

# Origen y evolución de los dientes: de los cordados primitivos a los humanos modernos

*Rev. Esp. Antrop. Fís.* (2010) 31: 167-192

PÉREZ-PÉREZ A, GALBANY J,

ROMERO A<sup>+</sup>, MARTÍNEZ LM, ESTEBARANZ F, PINILLA B, GAMARRA B

Secc. Antropología. Dpto. Biología Animal. Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 645, 08028  
Barcelona. martinez.perez-perez@ub.edu

<sup>+</sup>Dpto. Biotecnología, Facultad de Ciencias. Universidad de Alicante. arr@ua.es

*Palabras clave:* dientes, anatomía, evolución, mamíferos, primates, homínidos

---

Los dientes de los vertebrados, y especialmente de los mamíferos, muestran una gran diversidad de formas como resultado de las adaptaciones ecológicas y alimentarias de las especies en función del hábitat y las condiciones ecológicas. La anatomía dental es de gran utilidad para definir especies y caracterizar poblaciones, y se ha utilizado extensamente para definir nuevos taxones y establecer relaciones filogenéticas. Nuestras investigaciones sobre la evolución morfológica de la dentición de los homínidos han puesto de relieve la importancia de los dientes en la caracterización de las adaptaciones ecológicas de nuestros antepasados. El presente trabajo es el primero de una serie de tres trabajos que nos planteamos sobre la importancia de las características anatómicas en la interpretación de la evolución de nuestro linaje. En él se describen los principales eventos evolutivos que dieron origen a los dientes y su diversificación.

© 2010 Sociedad Española de Antropología Física

---

## Origen y evolución de la dentición

Los dientes constituyen los elementos más comunes y mejor representados en el registro fósil. Por ello, la evolución morfológica de los vertebrados, y de los mamíferos en particular, se basa en gran medida en la anatomía de sus dientes. Los primates, comparados con los demás mamíferos, se caracterizan por tener una dentición relativamente poco especializada, pero con suficientes características derivadas que permiten distinguir especializaciones alimentarias y adaptaciones ecológicas concretas. Nuestro propio linaje constituye un claro ejemplo de evolución morfológica de la dentición en relación con las fluctuaciones climáticas y ecológicas del medio. La afirmación *somos lo que comemos* adquiere en los dientes un especial significado: la morfología de nuestros dientes refleja claras adaptaciones alimentarias y ecológicas en nuestros ancestros los *homininos*. Veamos cómo han evolucionado nuestros dientes y cuáles son sus principales características anatómicas.

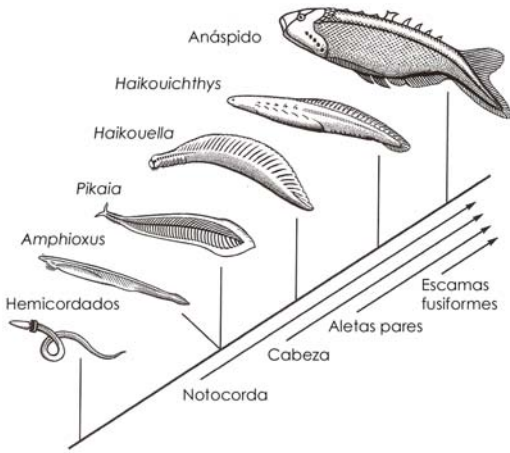
### *De los cordados a los vertebrados*

Aunque algunos invertebrados, como los caracoles, poseen elementos trituradores en la región bucal, no se trata de estructuras homólogas a los dientes de los cordados. Una de las diferencias más significativas entre los organismos llamados *protóstomos* ( artrópodos y moluscos) y los *deuteróstomos* (equinodermos y cordados) se encuentra en la larva. En los organismos protóstomos el blastoporo de la *blástula* forma la boca del individuo adulto, mientras que en los deuteróstomos el blastoporo forma el ano y la boca se abre en el extremo opuesto de la *blástula* (*Figura 1*). Los equinodermos (erizos, estrellas de mar y holoturias), que comparten esta característica con los cordados, tienen otras similitudes significativas con ellos: en ambos grupos la división del cigoto es radial, no espiral, y origina células inicialmente indiferenciadas. Además, la pared interna del *celoma* de los deuteróstomos origina el *endodermo* en lugar de *mesodermo*, y las larvas de ambos

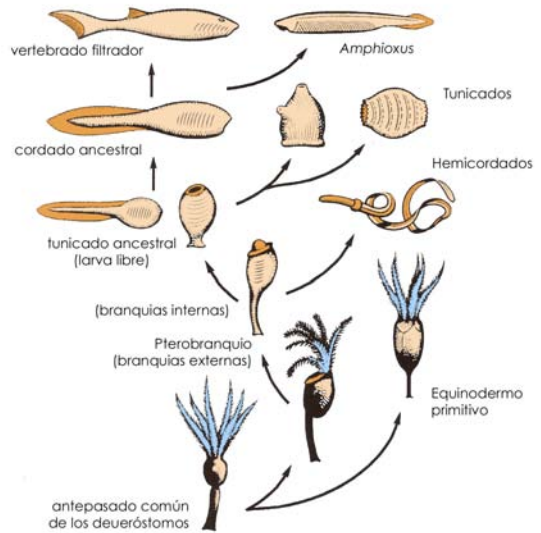
grupos presentan una *notocorda* dorsal, que formará la columna vertebral en los vertebrados, y una cuerda neural también dorsal, situándose el tubo digestivo en posición ventral. Estas especializaciones únicas de los deuteróstomos muestran que el grupo de los cordados es monofilético cuando incluye a ambos grupos (equinodermos y cordados), que habrían tenido un antecesor común hace entre 600 y 700 millones de años (Figura 2) y cuyos fósiles más antiguos se han encontrado en la provincia de Doushantou en China.

Sin embargo, existen profundas diferencias entre ambos grupos. En el extremo anterior del cuerpo de un cordado adulto (en los equinodermos esto sólo se observa en la fase larvaria) se encuentran los órganos sensoriales (vista y olfato) y la boca, que da paso a la cavidad faríngea que contiene las branquias (respiratorias) o las agallas (alimentarias). El tubo digestivo se comunica al

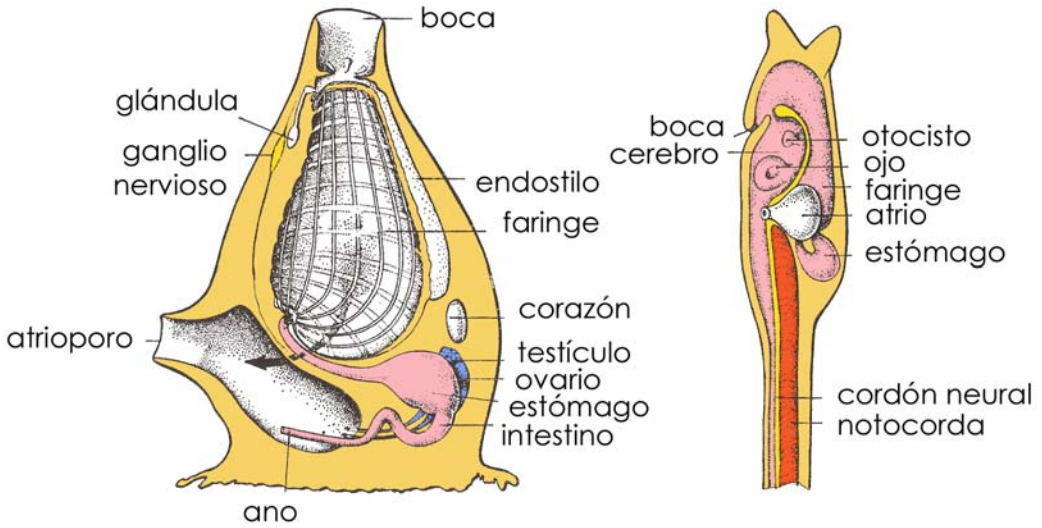
**Figura 1.** El desarrollo embrionario de los organismos deuteróstomos se inicia con el cigoto. La división celular radial de los blastómeros origina la mórula, que con la formación de una cavidad interior, el blastocele, da lugar a la blástula. Ésta se invagina formando el arquenteron, que comunica al exterior a través del blastoporo. Las células de la blástula se diferencian formando el ectodermo y el endodermo de la gástrula. Una parte del ectodermo, el neuroectodermo, formará el tejido nervioso y la notocorda, y el resto la piel. El endodermo formará el tubo digestivo, en el que se abre un poro, en el extremo opuesto al blastoporo, que constituirá la boca. El mesodermo y el celoma se diferencian a partir del endodermo.



**Figura 2.** Evolución de los cordados primitivos hacia los primeros peces vertebrados agnatos (sin mandíbula). Los hemicordados son organismos primitivos, con aspecto de gusano, que conservan las características principales de los cordados: tienen una faringe con agallas, un rudimento de notocorda, nervio dorsal y tubo digestivo ventral (al revés que los gusanos). El anfioxo presenta una notocorda bien formada, igual que formas fósiles de cordados del período Cámbrico (Pikaia). Haikouella muestra una región cefálica bien diferenciada y Haikouichthys tiene aletas pares y vértebras. Los primeros peces anáspidos no tenían mandíbula ni dientes.



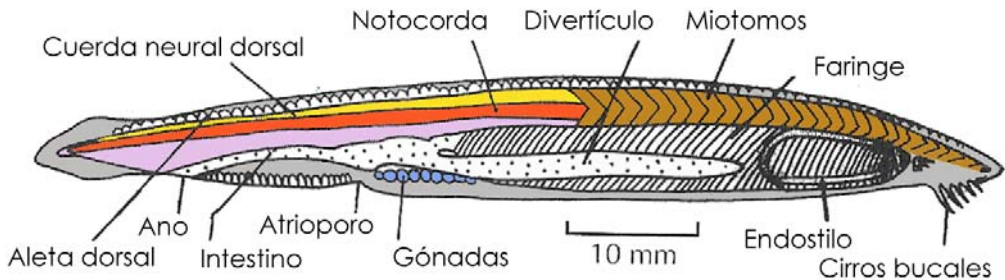
**Figura 3.** La evolución de los cordados desde un antepasado común con los equinodermos hasta los primeros vertebrados supuso la transformación de las branquias externas de los Pterobranquios en internas, con una faringe con agallas filtradoras. Los tunicados primitivos habrían tenido una fase larvaria libre y una fase adulta sesil. Los tunicados actuales habrían perdido la fase larvaria, mientras que los vertebrados primitivos constituirían una forma neoténica de la larva primitiva.



**Figura 4.** Los tunicados adultos (izquierda) presentan una morfología que no se parece en nada a la forma larvaria (derecha). El adulto vive fijo al sustrato y no presenta notocorda, aunque sí un ganglio nervioso que deriva del cordón neural. Destaca en el adulto un atrio, donde comunican la faringe, el intestino y las gónadas, que se abre al exterior a través del atrioporo.

exterior a través del ano, que se abre ventralmente en una región subterminal del cuerpo, tras la cual se encuentra la cola, fuertemente musculada, que permite nadar al organismo. Los *hemicordados* o *pterobranquios*, un grupo especial de cordados, no tienen notocorda, aunque sí un precursor de ella, pero disponen de faringe (única en los cordados), de un cordón neural dorsal y un tubo digestivo ventral (a diferencia de los protóstomos).

Los cordados más primitivos eran organismos filtradores que evolucionaron a partir de equinodermos con branquias externas (Figura 3), con las que capturaban el alimento circundante en el agua. Estas branquias se interiorizaron quedando incluidas en un saco filtrador, como el que presentan los *tunicados*, cuyas larvas tienen notocorda dorsal y cola nadadora, pero los adultos viven fijados en el sustrato filtrando agua de forma continua a través de las branquias (Figura 4).



**Figura 5.** Estructura básica de un anfioxo (*Branchiostoma*) con la notocorda (rojo) y el tejido neural (amarillo) dorsales característicos de todos los cordados, cuya larva tiene una estructura similar al anfioxo adulto. Es un animal pequeño de aguas marinas poco profundas y cálidas. Los adultos son cavadores y sedentarios, mientras que las larvas, que habitan en el fondo marino, presentan una faringe perforada que filtra pequeñas partículas alimenticias que pasan al intestino.

Los tunicados adultos son formas demasiado especializadas para representar una forma evolutiva hacia los vertebrados, pero sus larvas son prácticamente idénticas al *anfioxo* (Figura 5), un cordado neoténico cuya forma adulta retiene la fase juvenil de su antecesor. El anfioxo no es un fósil viviente ya que ha evolucionado significativamente respecto a la forma larvaria de los hemicordados y tiene hígado y riñones diferenciados, por lo que recuerda en gran medida a los peces. El término peces hace referencia a algunos organismos vertebrados marinos, pero no es un grupo monofilético real. Entre los descendientes actuales de los vertebrados más primitivos (Prothero, 2007), con características similares al anfioxo, están los *mixines* y las lampreas. Los *mixines* (F. *Myxinidae*), con unas 60 especies actuales, son animales marinos vermiformes que carecen de mandíbulas, por lo que junto con las lampreas se clasifican como *peces agnatos*, aunque este taxón también es parafilético. En lugar de mandíbulas, tienen dos estructuras móviles con las que se adhieren a su presa para alimentarse como parásitos, aunque por lo general son necrófagos. Su lengua es dentada (Figura 6) y protusible, y carece de receptores sensoriales. Perciben el gusto mediante papilas ubicadas en la piel, tienen una sola abertura nasal y sus ojos son rudimentarios. En cambio, las *lampreas* (Figura 7), los cordados más primitivos, presentan una región cefálica bien diferenciada, con órganos sensoriales (ojos, nariz y oídos) y un esqueleto cartilaginoso completo, no sólo una notocorda.

