= Heterogeneidad por 9 celdas (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 9 cells*); ***HAsfc*$_{81}$** = Heterogeneidad por 81 celdas (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 81 cells*).

[a] Los análisis fueron realizados sobre los datos transformados por asignación de rangos a los casos para mitigar la violación de suposiciones inherentes a pruebas estadísticas paramétricas (Conover & Iman 1981) (véase apartado *3.3.1* en *Material y Métodos*).

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$. Los coeficientes de correlación significativos son destacados en negrita.

Las variables *epLsar* y *Smc* mostraron correlaciones significativas (p<0,05) en ambas especies de *Hominoidea* (*Pan troglodytes* r=0,732; *G. gorilla* r=0,614). Por último, se observaron correlaciones positivas y significativas entre las variables *Scm* y *HAsfc*$_{81}$ en *P. troglodytes* (r= –0,784; p<0,05), *Cercocebus/Mandrillus* (r=–0,763; p<0,05) y *G. gorilla* (r= 0,602; p<0,05). Para *Scm* y *HAsfc*$_9$ solamente fue detectada una correlación para *Colobus sp.* (r= –0,492; p<0,05) (Tabla 41).

4.3.2.2. Correlación entre textura (3D) y las variables de microdesgaste (2D)

La mayor parte de las correlaciones lineales entre las variables de microdesgaste (NT, XT y ST) y los parámetros de textura (*Asfc*, *epLsar*, *Smc*, *Tfv*, $HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$) no fueron estadísticamente significativas (Tabla 42).

Tabla 42. Matriz de correlaciones (*r* de Pearson) entre las variables de microdesgaste y los parámetros de textura en primates por taxón. [a, b]

Taxón		*Asfc*	*epLsar*	*Smc*	*Tfv*	$HAsfc_9$	$HAsfc_{81}$
Cercopithecus sp.	NT	–0,059	–0,323	0,200	0,234	0,199	0,568
	XT	0,115	–0,032	–,512	–0,053	–0,303	–0,014
	ST	–0,155	–0,162	–0,364	–0,018	–0,151	–0,027
Chlorocebus aethiops	NT	–0,083	–0,477	0,280	0,118	0,044	–0,063
	XT	–0,208	–0,335	–0,231	–0,277	0,211	**0,580***
	ST	–0,045	–0,344	–0,040	–0,107	0,317	**0,756****
Cercocebus/Mandrillus	NT	0,411	–0,552	–0,176	0,042	0,451	–0,455
	XT	0,104	0,046	–0,074	–0,358	–0,183	0,111
	ST	0,114	0,272	–0,085	–0,455	–0,351	0,095
Gorilla gorilla	NT	0,134	0,006	–0,062	–0,187	0,197	0,169
	XT	–0,154	0,043	0,168	–0,025	0,210	0,090
	ST	–0,279	0,251	0,276	–0,085	0,473	0,441
Colobus sp.	NT	–0,272	–0,278	0,072	0,199	0,206	0,327
	XT	**–0,536***	0,082	–0,037	**–0,474***	0,164	0,115
	ST	–0,265	0,136	–0,048	–0,284	–0,037	0,107
Pan troglodytes	NT	0,014	–0,164	–0,628	0,357	–0,275	–0,496
	XT	–0,106	0,536	0,589	–0,178	0,224	0,640
	ST	–0,208	0,610	0,655	–0,157	0,269	**0,690***
Papio anubis	NT	0,106	–0,182	0,117	0,095	–0,001	–0,332
	XT	–0,173	0,287	–0,009	0,363	–0,200	–0,040
	ST	–0,057	0,177	–0,153	**0,432***	–,260	–0,278

Asfc= Complejidad (*Area-scale fractal complexity)*; ***epLsar***= Anisotropía *(exact proportion Length-scale anisotropy of relief)*; ***Smc*=** Escala de máxima complejidad (*Scale of maximum complexity*); ***Tfv***= volumen de relleno de la textura (*Textural fill volume*); $HAsfc_9$= Heterogeneidad por 9 celdas (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 9 cells*); $HAsfc_{81}$= Heterogeneidad por 81 celdas (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 81 cells*). **NT**= densidad de microestrías; **XT**=longitud media de las microestrías; **ST**= desviación estándar de la longitud .

[a] Los análisis fueron realizados con los parámetros de textura como datos transformados por asignación de rangos a los casos (Conover & Iman 1981) (véase apartado *3.3.1* en *Material y Métodos*).

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$. Los coeficientes de correlación significativos son destacados en negrita.

No obstante, se observó que XT se correlaciona de forma negativa y significativa con *Asfc* (r=–0,536; p<0,05) y *Tfv* (r=–0,474; p<0,05) en *Colobus sp*. Además, la variable XT mostró correlación positiva y significativa con $HAsfc_{81}$ en *C. aethiops* (r=0,580; p<0,05). La variable ST mostró correlación significativa y positiva con *Tfv* en *P. anubis* (r=0,432; p<0,05) y con $HAsfc_{81}$ en *Pan troglodytes* (r= 0,690; p<0,05) y en *C. aethiops* (r=0,756; p<0,01).

4.4. Análisis de la textura vestibular en homininos fósiles africanos

Los estadísticos descriptivos de los parámetros de textura de las superficies vestibulares de las especies de Primates no-humanos y homininos fósiles africa-

nos se muestran en la Tabla 43. Por cada especie se detalla la media, mediana y desviación estándar (DE) para cada variable considerada. Las especies se encuentran ordenadas de forma decreciente según los valores medios de la complejidad (*Asfc*) (Tabla 43): *Cercopithecus mitis, Chlorocebus aethiops*, *Australopithecus africanus*, *Gorilla g. gorilla*, *Australopithecus afarensis, Colobus polykomos, Paranthropus robustus*, *Papio anubis* y *Pan troglodytes verus*. Los resultados muestran que las tres especies de homininos fósiles africanos mostraron los valores de anisotropía (*epLsar*) más altos entre todas las especies analizadas en el siguiente orden decreciente: *Australopithecus africanus, Australopithecus afarensis* y *Paranthropus robustus* (Tabla 43). Por otro lado, las especies Primates actuales presentaron valores medios de *epLsar* en orden inverso a los observados con *Asfc* (Tabla 43).

Tabla 43. Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste vestibular por especies. [a, b]

Especies	*n*		*Asfc*	*epLsar*	*Smc*	*Tfv*	*HAsfc$_9$*	*HAsfc$_{81}$*
Cercopithecus mitis	6	Media	1,871	0,0042	0,296	14500,086	0,279	0,394
		Mediana	1,838	0,0042	0,267	13603,319	0,291	0,400
		DE	0,719	0,0009	0,167	3081,500	0,064	0,076
Chlorocebus aethiops	12	Media	1,374	0,0046	0,281	11452,592	0,312	0,548
		Mediana	1,499	0,0044	0,239	12558,975	0,291	0,528
		DE	0,565	0,0010	0,125	3784,817	0,059	0,100
A. africanus	4	Media	1,297	0,0013	0,622	8044,888	0,337	0,540
		Mediana	1,307	0,0013	0,150	8422,529	0,252	0,447
		DE	0,369	0,0003	0,944	3901,514	0,182	0,262
Gorilla g. gorilla	13	Media	1,255	0,0051	3,252	6184,539	0,358	0,598
		Mediana	1,456	0,0055	0,267	5895,131	0,303	0,539
		DE	0,673	0,0020	7,670	4746,671	0,157	0,277
A. afarensis	6	Media	1,039	0,0022	0,348	5918,272	0,389	0,566
		Mediana	0,978	0,0022	0,342	5163,647	0,415	0,524
		DE	0,545	0,0005	0,189	4983,591	0,084	0,133
Colobus polykomos	9	Media	0,843	0,0059	85,355	12568,519	0,522	0,922
		Mediana	0,783	0,0059	0,211	11461,373	0,393	0,682
		DE	0,437	0,0015	183,989	2391,504	0,417	0,634
P. robustus	3	Media	0,629	0,0036	0,429	9983,877	0,488	0,521
		Mediana	0,633	0,0029	0,346	10858,151	0,491	0,546
		DE	0,060	0,0022	0,148	2409,064	0,153	0,062
Papio anubis	22	Media	0,489	0,0061	3,394	5410,558	0,335	0,522
		Mediana	0,503	0,0063	0,600	5177,325	0,330	0,495
		DE	0,189	0,0020	12,780	3704,920	0,067	0,091
Pan t. verus	4	Media	0,430	0,0074	16,091	7653,496	0,304	0,575
		Mediana	0,450	0,0074	2,176	7404,842	0,321	0,535
		DE	0,211	0,0015	28,743	6815,956	0,083	0,083

DE= desviación estándar. **Asfc**= Complejidad (*Area-scale fractal complexity*); **epLsar**= Anisotropía (*exact proportion Length-scale anisotropy of relief*); **Smc**= Escala de máxima complejidad (*Scale of maximum complexity*); **Tfv**= volumen de relleno de la textura (*Textural fill volume*); **HAsfc$_9$**= Heterogeneidad por 9 celdas (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 9 cells*); **HAsfc$_{81}$** = Heterogeneidad por 81 celdas (*heterogeneity of area-scale fractal complexity by 81 cells*).

[a] Descripción de los parámetros de textura sin proceso *Data rank-transformed* (véase apartado *3.3.1* en *Material y Métodos*).

[b] Las especies son descritas en la tabla de siguiendo el orden decreciente de valores medios en la complejidad de las texturas (*Asfc*) previos al proceso *Data rank-transformed.*

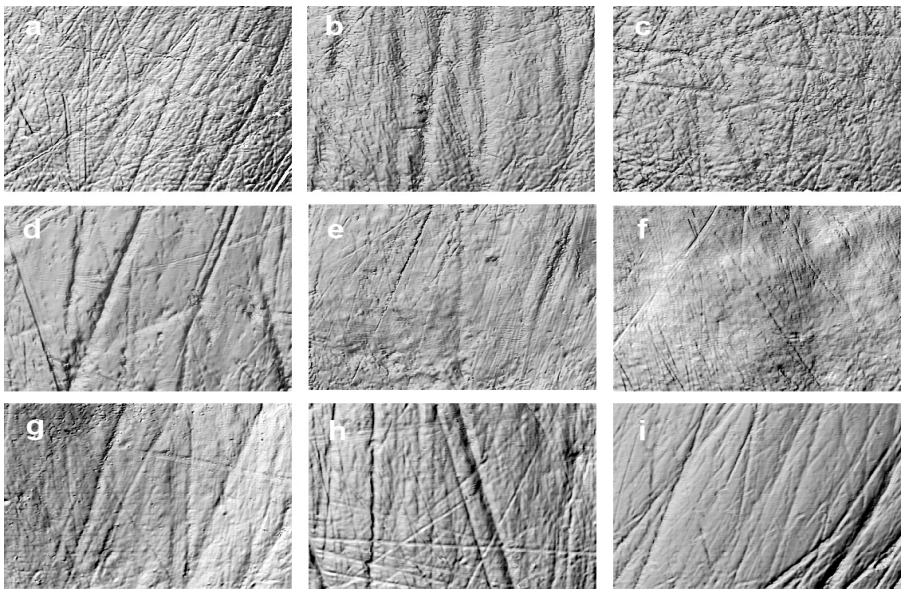


Figura 42. *Fotosimulaciones en dos dimensiones de las texturas del microdesgaste en superficies vestibulares de diversos Primates no-humanos y homininos fósiles africanos: Cercopithecus mitis (a); Chlorocebus aethiops (b); Australopithecus africanus (c); Gorilla g. gorilla (d); Australopithecus afarensis (e); Colobus polykomos (f); Paranthropus robustus (g); y Papio anubis (h) y Pan troglodytes verus (i). Cada imagen representa a uno de los cuatro campos de visión de 138 µm × 102 µm por cada espécimen analizado de cada especie.*

Las tres especies de homininos fósiles africanos mostraron valores intermedios para la escala de máxima complejidad entre todas las especies analizadas (*Smc*), entre los cuales el promedio de los valores de *Smc* fue superior en *A. africanus* (*media*= 0,622). Pese a esto, *P. robustus* presentó los valores de *Smc* más altos dentro de las especies fósiles, ya que ambos valores de tendencia central fueron comparativamente mayores (*media*= 0,429; *mediana*= 0,346). En comparación con otras especies, las medias de *Colobus polykomos* y *Pan t. verus* en *Smc* fueron elevadas (85,355 y 16,091, respectivamente), pero también sus valores en la desviación estándar (DE) fueron especialmente altos (183,989 y 28,743, respectivamente). No obstante, tal como se observó en los resultados textura de los taxones Primates no-humanos del trabajo anterior y cuyos especímenes comprenden gran parte de esta muestra de especies primates, las medianas de las especies *Colobus polykomos* y *Pan t. verus* fueron similares al resto de las especies analizadas (0,211 y 2,176, respectivamente). Por su parte, entre todas las especies analizadas, *C. mitis* y *C. polykomos* presentaron los valores más altos para el volumen de relleno de la textura (*Tfv*), en cambio, los valores más bajos se observaron de forma decreciente en *G. gorilla*, *A. afarensis* y *P. anubis*. Asimismo, las medias de *Tfv* en *P. robustus* y *A. africanus* se encontraron entre los valores intermedios respecto al resto de las especies analizadas. Finalmente, para los parámetros heterogeneidad ($HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$) los valores medios más altos fueron observados en *Colobus polykomos*, y los más bajos en *Cercopithecus mitis* .

En la Figura 42 se ilustra la variabilidad de la textura del microdesgaste vestibular las especies Primates no-humanos y homininos fósiles africanos analizadas

mediante fotosimulaciones bidimensionales, y que representan sólo a uno de los cuatro campos de visión de 138 μm × 102 μm de un espécimen por especie.

La relación entre los principales parámetros de textura del microdesgaste, anisotropía (*epLsar*) y la complejidad (*Asfc*), se ha representado mediante diagramas de dispersión entre las diferentes especies analizadas (Figura 43).

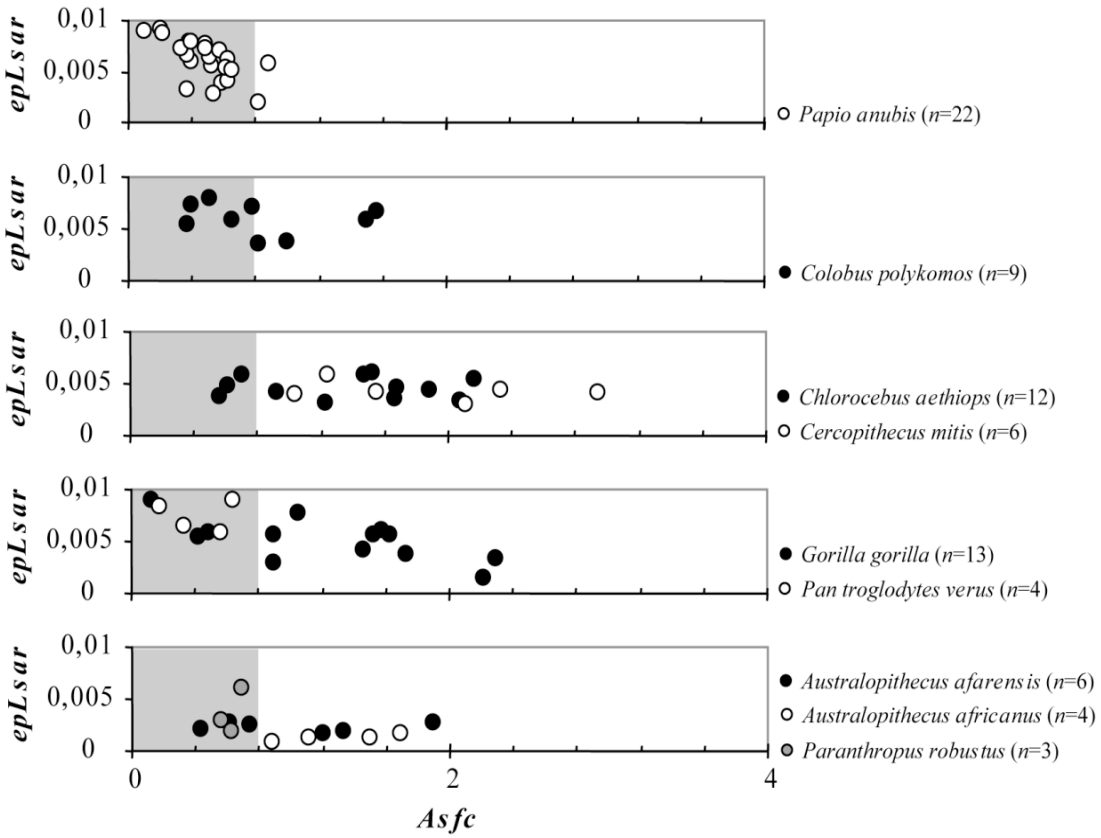


Figura 43. *Diagramas de dispersión de los parámetros de anisotropía (epLsar) y complejidad (Asfc) de las texturas del microdesgaste vestibular entre especies.*

4.4.1. Análisis de los parámetros de textura

El análisis multivariante de la varianza (MANOVA) mostró diferencias significativas para todos los parámetros de textura entre todas las especies (λ= 0,114; F=3,752; p<0,001). Se observaron diferencias estadísticamente significativas para los seis parámetros de textura analizados (*Asfc*, *epLsar*, *Smc*, *Tfv*, $HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$) mediante la aplicación del análisis de la varianza (ANOVA) (p<0,05) (Tabla 44). En la Tabla 45 se describen los resultados de las pruebas de comparaciones *post hoc* entre las 9 especies analizadas por los seis parámetros de textura mediante la diferencia mínima significativa (*LSD*) de Fisher y la diferencia honestamente significativa (*HDS*) de Tukey (cuando los resultados son significativamente diferentes con la prueba de Tukey, también lo son con la *LSD* de Fisher) (p<0,05, para ambas pruebas). A continuación se describen las diferencias entre las especies en relación a cada uno de los parámetros de textura analizados.

Tabla 44. Análisis de la varianza (MANOVA y ANOVA) de los seis parámetros de textura del microdesgaste vestibular de las nueve especies analizadas. [a, b, c]

	MANOVA			
	Estadístico	***F***	***gl***	***p***
Lambda de Wilks	0,114	3,752	48; 323,890	**<0,001**
Traza de Pillai	1,663	3,355	48; 420,000	**<0,001**
Traza de Hotelling-Lawley	3,008	3,969	48; 380,000	**<0,001**
	ANOVA			
	Media cuadrática	***F***	***gl***	***p***
Asfc	20418,376	8,647	8; 70	**<0,001**
epLsar	18974,815	7,511	8; 70	**<0,001**
Smc	11183,312	3,273	8; 70	**0,003**
Tfv	17224,657	6,318	8; 70	**<0,001**
$HAsfc_{9}$	8010,229	2,119	8; 70	**0,045**
$HAsfc_{81}$	9274,803	2,552	8, 70	**0,017**

[a] Los modelos significativos son presentados en negrita (p<0,05).

[b] Análisis realizados sobre los datos transformados por asignación de rangos a los casos (*Data rank-transformed*) para mitigar la violación de suposiciones inherentes a pruebas estadísticas paramétricas (Conover & Iman 1981) (véase apartado *3.3.1* en *Material y Métodos*).

[c] Las variables consideradas incluyen *Asfc*, *epLsar*, *Smc*, *Tfv*, $HAsfc_{9}$ y $HAsfc_{81}$.

Complejidad (*Asfc*)

No se observaron diferencias significativas entre las especies de homininos fósiles africanos (p>0,05) para la variable *Asfc* (Tabla 45). Aunque *A. africanus* presentó superficies vestibulares significativamente más complejas que *P. anubis* y *Pan t. verus* mediante la aplicación de la prueba de comparaciones múltiples *HDS* de Tukey (conjuntamente con la *LSD* de Fisher) (*HDS* de Tukey, p<0,001 y p=0,002, respectivamente) (Tabla 45). Por su lado, *A. afarensis* mostró también superficies significativamente más complejas respecto a *Pan t. verus* y *P. anubis*, pero solamente tras la aplicación de la prueba de Fisher de forma única (*LSD* de Fisher, p=0,016 y p=0,003, respectivamente).

Además, *A. afarensis* presentó superficies vestibulares significativamente menos complejas que las observadas en C. *mitis* mediante esta misma prueba (*LSD* de Fisher, p=0,030). En cambio, *P. robustus* mostró superficies vestibulares con un patrón de microdesgaste significativamente menos complejo que el observado en *C. mitis* y *C. aethiops* según la prueba de comparaciones múltiples de Fisher (*LSD* de Fisher, p=0,007 y p=0,041, respectivamente) (Tabla 45). La prueba de comparaciones múltiples de Tukey (conjuntamente con la *LSD* de Fisher) mostró que tanto *P. anubis* como *P. t. verus* presentaron valores de complejidad significativamente menores que *C. mitis, C. aethiops* y *G. g. gorilla,* y que las superficies de *C. polykomos* eran significativamente menos complejas que las de *C. mitis* (*HDS* de Tukey, p<0,05). En cambio, la prueba de Fisher aplicada de forma única mostró diferencias significativas entre *C. polykomos* con *C. aethiops* y *P. anubis* (*LSD* de Fisher, p<0,05).

Anisotropía (*epLsar*)

No se observaron diferencias significativas entre las especies de homininos fósiles africanos (p> 0,05) para la variable *epLsar* (Tabla 45). No obstante, las especies *G. g. gorilla*, *C. polykomos*, *P. anubis* y *P. t. verus* presentaron superficies vestibulares significativamente más anisotrópicas que las observadas en *A. africanus* (*HDS* de Tukey, p<0,001) y *A. afarensis* (*HDS* de Tukey, p=0,001, p<0,001, p<0,001 y p<0,001, respectivamente). Además, se observó que tanto *A. africanus* como *A. afarensis* también presentaban valores de anisotropía (*epLsar*) significativamente inferiores que *C. mitis* (*LSD* de Fisher, p=0,014 y p<0,033, respectivamente) y *C. aethiops* (*LSD* de Fisher, p=0,002 y p=0,005, respectivamente) mediante la aplicación única del test de comparaciones múltiples de Fisher. A su vez, *P. robustus* mostró valores de anisotropía significativamente inferiores respecto a *C. polykomos*, *P. anubis* y *P. t. verus* tras la aplicación única del test de comparaciones múltiples de Fisher (*LSD* de Fisher, p=0,047, p=0,025 y p=0,006, respectivamente) (Tabla 45). Entre las especies Primates no-humanos actuales se observaron algunas diferencias estadísticamente significativas para la anisotropía (*epLsar*), pero solamente mediante la aplicación exclusiva de la prueba de comparaciones múltiples de Fisher (p<0,05). Por ejemplo, *P. t. verus* mostró valores de *epLsar* significativamente superiores que *C. mitis*, *C. aethiops* y *G. g. gorilla*, y también *P. anubis* que *C. mitis* y *C. aethiops*, así como *C. polykomos* con respecto a *C. mitis* (*LSD* de Fisher, p<0,05) (Tabla 45).

Escala de máxima complejidad (*Smc*)

Ninguna de las tres especies de homininos fósiles africanos mostró diferencias significativas con alguna de las nueve especies analizadas de Primates no-humanos en la escala de máxima complejidad (*Smc*) a través de la aplicación conjunta de las pruebas de comparaciones múltiples *HDS* de Tukey y *LSD* de Fisher (p> 0,05). Si bien, tras la aplicación de la prueba de comparaciones múltiples de Fisher de forma única, tanto *A. africanus* como *A. afarensis* mostraron valores de *Smc* significativamente inferiores a *P. anubis* (*LSD* de Fisher, p=0,018 y p=0,028, respectivamente) y *P. t. verus* (*LSD* de Fisher, p=0,003 y p=0,004, respectivamente) (Tabla 45). En cuanto a las comparaciones entre especies de Primates no-humanos actuales, únicamente se observaron diferencias estadísticamente significativas entre *P. t. verus* y *C. aethiops* (*HDS* de Tukey, p=0,001) mediante la prueba de comparaciones múltiples *HDS* de Tukey (conjuntamente a la *LSD* de Fisher). Por su parte, a través de la aplicación de la prueba de Fisher de forma exclusiva se observó que los valores de *Smc* de *P. t. verus* fueron significativamente superiores a los observados en *C. mitis*, *G. g. gorilla* y *C. polykomos* (*LSD* de Fisher, p<0,05) y que la *Smc* fue también significativamente superior en *P. anubis* respecto a *C. mitis*, *C. aethiops* y *G. g. gorilla* (*LSD* de Fisher, p<0,05) (Tabla 45).

Tabla 45. Pruebas de comparaciones múltiples entre las especies estudiadas mediante matrices de diferencias de medias por pares de los seis parámetros de textura utilizados. [a]

	A. africanus	*A. afarensis*	*P. robustus*	*C. mitis*	*C. aethiops*	*G. gorilla*	*C. polykomos*	*P. anubis*
Complejidad (Asfc)								
A. afarensis	–11,750							
P. robustus	–23,583	–11,833						
C. mitis	10,250	**22,000***	**33,833***					
C. aethiops	–0,500	11,250	**23,083***	–10,750				
G. gorilla	–6,250	5,500	17,333	–16,500	–5,750			
C. polykomos	–19,139	–7,389	4,444	**–29,389****	**–18,639***	–12,889		
P. anubis	**–35,841****	**–24,091***	–12,258	**–46,091****	**–35,341****	**–29,591****	**–16,702***	
P. t. verus	**–39,000****	**–27,250***	–15,417	**–49,250****	**–38,500****	**–32,750****	–19,861	–3,159
Anisotropía (epLsar)								
A. afarensis	6,667							
P. robustus	24,000	17,333						
C. mitis	**29,000***	**22,333***	5,000					
C. aethiops	**32,417***	**25,750***	8,417	3,417				
G. gorilla	**37,538****	**30,872****	13,538	8,538	5,122			
C. polykomos	**48,000****	**41,333****	**24,000***	**19,000***	15,583	10,462		
P. anubis	**49,045****	**42,379****	**25,045***	**20,045***	**16,629***	11,507	1,045	
P. t. verus	**62,250****	**55,583****	**38,250***	**33,250***	**29,833***	**24,712***	14,250	13,205
Escala de máxima complejidad (Smc)								
A. afarensis	5,750							
P. robustus	20,417	14,667						
C. mitis	3,250	–2,500	–17,167					
C. aethiops	4,333	–1,417	–16,083	1,083				
G. gorilla	8,288	2,538	–12,128	5,038	3,955			
C. polykomos	12,528	6,778	–7,889	9,278	8,194	4,239		
P. anubis	**27,159***	**21,409***	6,742	**23,909***	**22,826***	**18,871***	14,631	
P. t. verus	**45,000***	**39,250***	24,583	**41,750***	**40,667****	**36,712***	**32,472***	17,841
Volumen de relleno de la textura (Tfv)								
A. afarensis	–9,250							
P. robustus	8,250	17,500						
C. mitis	**30,083***	**39,333****	21,833					
C. aethiops	17,500	**26,750***	9,250	–12,583				
G. gorilla	–8,750	0,500	–17,000	**–38,833****	**–26,250****			
C. polykomos	21,028	**30,278***	12,778	–9,056	3,528	**29,778****		
P. anubis	–11,295	–2,045	–19,545	**–41,379****	**–28,795****	–2,545	**–32,323****	
P. t. verus	–2,250	7,000	–10,500	–32,333*	–19,750	6,500	**–23,278***	9,045
Heterogeneidad ($HAsfc_9$)								
A. afarensis	25,000							
P. robustus	**34,000***	9,000						
C. mitis	–4,833	**–29,833***	**–38,833***					
C. aethiops	3,833	–21,167	**–30,167***	8,667				
G. gorilla	7,846	–17,154	–26,154	12,679	4,013			
C. polykomos	**26,778***	1,778	–7,222	**31,611***	**22,944***	**18,932***		
P. anubis	11,182	–13,818	–22,818	16,015	7,348	3,336	–15,596	
P. t. verus	2,750	–22,250	–31,250	7,583	–1,083	–5,096	–24,028	–8,432
Heterogeneidad ($HAsfc_{81}$)								
A. afarensis	14,250							
P. robustus	11,417	-2,833						
C. mitis	–16,750	**–31,000***	–28,167					
C. aethiops	12,917	–1,333	1,500	**29,667***				
G. gorilla	10,750	–3,500	–0,667	**27,500***	–2,167			
C. polykomos	**30,750***	16,500	19,333	**47,500****	17,833	**20,000***		
P. anubis	8,023	–6,227	–3,394	**24,773***	–4,894	–2,727	**–22,727***	
P. t. verus	20,500	6,250	9,083	**37,250***	7,583	9,750	–10,250	12,477

Los coeficientes de correlación significativos son destacados en negrita.

* $p < 0,05$ para la prueba *LSD* de Fisher de forma única.

** $p < 0,05$ para la pruebas de *HDS* de Tukey (que también incluye la prueba *LSD* de Fisher).

[a] Análisis realizados sobre los datos transformados por asignación de rangos a los casos para mitigar la violación de suposiciones inherentes a pruebas estadísticas paramétricas (Conover & Iman 1981) (véase apartado *3.3.1* en *Material y Métodos*).

Volumen de relleno de la textura (*Tfv*)

Entre las especies de homininos fósiles africanos y las especies de Primates analizadas, únicamente se observaron diferencias estadísticamente significativas en el volumen de relleno de la textura (*Tfv*) entre *A. afarensis* y *C. mitis* a través de la aplicación conjunta de las pruebas de comparaciones múltiples *HDS* de Tukey y *LSD* de Fisher (*HDS* de Tukey, $p<0,001$) (Tabla 45). En cambio, mediante la aplicación de la prueba de Fisher de forma única *A. afarensis* presentó valores de *Tfv* significativamente inferiores a los observados en *C. aethiops* y *C. polykomos* (*LSD* de Fisher, $p=0,005$ y $p=0,003$, respectivamente). A través de la misma prueba también se observó que los valores de *Tfv* fueron significativamente inferiores en *A. africanus* respecto a *C. mitis* (*LSD* de Fisher, $p=0,014$) (Tabla 45). Para el parámetro *Tfv* se observaron diferencias significativas mediante las pruebas de comparaciones múltiples ($p<0,05$) entre varias las especies Primates no-humanos actuales. Por una parte, a través de la aplicación conjunta de las pruebas de comparaciones múltiples de Tukey y Fisher *C. mitis*, *C. aethiops* y *C. polykomos* mostraron valores de *Tfv* significativamente mayores a los observados en *G. g. gorilla* (*HDS* de Tukey, $p<0,001$, $p=0,001$ y $p<0,001$, respectivamente) y *P. anubis* (*HDS* de Tukey, $p<0,001$). Además, mediante la aplicación única de la prueba de Fisher se observó que los valores de *Tfv* en *C. mitis* y *C. polykomos* fueron significativamente superiores con respecto a los obtenidos para *P. t. verus* (*LSD* de Fisher, $p<0,05$).

Heterogeneidad (*HAsfc*$_9$ y *HAsfc*$_{81}$)

Prácticamente no se observaron diferencias significativas en la heterogeneidad de la complejidad (*HAsfc*$_9$ y *HAsfc*$_{81}$) entre todas las especies analizadas mediante las pruebas de comparaciones múltiples de Tukey y Fisher. Únicamente *C. polykomos* mostró superficies significativamente más heterogéneas que *C. mitis* cuando fueron medidas por medio de 9 × 9 celdas (*HAsfc*$_{81}$) (*HDS* de Tukey, $p<0,001$) (Tabla 45). Para la variable *HAsfc*$_9$ *A. africanus* mostró superficies significativamente menos heterogéneas que *P. robustus* (*LSD* de Fisher, $p=0,044$) y también que *C. polykomos* (*LSD* de Fisher, $p=0,044$). Asimismo, las superficies vestibulares de *P. robustus* fueron significativamente más heterogéneas que las observadas en *C. aethiops* y *C. mitis* (*LSD* de Fisher, $p=0,035$ y $p=0,014$, respectivamente). A su vez, *A. afarensis* mostró texturas del microdesgaste vestibular significativamente más heterogéneas que *C. mitis* (*LSD* de Fisher, $p=0,020$). Finalmente, *C. polykomos* mostró valores de *HAsfc*$_9$ significativamente mayores que *G. gorilla, C. mitis* y *C. aethiops* (*LSD* de Fisher, $p<0,05$,) (Tabla 45).

Para la variable *HAsfc*$_{81}$, *A. africanus* mostró superficies vestibulares significativamente menos heterogéneas que *C. polykomos* (*LSD* de Fisher, $p=0,019$) y *A. afarensis* significativamente mayores que *C. mitis* (*LSD* de Fisher, $p=0,014$) mediante la aplicación única de la prueba de comparaciones múltiples de Fisher. A través

de la misma prueba, se observó que *C. mitis* presentó superficies significativamente más heterogéneas que *P. anubis*, *G. gorilla*, *P. t. verus* y *C. aethiops* para la variable $HAsfc_{81}$ (*LSD* de Fisher, $p<0,05$), y *C. polykomos* significativamente más heterogéneos que *G. gorilla* y *P. anubis* (*LSD* de Fisher $p<0,05$) (Tabla 45).

Discusión

"Sin duda no hay progreso"

Charles R. Darwin (1809-1882)

5. Discusión

5.1. Alteración del patrón de microdesgaste: simulación tafonómica *in vitro*

Los diferentes análisis cualitativos y cuantitativos realizados para evaluar el efecto tafonómico en el microdesgaste dental vestibular indican claramente que los patrones de microdesgaste presentan modificaciones tanto frente a la acción erosiva de ácidos como a la acción abrasiva de partículas de sedimentos. El conjunto de alteraciones observadas se caracteriza, en términos generales, por una disminución de la densidad de microestrías en el esmalte y, por tanto, en una modificación del patrón de microdesgaste a medida que los dientes se ven expuestos a los respectivos agentes. No obstante, el efecto de cambio observado varía entre un agente y otro, en función del grado de acidez, la dureza y el tamaño de las partículas.

La implicación de nuestros resultados *in vitro* en el conocimiento de la dinámica de formación y modificación del patrón de microdesgaste vestibular es evidente; si bien algunos trabajos han comenzado a explorar el proceso de formación *in vivo* de abrasiones en el esmalte vestibular en relación a los tipos de dieta (Romero et al. 2012), el efecto de diferentes agentes abrasivos o erosivos en el ritmo de formación y cambio de microestrías en el esmalte es poco conocido. En este contexto, los datos obtenidos en este trabajo permiten evidenciar los efectos de diversos ácidos y partículas abrasivas sobre las superficies vestibulares del esmalte de forma cualitativa y cuantitativa.

Si bien existen trabajos previos que han estudiado las alteraciones tafonómicas sobre el microdesgaste dental, tanto de forma descriptiva (Grine 1986; Teaford 1988, 1994; Martínez et al. 2001; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Martínez 2010) como simulaciones experimentales *in vitro* (Puech et. al 1985; Gordon 1983, 1984c; King et al. 1999b), la experimentación se ha centrado fundamentalmente en el esmalte oclusal. También son escasos los estudios que analicen los cambios en los rasgos de microdesgaste en las superficies vestibulares de manera controlada y cuantitativa (Romero et al. 2009, 2012). En los estudios realizados se han evaluado los procesos dinámicos de formación *in vivo* relacionados con la masticación de partículas abrasivas en los alimentos, y no las posibles alteraciones que pudieran ocurrir por determinados agentes erosivos y abrasivos. De todos modos, tales experiencias han sido útiles para comprender mejor las posibles alteraciones tafonómicas *post-mortem* y como precedente metodológico para los exámenes controlados realizados en nuestro estudio.

Mediante la evaluación cuantitativa del efecto de los agentes tafonómicos sobre el microdesgaste se evita la posible falta de objetividad en la estimación del grado de destrucción del esmalte o del efecto abrasivo sobre el mismo intentando controlar en todo momento los probables errores de medición asociados a la técnica (Grine et al. 2002; Galbany et al. 2005b), mucho menos relevante, sin embargo, que cualquier error producto de una evaluación cualitativa, donde la subjetividad presenta una mayor evidencia y ha sido el método mayormente empleado. En efecto, hasta la fecha son muy pocos los estudios en este contexto (King et al. 199b; Gügel et al. 2001). El trabajo metodológico más completo y detallado fue desarrollado por King y colaboradores (1999b), quienes analizaron el efecto de diversos agentes tafonómicos, tanto abrasivos como erosivos, sobre el microdesgaste. Los análisis realizados se centraron sobre la superficie oclusal de dientes molares, pero únicamente evaluando los cambios de forma cualitativa. De este modo, el planteamiento de nuestra investigación y sus resultados ha posibilitado la comparación entre diferentes agentes con distintos efectos sobre el esmalte (por ejemplo, ácidos/erosivo y partículas de sedimentos/abrasivo) y, de igual modo, permitió comprobar los cambios del microdesgaste de forma cuantitativa a partir de niveles críticos de comprobación y contraste apropiados.

