

# Morfometría geométrica de la superficie oclusal de dientes de lirones (Gliridae, Rodentia, Mammalia): Estudio preliminar, problemas y posibles aplicaciones.

## *A preliminar geometric morphometric analysis of the occlusal surface of dormouse teeth (Gliridae, Rodentia, Mammalia): problems and possible applications.*

Israel García Paredes<sup>1</sup>

**Resumen:** Se presenta un trabajo preliminar para comprobar la aplicabilidad de la morfometría geométrica basada en la definición de landmarks para el estudio de la superficie oclusal de los dientes yugales de lirones o gliridos (Gliridae, Rodentia, Mammalia). Como ejemplo se analiza una muestra de M<sup>1</sup> y M<sup>2</sup> pertenecientes a la especie *Armantomys jasperi* DAAMS, 1990 en cuya superficie oclusal son definidos 22 landmarks. El diseño experimental realizado permite la identificación de landmarks y la comparación de los distintos especímenes mediante métodos de superposición. Un análisis de conglomerados jerárquicos muestra la adecuación del método planteado para agrupar M<sup>1</sup> y M<sup>2</sup>. Se ha realizado además un análisis discriminante para ver el porcentaje de acierto en la predicción de cada grupo de molares superiores.

Gracias a la exploración efectuada se ha identificado un ejemplar mal clasificado y, preliminarmente, la separación entre M<sup>1</sup> y M<sup>2</sup> es satisfactoria.

**Palabras clave:** Gliridae (Rodentia, Mammalia), Morfometría geométrica, Landmarks, Dientes yugales superiores, Superficie oclusal, Diseño experimental, Métodos de superposición, Análisis de conglomerados jerárquicos, Análisis discriminante.

**Abstract:** A preliminary work to test the landmark-based geometric morphometrics methods for the study of dental crown pattern of upper cheek teeth of glirids or dormouse (Gliridae, Rodentia, Mammalia) is presented. As an example, a sample of the fossil species *Armantomys jasperi* DAAMS, 1990 M<sup>1</sup> and M<sup>2</sup> has been studied. There are 22 landmarks defined in its occlusal surface. The experimental design that allows the landmarks identification and the comparison of diferents specimens by superimposition methods has been done. A cluster analysis test the capacity of the refered method to distinguish between M<sup>1</sup> and M<sup>2</sup>. A discriminant analysis give the percentage success in prediction in the two upper molars groups. This study allow a satisfactory separation of M<sup>1</sup> and M<sup>2</sup> and the identification of a mistake in one specimen.

**Key words:** Gliridae (Rodentia, Mammalia), Geometric morphometrics, Landmarks, Upper cheek teeth, Occlusal surface, Experimental design, Superimposition methods, Cluster analysis, Discriminant analysis.

## INTRODUCCIÓN

Este estudio se plantea para comprobar la aplicabilidad de la morfometría geométrica en el análisis de dientes de micromamíferos, en concreto, en dientes de lirones (Gliridae, Rodentia, Mammalia).

La familia Gliridae es un grupo monofilético (DAAMS & DE BRUIJN, 1995; DAAMS, 1999) pertene-

ciente al orden Rodentia. En la fauna actual está representada por ocho géneros y de cuarenta a cincuenta especies (según autores) que son el vestigio de una familia muy exitosa y diversa en tiempos pasados. DAAMS y DE BRUIJN (1995) reconocen cinco subfamilias con 38 géneros y 174 especies dentro de la familia Gliridae (el número de especies ha ido aumentando desde la publicación en 1995 de su cla-

<sup>1</sup> Departamento de Paleontología, Facultad CC. Geológicas, Instituto de Geología Económica, Universidad Complutense de Madrid / C.S.I.C., Ciudad Universitaria s/n, 28040 Madrid, España. e-mail: isgarpa@geo.ucm.es

sificación basada en la morfología dental). El rango geográfico de los representantes de la familia, tanto fósil como actual, está limitado a Europa, Asia y África. El registro más antiguo se da en el Eoceno inferior de Europa (*Eogiravus wildi* HARTENBERGER, 1971, Mas de Grimel, Francia, MP10) produciéndose desde entonces una continua diversificación que alcanza su máximo en el Mioceno inferior, momento en el que tiene lugar en Europa una masiva radiación adaptativa que convierte al grupo en el componente más numeroso y dominante en la mayor parte de las asociaciones de roedores. A partir del Mioceno medio comienza el declive de la familia, alcanzando en el Mioceno superior los valores mínimos que se han mantenido hasta la actualidad.

Los dientes yugales de los lirones presentan una corona generalmente poco elevada con un patrón característico de crestas transversales de esmalte en la superficie oclusal (dentición lofodonta), cuyo diseño y número es diagnóstico para la clasificación sistemática. Sin embargo, este patrón ofrece dificultades para aplicar las técnicas basadas en la morfometría geométrica. Por ello, el objetivo principal de este trabajo es verificar si el método permite agrupar  $M^1$  y  $M^2$  basándose en el diseño de la superficie oclusal, y analizar qué parte es más diagnóstica en la caracterización de cada molar. Para testar la capacidad del método se aplica este a una muestra ya estudiada de la que se conoce la asignación de cada ejemplar. Se va a poder contrastar y evaluar la bondad en la separación del material propuesto.

Este trabajo parte de unas preguntas de índole práctico: ¿es aplicable metodológicamente la morfometría geométrica para el estudio del material propuesto?, ¿puede obtenerse algún resultado válido y suficientemente significativo que justifique el uso de esta metodología?

## MORFOMETRÍA

La morfometría se puede definir como una descripción cuantitativa, análisis e interpretación de la forma y su variación en biología (ROHLF, 1990a). Se ocupa de los diferentes métodos de descripción y de análisis estadístico de la variación de la forma entre y dentro de muestras de organismos, así como del análisis de cambios en la forma como resultado del crecimiento, alteración experimental o evolución (ROHLF & MARCUS, 1993).

Por su parte, la morfometría geométrica es un campo relativamente nuevo dentro de la morfometría tradicional, surgiendo como una síntesis de la biología, la geometría y la estadística (ROHLF & MARCUS, 1993). En líneas generales, se trata de métodos de análisis que conservan la información completa sobre la ordenación espacial relativa de los datos tomados sobre la muestra original. Permiten además la visualización de forma gráfica de diferencias individuales o grupales así como las variaciones presentes en la muestra.

La morfometría geométrica se puede entender como un conjunto de aproximaciones para el análisis estadístico multivariante de datos tomados en coordenadas cartesianas. Estos datos están referidos a la localización de puntos singulares en la estructura biológica a estudiar, denominados "landmarks". El análisis de superposición busca la manera más parsimoniosa de sobreponer los landmarks homólogos de diferentes especímenes. Mediante un algoritmo se reduce la distancia entre cada par de landmarks homólogos minimizando la rotación, traslación y escalado (transformaciones geométricas rígidas en las que no hay cambio de forma), de lo que se obtiene un valor determinado para cada uno de estos componentes. La media de la longitud de los residuos de los vectores entre landmarks homólogos constituye una estimación de la "distancia morfológica" entre la muestra analizada y puede ser empleada para efectuar agrupaciones (RASSKIN-GUTMAN, 1995).

Hay dos algoritmos básicos empleados en las técnicas de superposición de landmarks que están incluidos en el programa RFTRA: "least-squares" o LS (Mínimos Cuadrados) y "resistant fit" o RF (Ajuste Resistente). El algoritmo que opera según el método Mínimos Cuadrados busca la distancia mínima de las diferencias en coordenadas de los landmarks. Se minimiza la suma de las distancias de los residuos de forma que las medidas entre landmarks son intermedias pues se eliminan los valores extremos (RASSKIN-GUTMAN, 1995). SIEGEL Y BENSON (1982) observan que el uso del algoritmo Mínimos Cuadrados para la óptima superposición de 2 especímenes generalmente origina una falta de ajuste en la mayoría de puntos (incluso si los especímenes comparados son idénticos excepto en pocos landmarks). Por ello proponen el método Ajuste Resistente que está basado en el análogo no paramétrico de la regresión LS, más resistente a los efectos de los desplazamientos en una minoría de landmarks (ROHLF,

1990b). El algoritmo que opera según el método Ajuste Resistente minimiza la suma de la distancia de residuos mediante la mediana por lo que permite ver zonas conservadas (que contengan al menos el 50% de landmarks) de las que presentan mayor variación (RASSKIN-GUTMAN, 1995).

