

# FACTORES RESPONSABLES DE LAS MODIFICACIONES DE TAMAÑO Y FORMA DE LOS DIENTES EN HOMÍNIDOS

*José María BERMÚDEZ DE CASTRO*

Departamento de Paleontología. Instituto de Geología Económica (CSIC).  
Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid.  
28040 MADRID.

## ABSTRACT

The extension of the growth periods must be considered as a key factor in the evolution of the genus *Homo* for at least 1.7 m.a. For instance, the size and shape changes of the teeth, that we observe in the hominid fossil record, could be indirectly caused by this extension. The causing factors of such modifications are analyzed from the development biology perspective (secretion and extension rates of the dental tissues, crown and root formation times). It is hypothesized that the presumed relationship between the alteration of those factors and the extension of the growth periods in the genus *Homo* could be described in terms of heterochrony.

**Keywords:** Human evolution, Heterochrony, Tooth modifications.

## RESUMEN

El aumento de los períodos de maduración desde hace al menos 1,7 m.a. debe considerarse como un factor clave en la evolución del género *Homo*. Dicho aumento, por ejemplo, podría ser causa indirecta de las modificaciones de tamaño y forma de los dientes observadas en el registro fósil. Se analizan los factores responsables de tales modificaciones desde la perspectiva de la biología del desarrollo (tasas de secreción y extensión de los tejidos dentarios, tiempo de formación de la corona y raíz). Se sugiere que la supuesta relación causal entre la alteración de los citados factores y el aumento de los períodos de maduración en el género *Homo* podría ser descrita en términos de heterocronía.

**Palabras Clave:** Evolución humana, Heterocronía, Modificaciones dentales.

## INTRODUCCIÓN

Las modificaciones del tamaño de los dientes en las diferentes fases de la evolución humana se han interpretado tradicionalmente desde la perspectiva ortodoxa de la teoría evolutiva neodarwinista. Para explicar la reducción que se observa en los dientes desde los primitivos *Homo* hasta la actualidad se han propuesto diversas hipótesis con tres orientaciones diferentes, a saber: 1) la reducción de los dientes proporciona ventajas selectivas (Brues, 1966, Greene, 1972, Smith, 1976), 2) la posesión de dientes de tamaño grande ha llegado a tener desventajas selectivas (Sofaer *et al.*, 1971), 3) la reducción observada podría deberse a la relajación de las presiones selectivas que mantienen el tamaño de las piezas dentarias (Brace, 1962, 1967, 1979; Dahlberg, 1963; Brace y Mahler, 1971; Brose y Wolpoff, 1971; Wolpoff, 1975; Brace *et al.* 1987).

Esta última hipótesis, que ha sido aceptada mayoritariamente, mantiene que la relajación de dichas presiones selectivas sería una consecuencia de la reducción de las demandas funcionales exigidas a los dientes. En efecto, autores como Loring Brace, Paul Mahler o Milford Wolpoff, entre otros, han puesto de manifiesto la relación inversa existente entre el tamaño de los dientes y el desarrollo de una cultura material cada vez más perfeccionada y sofisticada (Brace, 1962; Brace y Mahler, 1971; Wolpoff, 1979). Estos autores, en definitiva, sostienen que el perfeccionamiento progresivo de la cultura material disminuyó las funciones del aparato masticador; la consecuente relajación de las presiones selectivas permitió la acumulación de mutaciones selectivamente neutras ("probable mutación effect": Brace, 1963), cuyo resultado sería finalmente la disminución del tamaño de los dientes.

Mientras que los dientes postcaninos se han caracterizado por una continua reducción durante la evolución del género *Homo*, los dientes anteriores (incisivos y caninos) experimentaron un notable aumento de tamaño en términos absolutos durante al menos todo el Pleistoceno medio.

Este aumento de tamaño de los incisivos y caninos se ha atribuido a las presiones selectivas a las que se vieron sometidos los homínidos mesopleistocenos al emplear estos dientes sistemáticamente en funciones no propiamente masticadoras, y al fuerte desgaste que genera tal uso (Brace, 1962, 1967; Wolpoff, 1979, 1980; Smith, 1983). La selección a favor de dientes anteriores de gran tamaño cesaría después del último interglaciario, observándose a partir de entonces una reducción del tamaño de dichas piezas dentarias.

