

Determinantes de la variabilidad de los dientes en homínidos

Determinants of the dental variability in hominids

José María BERMÚDEZ DE CASTRO¹

RESUMEN

Las actuales investigaciones en biología del desarrollo permiten avanzar en la *discusión y contrastación de las diferentes teorías propuestas para explicar la variabilidad cuantitativa y cualitativa de los dientes en homínidos*. Así, se puede proponer un modelo sintético en el que se consideran tres niveles de determinación de la morfología y dimensiones de los dientes, caracterizados por diferentes factores genéticos, epigenéticos y de stress ambiental. Este modelo contempla los elementos necesarios para explicar todas las modificaciones de tamaño y forma de los dientes observadas durante la evolución de los homínidos.

ABSTRACT

The current researches on evolutionary developmental biology allow to test the different theories proposed to explain the quantitative and qualitative hominid dental variability. Thus, it is possible to suggest a synthetical approach in which three levels of the dental size and shape determination, characterized by different genetic, epigenetic and environmental stress factors, are considered. This approach includes the necessary elements to explain all the dental size and shape changes observed during hominid evolution.

Palabras clave: Homínidos. Variabilidad dental. Desarrollo. Evolución.

Key words: Hominids. Dental variability. Development. Evolution.

¹ Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid.

INTRODUCCIÓN

La variabilidad cualitativa y cuantitativa de los dientes, y en general la de cualquier estructura orgánica, se obtiene a partir de la observación y medición del producto final o expresión fenotípica final de dichas estructuras. Sin embargo, nos alejamos de la mera contemplación estática de la variabilidad de caracteres individuales o grupos de caracteres, para reconocer que la expresión fenotípica final de unos y otros es el producto de la interacción de numerosos factores genéticos, epigenéticos y ambientales, cuyo conocimiento es imprescindible para evaluar críticamente y ponderar la importancia relativa de los rasgos analizados (para una revisión reciente ver HALL, 1992). Aún es mayor el interés de esta perspectiva cuando estudiamos el cambio en el tiempo de la variabilidad estática, y conseguimos establecer los lazos entre la dinámica de la variabilidad a través del desarrollo y la dinámica de la variabilidad a través de la evolución orgánica (GOULD, 1977; ALBERCH *et al.*, 1979).

El interés por explicar la variabilidad de los rasgos dentales mediante el conocimiento previo del crecimiento y desarrollo de los dientes tiene su origen en la formulación de la teoría de los campos morfogenéticos (HUXLEY & DE BEER, 1934). Siguiendo los presupuestos teóricos de esta teoría, BUTLER (1939) sugirió la existencia en los maxilares de sustancias morfogenéticas específicas (morfógenos), que controlan el desarrollo de los gérmenes dentarios. Según BUTLER (*o.c.*), tres tipos diferentes de morfógenos serían responsables de la formación de incisivos, caninos y molares, de acuerdo con la posición de los gérmenes dentarios dentro de los campos morfogenéticos, que estarían definidos por la presencia de dichos morfógenos a lo largo del eje mesiodistal de las arcadas dentales. La concentración de estas sustancias en los maxilares tendría una gran importancia para determinar la expresión fenotípica final de los caracteres de los dientes. Una mayor concentración de las sustancias morfogenéticas en la zona central de los campos morfogenéticos estaría en relación con una mayor estabilidad métrica y morfológica de las piezas dentarias, e.g. el primer molar (M1). Por el contrario, la disminución progresiva en dicha concentración hacia la periferia del campo morfogenético sería responsable de una mayor variabilidad en la forma y tamaño de las últimas piezas dentarias formadas en cada uno de los grupos, e.g. el tercer molar (M3). BUTLER (*o.c.*) destacó la importancia de la posición de un germen dentario a lo largo del eje mesiodistal de un campo embrionario, para explicar la disimilitud de forma entre premolares y molares que se localizan a la misma distancia del centro del campo en el que se ubican.

La aplicación de esta teoría al caso particular de la población humana moderna se debe a DAHLBERG (1945). Este autor describió los campos

morfogenéticos dentales como esferas de influencia controladas no por tres, sino por cuatro sustancias morfogenéticas responsables de la formación diferencial de incisivos, caninos, premolares y molares. DAHLBERG (*o.c.*) postuló la existencia en cada campo de un «diente clave» caracterizado por una mayor estabilidad métrica y morfológica. Los cuatro dientes clave serían el incisivo central (I1) superior, el incisivo lateral (I2) inferior, el canino (C) superior e inferior, el primer premolar (P1) superior e inferior y el M1 superior e inferior. Estas piezas, según DAHLBERG, son muy conservadoras en el sentido de que retienen la condición «ancestral» (plesiomorfa) de la clase dental correspondiente.

