



UNIVERSIDAD DE BURGOS
Escuela de Doctorado

Histología dental de los homínidos de
la sierra de Atapuerca (Burgos, España)
y patrón de estrategia de vida

TESIS DOCTORAL
MARIO MODESTO MATA

DIRECCIÓN:

JOSÉ MARÍA BERMÚDEZ DE CASTRO RISUEÑO
M. CHRISTOPHER DEAN



BURGOS, 2019





UNIVERSIDAD DE BURGOS
Escuela de Doctorado

Doctorado en Evolución Humana, Paleoecología del Cuaternario
y Técnicas Geofísicas aplicadas a la Investigación

Burgos, 2019

Histología dental de los homínidos de la sierra de Atapuerca (Burgos, España) y patrón de estrategia de vida

Tesis Doctoral

Mario Modesto Mata

Dirigida por:

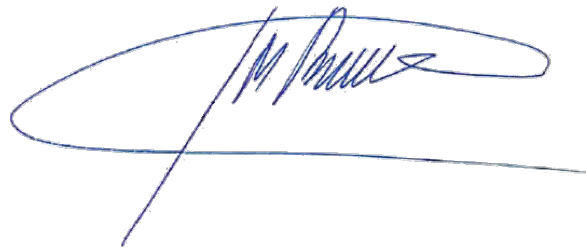
Dr. José María Bermúdez de Castro Risueño
Dr. M. Christopher Dean



D. JOSÉ MARÍA BERMÚDEZ DE CASTRO RISUEÑO, Doctor en Ciencias Biológicas, Codirector del Proyecto Atapuerca y Coordinador del Programa de Paleobiología de Homínidos del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana, y **D. M. CHRISTOPHER DEAN**, Profesor Emérito de Anatomía de la University College London, Professorial Research Associate de la University College London y Calleva Dental Histologist, Earth Sciences, Centre for Human Evolution Research, Natural History Museum, London,

HACEN CONSTAR:

Que el presente trabajo de investigación titulado “*Histología dental de los homínidos de la sierra de Atapuerca (Burgos, España) y patrón de estrategia de vida*”, llevado a cabo por **D. MARIO MODESTO MATA** dentro del *Programa de Doctorado Interuniversitario de Evolución Humana, Paleoecología del Cuaternario y Técnicas Geofísicas Aplicadas a la Investigación*, ha sido dirigido bajo nuestra tutela y a nuestro juicio reúne los requisitos para su defensa y aprobación, presentándose en formato de “compendio de publicaciones” con opción a la mención de “Doctor Internacional”.



Fdo: D. José María Bermúdez de Castro Risueño



Fdo: D. M. Christopher Dean



Tabla de contenidos

1	Cita	9
2	Agradecimientos	11
3	Resumen	13
3.1	Castellano	13
3.2	English	13
4	Acrónimos	15
5	Introducción	17
5.1	Desarrollo dental y ontogenético	17
5.2	Patrón de estrategia vital	18
5.3	Etapas del desarrollo y crecimiento humano	19
5.4	Odontogénesis	21
5.5	Estructura del esmalte	25
5.6	Breve reseña histórica	33
5.7	Sierra de Atapuerca	41
5.8	Hipótesis	44
6	Material y método	47
6.1	Contaje de perikymata	47
6.1.1	Material	47
6.1.2	Método	49
6.2	Estimación de la periodicidad	52
6.2.1	Material	52
6.2.2	Método	53
6.3	Patrón de desarrollo dental	56
6.3.1	Material	56
6.3.2	Método	58
6.4	Análisis estadísticos y escritura de la tesis	59
7	Resultados	61
7.1	Perikymata: número y distribución	61
7.1.1	Patrón de distribución de los perikymata	63
7.1.2	Análisis de componentes principales en los deciles cervicales	68
7.1.3	Diferencia en el número de perikymata por decil	72
7.1.4	Diferencia en el número total de perikymata	73
7.1.5	Conteos totales de perikymata	75
7.2	Periodicidad	76
7.2.1	Determinación sobre número mínimo de individuos de TD6 y SH	78
7.3	Desarrollo dental relativo	80
8	Discusión	85
8.1	Evolución en mosaico	85
8.2	Estrategia vital y desarrollo ontogenético	89
8.3	Tiempo de formación de las raíces	92