Todas estas hipótesis se debaten entre la constatación de unos hechos incuestionables y la imposibilidad de ser refutadas. Por este motivo, creemos que la investigación de los factores responsables de las modificaciones del tamaño y forma de los dientes puede ser una labor más fructífera, que puede conducir además a la formulación de hipótesis contrastables. Este es un primer intento de establecer dichos factores desde la perspectiva de la biología del desarrollo.

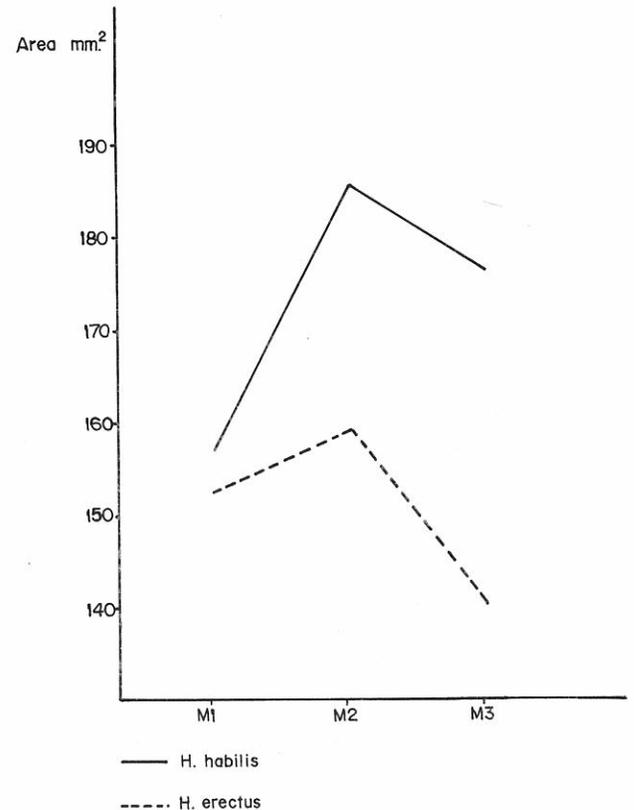
## OBSERVACIONES Y DISCUSIÓN

El tamaño de los dientes depende en principio de tres factores, a saber: 1) tasa de secreción de los tejidos dentarios, 2) tasa de extensión de dichos tejidos, y 3) tiempo de formación de la corona y de la raíz (ver Beynon, 1986 y Bromage, 1986 para una explicación más detallada).

Beynon y Wood (1987) han observado que el tiempo de formación de la corona de los molares de los primitivos *Homo* fue similar al de la humanidad actual. Sin embargo, estos autores advirtieron que la tasa de incremento diario del esmalte a nivel de la zona cuspal fue de  $5,8 \mu\text{m d}^{-1}$  en los primitivos *Homo*, y oscila entre  $4,6 \pm 0,4$ , y  $4,9 \pm 0,7 \mu\text{m d}^{-1}$  en el hombre actual. Por consiguiente, podemos considerar que la disminución de la tasa de secreción de los tejidos dentarios es uno de los factores responsables de la reducción de los dientes postcaninos durante la evolución de los homínidos. En este sentido, Beynon y Wood (1987) indicaron que la alta tasa de secreción del esmalte de los molares de *Australopithecus boisei* ( $7,3 \mu\text{m d}^{-1}$  en la zona cuspal) explicaría el considerable tamaño de los molares de estos homínidos, a pesar de que el tiempo de formación de la corona de dichos dientes fue menor que en el hombre actual.

Por otra parte, uno de los hechos más significativos de la evolución de los homínidos en lo que respecta al aparato dental es la reducción diferencial de los molares; en efecto, la mayor reducción ha correspon-

dido al tercer molar, mientras que el primer molar ha sido la pieza menos afectada. En la figura 1 se observa que la reducción del primer molar inferior entre *Homo habilis* y *Homo erectus* apenas fue del 3 %, mientras que dicha reducción supera el 20 % en el caso del M3. Esta reducción diferencial ha continuado hasta la actualidad; pero también ha habido una reducción estructural diferencial de los molares, de manera que la



