



**El patró de microestriació dental de primats  
*Catarrhini*: un model ecològic per primats  
fòssils i homínids**

*Memòria presentada per*

**Jordi Galbany i Casals**

*per a optar al grau de*

**Doctor en Biologia**

Dirigida pel Dr. Alejandro Martínez Pérez-Pérez, Professor Titular d'Antropologia  
Física de la Unitat d'Antropologia del Departament de Biologia Animal de la  
Universitat de Barcelona

Programa de Doctorat d'*Antropologia Biològica*, bienni 1999-2001

Alejandro Martínez Pérez-Pérez  
Director

Clara García Moro  
Tutora

Jordi Galbany i Casals  
Doctorand



“Aquells instints havien fet servei als seus avantpassats, en els dies de pluges tèbies i fertilitat exuberant, quan el menjar creixia a tot arreu perquè el collissin. Ara els temps havien canviat, i la saviesa heretada del passat s’havia convertit en ximpleria. Els homes simi s’havien d’adaptar, o havien de morir, com les bèsties més grans que havien desaparegut abans que ells, i els ossos de les quals jeien segellats dins les muntanyes de pedra calcària”.

**Arthur C. Clarke, 1968**  
**2001, una odissea a l’espai**



## **5. Resultats i Discussió**



## 5.1 Originals vs. rèpliques

L'estudi del patró de microestriació dental a partir de dents originals és difícil i poc habitual. Normalment les mostres s'han de processar per poder ser observades amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat (Rose, 1983) i els originals són massa valuosos per ser estudiats directament (Beynon, 1987), excepte si es disposa d'un Microscopi Electrònic Ambiental o de Pressió Variable (ESEM) que facilita l'estudi directe dels mateixos sense necessitat d'haver de preparar la mostra (Taylor, 1986; King *et al.* 1999b; Romero & De Juan, 2003; Romero *et al.*, 2003/4, 2004; Romero, 2005). La realització de motlles dentals és una pràctica molt generalitzada i recomanada per nombrosos investigadors en diverses disciplines de l'antropologia dental (Walker, 1980; Potts & Shipman, 1981; Gordon, 1982; Rose, 1983; Bromage, 1985, 1987; Beynon, 1987).

En general, els espècimens dipositats a les col·leccions osteològiques i paleontològiques són exemplars originals únics i insubstituïbles que aporten moltíssima informació sobre sistemàtica, anatomia funcional o ecologia adaptativa (Albrecht, 1982), i més si considerem que la meitat d'espècies de primats actuals es troben en seriosos problemes de conservació (Chapman & Peres, 2001). Per aquestes raons, les col·leccions osteològiques de primats capturats en llibertat en el passat són una font d'informació de gran interès científic (Tappen, 1969; Almquist, 1973). No obstant, la seva manipulació excessiva en estudis successius pot malmetre'ls i alterar-ne la seva morfologia original. Els conservadors de les col·leccions tendeixen a limitar l'accés dels científics a les mateixes. Pel que fa a les dents, la realització de rèpliques d'alta qualitat, aptes per a l'estudi de la seva morfologia, tant macroscòpica com microscòpica, i el seu muntatge, catalogació i conservació permeten que les col·leccions siguin estudiades per nombrosos científics, evitant un ús excessiu dels originals (Galbany *et al.*, 2004c).

Els estudis del patró de microestriació dental presentats en aquesta memòria posen de relleu la importància de la preparació de les mostres en la caracterització de la dieta. Així, per a la correcta realització dels motlles cal un rentat de les superfícies d'esmalt que han de ser replicades. Pel que fa a les col·leccions osteològiques, tant d'espècimens actuals com fòssils, la majoria

d'investigadors acostumen a realitzar un rentat doble amb acetona i alcohol (normalment etanol), o triple, amb acetona, alcohol i aigua destil·lada. En qualsevol cas, primer s'aplica acetona per tal d'eliminar algun possible consolidant o preservant que poden crear una pel·lícula sobre l'esmalt que impossibilitaria la correcta replicació dels detalls microscòpics. En segon lloc, l'aplicació d'etanol serveix per rentar les restes d'acetona que queden a la superfície i alhora les partícules de pols i restes de greix que poden ser a la superfície de l'esmalt degut a la manipulació dels espècimens pels investigadors. Ambdues aplicacions es realitzen amb hisops o bastonets de cotó fluix, que no alteren l'esmalt dental, preservant la topografia i morfologia dels trets microscòpics del patró de microestriació dental a les superfícies de l'esmalt. Recentment, però, en el marc del II International Meeting Taphos'05, la Dra. Yolanda Fernández-Jalvo va presentar resultats sobre l'acció abrasiva i erosiva de nombrosos processos habitualment utilitzats per a la conservació i rentat de les restes arqueològiques i paleontològiques, arribant a la conclusió que l'aplicació excessiva d'acetona a fi d'eliminar el preservant o consolidant pot erosionar els trets microscòpics, i l'alcohol en excés pot provocar esquerdes a l'esmalt (Fernández-Jalvo & Marín Monfort, 2005). Val a dir, però, que aquests possibles danys mai no han estat citats per altres investigadors ni observats en els treballs metodològics presentats en aquesta tesi (Galbany et al., 2004a; Galbany et al., 2006c). Els danys descrits per Fernández-Jalvo & Marín Monfort (2005) han estat produïts experimentalment en condicions extremes, molt diferents a les que es produeixen quan es renta l'esmalt dental de manera curosa i restringida. De totes maneres, seria bo que els consolidants aplicats a la dentició per part dels paleontòlegs, arqueòlegs o conservadors, fossin solubles en aigua per tal d'evitar danys irreparables a l'original durant el seu rentat. També seria bo aplicar aigua destil·lada en última instància per tal d'extreure l'etanol i així evitar al màxim el contacte d'aquest amb l'esmalt mentre s'evapora (Fernández-Jalvo & Marín Monfort, 2005), tot i que això requereix assecar la mostra posteriorment.

Rose (1983) aconsella altres sistemes de neteja de les superfícies d'esmalt com rentar-les amb una mescla d'aigua i detergent seguit d'un tractament amb ultrasons per eliminar la brutícia superficial. Aquest últim procés no s'utilitza a l'actualitat ja que pot danyar l'esmalt i alhora impediria la possibilitat d'anàlisis

bioquímiques o moleculars a partir d'aquella mostra (Romero, 2001). Altres sistemes de neteja, com ara un bany d'àcid acètic, també poden eliminar restes de sediments adherides a la superfície de l'esmalt (Romero, 2001), malgrat que també poden afectar molt la dent, tot esborrant-ne els trets microscòpics (Puech et al. 1985; King et al. 1999a; Galbany et al., 2005c; Fernández-Jalvo & Marín Monfort, 2005), tal com succeeix quan qualsevol àcid entra en contacte amb l'esmalt, bé siguin àcids forts com l'àcid nítric (Shellis, 1996; Kaidonis et al., 1998; Hobson et al., 2002; Rytömaa et al., 2002; Moazzez et al., 2004) o àcids febles, com ara l'àcid cítric de diversos fruits o l'àcid fosfòric (Bashir et al., 1995; Yu et al., 1995; Amaechi et al., 1998; Hughes et al., 1999, 2000; West et al., 1999; Moazzez et al., 2000; Brunton & Hussain, 2001; Attin et al., 2003; Cairns et al., 2003; Lupi-Pegurier et al., 2003; Radcliffe et al., 2003).

Un cop s'ha assecat l'etanol aplicat sobre la superfície de l'esmalt, a temperatura ambient o amb l'ajuda d'una estufa (Romero, 2005), ja es pot realitzar el motlle. Hi ha moltes cases comercials que subministren materials per realitzar rèpliques. Totes presenten eficàcia contrastada i són utilitzades habitualment per professionals de l'odontologia i l'ortodòncia.

Nous materials, com els elastòmers de polivinilsiloxà, han permès l'obtenció de rèpliques de tota la corona dental possibilitant l'estudi de molts aspectes de la mateixa i n'han millorat la qualitat i versatilitat (Rose, 1983; Gordon, 1984c; Beynon, 1987; Bromage, 1987; Teaford, 1988b; Teaford & Oyen, 1989a,b; Teaford & Glander, 1991; Teaford & Tylenda, 1991). Aquests nous materials han implicat un desenvolupament de tècniques de replicació en dos estadis "negatiu-positiu" (Beynon, 1987). Aquests elastòmers, amb una gran estabilitat temporal i mecànica, i una gran resolució a nivell microscòpic (Andritsakis & Vlamis, 1986; Beynon, 1987; Teaford & Oyen, 1989a; Mandikos, 1998; Chen et al., 2004) són de fàcil aplicació i àmpliament utilitzats, no només en estudis de microdesgast dental. Totes les anàlisis realitzades a les publicacions presentades en aquesta tesi (Galbany et al., 2004a; Galbany et al., 2006b) indiquen que els motlles obtinguts a partir de Polivinilsiloxà de dues cases comercials molt conegudes, President Microsystem de Coltène i 3M™, produeixen motlles d'alta qualitat capaços de replicar les superfícies a nivell microscòpic i mostrar els mateixos detalls que s'observen a l'original, sempre

que es tracti de polivinilsiloxans de gra fi (*light body*) o gra mig (*regular body*). Les rèpliques obtingudes amb polivinilsiloxà de gra gruixut (*heavy body*) no repliquen amb prou detall les superfícies com per poder desenvolupar estudis microscòpics de la mateixa i propicien l'aparició d'artefactes a la superfície, com ara bombolles d'aire (Figures 4.1.1 i 4.1.2). Aquests resultats coincideixen amb estudis previs (Rose, 1983; Andritsakis & Vlamis, 1986; Teaford & Oyen, 1989a; Craig, 1990; Lindquist et al., 1997; Ungar, 1996; Ungar & Spencer, 1999). Els polivinilsiloxans, però, presenten algunes limitacions en la polimerització quan entren en contacte amb el talc present en alguns guants de laboratori (Neissen et al., 1986; Reitz & Clark, 1988; Burke et al., 1989; Rosen et al., 1989; Browning et al., 1993; Baumann, 1995), i també en condicions tèrmiques i mecàniques extremes (Corso et al., 1998; Lu et al., 2004).

L'elevada qualitat dels motlles de polivinilsiloxà permet l'obtenció de més d'una rèplica d'un mateix motlle sense que aquestes perdin resolució respecte la dent original. Aquest fet és notablement conegut per nombrosos investigadors experimentats i ha estat reconegut per Mark Teaford i Peter Ungar en diverses ocasions (com. pers.). Tot i això, però, mai no havia estat publicat fins a l'actualitat. Galbany et al. (2006b) mostren els resultats de l'anàlisi de la qualitat de les còpies obtingudes successivament del mateix motlle negatiu de polivinilsiloxà. Es poden obtenir fins a un total de quatre rèpliques a partir del mateix motlle d'aquest material que presenten la mateixa resolució de trets microscòpics a 100X, 500X i fins a 1000X, magnificació molt superior a la que s'utilitza habitualment per a l'estudi del microdesgast dental (Figures 4.2.3, 4.2.4 i 4.2.5). Aquest fet, no testat fins a l'actualitat, és important ja que permet que es puguin realitzar estudis de microdesgast en rèpliques dentals obtingudes successivament del mateix motlle i alhora evita una excessiva manipulació i replicació dels originals (Galbany et al., 2006b).

El mateix estudi conclou que els motlles negatius de polivinilsiloxà també poden ser utilitzats directament al Microscopi Electrònic d'Escombrat. A partir d'aquests motlles negatius de polivinilsiloxà però, normalment s'obtenen positius o rèpliques de l'original. Tradicionalment les rèpliques han estat obtingudes utilitzant resines epoxy, que presenten un bon detall microscòpic i un alta estabilitat temporal i alhora són materials de fàcil manipulació (Rose,



1983). Els estudis presentats en aquesta tesi avalen l'ús de resines epoxy EpoTek 301 i Araldite com a bons materials per obtenir rèpliques de qualitat (Galbany et al., 2002; Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al., 2004a,b; Galbany et al., 2006b).