8.4	Tiempo de formación del esmalte cuspal	92
8.5	Relaciones filogenéticas	93
8.6	Contrastación de hipótesis	93
8.6.1	Hipótesis 1	93
8.6.2	Hipótesis 2	93
8.6.3	Hipótesis 3	94
8.6.4	Hipótesis 4	94
9	Conclusiones	95
9.1	Castellano	95
9.2	English	96
10	Publicaciones	98
10.1	Artículos en revistas SCI	98
10.1.1	Artículo 1	98
10.1.2	Artículo 2	122
10.1.3	Artículo 3	134
10.2	Capítulos de libros	146
10.2.1	Capítulo 1	146
11	Congresos científicos	161
11.1	Póster 1. 2013 SEAF. Bilbao (España)	162
11.2	Podium 1. 2014 UISPP. Burgos (España)	164
11.3	Póster 2. 2014 UISPP. Burgos (España)	166
11.4	Póster 3. 2016 ESHE. Madrid (España)	168
11.5	Póster 4. 2017 SEAF. Barcelona (España)	170
11.6	Póster 5. 2017 ISDM-IAPO. Burdeos (Francia)	172
11.7	Póster 6. 2018 ESHE. Faro (Portugal)	174
12	Anexo 1: Metodología de reconstrucción	177
12.1	Introducción y objetivos	177
12.2	Metodología previas	177
12.3	Método de reconstrucción	177
12.3.1	Microtomografía computarizada de dientes sin desgastar	179
12.3.2	Plano de referencia en incisivos y caninos	180
12.3.3	Plano de referencia en premolares y molares	180
12.3.4	Generación de las ecuaciones de regresión	181
12.4	Validación estadística	181
12.4.1	Tamaño de la muestra de los dientes usados para construir los modelos	182
12.4.2	Validación sobre dientes de SAP	183
12.4.3	Validación sobre dientes de TD6 y SH	183
13	Anexo 2: Script de ImageJ / Fiji	187
14	Material suplementario	189
14.1	Tablas suplementarias	189
15	Referencias	197
	Literatura citada	197

1 Cita

Así es el tema de la violencia.

La técnica de la violencia se desarrolló por primera vez dos millones de años antes de Cristo: El Australopithecus se fue desarrollando con los primates, que no poseían la capacidad de hablar, pero que, en todo caso, inventaron el Tomahawk y se bombardearon unos a otros.

Esta práctica contribuye al crecimiento del cerebro, otra arma de gran utilidad, sí. El asesinato se inventó incluso antes de que el hombre empezara a pensar.

Ahora, por supuesto, se conoce al hombre como animal racional.

La Carrera de la Muerte del Año 2000. Voz en Off (1975)



2 Agradecimientos

Voy a comenzar con una cita del filósofo español José Ortega y Gasset publicada en su libro *Meditaciones del Quijote* en 1914: *Yo soy yo y mi circunstancia, y si no la salvo a ella no me salvo yo*. Estas palabras pueden traducirse de un modo muy ajustado en términos biológicos: *El fenotipo es el resultado de la combinación del genotipo más el ambiente*. Obviamente uno no nace y crece en un ambiente aislado, sino que es el resultado de la suma de su yo personal (genotipo) más las personas y experiencias que le han acompañado en su trayectoria vital (ambiente). Y es a esta última parte a la que voy a hacer alusión.