Los resultados obtenidos en la segunda serie de simulaciones experimentales *in vitro* permiten evaluar los cambios en los patrones de microdesgaste vestibular frente a las simulaciones de agentes tafonómicos con datos más robustos y mediante pruebas estadísticas adecuadas, analizando la variabilidad de los cambios en el microdesgaste (contando con al menos cinco especímenes para cada experimento) en base a diversos agentes abrasivos y erosivos que variaron tanto en origen y composición, así como en tamaño y dureza de las partículas como en su grado de acidez. El objetivo de la primera serie de experimentos *in vitro* fue establecer un modelo metodológico inicial para el desarrollo posterior de la segunda serie de análisis, confirmando o no los resultados obtenidos en los estudios previos (Puech et. al 1985; Gordon 1983, 1984c; King et al. 1999b); permitiendo a su vez diseñar ciertos aspectos técnicos sobre las propias experimentaciones y la obtención de micrografías adecuadas que permitieran comparar áreas de estudio homólogas (Romero et al. 2012). En este sentido, estas simulaciones han permitido estandarizar una técnica adecuada que permite identificar la misma área de estudio en los especímenes a medida que se transforman sus superficies por la acción de los distintos agentes, permitiendo la realización de las series de simulaciones de forma eficaz, la selección de los tiempos de exposición necesarios para ser evaluados y la elección de los agentes abrasivos/erosivos que mayor información pudieran aportar en la evaluación de los cambios en el patrón de microdesgaste a corto y largo plazo.

5.1.1. Primera serie de experimentos *in vitro* de simulación tafonómica

En esta primera serie de simulaciones experimentales *in vitro* se analizó el efecto erosivo de los ácidos clorhídrico (HCl), acético ($C_2H_4O_2$) y cítrico ($C_6H_8O_7$) y el efecto abrasivo de las partículas de óxido de aluminio (Al_2O_3) sobre las superficies vestibulares de dientes postcaninos (premolares y molares), considerando de forma particular las alteraciones sobre los patrones de microdesgaste en diferentes controles.

En primer lugar, se observa como el ácido clorhídrico provoca un gran efecto destructivo sobre la superficie del esmalte, eliminando cualquier rasgo que pudiera ser identificado como abrasión y descartando la posibilidad que algún estudio de microdesgaste dental haya examinado dientes fósiles provenientes de especímenes digeridos como presas de grandes depredadores (King et al. 1999b; Galbany et al. 2005c; Galbany 2006). Efectivamente, tras ~30 minutos de exposición con ácido clorhídrico desaparecieron todas los rasgos de microdesgaste del esmalte en los dos dientes analizados, transformándose en superficies rugosas y dejando ver microestructuras sub-superficiales, como los prismas del esmalte con su forma característica de panal de abeja y que es semejante a los patrones observados en superficies tratadas con procedimientos de grabado ácido para la adhesión de materiales dentales (Galil & Wright 1979a-b; Hobson et al. 2002; Orellana et al. 2008**)**. Después de 60 minutos de exposición, aumentó la destrucción del esmalte, destacándose su pérdida en forma de cavidades amorfas sobre toda la superficie. Estos resultados son coincidentes con los obtenidos previamente sobre superficies oclusales (King et al. 1999b), aunque en nuestro caso la destrucción de las superficies (y, por tanto, también de las microestrías) se produjo de forma más rápida, ya que las condiciones observadas después de 2 horas y media de exposición al ácido clorhídrico (pH 0,66) en dicho experimento se aprecian con sólo 30 minutos de inmersión en HCl 2,5% (pH 0,67) en ambos dientes de nuestro estudio. De igual forma, si comparamos las microfotografías de ambos experimentos, podemos observar que el grado de destrucción del experimento de King y colaboradores (1999b) se asemeja bastante al presentado en una de las muestras de origen arqueológico en nuestro estudio (véanse Figura 2 en King et al. 1999b y la Figura 16 de esta Tesis), siendo concordante estos resultados dado que en el estudio citado las muestras eran también de origen arqueológico.

Por otro lado, nuestros resultados señalan que ambos ácidos "débiles" ($C_2H_4O_2$ y $C_6H_8O_7$) tienen menor efecto destructivo sobre las superficies del esmalte que el ácido clorhídrico (HCl), posibilitando la observación y análisis de los patrones de microdesgaste tras los tiempos de exposición. Desde el punto de vista cualitativo, las superficies se deterioran más a mayor tiempo de exposición, siendo posible observar cada vez con mayor intensidad la exposición de los

prismas del esmalte y las líneas de crecimiento que corresponden a estructuras que subyacen al esmalte aprismático superficial (Berkovitz et al. 1995). No existe en la literatura información relativa de cómo afecta el ácido acético a las abrasiones en el esmalte, no obstante, nuestros resultados coinciden con observaciones de estudios previos sobre dientes sumergidos en otros ácidos débiles, como el ácido cítrico (en forma de zumo de limón con pH 2,16) (King et al. 1999b) o el ácido fosfórico (al 30%) (Puech et al. 1985; Teaford 1994). Las observaciones de King y colaboradores (1999b) informan de daño alrededor de la zona expuesta de "dentina" y de exposición de los prismas del esmalte, además, señalan que después de 48 horas de exposición se eliminan las abrasiones superficiales, quedando sólo las más profundas y marcadas. En este sentido, la observación de características de erosión similares pero tras exposiciones más largas (en las superficies oclusales) podría explicarse por diferencias estructurales entre ambos tipos de superficies, ya que la disposición de los prismas podría conferir mayor resistencia a las superficies masticatorias (Arends & Cate Ten 1981; Maas 1991; Berkovitz et al. 1995; Fincham et al. 1999). En los resultados de King y colaboradores (1999b) se afirma la existencia de "exposición de dentina" tras el efecto erosivo controlado sobre el esmalte, debido a que el esmalte debería medir al menos un milímetro (Berkovitz et al. 1995; Imfeld 1996; Martin et al. 1988; Schwartz 2000; Grine 2005). Esta afirmación presupone que el esmalte oclusal de los dientes empelados presentaba un previo desgaste elevado o bien que la descripción no fue del todo acertada, ya que la erosión afectaría y expondría el esmalte subsuperficial y no la dentina (King et al. 1999b).

Por su parte, las observaciones en trabajos previos que informan sobre el efecto del ácido fosfórico (al 30%) sobre el microdesgaste (Puech et al. 1985; Teaford 1994) muestran similitud con nuestros resultados. Ahora bien, estos estudios previos a penas sirven como referencias secundarias debido a que se realizaron con tipos diferentes de ácidos en relación a sus concentraciones y presentan carencias en referencia a las explicaciones metodológicas. A mediados de la década de los 80 del siglo pasado se realizaron una serie de pruebas experimentales para caracterizar los procesos de desgaste presentes en dientes del homínido I de Garusi (Puech et al. 1985). Para ello se realizaron dos series controladas de 60 segundos con ácido fosfórico al 30% documentando el efecto de grabado ácido sobre las superficies de esmalte en dientes arqueológicos, observando un efecto en forma de pequeños poros irregulares y poco profundos inicialmente, con la aparición de prismas el esmalte. Al aumentar el tiempo de exposición al ácido, las superficies se hicieron indistinguibles (Puech et al. 1985). Los datos experimentales aportados por Teaford (1994) fueron incluso mucho más escuetos, únicamente informando sobre la eliminación de los rasgos finos del desgaste tras la actuación del ácido fosfórico al 30% durante 2 a 3 segundos.

En nuestro caso, una vez realizadas regresiones con el objetivo de evidenciar el efecto del ácido a lo largo de los diferentes controles, no se observaron cambios significativos en ambos experimentos con ácidos "débiles". Se observó una disminución en la densidad de microestrías a medida que fueron expuestas las muestras al ácido, aunque la densidad de rasgos de microdesgaste no presentó una modificación significativa en los dos tipos de dientes empleados, tanto de origen clínico como arqueológico. Estos resultados sugieren que si bien el número de microestrías disminuye a medida que las superficies de esmalte se exponen a agentes tafonómicos erosivos-ácidos, esta tendencia no es lo suficientemente clara para ofrecer resultados robustos, lo cual invita a evaluar los cambios en los patrones de microdesgaste con muestras más grandes que contemplen la variabilidad de los datos, así como con tiempos de exposición a los ácidos más cortos y probablemente con un pH más alto para detectar con mayor sensibilidad posibles alteraciones.

De este modo, la experiencia previa obtenida sirvió para diseñar un nuevo protocolo de análisis y obtención de datos en la segunda serie de simulaciones experimentales *in vitro*. A pesar de que se analizó sólo un tipo de diente en cada experimento, nuestros resultados revelan que el efecto de estos agentes erosivos no varía sustancialmente dependiendo del origen de los dientes, indicando que este factor no influye en los cambios de los patrones de microdesgaste; resultados que presentan una implicación directa en el diseño experimental (posibilitando el uso de dientes de diferente origen) así como en otros estudios realizados con material paleontológico o arqueológico (Romero & De Juan 2012).

En lo que respecta a la longitud media de microestrías (en micras), se observó un incremento inicial en los dientes de origen clínico tras la exposición a ambos tipos de ácidos, para luego mostrar una disminución a los 60 minutos, siendo significativo este cambio en el efecto producido por el ácido acético. Este comportamiento podría ser el resultado de la disminución del número de microestrías de menor longitud en la exposición inicial y a una eliminación, acortamiento o fraccionamiento de las microestrías de mayor tamaño en el segundo tiempo, que es posible comprobar al observar la frecuencia de la longitud de las microestrías en cada uno de los tiempos. Por su lado, el diente arqueológico expuesto a ácido acético presentó una evolución en la longitud de las microestrías diferente a los otros dientes de origen clínico. De este modo, la longitud media de las microestrías disminuyó progresivamente y homogéneamente en la primera y segunda exposición. Para dilucidar las diferencias y similitudes de estos comportamientos es necesario continuar los estudios, aumentando la muestra y utilizando sólo un tipo de diente en relación a su origen. En este sentido, también cabe destacar que en el Tiempo 3 del experimento con ácido acético fue posible detectar un ligero aumento del número de microestrías en ambos tipos de dientes,

presentando por tanto una tendencia diferente a lo esperado inicialmente. Es posible que este efecto se deba a que dichas observaciones fueron efectuadas con un microscopio diferente a la de los Tiempos 0, 1 y 2 (véase apartado *3.2.2.1* de *Material y Métodos*) y que pese al control de los parámetros de observación, hubiese existido algún factor que alterara los resultados. Ahora bien, no podemos descartar que la longitud media de las microestrías aumente conforme se produce una desaparición de las microestrías más pequeñas. Con todo, esta observación confirma la necesidad de realizar un mayor número de análisis, con muestras más grandes y con tiempos de observación apropiados.

Cuando se analizó el efecto abrasivo sobre el esmalte, observamos como los rasgos que caracterizan el microdesgaste vestibular disminuyen a medida que aumenta el tiempo de exposición a la abrasión con partículas de Al_2O_3. Asimismo, la longitud media de las microestrías disminuyó después de la primera y cuarta exposición al agente abrasivo, siendo significativamente evidente en la última. A su vez, la variabilidad del tamaño de las microestrías se mantuvo más o menos constante después de la primera exposición, para luego aumentar a favor de la disminución de las microestrías de menor tamaño, aunque sin mostrar grandes diferencias en sus longitudes medias. Finalmente, tras la última exposición, junto con disminuir el tamaño medio de las microestrías, también lo hizo su variabilidad en tamaños, indicando la aparición de nuevas microestrías, efecto que podría deberse tanto al fraccionamiento de las microestrías de mayor tamaño como a la aparición de nuevas como causa de la acción del agente abrasivo. Desde el punto de vista cualitativo, después de la primera exposición fue posible observar una superficie de apariencia pulida y rasgos típicos del microdesgaste vestibular. En cambio, después de la segunda exposición a las partículas de Al_2O_3 se observó un ligero incremento de las microestrías superficiales junto con la aparición de pocos y pequeños *pits*, que difícilmente pueden caracterizarse como alteraciones *post-mortem* (véase Martínez et al. 2001; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Pérez-Pérez et al. 2003). Después de la tercera exposición, el número y tamaños de los *pits* aumentó por toda la superficie, dificultando la identificación de las microestrías y afectando las dimensiones previamente observadas de las mismas. Al final del experimento, las nuevas alteraciones se hicieron cada vez más evidentes, siendo en su mayor parte cavidades de diferentes formas y tamaños, así como otras con forma de líneas, sean nuevas o por fraccionamiento de las anteriores, las cuales incluso podrían confundirse con microestriaciones *ante-mortem*. Es posible que esta confusión en la distinción y contaje de las microestrías durante las últimas observaciones, dada la afectación del esmalte, pudiera explicar el aumento en la densidad de microestrías.

En general, nuestros resultados son compatibles parcialmente con lo observado en estudios anteriores sobre la simulación de la abrasión mediante algunos

tipos de sedimentos, si bien realizados sobre el microdesgaste de la superficie oclusal (Gordon 1984c; King et al. 1999b) y considerando en este sentido sus limitaciones en relación a la comparación de datos, no sólo en el efecto final documentado, sino también en el tipo de metodología.

Los efectos observados se presentaron a diferentes tiempos de exposición o a su equivalente en distancia de arrastre. Esto se podría explicar por la diferencia en el estado (o calidad) y las características del tipo de esmalte analizado o por las diferentes propiedades de los abrasivos utilizados, dado que en este caso se emplearon partículas abrasivas de origen industrial estandarizadas como Al_2O_3 y no partículas abrasivas provenientes de sedimentos de la naturaleza. El aumento en el número de microestrías al final del experimento (Tiempo 4) parece rebatir los resultados experimentales *in vitro* previos sobre simulación de arrastre tafonómico con sedimentos y referidos a la superficie oclusal (Gordon 1983, 1984c; King et al. 1999b). Estos trabajos señalan que el potencial de alterar los patrones del microdesgaste dental de los sedimentos abrasivos sería en forma de obliteración de rasgos, en lugar de un tipo de alteración secundaria sobre el patrón de abrasiones o rasgos microscópicos existentes (Gordon 1984c; King et al. 1999b). De igual modo, nuestros resultados aparentemente contradicen lo descrito en otros estudios sobre las alteraciones tafonómicas y microdesgaste dental de tipo descriptivo (Grine 1986; Teaford 1988, 1994; Martínez & Pérez-Pérez 2004). No obstante, hay que recordar que nuestros resultados se derivan de datos cuantitativos, otorgando mayor sensibilidad a la detección de microestrías, tanto de nueva formación como a la desaparición de las mismas. Por otro lado, la presencia de *pits* fue homogénea en la áreas analizadas, sin destacar ningún desprendimiento extenso de esmalte superficial, al contrario de lo observado por King y colaboradores (1999b), por lo que en nuestro estudio se consideró adecuado el diente con estas características para el contaje de microestrías.

A partir de los resultados obtenidos, nos adherimos a las recomendaciones realizadas en estudios previos que sugieren eliminar todo espécimen que se sospeche que posea marcas o alteraciones de origen tafonómico de cualquier análisis de microdesgaste dental (Gordon 1983, 1984c; Grine 1986; Teaford 1988b, 1994; Teaford et al. 1996, 2008; King et al. 1999b; Martínez et al. 2001; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Grine et al. 2006b, 2012; Ungar et al. 2012a). El análisis *in vitro* nos ofrece un mapa de cambios que se producen en el esmalte derivado de la actuación de agentes erosivos y abrasivos permitiendo registrar su efecto, pero por otro lado ofrecen una composición de las áreas que afectadas y que en muchos aspectos difieren de aquellas con abrasiones *ante-mortem*, que presentando un patrón de microestrías, en general, claramente diferenciado. La manera óptima de evaluar analizar a nivel microscópico si el esmalte a estuvo sujeto a alteraciones *post-mortem* es comprobar que los rasgos dudosos se presentan también en las

superficies de los dientes que no son evaluadas (Martínez et al. 2001; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Romero & De Juan 2007; Grine et al. 2012).

5.1.2. Segunda serie de experimentos *in vitro* de simulación tafonómica

En la segunda serie de simulaciones experimentales *in vitro* se empleó de igual modo ácido acético ($C_2H_4O_2$) y ácido cítrico ($C_6H_8O_7$), pero esta vez procurando moderar la acción erosiva de los agentes sobre las superficies del esmalte con el objetivo de registrar las alteraciones de un modo más preciso. Por tanto, se elevó el pH de 1,82 y de 2,16 a 4,5 en ambos casos, y se aumentó el número de exposiciones de dos y tres a cinco, así como en tiempos más cortos (de 30 a 10 minutos). De este modo, el período total de exposición se redujo de 60 y 90 minutos a 50 minutos en los ácidos acético y cítrico, respectivamente. Los resultados obtenidos en esta segunda serie indican que tanto el número, el tiempo de las exposiciones y el grado de acidez empleados han sido adecuados.

La experiencia obtenida por la observación del efecto abrasivo por partículas de Al_2O_3 de la primera serie de experimentos nos ha permitido validar la metodología utilizada para la simulación por arrastre de partículas abrasivas que afectan al esmalte del diente, permitiendo la utilización de sedimentos con propiedades abrasivas que se encuentran en la naturaleza y, del mismo modo que con los ácidos, se determinó exposiciones con tiempos más cortos a este tipo de agentes, pasando de 72 horas a 24 horas por control. Además, se realizaron variaciones en la elección del tipo de agente, contemplando dos variedades de sedimentos de acuerdo a su composición y dos tipos sedimentos que poseen similares componentes físico-químicos, incluido sus características de dureza, pero con diferencias notables en el tamaño de sus partículas. Este nuevo protocolo metodológico se diseñó con el objetivo de comprobar ciertas contradicciones entre estudios experimentales previos (Gordon 1984c; King et al. 1999b) respecto al tamaño de las partículas de los sedimentos y su relación con la modificación del microdesgaste dental. A su vez, para controlar el tipo de muestra, se optó por utilizar únicamente muestras de origen arqueológico debido a que no se observaron diferencias significativas respecto a los dientes de origen clínico en la serie de experimentos anteriores.

Los resultados obtenidos revelan de forma clara y significativa las tendencias y diferencias en los cambios de los patrones del microdesgaste vestibular causados por agentes abrasivos y erosivos. A pesar del aparente pequeño tamaño de la muestra empleada, la metodología desarrollada ha conllevado que el tamaño total de la muestra se conforme por el análisis de 180 micrografías *SEM* (cinco dientes por seis experimentos con seis tiempos de observación cada una), identificando y registrando cada microestría o abrasión *ante-mortem* en las áreas de esmalte obtenidas, siendo un número de micrografías y réplicas muy por encima

de la media de los tamaños muestrales de estudios previos del microdesgaste vestibular en Primates no humanos actuales, homininos fósiles y poblaciones humanas (véase Lalueza Fox et al. 1993a-b,1996a; Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Pérez-Pérez 1988; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999, 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009; Martínez et al. 2004, 2012; Estebaranz et al. 2009a, 2012; Romero et al. 2003, 2004, 2012, 2013; Romero & De Juan 2006, 2007; Polo-Cerdá et al. 2007). El análisis de cinco especímenes por experimento se ajusta adecuadamente a las necesidades para realizar un óptimo análisis estadístico con una cantidad suficiente de micrografías y datos derivados.

En esta segunda serie experimental las superficies de esmalte presentaron signos de destrucción de forma gradual afectando al microdesgaste vestibular a partir de la actuación de los respectivos agentes tafonómicos, afectando especialmente a la densidad (NT) y longitud media (XT) de las microestrías. Si bien los cambios observados fueron diferentes en las simulaciones experimentales en función del agente tafonómico utilizado, se observaron similitudes dentro de cada tipo de agente: cenizas (Experimentos 5 y 6), arenas (Experimentos 7 y 8) y ácidos (Experimentos 9 y 10). Pese a mostrar diferencias distinguibles entre los efectos de las cenizas y las arenas, el principal contraste se detecta entre los agentes físico-abrasivos y los químicos-erosivos.

La densidad (NT), la longitud media (XT) y la distribución estándar de las longitudes de las microestrías (ST) han mostrado ser indicadores óptimos para evaluar la tasa de formación y pérdida de microestrías en el esmalte vestibular (Romero et al. 2012), del mismo modo que se presentan como variables predictivas en estudios relacionados con las propiedades físicas de la dieta en Primates no-humanos y homininos fósiles (Galbany et al. 2009; Estebaranz et al. 2012). La información proporcionada por el parámetro ST es de difícil interpretación dada su relación respecto a la información proporcionada por la variable XT. Por esta razón, el análisis de la variabilidad de las longitudes de las microestrías fue evaluada esencialmente por los valores medios y la dispersión de las longitudes medias de las microestrías, es decir, por el comportamiento de la variable XT y no por el análisis detallado de la variable ST. En nuestro estudio, la tasa de cambios del microdesgaste vestibular (*TBMC*) se ha agregado como indicador de resumen ya que permite comparar la magnitud de los cambios entre los diferentes agentes tafonómicos. Los resultados de *TBMC* destacan la notable influencia de la primera exposición a los agentes tafonómicos en las alteraciones de los patrones de microdesgaste, especialmente con los ácidos y los sedimentos más abrasivos.

La valoración de los resultados obtenidos indica una estrecha relación con trabajos previos que señalan que la alteración del microdesgaste dental causado por agentes tafonómicos es reconocible y tiende a borrar los rasgos microscópicos de

naturaleza *ante-mortem* y relacionados con la dieta (Puech et al. 1985; Gordon 1984c; King et al. 1999b). Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente trabajo contradicen, en parte, estudios previos que afirman que los agentes tafonómicos no producen alteraciones secundarias que pudieran ser identificadas como microdesgaste (Gordon 1984c; Grine 1986; Teaford 1988b, 1994; King et al. 1999b; Martínez & Pérez-Pérez 2004). En nuestro caso se registran incrementos (aunque leves) entre algunos tiempos de exposición en las principales variables de microdesgaste vestibular mediante los modelos de regresión y las tasas *TCBM*, en especial en las densidades totales de microestrías (NT), si bien la tendencia general es a la disminución. Del mismo modo, se detectaron cambios temporales en la variabilidad de las longitudes de las microestrías, aunque únicamente de forma significativa con la ceniza fina, que se hace evidente desde el tercer control respecto a la línea de base de observación (tanto para la variable XT como la ST).

5.1.2.1. Cambios en los patrones del microdesgaste por abrasión

Los experimentos realizados con los sedimentos (cenizas y arenas) indican que los patrones de microdesgaste tienden a borrarse progresivamente por los procesos tafonómicos, tal y como señalan estudios experimentales previos (Gordon 1984c; King et al. 1999b) y como se observó en la mayoría de las análisis realizados con las partículas de Al_2O_3 en la primera serie de experimentos *in vitro*. Los cambios en los patrones de microdesgaste vestibular fueron más intensos en los dientes sometidos a la acción de ambas cenizas que en las muestras expuestas a las arenas. Sin embargo, nuestros resultados también indican que la intensidad de los cambios se asocia al tamaño de las partículas si el tipo de agente abrasivo es de similar composición. En este sentido, el tamaño de las partículas abrasivas se correlacionó positivamente con el grado de modificación del microdesgaste dental, evidenciándose claramente en los modelos de regresión lineal de NT y XT. El agente abrasivo con el tamaño de partículas más grandes (ceniza gruesa) presentó un efecto abrasivo mayor y más rápido, a pesar que las partículas de ceniza fina (con tamaños más pequeños) mostraron la segunda capacidad abrasiva más alta de entre todos los sedimentos. También el desgaste observado en las superficies afectadas por la arena negra de playa fue mayor que el producido por el otro tipo de arena. Probablemente, esta diferencia abrasiva esté asociada al contenido volcánico de los sedimentos, que están representados por las fases amorfas, compuestas principalmente por sílice volcánica en ambas cenizas y por sedimentos volcánicos en el caso de la arena negra. Además, la baja capacidad abrasiva de las arenas de playa (negra y blanca) en comparación con las cenizas, se explicaría por el hecho que las cenizas finas producen mayor abrasión pese a su menor tamaño. En consecuencia, las diferencias entre las cenizas y arenas es-

tarían relacionadas con la dureza de sus componentes, que provienen de diferentes fuentes.

Estos resultados coinciden con las observaciones realizadas en estudios *in vitro* a través del análisis de la nanoindentación (Lucas et al. 2013) mediante partículas de polvo, fitolitos y chips de esmalte dental, donde se demostró la fuerte influencia de las propiedades mecánicas y de la geometría de las partículas en la formación del microdesgaste en las superficies dentales. En este contexto, tanto el polvo o la arenilla (sean éstas de sílice o cuarzo) presente en los árboles de bosques abiertos y de selvas tropicales lluviosas (Ungar et al. 1995), como el tipo de fitolitos presentes en alimentos como los cereales (que igualmente son silicatos) (Gügel et al. 2001), han sido considerados factores que influyen notablemente en la formación de abrasiones microscópicas en el esmalte dental. Adicionalmente, se ha detectado que tanto la morfología de los *pits* como la pérdida de esmalte en el microdesgaste oclusal están en estrecha relación con el contenido de fitolitos de los cereales, siendo posible distinguir ciertos patrones de microdesgaste con determinados tipos de fitolitos y, por tanto, de cereales (Gügel et al. 2001).

De este modo, el tamaño de las partículas de los sedimentos parece ser un factor abrasivo importante que afecta el microdesgaste en simulaciones de arrastre o transporte, constatado por el alto efecto abrasivo provocado por la ceniza gruesa que se compuso por partículas con los mayores diámetros entre todos los sedimentos analizados (500–3.000 μm), especialmente respecto a la ceniza fina (5–50 μm) con la que comparte una composición similar. La documentación de este hecho coincide con lo señalado por Gordon (1984c), pero se contradice con lo expuesto por King y colaboradores (1999b), ya que el mayor efecto abrasivo observado en sus experimentos fue el producido por los granos de arena de tamaño medio (250-500 μm) y que correspondió a las partículas más pequeñas entre todos los sedimentos utilizados. De hecho, esta aparente contradicción entre estudios fue incluso objeto de dudas para King y colaboradores (1999b). La explicación más plausible a estas diferencias encontradas entre simulaciones se encuentre en la diferente capacidad abrasiva y dureza de las partículas respecto al esmalte dental, ya que dicho estudio no menciona ningún análisis físico-químico de los sedimentos utilizados, es decir, no se expone ningún tipo de información acerca de la dureza de las partículas empleadas en el análisis. Por el contrario, nuestros resultados indican que cuando se comparan sedimentos con capacidad abrasiva similar, el grado de alteración del microdesgaste dental se correlaciona con el tamaño de la partícula abrasiva, proporcionando sustento a los resultados descritos por Gordon (1984c).

No obstante, los análisis de las variaciones de las densidades (NT) y longitudes (XT) de las microestrías entre los tiempos de exposición revelan detalles so-

bre las variaciones de los efectos estudiados. Los resultados indican que se mantuvieron prácticamente las mismas microestrías hasta el final de la experimentación con ceniza gruesa tras la eliminación de la mayor parte de las microestrías tras el primer tiempo de exposición. En lo que respecta a la exposición a ceniza fina, la reducción temporal de la densidad de microestrías estuvo acompañada por una disminución progresiva de las longitudes medias, ajustándose significativamente a regresiones lineales en ambos parámetros. Las alteraciones fueron substanciales a partir de los 64,8 Km de arrastre equivalente (Tiempo 3, 72 h) con ceniza fina, a diferencia de los 21,6 Km (Tiempo 1, 24 h) observados en el esmalte de los dientes expuestos a cenizas gruesas.

Los dientes expuestos a ambas arenas de playa presentaron alteraciones en la densidad de las microestrías a lo largo de la experimentación, siendo estadísticamente significativas al considerar la experimentación completa (con un total de 120 horas que equivalen a 108 Km de arrastre sedimentario) y ajustándose significativamente a modelos de regresión lineal. Concretamente, el efecto abrasivo provocado por la arena de playa negra (Experimento 7) fue algo más intenso que el causado por la arena blanca (Experimento 8). Además, únicamente los especímenes expuestos a la arena negra presentaron un incremento en el número de microestrías tras la primera exposición entre todos los experimentos realizados con sedimentos, pese a no mostrar diferencias significativas respecto a las observaciones posteriores y la previa. En consecuencia, la tasa *TCBM* en los dientes expuestos por primera vez a la arena negra fue la única que presentó valores positivos entre todos los sedimentos, aunque el valor medio de *TCBM* fue negativo, tal como el resto de los agentes tafonómicos abrasivos. Probablemente este leve incremento en la densidad de microestrías se debe a la división de microestrías grandes presentes en las superficies de forma previa a la experimentación, debido a que estos resultados se acompañan de una reducción en la longitud media de las microestrías, por lo que las microestrías de "nueva formación" serían escasas y pequeñas.

Conjuntamente, las superficies afectadas por la arena negra mostraron diferencias significativas en el número de microestrías (NT) entre la primera y las dos últimas observaciones (además de entre el segundo y último control), indicando un efecto abrasivo con dos fases: la primera donde se mantiene la densidad de abrasiones (hasta el Tiempo 2, 43,2 Km de arrastre) y una segunda etapa donde las microestrías van desapareciendo de forma significativa. Por su parte, en los casos expuestos a la arena blanca (Experimento 8) disminuyeron el número de microestrías de forma progresiva, evidenciándose diferencias significativas en la densidad media (NT) a lo largo de la experimentación, particularmente cuando se compararon las pérdidas de microestrías entre el control previo a la experimentación con la primera, segunda y última observación. Fue posible observar

de igual modo que el valor de la tasa *TCMB* del Tiempo 1 con la arena blanca fue considerablemente mayor al promedio de la tasa *TCMB*, destacando la importancia de la primera exposición con este agente abrasivo.

En resumen, nuestros resultados indican que la abrasión por sedimentos puede provocar alteraciones significativas en los patrones de microdesgaste y que dichos cambios pueden ser explicados por las diferencias en la dureza y el tamaño de sus partículas. En este sentido, la intensidad de los cambios se asocia al tamaño de las partículas si el tipo de agente abrasivo es de similar composición. En general, las alteraciones se materializan como una reducción progresiva en la densidad de las microestrías que varía en intensidad en relación al agente abrasivo. Además, los cambios registrados muestran que las microestrías más pequeñas son las primeras en ser eliminadas, tal como ha sido observado en estudios previos (Gordon 1984c; King et al. 1999b). Asimismo, las observaciones parciales muestran ligeros incrementos en el número de microestrías, que probablemente se corresponden, al menos enparte, con nuevos rasgos creados por la capacidad abrasiva de los agentes tafonómicos y con el aumento de rasgos debido a la división de otros más largas. Esto último podría deberse a la eliminación leve de la superficie del esmalte que no afectaría a las zonas más profundas de las microestrías largas, con diferencias en la profundidad a lo largo de su recorrido, pero segmentándolas en microestrías más pequeñas en las zonas de menor profundidad.

5.1.2.2. Cambios en los patrones del microdesgaste por erosión

Todos los experimentos con ácidos mostraron un comportamiento similar. Tras la primera exposición se acentuaron los rasgos del microdesgaste, mostrando márgenes más nítidos, y se generaron nuevos rasgos. En los siguientes tiempos de exposición se observó, por el contrario, una reducción gradual de las microestrías, principalmente las más pequeñas y superficiales. También quedó en evidencia la red de prismas del esmalte sub-superficial (Imfeld 1996), que se hizo cada vez más visible, especialmente en el interior de las microestrías más gruesas y profundas. Efectivamente, tanto en la experimentación con ácido acético al 5% (pH 4,5) como con ácido cítrico al 5% (pH 4,5) se observó una reducción significativa en la densidad de microestrías (NT) a lo largo de las simulaciones tafonómicas *in vitro*. Los cambios temporales en la densidad de microestrías (NT) se ajustaron significativamente a modelos de regresión lineal en ambos experimentos ácidos, siendo algo más marcada la eliminación de microestrías producida por el efecto erosivo del ácido acético. Esto también se evidenció en los valores medios de la tasa *TCBM* y en las diferencias entre las medias del número de microestrías observadas antes y después de los experimentos (Tiempo 0 *vs.* Tiempo 5). Del mismo modo, ambos experimentos de erosión por ácidos se caracterizaron por

mostrar incrementos en la densidad de estrías (NT) después de la primera exposición (Tiempo 1), aunque no fueron estadísticamente significativos si se comparan con las observaciones previas (Tiempo 0) y posteriores (Tiempo 2) de la experimentación. Probablemente esto se debe a que los márgenes de los rasgos de microdesgaste se acentúan tras el efecto de estos ácidos producto de una eliminación inicial leve de la superficie del esmalte por desmineralización temprana y débil y/o por la eliminación de trazas minerales en el interior de los rasgos de desgaste, afectando la morfología de sus bordes y profundidad y evidenciando márgenes más nítidos. Después de la segunda exposición, se observó una disminución progresiva en la densidad de microestrías (NT) en ambos experimentos con ácidos, acompañado con un pequeño incremento de XT y ST en el caso de los dientes expuestos al ácido cítrico, pese a no ser estadísticamente significativos. El leve incremento inicial y la posterior disminución del número de microestrías de forma continuada a lo largo de ambos experimentos implicó que se observasen diferencias significativas entre las microestrías detectadas tras la primera exposición (Tiempo 1) y los últimos controles, es decir, desde el control del Tiempo 3 con el ácido acético y desde el Tiempo 4 en el caso del ácido cítrico.

Por tanto, si no se considera el incremento inicial de microestrías, se podría decir que la erosión por los ácidos empleados presenta un tendencia a la eliminación inicial de pequeñas microestrías, seguida de la obliteración o eliminación posterior de otras más largas, lo cual parece ser consistente con estudios previos (Teaford 1994; Puech et al. 1985; King et al. 1999b). Sin embargo, estas alteraciones en las superficies dentales en los estudios previos se observaron después de 48 horas de exposición al ácido cítrico con pH 2,16 (King et al. 1999b), tras el efecto del grabado con ácido fosfórico al 30% durante un minuto (Puech et al. 1985) o simplemente durante algunos segundos (Teaford 1994). En algunos casos, los resultados de diferentes estudios con un similar tipo de ácido llegan a conclusiones similares aunque con tiempos de exposición diferenciados (Teaford 1994; Puech et al. 1985) y que explica que ciertos agentes erosivos afectan al esmalte en períodos cortos de tiempo, sin necesidad de presentar tiempos de exposición prolongados. Estos estudios también indican que el efecto acídico sobre el esmalte puede eliminar rasgos microscópicos y afectar a otros en su morfología, por ejemplo evidenciando márgenes más nítidos.

En nuestro caso, este efecto de modificación de la abrasión *ante-mortem* en el esmalte ha sido igualmente detectado. No obstante, nuestros experimentos con ácidos (pH 4,5) muestran diferencias con respecto a los experimentos previos citados en relación al período necesario para la eliminación de las microestrías (Puech et al. 1985; Teaford 1994; King et al. 1999b), que únicamente ha podido ser registrada cuando se presentan daños significativos en las superficies observadas. Más allá de las posibles causas en el aumento relativo en la densidad de mi-

croestrías (en caso de que no continúe la desmineralización), es de destacar que la exposiciones a ácidos débiles podrían replantear los análisis del microdesgaste en especies o poblaciones que consumen alimentos ácidos (como críticos o ciertos insectos) o especímenes que presenten episodios de emesis, ya que a pesar del efecto búfer de la saliva (Imfeld 1996; Bardow et al. 2000; Humphrey & Williamson 2001) y al proceso dinámico de remineralización del esmalte dental (Arends & Cate Ten 1981), la pérdida de minerales y de dureza del tejido en las superficies de los dientes se debe a la erosión progresiva por ácido (Barbour & Rees 2004; Barbour et al. 2005; Cheng et al. 2009), aunque de forma más suave que en simulaciones de laboratorio *in vitro* (West et al. 1998; Barbour et al. 2005), pudiendo afectar a la medición de los patrones de microdesgaste. La acidez de algunos frutos ingeridos también podría explicar porqué las especies que consumen frutos y semillas presentan mayor complejidad en las texturas de sus superficies dentales, tal como se ha observado en el análisis del microdesgaste vestibular en Primates no-humanos (véase apartado *5.4*), extendiendo por tanto la causa de este patrón de textura no sólo a la abrasividad de los alimentos.