**Figura 1.** Dimensiones de la corona (Área = diámetro mesiodistal X diámetro vestibulolingual) de los tres molares inferiores en *Homo habilis* y *Homo erectus*: La disminución del tamaño de la corona de los molares inferiores desde *H. habilis* hasta *H. erectus* es: 3,2% (M1), 14,5% (M2) y 20,5% (M3). Los datos de cada uno de los ejemplares que componen la muestra se han obtenido en Blumenberg y Lloyd (1983).

pérdida de cúspides ha afectado en mayor medida al tercer molar, y con menor intensidad al primer molar. El tercer molar, además, tiende a perderse en las poblaciones recientes, y la frecuencia de agenesia de este diente puede superar el 30 % en ciertos grupos mongoloides (Brothwell *et al.*, (1963).

La Tabla 1 presenta los parámetros estadísticos de los diámetros mesiodistal y vestibulolingual de los tres

Diente	Número de cúspides	N	$\bar{X}$	D.S.	$\bar{X}$	D.S.
M3	3	6	8,71	0,52	8,51	0,52
	4	178	9,89	0,65	9,71	0,63
	4 + C6	7	10,44	0,50	10,00	0,53
	5	295	10,58	0,72	9,97	0,63
	5 + C6	74	11,00	0,77	10,27	0,58
M2	4	427	10,62	0,60	10,10	0,58
	5	158	11,14	0,63	10,34	0,57
	5 + C6	12	11,30	0,65	10,36	0,62
M1	4	76	10,52	0,61	10,56	0,65
	5	374	11,10	0,54	10,68	0,49
	5 + C6	24	11,28	0,47	10,94	0,54

**Tabla 1:** Parámetros estadísticos de los diámetros mesiodistal (MD) y vestibulolingual (VL) de molares inferiores agrupados según el número de cúspides. Los datos se obtuvieron en una muestra de la población prehistórica de Tenerife y La Gomera (Islas Canarias). C6 = entoconúlido.

molares inferiores de la población prehistórica de Tenerife y la Gomera<sup>1</sup>. Se tomaron diferentes muestras de dientes según su número de cúspides y se compararon (t-student) las medias obtenidas. Se observa que, en promedio, las dimensiones de los molares inferiores disminuye al disminuir el número de cúspides. Las diferencias entre las medidas de las distintas muestras fueron estadísticamente significativas en la mayor parte de las comparaciones realizadas. Las diferencias más notables se observaron para el diámetro mesiodistal.

La desaparición de cúspides de los molares inferiores comienza a ser importante cuando surgen en el Pleistoceno superior las llamadas poblaciones anatómicamente modernas. Puesto que la disminución del tamaño de los molares ha sido muy considerable desde entonces y hasta la actualidad, podemos aceptar que la pérdida de cúspides de los molares ha sido otro de los factores responsables de la reducción del tamaño de estas piezas. En consecuencia, debemos cuestionarnos la razón de la pérdida de cúspides en los molares.

Recientemente, Bromage y Dean (1985) y Bromage (1986) han aplicado los resultados de las investigaciones llevadas a cabo en los años 60 y 70 sobre la estructura y desarrollo de los dientes en sus trabajos acerca de los períodos de maduración de los homínidos plio-pleistocenos. Estos autores concluyeron que el período de maduración de dichos homínidos fue de aproximadamente dos tercios del período de maduración del hombre actual, y similar, por consiguiente, al de los póngidos actuales (Bromage y Dean, 1985). Trabajos recientes (Dean, 1987 a, b; Smith, 1986; Bromage, 1987) están confirmando unos resultados que suponen un cambio importante para la comprensión de

la biología de los primeros homínidos, que hasta entonces (y especialmente después de la publicación de los trabajos de Mann, 1975, sobre el desarrollo dental de los homínidos) se había considerado similar a la de las poblaciones modernas. Por consiguiente, la evolución humana se ha caracterizado por una prolongación de los períodos infantil y juvenil desde hace menos de 1,7 millones de años.