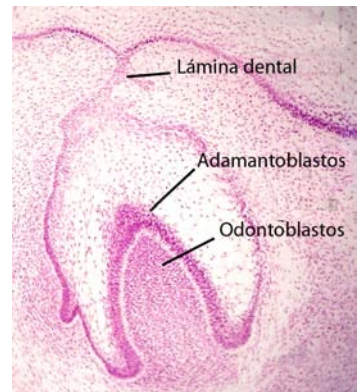
### De los vertebrados a los mamíferos

Los dientes de los vertebrados (Nadal, 2001; Prothero, 2007) son estructuras derivadas del esqueleto dérmico. Las estructuras córneas de la región bucal de las lampreas (Figura 7) no son verdaderos dientes. Estos aparecieron con la formación de las mandíbulas en los *gnatostomados*, grupo que incluye a los peces y los tetrápodos, como una mejora en su alimentación, lo que permitió el aumento de tamaño de los vertebrados en general. El *esplacnocráneo*, o esqueleto visceral, de los tetrápodos deriva del esqueleto branquial que refuerza la pared faríngea y que se desarrolla a partir del tejido esquelético que envuelve el tubo digestivo, a diferencia del neurocráneo que deriva del esqueleto axial. De hecho, la evolución de los huesos mandibulares es anterior a la de los craneales, que protegen al encéfalo de los movimientos del esplacnocráneo al incorporar el alimento. Los arcos neurales, que derivan del mesodermo, se disponen seriadamente entre las hendiduras branquiales. El primero de ellos, el *arco premandibular*, forma un refuerzo del neurocráneo, mientras que el segundo forma el *arco mandibular* y el tercero el *hioideo*. A continuación se dispone el resto de arcos branquiales, que desaparecen en los tetrápodos terrestres, excepto en el renacuajo, que aún

**Figura 6.** Los *mixines* están emparentados con los cordados, pero presentan una región cefálica con órganos sensoriales rudimentarios y una boca especialmente dotada para engancharse a su presa, con una lengua dentada que utiliza para roer los tejidos de los que se alimenta



**Figura 7.** La lamprea es el vertebrado más primitivo. Presenta estructuras córneas en la región bucal y en la lengua, aunque no se trata de verdaderos dientes, que utiliza para roer a la presa a la que se adhiere con la ventosa bucal.



**Figura 8.** Sección de la lámina dental de un tetrápodo donde se observa el órgano adamantino con los adamantoblastos que forman el esmalte y los odontoblastos que forman la dentina.



respira por branquias, quedando tan sólo los arcos mandibular e hioideo. Inicialmente las mándibulas son cartilaginosas, recubriéndose posteriormente con hueso de origen dérmico. En los *condrictios* y los *teleósteos* las mandíbulas son libres, mientras que en los tetrápodos se sueldan al cráneo.

En el embrión de los tetrápodos los dientes empiezan a formarse a partir de la denominada *cresta* o *lámina dental* (Figura 8) de la epidermis, que contiene el *órgano adamantino*, cuyos *adamantoblastos* forman el esmalte, debajo del cual se encuentran los *odontoblastos*, que forman la *dentina* o *marfil*. En los tetrápodos existen dos crestas dentales, una debajo de la otra, que originan sucesivamente las denticiones *decidual* y *definitiva*. Una vez formados, los dientes pueden tener formas variables, aunque manteniendo la estructura característica de cada grupo. En los peces condrictios la forma dental depende del tipo de alimentación, aunque la forma más conocida es la triangular de los tiburones. Sin embargo, en las rayas, que se alimentan de invertebrados, es redondeada y tiene una función trituradora, como también lo es en algunos tiburones. Generalmente se considera que en los tiburones la dentición es *homodonta* pero la forma puede variar considerablemente entre los dientes anteriores y los posteriores. Presentan, además, varias filas de dientes que aparecen por el lado lingual y acaban cayendo por el lado labial de las mandíbulas (Figura 9).

Los tiburones (Figura 10) son gnatostomados de la Clase *Condrictia*, que incluye especies con esqueleto cartilaginoso y cuyos dientes no suelen estar fusionados a las mandíbulas y se reemplazan seriadamente. Evolutivamente los tiburones derivan de los peces *placodermos* y, por tanto, pueden considerarse neoténicos; su esqueleto puede estar parcialmente calcificado pero no está osificado. En cambio, los peces *teleósteos* presentan un esqueleto osificado, sus dientes están soldados al hueso y la mandíbula superior está formada por un premaxilar y un maxilar de origen dérmico. Se clasifican en dos grupos: los *actinoptergios* y los *sarcopterigios*, que a nivel dental se distinguen en que los primeros presentan en el ápice dental un tejido llamado *acrodina*, precursor de la dentina, mientras que los segundos tienen un auténtico esmalte que recubre la superficie de los dientes. En los actinoptergios la morfología de los dientes varía enormemente en función de la diversidad de las especies y los tipos de alimentación, y generalmente son *homodontos*, salvo algunos casos que son *heterodontos*, como las pirañas o los sargos, que tienen algunos dientes *molariformes*. Los sarcopterigios incluyen a los peces *actinistios* (el celacanto), a los *dipnoos* (la mayoría de los peces) y a los *tetrápodos* (anfibios, reptiles, aves y mamíferos).

Actualmente sólo existe una especie de celacanto (Figura 11) y sus dientes son pequeños, mientras que los peces *dipnoos* presentan placas trituradoras (*odontodes*) que presentan una morfología similar a las escamas, manteniendo la estructura básica formada por dentina recubriendo una cámara pulpar, anclada a una base laminar de hueso o cartílago, y una capa mineralizada de esmalte dental. Los anfibios presentan una dentición parecida a los celacantos. Las larvas de los *urode-*



Figura 9. Patrón de erupción dental seriada de lingual a labial en los tiburones Elasmobranquios.

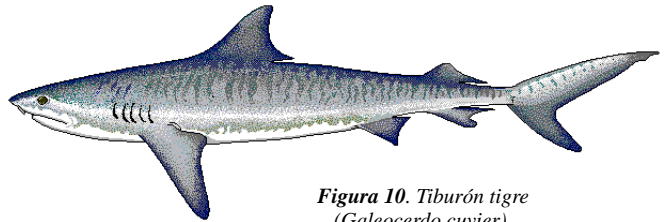


Figura 10. Tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*).

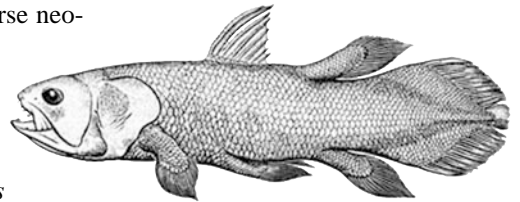


Figura 11. Celacanto (*Latimeria chalumnae*).

los (anfibios con cola) tienen dientes verdaderos, de origen ectodérmico, mientras que las de los *anuros* (anfibios sin cola) la dentición es córnea. En los anuros adultos la dentición es verdadera pero pueden presentar dientes córneos en zonas no mandibulares, como en el *vómer*. Los reptiles pueden presentar dentición *pleurodonta*, formando una especie de peine lateral a la mandíbula, aunque soldado a ella, como en los lagartos, o *tecodonta*, con dientes situados en alveolos, como en los cocodrilos. Las tortugas, en cambio, no presentan dientes y tienen un pico córneo. La forma de los dientes en los reptiles es generalmente cónica, delgada y ligeramente curvada hacia atrás. Sin embargo, en los *lacértidos* los dientes yugales suelen tener dos o tres *tubérculos*. En las serpientes el órgano inyector del veneno deriva de la dentición, que puede ser *heterodonta* incluso en algunas serpientes no venenosas. El denominado diente del huevo de los saurios y ofidios es un diente premaxilar emigrado.

Las aves actuales no presentan dientes y sus mandíbulas están recubiertas por un estuche córneo que forma el pico. Sin embargo, algunas aves fósiles, como *Archaeopteryx* (Figura 12), presentaban dientes cónicos en ambas mandíbulas como adaptación a la captura de peces. Los reptiles mamíferoides fueron los primeros en presentar una dentición verdaderamente heterodonta con funciones diferenciadas, lo que les permitía triturar y digerir mejor los alimentos. Además, el esmalte dental de los mamíferos es prismático, lo que los hace más resistentes.

### Dientes de dragón

No es posible disociar el origen de los mamíferos del de sus dientes, ya que la dentición heterodonta (Figura 13), característica de este grupo zoológico, tiene su inicio en el Jurásico a partir de un grupo de reptiles *sinápsidos*: los *therápsidos* (Clemens, 1970), verdaderos reptiles mamíferoides de hace unos 325 millones de años, que presentaban caracteres derivados en su dentición, en particular algún diente caniniforme hipertrofiado,

como en el género *Dimetrodon*, que presentaba estos dientes tanto en la mandíbula como en la maxila (Figura 14). Con el linaje de los *therápsidos*, del que actualmente solo sobreviven los mamíferos, aparece la dentición heterodonta, que se distingue de la dentición homodonta, con dientes cónicos puntiagudos monotuberculados, no sólo por la diversidad de tamaños sino también de formas dentales. La dentición precanina, alejada de la articulación mandibular, tienen un mayor rango de actuación y velocidad de acción que la postcanina, más próxima a los músculos, y puede ejercer una mayor presión de oclusión. Los dientes anteriores participan principalmente en la sujeción de los alimentos, que son

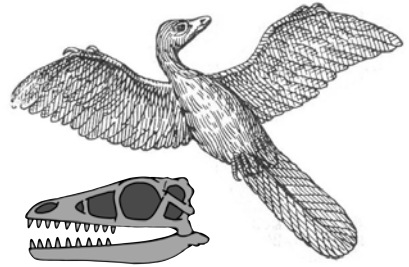


Figura 12. *Archaeopteryx lithographica*

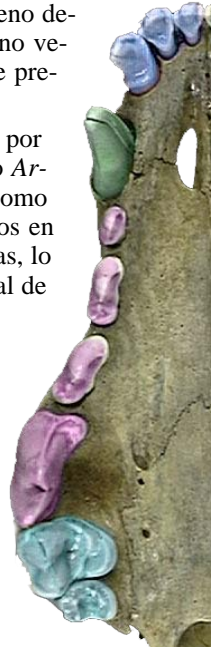


Figura 13. Dentición heterodonta de los mamíferos, con 3 I, 1 C, 4 Pm y 2 M.

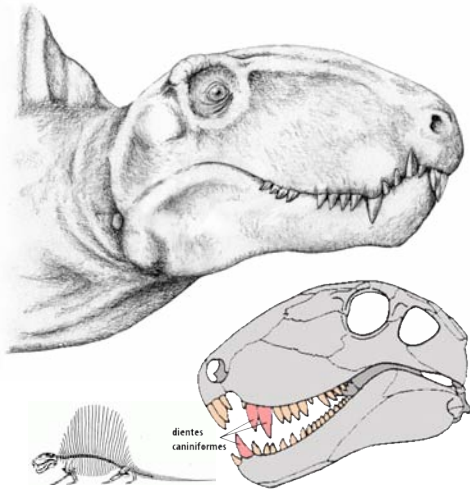


Figura 14. *Dimetrodon limbatus* con dientes caniniformes en mandíbula y maxila.

tritutados por los posteriores. Con la dentición heterodonta, empieza la especialización funcional de los dientes (Bergqvist, 2003).

La transición de los *sinápsidos* primitivos a los mamíferos tuvo lugar de forma gradual. Entre los sinápsidos, los *cynodontos* son los que presentaban caracteres más parecidos a los mamíferos actuales, tanto en la dentición y el cráneo como en el esqueleto. Durante su evolución, los dientes postcaninos se volvieron más complejos y desarrollaron pequeñas cúspides accesorias en las zonas mesial y distal, así como un *cíngulo* interno, que permitía un mejor procesamiento de los alimentos. Los *cynodontos*, con dientes postcaninos multituberculados, como el género *Thrinaxodon* (Figura 15), compartían con los mamíferos coetáneos la *polifiodontia*: disponían de varias generaciones de dientes. Sin embargo, otras características derivadas los diferenciaba, como la presencia en los mamíferos de un nuevo tipo de articulación temporo-mandibular entre los huesos escamoso y dentario. La ecología trófica marcó las adaptaciones diferenciales de estos grupos (Luo et al., 2002). El patrón polifiodonto pasó a ser en los mamíferos *difiodonto*, con dos generaciones de dientes, una decidual y otra permanente. Cada juego de dientes se podía adaptar a las diferentes dietas existentes a lo largo de la ontogenia. La mayoría de mamíferos actuales son difiodontos, aunque con algunas excepciones. Los marsupiales, por ejemplo, solo reemplazan el tercer premolar (P3) y algunos roedores nunca reemplazan su dentición. Esta tendencia evolutiva, la *monofiodontia*, es secundaria (Cope, 1887; Osborn, 1907).

La primera teoría que intenta explicar la evolución de la morfología dental (Figura 16), hoy en día aún aceptada a grandes rasgos, fue desarrollada por Cope (1887) y Osborn (1907). Este segundo autor también propuso la nomenclatura de las cúspides dentales y otros elementos de su morfología. La terminología propuesta por Osborn (1907) se basó en un sistema de prefijos y sufijos que daban significado al tipo y localización de los elementos dentales, así como sus relaciones y tendencias evolutivas. Por ejemplo, *trígono* es el nombre que se da a la estructura dental triangular formada por las tres cúspides principales, presentes tanto en molares superiores (*trígono*) como en inferiores (*trigónido*); y los prefijos *proto*, *para*, *meta*, *meso*, *hipo*, *ecto* y *ento*, se refieren a los distin-



Figura 15. *Thrinaxodon liorhinus*, un cynodonto del Triásico de Sudáfrica.