Hi ha, però, altres materials que presenten la mateixa resolució que les resines epoxy i alhora tenen un cost més baix. Entre aquests, el poliuretà Feropur PR55 (Figura 4.1.5), que presenta un temps de treball més curt, cada cop és més utilitzat en la recerca del microdesgast dental i es mostra com una bona alternativa a les resines epoxy (Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al., 2004a,b; Lozano, 2005; Galbany, 2005; Galbany & Pérez-Pérez, 2006; Galbany et al., 2006a,b,c). Per evitar la formació de bombolles d'aire dins el motlle cal centrifugar-lo abans que polimeritzi, igual que amb les resines epoxy. Aquest procediment es realitza de forma estandarditzada (Galbany et al., 2004a) i ha estat descrit i utilitzat per nombrosos autors (Rose, 1983; Gordon, 1984c; Teaford & Oyen, 1989a; Hilson, 1992; Guatelli-Steinberg & Mitchell, 2003).

## 5.2 La quantificació del patró de microestriació dental vestibular

L'anàlisi del patró de microestriació dental requereix muntar prèviament les mostres sobre suports metàl·lics i metal·litzar-les. El muntatge sobre suports o *stubs* d'alumini, o discs de llautó, amb cola termofusible garanteix una gran estabilitat d'aquestes i evita que es puguin desprendre durant el procés d'anàlisi dins la cambra del microscopi, ja que les mostres són pesades i poden ser inclinades per analitzar la superfície desitjada. El recobriment mitjançant un bany o *sputtering* amb or i l'aplicació d'un cordó o cinturó de plata col·loïdal als punts de contacte entre la mostra i el suport afavoreixen la conductivitat electrònica d'aquesta i eviten l'acumulació de càrregues electroestàtiques a la seva superfície durant l'observació (Figura 4.1.3). La utilització de cola, el recobriment i el pont de plata han demostrat ser bones tècniques de preparació de la mostra (Pérez-Pérez et al., 1999; Galbany et al., 2004a).

Per obtenir imatges de qualitat cal estandarditzar la metodologia d'observació amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat, tenint en compte entre altres variables la distància de treball entre la mostra i el detector d'electrons, la

inclinació de la mostra, la intensitat del feix d'electrons incidents o kilovoltatge o el contrast. S'ha demostrat que per generar una imatge de qualitat és important emprar electrons secundaris, que resulten de la interacció dels electrons incidents amb la mostra, i no pas els electrons retrodifosos ja que, tot i que ofereixen una imatge més topogràfica, les imatges formades amb electrons retrodifosos no mostren les microestriacions que es disposen paral·leles al detector, que acostumen a estar en disposició horitzontal (Pérez-Pérez et al., 2001a,b; Galbany et al., 2004a).

Finalment, després d'escollir la superfície d'estudi, sense erosió ni abrasió post-mortem i amb un bon patró de microdesgast dental, cal considerar la magnificació a la que observem les superfícies d'esmalt al SEM. L'ús de 100X de magnificació, que s'utilitza a totes de publicacions presentades en aquest treball, també és freqüent en molts altres estudis (Fine & Craig, 1981; Ryan, 1981; Gordon, 1982; Puech et al., 1983; Ryan & Johanson, 1989; Molleson & Jones, 1991; Lalueza & Berkovitz, 1992; Lalueza & Pérez-Pérez, 1993; Lalueza et al. 1993b, 1996a; Gambarotta, 1995; Pérez-Pérez et al. 1994, 1999, 2003a,b; Romero et al., 2004, 2005; Romero, 2005), tot i que molts altres han optat per realitzar-los a 500X de magnificació (Teaford & Walker, 1984; Teaford, 1985, 1991, 1993; 1994; Solounias et al. 1988; Solounias & Moelleken, 1992; Teaford & Runestad, 1992; Ungar, 1996; Grine et al., 2002; Ungar et al., 2004). La gran majoria dels estudis realitzats a 100X s'efectuen sobre la superfície vestibular, com succeeix en la present memòria, mentre que els realitzats a 500X es centren en l'estudi de microdesgast en facetes oclusals. Així doncs, s'apliquen metodologies diferents en funció de la superfície d'esmalt que es vol estudiar: superfícies oclusals (Gordon, 1982, 1984a, 1988; Walker & Teaford, 1989, Ungar, 1996; Mahoney, 2002; Grine et al., 2002; Ungar et al., 2004) o superfícies vestibulars (Puech 1980, 1981, 1982, 1986b; Puech & Albertini, 1983, 1984; Puech et al., 1983, 1986, 1989; Pérez-Pérez et al., 1999; Galbany et al., 2004a).

Independentment de la superfície utilitzada i la magnificació emprada, la quantificació del patró de microdesgast dental a partir de les imatges digitalitzades es fa habitualment a mà. Com ja hem vist, inicialment els estudis eren de caire qualitatiu donat que no existia cap programari per comptar els

trets microscòpics i només es realitzaven descripcions del patró de microdesgast dental a partir de les micrografies obtingudes amb el SEM (Puech, 1976, 1979, 1981, 1982, 1984, 1986b; Ryan, 1979a,b, 1981; Puech & Albertini, 1984; Puech et al, 1983). Les primeres anàlisis quantitatives es van realitzar a partir dels anys vuitanta (Gordon, 1982; Teaford & Walker, 1984) quan es van mesurar els forats i les microestriacions amb programari genèric adaptat a aquesta funció. Als anys noranta, Peter S. Ungar va crear un programari específic per a la quantificació i medició dels trets microscòpics sobre l'esmalt, desenvolupant successives versions del programa *Microware* (Ungar et al., 1991; Ungar, 1995a,b, 1997, 2001, 2002). No obstant, l'ús d'un bon programari genèric, com ara les diverses versions del *Sigma Scan* d'SPSS, és també adequat per la quantificació i mesura de les microestriacions dentals produïdes a l'esmalt, i fins i tot més versàtil, tal i com demostren nombrosos estudis realitzats amb aquesta metodologia (Pérez-Pérez et al., 1999, 2003b, Martínez et al, 2004a; Galbany et al., 2002, 2003, 2004a,b, 2005a,b, 2006c; Galbany & Pérez-Pérez, 2004, 2006).

Altres investigadors han intentat quantificar els trets microscòpics de forma automàtica, tot diferenciant la morfologia dels forats, o *pits*, de les microestriacions (Kay, 1987; Walker et al., 1987; Boyde & Fortelius, 1991). Les diferències morfològiques notables entre aquests dos tipus d'estructures presents als patrons de microdesgast dental a les superfícies oclusals fa possible l'aplicació de filtres. Aquestes metodologies quantitatives automàtiques, però, no han obtingut grans èxits. Kay (1987) va aconseguir l'aïllament dels trets i va caracteritzar el grau d'abradió present a les superfícies d'esmalt correlacionades amb l'abrasivitat de la dieta, tot i que no va poder quantificar la densitat dels trets o les seves mides. La metodologia de Kay (1987) va ser utilitzada per a l'estudi dels patrons de microdesgast dental de *Paranthropus* i *Australopithecus* en un treball clàssic de Grine & Kay (1988) però els resultats no aportaven més informació que la que ja s'havia obtingut mitjançant una mesura manual dels trets del patró de microdesgast a les mateixes espècies (Teaford & Walker, 1984).

La mesura automàtica del patró de microdesgast dental ha experimentat nombrosos avenços metodològics aquests darrers anys. Balboa & Grzywacz (2003) han emprat mètodes per examinar la intensitat de llum en imatges de

diversos mitjans físics i, en base a la seva experiència, consideren que difícilment aquest mètode podria discernir entre trets arrodonits, com els forats, i trets lineals, com les microestriacions, en una imatge on són presents de forma barrejada. El Dr. Alejandro del Giorgio, antic cap del Laboratori d'Anàlisi i Tractament d'Imatges dels Serveis Científicotècnics de la Universitat de Barcelona, amb gran experiència en l'anàlisi d'imatges, opina de la mateixa manera (com. pers.).

Altres investigadors han començat a desenvolupar noves metodologies i tècniques per quantificar el grau d'abradió dels patrons de microdesgast dental sense haver de quantificar manualment el nombre de trets microscòpics. Aquest és el cas de Peter S. Ungar, que ha desenvolupat un programari específic per estudiar l'abrasivitat dels patrons de microdesgast dental de facetes oclusals a partir de l'anàlisi fractal sensible a escala de les superfícies d'esmalt. Els estudis preliminars mostren diferències en les dimensions fractals entre superfícies d'esmalt amb patrons diversos, tot i que la mostra estudiada és realment molt reduïda i ha estat seleccionada per dur a terme aquestes proves pilot (Ungar et al., 2003; Scott et al., 2005). Paral·lelament, s'estan desenvolupant aplicacions alternatives per quantificar l'abrasivitat dels patrons de microestriació dental de superfícies vestibulars mitjançant l'ús del Microscopi Interferomètric, que permet l'obtenció de perfils 3D a partir de l'escanejat microscòpic d'aquestes superfícies, tècnica que aporta valors quantitius de rugositat i presenta una gran versatilitat a nivell informàtic, ja que permet l'adquisició de la xarxa de coordenades XYZ i la reconstrucció de la imatge en 3D. Aquests treballs pioners ja han permès comparar mostres d'esmalt erosionades amb àcid amb altres no erosionades i s'han obtingut resultats interessants que indiquen que la tècnica detecta diferències molt petites d'erosió a l'esmalt, difícilment detectables amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat (Galbany et al., 2005c). També s'ha aplicat aquesta tècnica a superfícies d'esmalt de primats i d'homínids pliocènics amb diferents graus d'abradió per veure com es relacionava amb el patró de microestriació dental (Estebanz et al., 2006a,b).

Tot i els grans avenços d'aquests darrers anys en l'anàlisi automàtica de l'abradió present a l'esmalt dental, l'estudi dels patrons de la microestriació dental es basa encara en el recompte manual dels trets microscòpics. És per

aquesta raó que l'estandardització en l'obtenció de les micrografies a analitzar i, sobretot, en la quantificació dels trets microscòpics, són bàsiques per obtenir resultats comparables entre investigadors i per analitzar l'error associat al procés de quantificació del patró de microdesgast dental. Grine et al. (2002) van realitzar un estudi on s'avaluava l'error a l'hora de quantificar el patró de microdesgast en superfícies oclusals. Aquest mateix estudi s'ha realitzat en superfícies vestibulars (Galbany et al., 2005a). L'error en la quantificació dels trets microscòpics realitzat per un dels investigadors signants al treball de Grine et al. (2002) se situa entre un 4,1% i un 12,9% pel nombre de microestriacions quantificades. Alhora, però, existeix un error interobservador superior. Aquests errors són deguts principalment a la manca d'estandardització en la metodologia emprada pels diversos investigadors. El treball realitzat sobre el patró de microestriació dental en superfícies vestibulars presenta resultats similars, tot i que inclou un nombre superior d'investigadors (7), d'imatges i de rèpliques quantificades (Galbany et al., 2005a). En aquest cas, els investigadors presentaven taxes d'error en la quantificació del patró de microestriació dental similars a les obtingudes per Grine et al. (2002), seguint la mateixa metodologia, entre un 4,26% i un 15,33% en el nombre de microestriacions (Figura 4.3.2). L'error entre observadors també era força més alt que l'error intraobservador i es van detectar diferències entre els investigadors en funció de la seva experiència i de la metodologia de quantificació utilitzada (*Microware vs. SigmaScan*). Aquests resultats mostren com l'estandardització de la tècnica emprada en la quantificació del patró de microestriació dental, així com l'experiència assolida al llarg dels anys, són factors importants a l'hora de minimitzar l'error de mesura. Els investigadors amb més de tres anys d'experiència presenten errors de quantificació inferiors al 6% en el nombre de microestriacions i en la seva llargada. Això representa una diferència de 9 microestriacions i 10  $\mu\text{m}$  de longitud en promig. La magnitud de l'error, però, també varia en funció de la imatge analitzada (Figures 4.3.1 i 4.3.3) possiblement perquè hi ha imatges més difícils de quantificar que altres.