5.2. Análisis Discriminante Lineal (*LDA*) en homínidos

Nuestros resultados indican que las variables empleadas en los análisis de microdesgaste vestibular deben utilizarse e interpretarse con precaución al aplicar pruebas estadísticas multivariantes como los análisis discriminantes lineales (*LDA*), por lo que a partir de los datos obtenidos, se recomienda considerar con precaución los supuestos requeridos para estas pruebas cuando no se cumplen en las bases de datos configuradas. En especial, nuestros resultados sugieren evitar la generalización de conclusiones a partir de muestras pequeñas (sobretodo en relación al número de casos por categorías analizadas), coincidiendo con recomendaciones previas sobre el diseño de muestras para la aplicación de análisis discriminantes (Jain & Waller 1978; Williams 1983; White & Ruttenberg 2007; Hair et al. 2010; Strauss 2010; Kovarovic et al. 2011).

En base a los parámetros de evaluación resultantes de las múltiples series de *LDA* realizados sobre las diferentes submuestras de nuestro estudio, se evidencia que el poder discriminativo de las funciones discriminantes y los coeficientes discriminantes pueden cambiar sustancialmente si se agregan o se restan variables predictoras (independientes) en los modelos. Este efecto ocurre de igual modo cuando se modifican las variables categóricas o dependientes, es decir, cuando son modificadas las estructuras de las muestras analizadas, tanto al cambiar el tamaño de las mismas (n casos) como el número de individuos que conforman un grupo o el número de grupos o categorías analizadas (g grupos).

Aunque es ampliamente aceptado que los *LDA* son muy sensibles a la falta de normalidad multivariante (Huberty 1984; Norušis 1994; Tabachnick & Fidell 2007; Hair et al. 2010; Strauss 2010; Kovarovic et al. 2011), este supuesto no ha sido evaluado en este estudio. En nuestra investigación, todas variables de microdesgaste *SEM* vestibular analizadas mostraron distribuciones normales en todos los conjuntos de datos para todas las especies. Esta situación permite que la condición de homocedasticidad de las variables de microdesgaste vestibular pueda ser evaluada de forma más clara debido a que la igualdad entre las matrices de varianza-covarianza de las agrupaciones analizadas también es sensible a la falta de normalidad (DeGusta & Vrba 2003; Kovarovic et al. 2011). De todos los análisis discriminantes realizados en nuestro estudio, únicamente en los modelos discriminantes llevados a cabo sobre el *Conjunto de datos Test* y en algunos análisis realizados sobre los *Conjuntos de datos* 2 y 3 conformados por sólo una o dos funciones discriminantes cumplieron el supuesto *a priori* de homocedasticidad de las variables independientes. En el primer caso, la base de datos fue diseñada intencionadamente de esta manera, y en el segundo, probablemente el limitado número de predictores facilitó que la varianza del error de la variable dependiente fuera la misma, aunque indudablemente las características propias de la estructura de aquellos modelos influyeron. Probablemente, la gran cantidad de variables que definen las características de los patrones de microdesgaste vestibular (compuestas por un conjunto de 15 variables, véase Pérez-Pérez et al. 1994) y el elevado número de grupos o categorías (especies) para las que se analizan los conjuntos de datos dificultan mantener la igualdad en las matrices de varianza-covarianza. No obstante, pese a que se recalca la importancia del cumplimento de este supuesto *a priori* en los modelos discriminantes (Pinches 1980; Klecka 1980; Huberty 1984; Tabachnick & Fidell 2007; Plummer et al. 2008), en la literatura disponible son escasos los estudios que informen acerca de las diferencias en las matrices de covarianzas mediante los valores de la prueba de M de Box en los modelos realizados con variables de microdesgaste vestibular (Estebaranz et al. 2009a), indicando una ausencia general de atención a este supuesto estadístico. Es probable que los estudios de microdesgaste vestibular que hasta la fecha se han realizado cumplían este supuesto (Lalueza Fox et al. 1996a; Pérez-Pérez et al. 1999; Galbany et al. 2002, 2005a, 2009; Romero et al. 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Estebaranz et al. 2006a, 2012; Romero & De Juan 2007; Martínez et al. 2012), pero simplemente se ha obviado su análisis o no se ha cumplido pero no se tuvo en cuenta.

En el diseño de nuestro estudio se estableció la premisa que si las tasas de clasificación de los modelos discriminantes que realmente cumplen el supuesto de homocedasticidad presentasen menos error en la clasificación de los casos (*Conjunto de datos Test*) respecto a aquellos realizados sobre los otros conjuntos de da-

tos, entonces habría sido posible resaltar la importancia del cumplimiento de este requisito en los modelos discriminantes realizados con las variables de microdesgaste vestibular. Sin embargo, este supuesto no se produjo y los valores de la tasa de sobreajuste o *overfitting* (*OF*) de estos modelos no difirieron particularmente con respecto aquellos en los que se rechazó la H_0 de igualdad de matices de covarianzas al cambiar únicamente las condiciones de clasificación para el mismo número de predictores.

En contraposición, fue posible observar algunas diferencias en las tasas de clasificación correcta (*CC*) y las tasas de validación cruzada (*CV*) para el mismo número de predictores cuando se analizaron las muestras con grupos más homogéneos en cuanto al número de individuos por grupo (*Conjunto de datos* 4 y 5, y también *Conjunto de datos Test*), que aquellas muestras más heterogéneas (especialmente los *Conjuntos de datos* 1 y 3 analizados mediante el *método directo*). De este modo, nuestros resultados indican que para un óptimo análisis discriminante elaborado con las variables de microdesgaste vestibular, es de mayor trascendencia que los grupos que constituyan los modelos tengan no sólo el mayor número individuos posible, sino que mantengan tamaños muestrales similares, y en la medida de lo posible cumplan el supuesto de homocedasticidad (*p. ej.* transformando las variables mediante el método de *rank transformation*). En otras palabras, los resultados sugieren que la homocedasticidad por sí misma no es suficiente para garantizar mejores probabilidades de clasificación correcta de los casos, siendo acorde a recomendaciones previas de diversos estudios que indican que es posible la violación de este supuesto siempre y cuando los grupos sean lo suficientemente grandes (White & Ruttenberg, 2007; Tabachnick & Fidell 2007; Hair et al. 2010; Kovarovic et al. 2011).

Nuestros resultados confirman que a medida que aumentan las funciones que conforman los modelos discriminantes, el porcentaje de varianza acumulado en las dos primeras funciones disminuye, tal como muestran los autovalores de la primera función (*FD1*). Esto ocurre porque la varianza de los modelos se reparte en múltiples dimensiones discriminantes, lo que conlleva que aquellos análisis compuestos por gran cantidad de funciones representen una menor proporción de la variabilidad existente, constituyendo modelos menos robustos. De este modo, es importante que los modelos discriminantes presenten la mayor varianza posible en las dos primeras funciones, ya que estas dimensiones concentran la mayor parte de la puntuación discriminante de las variables predictoras, debido a que los modelos se generan de forma jerárquica y sus valores suelen ser representados para ilustrar los resultados. Dado que el número de funciones discriminantes es igual al número de grupos menos uno (o en su defecto igual al número de predictores, cuando el número de variables independientes es menor que el número de grupos), debe evitarse realizar modelos discriminantes con demasia-

dos grupos y variables, lo cual se evidencia en los modelos realizados con 15 a 8 predictores mediante el *método directo*, especialmente sobre los *Conjuntos de datos* 1 y 3. Nuestros resultados muestran que aquellos modelos compuestos por sólo dos o tres funciones discriminantes acumulan casi la totalidad de la varianza de los autovalores en las dos primeras funciones, como sucede en los análisis realizados con 2 o 3 predictores mediante el *método directo* y en gran parte de los análisis realizados mediante el *método por pasos* (algunos modelos presentan una sola función, que naturalmente explica el total de la variabilidad de los datos).

Por otro lado, en los conjuntos de datos estudiados se ha observado que los valores de *CC* fueron más altos cuando los análisis se realizaron con matrices de covarianza separadas por grupos para el mismo número de predictores incluidos en los modelos, especialmente si los casos se clasificaron considerando el tamaño de los grupos. En ausencia de validación cruzada, no obstante, no es posible disponer de referencias para comprobar la capacidad predictiva de las funciones discriminantes de los respetivos modelos, por lo que es difícil confiar en dichas tasas de clasificación, en especial si observamos que los resultados varían de forma considerable cuando cambian otras condiciones de clasificación *a priori*. Estos resultados denotan que la descomposición de la variancia entre los grupos se encuentra distribuida desigualmente entre ellos en función del tamaño de los grupos. Tales características fueron notablemente marcadas en el *Conjunto de datos* 1 y también, aunque en menor medida, en los *Conjuntos de datos* 2 y 3. Los resultados contrapuestos observados en las bases de datos (submuestras o conjuntos de datos) conformadas por grupos con similar número de individuos (por ejemplo, en los *Conjuntos de datos* 4, 5 y *Test*) corroboran esta observación, en los que las diferencias en la exactitud de clasificación fueron bastante más bajas que las observadas en los otros modelos para el mismo número de predictores incluidos. Las tasas de clasificación de los casos (*CC* y *CV*) en términos generales fueron más altas cuando los tamaños de los grupos determinaron las probabilidades de pertenencia, que cuando los grupos fueron consideraron con un igual tamaño, independientemente del método de selección de variables y de las matrices de covarianzas empleadas. De hecho, estudios previos dejan claro que la probabilidad de pertenencia a un grupo depende del tamaño de muestra (Lachenbruch & Goldstein 1979), particularmente en grupos con grandes covarianzas (Chan 2005), por lo que se sugiere considerar los tamaños de los grupos al asignar las probabilidades *a priori* dentro de un *LDA* (Marks & Dunn 1974; Lachenbruch & Goldstein 1979; Estebaranz et al. 2012). En consecuencia, nuestros resultados destacan la importancia de considerar el número de casos que conforman los grupos para la clasificación en los modelos discriminantes basados en variables de microdesgaste vestibular, auqnue usualmente estas muestras son limitadas en número de individuos (por la dificultad de obtención o ausencia de especímenes).

Cabe señalar que dado que la clasificación se basa en las funciones discriminantes y no en las variables originales, el empleo de matrices de covarianza separadas por grupos no siempre es equivalente a la discriminación cuadrática (James 1985; Norušis 1994; Strauss 2010), por lo que es un error suponer que la aplicación de esta opción (presente en ciertos programas estadísticos como *SPSS*®) garantizaría una correcta clasificación de los casos cuando se viole la condición de homocedasticidad en una base de datos o cuando exista desigualdad en el número de casos en las categorías analizadas. Por tal motivo, aunque hasta la fecha se ha empleado habitualmente una matriz de covarianza conjunta para los modelos discriminantes en estudios de microdesgaste vestibular (exceptuando algunos análisis; véase Pérez-Pérez et al. 1999, 2003), se recomienda utilizar otros programas informáticos que realmente contienen estas funcionalidades dentro de los paquetes estadísticos (por ejemplo: *R*, *SAS*® o *SYSTAT*®) para realizar modelos discriminantes basados en el cálculo de funciones cuadráticas (Plummer & Bishop 1994; Plummer et al. 2008), pues de otro modo los modelos continuarían basándose en funciones discriminantes lineales de Fisher.

El principio de parsimonia que impera en los estudios científicos sugiere basar las interpretaciones en el menor número posible de variables que proporcionen una solución más simple que otros modelos más complejos constituidos por un mayor número de variables. El diseño inicial de variables de microdesgaste vestibular (Pérez-Pérez et al. 1994) se basó en un gran número de variables predictoras con unidades métricas diferentes (densidad, longitus, varianza). Por ello, en nuestro estudio se ha evaluado la reducción de predictores en los modelos mediante dos procedimientos: por el *método paso a paso*, que conlleva un algoritmo automático que selecciona las variables con mayor poder discriminante en una determinada base de datos, y por una selección manual basada en la importancia otorgada a las variables de microdesgaste (Lalueza Fox et al. 1996a; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999, 2003; Galbany et al. 2005a, 2009; Galbany 2006; Romero et al. 2003; 2013; Romero & De Juan 2007; Alrousan 2009; Martínez 2010; Estebaranz 2011; Pinilla 2012) y a los antecedentes de colinealidad de algunas variables con respecto a otras (Estebaranz et al. 2012; Romero et al. 2013). Pese a que los resultados obtenidos provienen de una mezcla de ambos criterios de selección, pudiendo componer una evaluación compleja, se observan algunos elementos que permiten efectuar ciertas deducciones generales.

Las tasas de clasificación (*CC* y *CV*) y la lambda (λ) de Wilks del contraste de funciones presentaron valores más significativos cuando se aplicó el *método directo* para el mismo número de predictores y para similares condiciones *a priori* de clasificación en todos los conjuntos de datos; sin embargo, los valores de sobreajuste (*OF*) fueron inferiores en los modelos realizados con el método de inclusión de variables *por pasos*. Es ecir, el descarte de variables automático conlleva un

menor error en la clasificación de los casos. Por contra, ingresar todas las variables forzosamente en un modelo permite diferenciar mejor las medias multivariantes de los grupos analizados, aunque con mayor error asociado que en buena parte se puede atenuar cumpliendo los supuestos previos y ajustando los modelos a condiciones de clasificación *a priori* adecuadas a la muestra. Los predictores seleccionados por el método por pasos en todos los conjuntos de datos corresponden a la densidad de estrías de una o dos orientaciones del total de las microestrías cuantificadas (también fueron seleccionadas variables de longitud en ciertos modelos), por lo que con esta estrategia se estaría excluyendo un conjunto importante de información del microdesgaste. Por ejemplo, sobre el total de las 15 variables consideradas, 12 expresan características no redundantes del microdesgaste vestibular (desde un punto de vista informativo y conceptual) (Lalueza Fox et al. 1996a; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; Romero et al. 2013) y sólo tres variables (NT, XT y ST) son co-lineales con alguna otra de las otras 12. Cabe recordar que si en una interacción dada del procedimiento *stepwise* la variable seleccionada verifica que su tolerancia con respecto a las variables ya incluidas en la función discriminante es muy pequeña, entonces la variable no se incluye en dicha etapa, hecho que conlleva que cuanto mayor sea la tolerancia de una variable, un mayor conjunto de información independiente del resto de variables será recogida mientras que las otras serán eliminadas (Graham 2001; Prima & Yoshida 2010; Strauss 2010). Nuestros resultados muestran, en efecto, que las variables predictoras que finalmente son seleccionadas por el *método paso a paso* no son siempre las mismas en los diferentes conjuntos de datos analizados (a excepción de los modelos de 15 a 8 predictores), lo que dificulta la comparación de los distintos estudios, basados no sólo en diferentes especies sino también en diferentes variables. Otros estudios del microdesgaste basados en el *método paso a paso* han puesto ya de relieve esta selección heterogénea de variables (véase Lalueza Fox et al. 1996a; Galbany et al. 2002, 2005a; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Romero & De Juan 2007). A pesar de todo ello, no se desaconseja descartar el *método paso a paso* para la modelización de variables de microdesgaste vestibular, sino tomar en consideración las ventajas o inconvenientes de esta metodología ahora evaluada y, en particular, definir *a priori* qué variables pueden ser más informativas del patrón de microestriación y analizar si el método por pasos las incluye o no. También es aconsejable clarificar los objetivos finales de las modelizaciones y comprobar si la metodología *paso a paso* permite establecer la relevancia de ciertas variables en determinados conjunto de datos, contribuyendo a la caracterización del microdesgaste (Lalueza Fox et al. 1996a; Galbany et al. 2002, 2005a; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Romero & De Juan 2007).

Sin embargo, los resultados indican que no es recomendable basar la discriminación en un reducido número de variables, como en el caso de las tres o dos va-

riables de microdesgaste (NT, XT y/o ST), pues tanto las diferencias entre los grupos analizados como la capacidad predictiva de las funciones discriminantes mostró mejores resultados de discriminación en los modelos realizados con un mayor número de predictores, siendo evidente tanto por los valores de la λ de Wilks como de las tasas de clasificación correcta de los casos analizados. Usualmente los modelos discriminantes contemplan todas las variables disponibles de densidad y longitud de microestrías (Pérez-Pérez et al. 1999; Galbany et al. 2009; Romero et al. 2003; Estebaranz et al. 2006a, 2009a, 2012; Martínez et al. 2012), aunque a veces algunas variables son seleccionadas de forma automática mediante el método *método paso a paso* en ciertos estudios (Lalueza Fox et al. 1996a; Galbany et al. 2002, 2005a; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Romero & De Juan 2007) y, únicamente en uno de ellos, se seleccionaron sólo las variables NT y XT para confeccionar modelos discriminantes (Galbany & Pérez-Pérez 2004). Con todo, las variables de resumen del microdesgaste vestibular (NT, XT y ST) contienen, por si solas, información relevante a nivel poblacional (Lalueza Fox et al. 1993a-b, 1996a; Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; Galbany et al. 2005b, 2009; Romero et al. 2013).

Aunque con ciertos matices según el conjunto de datos analizados, los valores de la lambda (λ) de Wilks del contraste de funciones aumentaron a medida que se redujo el número de variables incluidas en los análisis, aunque en todos los conjuntos de datos se observó una reducción en las tasas *CC* y *CV* a medida que disminuyeron los predictores que conformaron los modelos discriminantes, independientemente de las condiciones previas de clasificación, coincidiendo con estudios previos (Tabachnick & Fidell 2007; Hair et al. 2010; Kovarovic et al. 2011). Estos resultados fueron especialmente evidentes en los análisis realizados por el *método directo* dado que el número de predictores incluidos en los modelos cambió de acuerdo a la variación en el número de variables seleccionadas inicialmente. En cambio, mediante el *método paso a paso* tales cambios en los parámetros no se observaron debido a que las variables predictoras que finalmente se incluyeron en los modelos de 15 a 8 predictores fueron las mismas en casi todos los casos, dando como resultado modelos similares. De este modo, nuestros resultados indican que a mayor número de predictores, los modelos discriminan o diferencian mejor las especies analizadas, así como también clasifican mejor los especímenes en base a los patrones de microdesgaste vestibular. Aún así, se sugiere no optar simplemente por realizar análisis discriminantes con el mayor número de variables independientes posible, ya que los errores de clasificación fueron también mayores cuanto más predictores se incluyeron en los modelos, tal como muestran las tasas de sobreajuste (*OF*), con valores más altos en los modelos con mayor número de predictores.

Los resultados obtenidos muestran, por otro lado, que en todos los conjuntos

de datos estudiados las variables ST, SH, SV, SDM y SMD se correlacionaron alta y positivamente (*r* Pearson) con XT, XH, XV, XDM y XMD, por lo que gran parte de las variables de microdesgaste vestibular no cumplen el requisito de ausencia de colinealidad en la aplicación de los *LDA*. De hecho, usualmente las correlaciones alcanzaron valores *r*~0,8, e incluso, en el *Conjunto de datos* 2 *r*>0,9 entre ST/XT y SMD/XSM. Una posible explicación de estas correlaciones es a la mayor variabilidad en las longitudes de las microestrías en presencia de rasgos microscópicos de mayor longitud y que como resultado expresa un incremento de la longitud media total (efecto sobre la media de valores extremos). De este modo, para evitar la violación de no colinealidad entre las variables independientes y para reducir el número de variables consideradas en los modelos, con la finalidad de reducir los errores de clasificación, se sugiere no incluir las variables de la desviación estándar de las longitudes de las microestrías (S) en la conformación de los modelos discriminantes, acorde a recomendaciones previas para la aplicación de análisis de componentes principales (*PCA*) en el estudio de los patrones del microdesgaste vestibular (Romero et al. 2013).

A su vez, pese a que la discriminación entre grupos fue mayor (en base a los valores de la λ de Wilks) en los análisis que incluyeron las variables de resumen (NT, XT y ST) junto a las 8 variables de microdesgaste vestibular y se lograron tasas *CC* más altas, los modelos obtenidos con estas variables resumen también presentaron mayores tasas de sobreajuste (*OF*). Las tres variables totales también se relacionaron linealmente con el resto de variables independientes en todos los conjuntos de datos analizados, si bien con valores de correlación más moderados que los observados entre las variables de la desviación estándar de las longitudes de las microestrías (S) y las correspondientes variables de las longitudes medias de las microestrías (X). En consecuencia, los resultados sugieren incluir en la modelización únicamente las variables que informan sobre la densidad y longitud media de las microestrías en cada una de las orientaciones (NV, XV, NH, XH, NDM, XDM, NMD, XMD), sin incluir las totales, para evitar errores de clasificación relacionados con la colinealidad entre las variables independientes en modelos multivariantes paramétricos.

Finalmente, los resultados obtenidos confirman que los valores de los parámetros resultantes de los *LDA* dependen de los predictores utilizados para crear las funciones discriminantes, así como del poder discriminatorio de los mismos, del tamaño de las muestras, del número de grupos analizados y, sin duda, del cumplimiento de los supuestos estadísticos. Ahora bien, la disponibilidad de especímenes en el registro fósil determina, al fin y al cabo, el tamaño de los grupos; en gran medida también en las colecciones de Primates no-humanos actuales disponibles, donde a veces el número de casos depende de la preservación de esmalte. Sin embargo, a pesar de contar con muestras pequeñas para ciertos gru-

pos, es posible realizar *LDA* satisfactorios si se consideran cuidadosamente la estructura de los grupos a incluir en los análisis y los predictores que serán empleados para configurar los modelos. No debe obviarse la verificación, en la medida de lo posible, de los supuestos estadísticos como la normalidad multivariante, la independencia de las observaciones, el número de grupos y los casos por grupo, la no colinealidad de las variables predictoras y la homocedasticidad. Por último, se recomienda realizar pruebas de verificación, por ejemplo vía *stepwise*, y considerar los resultados de validación cruzada antes de estimar la robustez de los resultados mediante análisis exploratorios, así como mostrar los resultados de clasificación correcta definitivos.

5.3. Textura del microdesgaste vestibular en Primates no-humanos

Los resultados del análisis de textura del microdesgaste-vestibular muestran claras diferencias entre los taxones de Primates no-humanos analizados en función de sus adaptaciones alimentarias. Esta asociación se evidenció en todos los parámetros de textura utilizados, per particularmente en la complejidad (*Asfc*) y el volumen de la textura del microdesgaste (*Tfv*). Sin embargo, el análisis de la complejidad en las superficies vestibulares del esmalte, aunque informa significativamente sobre el carácter abrasivo de la dieta de los primates, parece alcanzar valores ligeramente más bajos que los obtenidos sobre superficies oclusales, ya sea en muestras de Primates no-humanos actuales (Scott et al. 2006, 2009, 2012, Krueger et al. 2008; Shapiro et al. 2013; Teaford et al. 2013), de homininos fósiles (Scott et al. 2005, Ungar et al. 2008a-b, 2010a-c, 2012a; Ungar & Scott 2009; Daegling et al. 2011; El-Zaatari et al. 2011; Krueger & Ungar 2012; Krueger 2013) como en otras especies de mamíferos (Ungar et al. 2003, 2007; Prideaux et al. 2009; Stynder et al. 2012; Scott 2012; Scott & O'Hara 2013; Haupt et al. 2013). En este contexto, nuestros resultados indican que el 77% de la varianza de los parámetros de textura obtenidos en Primates no-humanos actuales depende en mayor medida del género (λ=0,770 para la prueba MANOVA) que de la especie (λ=0,230), como se observó tambien en Primates antropoides en superfícies oclusales (λ= 0,351 y λ=0,297 respectivamente; Scott et al. 2012), lo cual indica que el análisis de microdesgaste en 3D en ambas superficies detecta diferencias interespecíficas relacionadas con la textura del esmalte.

5.3.1. Parámetros de textura en las superficies vestibulares de los molares

Nuestros resultados indican que la complejidad en la textura (*Asfc*) es el parámetro fundamental que permite distinguir las diferencias en el microdesgaste vestibular, mientras que la anisotropía (*epLsar*) muestra un papel complementario, sin mostrar grandes diferencias entre los taxones analizados, a diferencia de

lo observado en superficies oclusales (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Ungar et al. 2007, 2010a-b). Además, la anisotropía motró resultados inversos a la complejidad, coincidiendo con las observaciones sobre la textura del microdesgaste en superficies oclusales (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Prideaux et al. 2009; Schubert et al. 2010; Ungar et al. 2007, 2010a-b). Nuestros resultados indican que a medida que las texturas es menos compleja, los caracteres del microdesgaste registran una dirección dominante, y que las superficies vestibulares con textura más compleja presentan valores bajos de variación en la orientación de las abrasiones, sin que esto se pueda relacionar con la incidencia de *pits*, ausente en superficies vestibulares, como proponen por el contrario los análisis de textura sobre las superficies oclusales (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Ungar et al. 2007, 2010a-b).

Scott et al. (2012) propusieron la adopción de puntos de corte de los valores de anisotropía que permitieran estandarizar la interpretación de los tipos dietas de las especies examinadas (para la complejidad 2,00 y para la anisotropía 0,005). Sin embargo, nuestros resultados muestran valores más bajos que los propuestos y si nos basáramos en tal sugerencia todos los taxones analizados en nuestra muestra serían considerados como texturas poco complejas. Además, los resultados de anisotropía entre los taxones en nuestro estudio no muestran diferencias significativas, sólo tendencias; por tanto, los valores de *Asfc* y *epLsar* obtenidos sugieren descartar dicha propuesta de punto de corte para las superficies vestibulares, ya que deriva de los análisis de superficies oclusales (Ungar et al. 2007; Prideaux et al. 2009; Scott et al. 2012). En consecuencia, los bajos valores en complejidad y anisotropía observados en las superficies vestibulares en comparación a estudios previos de la textura del microdesgaste oclusal de Primates antropoides (Scott et al. 2012) y la falta de claras diferencias entre los taxones analizados en nuestro estudio mediante la variable *epLsar*, se explicarían fundamentalmente por la inexistencia de *pits*, rasgos característicos de superficies oclusales**.** Por otro lado, cabe destacar la relación inversa que muestran los parámetros *Asfc* y *Scm*, siendo significativos en cuatro de los taxones analizados de nuestra muestra. Estos resultados se corresponden con lo observado en los análisis de la textura del microdesgaste de las superficies oclusales, aunque con intensidad menor (véase Tabla 1 de Scott et al. 2006) debido a que probablemente en la superficie oclusal se analizaron todos los campos de visión en conjunto (Scott et al. 2006), en cambio, en nuestra muestra, las correlaciones han sido analizadas taxón por taxón. Esta relación entre parámetros indicaría que cuando la complejidad es medida a escalas más finas, las superficies presentarían mayor rugosidad, lo que confirma que la complejidad es sensible a la escala con que se mide.

Únicamente algunos de los taxones analizados mostraron correlaciones significativas entre las variables de microdesgaste 2D y los parámetros de textura obtenidos del microdesgaste vestibular. Por ejemplo, se observaron relaciones ais-

ladas entre XT y ST con $HAsfc_{81}$ y *Tfv* en *C. aethiops*, *Colobus sp.* y *P. troglodytes*, lo cual sugiere que no es posible proponer una relación directa entre las variables utilizadas por ambas técnicas de análisis. Por otra parte, las correlaciones positivas y normalmente altas entre $HAsfc_{81}$ y $HAsfc_{9}$ en casi todos los grupos taxonómicos (excepto *Cercocebus/Mandrillus* que pese a ser positiva no fue estadísticamente significativa) sugieren que basta emplear uno de los parámetros de heterogeneidad para los análisis de textura en las superficies vestibulares. En este sentido, cuando la heterogeneidad de la complejidad de la textura del microdesgaste fue medida mediante una cuadrícula de 9x9 celdas, las variaciones entre los taxones fueron más manifiestas, evidenciando más sensibilidad a menor escala de medición, por lo que se sugiere emplear $HAsfc_{81}$ para detectar diferencias en la heterogeneidad de las texturas en las superficies vestibulares.

Diferentes estudios en a la superficie oclusal sugieren asociar un complejidad elevada a una mayor frecuencia de *pits* y una mayor anisotropía a una mayor presencia de rasgos abrasivos lineales (Ungar et al. 2003, 2007, 2008; Scott et al. 2006, 2012), siendo indicativos del tipo de alimentación y de masticación. Consecuentemente, la dicotomía entre complejidad y anisotropía permite distinguir a los herbívoros ramoneadores (*browsers*) de aquellos que pastorean (*grazers*) (Ungar et al. 2003, 2007; Scott 2012) y entre primates que consumen alimentos resistentes (*tough foods*) de aquellos que ingieren productos duros/quebradizos (*hard/brittle items*) (Scott et al. 2005, 2006, 2009, 2012). Esta dicotomía se extiende incluso a especies de marsupiales que pastorean (Prideaux et al. 2009) e incluso, entre diferentes mamíferos carnívoros, tales como chitas, leones y hienas, que mastican, y usualmente quiebran, huesos de forma diferenciada durante la ingesta de carne (Schubert et al. 2010; Ungar et al. 2010b; DeSantis et al. 2012). En cambio, los estudios sobre el microdesgaste vestibular indican que estas superficies presentan esencialmente microestrías (siendo rara la presencia de *pits*, que son muy pequeños cuando se presentan), debido a que la superficie vestibular no se encuentra afectada por el contacto interdental durante la masticación (Puech & Pan 1980; Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Lalueza Fox et al. 1994; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999, 2003). Por ello, no es posible caracterizar la textura de las superficies vestibulares de forma directa como si hubieran procesado alimentos duros/quebradizos (*hard/brittle items*) o alimentos resistentes (*tough foods*), aunque a juzgar por nuestros resultados, la variabilidad y las diferencias de texturas observadas se relacionan con el tipo de alimentación, así como probablemente con ciertos aspectos de la masticación. Son necesarios estudios que respalden esta hipótesis y que involucren a todas las estructuras masticatorias, en especial el papel ejercido por la musculatura.

Diversos análisis de microdesgaste sobre las superficies vestibulares de molares de homínidos fósiles (Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Lalueza Fox et al.

1996a; Pérez-Pérez et al. 1999, 2004; Estebaranz et al. 2009, 2012), Primates no humanos actuales (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a, 2009; Ungar & Teaford 1996) y humanos actuales *in vivo* (Romero & De Juan 2006; Romero et al. 2009, 2012) indican que la abrasividad de los alimentos se relaciona esencialmente con la incidencia de rasgos de microdesgaste (densidad de microestrías) presentes sobre las superficies vestibulares (Pérez-Pérez 1990; Ungar & Teaford 1996; Galbany 2006; Martínez 2010; Estebaranz 2011; Pinilla 2012), ya sea por elementos intrínsecos en los alimentos, como fitolitos (Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Lalueza Fox et al. 1996b; Pérez-Pérez et al. 1999), o partículas extrínsecas, como polvo del suelo (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Ungar & Teaford 1996) o partículas abrasivas procedentes del procesamiento de los alimentos (Romero et al. 2003, 2004, 2012; Pérez-Pérez 2004; Pérez-Pérez et al. 2003; Polo-Cerdá et al. 2007). De este modo, frente a la divergencia entre las características de los patrones de microdesgaste de las superficies oclusales (*pis*/microestrías) y vestibulares (densidad y longitud de microestrías), es lógico esperar que las superficies de esmalte compuestas únicamente por microestrías debieran obedecer a un modelo de textura diferente al observado sobre las superficies oclusales. La ausencia de relaciones lineales entre la densidad del microdesgaste (NT) y cualesquiera de los parámetros de microtextura (en especial con *Asfc*) en todos los taxones analizados en nuestro estudio, sugiere que no se deben realizar asociaciones directas entre los resultados de microdesgaste obtenidos con una u otra metodología de análisis y que altas complejidades no involucran necesariamente altas densidades en microestrías. De hecho, dos de los taxones (*Cercopithecus sp*. y *C. aethiops*) que han mostrado mayor densidad de microestrías en estudios previos (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a; Estebaranz et al. 2009, 2012) no sólo no muestran correlaciones significativas entre estas variables, sino que además fueron levemente negativas. No obstante, también nuestros resultados indican que la variabilidad interespecífica observada en los patrones de microdesgaste vestibular mediante los parámetros de textura distinguen los grupos de especies en una dirección similar a las observadas en los estudios del microdesgaste vestibular en 2D (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2002, 2005a, 2009; Estebaranz et al. 2012), en especial teniendo en cuenta los resultados de complejidad.

5.3.2. Textura del microdesgaste en Primates no-humanos y el tipo de dieta

La amplia variabilidad y diferencias observadas entre los parámetros de textura proporcionan un adecuado soporte para vincular las características de las rugosidades del microdesgaste vestibular con el comportamiento alimentario de los Primates antropoides estudiados. Por ejemplo, teniendo en cuenta principalmente las complejidades (*Asfc*), observamos que los primates *Cercopithecoidea* con elevada ingesta de frutas y semillas (como los taxones *Cercopithecus sp.*, *C.*

aethiops y *Cercocebus/Mandrillus*) se diferencian de los cercopitécidos que presentan dietas y entornos ecológicos diferentes, como los colobos y los babuinos, así como de los primates *Hominoidea* analizados, como el *G. gorilla* y *P. troglodytes*.

Cercopitécidos frugívoros-granívoros. Los tres taxones *Cercopithecoidea* analizados (*Cercopithecus sp., C. aethiops* y *Cercocebus/Mandrillus*) mostraron altos valores de *Asfc* y *Tfv*, indicando patrones de microdesgaste con marcada rugosidad y microestrías profundas, al menos en un grado más elevado que el resto de primates estudiados y, en especial, respecto a los babuinos y hominoideos. Este es un resultado relevante debido a que estos tres taxones son altamente frugívoros-granívoros (Fleagle 1999; Lee & Hauser 1998; Gilbert 2007; Tweheyo & Obua 2001; McGraw & Fleagle 2006). A su vez, la baja anisotropía observada en el microdesgaste vestibular de dichos taxones comparada con el resto de la muestra, aunque no sea estadísticamente significativa, sugiere que el patrón de microestrías no se caracterizaría por una orientación dominante. Nuestros resultados en complejidad y anisotropía son consistentes con los observados en análisis previos de textura del microdesgaste oclusal en primates que ingieren alimentos duros/frágiles (*hard/brittle foods*) (Scott et al. 2005, 2006, 2012; Krueger et al. 2008; Ungar 2009), tales como nueces de palma, en el caso de los platirrinos *Cebus apella* (Norconk et al. 2009; Wright et al. 2009), o frutas, cortezas y semillas, aunque sea ocasionalmente como alimentos de reserva (*fallback foods)*, como en el caso de los cercopitécidos *Lophocebus albigena* (Lambert et al. 2004). Además, en un estudio de las texturas del microdesgaste en superficies oclusales sobre una amplia muestra de Primates antropoides (Scott et al. 2012), se observó que *Cercocebus atys* presentó superficies evidentemente complejas e isotrópicas, siendo estos considerados como primates de indiscutible consumo de alimentos duros (McGraw et al. 2010 ; Daegling et al. 2011).

A pesar de que las superficies de esmalte vestibular no experimentan fuerzas de impacto directo causadas por el contacto entre dientes (Puech & Pan 1980; Lalueza Fox & Pérez-Pérez 1993; Pérez-Pérez et al. 1994; 2003; Pérez-Pérez 2004), los resultados de textura vestibular obtenidos pueden ser explicados en términos de consumo de alimentos que requieren intensa trituración, tales como dietas basadas en alimentos duros, al menos estacionalmente. En este sentido, las altas complejidades de las superficies vestibulares de los taxones *Cercopithecus sp., C. aethiops* y *Cercocebus/Mandrillus* se corresponde con las altas densidades en microestrías observadas mediante micrografías *SEM* en 2D en las mismas especies de cercopitécidos, comparados con otras especies primates de hábitats boscosos y de sabana abierta (Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al. 2005a; Estebaranz et al. 2012), en donde se asoció el alto número de microestrías vestibulares con la ingesta de semillas o frutos con exocarpos duros (Fleagle 1999; Lee & Hauser 1998; Gilbert 2007). Pese a esto, en los tres taxones *Cercopithecoidea* de nuestro es-

tudio no se observaron relaciones lineales significativas entre la complejidad de las superficies y el número de microestrías presentes (*Asfc* y NT), aunque gran parte de los casos analizados en dichos estudios previos (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005; Estebaranz et al. 2012) son los mismos que se examinaron en nuestra muestra, especialmente aquellos pertenecientes a los taxones *Cercopithecus sp.* y *Cercocebus/Mandrillus*, y también, a que diversos estudios previos en el análisis del microdesgaste vestibular sugieren que la alta densidad de microestrías se relacionaría con alimentos más abrasivos y duros (Pérez-Pérez et al. 2003; Estebaranz et al. 2012; Romero et al. 2012). Asimismo, la elevada densidad de rasgos de microdesgaste sobre las superficies no-oclusales que muestran los cercopitécidos que ingieren frutas, semillas y/o insectos (Ungar & Teaford 1996; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a) también se corresponde con los resultados obtenidos en especies de cercopitécidos frugívoros y de bosques tropicales cerrados (Teaford & Walker 1984; Teaford 1994).