De forma tradicional los dientes de roedores se estudian a partir de las variables métricas longitud y anchura de la superficie oclusal, así como el diseño de la misma. Como se ha comentado, estas características son diagnósticas a nivel taxonómico y también permiten diferenciar los  $M^1$  y  $M^2$ . En *Armantomys jasperi* la diferencia entre  $M^1$  y  $M^2$  queda recogida por la longitud y el ancho, así como por el cociente entre ambas medidas.  $M^1$  es mayor en longitud que  $M^2$  (DAAMS, 1990). Sin embargo esta diferenciación objetiva no siempre es posible en todas las especies, de hecho muchas veces depende del aspecto general del diente y de la experiencia del investigador, por lo que en muchos trabajos son tratados indistintamente ambos tipos de molares. El problema se acentúa cuando se estudia la variación del patrón dental, por lo que este trabajo se centra en ver la adecuación del método mediante la separación de  $M^1$  y  $M^2$  como ejemplo para testar la aplicabilidad de la morfometría geométrica en el estudio de dichos patrones dentales.

Hasta ahora, la variación del patrón de crestas transversales en la superficie oclusal de los dientes, normalmente se representa por conjuntos de morfotipos discretos y los taxones se comparan basándose en las frecuencias de morfotipos. En este punto se ha querido incluir un párrafo de la publicación realizada a partir de la tesis doctoral del Dr. REMMERT DAAMS (1981) para ilustrar uno de los problemas que se plantea en el estudio de dientes de micromamíferos y en concreto de lirones, mediante la aproximación biométrica o morfométrica clásica. En dicha publicación se presenta un estudio del patrón dental de varios géneros de lirones, grupo en el que el Dr. Remmert DAAMS era uno de los máximos especialistas y al que dedicó gran parte de su trabajo: “*The variation in the dental pattern of cheek teeth cannot be measured. In order to permit the variation of two or more associations to be compared, a number of morphotypes, standardized per genus, will be defined. The variation per assemblage is given by means of frequency distributions of the morphotypes. The method used has two disadvantages: the sequence of morphotypes per genus and per dental element does not fit to a linear*

*arrangement, which puts restrictions on the statistical analysis of the data. The allocation of individual teeth to a particular morphotype is subjective. The author's appreciation of one assemblage in standard-morphotype-terms showed deviations of up to 15%. Because of different evaluations of slight elevations of the dental surface of a molar one cannot always conclude with certainty whether a particular configuration is present or absent. The inaccuracy of the method has been taken into account in evaluating the similarity of the difference between assemblages”* (DAAMS, 1981).

Existen análisis desde la morfometría geométrica en otros grupos de roedores cuya morfología dental permite definir landmarks más claramente identificables, conjuntamente con landmarks de contorno, como en el caso de muridos (Muridae, Rodentia, Mammalia) (VAN DAM, 1996; AUFRAY *et al.*, 1996). Hasta el momento de realizar el presente trabajo no se conocen antecedentes de este tipo de análisis en el material propuesto. Después de haber obtenido los primeros resultados, se tuvo acceso al abstract de una ponencia en el *IVth International Conference on Dormice (Rodentia, Gliridae)*, 1999, Edirne, Turkey, por I. JA. PAVLINOV titulada “The use of geometric morphometric approach to the analysis of dental variation in Gliridae”, posteriormente se consiguió el artículo completo (PAVLINOV, 2001) comprobando que la metodología utilizada no coincide con la aquí propuesta.

Como se pondrá de manifiesto en el presente trabajo, la separación satisfactoria de ambos tipos de molares, así como el reconocimiento de un ejemplar mal clasificado, indican que la morfometría geométrica puede proporcionar algunas herramientas que nos permitan definir matemáticamente los diferentes morfotipos. Igualmente se podrá minimizar el componente subjetivo al asignar cada ejemplar a un morfotipo concreto. Una vez afinado suficientemente el método, puede ser de gran utilidad y complementariedad en los estudios de desarrollo y evolución de los dientes, así como para establecer relaciones filogenéticas entre las diferentes especies.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se ha empleado una muestra de 19 molares superiores de *Armantomys jasperi* DAAMS, 1990 que corresponden a toda la población de esta especie en el

yacimiento de Artesilla (Aragoniense inferior, Mioceno, Cuenca de Calatayud-Teruel). Los ejemplares provienen de las colecciones depositadas en el Museo Nacional de Ciencias Naturales, catalogados como ART230-ART248. Se ha seguido la nomenclatura de las partes del diente propuesta originalmente por DE BRUIJN (1967) y posteriormente modificada por DAAMS (1981), y como referente se ha utilizado la clasificación sistemática de la familia Gliridae utilizada por ambos autores (DAAMS & DE BRUIJN, 1995).

Los landmarks de la superficie oclusal se han obtenido utilizando dibujos de cada uno de los ejemplares con una lupa binocular Wild M8 provista de cámara clara. Un análisis previo de cada ejemplar permitió ver la variación de lofos y sus combinaciones de forma que el número de landmarks y su situación recogieran a grandes rasgos la variación que se da en la muestra estudiada.

A continuación veremos cuáles han sido los problemas encontrados en el diseño experimental, y posteriormente las soluciones propuestas para alguno de ellos.

Uno de los principales problemas ha sido la elección, definición y homología biológica de los landmarks dadas las características del material objeto de estudio. Uno de los aspectos más importantes en morfometría geométrica es utilizar landmarks homólogos que permiten una interpretación biológica más completa de los resultados (ROHLF & MARCUS, 1993). Cuando esto no es posible se utilizan pseudolandmarks o landmarks geométricos, aunque en el presente trabajo hablamos de landmarks con definición topográfica poco precisa, es decir, su definición y posición en la superficie de los lofos coincide en general en la muestra, pero no es tan precisa como si quedaran definidos por el contacto de dos o más estructuras o por puntos discretos claramente identificables.

La homología de los landmarks es un tema controvertido. MACLEOD (1999) señala que la distinción entre homología geométrica y biológica son generalmente confundidas en muchos estudios de morfometría basados en landmarks. Criterios como puntos extremos, máxima curvatura, e intersección de tejidos pueden ser usados para definir y reconocer landmarks. Sin embargo, según este autor estas convenciones geométricas tienen poco que hacer de cara a testar hipótesis relacionadas con cuestiones de homología biológica. En este trabajo los landmarks se utilizan a escala descriptiva, sus diferencias corresponden a diferencias en la forma.

Como ya se ha dicho anteriormente, en los lirones el patrón dental de la superficie oclusal está formado por crestas o lofos más o menos transversales, que originan muchas estructuras continuas en las que es dudosa la exacta homología o correspondencia de un landmark en diferentes dientes (salvo quizá los landmarks extremos). Esto conlleva cierta arbitrariedad en la elección de los landmarks al no quedar bien definidos “topográficamente”. Pero tampoco podrían considerarse como pseudolandmarks o landmarks geométricos pues no se han definido de forma totalmente arbitraria a partir de fórmulas geométricas, por lo que es mejor considerarlos como landmarks con “definición topográfica imprecisa”. En cualquier caso, el estudio previo de cada ejemplar permitió que la situación de los landmarks recogiera la variación presente en la muestra estudiada.

Este problema podría quedar resuelto realizando un análisis de contorno de los dientes, pero en lirones son precisamente las estructuras de la superficie oclusal del diente las que tienen un carácter más diagnóstico (especialmente en especies de tamaño similar que presentan dientes de dimensiones parecidas) y en las que muchas veces se basa la clasificación y sistemática del grupo. Por ello, se han centrado los esfuerzos en el análisis de la superficie oclusal y el diseño de lofos que presentan. Además, como veremos a continuación, al diferenciar tres partes diferentes (dominios) en cada diente y analizarlas por separado, no se ha considerado necesario incluir landmarks de contorno.

También en relación con la homología de los landmarks, el hecho de simplificar la superficie oclusal del diente a un plano en dos dimensiones puede generar una distorsión al perderse la información referente a la altura de cada punto. Para el análisis se han utilizado dibujos hechos con cámara clara, donde con una variación del ángulo del diente respecto al objetivo se genera una imagen diferente para el mismo elemento. Además, se puede introducir un sesgo debido al desigual estado de desgaste de cada diente que puede implicar una variación de la morfología (especialmente en los lofos). Sin embargo, como se verá más adelante, el método parece lo suficientemente potente como para que las imprecisiones comentadas no sean muy significativas en relación con los resultados. Es importante señalar que estas imprecisiones son constantes y el error es similar en todos los ejemplares analizados, por lo que no enmascaran los resultados del análisis.