També existeix un error associat a l'àrea seleccionada per analitzar que pot influir molt en els resultats finals. Un treball de Patrick Mahoney (2006a) avalua les diferències del patró de microestriació dental en humans moderns provinents de jaciments arqueològics en funció de la dent escollida de cada

individu i la zona analitzada de la dent. Pel que fa a aquest segon factor, Mahoney (2006a) ha demostrat que l'estudi de la faceta 9 de la superfície oclusal de les molars presenta molta variabilitat en la tipologia dels trets microscòpics observats en funció de la zona escollida. Cal doncs, una bona estandardització a l'hora d'escollir la faceta a analitzar per no generar errors metodològics deguts a una manca de rigor o consens entre observadors.

Un altre treball del mateix investigador (Mahoney, 2006b), realitzat en molars humanes actuals, mostra que existeix una estreta relació entre el patró de microdesgast dental de les facetes oclusals i la mida mandibular, sobretot entre els patrons de microestriació de les dents molars (M1, M2 i M3) i l'amplada del cos mandibular. Les mandíbules amb un cos estret presenten patrons de microdesgast amb forats més petits i estries més estretes a la primera molar, en comparació a la segona i a la tercera (Figura 5.2.1). Aquestes diferències es poden explicar per les variacions en el tipus de força exercida en cada cas, de compressió i d'abradió, com ja mostrava l'estudi clàssic de Gordon

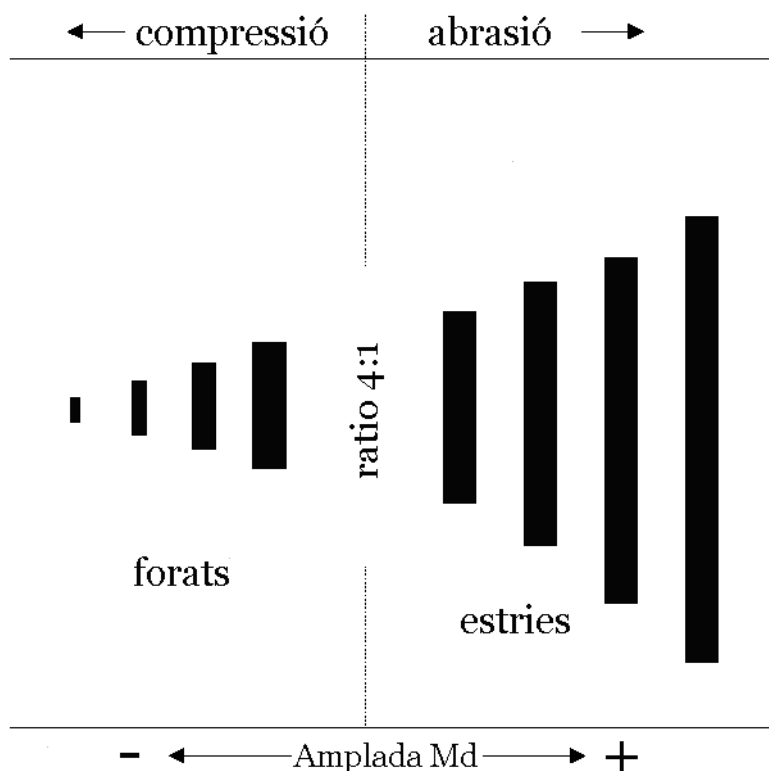


Figura 5.2.1. Model biomècanic de formació de microestriacions i forats a les facetes oclusals de les molars en funció del gruix del cos mandibular. Adaptat de Mahoney (2006b).

(1982) (Figura 1.3.5). Per tant, es consolida la idea que el patró de microdesgast dental present a les superfícies oclusals, a més de ser molt variable en funció de la peça dental analitzada (Mahoney, 2006a), també presenta diferències en funció de variables de la biomecànica mastegadora que dificulten l'estandardització de la mostra a analitzar.

Pel que fa als estudis de microdesgast dental a les superfícies vestibulars, no s'han descrit grans diferències dels patrons observats entre les diferents dents molars (Pérez-Pérez et al., 1994). Tot i això, a la present tesi sempre s'ha realitzat una estandardització en l'obtenció de les imatges a analitzar, fins i tot entre investigadors de grups de recerca diferents (Pérez-Pérez et al., 1994, 1999, 2003b; Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al., 2004a, 2005a,b; Romero, 2005; Romero et al., 2003/4, 2004, 2005).

### 5.3 Mida dental, desgast oclusal i microestriació

L'estudi de la mida dental i el dimorfisme sexual dels *Hominoidea* s'ha basat sempre en l'odontometria clàssica (Garn et al., 1966; Cochard, 1985; Oxnard et al., 1985; Oxnard, 1987; Plavcan & Van Schaik, 1992, 1997; Plavcan et al., 1995; Plavcan, 2001; Swindler, 2002). La present memòria, però, aporta una nova metodologia semiautomàtica per mesurar la mida dental de les molars de primats *Hominoidea* (Pérez-Pérez et al., 2003a; Estebaranz et al., 2004; Galbany & Pérez-Pérez, 2006; Galbany et al., 2006a).

La variable obtinguda, l'Àrea Oclusal Total (AOT) que es calcula automàticament a partir del Perímetre Oclusal Total marcat manualment en una imatge digital, presenta grans diferències entre els *Hominoidea* analitzats, tal com ho fan les variables odontomètriques clàssiques (Warwick James, 1960; Garn et al., 1966; Cochard, 1985; Oxnard et al., 1985; Oxnard, 1987; Plavcan, 2001; Swindler, 2002), i estableix una nova odontometria de referència (Figura 5.1.2 i Taula 5.1.2). Existeix un gran dimorfisme sexual per la mida de les molars, sobretot a les subespècies *Pongo p. pygmaeus* i *Gorilla beringei*, que presenten valors alts del Percentatge de Dimorfisme Sexual (PDS). Els Ximpanzés no presenten diferències significatives a l'AOT entre mascles i femelles i tenen un PDS proper a zero. Finalment, *Hylobates moloch* presenta valors molt elevats de PDS, propers al 12%. Els gibons, tradicionalment

considerats espècies monomòrfiques, no sembla que ho siguin per a totes les característiques morfològiques. *Hylobates moloch*, a més de presentar un lleuger dimorfisme sexual cromàtic (Geissmann, 2004), també presenta dimorfisme a la mida de les molars. Els estudis que es presenten aquí permeten suggerir que el dimorfisme sexual respon a diversos factors, afectant de manera diferent a múltiples estructures, i que l'anàlisi automatitzada de la mida dental proporciona valors quantitius de l'àrea oclusal total que són més informatius que les variables tradicionals.

Amb la utilització de la mateixa metodologia s'ha pogut quantificar l'àrea d'exposició de dentina a la superfície oclusal, amb la que s'ha calculat el Percentatge d'Exposició de Dentina (PED) respecte a l'Àrea Oclusal Total. L'exposició de dentina presenta una gran variabilitat interespecífica però totes les subespècies analitzades segueixen el mateix patró de desgast, amb les primeres molars més desgastades que les segones i que les terceres, tal i com mostren altres estudis (Hillson, 2002; Estebaranz et al., 2004), degut a l'acció mecànica acumulativa de la masticació (Campillo, 2001). Aquesta metodologia de mesura automatitzada ens ha permès quantificar l'exposició real de dentina, a diferència dels estudis que només presenten dades aproximades o de categorització discreta (Brothwell, 1981; Chimenos et al., 1999; Hillson, 2002).

La possibilitat d'obtenir valors reals de la mida de les molars (AOT) i del desgast oclusal (PED), així com del patró de microestriació dental de les mateixes dents (NT, nombre total de microestriacions i XT, longitud promig de les microestriacions, entre altres variables), permet determinar en quina mesura es tracta de variables relacionades. Cap de les correlacions analitzades entre l'AOT i les variables del patró de microdesgast dental han resultat significatives, ni tampoc amb el PED (Figures 4.5.3 i 4.5.4), tal com indicava un estudi preliminar efectuat amb molars d'homínids emprant la mateixa metodologia (Pérez-Pérez et al., 2003a). Les correlacions de Pearson presenten valors molt baixos (Taula 4.5.2).

Aquestes anàlisis aporten noves dades sobre la formació del patró de microestriació dental en superfícies vestibulars de les molars. Els resultats obtinguts indiquen que la microestriació vestibular és independent de la mida dental a la mostra analitzada. La densitat de microestriacions i la seva longitud,



per tant, estan únicament relacionades amb la tipologia de l'aliment ingerit i no es veuen afectades per la mida de la dent on han estat produïdes. De la mateixa manera, les variables NT i XT tampoc no presenten cap correlació amb el percentatge d'exposició de dentina i això suggereix que el patró de microdesgast dental no es veu alterat pel grau de desgast oclusal produït per l'acció mecànica de la masticació al llarg de la vida. Així, el patró de microestriació dental no varia quantitativament al llarg de la vida de l'individu, sinó que es manté estable independentment de la progressió de la pèrdua d'alçada de la corona dental. Aquest resultat coincideix amb l'estudi de la microestriació vestibular d'una població humana medieval de La Olmeda (Pérez-Pérez et al., 1994) que va concloure que la densitat de microestriacions incrementa progressivament en individus juvenils i s'estabilitza en els subadults.

El patró de microestriació vestibular és dinàmic, però estable quan la dieta és homogènia, i esdevé així un bon indicador de l'abrasivitat de la dieta, ja que no es veu alterat per la mida de la dent, ni per l'abrasió oclusal, i només es forma per contacte directe de l'esmalt amb les partícules abrasives dels aliments. La microestriació dental és el resultat d'un procés acumulatiu de superposició de microestriacions que, si no canvia la composició de la dieta, es manté constant quantitativament al llarg de la vida de l'individu, tal i com confirmen també estudis independents (Teaford & Tylenda, 1991; Teaford, 1994; Ungar et al., 1995; Ungar & Teaford, 1996).

#### **5.4 Variabilitat del patró de microestriació dental vestibular en primats *Catarrhini* actuals**

La formació del patró de microdesgast dental, tant en superfícies vestibulars com oclusals, depèn de diverses variables. Tot i que no existeix un model general que n'expliqui tots els aspectes de la seva formació, Romero (2005) ha relacionat en certa mesura la formació dels patrons de microdesgast de les superfícies vestibular i oclusal. Pel que fa al patró de microestriació de les superfícies vestibulars en primats *Catarrhini* actuals, els resultats obtinguts ens permeten diferenciar entre els models alimentaris dels *Cercopithecoidea* i els *Hominoidea*.

### 5.4.1 *Cercopithecoidea*

Els primats *Cercopithecoidea*, que habiten a una gran diversitat d'ecosistemes, presenten patrons de microestriació vestibular amb una gran variabilitat, estretament relacionada amb l'hàbitat ocupat. El patró de microestriació està clarament relacionat amb la tipologia de la dieta ingerida (Teaford, 1994; Ungar, 1998). Les nostres anàlisis dels primats *Colobidae*, colòbids, que presenten una dieta majoritàriament folívora, tot i que sovint ingereixen llavors i de vegades flors i fruits (Davies & Oates, 1994; Crissey & Pribyl, 1997; Chivers, 1998; Fleagle, 1999), presenten unes taxes de microdesgast molt baixes en relació a la resta de primats analitzats, amb un nombre de microestriacions i una llargada promig baixes (Galbany et al., 2004a) (Figures 4.6.2 i 4.6.3). Aquest resultat coincideix plenament amb estudis previs fets a les cares oclusals de les dents (Teaford & Walker, 1984; Teaford, 1994; Ungar & Teaford, 1996).