Al igual que sucede cuando se intentan ver patrones de comportamiento analizando un océano de números, he preferido hacer un esfuerzo de síntesis para ver grandes paquetes de personas que me han influenciado. De este modo, también quiero ser lo más inclusivo posible. Y siguiendo con los ejemplos biológicos, no se me ocurre mejor forma que una célula. Hagamos como la nave de *Cosmos* y viajemos al interior de nuestra célula eucariota.

Nuestro viaje arranca, dónde si no, en el núcleo celular. Lógicamente el núcleo celular está compuesto por mi familia: mis padres (Mari José y Gregorio) y mi hermano (Sergio). Me han apoyado siempre, directa o indirectamente, en que realizara mis sueños, sin ponerme nunca ningún obstáculo. Mención especial merecen mis dos directores de tesis, José María Bermúdez de Castro y Christopher Dean, que han sido mi baluarte y mi piedra angular sobre la que pivotar todos estos años. Podría definirlos como los nucleótidos del ADN situados en el interior del núcleo. Sin embargo, los nucleótidos por sí solos no son capaces de relacionarse. Por lo tanto, ¿cómo se han estructurado estos nucleótidos en cadenas más complejas? La respuesta es muy sencilla: el Grupo de Antropología Dental (GAD) del CENIEH ha sido, sin duda, el responsable de que esos nucleótidos se ensamblaran satisfactoriamente formando la archiconocida doble hélice del ADN. Y este fabuloso GAD está formado por María Martín-Torres, Cecilia García, Marina Martínez de Pinillos y Laura Martín-Francés, además de José María Bermúdez de Castro.

En el interior del núcleo celular destaco también, como si fueran polimerasas y ARN mensajeros, a todas las personas que participan en las excavaciones de los yacimientos de los que he tenido la fortuna de estudiar material. De los increíbles yacimientos de Atapuerca (Eudald Carbonell, Robert Sala, Juan Luis Arsuaga, Ignacio Martínez, Ana Gracia, Rosa Huguet, Palmira Saladié, Xose Pedro Rodríguez, Marcos Terradillos, Ruth Blasco, Jordi Rosell, Isabel Cáceres, Isabel Expósito, Ana Pantoja, Adrián Pablos, Nohemí Sala, Josep Maria Vergès, Andreu Ollé... y un larguísimo etcétera que sería imposible de enumerar aquí a no ser que ocupara la mitad de la tesis) y de los yacimientos que llevamos los Primeros Pobladores de Extremadura (Toni Canals, Antonio Rodríguez, Juan Marín, Isabel Cánovas, Victoria Aranda, Paolo Donadei, Dolores Mejías, Francisco Vadillo, Lucía Bermejo, Isidoro Campaña...). Muchos de ellos se han convertido en verdaderos amigos. Aunque con todos ellos, sin excepción, he aprendido a ser persona y ser perseverante en la forma de trabajar. Es una grandísima familia de la que me siento superorgulloso de pertenecer.

También se encuentran en el núcleo todos mis amigos de Burgos (Juan Antonio Espinosa, Bruno Sousa, Mattia Frassetto, y los hijos de los nodos Walo y Cronoser, así como a los componentes de BurgoSwing), mis amigos y compañeros del CENIEH (Sofía Pereira, Annapaola Fedato, Emiliano Bruner, Virginia Martínez, Gizeh Rangel, Andoni Tarrío, Carlos Pérez, Joseba Rios, Claudia Álvarez, Ana Álvaro, Mikel Garagarza, Theodoros Karampaglidis, Laura Sánchez, Guillermo Rodríguez, Mathieu Duval, Guillermo Zorrilla, Olalla Prado, Marco Vidal, Belén Notario), mis amigos de Getafe (Pitu & Nuria, Sules, Sheila, Peinado, Jaime, Roberto, Fernando, Gabri, Dani & Sara, Juanlu, Rodrigo...), Londres (Mike Hanks, Shruti, Annabelle...) de Bohonal de Ibor (Juanjo, Jairo, Tamara, Susana, Javi, Freddy, Adrián... aunque es cierto que llevo años separado de vosotros no os he olvidado, valga esta frase como disculpa por mi ausencia tan prolongada) y de la carrera de Biología de la UCM (Darío, Marcos, Toni, Miguel, Ingala,