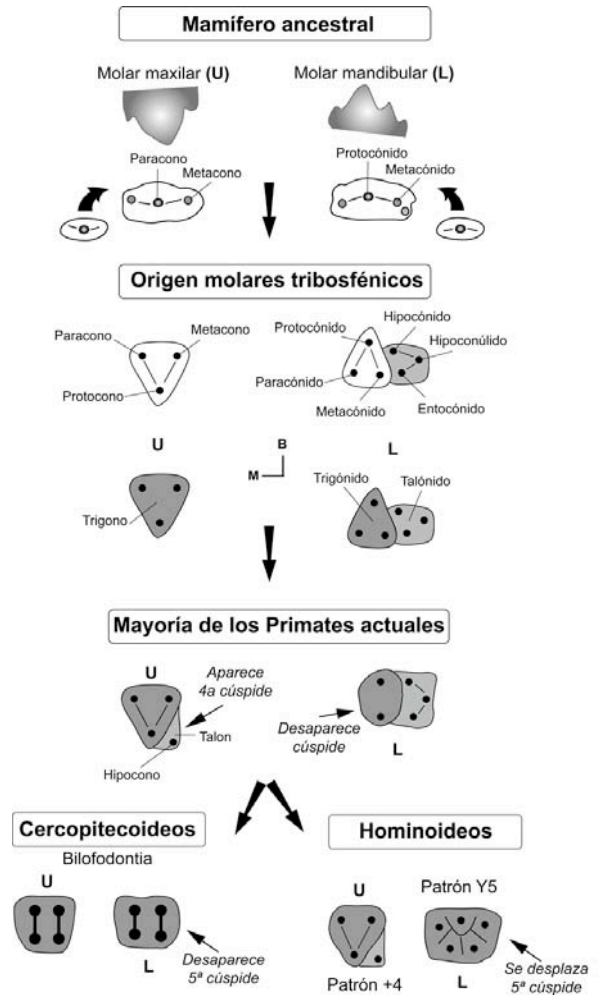


Figura 16. Origen y evolución de la morfología en dientes molares (basado y modificado de Butler, 1978; Dean, 1992 y Lucas, 2004).

tos tubérculos o cúspides (*conos*) dentales según su hipotético orden de desarrollo (Hershkovitz, 1971). Según la teoría de Cope-Osborn, la forma primitiva del diente en el maxilar superior e inferior presentaba una forma de cono (tal como sucede actualmente en muchos reptiles y peces). A este cono se añadieron dos cúspides accesorias, una mesial y otra distal, estableciéndose un patrón de tres cúspides en línea (*Figura 16*). El siguiente paso evolutivo consistió en el cambio en la posición relativa de estas tres cúspides: las cúspides mesial y distal se desplazaron hacia la cara lingual en los molares inferiores y hacia la cara bucal en los molares superiores, en ambos casos respecto a la cúspide central (Kielan-Jaworowska et al., 2004). De esta forma se habría establecido el patrón *tritubercular*, con el *protocono* en la cara lingual de los molares maxilares, y el *protocónido* en la cara bucal de los molares mandibulares. La adición de cúspides secundarias al patrón triangular básico se hace sobre una estructura distal adicional que aporta una mayor superficie dental: el *talón* en los molares superiores, donde se añade el *hipocono*, o el *talónido*, donde se añaden el *hipocónido*, *hipoconúlido* y *ectocónido*. El patrón de cúspides resultante (*Figura 16*) es mucho más versátil que el patrón primitivo tribosfénico, confiriendo a las superficies oclusales de los molares la capacidad de cortar y moler. Este incremento de complejidad funcional se considera el precursor de la especialización dental y de la radiación adaptativa que tuvo lugar tanto en los marsupiales como en los mamíferos placentarios. La diversidad en la morfología de la dentición ha sido una de las claves evolutivas de los mamíferos. Ningún otro grupo animal presenta tal variedad en su morfología dental, ni tantas funciones especializadas (Janis, 1993; Luo et al 2001).

Evidencias paleontológicas y estudios sobre la ontogenia de los dientes han mostrado algunas inconsistencias de la teoría Cope-Osborn. Hershkovitz (1971), a partir del estudio de la secuencia del desarrollo de las cúspides y su calcificación en humanos, monos, zarigüeyas y algunos mamíferos insectívoros, carnívoros, ungulados y roedores, demostró que el *paracono* de los molares superiores y el *protocónido* de los inferiores son siempre las primeras cúspides en desarrollarse y calcificarse, por lo que corresponderían al *cono* primitivo reptiliano. El desarrollo y calcificación de las cúspides continúa en los molares superiores por el *protocono*, *metacono*, *hipocono* e *hipoconúlido*, siguiendo en los molares inferiores la misma secuencia y posición relativa: después del *protocónido* se desarrolla el *metacónido*, o *paracónido* si está presente, seguido del *ectocónido* y finalmente *hipocono* e *hipoconúlido*, que son las últimas cúspides en formarse. El estudio de dientes de mamíferos fósiles corroboró los patrones de desarrollo ontogenéticos encontrados en los mamíferos actuales (Patterson, 1956) y mostró la secuencia de acontecimientos de la evolución tritubercular hasta formar el molar *tribosfénico*. En base a estos resultados, Hershkovitz (1971) propuso una nueva terminología dental que trataba de ilustrar la ontogenia de la secuencia de las cúspides y sus homologías. Sin embargo, la nomenclatura de Cope-Osborn, aunque errónea, es de uso generalizado (Crompton, 1971). Nuevas evidencias fósiles han demostrado también que el patrón tribosfénico de los mamíferos apareció en el hemisferio sur mucho antes de lo que se creía y es posible que haya evolucionado de forma convergente en el hemisferio norte (Kielan-Jaworowska et al., 2004; Rose, 2006; Luo, 2007). Además, el *hipocono*, la primera cúspide que se añadió al triángulo primitivo, habría evolucionado en sucesivas ocasiones, de forma convergente, en los mamíferos a lo largo del Cenozoico. Pero, independientemente de cuál sea el origen correcto del patrón tribosfénico y del *hipocono*, estas adquisiciones aportaron la base anatómica que permitió la diversificación alimentaria de los mamíferos y especialmente la adaptación al consumo de plantas (Hunter & Jernvall, 1995).

### **De los mamíferos a los primates**

En los mamíferos más primitivos los dientes estaban poco diferenciadas, aunque esto es probablemente una especialización a una dieta insectívora ya que los reptiles precursores de los mamíferos ya tenían dentición heterodonta. La dentición de los mamíferos representa un gran paso hacia la complejidad creciente de los vertebrados. Así, los mamíferos extendieron la homeotermia como respuesta a las fluctuaciones climáticas. Algunos dinosaurios también habrían sido homeotermos y,



de hecho las aves lo son. Los mamíferos también se dotaron de dientes verdaderos, con formas y funciones diferenciadas, que les permitieron triturar los alimentos disponibles en los ambientes terrestres. Los reptiles tienen muchos dientes de morfología cónica, con forma de colmillo. Como hemos visto, este tipo de diente deriva evolutivamente de los dientes de los peces y los anfibios y su función es sujetar y desgarrar el alimento. No son dientes trituradores pero pueden aplicar fuerzas masticatorias muy fuertes sobre superficies pequeñas para romperlas. Los organismos que tienen todos los dientes iguales se dice que retienen la condición ancestral denominada *homodontia*. La mayoría de los mamíferos, en cambio, tienen dientes de formas diversas, *heterodontos*, que realizan funciones diferentes (Figura 13).

La condición ancestral heterodonta de los mamíferos se describe mediante la fórmula dental  $3143$  (3 incisivos, 1 canino, 4 premolares y 3 molares) en cada *hemi-mandíbula*. Los diferentes tipos de dientes se designan con las abreviaturas I, C, P y M, y para referirnos a un diente en concreto se utiliza un indicador numérico. Así, un  $P_3$  es un tercer premolar inferior (por tener el indicador numérico en forma de subíndice) y una  $M^2$  es un segundo molar superior. Para designar el lado (derecho o izquierdo) donde se encuentra un diente, los anatomistas utilizan la terminología inglesa abreviada que indica al mismo tiempo el lado y el maxilar, de forma que el diente  $RP_2$  sería un segundo premolar inferior derecho (*right*) y  $LI^1$  un primer incisivo superior izquierdo (*left*). En español puede utilizarse la nomenclatura  $DP_2$  y  $II^1$ .

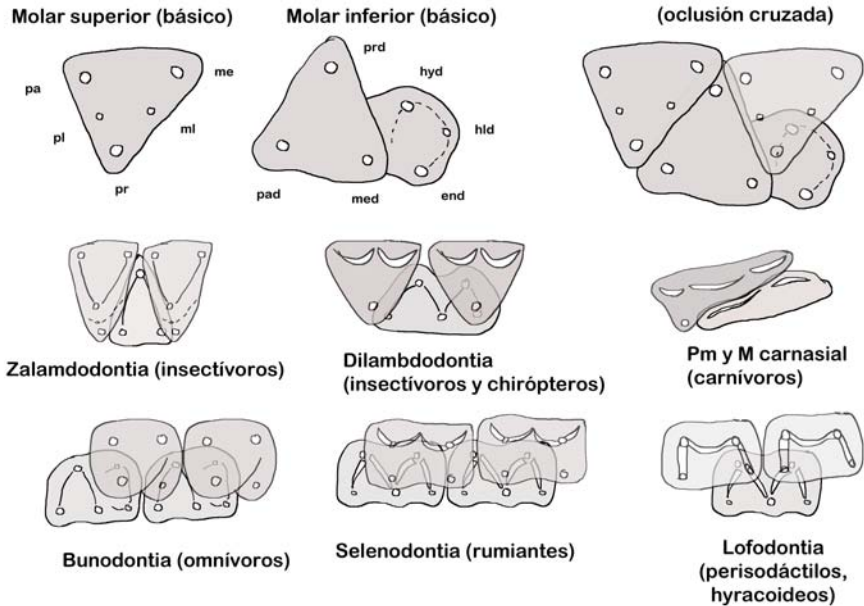
La condición ancestral caracterizada por la fórmula dental  $3143$  se considera primitiva, ancestral, y los diferentes grupos de mamíferos han divergido de este patrón inicial dando lugar a variaciones en función de la especialización de cada grupo. La homodontia de los cetáceos *odontocetos* (delfines) y *pinnípedos* (focas, leones marinos y morsas) no es comparable a la de los cocodrilos, que es ancestral a todos los vertebrados, ya que se trata de una especialización secundaria relacionada con la depredación en el medio marino (Figura 17). La homodontia secundaria se da también en los embriones de los cetáceos *misticetos* (ballenas), mientras que las ballenas adultas no tienen dientes sino barbas filtradoras. Otra variación del modelo primitivo de los mamíferos se da en grupos que pierden algunos o todos los dientes. Los mamíferos *desdentados* incluyen los armadillos y perezosos, que sólo tienen molares de crecimiento continuo, y el oso hormiguero, que no tiene ningún diente. Otras modificaciones incluyen la presencia de dientes especializados, como es el caso de los incisivos en forma de colmillo del elefante, o la presencia de *diastemas*, espacios que separan grupos de dientes en las arcadas dentales (Figura 18). Todas estas alteraciones se consideran derivadas y han sido seleccionadas como mecanismos de especialización en función de la alimentación de cada grupo de mamífero: los mamíferos insectívoros presentan dientes con cúspides altas, acabadas en punta, para romper los exoesqueletos de quitina de los insectos, los quirópteros succionadores (murciélagos) tienen los incisivos muy afilados, para una alimentación basada en la succión de sangre, y los mamíferos que tienen dietas omnívoras, poco especializadas, suelen tener una dentición poco diferenciada que mantiene en gran medida la condición heterodonta ancestral.



Figura 17. La dentición homodonta de los cetáceos odontocetos se considera un carácter derivado de la condición heterodonta de los mamíferos primitivos.



Figura 18. Presencia de diastema en la dentición de un mamífero insectívoro.

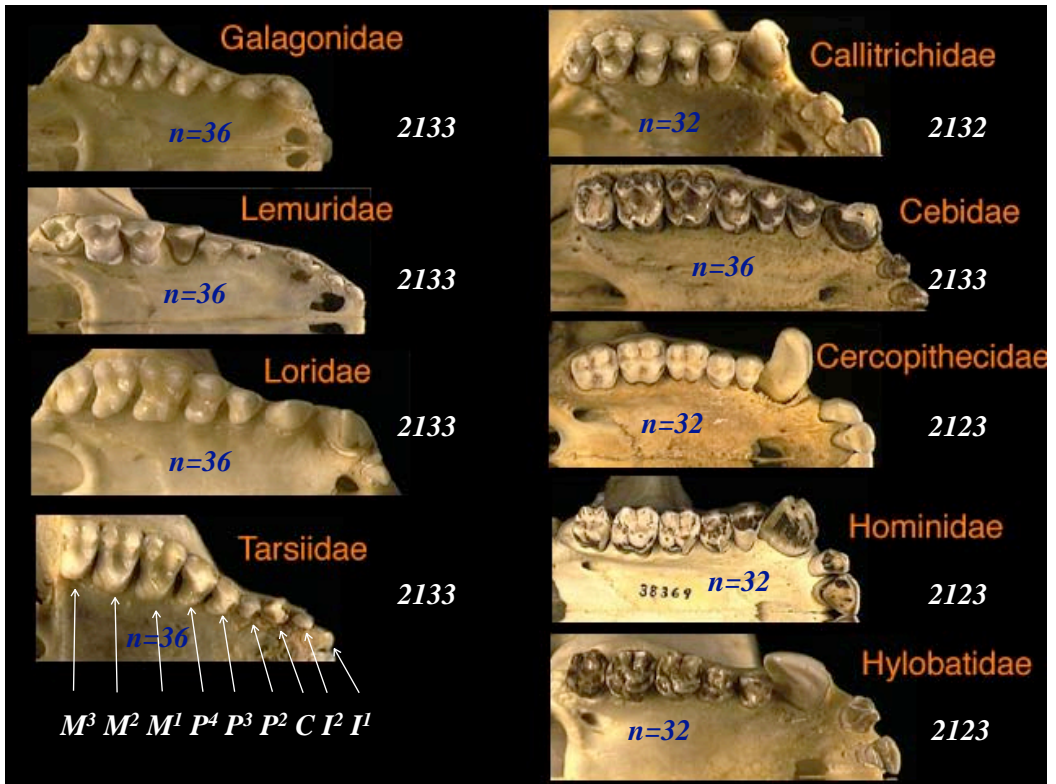


**Figura 19.** Morfología básica de los molares inferiores y superiores de los mamíferos. La oclusión dental es cruzada intercalándose los dientes superiores en inferiores con el fin de disponer de bordes y crestas cortantes además de superficies trituradoras. *pr*: protocono, *pa*: paracono, *me*: metacono, *pl*: protocónulo, *ml*: metacónulo, *prd*: protocónido, *pad*: paracónido, *med*: metacónido, *end*: entocónido, *hld*: hipoconúlido, *hyd*: hipocónido.

Otras modificaciones que pueden tener los dientes de los mamíferos están relacionadas con la morfología de la corona dental. Como ya se ha comentado, la heterodontia resulta de la evolución morfológica de los dientes desde el modelo cónico primitivo con una sola cúspide hasta un patrón multitubercular que habría provisto a los dientes de crestas y aristas que permitirían cortar el alimento durante la masticación. El patrón tricúspide más primitivo, con cúspides en línea, se puede distinguir en el *molar carnicero* de los carnívoros, que en el perro es en realidad una premolar con tres cúspides alineadas (Figura 19). El desplazamiento de la cúspide central permitió la trituración de alimentos cuando la dieta se hace progresivamente más variada y no exclusivamente insectívora. Los molares de los carnívoros y los prosimios conservan esta estructura básica, llamada *tribosfénica* (con tres cúspides). Este molar tribosfénico se modificó por adición de una cuarta cúspide, el *hipocono*, en la maxila (excepto en los callitricidos), formando un *talón* disto-lingual, y hasta tres cúspides más (*hipocónido*, *entocónido*, *hipoconúlido*) en la mandíbula, situadas sobre un *talónido* en la parte distal. Esta condición ancestral (presencia de talónido), presente en los prosimios y



**Figura 20.** Morfología bilofodonta de los primates cercopitecoideos (izquierda) y bunodontia de los hominoideos (derecha).