Una de las consecuencias de la prolongación del período de maduración en el género *Homo* ha sido el retraso en el inicio de la formación de ciertas piezas dentarias, especialmente el segundo premolar y el segundo y tercer molares. En relación con los póngidos, estas piezas han retrasado el inicio de su formación en aproximadamente 1 año (P2), 1'5 años (M2) y 5 años (M3) (Dean y Wood, 1981). Este hecho podemos relacionarlo con otro no menos interesante: Kraus (1963) ha investigado el desarrollo ontogénico de los molares deciduos en fetos humanos. Cada una de las cúspides de los molares se forma como un centro de calcificación independiente y, según este autor, la secuencia de calcificación de los molares inferiores deciduos es: protoconúlido, metacónúlido, hipocónúlido, entoconúlido e hipoconúlido. Las cúspides del trígono son siempre las últimas en iniciar la calcificación. En los molares superiores deciduos el orden invariable del comienzo de la calcificación es: paracono protocono, metacono e hipocono. En otras especies de primates, según Swindler (1985), la secuencia del inicio de calcificación para los molares deciduos y permanentes es muy similar a la citada anteriormente y, aunque puede haber ligeras variaciones, el hipocono y el hipoconúlido son siempre las últimas cúspides en iniciar su calcificación.

1. Las dataciones por C14 sitúan a esta población entre aproximadamente 2.500 años B.P. y 300 años B.P. (ver Onrubia, 1987, para una revisión reciente de las dataciones absolutas obtenidas hasta el momento en las Islas Canarias).

Estas observaciones indican que existe un paralelismo entre la secuencia ontogénica del inicio de la calcificación de las cúspides de los molares y su desaparición fenotípica en la filogenia. En efecto, como es bien sabido, el hipocono es la cúspide que puede perderse en los molares superiores, mientras que en los molares inferiores comenzó a perderse en primer lugar el hipoconúlido y más tarde el entocónido. A este respecto, un hecho merece atención: las cúspides que se pierden, así como el tercer molar, pueden sufrir reducción hasta un cierto límite por debajo del cual ya no se forman. Esta última observación indica la existencia de un fenómeno umbral (e.g. Alberch, 1983) y se puede postular que la pérdida de cúspides de los molares sería producido por un fenómeno heterócrono de postdesplazamiento, resultante de la tendencia filogenética hacia el retraso en el inicio de la formación de la corona de los molares. De este modo, un porcentaje de la reducción del tamaño de los molares de los homínidos se debería en definitiva a la extensión de los períodos de maduración de éstos.

Alberch *et al.* (1979) denominan postdesplazamiento al proceso heterócrono en el que el inicio del desarrollo de determinadas estructuras sufre un cierto retraso, pero la tasa y el momento final del desarrollo de esas estructuras son los mismos en la especie antecesora y en la descendiente. Estos autores señalaron que los procesos peramórfico de predesplazamiento y peramórfico de postdesplazamiento son muy comunes en filogénesis, y pueden dar lugar a cambios morfológicos cualitativos: "As the onset of appearance is delayed to later and later periods of development, the probability that such an element might be entirely eliminated from the ontogeny of a descendant is increased" (Alberch *et al.*, 1979, p. 306). En este sentido, la consecuencia final del retraso en el inicio de la calcificación de la corona del tercer molar sería la agenesia de esta pieza. En un trabajo reciente (Bermúdez de Castro, 1989), se exponen con detalle las observaciones previas que permiten postular un proceso de postdesplazamiento para explicar la agenesia del tercer molar, y los hechos que apoyan esta hipótesis.

Por otra parte, el tiempo de formación de la corona de los incisivos ha experimentado un aumento considerable durante la evolución de los homínidos. En efecto, Bromage y Dean (1985) y Beynon y Dean (1988) han determinado que la corona de los incisivos de los primitivos *Homo* se formaban en un tiempo que variaba entre 2 años y 4 meses y 2 años y 10 meses. En el hombre actual, las coronas de los incisivos se forman en un tiempo que puede superar los 4 años, según indican estudios radiográficos (Nolla, 1960; Fass, 1969) y de líneas incrementables de crecimiento del esmalte (Bromage y Dean, 1985). No se conocen por el momento las tasas de secreción de los tejidos dentarios de los incisivos de los primitivos *Homo* ni los de *H. sapiens*; sin embargo, nuestra predicción es que aquéllos tuvieron tasas más elevadas que las poblaciones recientes, como sucede en los molares, y que esas tasas no dis-