La teoría de los campos morfogenéticos aplicada al aparato dental se ha mantenido vigente durante más de 50 años, aunque ha sido objeto de algunas críticas (BIGGERSTAFF, 1970; KIESER, 1986). Solamente se ha propuesto una teoría alternativa global para explicar la variabilidad de los dientes en el marco de la biología del desarrollo. En una serie de trabajos publicados en los años setenta, J.W. OSBORN (e.g. 1973, 1978) rechazó el control externo de la morfogénesis dental mediante sustancias específicas, y propuso la denominada teoría clonal, en la que la disimilitud de las células mesenquimatosas subyacentes a la lámina dental daría origen a la formación de dientes de formas diferentes (heterodontia). OSBORN (1978) reconoció tres clones distintos correspondientes a incisivos, caninos y molares. Según progresa el crecimiento de los clones celulares se produce la formación de yemas dentales, que teóricamente darían lugar a dientes idénticos. Sin embargo, el «envejecimiento» de las células mesenquimatosas y de las células de la lámina dental (que sufren un proceso de inducción) es responsable de una pérdida del potencial morfogenético, y de la mayor variabilidad característica de las últimas piezas dentarias formadas.

Las teorías precedentes se construyeron fundamentalmente sobre la base de la observación de la variabilidad de las especies de mamíferos fósiles y actuales. El registro fósil de homínidos (objeto de nuestras investigaciones) permite obtener argumentos para avanzar en la interpretación de la variabilidad de la forma y tamaño de los dientes. En este trabajo presentamos dichos argumentos, e intentamos engarzar en un modelo teórico aquellos aspectos conciliables entre sí y con la evidencia ofrecida tanto por el registro fósil de homínidos como por las poblaciones humanas recientes.

DETERMINANTES PRIMARIOS DEL TAMAÑO Y FORMA DE LOS DIENTES

Los odontoblastos, que sintetizan y depositan dentina, se diferencian de células que proceden de la cresta neural del embrión. Una población de tales

células —las células preodontogénicas— migra como células mesenquimatosas hacia la cavidad oral en desarrollo y se sitúa en las proximidades del epitelio bucal, cuyas células darán lugar a los ameloblastos (que sintetizan y depositan esmalte). En ese momento se desencadena una cascada epigenética consistente en una serie de inducciones recíprocas entre las células mesenquimatosas y las células del epitelio bucal. Esta interacción entre las dos poblaciones celulares conducirá finalmente a la deposición de esmalte y dentina y a la formación de las piezas dentarias (para una descripción detallada de estos procesos ver LUMDSEN, 1987, 1988).

El número de células mesenquimatosas y epiteliales de cada una de las condensaciones celulares que inician la citada cascada epigenética, así como la tasa de división celular serán los primeros determinantes del tamaño general de las piezas dentarias (HALL, 1982, 1984, 1992, JOHNSON, 1986). Puesto que la diferenciación celular no comienza hasta que las condensaciones han alcanzado un cierto tamaño crítico (COTTRILL *et al.*, 1987; HURLE *et al.*, 1989), es obvio que la variabilidad individual para ese tamaño crítico determinará la variabilidad individual de tamaño de las piezas dentarias. Es un hecho bien conocido que si por alguna causa las condensaciones celulares que forman elementos esqueléticos se reducen por debajo de una cierta masa crítica, dichos elementos dejarán de formarse o serán de un tamaño muy inferior al normal (GRÜNEBERG, 1963; HINCHLIFFE & JOHNSON, 1983; TOWNSEND, 1983; JOHNSON, 1986; HALL, 1992). Sin embargo, los factores que determinan la tasa de proliferación de las células mesenquimatosas y epiteliales que originan los ameloblastos y odontoblastos no se conocen por el momento (HALL, 1992).

Por otro lado, la existencia de sustancias morfogenéticas que informan a las células de su posición en el embrión para que tenga lugar su diferenciación de una manera determinada ha sido insistentemente sugerida desde principios de siglo (BOVERI, 1901; en GILBERT, 1988; CHILD, 1941; WOLPERT, 1971). Se trataría de sustancias solubles que se difunden desde una «fuente» formando un gradiente de concentración, y produciendo efectos diferenciales en función de esa concentración. WOLPERT (1971) señaló que los efectos diferenciales producidos por las sustancias morfogenéticas serían consecuencia de concentraciones umbral de dichas sustancias. Una proposición similar ha sido sugerida por NIJHOUT (1981) mediante un sencillo modelo geométrico, que explicaría el diseño de coloración de las alas de la mariposa *Morpho peleides*. En ciertos experimentos realizados con embriones de pollo (TICKLE *et al.*, 1982; TICKLE *et al.*, 1985; MADEN & SUMMERBELL, 1986) se consiguió imitar la diferenciación antero-posterior de las extremidades anteriores de dichos embriones empleando una sustancia, el ácido trans retinoico, que actuaría de este modo

como una sustancia morfogenética. Un año más tarde, THALLER & EICHELE (1987) confirmaron que el ácido retinoico es la sustancia que produce la diferenciación morfogenética de los elementos óseos distales de las extremidades del embrión de pollo según determinadas concentraciones umbral.