Otro punto problemático en el diseño experimental es lo referente a la conectividad de las crestas o lofos en la superficie oclusal del diente. Cuando se definen los landmarks en lofos que se conectan, se genera una distribución poco homogénea de estos, dándose una concentración o incluso superposición de landmarks en estas zonas de conexión. Esto puede producir una distorsión y un sesgo en el análisis estadístico (RASSKIN-GUTMAN, com. pers.). El análisis de los patrones de conectividad de los lofos requiere otra metodología de estudio como la “teoría de grafos” (RASSKIN-GUTMAN & BUSCALIONI, 2001), que queda fuera de los objetivos y pretensiones de este trabajo preliminar.

Debido a los problemas con la superposición de lofos comentado en el párrafo anterior, se han defini-

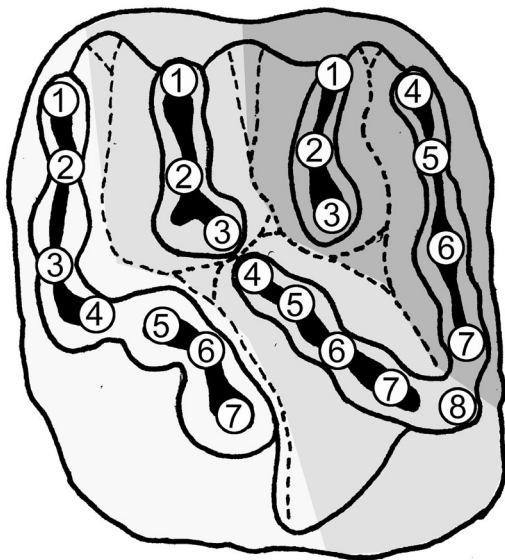


Figura 1.- Aspecto general de  $M^1$  de *Armantomys jasperi* (número de ejemplar.- ART230). Se muestran los dominios definidos así como cada uno de sus landmarks. De izquierda a derecha.- Dominio1 (Anterolof), Dominio2 (Rama anterior del Protolof-Protolof), Dominio3 (Metalof-Posterolof). La escala representa 1 mm.

Figure 1.- General look of *Armantomys jasperi*  $M^1$  (specimen number.- ART230). The different defined parts (domains) and its landmarks are shown. From left to the right.- Domain1 (Anteroloph), Domain2 (Anterior spur of Protoloph-Protoloph), Domain3 (Metaloph-Posteroloph). The scale is 1 mm.

do tres partes o dominios en cada diente (Dominio1: anterolof, Dominio2: rama anterior del protolof-protolof, Dominio3: metalof-posterolof) con 7 landmarks en el Dominio1 y Dominio3 y 8 landmarks en el Dominio2. De esta forma al analizar cada dominio por separado se simplifica la estructura y se obtiene una distribución más homogénea de los landmarks, evitando zonas en las que coincidirían o quedarían sobrepuestos. Por otro lado, la relación entre el número de la muestra y el número de coordenadas para cada dominio guardan una relación estadística significativa (BOOKSTEIN, 1990). Según este procedimiento, no ha sido necesario la definición de contornos o el uso de esqueletos para el análisis. Sin embargo, se pierde información en cuanto a la conectividad de los diferentes dominios, aspecto que en muchos casos es diagnóstico para la clasificación sistemática. Pero en este caso puede que no tenga tanto peso para distinguir  $M^1/M^2$  tal y como se podrá ver más adelante en los resultados. A continuación se muestran cada uno de los landmarks definidos (Fig. 1):

Dominio1(Dom1): 7 landmarks, ANTEROLOFO.

- 1: Extremo labial del anterolof
- 2: 1er estrechamiento del anterolof
- 3: 2º estrechamiento del anterolof
- 4: Parte superior al surco medio
- 5: Surco medio
- 6: Parte inferior al surco medio
- 7: Extremo lingual del anterolof

Dominio2 (Dom2): 8 landmarks, RAMA ANTERIOR PROTOLOFO - PROTOLOFO

- 1: Extremo labial de la rama anterior del protolof (paracono)
- 2: Inflexión o estrechamiento de la rama anterior del protolof
- 3: Extremo inferior de la rama anterior del protolof
- 4: Parte superior del protolof
- 5: Inflexión de la parte superior del protolof
- 6: Parte media del protolof
- 7: Inflexión de la parte media del protolof
- 8: Parte lingual del protolof (protocono)

Dominio3 (Dom3): 7 landmarks, METALOFO – POSTEROLOFO

- 1: Extremo labial del metalof (metacono)
- 2: 1er estrechamiento o inflexión del metalof
- 3: Parte inferior del metalof

- 4: Parte labial del posterolofa
- 5: Estrechamiento del posterolofa
- 6: Engrosamiento del posterolofa
- 7: Parte lingual del posterolofa

Una vez definidos los landmarks, se capturaron los dibujos de los dientes con cámara de vídeo, y sobre las imágenes se colocaron los landmarks utilizando el programa WinDIG 2.5 (LOVY, 1994-1996) para generar los archivos con las coordenadas de cada uno de ellos. El programa utilizado en el presente trabajo para efectuar los análisis ha sido RFTRA (Resistant Fit Theta Rho Analysis) (CHAPMAN, 1989) ya que es sencillo y contiene las opciones necesarias para la consecución de los objetivos planteados. Al procesar los datos, las opciones del programa nos permiten analizar gráficamente y de forma cualitativa la distribución y agrupación de los landmarks para cada dominio según los algoritmos RF y LS, viendo cuales son las zonas más variables o más conservadas en cada dominio y tener una idea gráfica de cual es la distribución de cada landmark en toda la muestra. Se genera además lo que se ha llamado espécimen consenso, que sería la configuración media de las coordenadas de los landmarks obtenida por cada uno de los algoritmos utilizados. A pesar de conocer previamente al análisis si un ejemplar es  $M^2$  o  $M^1$  no se ha señalado cada landmark con el tipo de diente, pues el objetivo es testar la capacidad del método para diferenciarlos, por lo que se aplica a una muestra ya estudiada para contrastar los resultados, pero que en cualquier análisis no tendría por qué conocerse.

A partir de un análisis de superposición de toda la muestra se genera una matriz con las distancias entre landmarks para cada dominio según los algoritmos LS y RF. A partir de esta matriz de distancias morfológicas se lleva a cabo un análisis de conglomerados jerárquicos mediante el algoritmo UPGM. Se obtiene un dendrograma que agrupa los diferentes especímenes según su similitud, haciéndolo por separado para cada uno de los dominios definidos en la superficie oclusal de los dientes.

Se ha realizado un análisis discriminante a partir de las coordenadas de los landmarks en cada dominio según los algoritmos LS y RF. Al partir de un material estudiado podemos ver el porcentaje de acierto en la predicción de cada grupo, así como la capacidad de discriminación de los landmarks propuestos, comprobando que estos representan la variación en el diseño que caracteriza los  $M^1$  y  $M^2$ .

## RESULTADOS.

A continuación se muestran las figuras con la representación gráfica de la distribución de los landmarks para cada dominio (Figs. 2a - 4b). Como se ha comentado anteriormente no han sido identificados los diferentes landmarks según el ejemplar al que pertenezcan. Junto a los landmarks se muestra el espécimen consenso obtenido a partir de la configuración media de las coordenadas. Un somero análisis cualitativo de la dispersión de los landmarks nos permite ver cuál es la parte más variable de la muestra estudiada en cada dominio y cómo es esa variación.

-Dominio1: 7 landmarks, ANTEROLOFO

Mínimos Cuadrados (LS): Los landmarks quedan muy agrupados y con poca dispersión. El landmark 1 presenta una variación horizontal respecto a la media. El landmark 2 y 3 (especialmente el 2) poseen más variación vertical como el landmark 7. El landmark 6 es el menos variable y el único en que parece estar muy bien distribuida la variación. (Fig. 2a).

Ajuste Resistente (RF): La parte superior es la más variable presentando bastante más dispersión en torno a cada landmark. Del landmark 3 al 7 aparecen claramente agrupados y de forma muy marcada, con una línea preferente de dispersión perpendicular y en sentido diagonal al lofo, a pesar de ello se origina más variación en la parte superior (labial) siendo la parte inferior (lingual) menos variable a lo largo de la muestra. En la zona labial parte de los landmarks están centrados, pero la dispersión respecto a la posición central presenta dos direcciones de variación muy marcadas en sentido diagonal respecto al lofo (Fig. 2b).