**Figura 21.** Dentición heterodonta de los primates actuales con fórmulas dentales 2133 (gálagos, leemures, loris, társidos), 2132 (callitricidos), 2133 (cébidos) y 2123 (cercopitecoideos, hilobátidos y homínidos).

en los callitricidos, se mantiene también, aunque simplificada, en los cébidos (platirrhinos del Nuevo Mundo) y los hominoideos (primates sin cola del Viejo Mundo).

La gran diversidad de modelos de dentición existentes en los mamíferos actuales implica diferencias en el número, tamaño, forma y disposición de las cúspides de los molares. El tamaño y la forma de los dientes es un indicador importante de la dieta y la función dental (Teaford, 2000). La gran variedad de características dentales permite distinguir diferentes morfologías de la corona dental, que representan adaptaciones funcionales relacionadas con el procesamiento de los alimentos (Figura 19). Los mamíferos omnívoros, así como algunos carnívoros y frugívoros generalistas, poseen una dentición molar de tipo *bunodonto*. Son molares con coronas bajas y redondeadas, típicas de cerdos, osos o humanos. Sin embargo, los mamíferos herbívoros como los caballos, rinocerontes o ciervos, presentan molares *lofodontos*, donde las cúspides aisladas de los molares se unen por crestas o filos (*lophos*) que tienen una función cortadora o desmenuzadora (Janis, 1997). En ocasiones, las crestas cortantes presentan forma de media Luna y se orientan en sentido longitudinal, formando los denominados molares *selenodontos* de los rumiantes y, en particular, de los elefantes. Los molares *secodontos*, como las muelas *carníceras* o *carcasiales* de algunos mamíferos carnívoros, mayoritariamente félidos, son molares especializados en los que las cúspides se han alargado mesiodistalmente y son más puntiagudas, de forma que los molares secodontos superiores e inferiores presentan oclusión a modo de tijeras con el fin de cortar carne. Por otro lado, los mamíferos insectívoros presentan un modelo de molar *lamdadonto* caracterizado por una (*zalambdadonto*) o dos (*dilambdadonto*) crestas vestibulares en forma de lambda invertida, que proporcionan

filos afilados útiles para cortar y aplastar el exoesqueleto quitinoso duro de los artrópodos (Bergqvist, 2003; Lucas, 2004). El patrón primitivo de diente molar trilobulado simple solo está presente en algunos grupos emparentados con los armadillos, cuyos molares tienen crestas prominentes formadas por osteodentina en la zona central, variante de la ortodentina, que es más resistente a la abrasión (Ferigolo, 1985). Estas crestas son altamente resistentes al desgaste y permiten que estos animales estén bien adaptados al herbivorismo o folivorismo. La ecología trófica es el factor diversificador más importante de la anatomía dental de los mamíferos, permitiendo reconstruir la dieta de muchos mamíferos fósiles, incluidos los primates. Este grupo también se dotó de dientes capaces de procesar diferentes tipos de alimentos, pero mantuvo una morfología de los molares cercana a la condición primitiva de los mamíferos. Los primates que más se han especializado en este sentido son los *cercopitecoideos*, en los que se ha reducido a cuatro el número de cúspides de los molares inferiores y su dentición molar es *bilofodonta*, tanto la superior como la inferior (Figura 20). Estos dientes proporcionan aristas para cortar los alimentos, principalmente hojas. En cambio, los *hominoideos* (entre los que nos encontramos) han evitado la especialización incorporando sólo pequeños cambios en el número y la morfología de las piezas. Comparados con otros mamíferos, los hominoideos son los que presentan dientes más generalizados, ya que mantienen la morfología ancestral *bunodontia* (Figura 20), con cúspides bajas y redondeadas, adecuadas para la trituración de frutos y semillas.

En general, la dentición de los primates (Figuras 21 y 22) es singular dentro de los mamíferos. Los más primitivos mantienen la fórmula dental ancestral 3143, pero enseguida pierden un incisivo y uno o dos premolares. Los *prosimios* (gálagos, lemures y loris) han perdido un incisivo y un premolar (2133), al igual que los *tarseros*, que en muchos rasgos (en la dentición también) recuerdan a los prosimios más que a los simios. Los *platirrhinos*, o monos del Nuevo Mundo (*callitricidos* y *cébidos*), mantienen la condición 2133 y sólo los *catarhinos*, o monos del Viejo Mundo (*cercopitecoideos* y *hominoideos*) tienen dos premolares, con la fórmula dental 2123, que también tenemos los humanos modernos. Estas modificaciones a lo largo de la evolución de los primates no representan cambios muy significativos en comparación con el patrón ancestral de los mamíferos. La dentición definitiva de los primates varía en número de piezas tan solo entre 36 (2133) y 32 (2132 ó 2123), en comparación con los 44 del mamífero ancestral (3143), aunque entre los prosimios se dan variaciones más significativas en el número de dientes, como en los géneros *Lepilemur* (0133/2133, n=32), *Indri* (2123/2023, n=30) o *Daubentonia* (1013/1003, n=18), generalmente debidas a especializaciones alimentarias. En cuanto a su anatomía funcional, las variaciones más

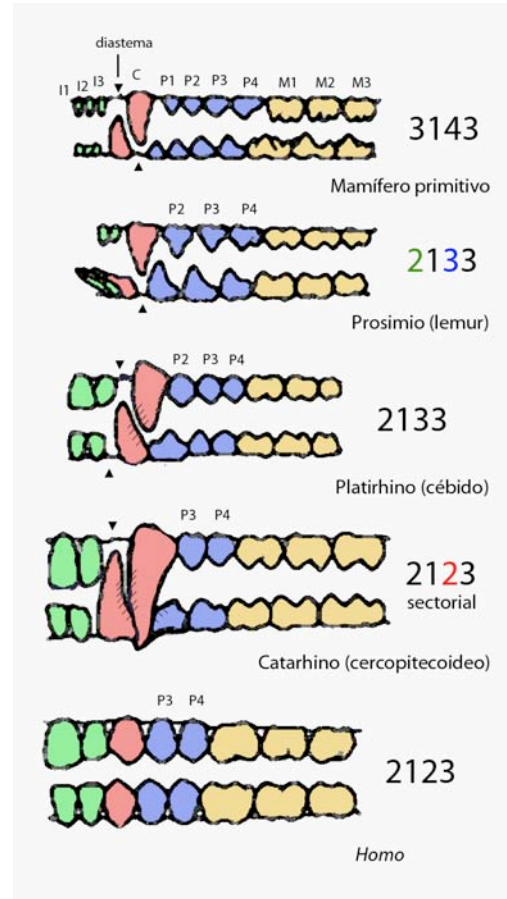


Figura 22. Variación del número de dientes en los primates; la flecha indica la posición del diastema (Modificado de Dean, 1992).



significativas se encuentran en la morfología de los incisivos y el canino inferiores de los prosimios que forma el *peine dental*, de función higiénica principalmente, o el primer premolar inferior de tipo *sectorial*, en los catarhinos, que presenta un secor o filo de corte anterior que contacta con el borde posterior del canino superior al masticar, y cuya función es la de cortar la materia vegetal ingerida. Los *homininos* hemos perdido el canino dimórfico y el premolar sectorial como resultado de la reducción del tamaño dental y posiblemente por el cambio en los modelos reproductores de nuestros ancestros.

### **De los primates a los hominoideos**

Pocos son los rasgos de la dentición humana que nos diferencian de los otros primates hominoideos: tenemos el mismo número de dientes, nuestra fórmula dental es  $2123$ , aunque no tenemos diastema (al menos los humanos modernos), la morfología de nuestros molares también es bunodontia y no hemos modificado sustancialmente el patrón ancestral de cúspides de los molares, 4 en las superiores y 5 en los primeros molares inferiores (el segundo molar inferior y los terceros molares sí cambian en los humanos más recientes). Así, los rasgos que realmente nos diferencian de los hominoideos, y que son propios y exclusivos de nuestro linaje, se refieren a: 1) la reducción significativa del tamaño de los caninos, 2) la desaparición del diastema característico de los primates con caninos de gran talla (dimórficos), 3) la desaparición de la morfología sectorial del primer premolar inferior ( $P_3$ ), que en los primates con caninos grandes hace una función de *tijera* para cortar el alimento ingerido y 4) la reducción del patrón  $Y5$  (5 cúspides) de los molares inferiores a  $+4$  en el  $M_2$  (mayor simplificación en el  $M_3$ ). En cierta forma, en nuestro linaje la evolución ha vuelto atrás al descartar el complejo cortador del canino dimórfico con diastema y premolar sectorial, que es la condición primitiva de los hominoideos. Cuando este complejo anatómico deja de ser necesario, desaparece y el resultado es un canino que no sobresale del resto de los dientes (*Figura 22*). La evolución no ha sido especialmente diversificadora de la dentición de los homininos probablemente porque las condiciones fluctuantes del medio durante los últimos 8 millones de años han favorecido rasgos dentales generalizados. Una elevada especialización puede ser ventajosa si el medio no cambia. El único dedo de la extremidad del caballo es muy útil para correr por las praderas, pero sería poco eficaz en zonas pantanosas más húmedas. Mantener rasgos generalizados puede ser una ventaja si permite sobrevivir en condiciones ecológicas muy diversas. Entre las características más generalizadas de los primates podemos destacar, además de los dientes, las manos, con la retención de cinco dedos (otros mamíferos se han especializado reduciendo el número de dedos de las extremidades), y la presencia de una clavícula desarrollada, útil en la vida arborícola. Los humanos modernos mantenemos estas tres características indiferenciadas tal como estaban presentes en nuestros antepasados.

Los primates son un Orden muy diverso de mamíferos, derivados a partir de insectívoros hace unos 60 millones de años. De hecho, es difícil definir los primates en base a *apomorfías* exclusivas, ya que no presentan ninguna característica específica que los separe de otros grupos de mamíferos evolutivamente cercanos, y han mantenido numerosos caracteres primitivos, *plesiomórficos*, conservando así muchas características ancestrales, contrariamente a lo sucedido en otros grupos de mamíferos que han desarrollado numerosos caracteres morfológicos apomórficos o derivados. Hasta el momento se han descrito cerca de 300 especies de primates, agrupadas en unos 80 géneros, dependiendo de la taxonomía utilizada, la mayoría de los cuales viven en las zonas tropicales o subtropicales en todas las regiones del mundo excepto Oceanía. La mayoría de los taxa actuales se conocen coloquialmente como *simios* y están presentes tanto en América (Monos del Nuevo Mundo o *Platyrrhini*), como en Asia y África (Monos del Viejo Mundo o *Catarrhini*). Los *Strepsirrhini*, o *prosimios*, se encuentran en Madagascar, África y Asia, los grandes *simios* viven en África, Borneo y Sumatra, y los *hylobátidos* habitan varias regiones del Sudeste asiático. Finalmente, los humanos, la única especie actual de hominino, se encuentra en la mayoría de las regiones del mundo. En el Orden Primates, la dieta ha sido un factor diversificador muy importante, y explica

las grandes diferencias etológicas y ecológicas tanto de las especies fósiles y como de las actuales (Fleagle, 1999). Numerosas especies de primates, que coexisten o han coexistido en un mismo hábitat, han sobrevivido gracias al consumo de recursos diferentes, siguiendo el principio evolutivo de la *exclusión competitiva*. Presentan, por tanto, adaptaciones alimentarias específicas que los diferencia unos de otros. Un ejemplo lo encontramos en la reserva de Lopé, en Gabon, donde habitan numerosas especies de primates originados mayoritariamente por especiación *simpátrida*, básicamente por explotación diferencial de los recursos (Tutin & Fernández, 1992; Tutin, 1999). Otro ejemplo podrían ser los primates del Mioceno europeo, *Pliopithecoidea* y *Hominoidea*, muy numerosos y diversos, que habitaban los mismos ecosistemas pero presentaban adaptaciones dentales sustancialmente diferentes probablemente debido a una especialización trófica (Ungar & Kay, 1995; Galbany et al., 2005). Por otro lado, la radiación adaptativa de los *adapiformes* resultó en un número impresionante de taxa en todo el mundo a lo largo del Eoceno, con numerosas formas, destacando las especies africanas, que presentan patrones dentales muy similares a los encontrados en los primates antropoides, por lo que habrían sido sus competidores directos en un mismo nicho ecológico y con la misma ecología trófica (Seiffert et al., 2009). La morfología dental de los primates se ha utilizado extensamente para establecer relaciones de afinidad filogenética entre especies, incluso en los primates fósiles, suponiendo que la diferenciación trófica habría sido el factor evolutivo más importante.