Estas investigaciones permiten mantener vigente la proposición original de BUTLER (*o.c.*) y sugerir la existencia de una o más sustancias morfogenéticas responsables de la diferenciación de distintas clases de dientes (heterodontia). Si esta hipótesis es correcta, el morfógeno que determina la forma de los caninos ejerce una influencia notable y evidente sobre las piezas adyacentes, el incisivo lateral y el primer premolar, que en homínidos tienden a adoptar un aspecto caniniforme. Además, la ausencia de diastemas conspicuos en homínidos favorecería este fenómeno. Es decir, en el caso de existir más de una sustancia morfogenética, la interacción de estas sustancias puede conducir a la determinación de piezas de forma no claramente definida en uno u otro sentido. Sin embargo, no consideramos necesario recurrir al concepto de niveles o grados de concentración de los morfógenos para explicar -como hacen BUTLER & DAHLBERG- la mayor variabilidad de las piezas más distales de cada serie (e.g. el tercer molar). Este aspecto y las críticas a la teoría de campos morfogenéticos surgidas por la existencia de variaciones discordantes de determinados caracteres a lo largo de las series dentales se tratarán más adelante. Una consideración a tener en cuenta en este debate es el hecho de que en la fase de papila dental las células mesenquimatosas ya han adquirido la potencialidad de producir un tipo u otro de diente. Los experimentos de KOLLAR & BAIRD (1969) probaron que las papilas dentales formadas en la región posterior de la arcada dental de ratones de laboratorio continúan su diferenciación hacia molares, aún después de haber sido trasplantados a la región anterior de la arcada dental, donde inducen al epitelio bucal a cambiar su vía de desarrollo y producir la funda de esmalte apropiada para un molar.

UNIDADES DENTALES

Un hecho importante referido a la variabilidad cuantitativa de los dientes humanos y de otras especies de mamíferos es la existencia de una covariación de varios conjuntos de piezas dentarias. Estos conjuntos podrían funcionar así como unidades independientes dentro del aparato dental. MIZOGUCHI (1981) exploró este campo tomando como base de su estudio la muestra de una población humana actual. El análisis de correlación canónica de la dimensión mesiodistal de las piezas dentarias de esta muestra reveló que los valores de dicha variable

en los dientes anteriores (incisivos y caninos) eran inversamente proporcionales a los valores de la variable en los dientes postcaninos (premolares y molares). KIESER & GROENEVELD (1987) obtuvieron una conclusión similar empleando una técnica estadística diferente (coeficientes de correlación parciales de Pearson), pero también aplicada a una población humana actual. De este modo surgió la hipótesis de la existencia de interacciones compensatorias entre el segmento anterior y el segmento posterior del aparato dental en las poblaciones humanas modernas. Estas interacciones podrían también explicar por ejemplo la diferencia de tamaño entre los dientes anteriores y posteriores de las especies robustas de *Australopithecus* (KIESER, 1990).

En efecto, el registro fósil de homínidos sugiere también la existencia de dos unidades, anterior y posterior, en el aparato dental de éstos, ya que diferentes especies y diferentes poblaciones o grupos humanos dentro de la misma especie presentan relaciones de tamaño muy variables entre dichas unidades (BRACE, 1967; WOLPOFF, 1979; BERMUDEZ DE CASTRO, 1993). La interpretación más común de este fenómeno consiste en admitir que dicha variabilidad representa la respuesta a diferentes presiones selectivas actuando sobre los segmentos anterior y posterior del aparato dental (WALLACE, 1978; WOLPOFF, 1979; TRINKAUS, 1983; BERMUDEZ DE CASTRO, 1993).

La evidencia que ofrece la amplia muestra de dientes humanos del Pleistoceno medio de Atapuerca (Burgos) ha permitido reforzar la hipótesis de que los segmentos anterior y posterior del aparato dental de los homínidos sufren cambios evolutivos de tamaño hasta un cierto punto de manera independiente. Los homínidos de Atapuerca se caracterizan por un notable desequilibrio entre el tamaño de los dientes anteriores y posteriores en relación con otros homínidos del Pleistoceno medio y los neandertales. Así, mientras los incisivos, caninos y primeros premolares inferiores presentan dimensiones comparables a las de otros ejemplares del mismo periodo y del Pleistoceno superior (neandertales), los segundos premolares y los molares inferiores tienen un tamaño que no difiere significativamente del de las poblaciones humanas recientes (BERMUDEZ DE CASTRO, 1993; BERMUDEZ DE CASTRO & NICOLAS, e.p.). El estudio de los dientes humanos fósiles de Atapuerca sugiere, por tanto, que el P3 inferior está incorporado en mayor medida a la suerte del segmento anterior del aparato dental inferior, frente a la interpretación clásica que incluye a este diente plenamente en el segmento posterior.

Las figuras 1, 2 y 3 ilustran, mediante un análisis de regresión, la relación lineal que existe entre el área de la base de la corona ($ABC = \text{diámetro mesiodistal} \times \text{diámetro bucolingual}$) del canino, primer y segundo premolar y primer molar