-Dominio2: 8 landmarks, RAMA ANTERIOR PROTOLOFO – PROTOLOFO

Mínimos Cuadrados (LS): Presenta una distribución con los landmarks centrados y por tanto menos dispersos respecto al punto medio. La mayor dispersión que se da en este dominio se puede apreciar en los landmarks centrales. Landmark 7 con muy poca dispersión, el resto con un componente diagonal más marcado que en RF (Fig. 3a).

Ajuste Resistente (RF): Presenta en general una dispersión similar a LS. Todos los landmarks están agrupados, con una línea diagonal de dispersión, que en general presenta forma de “doble hélice”. Los dos primeros landmarks son más variables pero no tanto

como en Dom1. Los landmarks 1 y 2 presentan alto grado de dispersión diagonal-horizontal de forma muy clara (Fig. 3b).

-Dominio3: 7 landmarks, METALOFO – POSTEROLOFO

Mínimos Cuadrados (LS): Los puntos se hayan mucho más centrados y con menor dispersión, especialmente los landmarks 1 y 7. Presentan en general una dispersión más homogénea (Fig. 4a).

Ajuste Resistente (RF): Se sigue marcando muy agrupada la dispersión de cada landmark, el 1 y 7 con

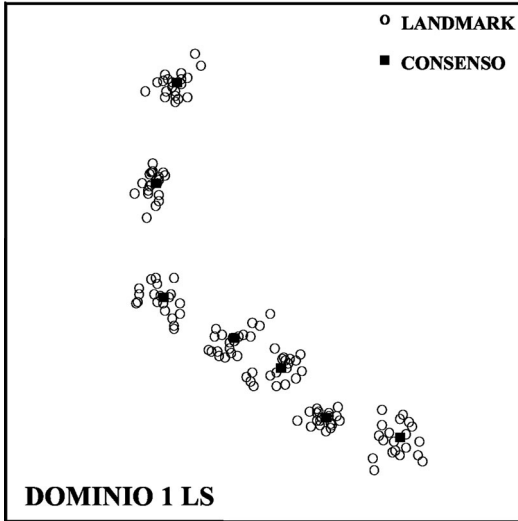


Figura 2a.- Distribución de los landmarks en Dominio1 según el método Mínimos Cuadrados (LS).  
 Figure 2a.- Landmarks distribution in Domain1 by the Least-Squares (LS) method.

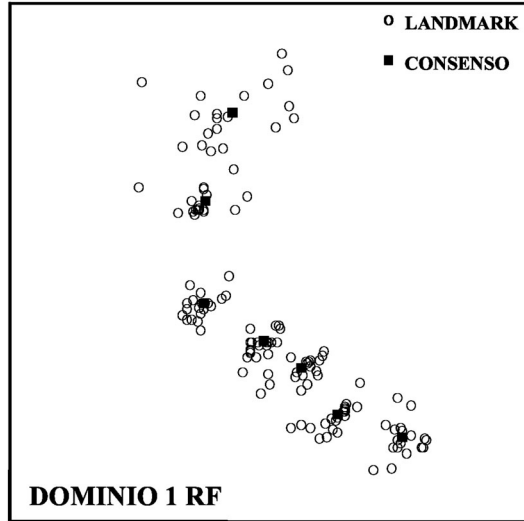


Figura 2b.- Distibución de los landmarks en Dominio1 según el método Ajuste Resistente (RF).  
 Figure 2b.- Landmarks distribution in Domain1 by the Resistant Fit (RF) method.

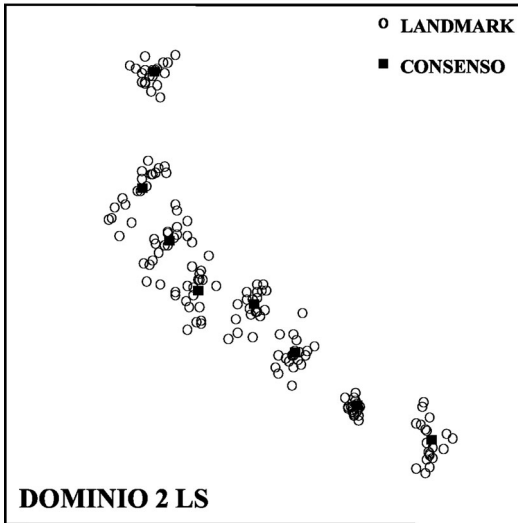


Figura 3a.- Distribución de los landmarks en Dominio2 según el método Mínimos Cuadrados (LS).  
 Figure 3a.- Landmarks distribution in Domain2 by the Least-Squares (LS) method

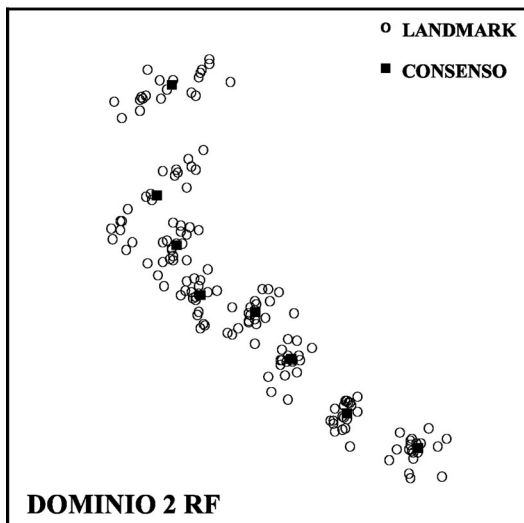


Figura 3b.- Distibución de los landmarks en Dominio2 según el método Ajuste Resistente (RF).  
 Figure 3b.- Landmarks distribution in Domain2 by the Resistant Fit (RF) method.

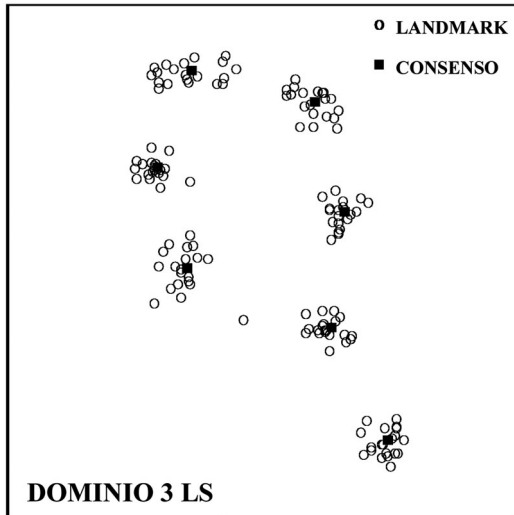


Figura 4a.- Distribución de los landmarks en Dominio3 según el método Mínimos Cuadrados (LS).

Figure 4a.- Landmarks distribution in Domain3 by the Least-Squares (LS) method.

mayor variabilidad lateral y desviación respecto al punto medio, el resto muy agrupados (Fig. 4b).

A continuación se muestran los dendrogramas para cada dominio realizados con los algoritmos LS y RF, a la izquierda tenemos las etiquetas que identifican cada ejemplar de la muestra. Los tres primeros números corresponden al número de inventario en la colección y el último al dominio en cada individuo (p. ej. 230-1, 230-2 y 230-3 se corresponden con los dominios 1, 2 y 3 del ejemplar ART 230), al lado se indica si es M<sup>1</sup> o M<sup>2</sup> (Figs. 5a, 5b, 6a, 6b, 7a y 7b).

El análisis discriminante realizado con las coordenadas transformadas por el programa RFTRA según los dos algoritmos RF y LS, muestra un porcentaje de acierto del 100% en la predicción del tipo de molar superior y una discriminación del 100% en los tres dominios definidos. Estos resultados complementan los obtenidos en el análisis de conglomerados jerárquicos.

## DISCUSIÓN

Respecto a los resultados gráficos de la dispersión de los landmarks así como al ligero análisis cualitativo realizado, se puede observar que en general es más variable el margen labial que el lingual en los diferentes dominios. Podemos decir que dentro de la superfi-

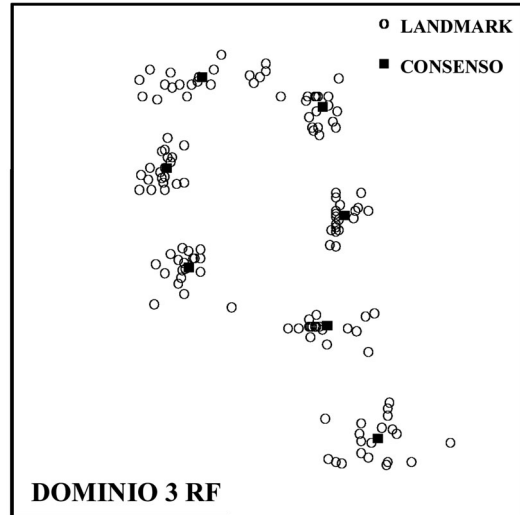


Figura 4b.- Distribución de los landmarks en Dominio3 según el método Ajuste Resistente (RF).