minuyeron al menos hasta después del último interglacial. La extensión de los períodos de maduración de los homínidos pudo traer como consecuencia un mayor tiempo de formación de las coronas de los incisivos, y el resultado inevitable sería el aumento del tamaño de estas piezas durante el Pleistoceno medio. Se propone, por tanto, una hipótesis alternativa de la hipótesis de corte adaptacionista expuesta con anterioridad. Según los autores que defienden esa hipótesis, la arquitectura craneofacial de los homínidos mesopleistocenos se habría adaptado a las exigencias masticadoras que generó el excepcional uso de los dientes anteriores. La discusión de los rasgos craneofaciales de los homínidos mesopleistocenos queda fuera de los objetivos de este trabajo; pero sí queremos al respecto dejar clara una idea: el hecho de que ciertas estructuras con un tamaño y forma concretos se empleen en una determinada función no implica necesariamente que dichas estructuras se hayan desarrollado para realizar esa función.

## CONCLUSIÓN

Investigaciones recientes (Bromage y Dean, 1985) sugieren que la evolución del género *Homo* se ha caracterizado por un aumento de los tiempos de maduración desde hace al menos 1,7 m.a. La aceptación de este hecho supone un cambio radical para la comprensión de la biología de los homínidos plio-pleistocenos. En nuestra opinión, el aumento de los tiempos de maduración puede considerarse como un factor clave en la evolución del género *Homo*, y debería tenerse en cuenta en cualquier investigación en la que se pretendan explicar modificaciones del tamaño y forma de aquellas estructuras que se conservan en el registro fósil. El aumento de los períodos de maduración, por ejemplo, puede ser causa indirecta de los cambios de tamaño y forma observados en los dientes durante nuestra evolución. Esta hipótesis sólo puede ser entendida si se enmarca dentro del programa de investigación de la biología del desarrollo, bajo cuya perspectiva hemos pretendido enfocar este trabajo. Sin embargo, debe todavía explicarse la razón del diferente comportamiento de los segmentos anterior y posterior del aparato dental, que aparentemente se nos presenta como una clara expresión de la llamada evolución en mosaico.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi gratitud a mis compañeros Fernando García Joral, Nieves López, Antonio Rosas y Paloma Sevilla (Universidad Complutense) por la discusión de los diversos aspectos contenidos en este trabajo y valiosas sugerencias. Este trabajo se ha realizado dentro del proyecto n.º PB 88 0120 de la Dirección General de Investigación Científica y Técnica.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alberch, P. 1983. Morphological variation in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. *Evolution*, **37**, 906 - 919.
- Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F. & Wake, B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, **5**, 296 - 317.
- Bermúdez de Castro, J. M. 1989. Third molar agenesis in human prehistoric populations of the Canary Islands. *American Journal of Physical Anthropology*, **79**, 207 - 215.
- Beynon, A. D. 1986. Tooth growth and structure in living and fossil hominoids. En: Cruwys, E. & Foley, R. A. (eds.) *Teeth and Anthropology*, Oxford, BAR Int. Series, **291**, 23 - 30.
- Beynon, A. D. & Wood, B. A. 1987. Patterns and rates of enamel growth in the molar teeth of early hominids. *Nature*, **326**, 493 - 496.
- Beynon, A. D. & Dean, M. C. 1988. Distinct dental development patterns in early fossil hominids. *Nature*, **335**, 509 - 514.
- Blumenberg, B. & Lloyd, A. T. 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. 1962. Cultural factors in the evolution of the human dentition. En: Montagu M. F. (ed.) *Culture and the Evolution of Man*, New York: Oxford University Press, 343 - 354.
- Brace, C. L. 1963. Structural reduction in evolution. *American Naturalist*, **98**, 453 - 455.
- Brace, C. L. 1967. Environment, tooth form and size in the Pleistocene. *Journal of Dental Research*, **46** (suppl. to n.º 5), 809 - 816.