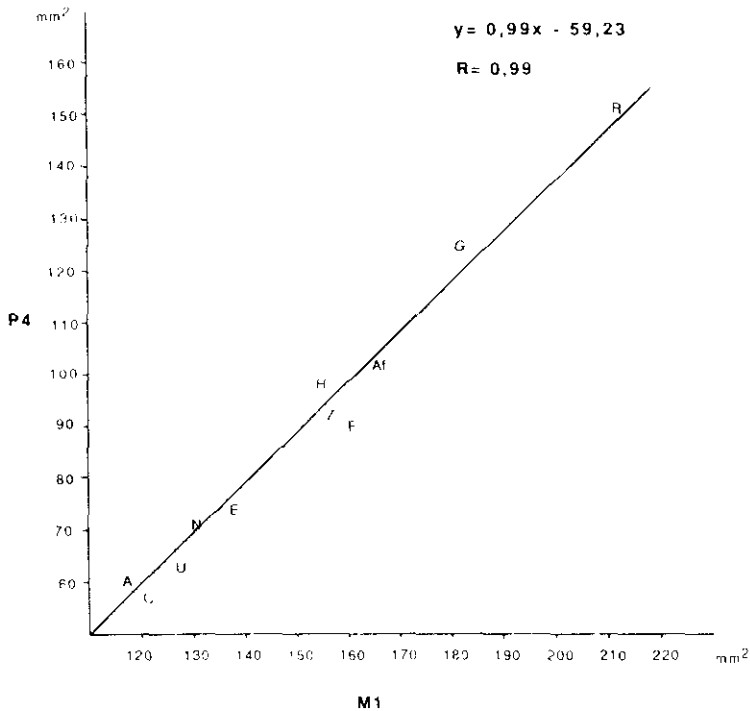


Figura 1.—Relación entre el área de la base de la corona (diámetro mesiodistal x diámetro bucolingual) del segundo premolar y el primer molar inferiores en diversos grupos de homínidos. A: Atapuerca (medidas del autor); Af: *Australopithecus afarensis* (JOHANSON *et al.*, 1982); C: aborígenes de Gran Canaria, Islas canarias (medidas del autor); E: homínidos del Pleistoceno medio de Europa, excepto Atapuerca; F: homínidos del Pleistoceno medio del norte de Africa (las muestras E y F incluyen medidas tomadas por el autor en material del yacimiento de Arago, Ternifine y Sidi Abderrahaman, así como otras medidas tomadas por diferentes autores citados en BERMÚDEZ DE CASTRO, 1986 y 1993); G: australopitécidos gráciles de Africa del Sur y H: Primitivos *Homo* (WOOD & ABBOTT, 1983; WOOD & UYTTERSCHAUT, 1987); N: neandertales de Europa y Próximo Oriente (esta muestra incluye medidas tomadas por el autor en material de Hortus, La Quina y Macassargues, así como otras medidas tomadas por diferentes autores citados en BERMÚDEZ DE CASTRO, 1986 y 1993); R: australopitécidos robustos de Africa del Sur (WOOD & ABBOTT, 1983; WOOD & UYTTERSCHAUT, 1987); U: homínidos europeos del Paleolítico superior datados entre hace 34.000 y 26.000 a.p. (FRAYER, 1977); Z: homínidos del Pleistoceno medio de Zhoukoudian (Beijing) (datos tomados en BLUMENBERG & LLOYD, 1983).

inferiores de diversas muestras de homínidos. La figura 1 muestra la relación entre el ABC del M1 inferior y del P4 inferior. El coeficiente de correlación lineal entre los valores de la citada variable en una y otra pieza es prácticamente 1. La correlación es también muy alta entre los valores del ABC del P3 y los del P4 (Fig. 2), de modo que las dimensiones de las dos piezas parecen estar fuertemente ligadas por una misma función lineal en todos los grupos de homínidos analizados. La única desviación destacada de esta función corresponde a la especie *Paranthropus robustus*—que incluye a los ejemplares del yacimiento sudafricano de Swartkrans— en la que la fuerte megadontia afecta de manera muy considerable al P4 y en menor medida al P3. Se observa así una alometría positiva del ABC del P4, que aumenta de tamaño en mayor proporción que el ABC del P3 en grupos caracterizados por el incremento del segmento posterior del aparato dental. La figura 3 ilustra la alometría negativa del ABC del canino inferior con respecto a la misma variable en el P3 inferior. La pendiente de la recta de regresión de los valores del ABC del canino sobre los valores del ABC del P3 difiere significativamente de 0 ($p=0,03$) y, por tanto, aunque el coeficiente de correlación disminuye, también es distinto de 0. Sin embargo, el valor de la pendiente de la recta de regresión de los valores del ABC del canino sobre los valores del P4 (0,19) y los del M1 (0,18) no difieren significativamente de 0 ($t=1,54$, $p=0,15$; $t=1,45$, $p=0,18$ respectivamente).

Estos resultados indican: 1) una covariación interespecífica de dos piezas dentarias del segmento posterior del aparato dental inferior, como son el P4 y el M1; 2) una independencia entre la variabilidad interespecífica de tamaño de una pieza del segmento anterior, el canino, y la variabilidad de tamaño de piezas del

Figure 1.—Relationship between the crown base area (mesiodistal diameter x buccolingual diameter) of the lower second premolars and first molars in some hominid groups. A: Atapuerca (measured by the author); Af: *Australopithecus afarensis* (JOHANSON *et al.*, 1982); C: aborigines from Gran Canaria, Canary Islands (measured by the author); E: European Middle Pleistocene hominids, except Atapuerca; F: North African Middle Pleistocene hominids (the E and F samples include measurements taken by the author in materials from Arago, Ternifine and Sidi Abderrahaman, as well as other measurements taken by different authors quoted in BERMÚDEZ DE CASTRO, 1986 and 1993); G: gracile australopithecines from South Africa and H: early *Homo* (WOOD & ABBOTT, 1983; WOOD & UYTTERSCHAUT, 1987); N: neandertals from Europe and Near East (this sample include measurements taken by the author in materials from Hortus, La Quina and Macassargues, as well as other measurements taken by different authors quoted in BERMÚDEZ DE CASTRO, 1986 and 1993); R: robust australopithecines from South Africa (WOOD & ABBOTT, 1983; WOOD & UYTTERSCHAUT, 1987); U: European Upper Palaeolithic hominids dated from 34.000 and 26.000 b.p. (FRAYER, 1977); Z: Middle Pleistocene hominids from Zhoukoudian (Beijing) (data taken from BLUMENBERG & LLOYD, 1983).