Figure 4b.- Landmarks distribution in Domain3 by the Resistant Fit (RF) method

cie oclusal del diente, la parte lingual es una zona más conservada en cuanto a su diseño dentro de la población de *A. jasperi* de Artesilla. Llegados a este punto, se podría discutir el posible significado de tal variación, así como si hay alguna explicación de corte biológico para la misma. Sin embargo en el presente trabajo se ha abordado esta parte desde un punto de vista descriptivo, destacando las posibilidades que ofrece para la comparación y estudio del desarrollo y evolución de los dientes, por lo que no se trata con detalle por quedar fuera de los objetivos planteados.

Los resultados obtenidos en forma de dendrogramas nos permiten ver cuál es la bondad de la separación en la agrupación jerárquica de conglomerados. En contra de lo esperado, se separan a grandes rasgos los M<sup>1</sup> de los M<sup>2</sup>, aunque con distinto grado de agrupación según el análisis de cada dominio. También son más o menos coincidentes las agrupaciones para LS y RF, presentando en este último mayores índices en las distancias de los residuos y discriminando mejor los distintos grupos consecuencia de los diferentes algoritmos que utiliza cada método como ya se ha comentado anteriormente. Quizá el caso más llamativo y que resultó sorprendente es en el análisis del Dom2, pues tanto en RF como en LS se agrupan claramente M<sup>1</sup> y M<sup>2</sup> en el primer nodo del dendrograma, sólo hay un ejemplar que se agrupa con los M<sup>1</sup> siendo en principio un M<sup>2</sup>. Un detalle que hay que señalar



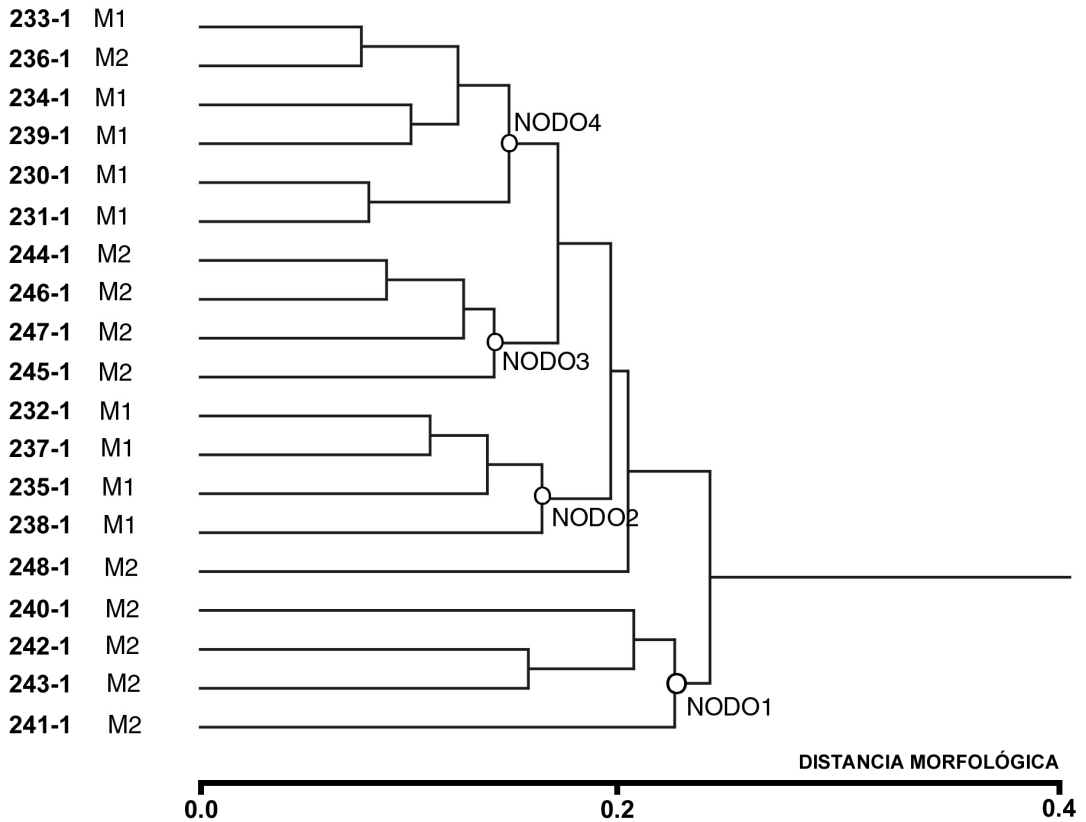


Figura 5a.- Dendrograma Dominio1 según el método Mínimos Cuadrados (LS).

Figure 5a.- Domain1 dendrogram by the Least-Squares (LS) method.

es que los especímenes que resultan discordantes en la agrupación son los mismos para los distintos análisis en los tres dominios, por eso veremos con más detalle cada uno de los dendrogramas así como los ejemplares discordantes en cada agrupación.

· Dominio1 (ANTEROLOFO): En el dendrograma realizado a partir de LS podemos distinguir cuatro nodos (Fig. 5a). El primer nodo separa un grupo de cuatro M<sup>2</sup> del resto. Esta agrupación es coherente pues se trata de algunos de los ejemplares con una morfología más complicada en el anterofo, al igual que el siguiente espécimen que se separa del resto y que no está incluido en este primer nodo (241, 243, 242, 240, 248). El siguiente grupo que se puede definir con el nodo 2 incluye cuatro M<sup>1</sup> (232, 237, 235, 238) que se separan de los dos siguientes grupos definidos por el nodo 3 y 4. El nodo 3 engloba cuatro M<sup>2</sup> (244, 246, 247, 245) y el nodo 4 agrupa al resto de M<sup>1</sup> (233, 234,

239, 230, 231) y un ejemplar discordante que en principio es un M<sup>2</sup> (236). En el dendrograma RF se pueden distinguir también cuatro grupos pero definidos por tres nodos (Fig. 5b). El nodo 1 nos separa el grupo de los M<sup>2</sup> con diseño más complicado al igual que antes (240, 244, 242, 243). El nodo 2 agrupa M<sup>2</sup> (246, 247, 248, 241) con dos ejemplares discordantes que son M<sup>1</sup> (233, 237). El nodo 3 incluye dos grupos con el resto de M<sup>1</sup> y dos especímenes discordantes que son M<sup>2</sup> (245, 236). Vemos que el ejemplar discordante en los dos análisis es el ejemplar 236 y en RF aparte de éste, también los ejemplares 233, 237, 245 son discordantes con la agrupación.

· Dominio2 (RAMA ANTERIOR DEL PROTOLOFO-PROTOLOFO): Como ya se ha comentado, estos son los resultados más sorprendentes por el grado de agrupación que presentan, especialmente en RF. En el dendrograma de LS podemos definir dos nodos (Fig. 6a),