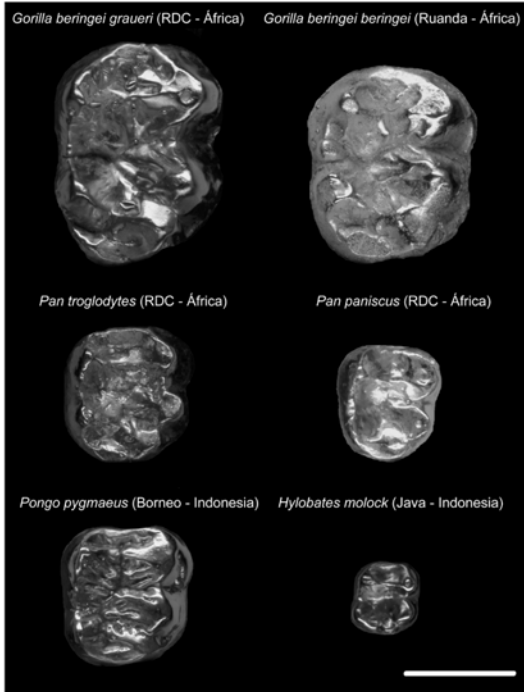
Las adaptaciones dentales más significativas que se han dado en los primates son de tipo alimentario por adaptación a las propiedades fisicoquímicas de los alimentos. A partir del molar tribosfénico primitivo de los mamíferos insectívoros, formado por un triángulo y un talón distal (con 3 nuevas cúspides: el *hipocónido* vestibular, *hipoconúlido* distal y *entocónido* lingual), al final del período Cretácico se produjo la radiación adaptativa de las plantas con flores, que proporcionaron un nuevo y abundante recurso alimentario para los mamíferos. El cambio de la naturaleza física de los alimentos seleccionó, en los primates, molares con morfologías más trituradoras (bunodontia) en detrimento de las morfologías cortadoras. Así, el *paracono* y el *metacono* de los molares superiores, y el *trígono* de los molares inferiores, se redujeron en altura y se ensancharon, a la vez que el *talónido* también se amplió. Esta morfología aparece en varios representantes fósiles de los *Plesiadapiformes* (*Purgatorius*, *Palenochla*, *Pronothodectes*) y algunos *Adapiformes* y *Omomyidos* (Butler, 1990, 2000). A lo largo del Eoceno superior y el Oligoceno, la cúspide distolingual o *hipocono*, apareció en varios grupos de mamíferos, incluidos los primates, desarrollándose independientemente en los *Omomyidos*, *Adapiformes* y *Antropoides*. Otros grupos de primates nunca lo adquirieron, como en los *Lemuriformes* y los *Tarsiiformes*. El hipocono apareció en los molares superiores de los primates como una pequeña cúspide ubicada en la parte más lingual del *cíngulo* distal, que eventualmente se expandió. El *cíngulo* de los molares inferiores también se expandió y formo un talón que creció en tamaño incluyendo nuevas cúspides (*entocónido*, *hipocónido* e *hipoconúlido*) y se solapó con el *trígono*, formando una gran superficie de oclusión con diversas facetas de contacto o atrición entre los molares superiores e inferiores (Butler, 2000). La presencia de superficies de corte o molido presenta una alta correlación con la dieta de cada grupo de primates. Aquellos primates con más superficies de corte y cúspides más altas presentan dietas más folívoras e insectívoras, en comparación a los primates principalmente frugívoros que tienen cúspides más bajas y más superficies de molido (Kay, 1975). Otra tendencia evolutiva en los primates consiste en acortar la cara y los maxilares, posiblemente debida a una adaptación a la vida arborícola, ya que se asocia con la reducción del órgano olfativo y la rotación hacia delante de las órbitas para la visión estereoscópica. La reducción de los maxilares implica una reducción en el número de dientes, tal vez para reducir el hacinamiento en una maxila y mandíbulas más cortas. Actualmente, ningún primate mantiene el tercer incisivo ancestral de los mamíferos, y el primer premolar se ha retenido solamente en los omomyidos más primitivos. En los catarquinos, el segundo premolar también ha desaparecido por completo. La reducción mandibular acerca los incisivos a los músculos articulares de la mandíbula, lo que permite ejercer una mayor fuerza sostenida. Como consecuen-

cia, los incisivos se han especializado de diversas maneras, en función tanto de los métodos de procesamiento del alimento como de otras adaptaciones no alimentarias. Los incisivos del aye-aye (*Daubentonia*), similares a los de los roedores, son un ejemplo extremo.

Todos los primates *catarrhini* presentan la misma fórmula dental (2123), con 2 dientes incisivos (I1, I2), 1 canino (C), 2 premolares (P3, P4) y 3 molares (M1, M2, M3) en cada hemimaxilar. Esta fórmula dental deriva de una dentición más numerosa, presente en primates menos especializados. Los *platyrrhini* tienen una premolar más (2133) y los *Strepsirhini* presentan una gran diversidad en el número de dientes, pero generalmente tienen más incisivos y premolares que los *Haplorhini* (Warwick James, 1960; Fleagle, 1999). A pesar de la reducción en el número de dientes en algunos grupos de primates, la dentición de este grupo presenta características plesiomórficas, ya comentadas, como la presencia de los cuatro tipos de dientes, que posibilita una gran plasticidad y un amplio rango de adaptaciones alimentarias. Hay pocas especies de primates con denticiones muy especializadas, normalmente asociadas a funciones de prensión y manipulación. Las diferencias a nivel dental se manifiestan sobretodo en la superficie oclusal, donde los dientes presentan patrones variables de cúspides. Las especies más folívoras presentan una topografía oclusal con cúspides más altas. Existen, sin embargo, limitaciones importantes en la interpretación de la dieta a partir de la morfología dental, aunque esta ha sido utilizada frecuentemente para entender las adaptaciones alimentarias de diversas especies de primates fósiles (Kay, 1985; Ungar, 1998, 2004).

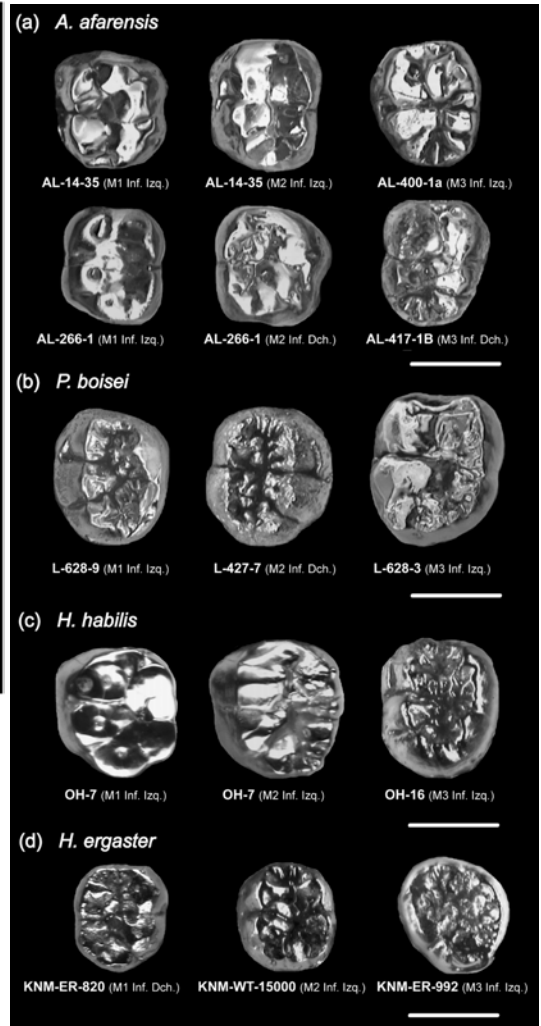
Existen claras diferencias en la dentición entre las dos Superfamilias de *catarrhini*: *Cercopithecoidea* y *Hominoidea*. Los *Cercopithecoidea* presentan una gran diversidad morfológica, ecológica y trófica entre las dos familias del grupo: *Colobidae* y *Cercopithecidae* (Warwick James, 1960; Fleagle, 1999). Los *Cercopithecidae*, que habitan zonas de Asia y África, incluyen un gran número de géneros y especies con patrones corporales y adaptaciones diferentes, desde especies muy arboícolas, como *Allenopithecus*, hasta otras más terrestres, como los babuinos (*Papio*) o los macacos (*Macaca*). La gran mayoría de cercopitécidos presentan abazones, formados por extensiones tegumentarias de la parte interior de las mejillas, con la función de almacenar alimento. La presencia de estas bolsas, sin embargo, no altera la función masticadora aunque estén llenos de comida (Warwick James, 1960). Las características generales de los dientes de los cercopitécidos los diferencian claramente de los *Hominoidea*. Lo más característico son sus molares especializadas, donde dos cúspides vestibulares en los molares inferiores (*protocónido* e *hipocónido*,) y las cúspides linguales en los molares inferiores (*metacónido* y *ectocónido*) se encuentran alineadas formando dos crestas paralelas en sentido buco-lingual. Esta condición es conocida como *bilofodontia* (Figura 20). Estos molares son característicos y exclusivos de los *Cercopithecoidea*, y están presentes en la mandíbula y en la maxila, de modo que las cúspides de los dientes superiores e inferiores encajan perfectamente, creando grandes superficies de corte (Warwick James, 1960; Kay, 1977, Fleagle, 1999).

Una particularidad de las especies *Cercopithecus sp.* y *Erythrocebus patas* (mono patas) es la ausencia de *hipoconúlido* en los terceros molares mandibulares. En general, el tamaño de los terceros molares suele ser relativamente pequeño en *Cercopithecus sp.* y mucho más desarrollado en otros géneros, como en los babuinos (*Papio*) (Warwick James, 1960; Swindler, 2002). En cuanto a la dentición canina, los cercopitécidos presentan altos niveles de dimorfismo sexual, sobretodo los babuinos. Los machos poseen caninos en forma de daga y mucho más grandes que en las hembras, y se afilan continuamente debido a la atrición con el primer premolar inferior (P3), que está muy especializado en la función de corte (Walker, 1984; Fleagle, 1999, Swindler, 2002). Los colóbidos se diferencian de los cercopitécidos en que no presentan abazones, tienen un cuerpo mandibular más alto, los dientes incisivos son más delgados y las cúspides de los molares bilofodontos son mucho más altas como adaptación a la alimentación folívora (Fleagle, 1999). Por otro lado, la dentición de los primates *hominoidea* (Figura 23) es mucho más generalizada que la de los *cercopithecoidea*, especialmente los molares. Estos presentan las cúspides redondeadas en lugar de con cres-



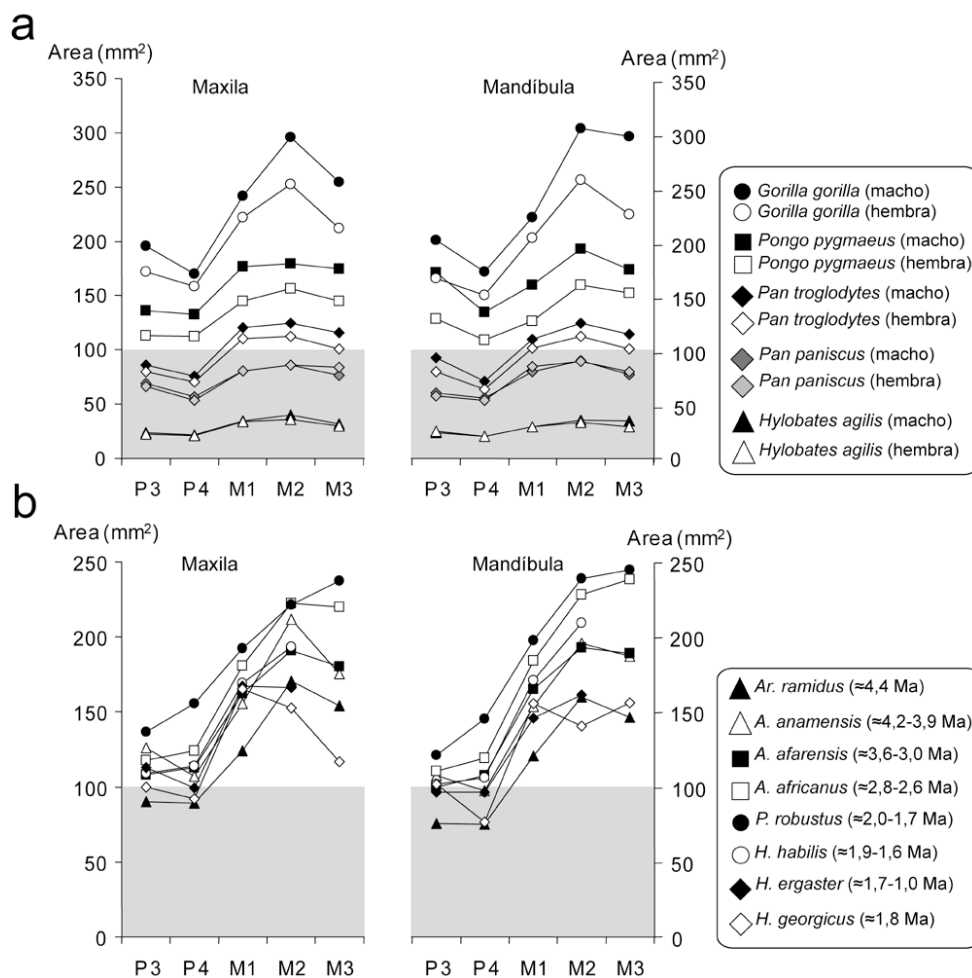
**Figura 23.** Variabilidad de tamaño y forma dental del M<sub>2</sub> en diferentes especies de Hominoidea. Colección moldes Universitat de Barcelona (Galbany et al., 2004); mesial: arriba, vestibular: derecha, escala: 1cm.

tas bilofodontas. Las molares inferiores presentan una forma alargada mesio-distalmente y se caracterizan por tener, generalmente, 5 cúspides, 3 en el borde vestibular (*protocónido*, *hipocónido* e *hipoconúlido*) y 2 en la cara lingual (*metacónido* y *ectocónido*), formando el característico patrón Y-5. En cambio, los molares superiores son cuadrangulares y presentan un *trígono* formado por tres cúspides (*paracono*, *metacono* y *protocono*) y un *talón* con una gran cúspide disto-lingual, el *hipocono*. Los primeros premolares inferiores (P<sub>3</sub>) varían en forma en función de la especie. En el género *Hylobates* son alargados, y en el resto de *hominoidea* presentan una única cúspide (Figura 23), mientras que en los humanos presentan dos cúspides, una lingual y otra vestibular. En cuanto al resto de premolares, P<sub>3</sub> y ambos P<sub>4</sub> (P<sup>4</sup>, P<sub>4</sub>), suelen presentar 2 cúspides en todas las especies del grupo. Los *hominoidea* presentan incisivos relativamente gruesos y el tamaño de los caninos es mucho más variable que en los *cercopithecoidea*. También alcanzan elevados niveles de dimorfismo sexual, sobretudo los gorilas y orangutanes (Warwick James, 1960; Fleagle, 1999, Swindler, 2002).



**Figura 24.** Variabilidad de tamaño y forma dental en diferentes especies de Homininos del Plio-Pleistoceno africano: (a) *Australopithecus afarensis*, (b) *Paranthropus boisei*, (c) *Homo habilis* y (d) *Homo ergaster*. Colección moldes Universitat de Barcelona (Galbany et al., 2004); mesial: arriba, escala: 1cm.