Ellyon, Juanma, Kus, Alex Sotillo, Alex Prieto, Azpe, Álvaro, Elena, Olimpia, Soraya...). Siguiendo en el interior del núcleo se encuentra, como es obvio, Davinia Moreno, mi compañera de viaje que siempre me ha ayudado (y soportado) en estos últimos años de tesis. Una mención especial se merece el SESHI (*¿Son Estos Sus Hijos?*), grupo de amigos singular que ayudaban a pasar las noches frías burgalesas viendo peliculones de serie Z y poniendo notas de humor infinito en nuestras *Cinesessions*.

Como orgánulos fuera del núcleo celular eucariótico, pero navegando en el interior del citoplasma, se encuentran todas aquellas personas con las que he compartido algún momento de mi vida que me han aportado sabiduría y confianza. Rodrigo Lacruz, Tim Bromage, Alejandro Romero, Alejandro Pérez-Pérez, Marina Lozano, Fernando Ramírez Rozzi, Helen Liversidge, Holly Smith, Yann Heuzé, Xing Song, Priscilla Bayle. A Rebeca García y Yuliet Quintino por facilitarme el trabajo con el teorema de Bayes y trabajar con sus ortopantomografías. A Debbie Guatelli-Steinberg y Donald Reid por haberme permitido ver los datos de Neandertales de sus publicaciones. Como si de mitocondrias se trataran, dando energía a la célula, mi sustento económico ha tenido dos pilares esenciales: la Fundación Atapuerca y la Consejería de Educación de la Junta de Castilla y León junto con Fondos Europeos (BOCYL-D-02102014-10).

Los microtúbulos del citoplasma, acordarán conmigo los que bien me conocen, debería recaer sobre el software. Y no cualquiera. Sino el software libre. Gran modelo colaborativo mundial que me ha permitido realizar, hasta el día de hoy, todos mis sueños. Y que además es un ejemplo de cómo debería funcionar la Ciencia: abierta y colaborativa, dispuesta siempre a mejorar.

Al igual que una célula no es nada sin sus orgánulos, un diente no es nada sin su boca, y un perikyma no es nada sin su Retzius, yo no soy nada sin todos vosotros. A todas mis células, a todas mis líneas circadianas de crecimiento, muchísimas gracias.

Seguro que se me olvida alguien. De esas ausencias, no premeditadas, me hago el único responsable.
Burgos, enero 2019

3 Resumen

3.1 Castellano

El estudio de las líneas de crecimiento del esmalte (perikymata o periodicidad entre estrías de Retzius, entre otras) ha sido parcialmente exitoso a la hora de responder preguntas taxonómicas, pero también se ha visto obstaculizado por el tamaño reducido de la muestra, el desgaste de los dientes, el desconocimiento de las periodicidades entre perikymata y la falta de datos para todos los tipos de dientes.

El desarrollo dental de los australopitecos y de los primeros representantes del género *Homo* era más rápido que en humanos modernos. Estudios previos sobre la dentición anterior de *H. antecessor* y los homínidos de la Sima de los Huesos indicaban que los tiempos de formación del esmalte eran más rápidos que en *H. sapiens*, y que los Neandertales eran más rápidos que ninguna de estas poblaciones. Sin embargo, en este trabajo no se estudiaron las periodicidades entre estrías de Retzius ni los perikymata de premolares y molares. Además, el desarrollo relativo de varios homínidos de Atapuerca, tanto de *H. antecessor* como de Sima de los Huesos, mostraban un avance en el desarrollo de los molares.