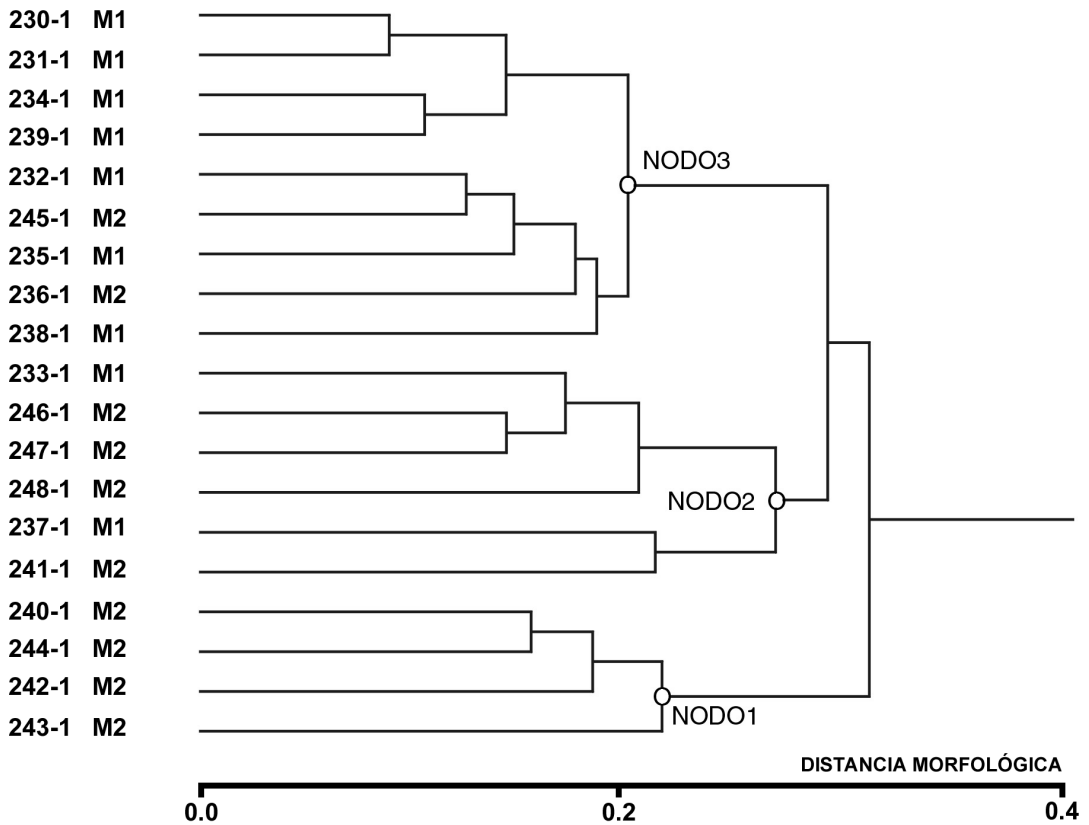


Figura 5b.- Dendrograma Dominio1 según el método Ajuste Resistente (RF).  
 Figure 5b.- Domain1 dendrogram by the Resistant Fit (RF) method.

el nodo 1 incluye dos M<sup>2</sup> (243, 245) que se separan pronto del resto del grupo formado por todos los M<sup>1</sup> y un elemento discordante que es M<sup>2</sup> (236). El nodo 2 agrupa el resto de M<sup>2</sup>. En el dendrograma RF la agrupación es determinante (Fig. 6b), el nodo 1 incluye todos M<sup>2</sup> y el nodo 2 los M<sup>1</sup> salvo el ejemplar discordante 236 que está identificado como M<sup>2</sup>.

· Dominio3 (METALOFO-POSTEROLOFO): En el dendrograma generado con LS podemos definir dos nodos con tres grupos (Fig. 7a). El ejemplar 240 (M<sup>2</sup>) se separa independientemente de los dos grandes nodos. El nodo 2 agrupa a los M<sup>2</sup>. El nodo 1 separa dos grupos, todos M<sup>1</sup> menos tres ejemplares discordantes con la agrupación. Dentro del nodo 1 hay dos grupos, el primero contiene cinco elementos, tres M<sup>1</sup> y dos M<sup>2</sup> (245, 243), el segundo grupo son todos M<sup>1</sup> menos el ejemplar 236 que aparece otra vez como

discordante. En RF nos encontramos dos nodos que separan dos grupos. El nodo 1 agrupa a los M<sup>2</sup> y el nodo 2 agrupa a los M<sup>1</sup> junto con los tres elementos que han resultado discordantes en el resto de análisis, 243, 245 y 236 (M<sup>2</sup>) (Fig. 7b).

Resumiendo los elementos discordantes en cada análisis tenemos:

- Dominio1 LS: 236 M<sup>2</sup>
- Dominio1 RF: 236 M<sup>2</sup>, 245 M<sup>2</sup>, 233 M<sup>1</sup> y 237 M<sup>1</sup>
- Dominio2 LS: 236M<sup>2</sup>, (243M<sup>2</sup> y 245M<sup>2</sup> agrupados aparte)
- Dominio2 RF: 236 M<sup>2</sup>
- Dominio3 LS: 236M<sup>2</sup>; 243M<sup>2</sup> y 245M<sup>2</sup>
- Dominio3 LS: 236M<sup>2</sup>; 243M<sup>2</sup> y 245M<sup>2</sup>

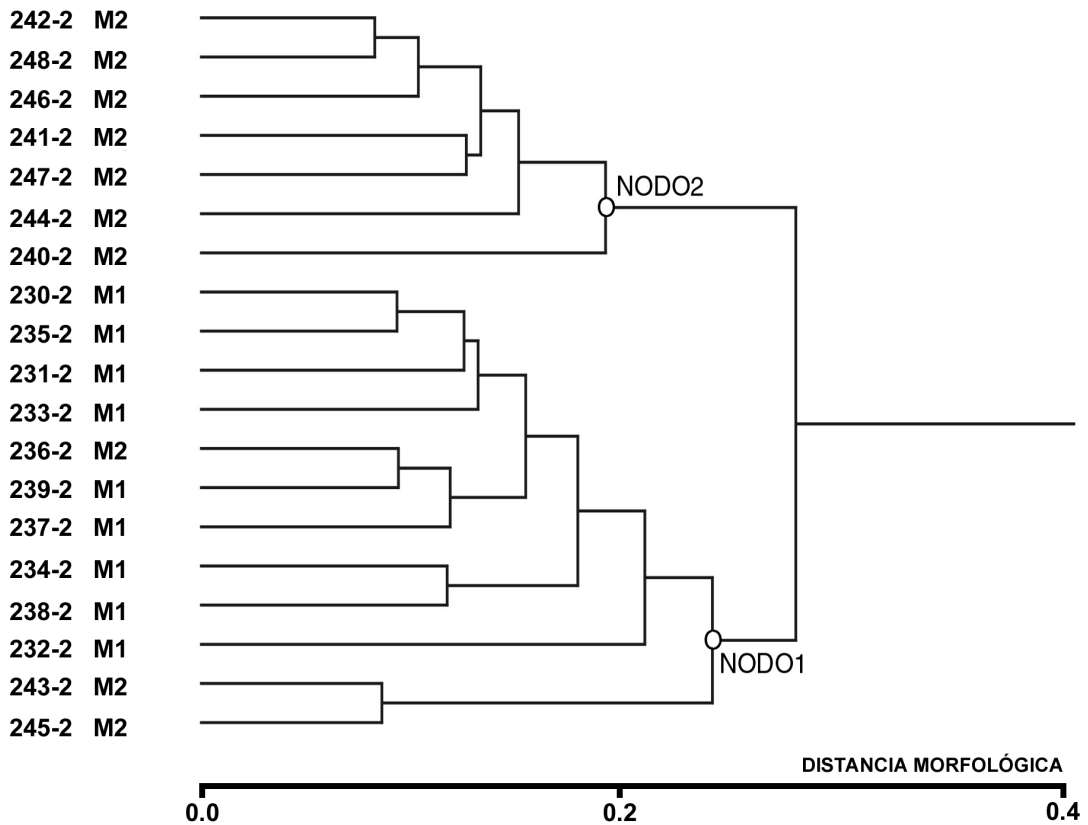


Figura 6a.- Dendrograma Dominio2 según el método Mínimos Cuadrados (LS).

Figure 6a.- Domain2 dendrogram by the Least-Squares (LS) method.

Como ya comentábamos, es interesante fijar nuestra atención en lo que hemos llamado especímenes discordantes con la agrupación. El más evidente y constante es el ejemplar 236 pues aparece discordante en los seis dendrogramas, de forma que se ha revisado el ejemplar original así como los datos métricos que de él se disponen. Al analizar de nuevo la morfología en el ejemplar real (no en las imágenes) se ve que el patrón se asemeja más a un  $M^1$  que a un  $M^2$  lo que supone la primera sospecha sobre la correcta identificación de este elemento como  $M^2$ . Las dimensiones de los dientes de micromamíferos, junto con la morfología de la superficie oclusal, son los caracteres más diagnósticos para la determinación del tipo de diente y la especie a la que pertenece. En especies de similar tamaño es más diagnóstico el diseño de la superficie oclusal, por lo que el presente trabajo está referido a su análisis. Como ya se ha comentado, en

*Armatomys jasperi* el  $M^1$  es mayor en longitud que  $M^2$  (DAAMS, 1900). Al comprobar tales medidas lo primero que observamos en el ejemplar 236 es que es el  $M^2$  más grande para *Armatomys jasperi*, estando en el rango de tamaño de los  $M^1$ . Al presentar una morfología y tamaño más típico de  $M^1$  que de  $M^2$ , se concluye que la determinación previa no es correcta. Otros dos elementos que han resultado discordantes son 243 $M^2$  y 245 $M^2$ , especialmente en los dos análisis del Dominio3. Al analizar más detenidamente ambos ejemplares vemos que presentan una morfología a medio camino entre  $M^1$  y  $M^2$  pero con un tamaño dentro del rango de  $M^2$ . Es en el metalofo y en el posterolofo (Dom3) donde la morfología es más parecida a  $M^1$  pues son mucho más rectos y con menor inclinación hacia la parte posterior que en los  $M^2$  típicos tal como nos ha indicado el dendrograma. También resulta interesante fijarnos en los elementos