- Brace, C. L. 1979. Kraprina, "Classics Neanderthals, and the evolution of the European face. *Journal of Human Evolution*, **8**, 527 - 550.
- Brace, C. L. & Mahler, P. E. 1971. Post - Pleistocene changes in the human dentition. *American Journal of Physical Anthropology*, **34**, 191 - 204.
- Brace, C. L., Rosenberg, K. R. & Hunt, K. D. 1987. Gradual change in human tooth size in the late Pleistocene and Post-Pleistocene. *Evolution*, **41**, 705 - 720.
- Bromage, T. G. 1986. *A comparative Scanning Electron Microscope Study of Facial Growth and Remodeling in Early Hominids*. Ph. D. Thesis, University of Toronto, Canada, 381 pp.
- Bromage, T. G. 1987. The biological and chronological maturation of early hominids. *Journal of Human Evolution*, **16**, 257 - 272.
- Bromage, T. G. & Dean, M. C. 1985. Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids. *Nature*, **317**, 525-527.
- Brose, D. S. & Wolpoff, M. H. 1971. Early Upper Pleistocene man and late Middle Paleolithic tools. *American Anthropologist*, **73**, 1.156 - 1.194.
- Brothwell, D. R., Carbonell, V. & Goose, D. H. 1963. Congenital absence of teeth in human populations. En: Brothwell D. R. (ed.) *Dental Anthropology*, Oxford: Pergamon Press, 179 - 190.
- Brues, A. M. 1966. "Probable mutation effect" and the evolution of hominid teeth and jaws. *American Journal of Physical Anthropology*, **25**, 169 - 170.
- Dahlberg, A. A. 1963. Dental evolution and culture. *Human Biology*, **35**, 237 - 249.
- Dean, M. C. 1987 a. Growth layers and incremental markings in hard tissues; a review of the literature and some preliminary observations about enamel structure in *Paranthropus boisei*. *Journal of Human Evolution*, **16**, 157 - 172.
- Dean, M. C. 1987 b. The dental development status of six East African juvenile fossil hominids. *Journal of Human Evolution*, **16**, 197 - 213.
- Dean, M. C. & Wood, B. A. 1981. Developing pongid dentition and its use for ageing individual crania in comparative cross-sectional studies. *Folia primatologica*, **36**, 111 - 127.
- Fass, E. N. 1969. A chronology of growth of the human dentition. *Journal Dental Child*, **36**, 391 - 401.
- Greene, D. L. 1972. Dental anthropology of early Egypt and Nubia. *Journal of Human Evolution*, **1**, 315 - 324.
- Kraus, B. S. 1963. Morphogenesis of deciduous molar pattern in man. En: Brothwell, D. R. (ed.) *Dental Anthropology*, Oxford: Pergamon Press, 87 - 104.
- Mann, A. E. 1975. *Some paleodemographic aspects of the South African Australopithecines*. Philadelphia: University of Pennsylvania Publications in Anthropology n.º 1, 362 pp.
- Nolla, C. M. 1960. The development of the permanent teeth. *Journal Dental Child*, **27**, 254 - 266.
- Onrubia, J. 1987. Les cultures préhistoriques des îles Canaries. Etat de la question. *L'Anthropologie*, **91**, 653 - 678.
- Smith, B. H. 1986. Dental development in *Australopithecus* and early *Homo*. *Nature*, **323**, 327 - 330.
- Smith, F. H. 1983. Behavioral interpretation of changes in craniofacial morphology across the archaic/modern *Homo sapiens* transition. En: Trinkaus, E. (ed.) *The Moustarian Legacy: Human Biocultural Change in the Upper Pleistocene*, Oxford, BAR Int. Series, **164**, 141 - 162.
- Smith, P. 1976. Dental pathology in fossil hominids: what did neanderthals do with their teeth? *Current Anthropology*, **17**, 149 - 151.
- Sofaer, J. A., Bailit, H. L. & MacLean, C. J. 1971. A developmental basis for differential tooth reduction during hominid evolution. *Evolution*, **25**, 509 - 517.
- Swindler, D. R. 1985. Nonhuman primate dental development and its relationship to human dental development. En: Watts, E. S. (ed.) *Nonhuman Primate Models for Human Growth and Development*, New York: Alan R. Liss, Inc., 67 - 94.
- Wolpoff, M. H. 1975. Dental reduction and the Probable Mutation Effect. *American Journal of Physical Anthropology*, **43**, 307 - 308.
- Wolpoff, M. H. 1979. The Krapina dental remains. *American Journal of Physical Anthropology*, **50**, 67 - 114.
- Wolpoff, M. H. 1980. *Paleoanthropology*, Alfred A. Knopf, New York, 379 pp.