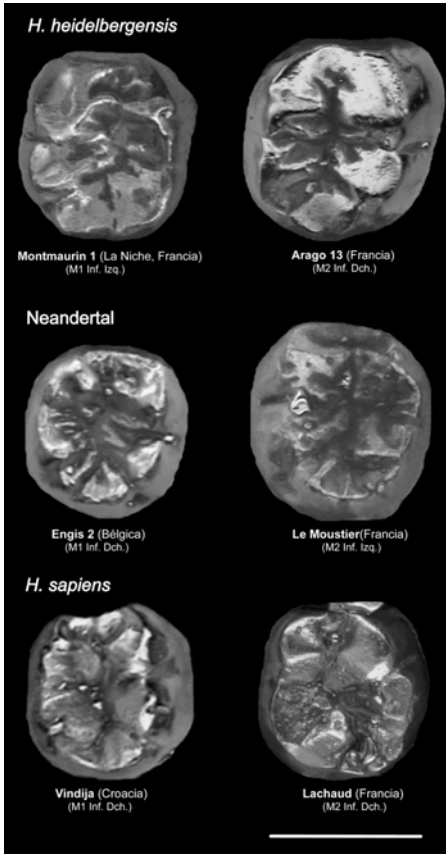




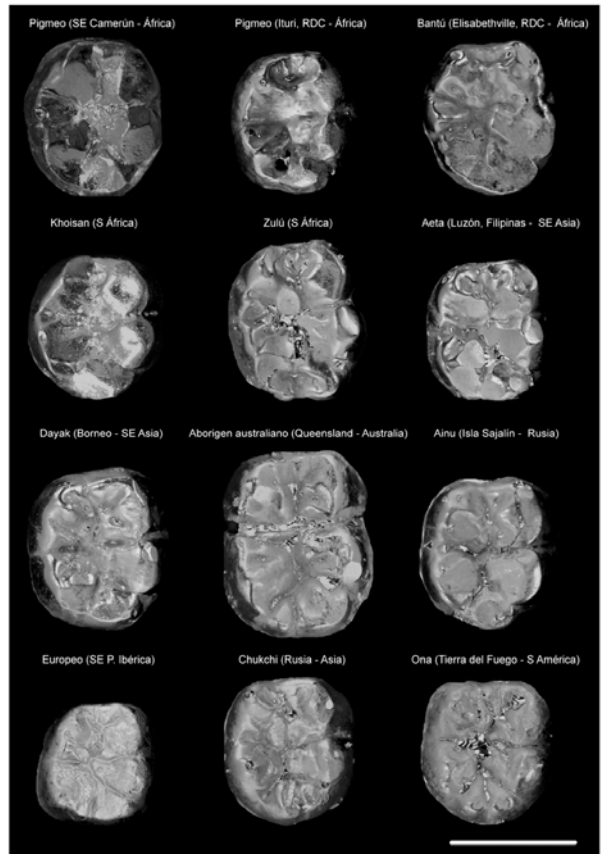
**Figura 25.** Tamaño dental (área en mm<sup>2</sup>) en diferentes especies de hominoidea (a) y homininos (b). El área se ha calculado a partir de los diámetros MDxBL. Datos tomados de Kimbel et al. (2004); Martínón Torres et al. (2008); Moggi-Cecchi et al. (2006); Suwa et al. (2009); Swindler (2002) y Ward et al. (2001).

### De los homininos a los humanos

Aunque los humanos modernos tenemos una dentición muy grácil y de pequeño tamaño, estas características son de aparición reciente en nuestro linaje. Desde su divergencia del linaje del actual chimpancé, hace entre 6 y 8 millones de años, son diversos los cambios evolutivos que se han producido en la dentición, pero no afectan ni al número dientes (2123) ni a su morfología general. Los primeros representantes conocidos del linaje de los *hominini*, el género *Ardipithecus*, tenían una morfología dental más próxima a la del hipotético ancestro común con el chimpancé que al género *Australopithecus* posterior: presentaba un canino de gran tamaño, con un ligero diastema aún presente en algunos ejemplares y el primer premolar inferior sectorial, especialmente en la dentición decidual. Los molares eran relativamente gráciles, con el esmalte de las coronas dentales fino, como en el chimpancé y gorila actuales, lo que se interpreta como una adaptación a dietas

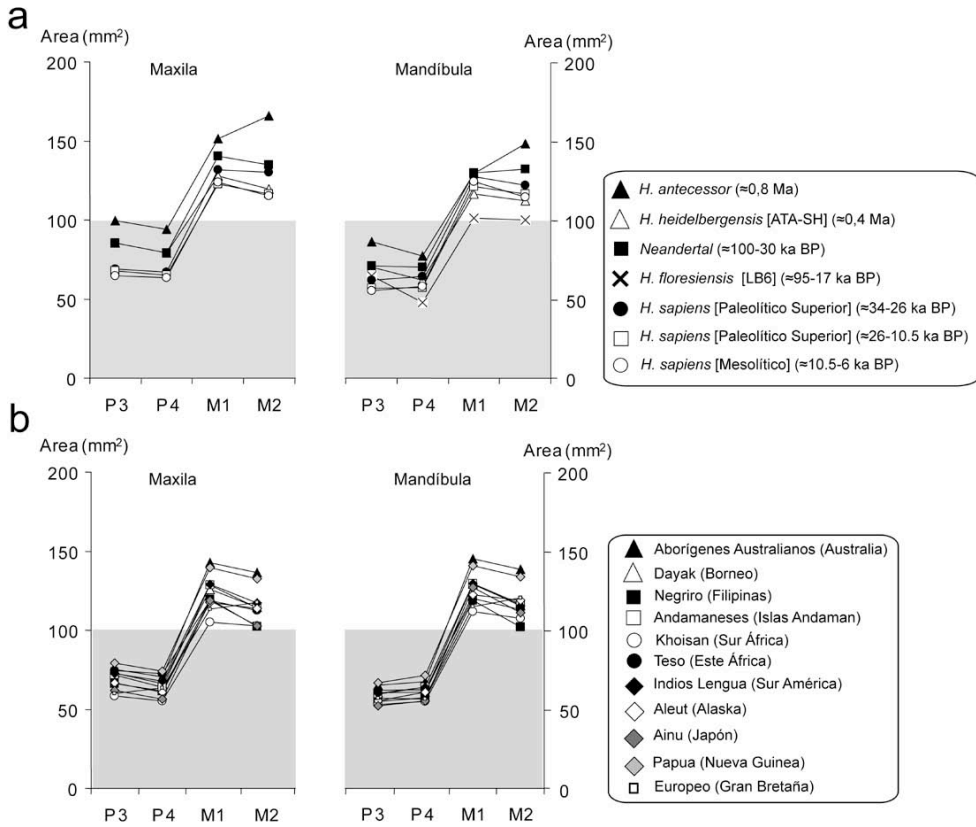


**Figura 26.** Variabilidad de tamaño y forma dental en diferentes especies de Homininos del Pleistoceno. Colección moldes Universitat de Barcelona (Galbany et al., 2004); mesial: arriba, escala: 1cm.



**Figura 27.** Variabilidad de tamaño y forma dental del M1 en diferentes poblaciones de humanos modernos. Colección moldes Universitat de Barcelona (Galbany et al., 2004) y Universitat d'Alacant; mesial: arriba, escala: 1cm.

blandas, probablemente frugívora. Los fósiles conocidos de la especie *Australopithecus afarensis*, probable descendiente de *A. anamensis*, son difíciles de asociar con *Ardipithecus*. Algunos especímenes aún conservarían diastemas residuales, aunque el canino ya no sobrepasa significativamente la altura del resto de las coronas dentales. En el género *Australopithecus* los dientes siguen siendo bastante gráciles (comparados con las formas de australopitecinos robustos), pero su esmalte ya es bastante grueso, lo que sugiere una progresiva adaptación alimentaria hacia materiales vegetales abrasivos, aunque el análisis del microdesgaste dental parece sugerir lo contrario (Ungar, 2008). La morfología primitiva, con patrón Y-5, se mantiene en todos los molares en el género *Australopithecus* (Figura 24), que son más largos en sentido mesio-distal que buco-lingual (incluso el tercero), con tres cúspides vestibulares y dos linguales. Los molares de *Australopithecus afarensis* se diferencian de los de los hominoideos en que la tercera cúspide vestibular, el *hipoconúlido*, no se ha reducido tanto como en los hominoideos (Figura 23). En las formas derivadas de *A. afarensis*, la dentición no se simplifica sustancialmente, ni tampoco se reduce significativamente el tamaño de los dientes (Figura 25). Las formas robustas de australopitecinos (*Paranthropus*) presentan dientes de tamaño considerable, pero la morfología de las cúspides y la robustez de los mo-



**Figura 28.** Tamaño dental (área mm<sup>2</sup>) en diferentes especies de Homínidos del Pleistoceno (a) y poblaciones humanas modernas (b). El área se ha calculado a partir de los diámetros MDxBL. Datos tomados de Barnes (1969); Bermudez De Castro et al. (2003); Brown y Maeda (2009); Drennan (1929); Frayer (1977); Kanazawa et al. (2000); Kieser (1990); Martín Torres et al. (2008) y Matsumura y Hudson (2005).

lares no cambia. La tendencia en los primeros representantes del género *Homo* es a reducir el diámetro mesio-distal de los molares, haciendo que el diente sea más cuadrado, pero aún se mantiene el patrón Y-5, que sólo se reduce en los terceros molares, cuyo patrón oclusal se complica (Figura 24). En cambio, en las formas robustas (*Paranthropus*) el tamaño dental sí experimenta cambios evolutivos significativos hacia la megadoncia (McHenry, 1984), con una clara tendencia alométrica que se habría iniciado hace entre 3 y 2,5 millones de años. La morfología dental de *A. afarensis* ya presentaba hace más de 3 millones de años una arquitectura (esmalte grueso y bordes redondeados) adaptada al consumo de materiales duros (*hard*) y quebradizos (*brittle*), claramente diferenciada de la del chimpancé (esmalte fino y bordes angulados), que se alimenta de materiales más blandos (*soft*) pero resistentes (*tougher*) (Ungar, 2008). Comparado con *A. afarensis*, *Paranthropus* presentaba dientes yugales más grandes y con el esmalte más grueso, aunque con una considerable variabilidad intragrupal en el tamaño y forma de las coronas dentales (Wood, 1981; Wood et al., 1983).

Con la aparición del género *Homo* la gracilización y reducción del tamaño dentales se acelera. La reducción de la quinta cúspide distal del segundo molar inferior favorece el patrón +4 de estos dientes, aunque en los primeros representantes de este género se mantiene aún un cierto desarrollo

del talón distal, especialmente en *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis* (Figura 26). La dentición de los Neandertales (Bailey, 2006) recupera hasta cierto punto la megadoncia, especialmente en la dentición anterior, y son numerosas las apomorfías dentales de este grupo: incisivos en pala, con convexidad labial marcada y tubérculo lingual fuertemente desarrollado, premolares con contorno lingual asimétrico, cresta transversa asimétrica y metacónido desplazado hacia lingual, y molares con un marcado *taurodontismo* (Bermúdez de Castro, 1988; Bailey & Lynch, 2005; Rosas et al., 2006). Los primeros humanos modernos constituyen un verdadero mosaico de características dentales (Trinkaus, 2007; Trinkaus et al., 2008), lo que sugiere que el modelo dental de los humanos modernos actuales no apareció abruptamente hace entre 200 y 150 mil años, sino que algunas de sus características, en particular del desarrollo, se han mantenido estable desde hace tan solo unos 60.000 años (Smith et al., 2006). En cuanto al tamaño dental en el género *Homo*, destaca la gran homogeneidad entre todos sus representantes, siendo los dientes de *H. antecessor* y los Neandertales algo mayores que el del resto de especies (Figura 28), sin que los dientes de *H. heidelbergensis* se diferencien por su tamaño de los de *H. sapiens*.

A pesar de la reducción del tamaño y la forma, los dientes de las poblaciones humanas modernas (Figura 27) ofrecen un claro testimonio de su evolución, adaptación y variación (Brace et al., 1987, 1991; Calcagno y Gibson, 1988; Kieser, 1990; Lucas, 2006). Del mismo modo que los patrones genéticos de los grupos humanos conforman un mapa de su variabilidad en los últimos 200.000 años, la morfología de los dientes muestra frecuencias de caracteres fenotípicos que permiten observar diferencias y semejanzas entre poblaciones. La reducción del esqueleto articular asociado al aparato masticador, y de las estructuras musculares asociadas, tienen como consecuencia un mayor apiñamiento dental, que favorece la reducción del tamaño de los dientes (Lucas, 2006). Comparado con Primates no-humanos, la correlación entre el tamaño dental y el corporal es baja en humanos (Brace et al. 1987). Este fenómeno es bien conocido en Europa desde la última glaciación ( $\approx 100.000$  años) hasta el final del Pleistoceno ( $\approx 10.000$  años) (Fruyer, 1977; Calcagno & Gibson, 1988). La reducción progresiva del tamaño dental podría cifrarse en un 1% cada  $\sim 2.000$  años (Brace, 1963; Brace et al. 1987). Entre los factores asociados a este efecto, algunos no carentes de crítica, se han considerado tanto los tecnológicos (uso de herramientas) como los relacionados con cambios en la dieta debidos a la producción agrícola, que produciría una convergencia en las tendencias evolutivas de la dentición en zonas geográficas distantes (Brace et al., 1991; Hanihara & Ishida, 2005). Pero los cambios evolutivos en la morfología de los dientes de los humanos recientes deben ser entendidos en el contexto de una multiplicidad de factores adaptativos (Bernal et al., 2010; Hillson, 1996). La reducción dental en *Homo sapiens* es un componente más de un patrón general de cambios anatómicos, donde la selección natural y presiones selectivas operan en su plasticidad morfológica (Hanihara & Ishida, 2005; Harris & Rathbun, 1991; Kieser, 1990).

### **De los cazadores-recolectores a los productores**

La morfología dental muestra en los grupos humanos, tanto cazadores-recolectores como productores de alimentos, una variabilidad relacionada con su adaptación alimentaria, medio-ambiental y geográfica (Bernal et al., 2010; González-José et al., 2005; Manica et al., 2007). La estrategia de subsistencia específica de cada grupo refleja una modularidad morfológica craneal y del aparato budodental (dieta/masticación) que puede afectar a su plasticidad en un proceso de adaptación morfo-funcional y fenotípico (Baab et al., 2010; González-José et al., 2005; von Cramon-Taubadel, 2009). En poblaciones humanas recientes, la relación en los patrones de variación morfológica y tamaño dental son raramente considerados en conjunto (Matsumura & Hudson, 2005; Scott & Turner, 1997) y su relación con respecto a una dispersión geográfica presenta un alto grado de integración fenotípica (Betti et al., 2009; Hanihara & Ishida, 2005).