En esta investigación estudiamos el número de perikymata y su distribución en todas las piezas dentales, la periodicidad entre estrías de Retzius y el desarrollo dental relativo empleando el teorema de Bayes de los homínidos de Atapuerca (Burgos, España). Concretamente estudiamos el homínido de Sima del Elefante (~1,2 Ma), *H. antecessor* de Gran Dolina-TD6 (~0,86 Ma) y los homínidos de la Sima de los Huesos (~0,46 Ma). Nuestros datos indican que el desarrollo dental de los homínidos de Atapuerca era más rápido que el de los humanos modernos. Sin embargo, no se han encontrado diferencias en la media de los tiempos de formación del esmalte entre Neandertales y los homínidos de la Sima de los Huesos, a pesar de que sus molares presentan un número de perikymata diferente. Además, el desarrollo dental presenta una evolución en mosaico, y que los Neandertales parecen tener una distribución única de perikymata. Esta investigación nos ha permitido agrupar a Neandertales y homínidos de la Sima de los Huesos en relación con los tiempos de formación del esmalte lateral.

3.2 English

The study of the enamel incremental markings (perikymata or periodicities between striae of Retzius, among others) has been partially successful when answering taxonomic questions, but has also been thwarted by small sample sizes, worn teeth, unknown periodicities and a lack of data for all tooth types in the mouth.

Dental development of australopiths and early *Homo* was faster than modern humans. Previous studies on the anterior dentition of *H. antecessor* and the Sima de los Huesos hominins indicated that lateral enamel formation times were faster than in *H. sapiens*, and that Neanderthals were faster than any of these populations. However, no data was offered concerning the periodicities among Retzius striae or perikymata counts in premolars or molars. In addition, the relative development of several Atapuerca hominins, both *H. antecessor* and Sima de los Huesos, showed a relative advance in the development of molars.

In this research we studied the number of perikymata and the distribution of perikymata in all teeth, the periodicity between Retzius striae and relative dental development using the Bayes theorem of the Atapuerca hominins (Burgos, Spain). Specifically, we studied the Sima del Elefante hominin (~1.2 Ma), *H. antecessor* of Gran Dolina-TD6 (~0.86 Ma) and the Sima de los Huesos hominins (~0.46 Ma). Our data indicate that the dental development of the Atapuerca hominins was faster than that of modern humans. However, no differences were found in the average lateral enamel formation times between Sima de los Huesos and Neandertals, despite their molars present variation in the perikymata counts. A mosaic evolutionary pattern has been observed in the dental development. This research has allowed us to group

Neanderthals and hominins from Sima de los Huesos in relation to the times of formation of the lateral enamel.

4 Acrónimos

A lo largo de este trabajo de investigación se han usado diferentes acrónimos. Con el fin de estandarizar el texto, vamos a describirlos a continuación.

En relación con las **poblaciones biológicas**, podemos diferenciar 4 grupos:

- *TE*: homínido del yacimiento de la Sima del Elefante, descubierto en el nivel TE9c.
- *TD6*: homínidos del yacimiento de la Gran Dolina, descubiertos en la unidad 6 (TD6).
- *SH*: homínidos descubiertos en el yacimiento de la Sima de los Huesos.
- *NEA*: homínidos pertenecientes a la especie *H. neanderthalensis*. Hemos optado por comenzar Neandertal con la primera letra en mayúscula y omitir la *h*.
- *SAP*: homínidos pertenecientes a la especie *H. sapiens*, ya sean procedentes de restos arqueológicos o de poblaciones modernas.

En relación con los **tipos** de dientes, tenemos 8 dientes permanentes (en mayúsculas) y 2 deciduos (en minúsculas):

- *I1*: incisivo central permanente.
- *I2*: incisivo lateral permanente.
- *C*: canino permanente.
- *P3*: tercer premolar permanente.
- *P4*: cuarto premolar permanente.
- *M1*: primer molar permanente.
- *M2*: segundo molar permanente.
- *M3*: tercer molar permanente.
- *dm1*: primer molar deciduo.
- *dm2*: segundo molar deciduo.