Per contra, les espècies majoritàriament frugívores, com els primats del gènere *Cercopithecus*, presenten una alta densitat de trets microscòpics i de llargada considerable (Teaford, 1994; Ungar & Teaford, 1996; Galbany et al., 2004a). Aquests primats ingereixen fruita com a primer recurs tròfic, fins a més d'un 75% en pes del total en alguna espècie (Rudran, 1978; Beeson et al., 1996; Fleagle, 1999), tot i que també inclouen altres recursos com ara fulles, flors i recursos d'origen animal (Rudran, 1978; Beeson & Lea, 1994; Beeson et al., 1996; Chivers, 1998). Alguns cercopitècids com *Lophocebus albigena* també consumeixen, en determinats períodes, alimentas molt abrasius com fruits durs o escorces (Lambert et al., 2004).

Els *Cercopithecoidea* terrestres de l'espècie *Papio anubis* també mostren un gran nombre de microestriacions a la superfície bucal, tot i que menys que en els *Cercopithecus*, i alhora són més llargues en promig (Galbany et al., 2004a) (Figures 4.6.2 i 4.6.3). Aquests resultats són coincidents amb un estudi preliminar fet sobre superfícies vestibulars en primats (Ungar & Teaford, 1996) i amb l'estudi realitzat sobre facetes oclusals de *Papio ursinus*, espècie que mostrava un dels valors de densitat de microestriació més alts observats, tot i que no presentava diferències amb els *Cercopithecus* (Daegling & Grine, 1999). El recent treball de Nystrom et al. (2004) sobre la variabilitat del patró de

microestriació *in vivo* a la faceta 9 de les superfícies oclusals en *Papio hamadryas*, *sensu lato*, al Awash National Park (Etiòpia), mostra una elevada densitat de trets microscòpics, sense que s'observessin diferències sexuals ni entre grups d'edat, amb un promig d'un 47,0% de forats, similar als *Papio ursinus* amb un 43,3% (Ungar & Teaford, 1996). Aquestes taxes tan altes de microdesgast a les dents dels papions coincideixen amb un alt consum d'aliments abrasius, com indiquen els estudis d'ecologia tròfica (Altmann & Altmann, 1970). En aquest sentit, Codron et al. (2006) han realitzat un treball amb papions sud-africans (*Papio ursinus*) de dues localitats diferents, Watenberg i Kruger Park, basats en l'anàlisi d'isòtops estables  $^{13}\text{C}$  i  $^{15}\text{N}$ , en comparació amb altres espècies animals i vegetals simpàtriques. Els resultats indiquen que a la localitat de Watenberg els papions consumeixen una gran proporció de plantes C<sub>4</sub>, bàsicament gramínies, i plantes CAM, plantes suculentes. Al Kruger Park, només un 10% de la dieta es basava en plantes C<sub>4</sub>. Així doncs, l'abrasivitat de la dieta depèn també de la localitat on habiten els primats, de la disponibilitat de recursos i de les preferències alimentàries. En canvi, no es van detectar diferències significatives en les proporcions isotòpiques pel que fa a l'estacionalitat. Aquests grups de primats presentarien una dieta similar tot l'any pel que fa a la seva composició. Per contra, un estudi realitzat en *Papio cynocephalus* al Ruaha National Park (Tanzània) indica que aquests primats consumeixen proporcions d'aliments diferents en funció de l'estació. A l'època seca incorporen una alta proporció d'aliments coriàcis, com les llavors de baobab, tubercles i bulbs, així com carn d'altres mamífers producte d'una captura ocasional (Pochron, 2000).

El nostre treball en superfícies vestibulars de les dents mostra que els colòbids es diferencien clarament pel seu patró de microestriació dental de la resta de *Cercopithecoidea* –*Cercopithecus* i *Papio*– (Taules 4.6.2 i 4.6.3, Figures 4.6.2 i 4.6.3). Aquestes diferències poden ser explicades per les grans diferències de composició de la dieta d'aquest grup, que és bàsicament folívora. Teaford (1986) suggereix que les espècies terrestres, com ara *Papio anubis*, o les espècies molt frugívores, com els *Cercopithecus*, presenten un alt nombre de trets microscòpics a les superfícies de l'esmalt, mentre que les espècies més arbòries i folívores en presenten en menor mesura, com és el cas dels colòbids. L'anàlisi discriminant (Figura 4.6.4) mostra que les espècies del gènere *Colobus*

analitzades es diferencien clarament de la resta per la segona funció discriminant, que explica un 31,8% de la variabilitat total del patró de microestriació dental, correlacionada positivament amb el nombre total de microestriacions dentals.

Els patrons de microestriació de *Cercopithecus sp.* i *Papio anubis*, per contra, difereixen en 8 de les 15 variables analitzades (Taula 4.6.3). Aquestes diferències poden ser degudes en part a variacions en la composició alimentària, però també a diferències ecològiques de l'hàbitat que ocupen. Els papions majoritàriament ocupen espais oberts de sabana, i són normalment terrestres; per contra, els *Cercopithecus* són primats arborícoles que habiten boscos tropicals. Les diferències de dieta entre ambdós grups són importants, i també ho són les possibles partícules extrínseques ingerides durant l'alimentació. L'anàlisi discriminant mostra que ambdós grups se situen en posicions properes i solapen part de la seva variabilitat, però els papions se situen per la primera component, que explica el 41,2% de la variabilitat total, en valors més positius (Figura 4.6.4). Aquesta component està correlacionada positivament amb tres de les variables de llargada, sobretot amb la llargada mitjana de totes les microestriacions (NT). Aquestes diferències de llargada entre les microestriacions dels patrons de *Papio anubis* i els *Cercopithecus* també es poden observar al gràfic de caixes (Figura 4.6.3).

Els resultats obtinguts suggereixen que el folivorisme estricte no consisteix en una dieta molt abrasiva. Aquest fet és degut a diverses causes. En primer lloc, la dieta folívora va lligada a un increment de les pàtines dipositades a les superfícies vestibulars de l'esmalt. Aquesta pàtina podria realitzar la funció de protecció mecànica enfront la masticació de fulles, un aliment amb un alt contingut de fitòlits i, a priori, molt abrasiu. Tot i així, les fulles podrien causar taxes de microestriació a l'esmalt menors del que caldria esperar, perquè es tracta d'estructures molt planes, pràcticament només amb dues dimensions, i això implica una menor incidència de l'impacte dels fitòlits contra l'esmalt (Ungar, com. pers.). Un altre factor a tenir en compte a l'hora d'entendre el reduït nombre de microestriacions trobades en els *Colobus* és el nínxol ecològic que ocupen. Les capçades més altes dels arbres, on habitualment viuen aquests primats, estan molt allunyades del sòl i això fa que difícilment hi hagi partícules

de pols en aquest entorn (Ungar et al., 1995). La menor abundància de partícules abrasives de pols i el consum de fulles tendres afavoririen una menor taxa de formació de trets microscòpics en el patró de microestriació dental del colòbids.

Els primats que habiten nínxols de caire terrestre i semi-àrid, tenen dietes generalistes amb una gran proporció de gramínies i llavors, com ara els papions (Altmann & Altmann, 1970; Norton et al., 1987; Barton & Whiten, 1994; Altmann, 1998; Pochron, 2000), que presenten patrons de microestriació dental vestibular amb un nombre considerable d'estries, però amb una llargada promig similar a la dels *Cercopithecus*. Aquestes microestriacions són degudes sobretot al gran nombre de partícules de pols i partícules extrínseques presents a la dieta consumida i alhora als nivells d'abrasió intermitjos dels aliments consumits (Nystrom et al., 2004).

Recentment, El-Zaatari et al., (2005) han publicat un treball que analitza el patró de microdesgast dental dels *Cercopithecoidea* actuals, comparant-lo amb treballs previs (Teaford, 1988a, 1993; Daegling & Grine, 1999; Rafferty et al., 2002) i utilitzant aquesta informació per interpretar la dieta de nombroses espècies de primats *Cercopithecoidea* fòssils del Plio-Pleistocè sud-africà, majoritàriament papiònids i cercopitècids, a partir del patró de microdesgast dental obtingut en primats actuals de la mateixa superfamília, sobre diverses facetes de la fase II a 500X de magnificació. Les variables mesurades van ser únicament quatre: el percentatge de forats presents a l'esmalt, l'amplada i llargada dels forats i la llargada de les microestriacions. Els resultats mostren com els patrons de microdesgast dental dels *Cercopithecoidea* fòssils analitzats se solapen amb els patrons de les espècies actuals: *Papio cynocephalus*, *Theropithecus* i dues espècies de colòbids; i no pas amb els patrons del papiònid sud-africà *Papio ursinus* i *Lophocebus albigena*, que presenten un percentatge superior de forats a l'esmalt i una amplada major de les microestriacions.

Aquest estudi d'El-Zaatari et al. (2005) presenta diversos punts febles, com ara no haver estandarditzat la zona d'estudi de l'esmalt, ja que van utilitzar vuit facetes diferents per definir el patró de microdesgast dental de cada grup, fet que podria falsejar notablement les dades, com demostra Mahoney (2006a). Tot i això, els resultats presentats mostren algunes similituds amb els patrons

de microestriació dental obtinguts pels *Cercopithecoidea* en la present Tesi Doctoral. En ambdós estudis, els *Colobus* són els primats que presenten menors valors d'abrasivitat dental. Així mateix, les espècies de cercopitècids frugívors, bé siguin espècies de *Cercopithecus* en el present estudi o *Lophocebus albigena* pel patró de microdesgast oclusal, presenten valors elevats d'abrasivitat (Taula 5.4.1). Cal destacar que el patró de microdesgast dental de les superfícies vestibulars que hem realitzat nosaltres (Galbany & Pérez-Pérez, 2004) s'ha basat en l'anàlisi de quinze variables quantitatives, mentre que el de les facetes oclusals només analitza dues variables (El-Zaatari et al., 2005).