Si bien algunos cercopitécidos, como *C. mitis* y *C. neglectus*, ocupan hábitats de bosque cerrado y están adaptados a dietas que incluyen insectos, flores y otras partes de las plantas, son en su mayoría frugívoros (Beeson et al. 1996; Fleagle 1999). A su vez, pese a que distintos estudios indican que las preferencias alimentarias de *Chlorocebus aethiops* se basan principalmente en el consumo de frutas, también incluyen semillas y hojas, cuya ingesta depende en gran medida de fluctuaciones estacionales (Lee 1984; Lee & Hauser 1998). Por otro lado, tanto *Mandrillus* como *Cercocebus* son monos terrestres que viven en ambientes boscosos y se alimentan principalmente de lo que recogen del suelo del bosque, lo que define una dieta frugívora-granívora (Fleagle & McGraw, 1999; McGraw & Fleagle 2006; Gilbert 2007). En este sentido, algunos estudios documentan que en *Mandrillus* el consumo de frutos y semillas llega a representar casi el 90% de su dieta (Lahm 1986). Además, la composición de la dieta de los *Cercocebus/Mandrillus* probablemente está afectada por la presencia de partículas abrasivas de polvo provenientes del suelo, que se expresa de igual modo en la presencia de superficies de esmalte afectadas por desgaste (Galbany et al. 2014) y microdesgaste en especies con elementos terrestres en su alimentación (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Ungar & Teaford 1996)

Nuestros resultados indican que las abrasiones vestibulares de *C. torquatus* y *M. sphinx* presentan rasgos microscópicos más gruesos en comparación a aquellas presentes en *Cercopithecus sp.*, puesto que los valores de *Smc* fueron más elevados, aunque no significativamente. Por consiguiente, frente a la imposibilidad de relacionar la complejidad de las superficies con la densidad o la longitud de las microestrías (al menos no como una correlación lineal), es probable que el aumento en la complejidad en estas superficies se explique por superposición (tanto de forma paralela como entrecruzada) y segmentación de estrías, como in-

dican los valores de heterogeneidad en los tres taxones. Del mismo modo, es posible que parte de los altos valores en complejidad de las especies que consumen alimentos de mayor dureza se deba a que algunos segmentos de los bordes de las microestrías presenten una morfología irregular, ya sea por debilitamiento del esmalte debido a la acidez de ciertos alimentos y/o por el impacto de elementos duros en los bordes de éstas durante la masticación posterior a su formación. Sin embargo, para comprobar estas suposiciones es necesario que el análisis de la textura del microdesgaste considere estos factores.

Colobos. Los colobos mostraron superficies vestibulares menos rugosas que los cercopitécidos que ingieren preferentemente frutas y semillas (en especial *Cercopithecus sp*.), así como también se distinguieron de *P. anubis,* presentando superficies más complejas; es decir, se diferenciaron de los taxones con valores más extremos de complejidad. Las diferencias observadas respecto a los cercopitécidos con mayor ingesta de alimentos duros se encuentran dentro de lo esperado, ya que los colobos son especialistas en el consumo de hojas (Davies & Oates 1994; Usongo & Amubode 2001; Chapman & Pavelka 2005). Estudios previos de la textura del microdesgaste en las superficies oclusales asocian los bajos niveles de complejidad y alta anisotropía a especies que consumen alimentos definidos como resistentes en su procesamiento mecánico (*tough*) (Ungar et al. 2007; Scott et al., 2012; Prideaux et al. 2009), tales como hojas y hierbas, y que requieren movimientos masticatorios de tipo cizalla (Ungar et al. 2004, 2007, 2012a; Ungar 2010; Schubert et al. 2010), como para dietas folívoras como en *C. guereza* (Scott et al. 2012). El análisis del microdesgaste vestibular 2D en colobos (Ungar & Teaford 1996; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005) muestra una baja densidad de estrías, mayoritariamente cortas, aunque con cierta presencia de microestrías de mayor tamaño que aumentaron la rugosidad de las superficies, aunque la anisotropía no distinguieron significativamente a los colobos de los otros taxones.

Considerando el tipo de dieta de los colóbidos, era de esperar que mostrara superficies aún menos complejas, así como notoriamente más anisotrópicas. Aunque la caracterización de la textura en base exclusivamente a microestriaciones no parece haber influenciado los valores moderados en complejidad y anisotropía observados, es posible que la dieta de los colobinos no sea estrictamente folívora. Si bien se ha observado que los colobos son cercopitécidos esencialmente folívoros (Davies & Oates 1994), también se han documentado algunos grupos que consumen semillas y frutas (DaSilva, 1992; Davies et al. 1999, Daegling & McGraw 2001), hecho que podría explicar los valores moderados de complejidad y anisotropía observados en *Colobus sp*. y se justificaría la cercanía de estos a los resultados de los primates hominoideos analizados, en especial los chimpancés, quienes presentan dietas más complejas en cuanto a la variabilidad del consumo

de alimentos (Tutin 1999; Tweheyo & Obua 2001). De manera similar, los patrones de complejidad y anisotropía en las superficies oclusales de *C. polykomos* y *P. badius* fueron asociados a dietas folívoras con un porcentaje de al menos un 25% de semillas duras, en contraste con otras especies de colobos que se alimentan casi exclusivamente de hojas, como los *C. guereza* (Scott et al. 2012). También es probable que los valores relativamente altos de complejidad observados en los colobos se deban a otras causas, no necesariamente excluyentes, como la presencia de pátinas, el fenómeno *prism plucking* o, simplemente, la variabilidad en el ancho de las microestrías. Las pátinas consisten en una capa mineral o cálculo sobre las superficies de los dientes que han sido observadas en especies de colobos a nivel microscópico (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a). Estas pátinas servirían de protección para reducir el efecto abrasivo o erosivo de la dieta en algunos folívoros, por lo que su presencia en las superficies vestibulares dificultaría la génesis de microestrías, protegiendo el esmalte de agentes extrínsecos durante la masticación, lo que explicaría la baja densidad de abrasiones registradas en el esmalte vestibular (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a; Estebaranz et al. 2012). En nuestro caso, las pátinas podrían haber causado un aumento de la rugosidad vestibular respecto a lo esperado en folívoros. Al mismo tiempo, la alta variabilidad observada en la rugosidad de las superficies sustenta la idea de la existencia de zonas (aunque sean pequeñas) de pátinas que aumentan la complejidad de la textura superficial algo más de lo esperado. Además, entre las especies analizadas *Colobus sp.* mostró los valores más elevados de heterogeneidad para ambas variables ($HAsfc_9$ y $HAsfc_{81}$), sugiriendo que los rasgos de microdesgaste se distribuyen de forma no homogénea sobre las superficies, tanto en forma como en tamaño, indicando de igual modo que podrían haber sido producidos por agentes abrasivos tanto gruesos como finos. Por su parte, la variabilidad en el ancho de las microestrías se expresa en los valores de heterogeneidad y *Scm* observados en algunos especímenes de colobos. En particular, los valores elevados de *Scm* registrados indicarían que dentro del taxon existen especímenes cuya complejidad se corresponderían con microestrías de mayor tamaño.

El llamado fenómeno "desplume de prismas" (en inglés, *prism plucking*) se refiere al proceso de desgaste que conlleva una exposición de los prismas del esmalte y que produce como resultado un aumento en la rugosidad de la superficie analizada (Walker 1984; Teaford & Runestad 1992; Ungar et al. 2007). Este fenómeno ha sido vinculado al aumento en la frecuencia de pequeños *pits* (Teaford & Oyen 1986; Teaford & Runestad 1992) y mayor complejidad (Ungar et al. 2007; 2012a) en las superficies oclusales, expuestas esencialmente a fuerzas masticatorias laterales, asociada al consumo de alimentos resistentes (*tough*), como gramíneas y hojas (Walker 1984; Teaford & Runestad 1992). Es posible que en los coló-

bidos pudiera existir cierto contacto lateral en las superficies vestibulares durante la oclusión que provocara la exposición de prismas. Es incluso plausible que algún factor químico afectase a la rugosidad del esmalte, como la presencia de taninos o la baja acidez de algún alimento, causando un resultado similar al "desplume de prismas" (Ungar et al. 2007).

Babuinos. En el extremo opuesto de los cercopitécidos, *P. anubis* presentó las superficies vestibulares con la menor complejidad (*Asfc*) y, al mismo tiempo, elevados valores de anisotropía (*epLsar*), aunque no significativos. Estos resultados sugieren que las superficies analizadas presentan patrones de microdesgaste poco rugosos y con microestrías con una dirección dominante y no muy profundas, esto último en base a los bajos valores de *Tfv*. Este patrón responde a la expresión de microestrías paralelas y largas en *P. anubis*, tal como indican los resultados sobre la variabilidad del microdesgaste vestibular en 2D que incluyó los especímenes analizados en el presente estudio (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a; Estebaranz et al. 2012). Estos resultados sugieren que es la presencia de abrasivos extrínsecos la causa principal del patrón de desgaste microscópico en especies de hábitos terrestres (Galbany & Pérez-Pérez 2004). De igual modo se explicarían los valores de anisotropía, ya que el arrastre de dichas partículas podría haber causado grupos de microestrías paralelas sobre el esmalte.

En este contexto, nuestros resultados son compatibles con un modelo de abrasión realizado por la ingesta de los llamados alimentos resistentes o *tough foods* (Ungar et al. 2004, 2007, 2008, 2012a; Scott et al. 2005, 2012; Ungar 2010; Schubert et al. 2010) que causaría una abrasión por la interacción diente-alimento-diente y con movimientos de masticación tipo cizallamiento (s*hearing*) o molienda (*grinding*) entre las superficies oclusales de los dientes postcaninos (Ungar et al. 2007, 2012a; Scott et al. 2012). Sin embargo, debido a la ausencia de contacto interdental en las superficies vestibulares, para que se forme este patrón de textura del microdesgaste, caracterizado por una baja complejidad y elevada anisotropía (y conformado por microestrías largas), es necesaria la presencia de alimentos abrasivos que deben ser arrastrados sobre el esmalte con suficiente presión, de forma repetida y durante un tiempo prolongado. En este sentido, la presencia de abazones en las mejillas de los papiones podría explicar las características de la textura del microdesgaste observadas, aunque dichas estructuras también están presentes en otros primates cercopitecos, como *Cercopithecus sp., C. aethiops* y *Cercocebus/Mandrillus*, y éstos han mostrado un patrón de microdesgaste completamente diferente a *P. anubis*, con elevada complejidad y relativamente baja anisotropía, así como alta densidad de microestrías en 2D (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany et al. 2005a; Estebaranz et al. 2009, 2012). Este hecho implica que la sola presencia de abazones no explicaría determinados patrones de microdesgaste vestibular (Ungar & Teaford 1996; Grine et al. 2012), pero tampoco denotan

que esta anatomía particular no tenga un efecto en la conformación del microdesgaste. Sin duda, las diferencias en los patrones de textura se podrían explicar por los tipos de alimentos ingeridos por unas y otras especies, siendo atribuible a alimentos resistentes en *P. anubis* y a alimentos duros/frágiles en los cercopitécidos frugívoro-granívoros. Así, es probable que los abazones aumenten el período de tiempo en que los alimentos están en contacto con las superficies del esmalte, exacerbando los rasgos de microdesgaste en términos generales. No obstante, también es plausible que la fuerza y dirección ejercida por la musculatura de las mejillas sobre el bolo alimenticio sea diferente en especies con abazones, en particular en los babuinos, produciendo los patrones de textura observados.

Por otro lado, nuestros resultados se contradicen con las observaciones realizadas sobre las superficies oclusales y no-oclusales de molares en babuinos (Daegling & Grine 1999, Ungar & Teaford 1996; Scott et al. 2012), en los cuales *Papio cynocephalus* y *Papio ursinus* se caracterizaron por una elevada frecuencia de *pits* en las superficies oclusales (Daegling & Grine 1999). La discordancia con los resultados de textura observados en *Papio anubis* en nuestro estudio se podrían atribuir a diferencias en la composición de los alimentos entre las poblaciones de babuinos, a discrepancias en la conformación de los patrones de microdesgaste entre ambos tipos de superficies dentales o, sencillamente, a la metodología de análisis empleada. Esta última opción queda, sin embrago, descartada dado que los babuinos también mostraron altos niveles de complejidad y baja anisotropía en análisis de la textura del microdesgaste oclusal (Scott et al. 2012). A su vez, la alta incidencia de rasgos de microdesgaste en superficies no-oclusales, tanto en *P. cynocephalus* como *P. ursinus* (Ungar & Teaford 1996), sugiere que la disimilitud con *P. anubis* se asocian al tipo y composición de los alimentos ingeridos. Sin embargo, esto no excluye que también pudieran existir diferencias en la influencia de los movimientos musculares de las mejillas entre las diferentes especies, los cuáles podrían ser diferentes según los alimentos ingeridos.

En base a los patrones de textura obtenidos y a los resultados de los análisis de microdesgaste 2D, y de acuerdo a las estrategias de alimentación en babuinos que combinan flexibilidad y amplitud con la selectividad (Whiten et al. 1991), los *P. anubis* analizados probablemente mantuvieron una dieta basada en la ingesta de alimentos abrasivos y resistentes que debieron ser arrastrados constantemente sobres las superficies vestibulares de los molares, como pueden ser tallos herbáceos, tubérculos subterráneos y rizomas (*Underground Storage Organs* o *USOs*), abundantes en las sabanas donde habitan preferentemente (Altmann & Altmann 1973; Hill & Dunbar 2002).

Primates hominoideos. Los *Hominoidea* analizados difieren significativamente de los *Cercopithecoidea* en la texturas del microdesgaste vestibular, en particular

respecto a los cercopitécidos con dietas frugívoro-granívoras que presentaron superficies más complejas (en especial al comparar *Cercopithecus sp.* con *P. troglodytes*). A su vez, *Gorilla* y *Pan* no mostraron diferencias marcadas en sus texturas del microdesgaste respecto a los colobos (aunque en la heterogeneidad de la complejidad estos se diferenciaron significativamente respecto a gran parte de los taxones) y especialmente respecto a los babuinos, que mostraron patrones de textura vestibular cercanos a los de los chimpancés. Nuestros resultados sugieren que las diferencias en las texturas se relacionan en mayor medida con la dieta y ecología que con diferencias taxonómicas, al menos a nivel de superfamilia, tal como sugieren otros estudios del microdesgaste vestibular en 2D (Galbany et al. 2005a, 2009).

Por otro lado, *Hominoidea* y *Cercopithecoidea* sólo se diferenciaron en la complejidad de sus texturas del microdesgaste, presentando gran similitud entre ellos en el resto de los parámetros de textura**.** Estos hallazgos se corresponden de igual modo con observaciones previas (Galbany et al. 2005a; Estebaranz et al. 2012), que mostraron densidades de microestrías más bajas y patrones más homogéneos en *Hominoidea* que en *Cercopithecoidea*, especialmente en las especies más frugívoras (aunque también se diferenciaron de los colobos, pero debido a que estos presentaron microestrías muy cortas). Adicionalmente, los *Hominoidea* analizados exhibieron los valores más bajos en *Tfv* respecto a casi todos los taxones *Cercopithecoidea* (exceptuando a *P. anubis*), siendo significativamente menor en *G. gorilla*, lo que sugiere que los rasgos de microdesgaste no fueron muy profundos, sobretodo comparados con casi la totalidad de especies de *Cercopithecoidea*.

Los *Hominoidea* no mostraron diferencias significativas con ningún taxón en anisotropía y los valores de *epLsar* de *G. gorilla* y *P. troglodytes* se superponerse con el resto de especies dentro de la amplia variabilidad, sugiriendo que las superficies vestibulares de los *Hominoidea* analizados muestran una escasa variabilidad en las direcciones de las microestrías, en especial en los chimpancés. De hecho, los valores de *epLsar* observados en *P. troglodytes* son similares a los registrados en *P. anubis*. Los chimpancés presentaron uno de los patrones de textura del microdesgaste vestibular menos complejos entre todos los taxones, mostrando únicamente diferencias significativas con *Cercopithecus sp.*, siendo sólo superado por la bajísima rugosidad mostrada en los babuinos.

Los resultados de textura sugieren una amplia variabilidad en el volumen de las microestrías (*Tfv*) presentes en *P. troglodytes*, aunque igualmente sin demasiada profundidad, evidenciando menos volumen que el microdesgaste observado en *Colobus sp*. únicamente. A su vez, *P. troglodytes* no presentó diferencias significativas en *Smc* respecto al resto de los taxones de la muestra, a pesar de que la media de valores fue considerablemente elevada, lo cual se explica por la amplia

la variabilidad de los especímenes de este taxón. Estos resultados indican que los patrones de microdesgaste estarían conformados por una amplia variabilidad de tamaños de microestrías, indicando posibles diferencias en el carácter abrasivo de la dieta a nivel individual. No hay que olvidar que son varias las subespecies de *Pan troglodytes* incluidas en el taxon (*P. t. troglodytes, P. t. schweinfurthii* y *P. t. verus*) y que se han descrito algunas diferencias en sus estrategias de alimentación (McGrew et al. 1988; Wrangham et al. 1991; Sugiyama & Koman 1992; Tweheyo & Obua 2001; Basabose 2002), así como la disparidad de hábitats y condiciones ecológicas, que pudieran afectar la variabilidad del microdesgaste (Galbany et al. 2005a, 2009). En consecuencia, los chimpancés de nuestra muestra parecen presentar un predominio de microestrías paralelas, no muy profundas y de tamaños similares, aunque con cierta cantidad de rasgos gruesos que pueden estar vinculados a dietas compuestas principalmente por alimentos resistentes (*tough foods*). Estos resultados difieren de lo esperado dadas las proporciones de los recursos alimenticios ingeridos por *P. troglodytes,* mayoritariamente frutas y frutos secos que recogen del suelo (McGrew et al. 1988; Tutin 1999; Sugiyama & Koman 1992; Tweheyo & Obua 2001; Basabose 2002). Enn este sentido, los patrones de textura oclusales han mostrado valores de complejidad altos en *Pan* (Scott et al. 2012). Sin embargo, tal como se ha comentado, la dieta varía mucho entre poblaciones de chimpancés (Tutin et al. 1997; Fleagle 1999), consumiendo una variedad de alimentos vegetales, entre los que se incluyen hojas, tallos, médula (*pith*), cortezas, vegetación herbácea terrestre, así como una amplia gama de otros alimentos que dependen de las fluctuaciones estacionales y su disponibilidad en el medio (McGrew et al. 1988; Wrangham et al. 1991; Yamakoshi 1998; Nishida et al. 2000; Pruetz 2006; Bogart & Pruetz 2011).

Debido a que la tasa de cambios (*turnover*) del microdesgaste es estable a largo plazo (Pérez-Pérez et al. 1994; Romero et al. 2009, 2012), siendo poco susceptible al llamado "efecto de la última cena" (*last supper effect*) (Grine 1986; Teaford 2007; Romero et al. 2012), es posible que *P. troglodytes* haya ingerido alimentos resistentes. Estudios del comportamiento alimenticio y explotación de recursos en chimpancés indican que este tipo de alimentos se asocia a la presión ecológica y la estacionalidad (Wrangham et al. 1991; Pruetz 2006; Bogart & Pruetz 2011). En este contexto, no podemos obviar que los especímenes analizados se encontraran en un período de ingesta de alimentos de reserva (Pruetz 2006; Bogart & Pruetz 2011). Esto nos lleva a proponer que es necesario llevar a cabo estudios del microdesgaste dental de las superficies vestibulares de muestras que dispongan de observaciones de campo sobre las dietas reales consumidas.

Los gorilas, por el contrario, presentan dietas altamente selectivas durante todo el año, alimentándose de médula, hojas, raíces y brotes de las abundantes plantas monocotiledóneas (Fleagle 1999; Conklin-Brittain et al. 2001; Doran et al.

2002; Rogers et al. 2004), pero también consumen frutos maduros de temporada y reserva de alimentos, que normalmente presentan menor calidad nutricional, como hojas, corteza y frutas fibrosa (Williamson et al. 1990; Remis 1997; Doran & McNeilage 1998; Doran et al. 2002; Rogers et al. 2004). Este patrón de dieta se expresa en la textura del microdesgaste vestibular analizado en *Gorilla*. Se ha sugerido que en los gorilas se da la paradoja de Liem (Ungar et al. 2008b, Ungar 2011) debido a que prefieren consumir frutas suaves y dulces, sin perjuicio de las adaptaciones que presentan para consumir alimentos fibrosos y duros (Remis 2002). Este hecho aparentemente contradictorio pone de manifiesto las incoherencias entre morfologías tróficas (Liem 1980; Robinson & Wilson 1998; Liem and Summers 2000; Binning et al. 2009). Una morfología especializada permite una dieta amplia y una especie altamente especializada puede evitar activamente los alimentos a los cuales se adapta cuando otros recursos más apetecibles están disponibles (Robinson & Wilson 1998; Ungar et al. 2008b). En este sentido, *G. gorilla* muestra valores intermedios en complejidad respecto a toda la muestra analizada y con una amplia variabilidad entre individuos, presentando diferencias significativas, aunque marginales, con taxones con valores extremos. También mostró valores bajos para *Smc*, con diferencias significativas exclusivamente respecto a P. *anubis*, y no no exhibió diferencias significativas en la anisotropía respecto a ningún taxón. El volumen de la textura del microdesgaste (*Tfv*) en *G. gorilla* fue, por otro lado, significativamente bajo en relación a los cercopitécidos frugívoros y colobos, mostrando microestrías con un volumen similar a *P. anubis*, aunque con mayor variabilidad. Estos resultados sugieren que las superficies vestibulares de los gorilas se caracterizarían por microestrías superficiales, tanto gruesas como finas y superpuestas ligeramente. La texturas vestibular de *G. gorilla* estarían más cerca de los colobos y probablemente relacionadas con la diversidad de los alimentos ingeridos (Tutin et al. 1997; Remis 1997; Doran et al. 2002).

5.4. Texturas del microdesgaste en homininos fósiles africanos

Los resultados de textura del microdesgaste vestibular en los homininos del Plio-Pleistoceno africano estudiados sugieren una estrecha similitud en sus comportamientos alimenticios. No obstante, también revelan una gran variabilidad entre las especies *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus* en comparación con los Primates no-humanos, en especial respecto a la complejidad de sus texturas.

Las tres especies de homininos extintos mostraron superficies vestibulares claramente menos anisotrópicas que toda la muestra de primates de referencia (especialmente en ambos australopitecinos gráciles), sugiriendo que las abrasiones que conforman sus patrones de microdesgaste presentan gran diversidad de

orientaciones. No obstante, no fue posible comparar los resultados de *epLsar* con ninguna de las especies de primates debido a lo extremo de los resultados en los homininos, por lo que la anisotropía pareciera no ser adecuada para aportar información en la reconstrucción del tipo de dieta y su carácter abrasivo en este grupo. Sin embargo, cabe señalar que si únicamente consideramos a los homininos fósiles, se observa que *A. africanus* presenta superficies más isotrópicas y *P. robustus* las más anisotrópicas, lo que se encontraría dentro de los esperado debido a que los homininos se muestran en un orden inverso respecto a los valores de los parámetros *Asfc*/*epLsar*.

Particularmente, los patrones de textura vestibular de los dos taxones de australopitecinos analizados se asemejan a los mostrados por los gorilas de tierras bajas (*Gorilla g. gorilla*), que muestran superficies vestibulares con cierta complejidad, pero sin llegar a los altos valores que muestran los cercopitécidos, como *C. mitis* y *C. aethiops*, con un alto consumo de alimentos duros y quebradizos como semillas y frutos con exocarpos resistentes a la fractura. Estos resultados se corresponden con la densidad de microestrías vestibulares (NT) observado en *A. afarensis* y *A. africanus* cuando fueron comparados con diversos homininos fósiles africanos y Primates no-humanos (Martínez 2010; Estebaranz et al. 2009; Estebaranz 2011). Efectivamente, tal como indican nuestros resultados, análisis previos sobre la densidad y longitud de microestrías en las superficies vestibulares sugieren que *A. afarensis* presenta un patrón de microdesgaste vestibular similares a los de los gorilas de tierras bajas de Camerún (Estebaranz et al. 2009) y, en menor medida, a los de *Pan t. troglodytes* y *Pan t. verus*, difiriendo considerablemente de *P anubis* (Estebaranz et al. 2009). Estos resultados difieren en parte con nuestros datos ya que *A. afarensis* (y *A. africanus*) se diferencian claramente tanto de *P. t. verus* como de *P. anubis*. Los análisis de microdesgaste vestibular 2D muestran una clara diferenciación en la densidad de estrías (NT) entre *Hominoidea* y *Cercopithecoidea* (Galbany et al. 2005a; Estebaranz et al. 2009), aunque no tanto en la longitud de las microestrías. Estos análisis han llevado a algunos investigadores (Estebaranz et al. 2009; Estebaranz 2011) a proponer que los *A. afarensis* podría haber adoptado comportamientos alimentarios y ecológicos oportunistas de amplio espectro, a diferencia de *A. anamensis*, que podría haber tenido una dieta más especializada más próxima a la de los *Cercopithecoidea* que a la de los *Hominoidea* (Estebaranz et al. 2012). Las texturas del microdesgaste vestibular de *Papio anubis* y *P. t. verus* difieren claramente del resto de las especies analizadas por nosotros (a diferencia de los observado por Estebaranz et al. 2012), mostrando superficies vestibulares con baja complejidad y marcada anisotropía, lo cual no sólo puede estar asociado a dietas basadas en alimentos resistentes, tales como hierbas y hojas, sino que podría indican que estas especies no muestran afinidad con ninguno de los australopitecos analizados en este estudio, a diferencia de *P. robustus*.

Tanto *P. anubis* como *P. t. verus* mostraron valores de máxima complejidad (*Smc*) más altos que los homininos fósiles africanos, en especial respecto a *A. afarensis* y *A. africanus*, que mostraron valores similares a *G. g. gorilla*, aunque no se diferenciaron del resto de las especies analizadas. Pese a que uno de los individuos de *A. africanus* presentó valores notoriamente altos de *Smc*, ello no tuvo mayor relevancia en la interpretación de los datos, debido a la amplia variabilidad observada en la reducida muestra disponible. Los tres homininos fósiles presentaron valores intermedios del volumen de relleno de la textura (*Tfv*), cercanos a los observados en los primates hominoideos considerados y en babuinos. Además, si bien el volumen de las microestrías de las tres especies fósiles fueron similares, *A. afarensis* mostró valores algo más bajos de *Tfv*, siendo el único de las tres especies fósiles que se diferenció significativamente respecto a *C. mitis*, la especie con mayor volumen de las microestrías. En base a estudios de textura del microdesgaste oclusal (Krueger & Ungar 2010; Schubert et al. 2010; Daegling et al. 2011; Scott 2012) y a los resultados de *Smc* y *Tfv,* es plausible que las microestrías presentes en las superficies vestibulares de *A. afarensis* y *A. africanus* sean de tamaño moderado, al igual que las partículas que las provocaron, y poco profundas, aunque con cierta variabilidad de volumen entre los individuos.

Los análisis 2D (Grine et al. 2006b) y 3D (Ungar et al. 2010a) del microdesgaste oclusal de *A. afarensis* sugieren que los gorilas de montaña (*Gorilla beringei*) y *Theropithecus gelada* serían los mejores análogos modernos para interpretar las adaptaciones alimentaria de esta forma fósil (Grine et al. 2012, 2013a). Los australopitecinos de África del Este se diferencian notablemente de especies como el mono capuchino (*Cebus apella*) y los mangabeys de mejillas grises (*Lophocebus albigena*), que consumen alimentos duros y presentan patrones de alta complejidad oclusal, lo cual contrasta con la información morfológica y paleoecológica (Grine et al. 2006b; Ungar & Sponheimer 2011). En efecto, como el resto de australopitecinos, los caracteres anatómicos craneodentales de *A. afarensis* han sido asociados a una masticación fuerte en comparación con los grandes simios africanos actuales (Kimbel & Delezene 2009) debido a sus grandes y robustas mandíbulas, la presencia de arcos cigomáticos marcados (Kimbel et al. 2004), megadoncia postcanina (McHenry 1984; McHenry & Coffing 2000) y molares con cúspides bajas y esmalte grueso (White et al. 2000; Ungar 2004). Tales atributos han llevado a suponer que parte importante de la dieta de *A. afarensis* podría haber incluido nueces, semillas o frutas duras (Wood & Richmond 2000). Esta interpretación alimentaria ha llevado a algunos autores a proponer que esta especie se habría adaptado a una "mezcla de recursos bosque-sabana" (Ungar & Teaford 2001; Ungar et al. 2010a), donde podría haber predominado el consumo de frutas blandas pero alimentándose de igual modo de recursos de consistencia dura y quebradiza en ciertas épocas del año (Ryan & Johanson 1989; Teaford & Ungar 2000).

El microdesgaste de la dentición anterior de *A. afarensis* también sugiere similitud con los patrones observados en los gorilas occidentales de llanura (*G. g. gorilla*) y en *Papio hamadryas* (Ryan & Johanson 1989), por lo que se propuso que sus incisivos fueron utilizados para procesar partes ásperas de plantas, como las hojas, y masticar alimentos duros, como raíces, semillas y rizomas. Del mismo modo, se planteó que el complejo canino/premolar de *A. afarensis* probablemente fue utilizado para perforar–aplastar alimentos duros y quebradizos (*puncture-crush*), al menos estacionalmente.

El microdesgaste oclusal de *A. afarensis*, caracterizado por superficies anisotrópicas y poco complejas, con alta incidencia de microestrías y baja frecuencia de *pits* han hecho que se reconsidere su dependencia de alimentos duros/quebradizos y se ha propuesto que estos alimentos se habrían consumidos como recursos de reserva **(**Grine et al. 2006b, 2013a). Otros estudios muestran que los patrones de microdesgaste oclusal de especímenes de *A. afarensis* de diferentes horizontes paleoecológicos y temporales en diversos yacimientos no muestran variaciones que sugieran cambios de dieta en el tiempo o en respuesta a las diferentes circunstancias ecológicas (Grine et al. 2006b), lo que indicaría un carácter selectivo en la búsqueda de alimentos en el mosaico de hábitats y extensos territorios del amplio abanico cronológico en el que se enmarcan los restos fósiles (Grine et al. 2006b, 2012; Wynn et al. 2006; Haile-Selassie et al. 2007; Campisano & Feibel 2008; Reed 2008). Por ejemplo, las reconstrucciones paleoambientales de Laetoli, confirman un mosaico de bosques cerrados a abiertos, matorrales y pastizales con arroyos estacionales y/o ríos (Harrison 2011). A su vez, en Dikika y Woranso-Mille se proponen diversos hábitats que van desde entornos abiertos y próximos al agua con hábitats boscosos cercanos (Wynn et al. 2006) a bosques de galería ribereños que se extienden a bosques cerrados y abiertos y a praderas (Haile-Selassie et al. 2007). Lo mismo ocurre con los análisis geológicos y paleontológicos de la Formación Hadar, a la que pertenecen los especímenes de *A. afarensis* analizados en el presente estudio, que confirman oscilaciones paleoambientales dentro de una tendencia general a condiciones de hábitat cerrado a abierto (Campisano & Feibel 2008; Reed 2008). Pese a la similitud entre los patrones de microdesgaste oclusal de *A. afarensis* y los gorillas de montaña (así como también con *T. gelada*), se ha evitado sugerir que estos homininos mantuvieron una dieta basada en alimentos resientes y dúctiles, como las hojas y tallos consumidos actualmente por los *G. beringei* (Grine et al. 2012, 2013a), ya que estos gorilas presentan caracteres dentales adaptados a la masticación de este tipo de alimentos. En cambio, los molares de los *A. afarensis* presentan poco relieve oclusal (Ungar 2004), lo que dificultaría un procesamiento masticatorio óptimo.

La similitud de los patrones de textura del microdesgaste vestibular de *A. afarensis* y *G. g. gorilla* también sugiere que estos australopitecinos de África oriental

habrían presentado un comportamiento alimentario con cierta base en alimentos resistentes y dúctiles, pero sobretodo indicaría que *A. afarensis* podrían haber ingerido alimentos que provocaran patrones de microdesgaste vestibular con cierta complejidad, acordes con sus atributos cráneo-dentales relacionados con la adaptación a productos duros ingeridos estacionalmente, tal y como lo hacen los gorilas de las planicies con los cuales han sido comparados. De hecho, a pesar de la alta selectividad que presentan los gorilas de tierras bajas, que se alimentan durante todo el año de hojas, médulas, tallos, raíces y brotes (Fleagle 1999; Conklin-Brittain et al. 2001; Doran et al. 2002; Rogers et al. 2004), estos también ingieren frutos maduros de temporada y alimentos de reserva de menor calidad nutricional, tales como hojas, corteza y frutas fibrosas (Williamson et al. 1990; Remis 1997; Doran & McNeilage 1998; Doran et al. 2002; Rogers et al. 2004).

Pese a que el microdesgaste de las superficies vestibulares permitiría explicar ciertas discrepancias observadas entre las diversas fuentes de información paleobiológica, es necesario realizar más estudios de textura vestibular en *A. afarensis* con una muestra más amplia a la utilizada aquí que incluya especímenes de diversos yacimientos, y también a *Gorilla beringei*, para contrastar y corroborar los resultados preliminares obtenido aquí, contrastándolos además con análisis de isótopos de carbono ($\delta^{13}C$) que pueden informar sobre la proporción de tipos de plantas consumidas, de tipo C_3, que comprende la mayoría de árboles, arbustos, plantas herbáceas y hiervas adaptadas a la sombra, o de tipo C_4, que incluye gramíneas tropicales y juncos de zonas cálidas, así como arbustos adaptados a zonas áridas o salinas (Van der Merwe & Medina 1989; Tieszen 1991; Sponheimer & Lee-Thorp 1999; Sponheimer et al. 2006; Lee-Thorp et al. 2007, 2010). Esta información, junto a la proporcionada por el microdesgaste, permitiría contrastar hipótesis sobre la dieta de este taxón (Grine et al. 2006b, 2012, 2013a, Ungar et al. 2010a; Ungar & Sponheimer 2011).

Por otra parte, *A. africanus* mostró un patrón de textura del microdesgaste vestibular similar a *A. afarensis,* y por tanto también a *G. g. gorilla*, solapándose en gran medida los valores de complejidad (*Asfc*) y del volumen de microestriación (*Tfv*), aunque en los fósiles fueron algo mayores. Estos resultados son consistentes con lo observado en estudios previos sobre los patrones de microdesgaste 2D, en los que se destacó que las densidades totales de las microestrías (NT) se diferenciaron claramente del resto de homininos del Plio-Pleistoceno, siendo el patrón de microdesgaste de *A. africanus* más próximo al de los chimpancés y gorilas, con una dieta probablemente basada en la ingesta de hojas y frutos frescos en un entorno de bosque (Martínez 2010). Al igual que *A. afarensis*, los australopitecinos de África del Sur mostraron complejidades de textura vestibular semejantes a las de los gorilas de tierras bajas, pero al mismo tiempo se diferenciaron de los patrones de *P. anubis* y *P t. verus*, quienes presentaron patrones con baja com-

plejidad y mayor anisotropía vestibular, lo que puede estar asociado a dietas basadas en alimentos resistentes. Esta discrepancia con respecto a la densidad de microestrías (Martínez 2010; Estebaranz 2011), se explica porque en dichos estudios se empleó como muestra de comparación a *P. t. troglodytes*, que presenta un patrón de microdesgaste acorde a una dieta más abrasiva que *P t. verus*, como se observó tras analizar la variabilidad en los patrones de microdesgaste vestibular en diversas poblaciones de Primates hominoideos y su relación con las adaptaciones ecológicas y medioambientales (Galbany et al. 2009). Además, *A. africanus* presentó la mayor complejidad vestibular de los homininos fósiles analizados aquí, siendo cercana a la de los Primates cercopitécidos, más frugívoro-granívoros, y asemejándose al patrón de microdesgaste que presentarían chimpancés con dietas más frugívoras, como los *P. t. troglodytes*, que viven en selvas cerradas y se alimentan preferentemente de frutos y semillas, aunque también hojas y tallos (Tutin & Fernández 1993; Tutin et al. 1997; Galbany et al. 2009).