Si agrupamos los tipos de dientes, usaremos:

- *I*: incisivos.
- *C*: caninos.
- *P*: premolares.
- *M*: molares.

Los plurales de los tipos de dientes anteriores los construimos añadiendo una *s* al final del acrónimo, como por ejemplo P3s, M1s o dm2s.

En relación con la **posición** y el **lado** de los dientes, hemos mantenido las siglas inglesas:

- Posición: *Md* = mandibular (inferior); *Mx* = maxilar (superior).
- Lado: *Izq* = izquierdo; *Der* = derecho.

Las alturas de las coronas de los dientes pueden dividirse en 10 partes iguales, conocidas como **deciles**. Distinguimos por tanto 10 deciles por cada altura de la corona, numerándose desde la cúspide hasta el cérvix:

- **DC1**: decil 1. Es el primero comenzando por la cúspide o el borde incisal.
- **DC2**: decil 2.
- [...]
- **DC9**: decil 9.

- **DC10**: decil 10. El el último decil del esmalte. Después de este decil comienza la raíz del diente.

Podemos agrupar los deciles en dos partes principales, según su posición:

- Deciles de la **mitad cuspal**. Está formado por el intervalo de deciles DC1 a DC5.
- Deciles de la **mitad cervical**. Está formado por el intervalo de deciles DC6 a DC10.

En relación con la cronología, se ha optado por hablar en términos de millones de años (**Ma**).

5 Introducción

La microestructura del esmalte dental puede proporcionar una escala de tiempo para el desarrollo dental en el pasado, pero también tiene el poder de resolver la atribución taxonómica cuando se combinan cuidadosamente la morfología y el momento de la formación de los dientes. Se han realizado estudios sobre el crecimiento del esmalte dental y el patrón de desarrollo dental en diferentes especies de homínidos, desde *Australopithecus/Paranthropus* (e.g. Bromage and Dean, 1985; Dean, 1987a; Lacruz et al., 2008; Smith et al., 2015), los primeros representantes del género *Homo* (Dean et al., 2001), *H. naledi* (Guatelli-Steinberg et al., 2018), *H. antecessor* y homínidos de la Sima de los Huesos (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004), *H. neanderthalensis* (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004; Guatelli-Steinberg and Reid, 2008; Smith et al., 2010; Rosas et al., 2017), y *H. sapiens* arcaico / moderno (Reid et al., 1998; Reid and Dean, 2006; Smith et al., 2007c; Guatelli-Steinberg and Reid, 2010), así como en especímenes de atribución taxonómica debatida, como Xujiayao (Xing et al., 2015a). Sin embargo, algunos de estos trabajos se centraron exclusivamente en la dentición anterior (Bromage and Dean, 1985; Dean, 1987a; Dean et al., 2001; Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004; Guatelli-Steinberg et al., 2018) y otros emplearon metodologías de reconstrucción cuestionables cuando los dientes estaban ligeramente desgastados (Modesto-Mata et al., 2017b).

Además, existen pocos datos sobre la evolución del desarrollo dental en el período que transcurre entre los primeros representantes del género *Homo*, que muestran una trayectoria de crecimiento relativamente rápida y compartida con los simios antropoideos, y las especies *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*, que presentan un desarrollo comparativamente más lento aunque diferentes entre ellas (Moggi-Cecchi, 2001; Smith et al., 2010; Dean, 2016). Entre las escasas evidencias del periodo comprendido entre estos dos grupos se encuentran los trabajos sobre los homínidos de Atapuerca (Bermúdez de Castro et al., 1999, 2003b, 2010; Bermúdez de Castro and Rosas, 2001; Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004; Modesto et al., 2013) y el reciente homínido *H. naledi* (Guatelli-Steinberg et al., 2018).