Taula 5.4.1. Nivells d'abrasió del patró de microdesgast dental de les superfícies vestibulars del present estudi (Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Galbany et al., 2005b) i les facetes oclusals (Teaford, 1988a, 1993; Daegling & Grine, 1999; Rafferty et al., 2002; El-Zaatari et al., 2005). En **negreta** es mostren les espècies de colòbids, en **gris** els papiònids. La resta d'espècies corresponen a cercopitècids.

| Nivells d'abrasió microscòpica | Galbany & Pérez-Pérez (2004)<br>Galbany et al. (2005b)  | Teaford (1988a, 1993)<br>Daegling & Grine (1999)<br>Rafferty et al. (2002)<br>El-Zaatari et al. (2005) |
|--------------------------------|---|--|
| Abrasió elevada                | <i>Cercopithecus nictitans</i><br><i>Cercopithecus neglectus</i><br><i>Chlorocebus aethiops</i> | <i>Lophocebus albigena</i><br><i>Papio ursinus</i>   |
| Abrasió mitjana                | <i>Papio anubis</i>   | <b><i>Piliocolobus badius</i></b><br><i>Papio cynocephalus</i>   |
| Abrasió baixa                  | <b><i>Colobus angolensis</i></b><br><b><i>Colobus guereza</i></b>                               | <b><i>Theropithecus gelada</i></b><br><b><i>Colobus guereza</i></b>                                    |

Altres estudis recents també han utilitzat els patró de microestriació dental d'alguns *Cercopithecoidea*, juntament amb patrons de primats *Cebidae* i *Strepsirrhini*, per interpretar la dieta de diverses espècies de primats fòssils. Godfrey et al. (2004) han analitzat nombroses espècies de lèmurs fòssils, així com lèmurs i altres primats actuals, quantificant variables del microdesgast dental de les facetes oclusals de les segones molars basant-se en estudis previs

(Semprobon, et al., 2004). Els resultats obtinguts indiquen que els lèmurs presenten patrons de microdesgast característics. Les espècies folívores considerades (*Lepilemur leucopus*, *Lepilemur mustelinus*, *Avahi laniger*, *Propithecus diadema*, *Alouatta palliata*, *Alouatta pigra*, *Hylobates syndactylus*, *Trachypithecus cristatus*, *Trachypithecus obscurus*, *Nasalis larvatus* i *Colobus polykomos*) tenien valors baixos de densitat de microestriacions i de forats, mentre que les espècies que s'alimenten principalment d'objectes durs (*Cacajao melanocephalus*, *Chiropotes satanas*, *Cebus apella*, *Daubentonia madagascariensis*, *Pithecia pithecia*, *Pithecia monachus* i *Cacajao rubicundus*) tenien valors alts, tant de microestriacions com de forats. Finalment, les espècies que s'alimenten bàsicament d'herba (*Hapalemur griseus*, *Hapalemur simus* i *Theropithecus gelada*) presenten valors alts en el nombre de microestriacions i valors baixos en el nombre de forats. Totes les espècies fòssils analitzades, pertanyents a quatre famílies (*Lemuridae*, *Palaeopropithecidae*, *Megaladapidae* i *Archaeolemuridae*) presentaven patrons de microdesgast que se solapaven al dels lemúrids i en particular amb els primats actuals folívors i els especialistes en consum d'objectes durs. Cap espècie de lèmur fòssil presentava patrons de microdesgast similar als primats herbívors estrictes actuals. L'estudi conclou que nombroses espècies de diferents famílies de lèmurs presentaven dietes especialitzades en el consum d'objectes durs, a diferència dels actuals que generalment són folívors. També s'han pogut caracteritzar "signatures microscòpiques" sobre l'esmalt, produïdes per alguns aliments durs, que han permès determinar la dieta de nombroses espècies especialistes en aquests recursos. Així, els *Palaeopropithecidae*, igual que els seus parents actuals (*Indriidae*) serien consumidors de llavors, *Pachylemur* presentaria dietes mixtes i *Megaladapis*, com el seu parent actual *Lepilemur*, serien consumidors de fulles.

#### **5.4.2 Hominoidea**

Pel que fa al patró de microestriació dental dels primats *Hominoidea*, els resultats obtinguts mostren una gran homogeneïtat en els patrons dels ximpanzés, goril·les i orangutans (Galbany et al., 2002, 2003), tot i que s'observen diferències a nivell subespecífic i poblacional degut a variacions en la

composició de la dieta en relació a la distribució geogràfica i la disponibilitat de recursos (Galbany et al., 2002, 2006c).

Els goril·les habiten una gran varietat d'entorns ecològics, com ara boscos tropicals plujosos, formacions secundàries i, fins i tot, formacions herbàcies (Sabater-Pi, 1977; Estes, 1997; Doren & McNeilage, 1998). Aquesta gran diversitat dels nínxols ecològics condiciona especialitzacions alimentàries de les diferents poblacions o subespècies. La subespècie *Gorilla gorilla gorilla* de Nigèria presenta un patró de microestriació dental amb estries significativament més llargues respecte les altres poblacions analitzades de la mateixa espècie (Figura 4.7.3) (Galbany et al., 2002). L'anàlisi discriminant realitzada a partir de totes les variables quantitatives (Figura 4.7.4), mostra com els rangs de variació de les diferents poblacions de goril·les no se solapen, indicant l'existència d'una gran variabilitat entre els seus patrons de microestriació dental. El primer factor, que explica un 58,9% de la variabilitat total, està correlacionat positivament amb el nombre de microestriacions verticals i separa els goril·les del Congo de la resta. El segon factor, que explica el 36,5% de la variabilitat total, separa els goril·les de Nigèria de la resta i està correlacionat negativament amb diverses variables que mesuren la llargada de les microestriacions. Aquestes diferències en el patró de microestriació de les superfícies vestibulars poden ser degudes a estratègies diferents en el consum dels recursos tròfics. La població de goril·les de Nigèria analitzada està geogràficament aïllada de la resta (Doran & McNeilage, 1998), fins el punt que diversos autors l'han descrita com una nova subespècie: *Gorilla gorilla dielhi* (Sarmiento & Oates, 2000; Morgan et al., 2003). L'aïllament geogràfic i les peculiaritats de l'hàbitat que ocupen són els causants de les diferències en la dieta respecte a la resta de goril·les (Rogers et al., 2004). Els goril·les de la conca del Congo i de Nigèria presenten en èpoques seques un elevat consum d'aliments clau, o *keystone foods*, molt fibrosos i poc nutritius, bàsicament consistent en medul·les, fulles, escorces i fruits fibrosos (Rogers et al., 1990, 1994; Tutin et al., 1997; Remis et al., 2001; Rogers et al., 2004). Aquestes dues poblacions de goril·la són les més diferenciades a nivell alimentari, amb una component fibrosa molt abundant, i alhora són les poblacions que divergeixen més dels *Hominoidea* pel que fa al patró de microestriació dental vestibular, tal com mostra la Figura 4.7.4 (Galbany et al., 2002).



Aquest resultat ha estat confirmat analitzant la variabilitat del patró de microestriació dental dels *Hominoidea* a partir d'una mostra seleccionada amb criteris geogràfics (Galbany et al., 2006c). Algunes poblacions de goril·les mostren patrons de microestriació diferenciats de la resta d'*Hominoidea*. Els *Gorilla gorilla gorilla* del Congo se situen com a grup extern en el cladograma realitzat amb totes les variables, seguit dels goril·les de Guinea Equatorial i Gabon (Figura 4.9.2). També es troben en una posició més alta a la segona funció de l'anàlisi discriminant (Figura 4.9.3), que explica el 26,3% de la variabilitat total i està correlacionat positivament amb el nombre total de microestriacions. Aquests resultats també són congruents amb les dades d'ecologia tròfica dels goril·les del Gabon, que habiten un mosaic peculiar de sabana i bosc de *Marantaceae*, a diferència de la resta de poblacions de goril·les, que habiten zones més tancades (Rogers et al., 2004).

Els ximpanzés, per contra, mostren més homogeneïtat intraespecífica en el patró de microestriació dental vestibular que els goril·les, tot i que les subespècies analitzades es separen lleugerament en les anàlisis discriminants realitzades (Galbany et al., 2002, 2006c).

*Pan troglodytes troglodytes* del Camerun presenta un patró de microestriació molt similar als *Gorilla gorilla gorilla* de la mateixa regió geogràfica, amb un cert grau de solapament en la representació gràfica dels dos primers factors de l'anàlisi discriminant (Figura 4.7.4). També mostren patrons similars en el cladograma realitzat amb totes les variables (Figura 4.9.2). Aquestes dues espècies presenten similituds en l'explotació dels recursos tròfics en el mateix hàbitat. Tutin & Fernández (1994) apunten que a la Reserva de Lopé, al Gabón, aquestes dues espècies comparteixen 127 recursos alimentaris, sobretot fruits, que els suposa un solapament d'un 82% de tots els aliments ingerits, i alhora utilitzen les mateixes tècniques de processament. La coincidència en l'hàbitat, la dieta i les tècniques manipulatives i paramasticatòries explicarien les similituds dels seus patrons de microestriació. Novament, el patró de microestriació vestibular es mostra altament informatiu de l'ecologia tròfica dels primats, per sobre d'aspectes filogenètics. La resta de subespècies de ximpanzé analitzades, *Pan troglodytes verus* i *Pan troglodytes schweinfurthii*, mostren patrons de microestriació homogenis, similars al dels

altres *Hominoidea*, i se situen propers al del *Gorilla gorilla graueri* i diferenciats dels goril·les de Guinea Equatorial i Gabón, i també dels del Congo, tal com mostren el cladograma i el gràfic de les dues primeres components de l'anàlisi discriminant (Figures 4.9.2 i 4.9.3). Tot i això, els ximpanzés són molt més faunívors que la resta d'*Hominoidea*, però aquest tipus d'aliment, en principi, no afecta significativament al patró de microestriació dental (Chivers, 1998).

Finalment, els orangutans, *Pongo pygmaeus pygmaeus*, presenten una gran dispersió en el seu patró de microestriació dental vestibular (Galbany et al., 2002). Aquesta gran variabilitat intraespecífica no ha estat analitzada en profunditat degut a la poca informació disponible sobre la localitat d'origen i l'hàbitat ocupat en vida per aquests animals, encara que tots són de l'illa de Borneo. La gran variabilitat observada podria ser deguda a múltiples causes. Entre les més importants s'hauria de considerar la variabilitat tròfica deguda al sexe (Galbany et al., 2003), donat que aquesta espècie és molt dimòrfica i presenta diferències sexuals en l'alimentació. Per exemple, els mascles d'orangutan tenen pantes de locomoció terrestre, a diferència de les femelles i els juvenils que rarament baixen de les capçades dels arbres (Sugardjito & Nurhuda, 1981; Utami & Van Hooff, 1997; Fleagle, 1999). Aquestes diferències conductuals podrien condicionar l'ecologia tròfica de cada sexe, afavorint una major ingestió de partícules abrasives extrínseques en la dieta dels mascles. Un altre factor important a considerar és l'estacionalitat de la dieta, que depèn dels recursos disponibles al llarg de l'any en funció de la pluviometria. En general, però, els orangutans són una de les espècies d'*Hominoidea* amb un alt nombre de microestriacions (Figura 4.7.2) que s'associa a una dieta amb una forta component de vegetals durs, com ara fulles, tiges i escorces (Delgado & Van Schaik, 2000), ja que són els que presenten la dieta més folívora entre els *Hominoidea* (Galdikas, 1979; Yamagiwa, 2003)

En conclusió, l'anàlisi del patró de microestriació dental de les superfícies vestibulars dels primats *Hominoidea* no només mostra diferències alimentàries interespecífiques, sinó també diferències intraespecífiques relacionades amb l'estacionalitat dels recursos. En èpoques de baixa disponibilitat d'aliments carnosos, els primats *Hominoidea* consumeixen una major proporció de

recursos abrasius com ara herba, fulles i escorces (Rogers et al., 1990, 1994; Tutin et al., 1997; Remis et al., 2001). A més de l'estacionalitat, altres variables, complexes de quantificar, afecten també l'ecologia tròfica dels *Hominoidea*, com són l'alçada de les capçades dels arbres, l'abundància de plantes efímeres, l'abundància de recursos propers al sòl, tant d'origen vegetal com animal, les taxes de competència interespecífica, la presència de depredadors, les condicions d'aridesa microclimàtiques o la presència de rius (Kingdom, 2003).

### **5.5 Interpretació de les conductes tròfiques en primats fòssils i homínids a partir del patró de microestriació dental vestibular**

La principal aplicació de l'estudi de la variabilitat del patró de microestriació vestibular en primats *Catarrhini* actuals no és altra que la comparació d'aquesta amb la de primats fòssils per així poder interpretar la composició i l'abrasivitat de la seva dieta, tant d'espècies fòssils de primats no humans com d'homínids. Amb aquesta idea hem abordat l'estudi del patró de microestriació de 3 espècies de primats fòssils: 2 *Hominoidea* (*Dryopithecus laietanus* i *Oreopithecus bambolli*) i 1 homínid (*Australopithecus afarensis*). D'altra banda, en aquestes espècies fòssils ja ha estat analitzat el patró de microdesgast dental de les facetes oclusals, que ens servirà per contrastar la validesa de l'estudi de la microestriació vestibular en la determinació de la dieta d'aquestes. El present estudi és especialment rellevant per futures anàlisis i interpretacions que es facin de la dieta i adaptacions alimentàries dels nostres avantpassats. La present memòria aporta un model de referència amb el que poder comparar espècimens extingits.