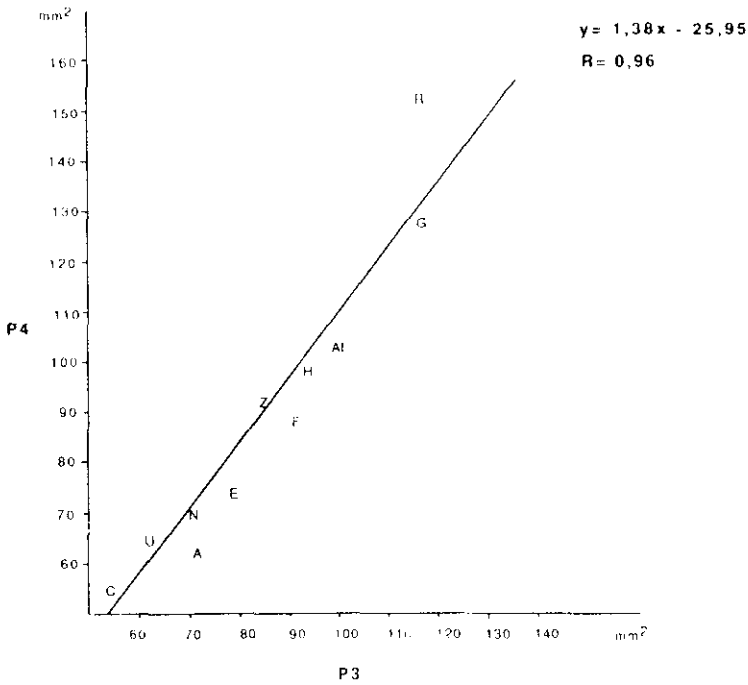


Figura 2.—Relación lineal entre el área de la base de la corona del primer y segundo premolares inferiores en diversos grupos de homínidos. Abreviaturas y citas como en la figura 1.

Figure 2.—Linear relationship between the crown base area of the lower first and second premolars in some hominid groups. Abbreviations and references as in figure 1.

segmento posterior (P4 y M1) y 3) una dependencia de la variabilidad interespecifica del P3 de la variabilidad tanto del canino como del P4. Con respecto a este último punto, se puede proponer como hipótesis de trabajo que la variabilidad del tamaño del P3 inferior en homínidos está tanto más afectada por la variabilidad del segmento posterior del aparato dental cuanto mayor es el grado de megadontia del grupo, y viceversa; i.e., a menor es el grado de megadontia mayor será «la fuerza» que el segmento anterior ejerce sobre la variabilidad del tamaño del P3 inferior.

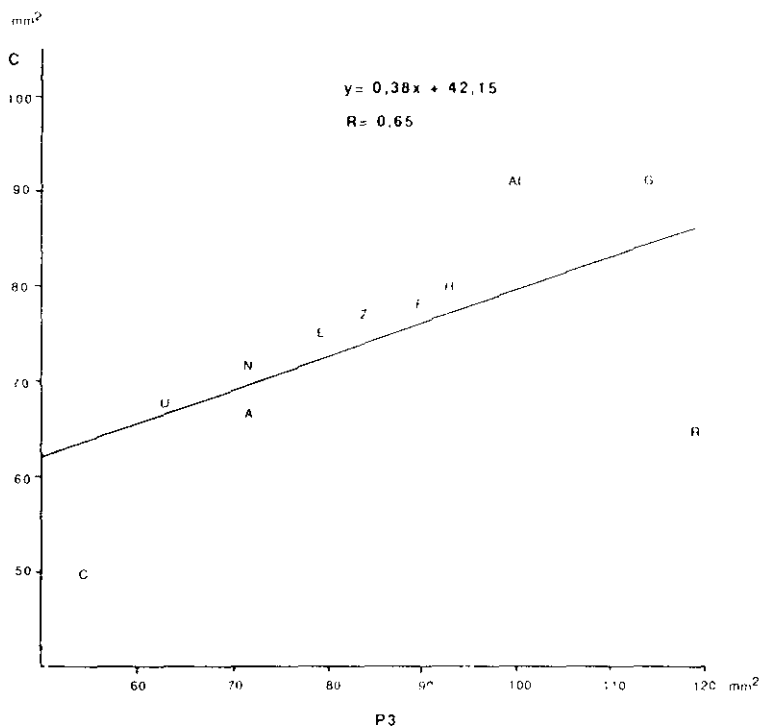


Figura 3.—Relación alométrica entre el área de la base de la corona del canino inferior y el primer premolar inferior de diversos grupos de homínidos. Abreviaturas y citas como en la figura 1.

Figure 3.—Allometric relationship between the crown base area of the lower canines and first premolars in some hominid groups. Abbreviations and references as in figure 1.