Nuestros resultados de textura vestibular en *A. africanus* son compatibles con los patrones de microdesgaste observados en las superficies oclusales, tanto mediante la medición de los rasgos de microdesgaste (Grine 1986; Grine & Kay 1988; Kay & Grine 1988; Ungar & Grine 1991; Grine et al. 2006b) como a través del análisis de sus texturas (Ungar et al. 2010a; Ungar & Sponheimer 2011), que muestran superficies oclusales con predominio de microestrías y pequeños *pits* que se orientan de forma anisotrópica (Grine et al. 2012). Particularmente, se ha observado que la anchura media de las microestrías y la incidencia de *pits* en *A. africanus* y *A. afarensis* son similares, diferenciándose sólo en el tamaño de los *pits*, que tienden a ser mayores en *A. africanus* (Grine 1986; Grine et al. 2006b). Aunque el grado de anisotropía de ambos homininos fue similar, *A. africanus* presentó una complejidad oclusal marcadamente superior a *A. afarensis* (Scott et al. 2005; Ungar et al. 2010a; Ungar & Sponheimer 2011), lo que se relacionaría con la diferencia de tamaños de los *pits* de las superficies oclusales en ambos homininos. Pese a que las reconstrucciones paleoambiéntales de los yacimientos donde se han recuperado restos de *A. africanus* indican un mosaico de ecosistemas (Stanley 1992; Reed 1997; Lee-Thorp et al. 2007), los estudios de paleofauna sugieren que Sterkfontein presentaba hábitats de bosques de mediana densidad con zonas de matorrales y maleza (McKee 1991; Reed 1997), así como biomas de sabana abierta (Vrba 1975; McKee 1991) y bosques ribereños, como sugiere la presencia de lianas (Bamford 1999). Los análisis de $\delta^{13}C$ en paleofauna de ungulados mostraron una gran abundancia de recursos mixtos (ingesta tanto C_3 como C_4) en el Miembro 4 de Sterkfontein (de donde proceden las muestras que hemos analizado aquí); mayor que en depósitos más recientes del mismo y de otros yacimientos sudafricanos, lo que refleja el cambio climático hacia hábitats más abiertos desde el Plioceno tardío al Pleistoceno temprano (Lee-Thorp et al. 2007).

Los valores de isótopos de carbono en el esmalte de *A. africanus* indican que consumió principalmente vegetación C_3 (como frutas y hojas), aunque también considerables cantidades de recursos C_4 (entre un 35-40%), posiblemente gramíneas o juncos (Sponheimer & Lee-Thorp 1999; Lee-Thorp & Sponheimer 2006). No obstante, es posible que estos valores isotópicos pudieran haber sido influenciados indirectamente por el consumo de animales que comían plantas C_3 o C_4 (Grine et al. 2012). Además, la proporcií Ba/Ca en el esmalte de *A. africanus* es consistentes con el consumo de raíces y/o *USOs*, así como semillas de plantas herbáceas (Sponheimer & Lee-Thorp 2006). Los bajos ratios de $^{18}O/^{16}O$ observados en *A. africanus* también son compatibles con el consumo de *USOs*, pero son compatibles igualmente con una elevada dependencia del agua (Lee-Thorp et al. 2010).

Diversos estudios indican que *A. africanus* muestra una alta variabilidad de valores $\delta^{13}C$, mayor incluso que lo observados en taxones modernos y fósiles de Sudáfrica (Lee-Thorp et al. 1994; Sponheimer et al. 1999, 2003;. Codron et al. 2005; Van der Merwe et al. 2003). Esto podrían indicar una gran variación estacional o interanual en la disponibilidad de alimentos, o incluso evidenciar la heterogeneidad taxonómica de *A. africanus*, que pudiera indicar la presencia de más de un taxón (véase Grine 2013). En especial, los materiales procedentes del Miembro 4 de Sterkfontein muestran cierta diversidad morfológica y heterogeneidad en la profundidad temporal **(**Grine et al. 2013b**).** Sin embrago, esta alta variabilidad intra-individual de $\delta^{13}C$ en dientes de *A. africanus* de Sterkfontein podría indicar que la diversidad en la dieta podría haber ocurrido durante los períodos de formación de las coronas de los dientes (Lee-Thorp et al. 2010), es decir, durante la infancia y adolescencia de los individuos.

Finalmente, y a pesar de que nuestra muestra de *P. robustus* está representada por tan solo tres individuos, los resultados de la textura del microdesgaste vestibular presentan homogeneidad en los valores derivados obtenidos y se diferencian de forma clara de los de los dos australopitecinos analizados; si bien no se registraron diferencias significativas en casi ninguno de los parámetros considerados. Únicamente se constató una diferencia respecto a *A. africanus* para $HAsfc_9$, pero no para $HAsfc_{81}$. *Paranthropus robustus* mostró una baja complejidad en el microdesgaste de sus superficies vestibulares, presentando valores de *Asfc* cercanos a los observados en los babuinos y chimpancés analizados (*P. anubis* y *P. t. verus*). A su vez, *Paranthropus* mostró valores de máxima complejidad (*Smc*) y del volumen de relleno de la textura (*Tfv*) ligeramente superiores a los otros dos homininos fósiles, pero sin diferencias significativas, sugiriendo que las microestrías presentes sobre las superficies vestibulares de *P. robustus* presentaron un volumen y tamaño moderado, aunque con rasgos ligeramente más grandes y anisotrópicos que lo observados en *Australopithecus*.

En general, nuestros resultados se corresponden con los análisis del microdesgaste 2D (Martínez 2010; Martínez et al. 2012), donde diversas especies del género *Paranthropus* mostraron menor densidad de microestrías (NT) que *A. africanus*, a pesar de tratarse de especies con rasgos morfológicos robusto. *Australopithecus africanus* mostró un patrón de microdesgaste indicador de una dieta más abrasiva que *Paranthropus* de África oriental (particularmente *P. boisei*) y con menor densidad de abrasiones microscópicas que las especies de australopitecinos de África del este (Martínez 2010; Martínez et al. 2012). Estos estudios también diferenciaron el patrón de microdesgaste de *P. robustus* con respecto al observado en gorilas de planicies y babuinos, contradiciendo nuestros resultados, debido a que los individuos de *P. robustus* analizados en nuestro estudio presentan patrones de textura vestibular similares a *P. anubis* y *P. t. verus* y que se solapan con los valores de los parámetros de textura de *G. g gorilla*. Sin embargo, esto no sugiere semejanza entre los patrones de textura vestibular de *P. robustus* y los gorilas de las tierras bajas, sino más bien se debe a la amplia variabilidad de los valores de los parámetros en los gorilas, tanto para *Asfc*, *Smc* o *Tfv*.

Las reconstrucciones paleoambientales atribuidas a *P. robustus*, tanto en los depósitos de Kromdraai B, en el miembro 5B de Sterkfontein o en Swartkrans (Vrba 1975; Reed 1997; McKee 1991) asocian este taxón con especies de Primates no-humanos de hábitats abiertos (como praderas, sabanas o bosques abiertos) y dieta con una fuerte base de alimentos resistentes, como los que corresponden a *P. anubis* y *P. t. verus* analizados. Por ejemplo, los análisis de micromamíferos en Swartkrans han sugerido un importante componente de plantas herbáceas y arbustos de entornos de praderas y sabanas (Avery 2001), reflejando las condiciones interglaciales, también propuestas para Sterkfontein (Brain 1996). A su vez, en base a los análisis de una amplia colección de mamíferos, el Miembro 1 de Swartkrans ha sido reconstruido como un hábitat de sabana herbácea moderadamente abierta (Vrba 1975; Shipman & Harris 2007) y sabana arbolada con pastizales edáficos (Watson 1993; Reed 1997). En cambio, la fauna del Miembro 2 de Swartkrans sugiere paleoambientes más secos, compuestos por praderas arboladas moderadamente abiertas (Vrba, 1975; Reed 1997; Avery 2001; Shipman & Harris 2007), mientras que el Miembro 3 había estado representado por entornos herbáceos edáficos más abiertos que los Miembros 1 ó 2 (Reed 1997; Avery 2001).

Los primeros estudios del microdesgaste de las superficies oclusales en los molares de *P. robustus* sugirieron que estos homininos habrían presentado una dieta dominada por alimentos duros (Grine 1981, 1986). Inicialmente se configuró la idea que *P. robustus* y *A. africanus* se diferenciaban tanto en el tamaño como en la calidad de los alimentos que consumían, con *P. robustus* ingeririendo alimentos duros pero de menor tamaño que requerirían un menor uso funcional de la dentición anterior (Grine 1981, 1986; Grine & Kay 1988; Kay & Grine 1988; Un-

gar & Grine 1991). Tales inferencias se basaron principalmente en la mayor incidencia y tamaños más grandes de los de *pits* presentes en los patrones de microdesgaste oclusal de *P. robustus*. Recientemente, los análisis de la textura del microdesgaste oclusal también sugieren que las formas robustas habrían masticado alimentos duros, a la vez que frágiles (Scott et al. 2005; Ungar et al. 2008b; Ungar & Sponheimer 2011; Grine et al. 2012), como indicaron los altos valores medios en complejidad y bajos en anisotropía. No obstante, *P. robustus* también reveló cierto grado de solapamiento con *A. africanus* (Scott et al. 2005) y mostró una amplia variabilidad en los valores de complejidad oclusal inter-individual, siendo incluso mayor que la observada en otros homininos africanos (Ungar & Sponheimer 2011; Grine et al. 2012). Eestos resultados han llevado a los investigadores a sugerir que *P. robustus* habría consumido alimentos duros de forma estacional, ingiriéndolos probablemente como alimentos reserva (*fallback foods*) cuando los más blandos y preferidos no estaban disponibles (Scott et al. 2005; Ungar et al. 2008b; Grine et al. 2012). La anatomía robusta de esta especie habría evolucionado para hacer frente a la al consumo esporádico de alimentos resistentes a la fractura (Strait et al. 2009, 2013), por lo que *P. robustus* ha sido propuesto como un ejemplo de la paradoja de Liem (Ungar 2007, 2009, 2011). Efectivamente, *P. robustus* presenta una serie de atributos morfológicos craneodentales que definen las formas robustas, tales como incisivos y caninos de pequeño tamaño (Kay 1985; Ungar & Grine 1991), esmalte grueso en los dientes postcaninos con prismas orientados para resistir cargas verticales (Martin et al. 1988; Grine & Martin 2007; Olejniczak et al. 2008; Macho & Shimizu 2009), grandes molares, premolares molarizados, paladar grueso, mandíbula robusta y perfil facial ortognático posicionado anteriormente (Grine et al. 2012). Estas características indican que los *Paranthropus* presentarían capacidad de realizar grandes fuerzas de presión durante la masticación (Ungar 2011) asociadas a una dieta herbívora (Robinson 1954; Grine 1981, 2007; Kay 1985; Kay & Grine 1988), incluyendo algunos alimentos duros (Grine et al. 2012).

La flexibilidad alimentaria que proponen los estudios de microdesgaste oclusal (Scott et al. 2005; Ungar et al. 2008b) para *P. robustus* permitiría explicar las aparentes discrepancias con los valores de textura del microdesgaste vestibular observados en nuestro estudio, ya que estos homininos presentan texturas cercanas a las observadas en *P. anubis* y *P. t verus*, con una baja complejidad y relativamente alta anisotropía, relacionadas con el consumo de alimentación resistente a la fractura. Además, a juzgar por la muestra analizada de *P. robustus* y a la amplia variabilidad interindividual en la densidad de microestrías vestibulares registradas en una muestra mayor (Martínez 2010), es probable que esta tendencia pudiera ser observada a partir del análisis de textura si dispusiéramos de un mayor número de individuos.

La explotación variada recursos en los parantropinos del Sur de África es consistente con los análisis de isótopos estables (Sponheimer et al. 2006) y con la topografía de sus superficies oclusales (Ungar 2007), así como con los modelos de comportamiento ecológico basado en Primates actuales africanos (Stanford 2006; Wrangham 2007) y con la información paleoecológica sobre los recursos alimenticios disponibles (Reed 1997; Avery 2001; Peters & Vogel 2005). Particularmente, los datos de isótopos de carbono en el esmalte de los dientes de *P. robustus* indican que presentaban una dieta variada (Sponheimer et al. 2005a, 2006, 2009), con incorporación de plantas de tipo C_3 y C_4 (Lee-Thorp et al. 1994; Sponheimer et al. 2005a-b) y variaciones temporales, tanto estacionales, como intra-estacionales, e incluso interanuales (Sponheimer et al. 2006). Una variabilidad que podría ser reflejo de las diferencias anuales en la disponibilidad de alimentos relacionadas con las precipitaciones (Sponheimer et al. 2005a; Lee-Thorp et al. 2010). En consecuencia, se ha llegado a pensar que *P. robustus* era un hominino oportunista con amplia tolerancia de hábitats (Grine et al. 2012).

Los análisis de los isótopos de carbono mediante ablación láser indican una dieta que comprende un 35-40% de vegetación C_4 en *P. robustus* (Sponheimer et al. 2005a, 2006, 2009), que podría relacionarse con el consumo de gramíneas (semillas y raíces) y juncos (tubérculos y médula), además de recursos vegetales C_3 procedentes de frutas, nueces y hojas. Sin embargo, tales resultados podrían deberse a la ingesta de alimentos de origen animal (Cachel 1975; Walker 1981; Sillen 1992; Sillen et al. 1995; Peters & Vogel 2005), ya sea de herbívoros ramoneadores (*browsers*) o que pastorean (*grazers*). Los isótopos de carbono también han evidenciado variaciones intraindividuales durante la formación del esmalte, lo que indican que los individuos analizados cambiaron de una dieta dominada por plantas C_3 a otra con mayor consumo de plantas C_4 (Sponheimer et al. 2006), tal como se ha sugerido para *A. africanus* (Sponheimer & Lee-Thorp 1999; Grine et al. 2012, 2013a; Sponheimer et al. 2009; Lee-Thorp et al. 2010). Aunque los valores de $\delta^{13}C$ en *P. robustus* son menos variables que los registrados en *A. africanus*, son más diversos que los observados en la mayoría de taxones, tanto fósiles como actuales de Sudáfrica (Sponheimer et al. 2005a, 2006, 2009). Algunos autores proponen a los babuinos como el mejor análogo ecológico para *P. robustus* (Jolly 2001; Sponheimer & Lee-Thorp 2006) dado que *Papio ursinus* de las sabanas sudafricanas consume importantes cantidades de recursos C_4, como semillas y raíces, pero muestran una dieta generalista con variables proporciones de $\delta^{13}C$ (Codron et al. 2006), lo que coincidiría con nuestros resultados de textura vestibular.

La interpretación de un tipo de dieta omnívora para *P. robustus* se reconsideró por las proporciones de Sr/Ca registradas en los huesos de los restos analizados de Swartkrans, que indicaban que estos homininos del Pleistoceno no habrían sido esencialmente herbívoros (Sillen 1992; Sillen et al. 1995). No obstante, dichos

resultados han sido cuestionados (Grine et al. 2012) debido a que tanto el hueso como la dentina son vulnerables a la acumulación de estroncio diagenético, incluso con la aplicación de técnicas de basadas en perfiles de solubilidad para erradicarlo (Hoppe et al. 2003; Trickett et al. 2003; Sponheimer & Lee-Thorp 2006). Además, estudios posteriores informan que los datos de Sr/Ca en esmalte dental realmente no proporcionan evidencia omnívora en *P. robustus* (y también en *A. Africanus*) debido a que sus proporciones son más bajas que las observadas en babuinos contemporáneos y otros herbívoros (Sponheimer et al. 2005b). Otra alternativa propuesta que se ajustaría a los resultados isotópicos y a los atributos morfológicos de *P. robustus* es el llamado "modelo durofágico", por el cual se propone que el consumo de invertebrados de caparazones duras de entornos acuáticos, como caracoles y cangrejos de agua dulce (Shabel 2006, 2008; Constantino et al. 2011), como presentan actualmente las mangostas de los pantanos (*Atilax paludinosus*), las nutrias sin garras africanas (*Aonyx capensis*) o las nutrias marinas (*Enhydra lutris*) (Constantino et al. 2011). Estas especies muestran también adaptaciones dentognáticas robustas para el consumo de alimentos duros (Constantino et al. 2011). Algunos investigadores han respaldado este modelo para *P. robustus* dada la baja densidad de microestrías registrada sobre las superficies vestibulares (Martínez 2010; Estebaranz 2011) y, al mismo tiempo, las altas complejidades observadas sobre superficies de esmalte oclusal (Scott et al. 2005; Ungar et al. 2008b; Grine et al. 2012), ya que los caparazones de carbonato de calcio presentan menor dureza que el esmalte dental, lo que los convierte en alimentos poco abrasivos, pero duros y frágiles. La ingesta de macroinvertebrados también podría ajustarse a nuestros resultados de textura vestibular en *P. robustus*, aunque para respaldar dicha hipótesis sería necesario llevar a cabo análisis comparativos de las texturas del microdesgaste vestibular en especies de dieta durofága conocida para determinar el proceso de formación de los patrones de textura de baja complejidad y relativamente alta anisotropía. Otros investigadores plantean dudas a este tipo de alimentación (Grine et al. 2012) porque el género *Enhydra*, utilizado como modelo de comparación, presenta una capa de esmalte delgada y de menor resistencia que los molares de *Paranthropus*, razón por la cual estas especies no pueden servir de modelo de alimentación basados en consumo de objetos duros como sugiere la morfología de *P. robustus*, ni siquiera de forma estacional.

En síntesis, hasta la fecha no había sido empleada la metodología de textura sobre las superficies vestibulares de molares de Primates no-humanos o especies de homininos fósiles africanos. Nuestros resultados muestran una considerable variabilidad en la textura del microdesgaste vestibular en Primates no-humanos que puede relacionarse con sus comportamientos alimentarios. La complejidad del microdesgaste es el principal parámetro de textura para distinguir los patrones de microdesgaste vestibulares, si bien el resto de los parámetros de textura

complementarían la información sobre la disposición y características de las microestrías, por lo que de todos modos se debe emplear el conjunto de parámetros de textura para relacionar adecuadamente los comportamientos alimentarios de los taxones estudiados. La interpelación de los resultados debe ir algo más allá que asociar ciertas características del microdesgaste a las propiedades de fractura de los alimentos o a la capacidad abrasiva de las partículas que los conforman.

El análisis de la textura en las superficies vestibulares ofrece un nuevo tipo de información sobre los patrones de microdesgaste y corrobora gran parte de los resultados del análisis de la densidad y longitud de las microestrías en las superficies vestibulares, pese a la dificulta de relacionar directamente las variables obtenidas con una y otra metodología de análisis. Así, se confirma que la ingesta de frutas con cubiertas duras y/o semillas se asocia a patrones de microdesgaste más abrasivos, en este caso relacionado con una mayor complejidad. También se observa cierta asociación entre la complejidad de las texturas y las especies que habitan ecosistemas de bosques cerrados. Por otro lado, las discordancias observadas entre los patrones de densidad y longitud de microestrías 2D con las texturas vestibular 3D en algunas especies (particularmente babuinos, ciertos chimpancés y colobos) hacen que nos plantemos nuevas preguntas y la necesidades de realizar nuevos estudios en el futuro. Por ejemplo, se evidencia que una baja complejidad (y relativamente alta anisotropía) no necesariamente se debe atribuir a alimentos poco abrasivos, sino que es posible que otros factores interfieran en la configuración de los patrones de microdesgaste vestibular.

Por otra parte, pese al pequeño número de especímenes de homininos fósiles analizados en comparación con otros estudios, los resultados obtenidos demuestran que es posible distinguir sus patrones de microdesgaste vestibular respecto a una muestra de primates actuales de comparación. También se observa que la textura del microdesgaste vestibular pueden explicar el probable comportamiento alimentario de los homininos fósiles analizados en concordancia con los diversos estudios paleontológicos disponibles, coincidiendo en su mayor parte. De todos modos, los resultados obtenidos en nuestro estudio deben ser considerados como preliminares debido a lo reducido de la muestra. Debe considerase el análisis de un mayor número de muestras con esmalte preservado para corroborar los resultados de textura obtenidos, tanto respecto a la elevada homogeneidad de la complejidad de los tres homininos analizados, como a la anisotropía particular de *P. robustus*.

Conclusiones

"Este hombre, por una parte, cree que sabe algo, mientras que no sabe nada. Por otra parte, yo, que igualmente no sé nada, tampoco creo saber algo"

Platón (427-347 a.C.) Apología de Sócrates

6. Conclusiones

- El patrón de microdesgaste dental en condiciones *in vitro* controladas expresa una modificación tanto por la acción erosiva de ácidos como por una acción abrasiva de partículas de sedimento. El conjunto de alteraciones observadas se caracteriza por una disminución de la densidad de microestrías a medida que la superficie de esmalte vestibular se expone a los diferentes agentes tafonómicos.
- Los cambios observados en el patrón de microdesgaste varían entre un agente y otro en función del grado de acidez, la dureza y el tamaño de las partículas.
- El primer tiempo de exposición a los agentes tafonómicos es el que tiene mayor influencia en los cambios de los patrones de microdesgaste, especialmente con los ácidos y los sedimentos más abrasivos.
- Para la óptima aplicación del análisis discriminante lineal a variables de microdesgaste vestibular es necesario que los grupos que constituyan los modelos tengan un número de casos significativo y una conformación de grupos de tamaño muestral similar. El supuesto de homocedasticidad puede obviarse siempre y cuando se cumplan los requisitos anteriores.
- Los modelos discriminan mejor los patrones de microdesgaste de las especies analizadas cuanto mayor sea el número de variables predictoras utilizadas, aunque se obtienen peores porcentajes de clasificación correcta en la validación cruzada.
- Para evitar la violación del los requisitos de colinealidad entre las variables independientes, reducir el número de variables en los modelos discriminantes y disminuir los errores de clasificación, es conveniente no incluir las

variables de la desviación estándar de las longitudes de las microestrías ni la densidad total y longitud total de las microestriaciones.

- La utilización únicamente de las variables que resumen la densidad y longitud de las microdesgaste vestibular en el análisis discriminante lineal proporciona peores resultados que los modelos que utilizan un mayor número de variables predictoras.
- El análisis de la textura de las superficies vestibulares proporciona información relevante de los patrones de microdesgaste y corrobora los resultados obtenidos mediante el análisis del patrón de microestriación vestibular por Microscopía Electrónica de Barrido.
- La textura del microdesgaste vestibular muestra una variabilidad interespecífica en Primates no humanos relacionada con sus comportamientos alimentarios.
- La complejidad es el parámetro de textura que explica mejor las características del patrón de microdesgaste vestibular. Los otros parámetros aportan información complementaria sobre la disposición y características de las microestrías.
- La complejidad de las superficies vestibulares del esmalte es menor que la observada en superficies oclusales, tanto en Primates no humanos como en homininos fósiles.
- Los Primates no humanos analizados mostraron patrones de textura del microdesgaste vestibular característicos en función del hábitat y la dieta.
- El consumo de frutas abrasivas con cubiertas duras y semillas se asocia a valores elevados de complejidad del microdesgaste vestibular.
- Los homininos africanos del Plio-Pleistoceno estudiados (*Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus*) mostraron patrones de microtextura vestibular claramente diferenciados de los Primates

no humanos analizados.

- La microtextura vestibular de los australopitecinos gráciles se asemeja a la observada en los gorilas de tierras bajas (*Gorilla gorilla gorilla*), sugiriendo que podrían haber consumido alimentos resistentes y dúctiles, pero incluyendo también recursos mas abrasivos.
- Los valores de complejidad de la microtextura vestibular sugieren que *Australopithecus africanus* podría haber tenido una dieta algo más frugívoro-granívora que *Australopithecus afarensis*.
- Los patrones de textura vestibular de *Paranthropus robustus* son similares a los observados en *Papio anubis* y *Pan troglodytes verus*, consistentes con una dieta basada especialmente en alimentos resistentes de hábitats abiertos, como praderas, sabanas o bosques abiertos.

Bibliografía

"Un Libro, un Tesoro"

7. Bibliografía

A

Aliaga-Martínez A, Romero A, Pérez-Pérez A. 2012. Experimental study of acid erosion and abrasion on human dental enamel: characterization of taphonomic alterations in dental microwear pattern. En: Turbón D, Fañanás L, Rosa A, editores. Biodiversidad humana y Evolución. Sociedad Española de Antropología Física. p 164–174.

Aliaga A, Romero A, Galbany J, Pérez-Pérez A. 2013. Preliminary examination of buccal dental microtexture in primates. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):65–66.

Alrousan M. 2009. The Mesolithic-Neolithic transition in the Near East: biological implications of the shift in subsistence strategies through the analysis of dental morphology and dietary habits of human populations in the Mediterranean area 12,000-5,000 BP. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona.

Altmann SA, Altmann J. 1973. Baboon Ecology. Chicago: University of Chicago Press.

Andrews P. 1990. Owls, Caves and Fossils. London: Natural History Museum Publications.

Andrews P, Fernández-Jalvo Y. 1997. Surface modifications of the Sima de los Huesos fossil humans. Journal of Human Evolution 33(2-3):191–217.

Arends J, Cate Ten JM. 1981. Tooth enamel remineralization. Journal of Crystal Growth 53(1):135–147.

Articus K, Brown CA, Wilhelm K-P. 2001. Scale-sensitive fractal analysis using the patchwork method for the assessment of skin roughness. Skin Research and Technology 7(3):164–167.

Avery DM. 2001. The Plio-Pleistocene vegetation and climate of Sterkfontein and Swartkrans, South Africa, based on micromammals. Journal of Human Evolution 41(2):113–132.

B

Baker G, Jones LHP, Wardrop ID. 1959. Cause of wear in sheep's teeth. Nature 184(4698):1583–1584.

Balter V, Blichert-Toft J, Braga J, Telouk P, Thackeray F, Albarède F. 2008. U–Pb dating of fossil enamel from the Swartkrans Pleistocene hominid site, South Africa. Earth and Planetary Science Letters 267(1-2):236–246.

Bamford M. 1999. Pliocene fossil woods from an early hominid cave deposit, Sterkfontein, South Africa. South African Journal of Science 95(5):231–237.

Barbour ME, Rees JS. 2004. The laboratory assessment of enamel erosion: a review. Journal of Dentistry 32(8):591–602.

Barbour ME, Parker DM, Allen GC, Jandt KD. 2005. Human enamel erosion in constant composition citric acid solutions as a function of degree of saturation with respect to hydroxyapatite. Journal of Oral Rehabilitation 32(1):16–21.

Bardow A, Moe D, Nyvad B, Nauntofte B. 2000. The buffer capacity and buffer systems of human whole saliva measured without loss of CO 2. Arch Oral Biol 45(1):1–12.

Basabose AK. 2002. Diet composition of chimpanzees inhabiting the Montane forest of Kahuzi, Democratic Republic of Congo. American Journal of Primatology 58(1):1–21.

Boaz NT, Behrensmeyer AK. 1976. Hominid taphonomy: Transport of human skeletal parts in an artificial fluviatile environment. American Journal of Physical Anthropology 45(1):53–60.

Beach JJ, Schmidt C. 2013. Foodways and polity formation: A bioarchaeological analysis of the Xiongnu Using dental microwear texture analysis and pathological conditions. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):76.

Beeson M, Tame S, Keeming E, Lea SEG. 1996. Food habits of guenons (*Cercopithecus spp*.) in Afro-montane forest. African Journal of Ecology 34(2):202–210.

Behrensmeyer AK, Kidwel SM. 1985. Taphonomy's Contributions to Paleobiology. Paleobiology 11(1):105–119.

Behrensmeyer AK, Kidwel SM, Gastaldo RA. 2000. Taphonomy and paleobiology. Paleobiology 26(4):103–147.

Berkovitz BKB, Holland GR, Moxham BJ. 1995. Atlas en color y texto de anatomía oral: histología y embriología. Madrid: Mosby/Doyma Libros.

Binning SA, Chapman LJ, Cosandey-Godin A. 2009. Specialized morphology for a generalist diet: evidence for Liem's Paradox in a cichlid fish. Journal of Fish Biology 75(7):1683–1699.

Bonte E, Deschamps N, Goldberg M, Vernois V. 1988. Quantification of free water in human dental enamel. Journal of Dental Research 67(5):880–882.

Boyde A, Cowham MJ. 1980. An alternative method for obtaining converted back-scattered electron images and other uses for specimen biasing in biological *SEM*. Scanning Electron Microscopy:227–232.

Boyde A, Jones SJ. 1983. Backscattered electron imaging of dental tissues. Anatomy and Embryology 168(2):211–226.

Boyde A. 1985. Stereoscopic images in confocal (tandem scanning) microscopy. Science 230(4731):1270–1272.

Boyde A, Fortelius M. 1991. New confocal LM method for studying local relative microrelief with special reference to wear studies. Scanning 13(6):429–430.

Beynon A. 1987. Replication technique for studying microstructure in fossil enamel. Scanning Microscopy 1(2):663–66.

Bergstrom TS, Brown CA. 1999. Anisotropic artifacts introduced by horizontal scanning instruments in surface metrology. Proceedings of the 14th Annual Meeting of the American Society for Precision Engineering in Monterey, CA. p 376–379.

Betke H, Kahler E, Reitz A, Hartmann G, Lennon Á, Attin T. 2006. Influence of Bleaching Agents and Desensitizing Varnishes on the Water Content of Dentin. Operative Dentistry 31(5):536–542.

Bogart SL, Pruetz JD. 2011. Insectivory of savanna chimpanzees (Pan troglodytes verus) at Fongoli, Senegal. American Journal of Physical Anthropology 145(1):11–20.

Bowden N, Hutchinson JW, Evans AG, Brittain S, Whitesides GM. 1998. Spontaneous formation of ordered structures in thin films of metals supported on an elastomeric polymer. Nature 393(6681):146–149.

Brain CK. 1996. The influence of climatic changes on the completeness of the early Hominid record in southern African caves, with particular reference to Swartkrans. En: Vrba ES, Denton GH, Partridge TC, Burckle LH, editores. Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins. Yale University Press. p 451–458.

Bromage TG, Boyde A, Perez-Ochoa A. 2003. The portable confocal microscope: scanning optical microscopy anywhere. En: Mendez-Vilas A, editor. Science, Technology and Education of Microscopy: an Overview. Badajoz, España: Formatex. p 742–752.

Brown W, Patel P, Chow L. 1975. Formation of $CaHPO_4 \cdot 2H_2O$ from enamel mineral and its relationship to caries mechanism. Journal of Dental Research 45(3):475–481.

Brown F, Harris JM, Leakey RE, Walker AC. 1985. Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya. Nature 316(6031):788–792.

Brown CA, Charles PD, Johnsen WA, Chesters S. 1993. Fractal analysis of topographic data by the patchwork method. Wear 161(1-2):61–67.

Brown CA, Charles PD, Johnsen WA. 1994. Method of quantifying the topographic structure of a surface. US Patent. Nº 5307292.

Brown CA, Siegmann S. 1997. Scale-Sensitive Fractal Analysis for Understanding the Influence of Substrate Roughness in Thermal Spraying. En: First. Indianapolis, Indiana: United Thermal Spray Conference. p 665–670.

Brown CA, Siegmann S. 2001. Fundamental scales of adhesion and area–scale fractal analysis. International Journal of Machine Tools and Manufacture 41(13-14):1927–1933.

Brown FH, Haileab B, McDougall I. 2006. Sequence of tuffs between the KBS Tuff and the Chari Tuff in the Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. Journal of the Geological Society 163(1):185–204.

Burnett GW, Zenewitz J. 1958. Studies of the composition of teeth: VII. The moisture content of calcified tooth tissues. Journal of Dental Research 37(4):581–589.

C

Cachel S. 1975. A new view of speciation in Australopithecus. En: Tuttle RH, editor. Paleoanthropology: Morphology and Paleoecology. Walter de Gruyter. p 183–201.

Calandra I, Schulz E, Pinnow M, Krohn S, Kaiser TM. 2012. Teasing apart the contributions of hard dietary items on 3D dental microtextures in primates. Journal of Human Evolution 63(1):85–98.

Campillo D, Turbón D, Hernández M. 1988. Cranial Pathology of a Medieval Population in Castile (Spain). Archivio per l'Antropologia e la Etnologia 118:153–170.

Campillo D. 2001. Introducción a la Paleontología. Barcelona: Ediciones Bellaterrra.

Campisano CJ, Feibel CS. 2008. Depositional environments and stratigraphic summary of the Pliocene Hadar Formation at Hadar, Afar Depression, Ethiopia. Geological Society of America Special Papers 446:179–201.

Caporale SS, Withnell CB, Ungar PS. 2014. Shrew and rodent incisor microwear textures as a proxy for paleoenviornmental reconstruction. American Journal of Physical Anthropology 153(S58):90.

Codron D, Luyt J, Lee-Thorp JA, Sponheimer M, de Ruiter DJ, Codron J. 2005. Utilization of savanna-based resources by Plio-Pleistocene baboons. South African Journal of Science 101(5&6):245–248.

Codron D, Lee-Thorp JA, Sponheimer M, de Ruiter D, Codron J. 2006. Inter- and intrahabitat dietary variability of chacma baboons (*Papio ursinus*) in South African savannas based on fecal $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, and %N. American Journal of Physical Anthropology 129(2):204–214.

Conklin-Brittain NL, Knott CD, Wrangham RW. 2001. The feeding ecology of apes. En: The Apes: Challenges for the 21st Century. Conference Proceedings. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society. p 167–174.

Conover WJ, Iman RL. 1981. Rank Transformations as a Bridge Between Parametric and Nonparametric Statistics. The American Statistician 35(3):124–129.

Constantino PJ, Lee JJ-W, Morris D, Lucas PW, Hartstone-Rose A, Lee W-K, Dominy NJ, Cunningham A, Wagner M, et al. 2011. Adaptation to hard-object feeding in sea otters and hominins. Journal of Human Evolution 61(1):89–96.

Cook RJ, Farewell VT. 1996. Multiplicity Considerations in the Design and Analysis of Clinical Trials. Journal of the Royal Statistical Society Series A (Statistics in Society) 159(1):93–110.

Chan YH. 2005. Biostatistics 303. Discriminant analysis. Singapore Medical Journal 46(2):54–62.

Chapman CA, Pavelka MSM. 2005. Group size in folivorous primates: ecological constraints and the possible influence of social factors. Primates 46(1):1–9.

Cheng Z-J, Wang X-M, Cui F-Z, Ge J, Yan J-X. 2009. The enamel softening and loss during early erosion studied by *AFM, SEM* and nanoindentation. Biomedical Material 4(1):015020.

Chimenos E, Safont S, Alesan A, Alfonso J, Malgosa A. 1999. Propuesta de protocolo de valora-

ción de parámetros en paleodontología. Gaceta Dental 102:44–52.

Ciochon RL, Piperno DR, Thompson RG. 1990. Opal phytoliths found on the teeth of the extinct ape *Gigantopithecus blacki*: Implications for paleodietary studies. Proceedings of the National Academy of Sciences 87(20):8120–8124.

Cerling TE, Brown FH. 1982. Tuffaceous marker horizons in the Koobi Fora region and the Lower Omo Valley. Nature 299(5880):216–221.

Curnoe D, Tobias PV. 2006. Description, new reconstruction, comparative anatomy, and classification of the Sterkfontein Stw 53 cranium, with discussions about the taxonomy of other southern African early *Homo* remains. Journal of Human Evolution 50(1):36–77.