La mostra analitzada és relativament reduïda, sobretot pel que fa a l'espècie *Oreopithecus bambolli*, de la qual només s'ha pogut analitzar una dent tot i haver-ne examinades 15, ja que les rèpliques no estaven ben preservades. De *Dryopithecus laietanus*, per contra, hem pogut analitzar un major número de dents. En total s'han examinat 35 dents, de les que n'han pogudes ser analitzades 10, pertanyents a individus diferents (Galbany et al., 2005b). Finalment, també s'han analitzat 10 molars ben conservats d'*A. afarensis*.

*Dryopithecus laietanus* presenta un patró de microestriació a les superfícies dentals vestibulars solapat amb els *Hominoidea* i també amb *Papio*

*anubis* pel que fa al nombre total de microestriacions (Figura 4.8.2). Si considerem totes les variables, incloent-hi les longituds de les microestriacions, les anàlisis de la variança indiquen que *Papio* i *Dryopithecus* presenten patrons molt diferents. L'anàlisi discriminant de tots els *Catarrhini* considerats mostra, pels dos primers factors discriminants que expliquen un 38,4% i un 28,5% respectivament, que *Dryopithecus laietanus* se situa proper i lleugerament solapat amb els *Hominoidea*, però es classifica amb un 80% de probabilitat com a goril·la. Aquests resultats contradiuen estudis previs basats en la morfologia dental (Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1996, 1998). El patró de microestriació vestibular observat és similar al dels goril·les, suggerint que *Dryopithecus laietanus* podria haver consumit preferentment recursos tròfics abrasius tals com plantes herbàcies, fulles, medul·les i escorces, així com també fruites suculentes com fan els goril·les avui dia (Galbany et al., 2005b). Tot i que *Dryopithecus* té l'esmalt prim a les dents molars i cúspides arrodonides, normalment atribuïdes a primats amb dietes frugívores (Fleagle, 1999), l'associació entre esmalt prim, com és també el del goril·la, i consum d'aliments durs s'ha detectat fins i tot en estudis de *Cercopithecoidea* actuals, com ara *Lophocebus albigena* que ingereix estacionalment aliments molt abrasius (Lambert et al., 2004). Ungar (1996, 1998) suggereix que les alçades de les cúspides de *Dryopithecus laietanus* són similars a les dels primats frugívors actuals, com ara els gibons i els ximpanzés, el que indicaria que la seva dieta no era la d'un especialista en objectes durs o extremament folívor (Ungar & Kay, 1995). Els nostres resultats (Galbany et al., 2005b), tot i que no descarten el consum de fruits, suggereixen que, en conjunt, *Dryopithecus* hauria tingut una dieta més abrasiva que els ximpanzés actuals, probablement associada a períodes estacionals. Aquesta hipòtesi és consistent amb la reconstrucció de l'hàbitat dels *Dryopithecus*, que hauria estat format per boscos humits molt densos i uniformes, amb algunes àrees més obertes i àrides que començaven a aparèixer per Àsia Menor i l'Est d'Europa (Eronen & Rook, 2004).

De l'espècie *Oreopithecus bambolli* únicament l'individu Bac62 presentava l'esmalt ben preservat i un bon patró de microestriació dental. Aquest se situa dins la variabilitat de *Papio anubis* al gràfic de les dues primeres funcions de l'anàlisi discriminant (Figura 4.8.3) i es classifica com a *Papio anubis* en un 99,1% de probabilitat. Aquest resultat, tot i que no s'ha de

considerar concloent degut a la reduïdíssima mostra analitzada, ens indica que *Oreopithecus bambolli* tindria un patró de microestriació molt diferent al de *Dryopithecus laietanus*, i molt similar al dels papions actuals. Aquesta conclusió es veu recolzada pels canvis ecològics que van succeir a l'Europa del Miocè, fa uns 9 milions d'anys, quan les zones obertes i àrides serien molt abundant (Eronen & Rook, 2004). Altres treballs, però, basats en la morfologia dental i en l'estudi del patró de microdesgast de les superfícies oclusals de les molars, arriben a conclusions contràries (Ungar & Kay, 1995; Ungar, 1996; Carnieri & Mallegni, 2003) i proposen que *Oreopithecus bambolli* tindria una dieta bàsicament folívora. El present estudi, però, ens mostra un patró de microestriació dental característic d'un primat que inclouria a la seva dieta una gran varietat de materials abrasius, amb la possible inclusió de fulles, però diferent al d'un folívor estricte com serien els *Colobus* actuals.

Tot i que la interpretació de la dieta d'un primat fòssil a partir del patró de microestriació vestibular requereix l'anàlisi de la variabilitat poblacional, i aquest no és el cas d' *Oreopithecus bambolli*, l'anàlisi del patró de microestriació de superfícies oclusals està afectat significativament per l'atrició de les dents i, per tant, per factors no estrictament relacionats amb la composició de la dieta. Les conclusions obtingudes amb l'anàlisi de facetes oclusals, doncs, s'haurien de considerar amb prudència.

L'estudi de la variabilitat del patró de microdesgast oclusal de diverses espècies de *Cercopithecoidea* fòssils (El-Zaatari et al., 2005) mostra com aquestes se solapen amb patrons diferents d'espècies actuals: *Papio cynocephalus*, *Theropithecus* i dues espècies de colòbids; i no pas amb els patrons del papionid sud-africà *Papio ursinus* i *Lophocebus albigena*, que presenten un major percentatge de forats a l'esmalt i una amplada major de les microestriacions. Els autors conclouen que la gran variabilitat de la dieta de les espècies fòssils s'ha d'interpretar com diferències entre poblacions diferents de la mateixa espècie. Així, *Parapapio jonesi* de Makapansgat tindria una dieta possiblement basada en fulles i herba, mentre que la mateixa espècie a Sterkfontein presentaria una dieta mixta. Altres espècies, però, presenten el mateix patró de microdesgast arreu. Aquest és el cas de *Parapapio broomi*, que presenta patrons de microdesgast indistingibles a Makapansgat i a Sterkfontein,

indicadors de dieta mixta. Els *Theropithecus* fòssils presenten una gran homogeneïtat, però una variabilitat alimentària superior a la dels gelada actuals. Altres, com *Gorgopithecus major*, presenten patrons de microdesgast típicament folívors i similars als de l'actual *Colobus guereza* (El-Zaatari et al., 2005).

Finalment, l'anàlisi del patró de microestriació vestibular de 10 individus de l'homínid *Australopithecus afarensis* (Galbany et al., 2006c) mostra una gran homogeneïtat, similar a l'obtinguda en estudis anteriors basats en el patró de microdesgast dental de les facetes oclusals (Puech et al., 1983), i un patró molt proper al de *Papio anubis* i els goril·les del Camerun, tal com s'observa a l'anàlisi discriminant (Figura 4.9.3). Es podria interpretar que aquests homínids tenen una dieta formada bàsicament per aliments fibrosos al llarg de tot l'any amb la incorporació ocasional de fruits, similar a la dels primats de sabana i de bosc tancat alhora.

En cap cas el patró vestibular de microestriació d'*Australopithecus afarensis*, és proper al de *Pan troglodytes verus* o *Gorilla gorilla gorilla* del Congo, Guinea Equatorial o Gabon. Aquestes poblacions de goril·les ocupen hàbitats en mosaic entre boscos i sabanes i altres zones obertes, on consumeixen un gran nombre d'aliments fibrosos i abrasius de manera estacional. Aquests aliments, anomenats clau o *fallback food*, els aporten el mínim necessari de nutrients per passar l'època d'escassetat (Kortlandt, 1983; Rogers et al., 1990, 1994; Tutin & Fernández, 1994; Tutin et al., 1997; Remis et al., 2001; Rogers et al., 2004). El patró característic d'*Australopithecus afarensis* suggereix que no haurien explotat estacionalment recursos molt fibrosos, tals com els aliments claus o *keystone foods* o, si ho feien, hauria estat de forma ocasional. La seva dieta estaria basada principalment en recursos obtinguts al bosc i alhora a la sabana durant tot l'any, com ara fulles, escorces i fruita. Ryan & Johanson (1989) i Ungar (2004) també van concloure que la dieta d'aquesta espècie diferiria força de la dieta dels ximpanzés actuals respecte els aliments estacionals i que consumirien recursos vegetals del bosc i de la sabana alhora, incloent llavors, arrels i rizomes. Altres estudis arriben a conclusions similars, indicant que *Australopithecus afarensis* estaria adaptat als recursos tròfics durs, cruixents i abrasius, tot i que preferiria ingerir fruits madurs i rics en sucre

quan fos possible (Picq, 1990; Teaford & Ungar, 2000). Scott et al. (2005), amb l'ús de noves tecnologies d'anàlisi fractal sensible a escala (vegeu apartat 5.6), conclouen que la variabilitat de l'abrasió dental dels *Paranthropus* i els *Australopithecus* se solapen i que, per tant, les diferències alimentàries entre ambdues espècies serien baixes i podrien estar relacionades amb els microhàbitats utilitzats, l'estacionalitat o el consum d'aliments clau.

Bonnefille et al. (2004) han analitzat els pòl·lens antics a Hadar i obtenen conclusions que coincideixen amb els resultats obtinguts en el present treball, indicant que *Australopithecus afarensis* tindria realment un ampli ventall d'econínxols per explotar i que no utilitzaria un únic bioma, com el bosc. Aquests homínids serien capaços d'acomodar-se a una gran variabilitat climàtica, amb condicions ecològiques canviants, independentment del seu volum encefàlic o la fabricació d'eines de pedra.

Altres estudis, basats en tècniques diferents, també han intentat determinar la dieta de diverses espècies d'homínids fòssils. Aquest és el cas dels treballs basats en isòtops de carboni d'*Australopithecus africanus* i *Paranthropus robustus* de diversos jaciments Sud-africans (Sponheimer & Lee-Thorp, 1999; Sponheimer et al., 2005b). Aquests autors conclouen que les dietes d'ambdues espècies serien molt similars, bàsicament d'origen vegetal, amb predominància de plantes de tipus C4, com ara gramínies, consumint les llavors i les arrels, i també aliments d'origen animal, com ara ous d'ocells, llangardaixos, rosegadors o antílops joves. Un altre tipus d'aliment ingerit podrien haver estat plantes de les famílies *Euphorbiaceae* i *Aloaceae*, que presenten valors de <sup>13</sup>C similars a les plantes C4, tot i que són molt escasses en l'entorn ecològic sud-africà. Aquestes plantes, tot i la seva toxicitat, també són utilitzades per papions i humans actuals (Codron, 2003; Peters & Vogel, 2005). Ambdues espècies d'australopitecins, doncs, basarien la seva dieta en grans quantitats de plantes C4, poc nutritives, tal i com farien avui dia els papiònids *Theropithecus gelada*, amb un complement de proteïna animal.