CANALIZACIÓN, ASIMETRÍA Y VARIABILIDAD

La posible existencia de gradientes de concentración de los morfógenos aplicada a los dientes conduce a la inevitable conclusión de que cuanto más alejada esté una pieza dentaria de la zona de máxima concentración más podrá desviarse de la «morfología tipo» exhibida por la pieza clave ubicada en esa zona de máxima concentración. El análisis de las poblaciones humanas modernas permite ver cómo esta hipótesis se cumple en muchos casos, pero existen desviaciones muy notorias de este patrón, que han conducido incluso a cuestionar

la teoría de campos (BERMUDEZ DE CASTRO, 1985). Sin embargo, el concepto de canalización o de autoregulación del desarrollo puede explicar esas desviaciones y hace innecesario el concepto de gradiente morfogenético.

La canalización epigenética implica en cada caso la existencia de vías de desarrollo determinadas que conducen a un fenotipo standard a pesar de las perturbaciones genéticas y/o ambientales (WADDINGTON, 1942; KING & STANSFIELD, 1985). La existencia de canalización implica que muchos caracteres tengan una variabilidad muy pequeña, que se mantiene estable a través de la historia evolutiva de un grupo, a pesar de que puede acumularse variabilidad genética en el genotipo del grupo (HALL, 1992). El primer molar permanente de los homínidos es un ejemplo muy claro de alta canalización. Este diente ha permanecido sin cambios sustanciales durante más de tres millones de años de evolución de los homínidos.

La presencia o ausencia y el tamaño relativo de los diferentes elementos (cúspides) de los premolares y molares constituyen la variabilidad cualitativa más conspicua del aparato dental de los homínidos. Cada uno de los elementos de estos dientes procede de una condensación celular que, en momentos distintos, dará lugar a la deposición de esmalte y dentina. Es muy probable que el tiempo de inicio absoluto y relativo de formación de esmalte y dentina en cada condensación celular, la tasa de proliferación celular y una serie de factores ambientales actuando en diferentes momentos del desarrollo de los dientes determinará la presencia o ausencia de cúspides, así como el tamaño relativo de las mismas. Con respecto a los factores ambientales, el distanciamiento en el inicio de formación de las piezas dentarias, que caracteriza la evolución de *Homo* (BROMAGE & DEAN, 1985; BEYNON & DEAN, 1988), favorecería la discordancia de caracteres a lo largo de las series dentarias. Por consiguiente, el alejamiento de ciertas piezas dentarias de la morfología tipo exhibida por el diente clave de su serie se debería a cambios tanto genéticos como epigenéticos y perturbaciones ambientales capaces de sobrepasar los umbrales de la canalización original, y a ensayos de nuevas vías de desarrollo, bien permitidas, bien favorecidas por selección según las interpretaciones (ver Y'EDYNAK, 1989).

Por otro lado, la asimetría fluctuante o no-direccional (VAN VALEN, 1962), estudiada desde hace tiempo en el aparato dental de las poblaciones humanas modernas y en algunos grupos del Pleistoceno (ver KIESER, 1990), ha sido considerada como una evidencia de fallos unilaterales en la canalización morfológica de las piezas dentarias, debido a niveles más o menos elevados de stress a los que han sido sometidas estas poblaciones (KIESER *et al.*, 1986). Es un hecho general y bien conocido que en las poblaciones humanas modernas este tipo de asimetría afecta en mayor medida a las últimas piezas en formarse de cada serie (BERMUDEZ DE CASTRO, 1985). Puesto que no se puede admitir que el máximo nivel de stress

ocurra universalmente por ejemplo durante la formación del tercer molar, debemos aceptar que, por razones no conocidas, la canalización de los dientes disminuye al avanzar el desarrollo. Tal vez, como se desprende de los trabajos de BROWN & TOWNSEND (1982) en su estudio del tamaño de los dientes en individuos afectados por el síndrome de Down, una disminución de la tasa de proliferación celular, que afecta especialmente a los últimos dientes y a las últimas cúspides de los dientes en formarse, daría razón de la disminución de tamaño, así como con la desaparición de esas cúspides y aún de los propios dientes. Puede tener un gran interés el análisis del grado de asimetría en diferentes grupos de homínidos —plioleistocénicos—, con el objeto de comprobar si la prolongación del periodo de desarrollo y el consiguiente retraso en el inicio de la formación de ciertas piezas dentarias están relacionados con un incremento en el nivel de asimetría de estas piezas.

CONCLUSIONES

La variabilidad del tamaño y forma de los dientes en homínidos, y en general en cualquier especie de mamífero, puede estar determinada por una serie de factores genéticos, epigenéticos y ambientales, que actúan en diferentes momentos del desarrollo. Algunas teorías alternativas propuestas para explicar esta variabilidad están en consonancia con las recientes investigaciones en biología del desarrollo y no son mutuamente excluyentes.

En un primer nivel de determinación del tamaño y forma de los dientes actúan factores genéticos y epigenéticos que condicionan la tasa de división celular, el tamaño crítico de las condensaciones celulares necesario para el inicio de procesos de inducción entre distintas poblaciones celulares, y la posición ocupada por dichas condensaciones en la cavidad oral en desarrollo. Este último factor estaría relacionado con un factor posicional, que algunos autores relacionarían con la presencia teórica de al menos tres morfógenos diferentes. Tales sustancias determinarían la formación de incisivos, caninos y dientes postcaninos, y su interacción provocaría la formación de piezas de forma intermedia. En este primer nivel quedaría determinada la covariación de tamaño observada entre todas las piezas del aparato dental.