Cuy JL, Mann AB, Livi KJ, Teaford MF, Weihs TP. 2002. Nanoindentation mapping of the mechanical properties of human molar tooth enamel. Archives of Oral Biology 47(4):281–291.

D

Daegling DJ, Grine FE. 1999. Terrestrial foraging and dental microwear in *Papio ursinus*. Primates 40(4):559–572.

Daegling DJ, McGraw WS. 2001. Feeding, Diet, and Jaw Form in West African *Colobus* and *Procolobus*. International Journal of Primatology 22(6):1033–1055.

Daegling DJ, McGraw WS, Ungar PS, Pampush JD, Vick AE, Bitty EA. 2011. Hard-Object Feeding in Sooty Mangabeys (*Cercocebus atys*) and Interpretation of Early Hominin Feeding Ecology. PLoS ONE 6(8):e23095.

DaSilva GL. 1992. The western black-and-white colobus as a low-energy strategist: activity budgets, energy expenditure and energy intake. Journal of Animal Ecology 61(1):79–91.

Davies AG, Oates JF. 1994. Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour, and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press.

Davies AG, Oates JF, DaSilva GL. 1999. Patterns of Frugivory in Three West African Colobine Monkeys. International Journal of Primatology 20(3):327–357.

de Gregory JR, Herrmann NP. 2012. Pits and Scratches: An Examination of Dental Microwear of Two Bronze Age Sites in East Lokris, Greece. Annual Meeting of the Archaeological Institute of America:1–1.

DeGusta D, Vrba E. 2003. A method for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid astragali. Journal of Archaeological Science 30(8):1009–1022.

Deino AL. 2011. $^{40}Ar/^{39}Ar$ Dating of Laetoli, Tanzania. En: Harrison T, editor. Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Vol. 1: Geology, Geochronology, Paleoecology and Paleoenvironment. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Dordrecht: Springer. p 77–97.

DeSantis LRG, Schubert BW, Scott JR, Ungar PS. 2012. Implications of Diet for the Extinction of Saber-Toothed Cats and American Lions. PLoS ONE 7 (12):e52453.

Delezene LK, Zolnierz MS, Teaford MF, Kimbel WH, Grine FE, Ungar PS. 2013. Premolar microwear and tooth use in *Australopithecus afarensis*. Journal of Human Evolution 65(3):282–293.

Denys C. 2002. Taphonomy and Experimentation. Archaeometry 44(3):469–484.

Dennis JC, Ungar PS, Teaford MF, Glander KE. 2004. Dental topography and molar wear in *Alouatta palliata* from Costa Rica. American Journal of Physical Anthropology 125(2):152–161.

Dill H. 2003. A comparative study of APS minerals of the Pacific Rim fold belts with special reference to south American argillaceous deposits. Journal of South American Earth Sciences 16(5):301–320.

Doran DM, McNeilage A. 1998. Gorilla ecology and behavior. Evolutionary anthropology 6(4):120–131.

Doran DM, McNeilage A, Greer D, Bocian C, Mehlman P, Shah N. 2002. Western lowland gorilla diet and resource availability: New evidence, cross-site comparisons, and reflections on indirect sampling methods. American Journal of Primatology 58(3):91–116.

E

El-Zaatari S. 2007. Ecogeographic Variation in *Neandertal* Dietary Habits: Evidence from Microwear Texture Analysis. Doctoral Dissertation. Stony Brook University.

El-Zaatari S. 2010. Occlusal microwear texture analysis and the diets of historical/prehistoric hunter-gatherers. International Journal of Osteoarchaeology 20(1):67–87.

El-Zaatari S, Grine FE, Ungar PS, Hublin J-J. 2011. Ecogeographic variation in *Neandertal* dietary habits: Evidence from occlusal molar microwear texture analysis. Journal of Human Evolution 61(4):411–424.

Endt Von DW, Ortner DJ. 1984. Experimental effects of bone size and temperature on bone diagenesis. Journal of Archaeological Science 11(3):247–253.

Estebaranz F, Galbany J, Martínez LM, Pinilla B, Pérez-Pérez A. 2006a. Nota metodológica: Alteración del patrón de microestriación dentaria por el efecto *wrinkle*. Revista Española de Antropología Física 26:115–121.

Estebaranz F, Losada JM, Galbany J, Martínez LM, Pérez-Pérez A. 2006b. Tafonomía y microdesgaste: análisis topográfico de superficies de esmalte dentario. En: Martínez-Almagro A, editor. Diversidad Biológica y Salud Humana. Murcia: Quaderna Editorial. p 103–110.

Estebaranz F, Galbany J, Martínez LM, Pérez-Pérez A. 2007. 3-D Interferometric microscopy applied to the study of buccal enamel microwear. En: Bailey SE, Hublin J-J, editores. Dental Perspectives on Human Evolution. New York: Springer. p 391–403.

Estebaranz F, Martínez LM, Galbany J, Turbón D, Pérez-Pérez A. 2009a. Testing hypotheses of dietary reconstruction from buccal dental microwear in *Australopithecus afarensis*. Journal of Human Evolution 57(6):739–750.

Estebaranz F, Pérez-Pérez A, Martínez LM, Galbany J, Turbón D. 2009b. Buccal dental microwear analyses show that *Australopithecus afarensis* might have benefited from both closed woodland and open savannah independently of climatic condition. American Journal of Physical Anthropology 138(S48):126.

Estebaranz F. 2011. Modelos de evolución morfológica de la dentición, fluctuaciones climáticas, patrones alimentarios y ecología de los *Hominini Plio-Pleistocénicos* de África del Este *Australopithecus anamensis* y *Australopithecus afarensis*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.

Estebaranz F, Galbany J, Martínez LM, Turbón D, Pérez-Pérez A. 2012. Buccal dental microwear analyses support greater specialization in consumption of hard foodstuffs for *Australopithecus anamensis*. Journal of Anthropological Sciences 90:163–185.

F

Featherstone J. 1999. Prevention and reversal of dental caries: role of low level fluoride. Community Dentistry and Oral Epidemiology 27(1):31–40.

Feibel CS, Brown FH, McDougall I. 1989. Stratigraphic context of fossil hominids from the Omo group deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. American Journal of Physical Anthropology 78(4):595–622.

Fernández-Jalvo Y, Sánchez-Chillón B, Andrews P, Fernández-López S, Alcalá-Martínez L. 2002. Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. Archaeometry 44(3):353–361.

Fernández-Jalvo Y, Marín Monfort MD. 2008. Experimental taphonomy in museums: Prepara-

tion protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. Geobios 41(1):157–181.

Fernández-Jalvo Y, Scott L, Andrews P. 2010. Taphonomy in palaeoecological interpretations. Quaternary Science Reviews 30(11–12):1296–1302.

Fernández-López S. 1986. La Tafonomía: un subsistema conceptual de la Paleontología. COL-PA 41:9–34.

Fleagle JG. 1999. Primate Adaptation and Evolution. Second Edition. New York: Academic Press.

Fleagle JG, McGraw WS. 1999. Skeletal and dental morphology supports diphyletic origin of baboons and mandrills. Proceedings of the National Academy of Sciences 96 (3):1157–1161.

Fincham AG, Moradian-Oldak J, Simmer JP. 1999. The Structural Biology of the Developing Dental Enamel Matrix. Journal of Structural Biology126(3):270–299.

Fine D, Craig GT. 1981. Buccal surface wear of human premolar and molar teeth: A potential indicator of dietary and social differentiation. Journal of Human Evolution 10(4):335–344.

Fiorenza L, Benazzi S, Kullmer O. 2009. Morphology, wear and 3D digital surface models: materials and techniques to create high-resolution replicas of teeth. Journal of Anthropological Sciences 87:211–218.

Fortelius M, Solounias N. 2000. Functional Characterization of Ungulate Molars Using the Abrasion-Attrition Wear Gradient : A New Method for Reconstructing Paleodiets. American Museum Novitates 3301:1-36.

G

Galbany J, Martínez LM, 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 Física 23:77–83.

Galbany J, Pérez-Pérez A. 2004. Buccal enamel microwear variability in *Cercopithecoidea* primates as a reflection of dietary habits in forested and open savanna environments. Anthropologie 42(1):13–19.

Galbany J, Martínez LM, Pérez-Pérez A. 2004a. Tooth replication techniques, *SEM* Imaging and microwear analysis in primates: methodological obstacles. Anthropologie 42(1):5–12.

Galbany J, Martínez LM, Hiraldo O, Espurz V, Estebaranz F, Sousa M, Martínez López A, Medina AM, Farrés M, et al. 2004b. Teeth: Catálogo de los moldes de dientes de homínidos de la Universitat de Barcelona. (Pérez-Pérez A, editor). Universitat de Barcelona.

Galbany J, Smith MM, Pérez-Pérez A. 2005a. Dental Microwear Variability on Buccal Tooth Enamel Surfaces of Extant Catarrhini and the Miocene Fossil *Dryopithecus laietanus* (*Hominoidea*). Folia Primatologica 76(6):325–341.

Galbany J, Martínez LM, López-Amor HM, Espurz V, hiraldo O, Romero A, De Juan J, Pérez-Pérez A. 2005b. Error rates in buccal dental microwear quantification using Scanning Electron Microscopy. Scanning 27(1):23–29.

Galbany J, Martínez LM, Estebaranz F, Losada JM, Pérez-Pérez A. 2005c. Erosión ácida postmortem del esmalte dental en homininos plio-pleistocénicos africanos: Modelo experimental *in vitro* e *in vivo*. En: Martinell J, Domènech R, de Gibert J, editores. 2nd International Meeting TAPHOS'05/4ª Reunión de Tafonomía y Fosilización. p 43.

Galbany J, Pérez-Pérez A. 2006. Tamaño dental, desgaste oclusal y microestriación dentaria en primates Hominoidea. Revista Española de Antropología Física 26:11–18.

Galbany J. 2006. El patró de microestriació dental en primats *Catarrhini*: un model ecològic per primats fòssils i homínids. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.

Galbany J, Estebaranz F, Martínez LM, Romero A, De Juan J, Turbón D, Pérez-Pérez A. 2006.

Comparative analysis of dental enamel polyvinylsiloxane impression and polyurethane casting methods for *SEM* research. Microscopy Research and Technique 69(4):246–252.

Galbany J, Estebaranz F, Martínez LM, Pérez-Pérez A. 2009. Buccal dental microwear variability in extant African *Hominoidea*: taxonomy versus ecology. Primates 50(3):221–230.

Galbany J, Romero A, Mayo-Alesón M, Itsoma F, Gamarra B, Pérez-Pérez A, Willaume E, Kappeler PM, Charpentier MJE. 2014. Age-Related Tooth Wear Differs between Forest and Savanna Primates. PLoS ONE 9:e94938.

Galil KA, Wright GZ. 1979a. Effects of various acids on the buccal surface of human permanent teeth: a study using scanning electron microscopy. Pediatric Dentistry 1(3):155–159.

Galil KA, Wright GZ. 1979b. Acid etching patterns on buccal surfaces of permanent teeth. Pediatric Dentistry 1(4):230–234.

Gamarra B, Romero A, Pérez-Pérez A, Galbany J. 2011. Caracterización morfólogica del M2 de primates *Hominoidea* a partir de análisis de Fourier / Morphological characterization of the *Hominoidea* primates second molars from Fourier analysis. Revista Argentina de Antropología Biológica 13(1):29–41.

Gambarotta J-P. 1995. Nombre, densité et dimensions des micro-traces d'usure dentaire chez des populations anciennes et actuelles du nord du Maroc. Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris 7(3-4):159–176.

Gilbert CC. 2007. Craniomandibular morphology supporting the diphyletic origin of mangabeys and a new genus of the *Cercocebus/Mandrillus* clade, Procercocebus. Journal of Human Evolution 53(1):69–102.

Goldstein J, Newbury DE, Joy DC, Lyman CE, Echlin P, Lifshin E, Sawyer L, Michael J. 2003. Scanning Electron Microscopy and X-ray Microanalysis. 3rd edition. Springer.

González-Bonorino F. 1971. Metamorphism of the crystalline basement of central Chile. Journal of Petrology 12(1):149–175.

Gonzalez RC, Woods RE. 2002. Digital Image Processing. 2nd edition. Prentice Hall.

Gordon KD. 1982. A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis. American Journal of Physical Anthropology 59(2):195–215.

Gordon KD. 1983. Taphonomy of dental microwear: can fossil microwear be studied productively? American Journal of Physical Anthropology 60(2):200.

Gordon KD, Walker A. 1983. Playing'possum: A microwear experiment. American Journal of Physical Anthropology 60(1):109–112.

Gordon KD. 1984a. Hominoid dental microwear: complications in the use of microwear analysis to detect diet. Journal of Dental Research 63(8):1043–1046.

Gordon KD. 1984b. Pitting and bubbling artefacts in surface replicas made with silicone elastomers. Journal of Microscopy 134(Pt2):183–188.

Gordon KD. 1984c. Taphonomy of dental microwear, II. American Journal of Physical Anthropology 64 (2):164–165.

Gordon KD. 1988. A review of methodology and quantification in dental microwear analysis. Scanning Microscopy 2(2):1139–1147.

Graham JM. 2001. Problems with Stepwise Procedures in Discriminant Analysis. The Annual Meeting of the Southwest Educational Research Association, New Orleans, LA.

Grimstone AV. 1981. El Microscopio Electrónico en Biología. Ediciones Omega.

Grine FE. 1981. Trophic differences between 'gracile' and «robust» Australopithecines: A scanning electron microscope analysis of occlusal events. South African Journal of Science 77(5):203–230.

Grine FE. 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. Journal of Human Evolution 15(8):783–822.

Grine FE, Kay RF. 1988. Early hominid diets from quantitative image analysis of dental microwear. Nature 333(6175):765–768.

Grine FE, Ungar PS, Teaford MF. 2002. Error rates in dental microwear quantification using scanning electron microscopy. Scanning 24(3):144–153.

Grine FE. 2005. Enamel thickness of deciduous and permanent molars in modern *Homo sapiens*. American Journal of Physical Anthropology 126(1):14 –31.

Grine FE, Ungar PS, Teaford MF. 2006a. Was the early pliocene hominin«*Australopithecus*» *anamensis* a hard object feeder? South African Journal of Science 102(7-8):301–310.

Grine FE, Ungar PS, Teaford MF, El-Zaatari S. 2006b. Molar microwear in *Praeanthropus afarensis*: Evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions. Journal of Human Evolution 51(3):297–319.

Grine FE. 2007. Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines. Aldine Transaction.

Grine FE, Martin LB. 2007. Enamel thickness and development in *Australopithecus* and *Paranthropus*. En: Grine FE, editor. Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines. New York: Aldine Transaction. p 3–42.

Grine FE, Smith HF, Heesy CP, Smith EJ. 2009. Phenetic Affinities of Plio-Pleistocene *Homo* Fossils From South Africa: Molar Cusp Proportions. En: Grine FE, Fleagle JG, Leakey RE, editores. The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus *Homo*. Springer. p 49–62.

Grine FE, Judex S, Daegling DJ, Ozcivici E, Ungar PS, Teaford MF, Sponheimer M, Scott J, Scott RS, et al. 2010. Craniofacial biomechanics and functional and dietary inferences in hominin paleontology. Journal of Human Evolution 58(4):293–308.

Grine FE, Sponheimer M, Ungar PS, Lee-Thorp J, Teaford MF. 2012. Dental Microwear and Stable Isotopes Inform the Paleoecology of Extinct Hominins. American Journal of Physical Anthropology 148(2):285–317.

Grine FE. 2013. The Alpha Taxonomy of *Australopithecus africanus*. En: Reed KE, Fleagle JG, Leakey RE, editores. The paleobiology of *Australopithecus*. Dordrecht: Springer. p 73–104.

Grine FE, Ungar PS, Teaford MF, El-Zaatari S. 2013a. Molar Microwear, Diet and Adaptation in a Purported Hominin Species Lineage from the Pliocene of East Africa. En: Reed KE, Fleagle JG, Leakey RE, editores. The paleobiology of *Australopithecus*. Dordrecht: Springer. p 213–223.

Grine FE, Delanty MM, Wood BA. 2013b. Variation in Mandibular Postcanine Dental Morphology and Hominin Species Representation in Member 4, Sterkfontein, South Africa. En: Reed KE, Fleagle JG, Leakey RE, editores. The Paleobiology of *Australopithecus*. Dordrecht: Springer. p 125–146.

Gügel I, Grupe G, Kunzelmann K-H. 2001. Simulation of Dental Microwear: Characteristic Traces by Opal Phytoliths Give Clues to Ancient Human Dietary Behavior. American Journal of Physical Anthropology 114(2):124–138.

H

Haglund WD, Sorg MH. 1996. Method and Theory of Forensic Taphonomy Research. En: Haglund WD, Sorg MH, editores. Forensic Taphonomy: The Postmortem Fate of Human Remains. New York: CRC Press. p 13–26.

Haile-Selassie Y, Deino AL, Saylor B, Umer M, Latimer B. 2007. Preliminary geology and paleontology of new hominid-bearing Pliocene localities in the central Afar region of Ethiopia. AS 115:215–222.

Hair JF, Babin BJ, Black WC, Anderson RE. 2010. Multivariate Data Analysis. 7 ed. New Jersey: Prentice Hall.

Hamalian TA, Nasr E, Chidiac JJ. 2011. Impression Materials in Fixed Prosthodontics: Influence of Choice on Clinical Procedure. Journal of Prosthodontics 20(2):153–160.

Hammer Ø, Harper DA, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software Package for Education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4(1): p.9. Disponible en : http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Harris JM, Brown FH, Leakey MG, Walker AC, Leakey RE. 1988. Pliocene and pleistocene hominid-bearing sites from west of lake Turkana, Kenya. Science 239(4835):27–33.

Harrison T ed. 2011. Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Vol. 1: Geology, Geochronology, Paleoecology and Paleoenvironment. Dordrecht: Springer Netherlands.

Hart JP, Matson RG. 2009. The use of multiple discriminant analysis in classifying prehistoric phytolith assemblages recovered from cooking residues. Journal of Archaeological Science 36(1):74–83.

Haslam TCF, Tibbett M. 2009. Soils of Contrasting pH Affect the Decomposition of Buried Mammalian (*Ovis aries*) Skeletal Muscle Tissue. Journal of Forensic Sciences 54(4):900–904.

Haupt RJ, DeSantis LRG, Green JL, Ungar PS. 2013. Dental microwear texture as a proxy for diet in *xenarthrans*. Journal of Mammalogy 94(4):856–866.

Hay RL. 1976. Geology of the Olduvai Gorge : A Study of Sedimentation in a Semiarid Basin. Berkeley: University of California Press.

Henry AG, Ungar PS, Passey BH, Sponheimer M, Rossouw L, Bamford M, Sandberg PA, de Ruiter DJ, Berger LR. 2012. The diet of *Australopithecus sediba*. Nature 487(7405):90–93.

Herries AIR, Hopley PJ, Adams JW, Curnoe D, Maslin MA. 2010. Letter to the editor: Geochronology and palaeoenvironments of Southern African hominin-bearing localities-A reply to Wrangham et al., 2009. «Shallow-water habitats as sources of fallback foods for hominins». American Journal of Physical Anthropology 143(4):640–646.

Herries AIR, Shaw J. 2011. Palaeomagnetic analysis of the Sterkfontein palaeocave deposits: Implications for the age of the hominin fossils and stone tool industries. Journal of Human Evolution 60(5):523–539.

Hill RA, Dunbar RIM. 2002. Climatic determinants of diet and foraging behaviour in baboons. Evolutionary Ecology 16(6):579–593.

Hillson S. 1996. Dental Anthropology. New York: Cambridge University Press.

Hobson R, Rugg-Gunn A, Booth T. 2002. Acid-etch patterns on the buccal surface of human permanent teeth. Archives of Oral Biology 47(5):407–412.

Hopley P, Latham A, Marshall J. 2006. Palaeoenvironments and palaeodiets of mid-Pliocene micromammals from Makapansgat Limeworks, South Africa: A stable isotope and dental microwear approach. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 233(3-4):235–251.

Hopley PJ, Marshall JD, Weedon GP, Latham AG, Herries AIR, Kuykendall KL. 2007. Orbital forcing and the spread of C4 grasses in the late Neogene: stable isotope evidence from South African speleothems. Journal of Human Evolution 53(5):620–634.

Hoppe KA, Koch PL, Furutani TT. 2003. Assessing the preservation of biogenic strontium in fossil bones and tooth enamel. International Journal of Osteoarchaeology 13(1-2):20–28.

Howell FC. 1968. Omo Research Expedition. Nature 219(5154):567–572.

Howell FC. 1969. Remains of *Hominidae* from Pliocene/Pleistocene Formations in the Lower Omo Basin, Ethiopia. Nature 223(5212):1234–1239.

Howell FC, Coppens Y. 1974. Inventory of remains of Hominidae from Pliocene/Pleistocene formations of the lower Omo basin, Ethiopia (1967-1972). American Journal of Physical Anthropology 40(1):1–16.

Huberty CJ. 1984. Issues in the use and interpretation of discriminant analysis. Psychological Bulletin 95(1):156–171.

Huberty CJ, Lowman LL. 1997. Discriminant Analysis Via Statistical Packages. Educational and Psychological Measurement 57(5):759–784.

Huberty CJ, Hussein MH. 2003. Some problems in reporting use of discriminant analyses. The Journal of Experimental Education 71(2):177–192.

Humphrey SP, Williamson RT. 2001. A review of saliva: normal composition, flow, and function. The Journal of Prosthetic Dentistry 85(2):162–169.

I

Imfeld T. 1996. Dental erosion. Definition, classification and links. European Journal of Oral Sciences 104(2):151–155.

Isaac GL. 1965. The stratigraphy of the Peninj Beds and the provenance of the Natron Australopithecine mandible. Quaternaria 7:101–130.

Isaac GL. 1967. The stratigraphy of the Peninj Group-Early Middle Pleistocene Formations West of Lake Natron, Tanzania. En: Bishop WW, Clark JD, editores. Background to Evolution in Africa. Chicago: University of Chicago Press. p 229–257.

Isaacs GL, Curtis GH. 1974. Age of early Acheulian industries from the Peninj Group, Tanzania. Nature 249(5458):624–627.

J

Jain AK, Waller WG. 1978. On the optimal number of features in the classification of multivariate Gaussian data. Pattern Recognition 10(5-6):365–374.

James M. 1985. Classification Algorithms. New York: Wiley-Interscience.

Jolly CJ. 2001. A proper study for mankind: Analogies from the Papionin monkeys and their implications for human evolution. American Journal of Physical Anthropology 116(S33):177–204.

K

Kaidonis JA, Townsend GC, Richards LC. 1999. The interpretation of microwear detail on human teeth: mastication or tooth grinding? Perspectives in Human Biology 4(3):85–91.

Karriguer WM, Schmidt C. 2013. The diet of *Neandertals* at Krapina: Evidence from dental microwear texture. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):163.

Kay RF, Hiiemae KM. 1974. Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. American Journal of Physical Anthropology 40(2):227–256.

Kay RF. 1975. The functional adaptations of primate molar teeth. American Journal of Physical Anthropology 43(2):195–215.

Kay RF. 1977a. Diets of early Miocene African hominoids. Nature 268(5621):628–630.

Kay RF. 1977b. The evolution of molar occlusion in the *Cercopithecidae* and early catarrhines. American Journal of Physical Anthropology 46(2):327–352.

Kay RF, Covert HH. 1983. True grit: a microwear experiment. American Journal of Physical Anthropology 61(1):33–38.

Kay RF. 1985. Dental Evidence for the Diet of *Australopithecus*. Annual Review of Anthropology14:315–341.

Kay RF, Grine FE. 1988. Tooth morphology, wear and diet in *Australopithecus* and *Paranthropus* from southern Africa. En: Grine FE, editor. Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines. New York: Aldine de Gruyter. p 427–448.

Keck SC. 1985. Automixing: A new concept in elastomeric impression material delivery systems. The Journal of Prosthetic Dentistry 54(4):479–483.

Kimbel WH, Johanson DC, Rak Y. 1997. Systematic Assessment of a Maxilla of *Homo* From Ha-

dar, Ethiopia. American Journal of Physical Anthropology 103(2):235–262.

Kimbel WH, Rak Y, Johanson DC. 2004. The skull of Australopithecus afarensis. Oxford: Oxford University Press.

Kimbel WH, Delezene LK. 2009. «Lucy» Redux: A review of research on *Australopithecus afarensis*. American Journal of Physical Anthropology 140(S49):2–48.

King T, Aiello LC, Andrews P. 1994. Dental microwear and diet of *Griphopithecus alpani*. American Journal of Physical Anthropology 37(S18):124.

King T, Aiello L, Andrews P. 1999a. Dental microwear of *Griphopithecus alpani*. Journal of Human Evolution 36(1):3–31.

King T, Andrews P, Boz B. 1999b. Effect of taphonomic processes on dental microwear. American Journal of Physical Anthropology 108(3):359–373.

Klecka WR. 1980. Discriminant Analysis. Quantitative Applications in the Social Sciences Series, No. 19. Thousand Oaks, CA: Sage Publications.

Klockmann F, Ramdohr P. 1961. Tratado de mineralogía. 2nd ed. Barcelona: Gustavo Gili.

Kovarovic K, Aiello LC, Cardini A, Lockwood CA. 2011. Discriminant function analyses in archaeology: are classification rates too good to be true? Journal of Archaeological Science 38(11):3006–3018.

Krueger KL, Scott JR, Kay RF, Ungar PS. 2008. Technical Note: Dental microwear textures of "Phase I" and "Phase II" facets. American Journal of Physical Anthropology 137(4):485–490.

Krueger KL, Ungar PS. 2010. Incisor microwear textures of five bioarcheological groups. International Journal of Osteoarchaeology 20(5):549–560.

Krueger KL, Ungar PS. 2012. Anterior dental microwear texture analysis of the Krapina *Neandertals*. Central European Journal of Geosciences 4(4):651–662.

Krueger KL. 2013. The use of Arctic samples as a proxy for *Neandertals*: Cautions and advances from incisor microwear texture analysis. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):173.

Kuman K, Clarke RJ. 2000. Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Sterkfontein, Member 5. Journal of Human Evolution 38(6):827–847.

L

Lahm SA. 1986. Diet and habitat preference of *Mandrillus sphinx* in Gabon: Implications of foraging strategy. American Journal of Primatology 11(1):9–26.

Lalueza C, Pérez-Pérez A. 1993. The diet of the *Neanderthal* Child Gibraltar 2 (Devil's Tower) through the study of the vestibular striation pattern. Journal of Human Evolution 24(1):29–41.

Lalueza Fox C, Pérez-Pérez A, Turbón D. 1993a. Estudi microscòpic de la mandíbula de Banyoles (Girona, Spain): diet, desgast, hàbits higènics i culturals. En: Maroto J, editor. La mandíbula de Banyoles en el context dels fòssils humans del pleitocè. Sèrie monogràfica 13. Girona, Spain: Centre d'Investigacions Arqueològiques. p 117–128.

Lalueza C, Pérez-Pérez A, Turbón D. 1993b. Microscopic study of the Banyoles mandible (Girona, Spain): diet, cultural activity and toothpick use. Journal of Human Evolution 24(4):281–300.

Lalueza Fox C, Pérez-Pérez A, Chimenos E. 1993c. Los fitolitos en la dieta de nuestros antepasados. Archivos de Odonto-estomatología 9(5):256–260.

Lalueza Fox C, Pérez-Pérez A. 1994. Cutmarks and post-mortem striations in fossil human teeth. Human Evolution 9(2):165–172.

Lalueza Fox C, Pérez-Pérez A, Juan JT. 1994. Dietary information through the examination of plant phytoliths on the enamel surface of human dentition. Journal of Archaeological Science

21(1):29–34

Lalueza C, Pérez-Pérez A, Turbón D. 1996a. Dietary inferences through buccal microwear analysis of middle and upper Pleistocene human fossils. American Journal of Physical Anthropology 100(3):367–387.

Lalueza Fox C, Juan JT, Albert RM. 1996b. Phytolith Analysis on Dental Calculus, Enamel Surface, and Burial Soil: information About Diet and Paleoenvironment. American Journal of Physical Anthropology 101(1):101–113.

Lachenbruch P, Goldstein M. 1979. Discriminant analysis. Biometrics 35(1):69–85.

Lambert JE, Chapman CA, Wrangham RW, Conklin-Brittain NL. 2004. Hardness of cercopithecine foods: Implications for the critical function of enamel thickness in exploiting fallback foods. American Journal of Physical Anthropology 125(4):363–368.

Leakey LS, Leakey MD. 1964. Recent Discoveries of Fossil Hominids in Tanganyika : At Olduvai and Near Lake Natron. Nature 202(4927):5–7.

Leakey MD. 1971. Olduvai Gorge: Volume 3. Excavations in Beds I & II, 1960-1963. London: Cambridge University Press.

Leakey MD, Hay RL, Curtis GH, Drake RE, Jackes MK, White TD. 1976. Fossil hominids from the Laetolil Beds. Nature 262(5568):460–466.

Leakey MD. 1987. The Laetoli hominid remains. En: Leakey MD, Harris JM, editores. Laetoli: A Pliocene Site in Northern Tanzania. Oxford: Oxford University Press. p 108–117.

Leakey RE, Walker AC. 1988. New *Australopithecus boisei* specimens from east and west Lake Turkana, Kenya. American Journal of Physical Anthropology 76(1):1–24.

Leakey MG, Feibel CS, McDougall I, Walker AC. 1995. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. Nature 376(6541):565–571.

Leakey MG, Feibel CS, McDougall I, Ward C, Walker AC. 1998. New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. Nature 393(6680):62–66.

Lee PC. 1984. Ecological Constraints on the Social Development of Vervet Monkeys. Behaviour 91(4):245–262.

Lee PC, Hauser MD. 1998. Long-Term Consequences of Changes in Territory Quality on Feeding and Reproductive Strategies of Vervet Monkeys. Journal of Animal Ecology 67(3):347–358.

Lee-Thorp JA, Van der Merwe NJ, Brain CK. 1994. Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis. Journal of Human Evolution 27(4):361–372.

Lee-Thorp J, Sponheimer M. 2006. Contributions of biogeochemistry to understanding hominin dietary ecology. American Journal of Physical Anthropology 131(S43):131–148.

Lee-Thorp JA, Sponheimer M, Luyt J. 2007. Tracking changing environments using stable carbon isotopes in fossil tooth enamel: an example from the South African hominin sites. Journal of Human Evolution 53(5):595–601.

Lee-Thorp JA, Sponheimer M, Passey BH, de Ruiter DJ, Cerling TE. 2010. Stable isotopes in fossil hominin tooth enamel suggest a fundamental dietary shift in the Pliocene. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 365(1556):3389–3396.

Legendre P, Legendre L. 1998. Numerical Ecology. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier Science.

Liem KF. 1980. Adaptive Significance of Intra- and Interspecific Differences in the Feeding Repertoires of Cichlid Fishes. Integrative and Comparative Biology 20(1):295–314.

Liem KF, Summers AP. 2000. Integration of Versatile Functional Design, Population Ecology, Ontogeny and Phylogeny. Netherlands Journal of Zoology 50(2):245–259.

Lockwood CA, Kimbel WH, Johanson DC. 2000. Temporal trends and metric variation in the mandibles and dentition of *Australopithecus afarensis*. Journal of Human Evolution 39 (1):23–55.

Lozano M. 2005. Estudio del desgaste a nivel microscópico de los dientes anteriores de los homínidos del yacimiento pleistocénico de Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos). Universitat de Rovira i Virgili. Tarragona.

Lozano M. 2002. Microscopia y realización de réplicas. En: Perea Pérez B, Sánchez JA, Sánchez, Domínguez González S, editores. Antropología y Paleontología dentarias. Madrid: Ed. Mapfre. p 373-384

Lucas PW, Teaford MF. 1995. Significance of Silica in Leaves to Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). Folia Primatologica 64(1-2):30–36.

Lucas PW, Omar R, Al-Fadhalah K, Almusallam AS, Henry AG, Michael S, Thai LA, Watzke J, Strait DS, et al. 2013. Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: implications for hominin diets. Journal of The Royal Society Interface 10(80)20120923

Lyman RL. 1984. Bone density and differential survivorship of fossil classes. Journal of Anthropological Archaeology 3(4):259–299.

M

Maas M. 1991. Enamel structure and microwear: an experimental study of the response of enamel to shearing force. American Journal of Physical Anthropology 85(1):31–49.

Macho GA, Shimizu D, Jiang Y, Spears IR. 2005. *Australopithecus anamensis*: A finite-element approach to studying the functional adaptations of extinct hominins. The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology 283A(2):310–318.

Macho GA, Shimizu D. 2009. Dietary adaptations of South African australopiths: inference from enamel prism attitude. Journal of Human Evolution 57(3):241–247.

Mahoney P. 2006a. Brief Communication: Intertooth and intrafacet dental microwear variation in an archaeological sample of modern humans from the Jordan Valley. American Journal of Physical Anthropology 129(1):39–44.

Mahoney P. 2006b. Microwear and morphology: Functional relationships between human dental microwear and the mandible. Journal of Human Evolution. 50(4):452–459.

Mainland IL. 1998. Dental Microwear and Diet in Domestic Sheep (*Ovis aries*) and Goats (*Capra Hircus*): Distinguishing Grazing and Fodder-fed Ovicaprids using a Quantitative Analytical Approach. Journal of Archaeological Science (12) 25:1259–1271.

Mainland IL. 2000. A dental microwear study of seaweed-eating and grazing sheep from Orkney. International Journal of Osteoarchaeology 10(2):93–107.

Mainland IL. 2006. Pastures lost? A dental microwear study of ovicaprine diet and management in Norse Greenland. Journal of Archaeological Science 33(2):238–252.

Mandelbrot BB. 1977. Fractals: Form, Chance and Dimension. First Edition. W. H. Freeman and Company.

Mandelbrot BB. 1982. The Fractal Geometry of Nature. First Edition. New York: W. H. Freeman and Company.

Mandelbrot BB, Blumen A. 1989. Fractal Geometry: What is it, and What Does it do? [and Discussion]. Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical, and Engineering Sciences 423(1864):3–16.

Marcus LF. 1990. Traditional Morphometrics. En: Rohlf FJ, Bookstein FL, editores. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Special Publications No 2. Ann Arbor, MI: University of Michigan Museum of Zoology. p 77–122.

Margolis H, Zhang Y, Lee C, Kent J, Moreno E. 1999. Kinetics of enamel demineralization *in vitro*. Journal of Dental Research 78(7):1326–1335.

Marks S, Dunn OJ. 1974. Discriminant Functions When Covariance Matrices are Unequal. Journal of the American Statistical Association 69(346):555–559.

Martin L, Boyde A, Grine FE. 1988. Enamel structure in primates: a review of scanning electron microscope studies. Scanning Microscopy 2(3):1503–1526.

Martínez LM, López-Amor HM, Pérez-Pérez A. 2001. Microestriación dentaria y alteraciones del esmalte dentario en Homininos Plio-Pleistocénicos de Laetoli y Olduvai (Tanzania). Revista Española de Antropología Física 22:61–72.

Martínez LM, Pérez-Pérez A. 2004. *Post-mortem* wear as indicator of taphonomic processes affecting enamel surfaces of hominin teeth from Laetoli and Olduvai (Tanzania): implication to dietary interpretations. Anthropologie 42(1):37–42.

Martínez LM, Galbany J, Pérez-Pérez A. 2004. Paleodemography and dental microwear of *Homo habilis* from East Africa. Anthropologie 42(1):53–58.

Martínez LM, Pérez-Pérez A. 2009. Buccal dental microwear analyses in *Paranthropus boisei*, *Homo habilis* and *Homo ergaster* confirm that buccal microwear is highly informative of dietary habits and ecological conditions in fossils hominin species. American Journal of Physical Anthropology 138(S48):185–186.

Martínez LM, Estebaranz F, Pérez-Pérez A. 2009. Buccal Dental Microwear Signals in the Robust Australopithecines, *P. aethiopicus*, *P. robustus*, and *P. boisei*: The Low Microwear Density Paradox Revealed. Paleoanthropology Society Congress, St. Louis.

Martínez LM 2010. Variabilidad del patrón de microestriación dental en homininos Plio-Pleistocénicos del Este y Sur de África. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.