Un grup de recerca independent coincideix plenament en la conclusió final que *Australopithecus africanus* s'alimentaria principalment de plantes del tipus C4 (Peters & Vogel, 2005). Els aliments suggerits per aquests autors, com a part de la dieta d'aquests homínids, és llarga i diversa, però coincideix força

amb la dels altres estudis (Sponheimer & Lee-Thorp, 1999; Sponheimer et al., 2005b). Les principals plantes C4 són espècies herbàcies de zones obertes de les famílies *Poaceae* i *Gramineae*, de les quals s'aprofiten les llavors i els rizomes. Un altre aport podrien ser les fulles dels papirs i altres *Cyperaceae* de les vores dels rius i llacs, i també *Euphorbiaceae* i *Amaranthaceae*. També cal considerar els animals que s'alimenten d'aquestes plantes, com són nombroses espècies d'invertebrats, tortugues i altres rèptils, alguns ocells passeriformes i les seves postes, rosegadors i fins i tot petits i grans ungulats, com antílops pasturadors o nyus (Peters & Vogel, 2005). Laden & Wrangham (2005) aporten noves dades sobre els possibles aliments consumits per aquests homínids i proposen un consum diferents al dels ximpanzés actuals, sobretot òrgans de reserva vegetals, com ara tubercles i rizomes, que funcionarien com a aliments clau, tot i que Hatley & Kappelman (1980) ja s'havien pronunciat en aquest mateix sentit. Aquestes dades es basen en l'anàlisi de les adaptacions dentals i masticatòries dels homínids en comparació als *Hominoidea* africans, en els canvis en la morfologia dental en els *Australopithecus* al registre fòssil, en l'evidència paleoecològica, que mostra com des del Miocè superior s'han anat estenent els hàbitats rics en plantes que acumulen òrgans de reserva, i, finalment, en la coexistència al registre fòssil dels homínids amb nombroses espècies de rosegadors que s'alimenten principalment d'arrels (Lade & Wrangham, 2005).

Nombrosos investigadors i diverses metodologies, com l'anàlisi d'isòtops de carboni, la revisió del registre fòssil i paleoecològic i la morfologia dental, així com els estudis del patró de microdesgast dental de les facetes oclusals i l'actual treball basat en el patró de microestriació de les superfícies dentals vestibulars, apunten dades que en general són coincidents. Tots ells suggereixen que els australopitecins Plio-Pleistocènics presentarien dietes vegetals, sobretot basades en gramínies i també tubercles, rizomes i arrels, així com fulles de plantes C4, amb un aport de nutrients menor que el que tindria la dieta dels ximpanzés actuals, basada sobretot en fruits, i també en fulles, però compensada en els australopitecins per un aport important de proteïnes d'origen animal, suficient per permetre una forta encefalització i una major complexitat social (Aiello & Wheeler, 1995; Milton, 1999).



Pel que fa als estudis de microdesgast dental d'altres homínids fòssils i la interpretació de la seva dieta, Ungar et al. (2006) van analitzar els patrons de microdesgast de les superfícies oclusals de nombrosos espècimens dels primers representants del gènere *Homo*, incloent-hi les espècies *Homo habilis*, *Homo erectus* i *Homo sp.* indeterminats sud-africans (membres 1 de Swartkrans i 5C de Sterkfontein). Els seus patrons de microdesgast van ser comparats amb els d'altres primats actuals i algunes poblacions humanes actuals, mostrant una gran variabilitat intragrupal i intergrupala per totes les variables analitzades (microestriacions i forats). Els autors van suggerir que els primers representants del gènere *Homo* haurien tingut una gran versatilitat en el consum d'aliments, tot i que cap dels *Homo* analitzats presentaria una forta especialització en el consum d'aliments abrasius. *Homo erectus* i els espècimens del membre 1 de Swartkrans (*Homo sp.*) presenten un nombre més elevat de forats a l'esmalt dental que no pas *Homo habilis* i els espècimens del membre 5C de Sterkfontein (*Homo sp.*). Aquests resultats indicarien que, tot i la diversitat de possibles aliments entre els primers humans, *Homo erectus* i el membre 1 de Swartkrans (*Homo sp.*), consumirien una proporció més elevada d'aquests aliments abrasius que no pas els altres homínids, segurament de manera estacional (Ungar et al., 2006).

Aquests resultats són poc comparables amb els obtinguts en el present treball perquè es refereixen a espècies diferents, però indiquen que és possible utilitzar el patró de microestriació dental dels primats actuals per interpretar la dieta dels nostres avantpassats, com a mínim per determinar el grau d'abrasivitat de la seva dieta. Aquests estudis aporten informació que permetrà reforçar o refutar les diferents hipòtesis de les estratègies tròfiques al llarg de l'evolució humana. Sembla ser que aquests primers *Homo* s'alimentaven bàsicament de vegetals i, possiblement, amb un aport sistemàtic de carn a la dieta, però no exclusiu ni en grans quantitats. A la present Tesi Doctoral concloem que *Australopithecus afarensis* consumia aliments durs i fibrosos tot l'any, amb una possible inclusió de fruits i també de proteïnes d'origen animal, tal com ho farien primats de sabana i de bosc tancat alhora. És a dir, aquests homínids ja eren capaços d'explotar un ampli ventall de biomes i es podien acomodar a una gran diversitat climàtica. La possibilitat d'ocupar i explotar simultàniament ambients de bosc tancat i zones obertes de sabana podria ser

una de les claus de l'èxit evolutiu dels nostres primers avantpassats homínids. En aquest procés adaptatiu, la locomoció bípeda possiblement ha jugat un paper important ja que, tot i que s'origina en medis forestals, pot representar un avantatge qualitatiu per explotar les zones més obertes. Aquesta versatilitat, que és present a pocs organismes, va continuar al llinatge del nostre gènere, amb una estratègia ecològica similar i una dieta bàsicament vegetal i diversa, explotant tot allò que el medi els oferia, però no pas basada exclusivament en preses animals, tot i que això pot contradir en part la hipòtesi del cervell costós de Leslie Aiello (Aiello & Wheeler, 1995; Aiello, 1997). La mateixa versatilitat i adaptabilitat, herència dels *Australopithecus*, va ser la que va possibilitar l'expansió i ocupació de nous territoris. Encara falta per explicar, però, quin paper va jugar l'ingesta de carn en el procés d'encefalització del nostre llinatge evolutiu, tot i que no sembla que fos exclusiva ni tan important com s'ha apuntat.

## **5.6 Perspectives de futur: noves tècniques i nous estudis**

Encara queda molt per fer i queden moltes preguntes per respondre. Aquest és el procés habitual en Ciència: les noves respostes aporten noves preguntes. L'anàlisi del patró de microdesgast dental en superfícies bucals ofereix noves dades sobre les adaptacions alimentàries de primats fòssils i les poblacions de primats actuals en llibertat aporten informació valuosa sobre la variabilitat poblacional dels patrons de microdesgast dental en relació amb la dieta observada directament al camp, tot avaluant la variabilitat estacional i el paper que juguen els aliments clau sobre l'abrasió de l'esmalt.

Les noves preguntes, però, es poden respondre també amb noves tècniques d'estudi. L'anàlisi de la variabilitat del patró de microdesgast dental, ja sigui a les facetes oclusals o a les superfícies vestibulars, s'ha basat fins ara gairebé exclusivament en imatges obtingudes amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat (SEM). Aquesta anàlisi implica un cert grau de subjectivitat a l'hora de decidir quins són els trets microscòpics presents a les imatges i això comporta un cert grau d'error en la mesura d'aquests patrons, tant a nivell intraobservador com interobservador (Grine et al., 2002; Galbany et al., 2005a). A més, la imatge obtinguda amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat, té un gran nombre de paràmetres a considerar i a estandarditzar, com ara l'ús

dels electrons secundaris en comptes dels retrodifosos, el voltatge utilitzat, així com la distància de treball, entre d'altres, que poden afectar al resultat final (Galbany et al., 2004a).

L'ús de noves tècniques automàtiques o semiautomàtiques per a la mesura del patró de microdesgast hauria de possibilitar l'obtenció de dades objectives que expliquin la tipologia del patró de microdesgast dental. En aquest sentit, s'estan desenvolupant nombroses tècniques basades en l'adquisició automàtica d'informació.

En primer lloc, Peter S. Ungar i col·laboradors han adaptat una metodologia basada en l'anàlisi fractal sensible a escala d'imatges, tal i com ja han realitzat altres investigadors amb anterioritat, per mesurar la variabilitat de la rugositat d'estructures diverses com superfícies metàl·liques o de la pell (Brown & Savary, 1991; Brown et al., 1993, 1998; Articus et al., 2001; Wilhelm et al., 2002). Aquesta nova metodologia s'ha aplicat a l'estudi del patró de microdesgast dental de superfícies oclusals mitjançant la captació d'imatges amb Microscopi Confocal d'Escombrat (Ungar et al., 2003). L'anàlisi fractal sensible a escala permet quantificar de manera objectiva els patrons de microdesgast dental i, a diferència de les anàlisis realitzades amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat, ho fa en tres dimensions. Les primeres proves es van realitzar en facetes oclusals de dues espècies de bòvids africans, un antílop ramonejador (*Tragelaphus scriptus*) i un pasturador de sabana (*Connochaetes taurinus*), i en el caputxí, una espècie de primat americà (*Cebus apella*) amb una dieta que es caracteritza per la seva gran duresa. Els resultats mostren diferències significatives entre els diferents patrons de desgast de totes tres espècies, fins i tot entre les dues espècies de bòvids. Sembla que aquesta tècnica podria aportar noves dades objectives en l'estudi dels patrons de microdesgast dental (Ungar et al., 2003). El mateix grup d'investigadors ha publicat recentment un nou treball basat en aquesta tècnica aplicada a la interpretació de la dieta d'homínids fòssils (Scott et al., 2005). Les conclusions d'aquest estudi indiquen que existeix una superposició de la variabilitat d'abrasió entre les dues espècies d'homínid sud-africanes, *Paranthropus robustus* i *Australopithecus africanus*, i que les diferències alimentàries entre ambdues serien baixes. Es tracta, doncs, d'una metodologia que ofereix una solució a l'anàlisi dels patrons

de microdesgast dental i ahora permet la visualització de les superfícies d'esmalt dental en visió panoràmica i 3D. Encara que es troba en fase preliminar i queda molt per fer, pot arribar a ser una bona eina per interpretar la dieta dels nostres avantpassats de manera més objectiva (Ungar et al., 2003). Entre d'altres, quedaria per resoldre la fiabilitat d'aquesta metodologia en la discriminació de patrons d'erosió *post-mortem*.

En aquest sentit, Alejandro Pérez-Pérez i col·laboradors estan desenvolupant metodologies similars per aplicar al patró de microdesgast dental en superfícies d'esmalt vestibular. La metodologia utilitzada, també en fase de proves, es basa en la utilització d'un Microscopi Interferomètric per captar informació topogràfica de les superfícies d'esmalt. Les imatges obtingudes poden ser tractades amb un programari específic i visualitzades en múltiples formats mitjançant l'aplicació de filtres. Aquesta tècnica permet mesurar la rugositat de la superfície analitzada, que pot indicar el nivell d'abradió de cada dent. Un primer treball (Galbany et al., 2005c) ha permès comparar les rugositats de diferents dents afectades, en major o menor mesura, per un àcid. L'experiment *in vitro*, realitzat sobre diverses dents humanes actuals en bon estat de preservació, mostra com un àcid feble erosiona l'esmalt superficial, detectable amb el Microscopi Electrònic d'Escombrat i també amb el Microscopi Interferomètric. Les imatges interferomètriques presenten diferències entre elles (Figura 5.6.1) que es reflecteixen en els valors de rugositat calculats. La dent original, abans de ser tractada amb l'àcid, mostra un patró de microdesgast amb més relleu. El relleu, però, es perd progressivament a mesura que l'àcid actua i els valors de rugositat incrementen.

Es va realitzar un segon experiment d'erosió àcida de l'esmalt amb l'objectiu d'analitzar com afecta l'àcid estomacal de grans carnívors a l'esmalt dental. Es van subministrar amb la dieta diverses dents a carnívors del Parc Zoològic de Barcelona. Malauradament només es va recuperar una dent després de la seva digestió per part d'una pantera (*Panthera pardus*). Aquesta dent es va analitzar amb el SEM (Figura 5.6.2) i amb el Microscopi Interferomètric. Novament, les reconstruccions 3D (Figura 5.6.2), i els valors obtinguts de rugositat, ens mostren un increment de la rugositat general després de la digestió i una pèrdua de trets microscòpics del patró de microdesgast dental.