Un segundo nivel de determinación estaría relacionado con el tamaño alcanzado por la dentición anterior y la dentición posterior, y explicaría los cambios evolutivos independientes sufridos por los dos segmentos del aparato dental a lo largo de la evolución de los homínidos. Este segundo nivel tendría un origen epigenético y probablemente estaría relacionado con fenómenos de inducción entre las células odontogénicas y las células esquelotogénicas formadoras de diferentes partes del esqueleto facial, y que tienen un origen común en la cresta neural embrionaria.

El tercer nivel de determinación estaría controlado por factores genéticos y epigenéticos relacionados con cambios en los tiempos y/o tasas de desarrollo de las piezas y de sus elementos constituyentes (heterocronías), y por factores de stress ambiental capaces en ambos casos de alterar las vías de desarrollo de los dientes de una manera estable o recurrente. Las piezas cuyo desarrollo está altamente canalizado, a saber el incisivo central, el canino y el primer molar permanentes, son muy poco variables y han sido considerados como dientes clave en la teoría de campos. La mayor variabilidad y grado de asimetría observados en las últimas piezas en formarse de cada serie de las poblaciones humanas modernas (e.g. el tercer molar) supondría una disminución de la canalización, posiblemente relacionada con el mayor o menor retraso en el inicio de formación de las piezas dentarias con respecto a los homínidos Plio-Pleistocénicos.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a los Profesores Emiliano Aguirre y Miquel de Renzi por sus valiosas sugerencias al manuscrito. Alentados por el espíritu constructivo de sus comentarios, esperamos avanzar en el planteamiento y desarrollo de las ideas recogidas en este trabajo. Esta investigación ha sido subvencionada por la DGICYT, proyecto n.º PB90-0126-C03-01.

Recibido el 15 de Septiembre de 1993

Aceptado el día 25 de mayo de 1994

BIBLIOGRAFÍA

- ALBERCH, P., GOULD, S.J., OSTER, F. & WAKE, D.B. (1979). «Size and shape in ontogeny and phylogeny». *Paleobiology* **5**: 296-317.
- BERMUDEZ DE CASTRO, J.M. (1985). *La dentición de los pobladores prehistóricos de las Islas Canarias. Estudio antropológico*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- (1986). «Dental remains from Atapuerca (Spain) I. Metrics». *Journal of Human Evolution* **15**: 265-287.
- (1993). «The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations». *Journal of Human Evolution* **24**: 339-371.
- BERMUDEZ DE CASTRO, J.M. & NICOLAS, E. (en prensa). «Posterior dental size reduction in hominids: the Atapuerca evidence». *American Journal of Physical Anthropology*.
- BEYNON, A.D. & DEAN, M.C. (1988). «Distinct dental development patterns in early fossil hominids». *Nature* **335**: 509-514.

- BIGGERSTAFF, R.H. (1970). «Morphological variation for the permanent mandibular first molars in human monozygotic and dizygotic twins». *Archives of Oral Biology* **15**: 721-733.
- BLUMENBERG, B. & LLOYD (1983). «Australopithecus and the origin of the genus *Homo*: aspects of biometry and systematics with accompanying catalog of tooth metric data». *BioSystems* **16**: 127-167.
- BRACE, C.L. (1967). «Environment, tooth form, and size in the Pleistocene». *Journal of Dental Research. Supplement to No 5*. **46**: 809-816.
- BROMAGE, T.G. & DEAN, M.C. (1985). «Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids». *Nature* **317**: 525-527.
- BROWN, T. & TOWNSEND, G.C. (1984). «Size and shape of mandibular first molars in Down syndrome». *Annals of Human Biology* **11**: 281-290.
- BUTLER, P.M. (1939). «Studies in the mammalian dentition-and of differentiation of the postcanine dentition». *Proceedings of the Zoological Society, London, B*. **109**: 1-36.
- CHILD, C.M. (1941). «*Patterns and Problems of Development*». Chicago: University of Chicago Press.
- COTTRILL, C.P., ARCHER, C.W. & WOLPERT, L. (1987). «Cell sorting and chondrogenic aggregate formation in micromass culture». *Development Biology*, **122**: 503-515.
- DAHLBERG, A.A. (1945). «The changing dentition of man». *Journal of the American Dental Association* **32**: 676-690.
- EDYNAK, G. (1989). «Yugoslav Mesolithic reduction». *American Journal of Physical Anthropology* **78**: 17-36.
- FRAYER, D.W. (1977). «Metric dental change in the European Upper Paleolithic and Mesolithic». *American Journal of Physical Anthropology* **46**: 109-120.
- GILBERT, S.F. (1988). *Development Biology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- GRÜNEBERG, H. (1963). «*The Pathology of Development*». Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- GOULD, S.J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press.
- HALL, B.K. (1982). «How is mandibular growth controlled during development and evolution?». *Journal of Craniofacial Genetic Development Biology* **2**: 45-49.
- (1984). «Developmental processes underlying heterochrony as an evolutionary mechanism». *Canadian Journal of Zoology* **62**: 1-7.
- (1992). *Evolutionary Developmental Biology*. London: Chapman & Hall.
- HINCHLIFFE, J.R. & JOHNSON, D.R. (1983). «Growth of cartilage». In: B.K. Hall (ed.): *Cartilage, Volume 2. Development, Differentiation and Growth*. New York: Academic Press, pp. 255-296.