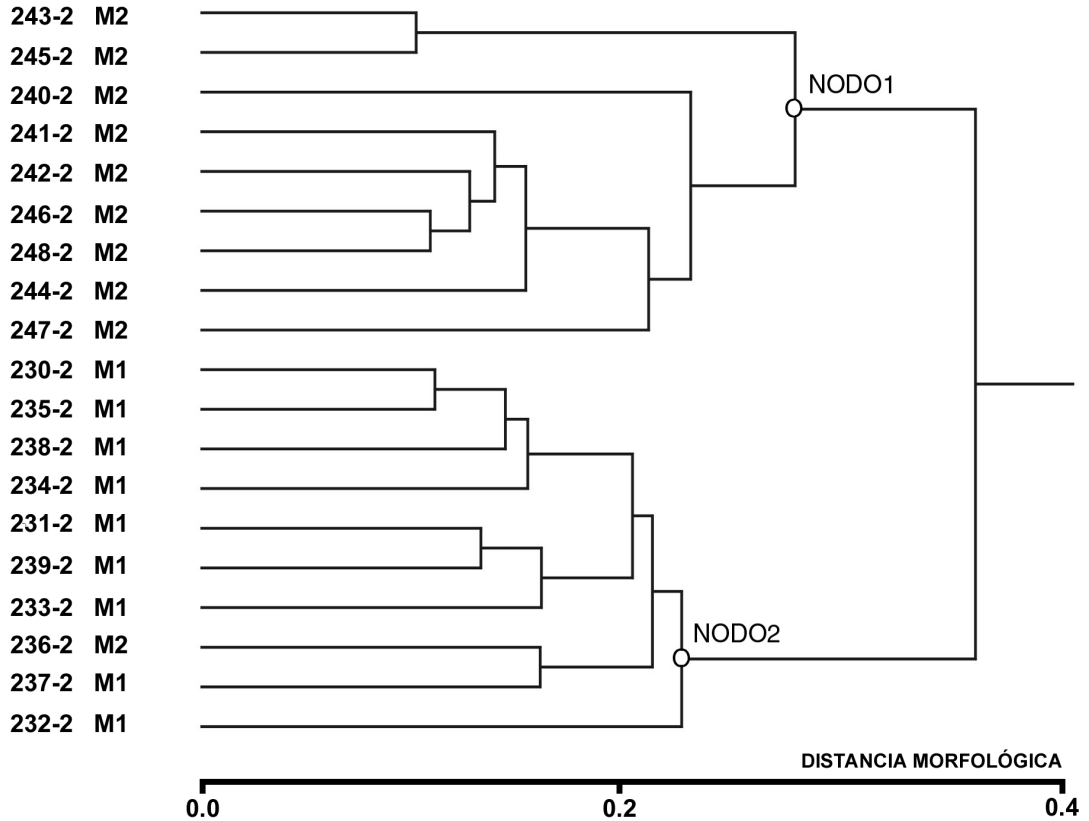


Figura 6b.- Dendrograma Domínio2 según el método Ajuste Resistente (RF).  
 Figure 6b.- Domain2 dendrogram by the Resistant Fit (RF) method.

237 M<sup>1</sup> y 233 M<sup>1</sup> que sólo resultan discordantes en Dom1 RF. Al analizar ambos ejemplares vemos que presentan una particularidad, pues tienen la relación longitud/anchura más baja y más alta respectivamente para los M<sup>1</sup> de *Armantomys jasperi* presentes en el yacimiento de Artesilla.

Como vemos, preliminarmente se obtiene una separación satisfactoria entre M<sup>1</sup> y M<sup>2</sup>. Se ha obtenido además una indicación de los ejemplares que pueden considerarse críticos y analizarlos individualmente para buscar alguna característica o particularidad que hace que sean discordantes en la agrupación. El resultado individual más claro es referente al ejemplar 236(M<sup>2</sup>?), pues nos indica un error en su determinación, siendo realmente un M<sup>1</sup>.

## CONCLUSIONES

A pesar de ser un trabajo preliminar y de las imprecisiones generadas por las características del material estudiado, los resultados han sido satisfactorios. El análisis desde la morfometría geométrica ha diferenciado los dos tipos de molares, señalando además los ejemplares que podemos considerar críticos. Es interesante fijar nuestra atención sobre estos ejemplares críticos para una revisión o estudio más detallado en busca de características particulares que los diferencian del resto. Quizá la principal conclusión es la viabilidad del método para su aplicación en el material propuesto, contestando positivamente a las preguntas de partida.

El método parece lo suficientemente potente como para que las imprecisiones comentadas no sean muy

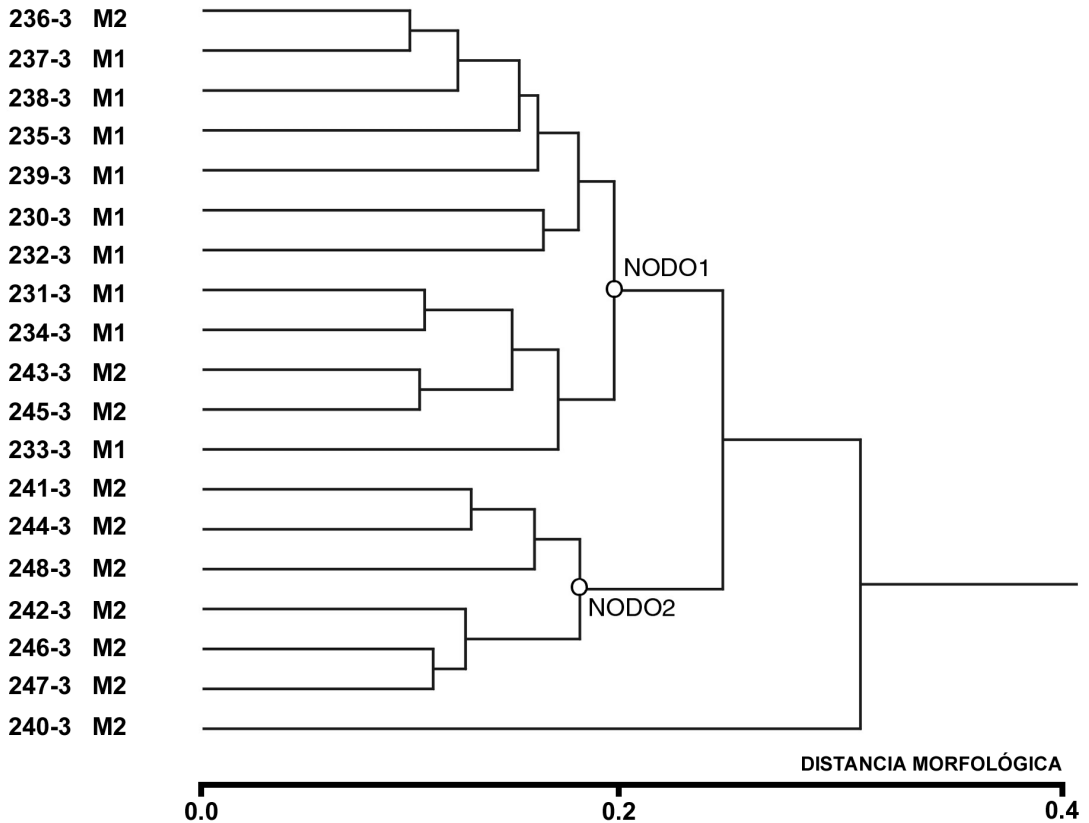


Figura 7a.- Dendrograma Dominió3 según el método Mínimos Cuadrados (LS).

Figure 7a.- Domain3 dendrogram by the Least-Squares (LS) method.

significativas en relación con los resultados. Es importante señalar que estas imprecisiones son constantes y el error es similar en todos los ejemplares analizados, por lo que no enmascaran los resultados del análisis.