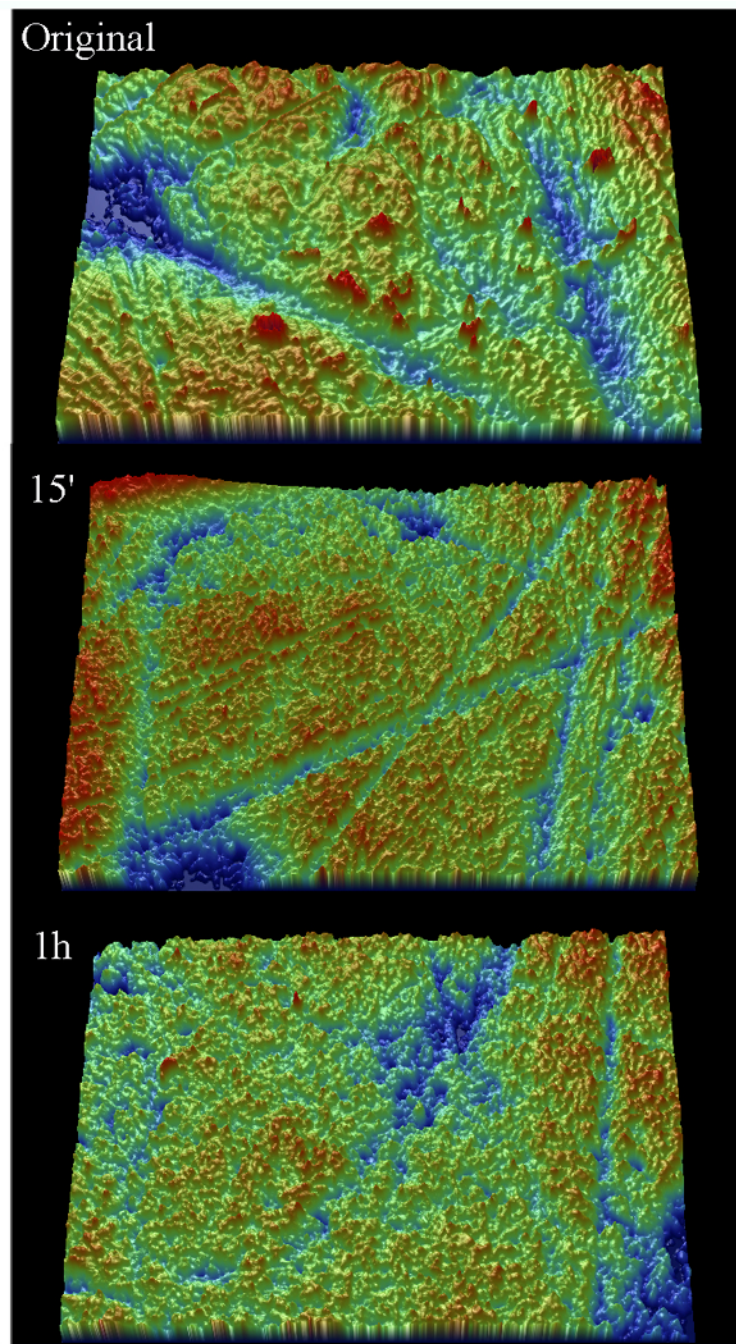


Figura 5.6.1. Reconstrucció 3D obtingudes amb Microscopi Electrònic Interferomètric d'una superfície d'esmalt ben preservada que un àcid ha erosionat gradualment al llarg del temps.

La mateixa metodologia ha estat testada en superfícies d'esmalt ben preservat de primats *Hominoidea* i en homínids fòssils d'*Australopithecus anamensis*, *A. afarensis* i *A. africanus*, amb patrons de microestriació ben preservats (Estebaranz et al., 2006a,b). L'anàlisi interferomètric de la rugositat



de nombroses dents i del seu patró de microestriació mitjançant SEM mostren una correlació estadísticament significativa entre les dues variables. A més, s'ha detectat una estreta relació entre l'estat de conservació de les dents i la rugositat de l'esmalt. Inicialment hi ha una pèrdua de rugositat entre les dents perfectament preservades i les lleugerament abrasionades; però en dents moderadament abrasionades es produeix un increment de la rugositat, seguit d'una nova disminució a les dents totalment erosionades.

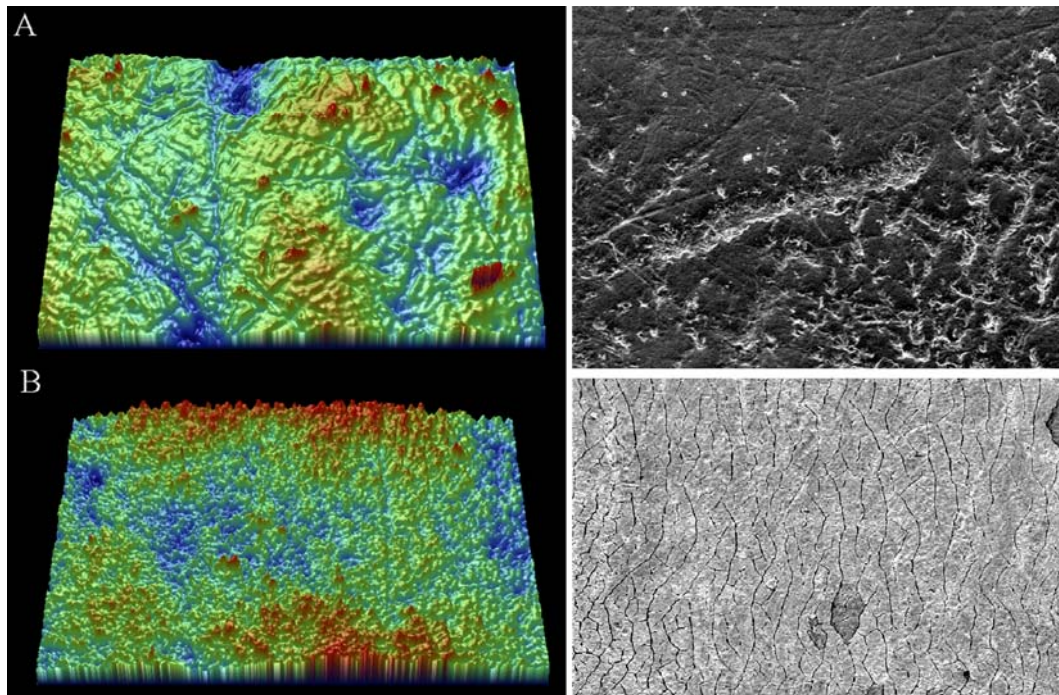


Figura 5.6.2. Reconstruccions 3D obtingudes amb Microscopi Interferomètric i imatges obtingudes amb Microscopi Electrònic d'Escombrat d'una superfície d'esmalt ben preservada (A) i de després de la seva digestió per part d'un carnívor (*Panthera pardus*) (B).

Així doncs, mentre es realitzen noves anàlisis a diferents magnificacions per determinar com es veu afectada la rugositat de les superfícies d'esmalt i la seva relació amb el patró de microestriació dental, els resultats obtinguts amb aquesta nova tècnica mostren com un valor objectiu, la rugositat, que es un bon indicador de l'estat de conservació de l'esmalt dental, i per tant de la conservació del patró de microestriació dental, permet prendre decisions sobre si cal o no analitzar aquella dent en funció de l'estat de conservació de l'esmalt (Estebarez et al., 2006a,b).

La presència de pàtina sobre l'esmalt, que també afecta a la visualització del patró de microestriació dental, tot i que es pot detectar a simple vista, també es pot arribar a quantificar mitjançant les noves tècniques automàtiques d'anàlisi d'imatges (Carter et al., 2004). Aquesta quantificació podria esdevenir una eina diagnòstica prèvia que permeti acceptar o rebutjar aquella dent per a l'anàlisi del seu patró de microestriació vestibular.

Paral·lelament als estudis de desgast dental, nombrosos equips d'investigadors estan innovant metodologies per a l'estudi de la morfologia dental, la seva mida i la mida de les seves cúspides. Els estudis de mida dental basats en el càlcul de l'àrea oclusal total han permès una millor aproximació a la mida real de les dents, així com l'obtenció del percentatge real d'exposició de dentina (Estebaranz et al., 2004; Galbany et al. 2006a; Galbany & Pérez-Pérez, 2006). Jernvall & Selänne (1999) han analitzat superfícies dentals, originals i motlles, amb sistemes d'escanejat d'alta resolució anomenats DEM o *Digital Elevation Model*, que permeten visualitzar les superfícies en perspectiva i 3D. Al mateix temps, les dades obtingudes poden ser transferides a un programari GIS o Sistema d'Informació Georeferenciada, que pot interpretar la morfologia.

Altres estudis morfològics dels patrons de cúspides, que es basen també l'escanejat topogràfic en 3D a partir d'un làser i en l'anàlisi GIS, permeten obtenir nombroses variables, com ara la mida de les cúspides, el seu volum i pendents, o el volum de la conca interna ubicada entre les cúspides (Flynn Zuccotti et al., 1998; Ungar & Williamson, 2000; M'Kirera & Ungar, 2003; Ungar, 2004), així com dades sobre el macrodesgast oclusal, tal i com s'ha realitzat en primats americans com *Alouatta palliata* (Dennis et al., 2003, 2004). Aquests estudis també es poden realitzar a partir de les dades obtingudes amb altres aparells que realitzen escanejats 3D a diverses resolucions a partir del contacte d'una agulla amb les superfícies, com ara el Roland Picza Scanner, que està en procés de proves per part de membres del grup de recerca del Dr. Alejandro Pérez-Pérez a la Universitat de Barcelona.

Finalment, les anàlisis morfològiques en dents es poden complementar amb els nous estudis de morfometria geomètrica aplicats a les corones dentals. Aquestes anàlisis, cada cop més utilitzades en estudis d'Antropologia Física, permeten estudiar la variabilitat no només de la mida de nombroses

estructures, sinó de la forma. Ja s'han realitzat diversos treballs en cranis humans (González-José et al., 2003; Martínez-Abadías et al., 2006) i altres sobre la disposició de les cúspides en dents de *Tupaia*, de l'Ordre *Scandentia*, un grup emparentat amb els primats, per tal de simular l'evolució de la complexa morfologia dental en aquest grup mitjançant les representacions geomètriques obtingudes a partir de *landmarks* i *outlines* (Polly, 2004). Els resultats d'aquestes anàlisis suggereixen que realment aquestes tècniques poden reconstruir les filogènies dels grups. Robinson et al. (2002), fins i tot, han realitzat estudis sobre el posicionament dels *landmarks* a les diverses estructures de les corones dentals, considerant les diferents superfícies a analitzar, per tal de veure si realment la seva posició representa la forma real de la dent.

Pel que fa a l'estudi de dents humanes, Martínón-Torres et al. (2006a,b) han realitzat un estudi pioner sobre la variabilitat de la forma de la superfície oclusal de les segones premolars (Pm4) en fòssils humans antics provinents de Gran Dolina i Sima de los Huesos, a Atapuerca. Els resultats indiquen que la forma de la corona en norma superior i la disposició de les cúspides d'aquests homínids són trets polimòrfics i estan relacionats. També s'han detectat diferències en aquest llinatge respecte els humans moderns. *Homo heidelbergensis* presenta dents amb polígons oclusals més estrets i una combinació de trets plesiomòrfics, com ara asimetria general i un talònid estès, mentre que els humans actuals presenten superfícies oclusals més arrodonides amb un talònid reduït. Aquesta tècnica mostra un gran potencial que podrà aportar molta informació sobre taxonomia i filogènia, i desenvolupament ontogenètic, quan sigui aplicada a mostres dentals més grans i a noves espècies.