La variabilidad métrica dental humana permite clasificar y sistematizar las poblaciones humanas recientes desde una perspectiva, tanto global como regional, adaptativa, migratoria o genética



(Harris & Rathbun, 1991; Kieser, 1990; Schnutenhaus & Rösing, 1998). El tamaño del diente responde a factores medio-ambientales que influyen en su plasticidad y que incluso son evidentes a un nivel generacional (Garn et al., 1968; Perzigian, 1984). Aunque su variabilidad morfológica se considera poco informativa desde un punto de vista microevolutivo (Harris & Rathbun, 1991; Hillson, 1996), las diferencias en los patrones morfológicos entre poblaciones son significativas (Harris & Rathbun, 1991; Kieser, 1990). El análisis de variables métricas dentales, basadas en los diámetros mesio-distal y vestibulo-lingual, clasifican a las poblaciones humanas en tres grandes modelos: *microdónticos*, *mesodónticos* y *megadónticos* (Harris & Rathbun, 1991), asociados a la variabilidad geográfica de las poblaciones humanas (Hanihara & Ishida, 2005; Kieser, 1990; Schnutenhaus & Rösing, 1998). Los dientes más grandes se dan en grupos humanos del África sub-sahariana (Kenya, Tanzania o Nigeria), en micronesios, en melanesios y en Aborígenes Australianos, cuyo tamaño es un 30-35% mayor que en otros grupos humanos arcaicos, como los japoneses asiáticos. El tamaño dental más pequeño se encuentra en las poblaciones de *Negritos* Aeta de Filipinas, Ainu (Japón) o euroasiáticos (Hillson, 1996; Matsumura & Hudson, 2005; Scott & Turner, 1988). En general, los grupos que presentan un tamaño de la dentición anterior grande se corresponde con dentición posterior menor (Hillson, 1996). Así, los grupos subsaharianos y australianos, que presentan un menor tamaño en incisivos y caninos, muestran una longitud mesiodistal en premolares y molares mayor (Harris & Rathbun, 1991). Estas diferencias interpopulacionales responden a factores evolutivos diferenciales que afectan tanto a la variabilidad morfológica del cráneo como de los dientes, que pueden afectar de forma diferencial en función de las condiciones ecológicas particulares (Shea, 1992; Lieberman et al., 2007).

El tamaño dental de las poblaciones humanas modernas presenta una menor variabilidad interpopulacional que si se estudia su forma y características fenotípicas (Bernal et al., 2010; Hillson, 1996; Kondo et al., 2005; Matsumura & Hudson 2005; Scott & Turner, 1988). La variabilidad de caracteres discretos dentales entre poblaciones de diferentes continentes es compatible con los resultados aportados por la genética o craneometría, donde las poblaciones sub-saharianas muestran una mayor diversidad regional y caracteres primigenios de efecto fundador (Hanihara, 2008; Hanihara & Ishida, 2005). Así, la variabilidad fenotípica dental muestra una clara reducción cuanto más se alejan las poblaciones de África (Betti et al., 2009; Manica et al., 2007). Marcadores moleculares del ADN muestran una gran variabilidad y evidencias de aislamiento genético en poblaciones cazadoras-recolectoras Hadza, Baka y Khoisan de África (Tishkoff et al. 2009), caracterizadas por una alta divergencia molecular que no está presente en grupos agrícolas africanos tras la expansión bantú, lo que sugiere un marcado aislamiento genético. En este contexto, la variabilidad morfológica dental reflejaría respuestas a biotopos específicos, independientes de factores filogenéticos (Bernal et al., 2010; Manica et al., 2007). La morfometría cráneo-mandibular en poblaciones africanas en relación a su geografía muestra claros patrones de variación definidos por una reducción en el tamaño del cráneo y mayor prognatismo en grupos pigmeos respecto a bantúes (Franklin et al. 2010). Aunque poblaciones de mayor talla presentan un tamaño dental relativo menor (Perzigian, 1984), en muchos casos no existe una clara correlación (Hanihara & Ishida, 2005; Kondo et al. 2005) entre fenotipos particulares y factores medioambientales que se puedan explicar por divergencia genética por aislamiento (Matsumura & Hudson, 2005; Kondo et al., 2005). Así, el tamaño dental y el corporal en pigmeos no están claramente asociados (Shea & Gómez, 1988).

La frecuencia de determinados caracteres morfológicos no-métricos (*Tabla 1*) en los dientes se ha mantenido estable en el tiempo, con un bajo dimorfismo sexual y asimetría, aunque se observan diferencias entre grupos humanos que se correlacionan con factores genéticos, bioculturales y lingüísticos (Scott & Turner, 1997; Turner, 1989; Tyrell & Chamberlain 1998). Estas diferencias definen grandes divisiones geográficas estrechamente relacionados con las distancias genéticas y patrones migratorios (Scott, 2008; Tyrell & Chamberlain, 1998). Estos *complejos dentales*, basados en la presencia de rasgos discretos como tubérculos o cúspides supernumerarios, la agenesia congénita

**Tabla 1.** Descripción y frecuencia de algunos rasgos no-métricos dentales en M1 y M2 de diferentes especies de primates Hominoideos, Homininos y poblaciones humanas.

Especie / Población	UM1		LM1		LM2		LM2		LM1		Ref.*
	n	Cusp. 5	n	Cusp. 6	n	+4	n	Y-5	n	Cusp. 7	
<i>Hominoidea</i>											
<i>Pan troglodytes</i>	33	12,1	37	16,1	-	-	-	-	37	0,0	1
<i>Pan paniscus</i>	30	6,7	33	0,0	-	-	-	-	32	9,3	1
<i>Homininos</i>											
<i>Paranthropus</i> <sup>a</sup>	12	83,3	15	80	19	0,0	20	100	19	21	2
<i>Australopithecus africanus</i>	12	75	14	7,1	12	0,0	16	93,8	13	69,2	2
<i>Homo</i> <sup>b</sup>	7	57,1	8	0,0	6	0,0	8	100	7	57,1	2
<i>Neandertales</i>											
Europa Central	7	42,9	13	23,1	14	0,0	13	69,2	12	50	
Europa occidental	4	75	13	53,8	14	0,0	11	100	15	26,7	4
Próximo Oriente	4	0,0	5	0,0	6	33,3	4	75	7	14,3	4
<i>Homo sapiens</i>											
África Subsahariana	619	32,8	561	16,6	585	24,1	617	52,4	598	38,5	
Norte África	357	18,5	352	7,7	381	66,4	402	30,6	414	9,4	5
Europa	212	13,7	178	7,9	189	65,1	214	22,9	223	5,8	5
Sundadonto (SE Asia)	370	30	282	35,5	317	40,4	342	19,6	367	7,4	5
Sinodonto (NE Asia y nativos americanos)	2.817	19	2.947	47,8	3.583	7,9	3.783	10,9	3.998	9,8	5

<sup>a</sup> Incluye *P. robustus* y *P. boisei*.

<sup>b</sup> Incluye *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster*, *H. sp. indeterminado*.

(\*) Referencias: (1) Bailey & Wood, 2007; (2) Irish & Guatelli-Steinberg, 2003; (3) Irish, 1998; (4) Bailey, 2000; (5) Irish, 1997.

del tercer molar o la presencia de incisivos en pala, entre otros, han permitido definir afinidades entre poblaciones humanas a escala global (Scott, 2008). Así, los incisivos en pala son frecuentes en población asiática e indígena americana y, junto con otras características dentales, se ha utilizado para definir el complejo dental *mongoloide* en dientes deciduales (Hanihara, 2008). El sistema de clasificación de caracteres discretos más ampliamente utilizado es el denominado sistema ASUDAS (Arizona State University Dental Anthropology System) (Turner et al., 1991), que utiliza más de ~50 rasgos discretos en las porciones coronal, radicular y del soporte óseo de la dentición. La importancia de este sistema radica en la estandarización de un método de clasificación de los rasgos. Sin embargo, el número de rasgos empleados es variable en cada investigación y los resultados dependen en gran medida de la conservación del material estudiado y de la selección y tratamiento de las variables (ver Hillson, 1996; Irish, 1998; Scott & Turner, 1988, 1997; Scott, 2008, para una clasificación de tipos de rasgos no-métricos).

La técnica ASUDAS ha permitido definir cuatro patrones o modelos dentales principales (Scott & Turner, 1988, 1997; Irish, 1997, 1998): 1) *Sundadonto* (sur y sureste de Asia), que incluye Micronesia, Polinesia y las poblaciones de origen Jomon; 2) *Sinodonto* (Norte de Asia), presente en China, Japón, Siberia y en nativos americanos; 3) *Australo-Melanesio*, que caracteriza a las poblaciones de Australia y Melanesia; 4) *Caucásico*, de origen europeo, y 5) *Subsahariano/Norteafricano*, más heterogéneo que los complejos sundadonto o sinodonto, y cuyo origen podría remontarse a unos 50.000 años (Scott & Turner 1997; Turner 1886, 1989). Estos análisis, que se han centrado en mayor medida en poblaciones de Asia, el Pacífico o América, y menos en Europa y África, establecen una clara dicotomía asiática entre poblaciones sundadontas y sinodontas, que se habrían separado hace unos 30.000 años (Turner, 1986), en base a las diferencias en la incidencia de determinados rasgos dentales (Hillson, 1997: p. 102; Turner, 1990). Las poblaciones sundadontas muestran un patrón dental conservativo, caracterizado por la retención más que la génesis de rasgos nuevos (Scott & Turner, 1997). Así, las poblaciones sundadontas del sudeste asiático muestran un segundo molar corto con cuatro cúspides y un primer molar inferior con 5 cúspides y patrón Y-5

con mayor frecuencia que las poblaciones sinodontas. En cambio, la presencia del tubérculo de Carabelli o la cúspide 6, una frecuencia muy baja de la cúspide 7 o la presencia de 4 cúspides en el primer molar inferior, es más frecuente en poblaciones euroasiáticas periféricas, incluidas las poblaciones caucasoides y Sahul-pacíficas (Scott & Turner, 1997). Las poblaciones de China, Mongolia, Japón, Korea, noreste de Asia y el norte y sur de América son clasificadas como sinodontas y su origen se remonta a unos 20.000 años (Turner, 1986). No pertenecientes a estos complejos, aunque con una mayor similitud al sundadonto que al sinodonto, se agrupan las poblaciones de Australia, Nueva Guinea, Tasmania y otras islas de Melanesia. La dentición australo-melanesia se caracteriza por una gran homogeneidad morfológica en la morfología dental, con una alta frecuencia de rasgos como la cúspide 5 en molares superiores y la 6 en molares inferiores. La combinación de datos métricos y no-métricos particular en Aborígenes Australianos ha permitido definir el modelo *proto-sundadonto* (Scott & Turner, 1997), caracterizado por una gran variabilidad interregional (Hanihara & Hichida, 2005; Hanihara, 2008), tanto en población australo-melanesia actual como prehistórica en el sudeste asiático (Matsumura & Hudson, 2005). El poblamiento americano se caracteriza por la elevada incidencia de rasgos sinodontos (Scott & Turner, 2007), una morfología dental muy homogénea paralela a los marcadores del ADNmt y cromosoma Y (Scott, 2008). Las diferencias dentales observadas entre las poblaciones del norte y sur americano se interpretan como procesos microevolutivos de dispersión y aislamiento poblacional en el continente. Finalmente, entre los rasgos dentales distintivos de las poblaciones africanas se encuentra una frecuencia elevada de la cúspide 7 y el patrón Y-5 en el segundo molar inferior, asociada a la baja presencia de 4 cúspides en M<sub>1</sub> y M<sub>2</sub>, y 3 cúspides en M<sup>2</sup>, lo que indica una mínima simplificación del patrón arcaico en molares (Irish, 1997; Scott & Turner, 1997). Las diferencias observadas entre las poblaciones norteafricanas y las subsaharianas, en particular la baja frecuencia de rasgos característicos del complejo sinodonto en los grupos subsaharianos, pone de relieve la asociación de las poblaciones del Norte de África con las de Europa y la temprana divergencia de las poblaciones subsaharianas con respecto a las australomelanesias (Irish, 1997; Stringer et al., 1997), lo cual explica la similitud de algunos rasgos dentales discretos plesiomórficos de los subsaharianos con los de algunos homínidos del Plio-Pleistoceno (Irish, 1998; Irish & Guatelli-Steinberg, 2003).

### Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado con los proyectos CGL2004-00775, CGL2007-60802, 2005SGR-00955 y 2009SGR-0884.

### Bibliografía

- BAAB KL, FREIDLINE SE, WANG SL & HANSON T (2010) Relationship of cranial robusticity to cranial form, geography and climate in Homo sapiens. *Am J Phys Anthropol* **141**: 97-115.
- BAILEY SE (2000) Dental morphological affinities among late Pleistocene and recent humans. *Dent Anthropol* **14**: 1-8.
- BAILEY SE & WOOD BA (2007) Trends in postcanine occlusal morphology within the hominin clade: The case of Paranthropus. En: *Dental Perspectives on Human Evolution*. Eds. Bailey SE y Hublin J-J. Springer. pp. 33-52.
- BARNES DS (1969) Tooth morphology and other aspects of the Teso dentition. *Am J Phys Anthropol* **30**: 183-194.
- BERNAL V, PÉREZ SI, GONZÁEZ PN & FELIZOLA DINIZ-FILHO JA (2010) Ecological and evolutionary factors in dental morphological diversification among modern human populations from southern South America. *Proc R Soc B* **277**: 1107-1112.
- BETTI L, BALLOUX F, AMOS W & HANIHARTA T (2009) Distance from Africa, not climate, explains within-population phenotypic diversity in humans. *Proc R Soc B* **276**: 809-814.
- BERGQVIST LP (2003) The role of teeth in mammal history. *Braz J Oral Sci* **2**: 249-257.
- BERMÚDEZ de CASTRO JM, MARTÍNÓN-TORRES M, SARMIENTO S & LOZANO M (2003) Gran Dolina-TD6 versus Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of discontinuity in the European Pleistocene population? *J Archaeol Sci* **30**: 1421-1428.
- BRACE CL (1963) Structural reduction in evolution. *Amer Natur* **97**: 39-49.
- BRACE CL, ROSENBERG KR & HUNT KD (1987) Gradual change in human tooth size in the late Pleistocene and post-pleistocene. *Evolution* **41**: 705-720.