Martínez LM, Estebaranz F, Galbany J, Pérez-Pérez A. 2012. El patrón de microestriación bucal en *Paranthropus robustus* y *Australopithecus africanus* como indicador de los cambios ecológicos producidos a lo largo del Plio-Pleistoceno. En: Turbón D, Fañanás L, Rissech C, Rosa A, editores. Biodiversidad humana y Evolución. Universitat de Barcelona. p 460–466.

McArdle BH. 1988. The structural relationship: regression in biology. Canadian Journal of Zoology 66(11):2329–2339.

McArdle BH. 2003. Lines, models, and errors: Regression in the field. Limnology and Oceanography 48(3):1363–1366.

McDougall I. 1985. K-Ar and 40Ar/39Ar dating of the hominid-bearing Pliocene-Pleistocene sequence at Koobi Fora, Lake Turkana, northern Kenya. Geological Society of America Bulletin 96(2):159-175.

McGraw WS, Fleagle JG. 2006. Biogeography and Evolution of the *Cercocebus-Mandrillus* Clade: Evidence from the Face. En: Lehman SM, Fleagle JG, editores. Developments in Primatology: Progress and Prospects. Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York: Springer. p 201–224.

McGraw WS, Vick AE, Daegling DJ. 2010. Sex and age differences in the diet and ingestive behaviors of sooty mangabeys (*Cercocebus atys*) in the Tai forest, Ivory coast. American Journal of Physical Anthropology 144(1):140–153.

McGrew WC, Baldwin PJ, Tutin CE. 1988. Diet of wild chimpanzees (Pan troglodytes verus) at Mt. Assirik, Senegal: I. Composition. American Journal of Primatology 16(3):213–226.

McHenry HM. 1984. Relative cheek-tooth size in Australopithecus. American Journal of Physical Anthropology 64(3):297–306.

McHenry HM, Coffing K. 2000. Australopithecus to Homo: Transformations in Body and Mind. Annual Review of Anthropology 29:125–146.

McKee JK. 1991. Paleo-ecology of the Sterkfontein hominids: a review and synthesis. Palaeontologia Africana 28:41–51.

McLachlan G. 2004. Discriminant Analysis and Statistical Pattern Recognition (Volumen 544). John Wiley & Sons.

McRoberts C. 1998. Laboratory Notes. Invertebrate Paleontology. State University of New York, College at Cortland.

Merceron G, Viriot L, Blondel C. 2004. Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus L.)* from Chizé (Western France) and relation to food composition. Small Ruminant Research 53(1-2):125–132.

Merceron G, Blondel C, de Bonis L, Koufos G, Viriot L. 2005. A new method of dental microwear analysis: application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). Palaios 20(6):551–561.

Merceron G, Schulz E, Kordos L, Kaiser TM. 2007. Paleoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. Journal of Human Evolution 53(4):331–349.

Merceron G, Escarguel G, Angibault J-M, Verheyden-Tixier H. 2010. Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? PLoS ONE 5(3):e9542.

Minsky M. 2011. Memoir on inventing the confocal scanning microscope. Scanning 10(4):128–138.

Moggi-Cecchi J, Grine FE, Tobias PV. 2006. Early hominid dental remains from Members 4 and 5 of the Sterkfontein Formation (1966-1996 excavations): Catalogue, individual associations, morphological descriptions and initial metrical analysis. Journal of Human Evolution 50(3):239–328.

Mohs F. 1825. Treatise on Mineralogy (Grundriß der Mineralogie), or The Natural History of the Mineral Kingdom. Edinburgh: Archibald Constable and Co., Edinburgh; and Hurst, Robinson, and Co., London.

N

Nelson S, Badgley C, Zakem E. 2005. Microwear in modern squirrels in relation to diet. Palaeontologia Electronica 8(1):1–15.

Nishida T, Ohigashi H, Koshimizu K. 2000. Tastes of Chimpanzee Plant Foods. Current Anthropology 41(3):431–438.

Norconk MA, Wright BW, Conklin-Brittain NL, Vinyard CJ. 2009. Mechanical and Nutritional Properties of Food as Factors in Platyrrhine Dietary Adaptations. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB, editores. South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation. New York: Springer. p 279–319.

Norušis MJ. 1988. SPSS-X Advanced Statistics Guide. 2nd ed. Chicago: SPSS Inc.

Norušis MJ. 1994. SPSS for Windows Professional Statistics. Release 6.1. Englewood Cliffs: Prentice Hall.

Norušis MJ. 2008. SPSS 16.0 Guide to Data Analysis. 2nd ed. Englewood Cliffs: Prentice Hall Press.

Nystrom P, Swedell L, Phillips-Conroy JE. 2002. Dental microwear pattern in hamadryas and anubis baboons. American Journal of Physical Anthropology. 117(S34):119.

Nystrom P, Phillips-Conroy JE, Jolly CJ. 2004. Dental microwear in anubis and hybrid baboons (*Papio hamadryas*, sensu lato) living in Awash National Park, Ethiopia. American Journal of Physical Anthropology 125(3):279–291.

O

Olejniczak AJ, Smith TM, Skinner MM, Grine FE, Feeney RNM, Thackeray JF, Hublin J-J. 2008. Three-dimensional molar enamel distribution and thickness in *Australopithecus* and *Paranthropus*. Biology Letters 4(4):406–410.

Orellana M, Nelson A, Carey J, Heo G. 2008. Surface Analysis of Etched Molar Enamel by Gas

Adsorption. Journal of Dental Research 87(6):532–536.

Organ JM, Teaford MF, Larsen CS. 2005. Dietary Inferences from Dental Occlusal Microwear at Mission San Luis de Apalachee. American Journal of Physical Anthropology 128(4):801–811.

P

Palin-Luc T, Sellier E, d'Errico F, vanhaeren M. 2002. Elastomer and resin replicas for *SEM* observation of metallic materials. Experimental Techniques 26(3):33–37.

Pawley JB ed. 2006. Handbook of Biological Confocal Microscopy. 3era Ed. Berlin: Springer.

Pérez-Pérez A. 1988. Correlación entre la dieta y el patrón de estriación dentaria. Trabajos de Antropología 21(2):181–186.

Pérez-Pérez A. 1990. Evolución de la dieta en Cataluña y Baleares desde el Paleolítico hasta la Edad Media a partir de restos esqueléticos. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.

Pérez-Pérez A, Lalueza C, Hernández M, Turbón D. 1991. Análisis del patrón de estriación dentaria: variabilidad intrapoblacional en la serie medieval de La Olmeda (Palencia). En: Botella MC, Jiménez MC, Ruiz L, Souich du P, editores. Nuevas Perspectivas en Antropología. VII Congreso español de Antropología Biológica. Granada: Diputación Provincial de Granada, Universidad de Granada. p 731–740.

Pérez-Pérez A, Lalueza C, Turbón D. 1994. Intraindividual and intragroup variability of buccal tooth striation pattern. American Journal of Physical Anthropology 94(2):175–187.

Pérez-Pérez A, Bermúdez de Castro J, Arsuaga JL. 1999. Nonocclusal dental microwear analysis of 300,000-year-old *Homo heilderbergensis* Teeth from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). American Journal of Physical Anthropology 108(4):433–457.

Pérez-Pérez A, Espurz V, Bermúdez de Castro J, de Lumley MA, Turbón D. 2003. Non-occlusal dental microwear variability in a sample of Middle and Late Pleistocene human populations from Europe and the Near East. Journal of Human Evolution 44(4):497–513.

Pérez-Pérez A. 2004. Why buccal microwear? Anthropologie 42(1):1–3.

Peters CR. 1982. Electron-optical microscopic study of incipient dental microdamage from experimental seed and bone crushing. American Journal of Physical Anthropology 57(3):283–301.

Peters CR, Vogel JC. 2005. Africa's wild C4 plant foods and possible early hominid diets. Journal of Human Evolution 48(3):219–236.

Pickering R, Kramers JD. 2010. Re-appraisal of the stratigraphy and determination of new U-Pb dates for the Sterkfontein hominin site, South Africa. Journal of Human Evolution 59(1):70–86.

Pinches GE. 1980. Factors influencing classification results from multiple discriminant analysis. Journal of Business Research 8(4):429–456.

Pinilla B. 2012. Dieta y adaptaciones ecológicas de las poblaciones humanas del Pleistoceno Medio y Superior. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.

Plummer TW, Bishop LC. 1994. Hominid paleoecology at Olduvai Gorge, Tanzania as indicated by antelope remains. Journal of Human Evolution 27(1-3):47–75.

Plummer TW, Bishop LC, Hertel F. 2008. Habitat preference of extant African bovids based on astragalus morphology: operationalizing ecomorphology for palaeoenvironmental reconstruction. Journal of Archaeological Science 35(11):3016–3027.

Polo-Cerdá M, Romero A, Casabó J, De Juan J. 2007. The Bronze Age burials from Cova Dels Blaus (Vall d'Uixó, Castelló, Spain): An approach to palaeodietary reconstruction through dental pathology, occlusal wear and buccal microwear patterns. HOMO – Journal of Comparative Human Biology 58(4):297–307.

Pontzer H, Scott JR, Lordkipanidze D, Ungar PS. 2011. Dental microwear texture analysis and diet in the Dmanisi hominins. Journal of Human Evolution 61(6):683–687.

Prideaux GJ, Ayliffe LK, DeSantis LRG, Schubert BW, Murray PF, Gagan MK, Cerling TE. 2009. Extinction implications of a chenopod browse diet for a giant Pleistocene kangaroo. Proceedings of the National Academy of Sciences 106(28):11646–11650.

Prima ODA, Yoshida T. 2010. Characterization of volcanic geomorphology and geology by slope and topographic openness. Geomorphology 118(1-2):22–32.

Pruetz JD. 2006. Feeding ecology in of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) **at** Fongoli, Senegal. En: Hohmann G, Robbins MM, Boesch C, editores. Feeding Ecology in Apes and Other Primates. Cambridge University Press. p 161–182.

Puech P-F. 1976. Recherche sur le mode d'alimentation des hommes du Paléolithique par l'étude microscopique des couronnes dentaires. En: de Lumley H, editor. La Préhistoire Française, Tome 1. Paris: CNRS. p 708–709.

Puech P-F. 1978. L«alimentation de l'Homme préhistorique. La Recherche 94:1029–1031.

Puech PF, Albertini H, Mills NTW. 1980. Dental destruction in Broken-Hill man. Journal of Human Evolution 9(1):33–39.

Puech P-F, Pant R. 1980. Un modèle d'étude de l'alimentation des hommes fossiles. Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris 7(13):61–64.

Puech P-F, Albertini H, Serratrice C. 1983a. Tooth Microwear and Dietary Patterns in Early Hominids from Laetoli, Hadar and Olduvai. Journal of Human Evolution 12(8):721–729.

Puech P-F, Serratrice C, Leek FF. 1983b. Tooth Wear as Observed in Ancient Egyptien Skulls. Journal of Human Evolution 12(7):617–629.

Puech P-F, Albertini H. 1984. Dental microwear and mechanisms in early hominids from Laetoli and Hadar. American Journal of Physical Anthropology 65(1):87–91.

Puech P-F, Prone A, Roth H, Cianfarani F. 1985. Reproduction expérimentale de processus d'usure des surfaces dentaires des Hominidés fossiles: conséquences morphoscopiques et exoscopiques avec application à l'Hominidé I de Garusi. Comptes rendus de l'Académie des sciences Série II, Mécanique, physique, chimie, sciences de l'univers, sciences de la terre 301(1):59–64.

Puech P-F. 1986a. Tooth microwear in *Homo habilis* at Olduvai. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Série C, Sciences de la terre. 53:399–414.

Puech P-F. 1986b. *Australopithecus afarensis* Garusi 1, diversité et spécialisation des premiers Hominidés d'après les caractères maxillodentaires. Comptes rendus de l'Académie des sciences Série II, Mécanique, physique, chimie, sciences de l'univers, sciences de la terre 303(20):1819–1824.

Puech P-F, Cianfarani F, Albertini H. 1986. Dental microwear features as an indicator for plant food in early hominids: A preliminary study of enamel. Human Evolution 1(6):507–515.

Puech P-F, Cianfarani F, Ribot i Trafi F. 1989. Maxillary canine microwear in *Dryopithecus* from Spain. American Journal of Physical Anthropology 80(3):305–312.

Puech P-F. 1992. Microwear studies of early African hominid teeth. Scanning Microscopy 6(4):1083-1088.

R

Ragni AJ, Teaford MF, Ungar PS. 2014. A molar microwear texture analysis of pitheciid primates. American Journal of Physical Anthropology 153(S58):215.

Reed KE. 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. Journal of Human Evolution 32(2-3):289–322.

Reed KE. 2008. Paleoecological patterns at the Hadar hominin site, Afar Regional State, Ethio-

pia. Journal of Human Evolution 54(6):743–768.

Reinhard KJ, Danielson DR. 2005. Pervasiveness of phytoliths in prehistoric southwestern diet and implications for regional and temporal trends for dental microwear. Journal of Archaeological Science 32(7):981–988.

Remis MJ. 1997. Western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) as seasonal frugivores: Use of variable resources. American Journal of Primatology 43(2):87–109.

Remis MJ. 2002. Food Preferences Among Captive Western Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) and Chimpanzees (*Pan troglodytes*). International Journal of Primatology 23(2):231–249.

Remy AJ, Schmidt CW, D'Anastasio R, Reinhardt GA. 2014. Dental microwear texture analysis of the people of Herculaneum. American Journal of Physical Anthropology 153(S58):220.

Robinson JT. 1954. Prehominid Dentition and Hominid Evolution. Evolution 8(4):324–334.

Robinson BW, Wilson DS. 1998. Optimal Foraging, Specialization, and a Solution to Liem's Paradox. The American Naturalist 151(3):223–235.

Robinson C, Shore R, Brookes S, Wood S, Kirkham J. 2000. The chemistry of enamel caries. Critical Reviews in Oral Biology & Medicine 11(4):481–495.

Rogers ME, Abernethy KA, Bermejo M, Cipolletta C, Doran D, Mcfarland K, Nishihara T, Remis M, Tutin CE. 2004. Western gorilla diet: A synthesis from six sites. American Journal of Primatology 64(2):173–192.

Romero A, De Juan J. 2003. Scanning Electron Microscopy In Paleoanthropological Research. En: Mendez-Vilas A, editor. Science, Technology and Education of Microscopy: An Overview. Vol. 1. Badajoz: Formatex. p 420–430.

Romero A, Martínez-Ruiz N, Amorós A, De Juan J. 2003. Microdesgaste dental in vivo: modelo preliminar para interpretar su formación y variabilidad en grupos humanos antiguos. Revista Española de Antropología Física. 24:5–18.

Romero A, Martínez-Ruíz N, De Juan J. 2004. Non-occlusal dental microwear in a bronze-age human sample from east Spain. Anthropologie 42(1):65–70.

Romero A, De Juan J. 2005. Scanning microscopy exam of hominoid dental enamel surface: Exploring the effect of abrasives in the diet. En: Mendez-Vilas A, editor. Science, Technology and Education of Microscopy: an Overview. Current Issues on Multidisciplinary Microscopy Research and Education. Microscopy Book Series. Vol. 2. Badajoz: Formatex. p 1–17.

Romero A, De Juan J. 2006. Análisis de microdesgaste dentario vestibular bajo dieta *ad libitum*. Revista Española de Antropología Física. 26:103–108.

Romero A, De Juan J. 2007. Intra- and Interpopulation Human Buccal Tooth Surface Microwear Analysis: Inferences about Diet and Formation Processes. Anthropologie 45(1):61–70.

Romero A, Galbany J, Pérez-Pérez A, De Juan J. 2007. Microwear formation rates in human buccal tooth enamel surfaces: an experimental in vivo analysis under induced-diet. En: Bodzsár ÉB, Zsákai A, editores. New Perspectives and Problems in Anthropology. Newcastle: Cambridge Scholars Publishing. p 135–146.

Romero A, Galbany J, Martínez-Ruíz N, De Juan J. 2009. *In vivo* turnover rates in human buccal dental-microwear. American journal of physical Anthropology 138 (S48):223–224.

Romero A, Ramirez Rozzi F, Froment A, De Juan J, Pérez-Pérez A. 2010. Buccal dental-microwear analysis among Pygmy hunter-gatherers from Western Central Africa. American journal of physical Anthropology 141(S50):200–201.

Romero A, De Juan J. 2012. *SEM*, teeth, and palaeoanthropology: the secret of ancient human diets. En: Schatten H, editor. Scanning Electron Microscopy for the Life Sciences. Cambridge University Press. p 236–256.

Romero A, Galbany J, De Juan J, Pérez-Pérez A. 2012. Brief communication: Short- and long-term *in vivo* human buccal-dental microwear turnover. American Journal of Physical Anthropology 148(3):467–472.

Romero A, Ramírez-Rozzi FV, De Juan J, Pérez-Pérez A. 2013. Diet-Related Buccal Dental Microwear Patterns in Central African Pygmy Foragers and Bantu-Speaking Farmer and Pastoralist Populations. PLoS ONE 8(12):e84804.

Rose JJ. 1983. A replication technique for scanning electron microscopy: applications for anthropologists. American Journal of Physical Anthropology 62(3):255–26.

Ryan AS, Johanson DC. 1989. Anterior dental microwear in *Australopithecus afarensis*: comparisons with human and nonhuman primates. Journal of Human Evolution 18(3):235–268.

S

Sanson GD, Kerr SA, Gross KA. 2007. Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? Journal of Archaeological Science 34(4):526–531.

Schubert BW, Ungar PS, Sponheimer M, Reed KE. 2006. Microwear evidence for Plio-Pleistocene bovid diets from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 241(2):301–319.

Schubert BW, Ungar PS, DeSantis LRG. 2010. Carnassial microwear and dietary behaviour in large carnivorans. Journal of Zoology 280(3):257–263.

Schulz E, Calandra I, Kaiser TM. 2013. Feeding ecology and chewing mechanics in hoofed mammals: 3D tribology of enamel wear. Wear 300(1):169–179.

Schwartz GT. 2000. Enamel thickness and the helicoidal wear plane in modern human mandibular molars. Archives of Oral Biology 45(5):401–409.

Scott RS, Ungar PS, Bergstrom TS, Brown CA, Grine FE, Teaford MF, Walker A. 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. Nature 436(7051):693–695.

Scott RS, Ungar PS, Bergstrom TS, Brown CA, Childs BE, Teaford MF, Walker A. 2006. Dental microwear texture analysis: technical considerations. Journal of Human Evolution 51(4):339–349.

Scott RS, Ungar PS, Teaford MF. 2009. Dietary diversity and dental microwear variability in *Theropithecus gelada* and *Pap. cynocephalus*. American Journal of Physical Anthropology 148(S48):234.

Scott RS, Teaford MF, Ungar PS. 2012. Dental microwear texture and anthropoid diets. American Journal of Physical Anthropology 147(4):551–579.

Scott JR. 2012. Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. Mammalia 76(2):157–174.

Scott JR, O'Hara MC. 2013. Paleoenvironmental change in Pliocene eastern Africa as inferred from dental microwear texture analysis of fossil Bovidae. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):248–249.

Shabel AB. 2006. The paleobiology of the robust australopithecines (*Paranthropus*): a preliminary test of the durophage model using carbon isotope analysis. American Journal of Physical Anthropology 129(S42):163.

Shabel AB. 2008. The paleobiology of the robust australopithecines (*Paranthropus*): a test of the durophage model with a morphometric analysis of carnivoran skulls. American Journal of Physical Anthropology 135(S46):190–191.

Shapiro AE, Vivek VV, Fashing PJ, Nguyen N. 2013. Dietary variability yields novel dental microwear textures for geladas. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):251.

Shipman P, Harris JM. 2007. Habitat preference and paleoecology of *Australopithecus boisei* in Eastern Africa. En: Grine FE, editor. Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines. New York: Aldine Transaction. p 343–381.

Shearer BM, Ungar PS, McNulty KP, Dunsworth HM, Harcourt-Smith WEH, Teaford MF. 2013.

Dental microwear profilometry of African non-cercopithecoid catarrhines of the Early Miocene. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):253.

Sheets HD, Covino KM, Panasiewicz JM, Morris SR. 2006. Comparison of geometric morphometric outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape. Frontiers in Zoology 3(1):15.

Silcox MT, Teaford MF. 2002. The diet of worms: an analysis of mole dental microwear. Journal of Mammalogy 83(3):804–814.

Sillen A. 1992. Strontium-calcium ratios (Sr/Ca) of Australopithecus robustus and associated fauna from Swartkrans. Journal of Human Evolution 23(6):495–516.

Sillen A, Hall G, Armstrong R. 1995. Strontium calcium ratios (Sr/Ca) and strontium isotopic ratios (87Sr/86Sr) of Australopithecus robustus and Homo sp. from Swartkrans. Journal of Human Evolution 28(3):277–285.

Sokal RR, Rohlf JF. 2012. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 4 ed. New York: W. H. Freeman and Co.

Sponheimer M, Lee-Thorp JA. 1999. Isotopic evidence for the diet of an early hominid, *Australopithecus africanus*. Science 283(5400):368–370.

Sponheimer M, Reed KE, Lee-Thorp JA. 1999. Combining isotopic and ecomorphological data to refine bovid paleodietary reconstruction: a case study from the Makapansgat Limeworks hominin locality. Journal of Human Evolution 36(6):705–718.

Sponheimer M, Lee-Thorp JA, DeRuiter DJ, Smith JM, Van der Merwe NJ, Reed K, Grant CC, Ayliffe LK, Robinson TF, et al. 2003. Diets of southern African Bovidae: stable isotope evidence. Journal of Mammalogy 84(2):471–479.

Sponheimer M, Lee-Thorp J, de Ruiter D, Codron D, Codron J, Baugh AT, Thackeray F. 2005a. Hominins, sedges, and termites: new carbon isotope data from the Sterkfontein valley and Kruger National Park. Journal of Human Evolution 48(3):301–312.

Sponheimer M, de Ruiter DJ, Lee-Thorp JA, Späth A. 2005b. Sr/Ca and early hominin diets revisited: new data from modern and fossil tooth enamel. Journal of Human Evolution 48(2):147–156.

Sponheimer M, Lee-Thorp JA. 2006. Enamel diagenesis at South African Australopith sites: Implications for paleoecological reconstruction with trace elements. Geochimica et Cosmochimica Acta 70(7):1644–1654.

Sponheimer M, Passey BH, de Ruiter DJ, Guatelli-Steinberg D, Cerling TE, Lee-Thorp JA. 2006. Isotopic Evidence for Dietary Variability in the Early Hominin *Paranthropus robustus*. Science 314(5801):980–982.

Sponheimer M, Codron D, Passey BH, de Ruiter DJ, Cerling TE, Lee-Thorp JA. 2009. Using carbon isotopes to track dietary change in modern, historical, and ancient primates. American Journal of Physical Anthropology 140(4):661–670.

SPSS Inc. 2006. Manual del usuario de SPSS Base 15.0. Chicago: Prentice Hall.

Stanford CB. 2006. The behavioral ecology of sympatric African apes: implications for understanding fossil hominoid ecology. Primates 47(1):91–101.

Stanley SM. 1992. An ecological theory for the origin of *Homo*. Paleobiology 3(18):237–257.

Stevens JP. 2009. Applied multivariate statistics for the social sciences. 5ta edición. New York: Routledge.

Stone AL, Krueger KL. 2014. Incisor microwear textures point to status differences at Amarna, Egypt. American Journal of Physical Anthropology 153(S58):247.

Strait SG. 1993. Molar microwear in extant small-bodied faunivorous mammals: An analysis of feature density and pit frequency. American Journal of Physical Anthropology 92(1):63–79.

Strait DS, Weber GW, Neubauer S, Chalk J, Brian RG, Lucas PW, Spencer MA, Schrein C, Dechow PC, et al. 2009. The feeding biomechanics and dietary ecology of Australopithecus afri-

canus. Proceedings of the National Academy of Sciences 106(7):2124–2129.

Strait DS, Constantino P, Lucas PW, Richmond BG, Spencer MA, Dechow PC, Ross CF, Grosse IR, Wright BW, et al. 2013. Viewpoints: Diet and dietary adaptations in early hominins: The hard food perspective. American Journal of Physical Anthropology 151(3):339–355.

Strauss RE. 2010. Discriminating Groups of Organisms. En: Elewa AM, editor. Morphometrics for Nonmorphometricians: Lecture Notes in Earth Sciences (Book 124). Springer Berlin Heidelberg. p 73–91.

Sugiyama Y, Koman J. 1992. The Flora of Bossou: Its Utilization by Chimpanzees and Humans. African Study Monographs 13(3):127–169.

Sutton MB, Pickering TR, Pickering R, Brain CK, Clarke RJ, Heaton JL, Kuman K. 2009. Newly discovered fossil- and artifact-bearing deposits, uranium-series ages, and Plio-Pleistocene hominids at Swartkrans Cave, South Africa. Journal of Human Evolution 57(6):688–696.

Suwa G, White TD, Howell FC. 1996. Mandibular postcanine dentition from the Shungura Formation, Ethiopia: Crown morphology, taxonomic allocations, and Plio-Pleistocene hominid evolution. American Journal of Physical Anthropology 101(2):247–282.

Stynder DD, Ungar PS, Scott JR, Schubert BW. 2012. A dental microwear texture analysis of the Mio−Pliocene hyaenids from Langebaanweg, South African. Acta Palaeontologica Polonica 57:485–496.

T

Tabachnick BG, Fidell LS. 2007. Using Multivariate Statistics. 5ta edición. Boston, MA: Allyn & Bacon.

Tabor D. 1954. Mohs's Hardness Scale - A Physical Interpretation. Proceedings of the Physical Society Section B 67(3):249–257.

Tabor D. 1970. The hardness of solids. Reviews of Physics in Technology 1(3):145–179.

Teaford MF, Walker A. 1984. Quantitative diferences in dental microwear between primate species with diferent diets and a comment on the presumed diet of *Sivapitecus*. American Journal of Physical Anthropology. 64(2):191–200.

Teaford MF. 1985. Molar microwear in diet in the genus *Cebus*. American Journal of Physical Anthropology 66(4):363–370.

Teaford MF. 1986. Dental microwear and diet in two species of *Colobus*. En: Else JG, Lee PC, editores. Proceedings of the Tenth Annual International Primatological Conference Vol. 2: Primate Ecology and Conservation. Cambridge: Cambridge University Press. p 63–66.

Teaford MF, Oyen OJ. 1986. Dental Microwear in vervets raised on different diets. American Journal of Physical Anthropology. 69(2):270.

Teaford MF. 1988a. A review of dental microwear and diet in modern mammals. Scanning Microscopy 2(2):1149–1166.

Teaford MF. 1988b. Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth. Scanning Microscopy 2(2):1167–1175.

Teaford MF, Oyen OJ. 1988. Molar wear patterns in monkeys raised on different diets. Journal of Dental Research. 67(1 suppl):253.

Teaford MF, Oyen OJ. 1989a. Differences in the rate of molar wear between monkeys raised on different diets. Journal of Dental Research 68(11):1513–1518.

Teaford MF, Oyen OJ. 1989b. *In vivo* and *in vitro* turnover in dental microwear. American Journal of Physical Anthropology 80:447–460.

Teaford MF, Oyen OJ. 1989c. Live primates and dental replication: New problems and new techniques. American Journal of Physical Anthropology 80(1):73–81.

Teaford MF, Robinson JG. 1989. Seasonal or Ecological differences in diet and molar microwear

in *Cebus nigrivittatus*. American Journal of Physical Anthropology. 80(3):391–401.

Teaford MF, Tylenda CA. 1991. A new approach to the study of tooth wear. Journal of Dental Research 70:204–207.

Teaford MF, Glander KE. 1991. Dental microwear in live, wild-trapped *Alouatta palliata* from Costa Rica. American Journal of Physical Anthropology. 85(3):313–319.

Teaford MF, Runestad JA. 1992. Dental microwear and diet in Venezuelan primates. American Journal of Physical Anthropology 88:347–364.

Teaford MF. 1994. Dental microwear and dental function. Evolutionary Anthropology 3(1):17–30.

Teaford MF, Glander KE. 1996. Dental Microwear and Diet in a Wild Population of Mantled Howling Monkeys (*Alouatta palliata*). En: Norconk MA, Rosenberger AL, Garber PA, editores. Adaptive Radiations of Neotropical Primates. New York: Plenum Press. p 433–449.

Teaford MF, Lytle JD. 1996. Brief communication: diet-induced changes in rates of human tooth microwear: a case study involving stone-ground maize. American Journal of Physical Anthropology 100(1):143–147.

Teaford MF, Maas MC, Simons EL. 1996. Dental microwear and microstructure in early Oligocene primates from the Fayum, Egypt: Implications for diet. American Journal of Physical Anthropology 101(4):527–543.

Teaford MF, Ungar PS. 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. Proceedings of the National Academy of Sciences 97(25):13506.

Teaford MF, Weiner M, Darnell L, and Weihs TP. 2003. Mechanical properties of molar enamel in *Homo sapiens* and *Alouatta palliata*. American Journal of Physical Anthropology 120(S36):206-207.

Teaford MF, Lucas PW, Ungar PS, Glander KE. 2006. Mechanical defenses in leaves eaten by Costa Rican howling monkeys (*Alouatta palliata*). American Journal of Physical Anthropology 129(1):99–104.

Teaford MF. 2007. Dental microwear and Paleoanthropology: Cautions and possibilities. En: Bailey SE, Hublin J-J, editores. Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Paleoanthropology. Springer. p 345–368.

Teaford MF, Grine FE, Kay RF, Schubert BW, Ungar PS. 2008. Low magnification dental microwear: the problem of *postmortem* artefacts. Journal Vertebrate Paleontology 28(Suppl 3):151A.

Teaford MF, Estalrrich A, Ungar PS. 2013. Dental microwear texture analysis and ecological plasticity in *Alouatta belzebul*. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):269.

Thornburg T, Laverne K. 1987. Sedimentation in the Chile Trench; petrofacies and provenance. Journal of Sedimentary Research 57(1):55–74.

Tieszen LL. 1991. Natural variations in the carbon isotope values of plants: Implications for archaeology, ecology, and paleoecology. Journal of Archaeological Science 18(3):227–248.

Titterington DM, Murray GD, Murray LS, Spiegelhalter DJ, Skene AM, Habbema JDF, Gelpke GJ. 1981. Comparison of discrimination techniques applied to a complex data set of head injured patients. Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General) 144(2):145–175.

Titus K, Mosher JA, Williams BK. 1984. Chance-corrected Classification for Use in Discriminant Analysis: Ecological Applications. American Midland Naturalist 111(1):1–17.

Tobias PV. 1991. Olduvai Gorge, Volume IV: The Skulls, Endocasts and Teeth of *Homo Habilis*. New York: Cambridge University Press.

Toriwaki J, Yoshida H. 2009. Fundamentals of Three-Dimensional Digital Image Processing. Springer.

Trickett MA, Budd P, Montgomery J, Evans J. 2003. An assessment of solubility profiling as a decontamination procedure for the $^{87}Sr/^{86}Sr$ analysis of archaeological human skeletal tissue. Applied Geochemistry 18(5):653–658.

Turbón D, Pérez-Pérez A, Stringer CB. 1997. A multivariate analysis of Pleistocene hominids: testing hypotheses of European origins. Journal of Human Evolution 32(5):449–468.

Tutin CE, Fernandez M. 1993. Composition of the diet of chimpanzees and comparisons with that of sympatric lowland gorillas in the Lopé reserve, Gabon. American Journal of Primatology 30(3):195–211.

Tutin CE, Ham RM, White LJT, Harrison MJS. 1997. The primate community of the Lopé reserve, Gabon: Diets, responses to fruit scarcity, and effects on biomass. American Journal of Primatology 42(1):1–24.

Tutin CE. 1999. Fragmented living: Behavioural ecology of primates in a forest fragment in the Lopé Reserve, Gabon. Primates 40(1):249–265.

Tweheyo M, Obua J. 2001. Feeding habits of chimpanzees (*Pan troglodytes*), red-tail monkeys (*Cercopithecus ascanius schmidti*) and blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanii*) on figs in Budongo Forest Reserve, Uganda. African Journal of Ecology 39(2):133–139.

U

Ungar PS, Grine FE. 1991. Incisor size and wear in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. Journal of Human Evolution 20(4):313–340.

Ungar PS, Simon J-C, Cooper JW. 1991. A semiautomated image analysis procedure for the quantification of dental microwear. Scanning 13(1):31–36.

Ungar PS. 1994a. Incisor microwear of Sumatran anthropoid primates. American Journal of Physical Anthropology 94(3):339–363.

Ungar PS. 1994b. Patterns of ingestive behavior and anterior tooth use differences in sympatric anthropoid primates. American Journal of Physical Anthropology 95:197–219.

Ungar PS. 1995. A semiautomated image analysis procedure for the quantification of dental microwear II. Scanning 17(1):57–59.

Ungar PS, Teaford MF, Glander KE, Pastor RF. 1995. Dust accumulation in the canopy: a potential cause of dental microwear in primates. American Journal of Physical Anthropology 97(2):93–99.

Ungar PS. 1996. Dental microwear of European Miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use. Journal of Human Evolution 31(4):335–366.

Ungar PS, Teaford MF. 1996. Preliminary Examination of Non-Occlusal Dental Microwear in Anthropoids: Implications for the Study of Fossil Primates. American Journal of Physical Anthropology 100(1):101–113.

Ungar PS, Spencer MA. 1999. Incisor microwear, diet, and tooth use in three Amerindian populations. American Journal of Physical Anthropology 109(3):387–396.

Ungar PS, Teaford MF. 2001. The dietary split between apes and the earliest human ancestors. En: Tobias PV, editor. Humanity from African naissance to coming millennia. Firenze University Press. p 337–354.

Ungar PS, Brown CA, Bergstrom TS, Walker A. 2003. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. Scanning 25(4):185–193.

Ungar P. 2004. Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early *Homo*. Journal of Human Evolution 46(4):605–622.

Ungar PS, Grine FE, Teaford MF. 2006a. Diet in early *Homo*: A review of the evidence and a new model of adaptive versatility. Annual Review of Anthropology 35:209–228.

Ungar PS, Grine FE, Teaford MF, El-Zaatari S. 2006b. Dental microwear and diets of African early *Homo*. Journal of Human Evolution 50(1):78–95.

Ungar PS. 2007. Dental topography and human evolution with comments on the diets of *Austra-*

lopithecus africanus and *Paranthropus robustus*. En: Bailey SE, Hublin J-J, editores. Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Paleoanthropology. Dordrecht: Springer. p 321–343.

Ungar PS, Scott RS. 2007. Microwear Texture Analysis: Microwear as Applied to Fossil Primates and Human Ancestors. Journal of Morphology 268(12):1143.

Ungar PS, Merceron G, Scott RS. 2007. Dental Microwear Texture Analysis of Varswater Bovids and Early Pliocene Paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. Journal of Mammalian Evolution 14(3):163–181.

Ungar PS, Scott RS, Scott JR, Teaford MF. 2008a. Dental microwear analysis: historical perspectives and new approaches. En: Irish JD, Nelso GC, editores. Technique and Application in Dental Anthropology. Cambridge: Cambridge University Press. p 389–425.

Ungar PS, Grine FE, Teaford MF. 2008b. Dental microwear and diet of the Plio-Pleistocene hominin *Paranthropus boisei*. PLoS ONE 3(4):e2044.

Ungar PS. 2009. Tooth form and function: insights into adaptation through the analysis of dental microwear. Frontiers of Oral Biology 13:38-43.

Ungar PS, Scott RS. 2009. Dental Evidence for Diets of Early *Homo*. En: Grine FE, Fleagle JG, Leakey RE, editores. The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus *Homo*. Springer. p 121-134.

Ungar PS. 2010. Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Ungar PS, Scott RS, Grine FE, Teaford MF. 2010a. Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365(1556):3345–3354.

Ungar PS, Scott JR, Schubert BW, Stynder DD. 2010b. Carnivoran dental microwear textures: comparability of carnassial facets and functional differentiation of postcanine teeth. Mammalia 74(2): 219–224.

Ungar PS, Krueger KL, Blumenschine RJ. 2010c. Dental microwear texture analysis of newly discovered hominins from Olduvai Gorge. American Journal of Physical Anthropology 141(S50):232.

Ungar PS. 2011. Dental evidence for the diets of Plio–Pleistocene hominins. American Journal of Physical Anthropology 146(S53):47–62.

Ungar PS, Sponheimer M. 2011. The Diets of Early Hominins. Science 334(6053):190–193.