Sin embargo hay que decir que la aplicación del método no ha sido inmediata, y que hay que hacer un diseño experimental cuidadoso que recoja las limitaciones de la aplicación a cada caso particular a estudiar con el fin de minimizar las imprecisiones y los posibles sesgos estadísticos. Este diseño además está basado en un análisis previo del material en su conjunto y de la variación que presenta, de forma que quede reflejada con la definición de los landmarks propuestos en el diseño experimental. En este caso, la elección de tres dominios en la superficie oclusal simplifica la morfología a estudiar, homogeneiza la distribución de los landmarks y evita parte de los pro-

blemas de conectividad. Ha permitido ver qué parte es más diagnóstica para discriminar  $M^1/M^2$ , cuál es la más variable en cada ejemplar y en qué forma se produce esa variación.

Como ya se ha comentado, la separación satisfactoria de ambos tipos de molares así como el reconocimiento de un ejemplar mal clasificado indican que la morfometría geométrica es una herramienta útil y representa una aproximación diferente en el material propuesto que nos permite definir matemáticamente los diferentes morfotipos, así como minimizar el componente subjetivo al asignar cada ejemplar a un morfotipo. Una vez afinado suficientemente el método, puede ofrecer muchas posibilidades para explorar en futuros estudios de desarrollo y evolución de los dientes, así como para caracterización y establecimiento de relaciones filogenéticas entre especies.

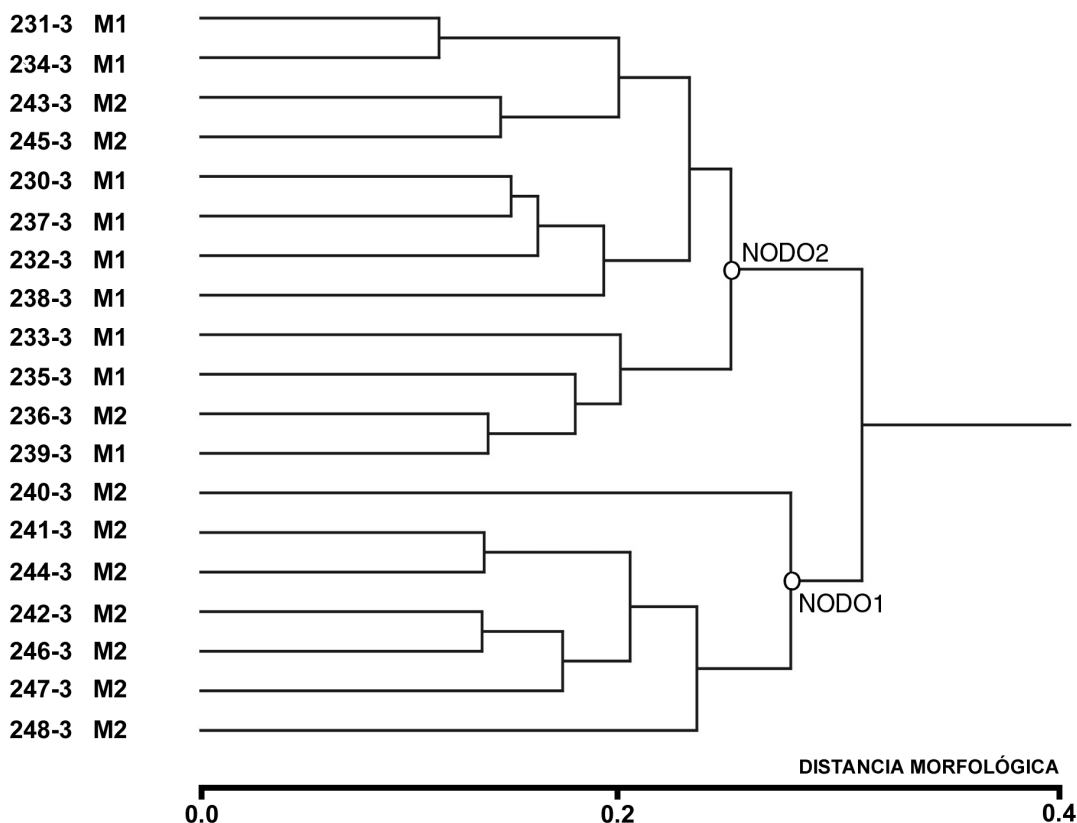


Figura 7b.- Dendrograma Dominio3 según el método Ajuste Resistente (RF).

Figure 7b.- Domain3 dendrogram by the Resistant Fit (RF) method.

### AGRADECIMIENTOS

Gracias al Dr. DIEGO RASSKIN-GUTMAN por sus enseñanzas en el campo de la morfometría geométrica. A los Dres. PABLO PELÁEZ-CAMPOMANES, ÁNGELA D. BUSCALIONI y JAN VAN DAM por sus sugerencias y comentarios. A la Dra. NIEVES LÓPEZ-MARTÍNEZ por la lectura crítica de un manuscrito previo. Agradecer también a los Dres. MANUEL HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ y PABLO PELÁEZ-CAMPOMANES el apoyo técnico. El autor disfruta de una beca del MCYT adscrita al proyecto de investigación de la DGESEIC número PB98-0691-C03-02.

### BIBLIOGRAFÍA

- AUFFRAY, J.-C., ALIBERT, P., RENAUD, S., ORTH, A. & BONHOMME, F. 1996. Fluctuating asymmetry in *Mus musculus* subspecific hybridization. Tradicional and procrustes comparative approach. In: *Advances in Morphometrics*. MARCUS, L.F., CORTI, M., LOY, A., NAYLOR, G. & SLICE, D.E. Eds. págs. 275-283. Plenum Press, New York.
- BOOKSTEIN, F. L. 1990. Introduction to methods for landmark data. In: *Proceedings of the Michigan morphometric workshop*. ROHLF, F.J. & BOOKSTEIN, F.L. Eds. Special Publication, 2. Págs. 227-236. The University of Michigan Museum of Zoology, Michigan.
- DE BRUIJN, H. 1967. Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (provincia de Zaragoza, España) y su relación con la bioestratigrafía del área. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 78: 187-365.
- CHAPMAN, R.E. 1989. RFTRA: Resistant Fit Theta Rho Analysis. The Smithsonian Institution, New York.
- DAAMS, R. 1981. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys*. *Utrecht Micropaleontological Bulletin. Special Publication*, 3: 1-115.
- DAAMS, R. 1990. Hypsodont Myomiminae (Gliridae, Rodentia) from the Miocene and Oligocene-Miocene boundary interval in Spain. *Scripta Geologica*, 95: 1-63.
- DAAMS, R. 1999. Family Gliridae. In: *The Miocene Land Mammals of Europe*. ROSSNER, G.E. & HEISSIG, K. Eds. págs. 301-318. Pfeil, Munchen.

- DAAMS, R. & DE BRUIJN, H. 1995. A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. *Hystrix* (n.s.), **6** (1-2): 3-50.
- VAN DAM, J. 1996. Stephanodonty in fossil murids: a landmark-based morphometric approach. In: *Advances in Morphometrics*. MARCUS, L.F., CORTI, M., LOY, A., NAYLOR, G. & SLICE, D.E. Eds. págs. 449-461. Plenum Press, New York.
- LOVY, D. 1994-1996. WinDIG 2.5 Data Digitizer. Department of Physical Chemistry, University of Geneva, Geneva.
- MACLEOD, N. 1999. Generalizing and extending the eigenshape method of shape space visualization and analysis. *Paleobiology*, **25**(1): 107-138
- PAVLINOV, I. JA. 2001. Geometric morphometrics of glirid dental crown patterns. *Trakya University Journal of Scientific Research. Series B*, **2**(2): 151-157.
- RASSKIN-GUTMAN, D. 1995. *Modelos geométricos y topológicos en morfología: Exploración de los límites del morfoespacio afín. Aplicaciones en Paleobiología*. Tesis doctoral. 226 pp. Universidad Autónoma de Madrid.
- RASSKIN-GUTMAN, D. & BUSCALIONI, A.D. 2001. Theoretical morphology of the Archosaur (Reptilia, Diapsida) pelvic girdle. *Paleobiology*, **27** (1): 59-78.
- ROHLF, F.J. 1990a. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**: 299-316.
- ROHLF, F.J. 1990b. Rotational fit (procrustes) methods. In: *Proceedings of the Michigan morphometric workshop*. ROHLF, F.J. & BOOKSTEIN, F.L. Eds. Special Publication, **2**. Págs. 227-236. The University of Michigan Museum of Zoology, Michigan.
- ROHLF, F.J. & MARCUS, L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends on Ecology and Evolution*, **8**: 129-132.
- SIEGEL, A.F. & BENSON, R.H. 1982. A robust comparison of biological shapes. *Biometrics*, **38**: 341-350.