- BRACE CL, ROSENBERG KR & HUNT KD (1991) What big teeth you had grandma! Human tooth size, past and present. En: *Advances in Dent Anthropol*. Eds. Kelly MA y Larsen CS. Wiley-Liss, New York. pp. 33-57.
- BROWN P & MAEDA T (2009) Liang Bua Homo floresiensis mandibles and mandibular teeth: A contribution to the comparative morphology of a new hominin species. *J Hum Evol* **57**: 570-596.
- BUTLER PM (1978) Molar cusp nomenclature and homology. En: *Development, Function and Evolution of Teeth*. Eds. Butler PM, Joysey KA. Academic Press, London. pp: 439-453.
- BUTLER PM (1990) Early trends in the evolution of tribosphenic molars. *Biol Reviews* **65**: 529-552.
- BUTLER PM (2000) The evolution of tooth shape and tooth function in primates. In: Teaford MF, Smith MM, Ferguson MWJ, Ed. *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press. p. 201-11.
- CALGANO JM & GIBSON KR (1988) Human dental reduction: natural selection or the probable mutation effect. *Am J Phys Anthropol* **77**: 505-517.
- CLEMENTS WA (1970) Mesozoic mammalian evolution. *Annu Rev Ecol Syst* **1**: 357-390.
- COPE ED (1887) The origin of the fittest: essay on evolution. New York: D. Appleton & Co.
- CROMPTON AW (1971) The origin of the tribosphenic molar. *Zool J Linn Soc* **50**(Suppl 1): 65-87.
- DEAN C (1992) Jaws and teeth. En: *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. Eds. Jones S, Martin R, Pilbeam D. Cambridge University Press, Cambridge. pp: 56-59.
- DRENNAN MR (1929) The dentition of a Bushman tribe. *Ann S Afr Mus* **24**: 61-87.
- FERIGOLO J (1985) Evolutionary trends of the histological pattern in the teeth of Edentata (Xenarthra). *Arch Oral Biol* **30**: 71-82.
- FLEAGLE JG (1999) Primate adaptation and evolution. Academic Press. London.
- FRAYER DW (1977) Metric dental change in the European Upper Paleolithic and Mesolithic. *Am J Phys Anthropol* **95**: 109-120.
- FRANKLIN D, CARDINI A & OXNARD CE (2010) A geometric morphometric approach to the quantification of population variation in Sub-Saharan African crania. *Am J Hum Biol* **22**: 23-35.
- GARN SM, LEWIS AB & WALENGA A (1968) Evidence for a secular trend in tooth size over two generations. *J Dent Res* **47**: 503.
- GALBANY J, MARTÍNEZ LM, HIRALDO O, ESPURZ V, ESTEBARANZ F, SOUSA M, MARTÍNEZ LÓPEZ-AMOR H, MEDINA AM, FARRÉS M, BONIN A, BERNIS C, Turbón D & Pérez-Pérez A (2004) Teeth: Catálogo de los moldes de dientes de homínidos de la Universitat de Barcelona. U. de Barcelona.
- GALBANY J, MOYÀ-SOLÀ A & PÈREZ-PÈREZ A (2005) Dental microwear variability on buccal tooth enamel surfaces of extant Catarrhini and Miocene fossil *Dryopithecus laietanus* (Hominoidea). *Folia Primatologica* **76**: 325-341.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, RAMÍREZ ROZZI F, SARDI M, MARTÍNEZ-ABADÍAS N, HERNÁNDEZ M & PUCCIARELLI HM (2005) Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *Am J Phys Anthropol* **128**: 757-771.
- HANIHARA T (2008) Morphological variation of major human populations based on nonmetric dental traits. *Am J Phys Anthropol* **136**: 169-182.
- HANIHARA T & ISHIDA H (2005) Metric dental variation of major human populations. *Am J Phys Anthropol* **128**: 287-298.
- HARRIS EF & RATHBURN TA (1991) Ethnic differences in the apportionment of tooth sizes. En: *Advances in dental anthropology*. Eds. Kelly MA y Larsen CS. Wiley-Liss, New York. pp. 121-142.
- HERSHKOVITS P (1971) Basic crown tooth pattern and cusp homologies of mammalian teeth. In: Dahlberg AA (ED.) *Dental Morphology and evolution*. The University of Chicago Press. p. 95-148.
- HILLSON S (1996) Dental Anthropology. Cambridge University Press. Cambridge.
- HUNTER JP, JERNVALL J (1995) The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* **92**: 10718-10722.
- IRISH JD (1997) Characteristic high- and low frequency dental traits in Sub-Saharan African populations. *Am J Phys Anthropol* **102**: 455-467.
- IRISH JD (1998) Ancestral dental traits in recent sub-Saharan Africans and the origins of modern humans. *J Hum Evol* **34**: 81-98.
- IRISH JD & GUATELLI-STEINBERG D (2003) Ancient teeth and modern human origins: an expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *J Hum Evol* **45**: 113-144.
- JANIS CM (1993) Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annu Rev Ecol Syst* **24**: 467-500.
- JANIS CM (1997/98) Ungulate teeth, diets and climatic changes at the Eocene/Oligocene boundary. *Zoology* **100**: 203-20.
- KANAZAWA E, MATSUNO M, SEKIGUCHI H, SUZUKI T, SATAKE T, SASAKI K & IGARASHI Y (2000) Tooth size of people in Wabag, Papua New Guinea Highlanders and its comparison with pacific peoples. *Anthropol Sci* **108**: 169-181.
- KAY RF (1975) The functional adaptations of primate molar teeth. *Am J Phys Anthropol* **43**: 195-216.
- KAY RF (1977) The evolution of molar occlusion in the *Cercopithecidae* and early catarrhines. *Am J Phys Anthropol* **46**: 327-352.
- KAY RF (1985) Dental evidence for diet of *Australopithecus*. *Ann Rev Anthropol* **14**: 315-341.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z, CIFELLI RL, LUO Z-X (2004) Mammals from the age of dinosaurs. New York: Columbia University Press.

- KIESER JA (1990) Human adult odontometric: the study of variation in adult tooth size. Cambridge University Press. Cambridge.
- KIMBEL WH, RAK Y & JOHANSON DC (2004) The skull of Australopithecus afarensis. Oxford University Press, New York.
- KONDO S, TOWSEND GC & KANAZAWA E (2005) Size relationships among permanent mandibular molars in Aboriginal Australians and Papua New Guinea Highlanders *Am J Hum Biol* **17**: 622-633.
- LIEBERMAN DE, CARLO J, PONCE de LEÓN M & ZOLLIKOFER CPE (2007) A geometric morphometric analysis of heterochrony in the cranium of chimpanzees and bonobos. *J Hum Evol* **52**: 647-662.
- LUCAS PW (2004) Dental functional morphology: how teeth work. Cambridge University Press. New York.
- LUCAS PW (2006) Facial dwarfing and dental crowding in relation to diet. *Int Congr Ser* **1296**: 74-82.
- LUO Z-X (2007) Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* **450**: 1011-1019.
- LUO Z-X, CIFELLI RL, KIELAN-JAWOROWSKA Z (2001) Dual origin of tribosphenic mammals. *Nature* **409**: 53-7.
- LUO Z-X, KIELAN-JAWOROWSKA Z, CIFELLI RL (2002) In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Palaeontol Pol* **47**: 1-78.
- MANICA A, AMOS W, BALLOUX F & HANIHARA T (2007) The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. *Nature* **448**: 346-348.
- MARTINÓN-TORRES M, BERMÚDEZ de CASTRO JM, GÓMEZ-ROBLES A, MARGVELASHVILI A, PRADO L, LORDKIPANIDZE D & VEKUA A (2008) Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): morphological analysis and comparative study. *J Hum Evol* **55**: 249-273.
- MATSUNURA H & HUDSON MJ (2005) Dental perspectives on the population history of southeast Asia. *Am J Phys Anthropol* **127**: 182-209.
- 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. *J Hum Evol* **50**: 239-328.
- NADAL J (2001) Vertebrados. Ed. Omega - Universitat de Barcelona. Barcelona.
- OOSBORN HF (1907) Evolution of Mammalian Molar Teeth to and from the Triangular Type. New York: The MacMillan Company.
- PATTERSON B (1956) Early Cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth. *Fieldiana Geology* **6** **13**: 1-105.
- PERZIGIAN AJ (1984) Human odontometric variation: an evolutionary and taxonomic perspective. *Anthropologie* **22**: 193-198.
- PROTHERO DR (2007) Evolution. What the fossil say and why it matters. Columbia University Press. New York.
- ROSE KD (2006) The beginning of the age of mammals. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- SCOTT GR (2008) Dental morphology. En: *Biological Anthropology of the human skeleton*. Eds. Katzenberg MA y Saunders SR. John Wiley & Sons, NJ. pp. 265-298.
- SCOTT GR & TURNER CG (1988) Dental Anthropology. *Ann Rev Anthropol* **17**: 99-126.
- SCOTT GR & TURNER CG (1997) The anthropology of modern human teeth: dental morphology and its variation in recent human populations. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCOTT GR & TURNER CG (2007) The dentition of American Indians: evolutionary results and demographic implications following colonization from Siberia. En: *Handbook of Paleoanthropol*. Eds. Henke W, Tattersall I y Hardt T. Springer-Verlag, Berlin. pp. 1901-1941.
- SCHNUTENHAUS S & RÖSING FW (1998) World variation of tooth size. En: *Dental anthropology: fundamentals, limits, and prospects*. Eds. Alt KW, Rösing FW y Teschler-Nicola M. Springer, New York. pp. 521-535.
- SEIFFERT ER, PERRY JMG, SIMONS EL & BOYDER DM (2009) Convergent evolution of anthropoid-like adaptations in Eocene adapiform primates. *Nature* **461**: 1118-1122.
- SHEA BT (1992) Developmental perspective on size change and allometry in evolution. *Evol Anthropol* **1**: 125-134.
- SHEA BT & GÓMEZ AM (1988) Tooth scaling and evolutionary dwarfism: An investigation of allometry in human pygmies. *Am J Phys Anthropol* **77**: 117-132.
- STRINGER CB, HUMPHEY L & COMPTON T (1997) Cladistic analysis of dental traits in recent humans using a fossil outgroup. *J Hum Evol* **32**: 389-402.
- SUWA G, KONO RT, SIMPSON SW, ASFAW B, LOVEJOY CO & WHITE TD (2009) Paleobiological implications of the Ardipithecus ramidus dentition. *Science* **326**: 94-99.
- SWINDLER DR (2002) Primate dentition. An introduction to the teeth of nonhuman primates. Cambridge University Press. Cambridge. 296 pp.
- TEAFORD MF (2000) Primate dental functional morphology revisited. In: Teaford MF, Smith MM, Ferguson MWJ, Eds. *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press. p. 290-304
- TISHKOFF SA, REED FA, FRIENLAENDER FR, EHRET C, RANCIARO A, FROMENT A, HIRBO JB, AWOMOYI AA, BODO J-M, DOUMBO O, IBRAHIM M, JUMA AT, KOTZE MJ, LEMA G, MOORE JH, MORTENSEN H, NYAMBO TB, OMAR SA, POWELL K, PRETORIUS GS, SMITH MW, THERA MA, WAMBEBE C, WEBER JL & WILLIAMS SM (2009) The genetic structure and history of Africans and African Americans. *Science* **324**: 1035-1044.
- TURNER CG (1986) Dentochronological separation estimates for Pacific rim populations. *Science* **232**: 1140-1142.

- TURNER CG (1989) Teeth and Prehistory in Asia. *Sc Am* **260**: 88-96.
- TURNER CG (1990) The major features of Sundadonty and Sinodonty, including suggestions about East Asian microevolution, population history, and late Pleistocene relationships with Australian Aborigines. *Am J Phys Anthropol* **82**: 295-317.
- TURNER CG, NICHOL CR & SCOTT GR (1991) Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental Anthropology System. En: *Advances in dental anthropology*. Eds. Kelly MA y Larsen CS. Wiley-Liss, New York. pp: 13-31.
- TUTIN CEG (1999) Fragmented living: Behavioural ecology of primates in a forest fragment in the Lopé Reserve, Gabon. *Primates* **40**(1): 249-265.
- TUTIN CEG & FERNÁNDEZ M (1992) Insect-eating by sympatric lowland gorillas (*Gorilla g. gorilla*) and chimpanzees (*Pan t. troglodytes*) in the Lopé Reserve, Gabon. *Am J Primatol* **28**: 29-40.
- UNGAR PS (1998) Dental allometry, morphology, and wear as evidence for diet in fossil primates. *Evol Anthropol* **6**: 205-217.
- UNGAR PS (2004) Dental topography and diets of *Australopithecus* and early *Homo*. *J Hum Evol* **46**: 605-622.
- UNGAR PS & KAY RF (1995) The dietary adaptations of European Miocene catarrhines. *Proc Natl Acad Sci USA* **92**: 5479-5481.
- TYRELL A & CHAMBERLAIN A (1998) Non-metric trait evidence for modern human affinities and the distinctiveness of Neanderthals. *J Hum Evol* **34**:549-554.
- Von CRAMON-TAUBADEL N (2009) Revisiting the hominology hypothesis: the impact of phenotypic plasticity on the reconstruction of human population history from craniometric data. *J Hum Evol* **57**: 179-190.
- WALKER AC (1984) Mechanisms of honing in the male baboon canine. *Am J Phys Anthropol* **65**: 47-60.
- WARD CV, LEAKEY MG & WALKER A (2001) Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *J Hum Evol* **41**: 255-368.
- WARWICK JAMES W (1960) The jaws and teeth of primates. London: Pitman Medical Publishing Co.

### Abstract

The teeth of vertebrates, especially mammals, show a great diversity of forms as a result of ecological and dietary adaptations in relation to habitat preferences and ecological conditions. The dental anatomy is useful to define and characterize populations and species, and has been used extensively to define new taxa, and phylogenetic relationships among groups. Our research on the morphological evolution of the hominin dentition has highlighted the importance of the teeth in the characterization of the diet and the ecological adaptations of our ancestors. This study is the first in a series of three papers in which we consider the importance of the dental anatomical features in the interpretation of the evolution of our lineage. It describes the major evolutionary events that gave rise to the teeth and their diversification. In subsequent works we will analyze in greater detail the diversification of the teeth of mammals and primates.

*Key words*: teeth, anatomy, evolution, mammals, primates, hominins

**Origin and evolution of teeth: from the primitive chordates to modern humans**