Ungar PS, Krueger KL, Blumenschine RJ, Njau J, Scott RS. 2012a. Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology Project, 1995–2007. Journal of Human Evolution 63(2):429–437.

Ungar PS, Scott JR, Curran SC, Dunsworth HM, Harcourt-Smith WEH, Lehmann T, Manthi FK, McNulty KP. 2012b. Early Neogene environments in East Africa: Evidence from dental microwear of tragulids. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 342–343:84–96.

Ungar PS, Fay Sliger J, Caporale SS, Teaford MF, Vinyard J, Taylor AB. 2013. Incisor microwear and gouging in callitrichines. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):274.

Usongo LI, Amubode FO. 2001. Nutritional ecology of Preuss's red colobus monkey (Colobus badius preussi Rahm 1970) in Korup National Park, Cameroon. African Journal of Ecology 39(2):121–125.

V

Van der Merwe NJ, Medina E. 1989. Photosynthesis and 13C/12C ratios in Amazonian rain forests. Geochimica et Cosmochimica Acta 53(5):1091–1094.

Van der Merwe NJ, Thackeray JF, Lee-Thorp JA, Luyt J. 2003. The carbon isotope ecology and

diet of *Australopithecus africanus* at Sterkfontein, South Africa. Journal of Human Evolution 44(5):581–597.

Van der Merwe NJ, Masao FT, Bamford MK. 2008. Isotopic evidence for contrasting diets of early hominins *Homo habilis* and *Australopithecus boisei* of Tanzania. South African Journal of Science 104(3-4):153–155.

Vrba ES. 1975. Some evidence of chronology and palaeoecology of Sterkfontein, Swartkrans and Kromdraai from the fossil Bovidae. Nature 254(5498):301–304.

W

Walker AC, Hoeck H, Perez L. 1978. Microwear of Mammalian Teeth as Indicator of Diet. Science 201(4359):908–910.

Walker AC. 1981. Dietary Hypotheses and Human Evolution. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 292(1057):57–64.

Walker AC. 1984. Mechanisms of honing in the male baboon canine. American Journal of Physical Anthropology 65(1):47–60.

Walker AC, Leakey RE, Harris JM, Brown FH. 1986. 2.5-Myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya. Nature 322(6079):517–522.

Walker PL, Bernstein SA, Gordon KD. 1987. An image processing system for the quantitative analysis of dental microwear. American Journal of Physical Anthropology 72(2):267.

Walker AC, Teaford M. 1989. Inferences from Quantitative Analysis of Dental Microwear. Folia Primatologica 53(1-4):177–189.

Walker AC, Leakey RE. 1993. The Nariokotome *Homo Erectus* Skeleton. Cambridge: Harvard University Press.

Walter RC, Manega PC, Hay RL, Drake RE, Curtis GH. 1991. Laser-fusion 40Ar/39Ar dating of Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania. Nature 354(6349):145–149.

Wang L, Tang R, Bonstein T, Bush P, Nancollas G. 2006. Enamel Demineralization in Primary and Permanent Teeth. Journal of Dental Research 85(4):359–363.

Ward CV, Leakey MG, Walker AC. 1999. The New Hominid Species *Australopithecus anamensis*. Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews 7(6):197–205.

Ward CV, Leakey MG, Walker AC. 2001. Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. Journal of Human Evolution 41(4):255–368.

Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. Biological Reviews 81(2):259-291.

Watanabe M. 2005a. Striped-pattern formation of a thin gold film deposited onto a stretched elastic silicone substrate. J of Polymer Science Part B: Polymer Physics 43(12):1532–1537.

Watanabe M. 2005b. Wrinkles formed on a thin gold film deposited onto stretched elastic substrates. Polymers for Advanced Technologies 16(10):744–748.

Waters BT, Savage DE. 1971. Making Duplicates of Small Vertebrate Fossils for Teaching and for Research Collections. Curator: The Museum Journal 14(2):123–132.

Watson V. 1993. Composition of the Swartkrans bone accumulations, in terms of skeletal parts and animals represented. En: Brain CK, editor. Swartkrans: A Cave's Chronicle of Early Man. Pretoria: Transvaal Museum monograph. p 35–74.

West NX, Maxwell A, Hughes JA, Parker DM, Newcombe RG, Addy M. 1998. A method to measure clinical erosion: the effect of orange juice consumption on erosion of enamel. Journal of Dentistry 26(4):329–335.

White TD, Suwa G, Simpson S, Asfaw B. 2000. Jaws and teeth of *Australopithecus afarensis* from Maka, Middle Awash, Ethiopia. American Journal of Physical Anthropology 111(1):45–68.

White TD, WoldeGabriel G, Asfaw B, Ambrose S, Beyene Y, Bernor RL, Boisserie J-R, Currie B,

Gilbert H, et al. 2006. Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*. Nature 440(7086):883–889.

White JW, Ruttenberg BI. 2007. Discriminant function analysis in marine ecology: some oversights and their solutions. Marine Ecology Progress Series 329:301–305.

Whiten A, Byrne RW, Barton RA, Waterman PG, Henzi SP, Hawkes K, Widdowson EM, Altmann SA, Milton K, et al. 1991. Dietary and Foraging Strategies of Baboons. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 334(1270):187–197.

Williams BK. 1983. Some Observations of the Use of Discriminant Analysis in Ecology. Ecological Society of America 64(5):1283–1291.

Williams FL, Holmes NA. 2012. Dental microwear texture analysis of late Pliocene *Procynocephalus subhimalayanus* (Primates: *Cercopithecidae*) of the Upper Siwaliks, India. Central European Journal of Geosciences 4(3):425–438.

Williamson EA, Tutin CE, Rogers ME, Fernandez M. 1990. Composition of the diet of lowland gorillas at Lopé in Gabon. American Journal of Primatology 21(4):265–277.

Withnell CB, Ungar PS. 2014. A preliminary analysis of dental microwear as a proxy for diet and habitat in shrews. Mammalia 0(0):1–7. Disponible en: http://dx.doi.org/10.1515/mammalia-2013-0121

Wood BA. 1991. Hominid cranial remains. En: Koobi Fora Research Project, Volume 4. Oxford: Clarendon Press.

Wood BA. 1992. Origin and evolution of the genus *Homo*. Nature 355(6363):783–790.

Wood BA, Richmond BG. 2000. Human evolution: taxonomy and paleobiology. Journal of Anatomy 197(1):19–60.

Wrangham RW, Conklin NL, Chapman CA, Hunt KD, Milton K, Rogers E, Whiten A, Barton RA. 1991. The Significance of Fibrous Foods for Kibale Forest Chimpanzees [and Discussion]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 334(1270):171–178.

Wrangham RW. 2007. The Cooking Enigma. En: Ungar PS, editor. Evolution of the Human Diet: The Known, the Unknown, and the Unknowable. New York: Oxford Univ. Press. p 308–323.

Wright BW, Wright KA, Chalk J, Verderane MP, Fragaszy D, Visalberghi E, Izar P, Ottoni EB, Constantino P, et al. 2009. Fallback foraging as a way of life: using dietary toughness to compare the fallback signal among capuchins and implications for interpreting morphological variation. American Journal of Physical Anthropology 140(4):687–699.

Wynn JG. 2004. Influence of Plio-Pleistocene aridification on human evolution: Evidence from paleosols of the Turkana Basin, Kenya. American Journal of Physical Anthropology 123(2):106–118.

Wynn JG, Alemseged Z, Bobe R, Geraads D, Reed D, Roman DC. 2006. Geological and palaeontological context of a Pliocene juvenile hominin at Dikika, Ethiopia. Nature 443(7109):332–336.

Y

Yamakoshi G. 1998. Dietary responses to fruit scarcity of wild chimpanzees at Bossou, Guinea: possible implication for ecological importance of tool use. American Journal of Physical Anthropology 106(3):283–295.

Z

Zolnierz MS, Delezene LK, Grine FE, Kimbel WH, Teaford MF, Ungar PS. 2013. Comparison between *Australopithecus afarensis* and *Pan troglodytes* honing facet microwear. American Journal of Physical Anthropology 150(S56):301.

Lista de Tablas y Figuras

Pág. **Tablas**

52 **Tabla 1.** Tamaño de la muestra de la primera serie de simulaciones experimentales. Se detalla por experimento, origen y posición de los dientes en la arcada.

52 **Tabla 2.** Tamaño de la muestra de la segunda serie de simulaciones experimentales. Se detalla por experimento, origen y posición de los dientes en la arcada.

53 **Tabla 3**. Tamaño de la muestra de las especies analizadas, detallado por tipo de dientes y subgrupos de las especies.

54 **Tabla 4.** Tamaño, origen y presencia en estudios previos de microdesgaste vestibular de los especímenes de Primates no-humanos analizados (grupos por especie).

55 **Tabla 5.** Tamaño, origen y presencia en estudios previos de microdesgaste vestibular de los especímenes homininos fósiles extintos del Este y del Sur de África analizados (grupos por especie).

58 **Tabla 6**. Tamaño de los taxones de la muestra de Primates no-humanos detallado por origen geográfico y colecciones osteológicas.

58 **Tabla 7.** Descripción de los dientes de Primates no-humanos analizados por especie y arcada.

59 **Tabla 8.** Tamaño muestral y origen de los dientes de homininos fósiles africanos analizados.

59 **Tabla 9.** Descripción de los dientes de homininos fósiles analizados por especie y arcada.

61 **Tabla 10.** Agentes tafonómicos de la primera serie de las simulaciones experimentales *in vitro*.

62 **Tabla 11.** Agentes tafonómicos utilizados en la segunda serie de las simulaciones experimentales *in vitro*.

75 **Tabla 12.** Esquema del diseño de los experimentos 1, 2, 3 (erosión ácida) y 4 (abrasión física) correspondientes a la primera serie de simulaciones tafonómicas *in vitro*.

76 **Tabla 13.** Esquema del diseño de los experimentos 5, 6, 7, 8 (abrasión física), 9 y 10 (erosión ácida) de la segunda serie de simulaciones tafonómicas *in vitro*.

79 **Tabla 14**. Conformación y tamaño muestral de los *conjuntos de datos* analizados mediante Análisis Discriminante (*LDA*) sobre las variables del microdesgaste vestibular.

81 **Tabla 15.** Esquema de las estrategias utilizadas en los diferentes conjuntos de datos analizados. Se indican los procedimientos utilizados para la introducción de las variables predictoras en las series de *LDA* realizadas y opciones de clasificación.

84 **Tabla 16.** Procedimientos utilizados para la selección de variables predictoras en los diferentes conjuntos de datos. Se detallan las variables introducidas en las

series de *LDA*.

118 **Tabla 17.** Valores de las 15 variables de microdesgaste vestibular de los dos dientes expuestos al ácido acético al 20% (pH 1,82) en diferentes tiempos de exposición.

119 **Tabla 18**. Densidad (NT) y longitud media (XT, en μm) de microestrías en los diferentes tiempos de exposición al ácido acético.

122 **Tabla 19.** Valores de las 15 variables de microdesgaste vestibular de los dos dientes expuestos al ácido cítrico de zumo de limón (pH 2,16) en diferentes tiempos de exposición.

123 **Tabla 20**. Densidad (NT) y longitud media (XT, en μm) de microestrías en los diferentes tiempos de exposición al ácido cítrico.

125 **Tabla 21.** Valores de las 15 variables de microdesgaste vestibular de uno de los dientes expuestos a las partículas de Al_2O_3 en diferentes tiempos de exposición.

127 **Tabla 22.** Densidad (NT) y longitud media (XT, μm) de las microestrías en los diferentes tiempos de exposición a las partículas de Al_2O_3.

133 **Tabla 23.** Estadísticos descriptivos de las principales variables de microdesgaste vestibular (NT, XT y ST) observadas a lo largo de los tiempos de exposición de cada una de las simulaciones experimentales tafonómicas.

134 **Tabla 24.** Análisis de la varianza (ANOVA) de las principales variables de microdesgaste vestibular y comparaciones dos a dos mediante pruebas *post-hoc* de la diferencia honestamente significativa (*HDS*) de Tukey entre los diferentes tiempos de exposición de la segunda serie de experimentos de simulaciones tafonómicas *in vitro*.

136 **Tabla 25.** Modelos de regresión lineal de la evolución temporal en la densidad (NT) y longitud media (XT) de microestrías vestibulares en diferentes simulaciones experimentales tafonómicas.

138 **Tabla 26.** Tasa de cambios o alteraciones del patrón de microdesgaste vestibular (*TCBM*) de la segunda serie de simulaciones experimentales *in vitro*.

141 **Tabla 27.** Resultados de la prueba de *M de Box* de las series de análisis discriminates realizados en todos *conjuntos de datos*.

142 **Tabla 28.** Matriz de correlación (*r Pearson*) entre las 15 variables de microdesgaste del *Conjunto de datos 1*, el cual incluye todas las especies de la muestra (n=210).

143 **Tabla 29.** Matriz de correlación (*r Pearson*) entre las 15 variables de microdesgaste del *Conjunto de datos 2*, el cual incluye las especies Primates no-humanos (n= 92).

144 **Tabla 30.** Matriz de correlación (*r Pearson*) entre las 15 variables de microdesgaste del *Conjunto de datos 3*, el cual incluye las especies homininos fósiles (n= 118).

145 **Tabla 31.** Matriz de correlación (*r Pearson*) entre las 15 variables de microdesgaste vestibular de los *Conjuntos de datos 4 y 5*, los cuales incluyen las especies con más 15 especímenes de la muestra completa (n=132).

147 **Tabla 32.** Variables microdesgaste vestibular ingresadas en los modelos discriminantes mediante el *método directo* en las series de análisis de todos los *conjuntos de datos* estudiados.

149 **Tabla 33.** Variables microdesgaste vestibular ingresadas en los modelos discrimi-

nantes mediante el método *paso a paso* en las series de análisis de todos los conjuntos de datos estudiados.

156 **Tabla 34.** Porcentajes de varianza en las dos primeras funciones discriminantes (*FD1-2*) en las series de análisis de los conjuntos de datos estudiados mediante los métodos de introducción de variables directo y paso a paso.

161 **Tabla 35.** Valores de la lambda (λ) de Wilks obtenidos por contraste de las funciones de las series de análisis discriminantes realizados en los conjuntos de datos por los *métodos directo y paso a paso*.

171 **Tabla 36.** Tasas de clasificación de los casos en los grupos de cada *conjunto de datos* analizado.

176 **Tabla 37.** Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste vestibular de los primates analizados.

176 **Tabla 38** Estadísticos descriptivos de las principales variables de microdesgaste vestibular (NT, XT y ST) para los primates analizados.

179 **Tabla 39.** Análisis de la varianza (MANOVA y ANOVA) de los seis parámetros de textura del microdesgaste vestibular por taxón.

180 **Tabla 40.** Pruebas de comparaciones múltiples entre los taxones estudiados mediante matrices de diferencias de medias por pares.

183 **Tabla 41.** Matriz de correlaciones (*r* de Pearson) entre los parámetros de textura por taxón.

184 **Tabla 42.** Matriz de correlaciones (*r* de Pearson) entre las variables de microdesgaste y los parámetros de textura en primates por taxón.

185 **Tabla 43.** Estadísticos descriptivos de los parámetros de textura del microdesgaste vestibular por especies.

188 **Tabla 44.** Análisis de la varianza (MANOVA y ANOVA) de los seis parámetros de textura del microdesgaste vestibular de las nueve especies analizadas.

190 **Tabla 45.** Pruebas de comparaciones múltiples entre las especies estudiadas mediante matrices de diferencias de medias por pares de los seis parámetros de textura utilizados.

Figuras

4 **Figura 1.** Movimientos de los molares durante la masticación. Durante el ciclo masticatorio se destaca la máxima apertura y las Fases I y II de la oclusión (adaptado de Hillson 1996).

18 **Figura 2.** Principales vías de los restos orgánicos desde la muerte hasta la inferencia paleobiológica. Cada ruta se ve afectada por los procesos tafonómicos y circunstancias que filtran la información a medida que pasa a la siguiente etapa. Tafonomía es el estudio de cómo los procesos biológicos, químicos y físicos operan entre cada etapa para preservar o destruir los restos orgánicos y afectar la información en el registro fósil (adaptado de Behrensmeyer & Kidwell 1985 y McRoberts 1998).

26 **Figura 3.** Análisis fractal sensible a escala. La descripción topográfica de una superficie mediante reconstrucciones con mosaicos de losetas virtuales triangula-

res (a-c). El área relativa se obtiene dividiendo el área de una superficie (calculada con las losetas a una escala dada a través de un algoritmo de mosaicos virtuales) (a, b, c) por el área proyectada de la superficie (d). El área relativa se representa gráficamente frente a la escala en un gráfico *log-log* (e). La complejidad (*Asfc*) es una medida de la rugosidad sensible a la escala y está representada por la parte más pronunciada de la curva ajustada al gráfico del área relativa sobre la escala (e) (adaptado de Scott et al. 2005, 2006).

27 **Figura 4.** Análisis de la longitud del contorno a escala. La longitud de un perfil o con torno con múltiples circunvoluciones depende de la escala de medición. Para su cálculo se utiliza la longitud relativa, la cual corresponde a la longitud de la línea retorcida (Long. medida= pasos x escala) dividida por la distancia en línea recta proyectada entre los puntos extremos (Long. relativa= long. medida/ long. proyectada). Cuanto más pequeña es la escala es posible distinguir relieves más finos (adaptado de Ungar et al. 2003).

29 **Figura 5.** Representación gráfica *log-log* de las áreas relativas *versus* la escala de repetidos mosaicos de losetas virtuales de la textura de la piel. El gráfico corresponde al uso del análisis fractal sensible a escala mediante el método de mosaico de losetas (*patchwork method*) para el estudio de la rugosidad de la piel. Se distingue el cruce liso-rugoso que determina la escala por la cual la textura pasa de lisa (euclídea) a rugosa (fractal) (donde la pendiente descendente se cruza con la parte horizontal), el umbral sobre el cual la superficie parece estar lisa o áspera y la zona más pronunciada de la pendiente que representa a la complejidad (*Asfc*) de la rugosidad de la superficie (adaptado de Articus et al. 2001).

32 **Figura 6.** Esquemas sobre el volumen del relleno en superficies con distintas texturas mediante prismas cuadrangulares de diferentes volúmenes. Se observa el llenado de relieves de superficies por prismas gruesos (a) y finos (b), así como la comparación esquemática de superficies con bajo (c) y alto (d) volumen de relleno estructural. El volumen de relleno de textura se calcula restando el relleno con primas gruesos (d) con respecto a prismas de escala más fina (e) de la superficie analizada (adaptado de Scott et al. 2006).

34 **Figura 7.** Representaciones esquemáticas de superficies con hipotéticas texturas de microdesgaste dental: compleja (a), anisotrópica (b), homogénea (c) y heterogénea (d). Los esquemas c y d muestran la heterogeneidad basada en cuadrículas de 3x3 celdas por lado ($HAsfc_9$) (adaptado de Scott et al. 2006).

35 **Figura 8.** Fotosimulaciones bidimensionales de texturas del microdesgaste de superficies dentales (izquierda) con el correspondiente diagrama de roseta de longitudes relativas tomadas con 36 orientaciones diferentes (derecha). Los gráficos muestran niveles de anisotropía para una superficie con alta densidad de microestrías con orientación dominante (a) y a una superficie basada en *pits*, es decir, sin dirección principal de los rasgos de la textura (b). La longitud del vector medio de las imágenes (calculado a partir de los vectores individuales y que indican longitudes relativas de transectos muestreados a 1,8 μm) se utiliza para calcular *epLsar* (adaptado de Ungar et al. 2007).

60 **Figura 9**. Incubadora *Hybridization Incubator Combi-H FINEPC*® (izquierda) utiliza-

da para simular el arrastre de sedimentos y para evitar la precipitación de las sales de hidroxiapatita durante la erosión del esmalte por ácidos en las series de simulaciones experimentales *in vitro* por agentes tafonómicos. Además, se observa el interior de la incubadora donde se aprecia el movimiento rotatorio que simula el arrastre por la rotación de los tubos *Falcon* (derecha).

70 **Figura 10.** Microscopio ambiental de barrido (*ESEM*) *Hitachi S-3000N* de los Servicios Técnicos de Investigación y Análisis Instrumental de la Universidad de Alicante (a). Microscopio electrónico de barrido (*SEM*) *Oxford Instruments Stereoscan-360* de los *Serveis Cientificotècnics* de la *Universitat de Barcelona* (b). Posición de un diente original en el *ESEM* para el análisis de la superficie vestibular en la primera serie de experimentos *in vitro* (c). Réplica dental de resina recubiertas por oro en posición para el análisis del microdesgaste en el *SEM* (6X aumentos); se destaca el área de observación establecida (tercio medio de la superficie vestibular) (d). Patrones del microdesgaste vestibular a 100X aumentos de la réplica anterior (e) (imágenes propias y adaptadas de figuras de Romero & De Juan 2005 y Martínez 2010).

72 **Figura 11.** Esquemas de la distribución de las microestrías en molares (arriba-izquierda), categorizadas en ángulos de 45º (arriba-derecha): horizontales (H), disto-mesiales (DM), verticales (V) y mesio-distales (MD) (adaptado de Pérez-Pérez et al. 1994 y Galbany 2006). Micrografías *SEM* de microestrías sobre la superficie vestibular a 100x aumentos: abajo-izquierda se observa la imagen adquirida con el área de 0,56 mm2 marcada, la cual es recortada y tratada como se ilustra en la imagen de abajo-derecha, donde se muestra como se identifican y registran las microestrías según los procedimientos metodológicos establecidos (Pérez-Pérez 1990; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999; 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004).

91 **Figura 12.** Microscopio perfilómetro confocal de imágenes de luz blanca *Sensofar®* modelo *PLμ®* (*Sensofar PLμ White-light Confocal Imaging Profiler*, de *Solarius Development Inc., Sunnyvale,* California) perteneciente al laboratorio de Paleoantropología en la *University of Arkansas* (*Paleoanthropology Laboratory and Neogene Paleoecology Working Group, Department of Anthropology, University of Arkansas*, Fayetteville, AR).

93 **Figura 13.** Capturas de pantallas de tres programas informáticos empleados para el análisis de la textura del microdesgaste vestibular. Se observan los cuatro *scans* adyacentes de un espécimen con el menú de operadores disponibles (a) y la ventana para el borrado de defectos con *SolarMap®* (b), así como detalles para la configuración con *Toothfrax®* (c) y *Sfrax®* (d).

94 **Figura 14.** Tipos de fotosimulaciones de las texturas del microdesgaste de las superficies vestibulares de Primates no-humanos obtenidas mediante el microscopio confocal de luz blanca *Sensofar®* modelo *PLμ®:* fotosimulación en dos dimensiones de *Colobus polykomos* (a), imagen digital de elevación en malla axonométrica de *Gorilla gorilla* (b) y fotosimulación tridimensional de *Chlorocebus aethiops* (c). Las imágenes fueron obtenidas 100x aumentos y representan uno de los cuatro campos de visión de 138 μm × 102 μm. Se observa la versatilidad de

la técnica.

97 **Figura 15.** Diagrama de flujo de los procedimientos metodológicos para el análisis de la textura del microdesgaste dental. Se representan los procesos desde el escaneo de las superficies de las muestras hasta la obtención de una base de datos que reúne la información de la textura de microdesgaste vestibular (incluyendo la utilización de una plantilla *Excel* con macros como opción a los últimos pasos del procedimiento).

112 **Figura 16.** Efecto del ácido clorhídrico al 2,5% (pH 0,67) sobre los patrones de microdesgaste dental de las superficies vestibulares. Selección de micrografías obtenidas por *SEM* a 100X: antes de la erosión o Tiempo 0 (a y b), a los 30 minutos o Tiempo 1 (c y d) y a los 60 minutos o Tiempo 2 (e y f) del diente de origen clínico (segundo molar inferior derecho; a-e) y del diente de origen arqueológico (segundo molar superior izquierdo; b-f), respectivamente.

113 **Figura 17.** Exposición de los prismas del esmalte de la superficie vestibular expuesta a HCl al 2,5% (pH 0,67) (Experimento 1) por 60 minutos (Tiempo 2) del diente arqueológico (segundo molar superior izquierdo). Micrografías realizadas mediante *SEM* a 400X (a) y 1500X (b).

114 **Figura 18.** Efecto del ácido acético al 20% (pH 1,82) sobre los patrones de microdesgaste vestibular. Selección de micrografías realizadas mediante *SEM* a 100X: antes de la erosión o Tiempo 0 (a y b), a los 30 minutos o Tiempo 1 (c y d), a los 60 minutos o Tiempo 2 (e y f) y a los 90 minutos o Tiempo 3 (g y h) del diente de origen clínico (primer premolar superior izquierdo) y arqueológico (segundo molar inferior izquierdo), respectivamente.

115 **Figura 19.** Efecto del ácido cítrico procedente de zumo de limón (pH 2,16) sobre los patrones de microdesgaste dental de las superficies vestibulares. Selección de micrografías realizadas mediante *SEM* a 100X: antes de la erosión o Tiempo 0 (a y b), a los 30 minutos o Tiempo 1 (c y d) y a los 60 minutos o Tiempo 2 (e y f) del diente de origen clínico (segundo molar superior derecho) y arqueológico (segundo molar inferior izquierdo), respectivamente.

117 **Figura 20.** Efecto de la abrasión por partículas de Al2O3 sobre los patrones de microdesgaste dental de las superficies vestibulares. Selección de micrografías realizadas mediante *SEM* a 100X: antes de la abrasión o Tiempo 0 (a y b), a las 72 horas o Tiempo 1 (c y d), a las 144 horas o Tiempo 2 (e), a las 216 horas o Tiempo 3 (f) y a las 288 horas o Tiempo 4 (g) de dientes de origen arqueológico (segundos molares inferiores izquierdos).

119 **Figura 21.** Cambio en la densidad de microestrías de los dos dientes analizados a diferentes tiempos de exposición en ácido acético al 20% (Experimento 2). T0= Tiempo 0 ; T1= Tiempo 1 (30 minutos); T2= Tiempo 2 (60 minutos) y T3= Tiempo 3 (90 minutos).

120 **Figura 22.** Evolución de la longitud media de las microestrías a lo largo de la exposición al ácido acético al 20% (Experimento 2). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos); T2= Tiempo 2 (60 minutos) y T3= Tiempo 3 (90 minutos). Intervalo de confianza (IC) del 95%.

121 **Figura 23**. Distribución de frecuencias de la longitud (en μm) de microestrías en

cada uno de los tiempos de exposición al ácido acético al 20% del diente de origen clínico (izquierda) y del diente de origen arqueológico (derecha). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos); T2= Tiempo 2 (60 minutos) y T3= Tiempo 3 (90 minutos).

122 **Figura 24.** Evolución del número total de microestrías de los dos dientes analizados a diferentes tiempos de exposición en ácido cítrico (Experimento 3). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos y T2= Tiempo 2 (60 minutos).

124 **Figura 25.** Evolución de la longitud media de las microestrías a lo largo de la exposición al ácido cítrico de los dos dientes analizados (Experimento 3). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos) y T2= Tiempo 2 (60 minutos). Intervalo de confianza (IC) del 95%.

124 **Figura 26.** Distribución de frecuencias de la longitud de las microestrías (en μm) en cada uno de los tiempos de exposición al ácido cítrico del diente de origen clínico (izquierda) y del diente de origen arqueológico (derecha). T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (30 minutos) y T2= Tiempo 2 (60 minutos).

126 **Figura 27.** Evolución del número (a) y la longitud media (b) de las microestrías del diente analizadas en los diferentes tiempos de exposición a la abrasión por partículas de Al2O3. T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (72 horas); T2= Tiempo 2 (144 horas); T3= Tiempo 3 (216 horas) y T4= Tiempo 4 (288 horas). Longitud media con intervalo de confianza (IC) del 95%.

127 **Figura 28.** Frecuencias de la longitud de las microestrías (en μm) en cada uno de los tiempos de exposición a la abrasión por partículas de Al2O3 de un diente de origen arqueológico. T0= Tiempo 0; T1= Tiempo 1 (72 horas); T2= Tiempo 2 (144 horas); T3= Tiempo 3 (216 horas) y T4= Tiempo 4 (288 horas).

129 **Figura 29.** Efecto de las cenizas sobre los patrones de microdesgaste de las superficies vestibulares. Micrografías de dientes de origen arqueológico realizadas con *SEM* a 100X y recortadas a un área cuadrada de 0,56 mm2: Experimento 5 (ceniza fina) (izquierda) y Experimento 6 (ceniza gruesa) (derecha) antes de la abrasión (T0= Tiempo 0) (a y e), después de 24 horas (T1= Tiempo 1) (b y f), 72 horas (T3= Tiempo 3) (c y g) y 120 horas de exposición (T5= Tiempo 5) (d y h).

130 **Figura 30.** Efecto de las arenas sobre los patrones de microdesgaste de las superficies vestibulares. Micrografías de dientes de origen arqueológico realizadas con *SEM* a 100X y recortadas a un área cuadrada de 0,56 mm2: Experimento 7 (arena negra) (izquierda) y Experimento 8 (arena blanca) (derecha) antes de la abrasión (T0= Tiempo 0) (a y e), después de 24 horas (T1= Tiempo 1) (b y f), 72 horas (T3= Tiempo 3) (c y g) y 120 horas de exposición (T5= Tiempo 5) (d y h).

131 **Figura 31.** Efecto de los ácidos (pH 4,5) sobre los patrones de microdesgaste dental de las superficies vestibulares. Micrografías *SEM* a 100X aumentos y recortadas a un área cuadrada de 0,56 mm2 de dientes de origen arqueológico: Experimento 9 (ácido acético 5%) (izquierda) y Experimento 10 (ácido cítrico 5%) (derecha) antes de la erosión (T0= Tiempo 0) (a y e), después de 10 minutos (T1= Tiempo 1) (b y f), 30 minutos (T3= Tiempo 3) (c y g) y 50 minutos de exposición (T5= Tiempo 5) (d y h).

137 **Figura 32.** Tendencias temporales de la densidad (NT) y la longitud media (XT) de

microestrías sobre superficies vestibulares. Tiempos de exposición de 24 horas en las simulaciones con agentes tafonómicos abrasivos (cenizas fina y gruesa; arenas negra y blanca) y de 10 minutos con agentes ácidos (ácido acético y cítrico). Las rectas de regresión se basan en los modelos de regresión lineal con niveles de significación de $p<0,05$ (*). Para la representación gráfica de los datos se presentan las medias ± el error típico de la media para cada tiempo de exposición.

139 **Figura 33.** Tasa de cambios o alteraciones del patrón de microdesgaste vestibular (TCBM) de la densidad (NT) (a) y la longitud media (XT) (b) de microestrías de la segunda serie de simulaciones experimentales. Por cada experimento se ilustra la tasa TCBM T_1 y la tasa $TCBM_{media}$, las cuales representan el valor de la tasa durante la primera exposición de cada experimento y el valor promedio de la tasa TCBM por experimento (barras gris claro y gris oscuro, respectivamente).

158 **Figura 34.** Representaciones gráficas de los porcentajes de varianza obtenidos de las dos primeras funciones de los análisis discriminantes realizados con las variables de microdesgaste vestibular (ingresadas como predictores) a medida que disminuye el número de predictores en los modelos de los diferentes conjuntos de datos estudiados. Se representan los porcentajes de varianza obtenidos a través del el método directo (a y b) y mediante el método paso a paso (c y d) correspondientes a las primeras (a y c) y segundas (b y c) funciones discriminantes.

163 **Figura 35.** Valores de la lambda (λ) de Wilks obtenidos de los dos primeros contrastes de funciones (*CF1* y *CF2*) de los análisis discriminantes realizados con las variables de microdesgaste vestibular a medida que disminuye el número de predictores en los modelos de los diferentes conjuntos de datos estudiados. Se representan los valores de la λ obtenidos a través del método directo (a y b) y mediante el método paso a paso (c y d) correspondientes a los contrastes las funciones del modelo completo (*CF1*) (a y c) y de los contrastes de todas las funciones discriminantes exceptuando la primera función (*CF2*) (b y d). Los modelos con (*) indican que los contrastes del *CF2* no fueron estadísticamente significativos, por lo que se considera utilizar sólo *CF1* ($p> 0,05$).

172 **Figura 36.**Tasas de clasificación de los casos en los grupos de los *Conjuntos de datos* 1, 2 y 3. Se representan las tasas de clasificación correcta (a, c y e) y las tasas de validación cruzada (b, d y f) a medida que disminuye el número de predictores en los modelos. Las líneas de tendencia muestran las opciones de clasificación que se pueden modificar en los modelos discriminantes: mD= método directo para la introducción de predictores; mPP= método paso a paso para la introducción y selección de predictores; CoI= matriz de covarianza intra-grupos combinada; CoS= matrices de covarianza de los grupos separados; ppI= probabilidades previas iguales para todos los grupos; ppT= asignación de una probabilidad previa a cada grupo proporcional a su tamaño.

173 **Figura 37.** Representaciones gráficas de las tasas de clasificación de los casos en los grupos de los *Conjuntos de datos* 4, 5 y Test. Se representan las tasas de clasificación correcta (a, c y e) y las tasas de validación cruzada (b, d y f) a medida que

disminuye el número de predictores en los modelos. Las líneas de tendencia muestran las opciones de clasificación que se pueden modificar en los modelos discriminantes: mD= método directo para la introducción de predictores; mPP= método paso a paso para la introducción y selección de predictores; CoI= matriz de covarianza intra-grupos combinada; CoS= matrices de covarianza de los grupos separados; ppI= probabilidades previas iguales para todos los grupos; ppT= asignación de una probabilidad previa a cada grupo proporcional a su tamaño. Las variables del *conjunto de datos Test* fueron previamente sometidas al proceso de transformación de los datos por asignación de rangos a casos (*Data rank-transformed*).

175 **Figura 38.** Fotosimulaciones bidimensionales de las texturas del microdesgaste en superficies vestibulares de diversas especies primates: *Cercopithecus mitis* (a); *Cercopithecus neglectus* (b); *Cercopithecus mitis* (c); *Cercocebus torquatus* (d); *Mandrillus sphinx* (e); *Chlorocebus aethiops* (f); *Colobus polykomos* (g); *Pan t. verus* (h) y *Papio anubis* (i). Cada imagen representa a uno de los cuatro campos de visión de 138 μm × 102 μm por espécimen analizado.

175 **Figura 39.** Fotosimulaciones tridimensionales de las texturas del microdesgaste vestibular en los taxones primates analizados: *Cercopithecus sp.* (*C. mitis*) (a); *Chlorocebus aethiops* (b); *Cercocebus/Mandrillus* (*Mandrillus sphinx*) (c); *Colobus sp.* (*C. polykomos*) (d); *Pan troglodytes* (*P. t. schweinfurthii*) (e) y *Papio anubis* (f). Cada imagen tridimensional representa a uno de los campos de visión de 138 μm × 102 μm.

177 **Figura 40.** Valores de los seis parámetros de textura del microdesgaste vestibular en primates. La representación de los parámetros se realizó con los datos no transformados (*Data rank-transformed*) (véase apartado *3.3.1* en *Material y Métodos*). En las cajas, una línea horizontal interna representa la mediana y los limites superior e inferior al primer y tercer quartil. La media se representa mediante un círculo y las líneas verticales representa los valores mínimo y máximo.

178 **Figura 41.** Diagramas de dispersión de los parámetros de anisotropía (*epLsar*) y complejidad (*Asfc*) de texturas del microdesgaste vestibular entre taxones. Los parámetros están representados como los datos no transformados (véase apartado *3.3.1* en *Material y Métodos*).

186 **Figura 42.** Fotosimulaciones en dos dimensiones de las texturas del microdesgaste en superficies vestibulares de diversos Primates no-humanos y homininos fósiles africanos: *Cercopithecus mitis* (a); *Chlorocebus aethiops* (b); *Australopithecus africanus* (c); *Gorilla g. gorilla* (d); *Australopithecus afarensis* (e); *Colobus polykomos* (f); *Paranthropus robustus* (g); y *Papio anubis* (h) y *Pan troglodytes verus* (i). Cada imagen representa a uno de los cuatro campos de visión de 138 μm × 102 μm por cada espécimen analizado de cada especie.

187 **Figura 43.** Figura 43. Diagramas de dispersión de los parámetros de anisotropía (*epLsar*) y complejidad (*Asfc*) de las texturas del microdesgaste vestibular entre especies.