- HURLE, J.M., GANA, Y. & MARCIAS, D. (1989). «Experimental analysis of the *in vivo* chondrogenic potential of the interdigital mesenchyme of the chick leg bud subjected to local ectodermal removal». *Development Biology*, **132**: 368-374.
- HUXLEY, J.S. & DE BEER, G.R. (1934). *Elements of Experimental Embriology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- JOHANSON, D.C., WHITE, T.D. & COPPENS, Y. (1982). «Dental remains from the Hadar Formation, Ethiopia. 1974-1977 collections». *American Journal of Physical Anthropology* **57**: 545-603.
- JOHNSON, D.R. (1986). *The Genetics of the Skeleton. Animal Models of Skeletal Development*. Oxford: The Clarendon Press.
- KIESER, J.A. (1986). Odontogenic polarity and Bultler's field theory. *Medical Hypotheses*, **20**: 103-107.
- (1990). *Human Adult Odontometrics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- KIESER, J.A. & GROENEVELD, H.T. (1987). «Tooth size and arcadal length correlates in man». *International Journal of Anthropology* **2**: 37-46.
- KIESER, J.A., GROENEVELD, H.T. & PRESTON, C.B. (1986). «Fluctuating dental asymmetry as a measure of odontogenic canalization in man». *American Journal of Physical Anthropology*, **71**: 437-444.
- KING, R.C. & STANSFIELD, W.D. (1985). *A Dictionary of Genetics*, (3rd edn). Oxford: Oxford University Press.
- KOLLAR, E.J. & BAIRD, G.E. (1969). «The influence of the dental papilla on the development of tooth shape in embryonic mouse tooth germs». *Journal of Embriology and Experimental Morphology*, **21**: 131-148.
- LUMDSEN, A.G.S. (1987). «Neural crest contribution to tooth development in the mammalian embryo». In: P.F.A. Maderson (ed.): *Developmental and Evolutionary Aspects of the Neural Crest*. New York: John Wiley & Sons, pp. 261-300.
- (1988). «Spatial organization of the epithelium and the role of neural crest cells in the initiation of the mammalian germ»? *Development (Suppl.)* **103**: 155-170.
- MADEN, M. & SUMMERBELL, D. (1986). Retinoic acid-binding protein in the chick limb bud: Identification and development stages and binding affinities of various retinoids. *Journal Embriology Experimental Morphology* **97**: 239-250.
- MIZOGUCHI, Y. (1981). «Variation units in the human permanent dentition». *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo* **7**: 29-39.
- NIJHOUT, H.F. (1981). «The color patterns of butterflies and moths». *Scientific American*, **245**: 140-151.
- OSBORN, J.W. (1973). «The evolution of dentitions». *American Scientist* **61**: 548-549.
- (1978). «Morphogenetic gradients: field versus clones». In: P.M. Butler & K.A. Joysey

- (eds.): *Development, Function and Evolution of Teeth*. London: Academic Press, pp. 171-201.
- THALLER, C & EICHELE, G. (1987). «Identification and spatial distribution of retinoids in the developing chick limb bud». *Nature*, **327**: 625-628.
- TICKLE, C., ALBERTS, B., WOLPERT, L. & LEE, J. (1982). «Local application of retinoic acid to the limb bud mimics the action of the polarizing region». *Nature*, **296**: 564-566.
- TICKLE, C., LEE, J. & EICHELE, G. (1985). «A quantitative analysis of the effect of all-trans-retinoic acid on the pattern of chick wing development». *Development Biology*, **109**: 82-95.
- TOWNSEND, G.C. (1983). Tooth size in children and young adults with trisomy 21. *Archives of Oral Biology*, **28**: 159-166.
- TRINKAUS, E. (1978). «Dental remains from the Shanidar Adult Neanderthals». *Journal of Human Evolution*, **7**: 369-382.
- VAN VALEN, L. (1962). «A study of fluctuating asymmetry». *Evolution*, **16**: 125-142.
- WADDINGTON, C.H. (1942). «Canalisation of development and the inheritance of acquired characters». *Nature*, **150**: 563-565.
- WALLACE, J. (1978). «Evolutionary trends in early hominid evolution». In: C.J. Jolly (ed.) *Early Hominids in Africa*. London: Duckworth. pp. 285-310.
- WOLPERT, L. (1971). «Positional information and pattern formation». *Current Topological Development Biology*, **6**: 183-224.
- WOLPOFF, M.H. (1979). «The Krapina dental remains». *American Journal of Physical Anthropology*, **50**: 67-114.
- WOOD, B.A. & ABBOTT, S.A. (1983). «Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids I. Mandibular molars: crown area measurements and morphological traits». *Journal of Anatomy*, **136**: 197-219.
- WOOD, B.A. & UYTTERSCHAUT, H. (1987). «Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. III. Mandibular premolar crowns. *Journal of Anatomy*, **154**: 121-156.