5.1 Desarrollo dental y ontogenético

La **ontogenia** y el **crecimiento** son dos conceptos que, a pesar de que están relacionados, se refieren a dos procesos diferentes. La *ontogenia* se encarga de estudiar el origen y desarrollo de un organismo, desde la fertilización del óvulo hasta la senescencia (Hickman et al., 2001), básicamente comprendiendo todo el desarrollo de un individuo durante su ciclo vital completo. Por su parte, el *crecimiento* se refiere exclusivamente al aumento de tamaño del organismo, tanto por el aumento del volumen de sus células como por el aumento de su número como consecuencia de la división celular. Tiene relación de *maduración*.

El **desarrollo dental** presenta un fenotipo que está altamente influenciado a nivel genético, haciéndolo relativamente resistente a cambios influenciados por el ambiente (Turner et al., 1991; Towne et al., 2002; Bailey, 2008; Rathmann et al., 2017). El desarrollo dental en su conjunto, además, se encuentra integrado en el desarrollo ontogenético y maduración esquelética de los individuos. Es decir, el desarrollo dental se adapta al tiempo que transcurre desde el nacimiento hasta que alcanzan la madurez esquelética, en modo de una correlación moderada (Šešelj, 2013). Por lo tanto, un periodo prolongado de desarrollo ontogenético y maduración esquelética iría acompañado de una prolongación en el desarrollo dental. Cada especie posee un patrón de desarrollo dental particular y bien definido en función de las trayectorias de crecimiento concretas de cada diente o clase de dientes (Smith, 1989, 1991a, 1994).

Los dientes son los elementos más abundantes y mejor conservados del registro fósil, convirtiéndose en una fuente significativa de información paleobiológica. Asimismo, se ha considerado al desarrollo dental como un importante marcador de crecimiento y la principal herramienta para inferir diferentes aspectos

de los patrones de estrategia vital de los homínidos (Bromage and Dean, 1985; Conroy and Vannier, 1987; Smith, 1989, 1991a, 1992, 1993; Macho and Wood, 1995; Smith and Tompkins, 1995; Bogin and Smith, 1996; Bogin, 1997; Bermúdez de Castro et al., 1999; Dean et al., 2001; Dean, 2006, 2007, 2016; Dean and Vesey, 2008; Smith et al., 2010). El desarrollo dental está integrado en el plan de crecimiento y desarrollo de una especie (Smith, 1989, 2018; Šešelj, 2013), por lo que la edad de maduración dental puede ser usada como medida para inferir algunas variables de los patrones de estrategia vital en primates.

El número de procesos de maduración que pueden ser estudiados en el registro fósil es limitado, pero incluyen los desarrollos esqueléticos y dentales, así como en ocasiones las estimaciones de la estatura, la masa corporal y el volumen endocraneal (Dean, 2016). El primer intento sistemático para estudiar la relación entre el desarrollo dental y la maduración esquelética se realizó buscando cómo se conectaban factores endógenos y exógenos con los tiempos del desarrollo dental y el dimorfismo sexual (Garn et al., 1958; Lewis and Garn, 1960). Sus conclusiones fueron que el desarrollo dental estaba correlacionado positivamente, aunque de un modo débil, con diferentes medidas del crecimiento somático y la maduración. A pesar de que existen estudios que muestran una correlación alta entre la maduración esquelética de una falange y el desarrollo dental (Flores-Mir et al., 2005), también se ha observado una correlación moderada y positiva entre los huesos largos y el desarrollo dental (Šešelj, 2013). Es probable que el hecho de que el desarrollo dental y la maduración esquelética tengan una correlación positiva, aunque relativamente elevada, pueda deberse a que el desarrollo dental está menos influenciado por factores socioeconómicos que el crecimiento esquelético (Cardoso, 2007). Además, el desarrollo dental es altamente heredable y relativamente resistente a los procesos de malnutrición y enfermedad, existiendo menos variación en su patrón de desarrollo con respecto a los parámetros de maduración esqueléticos (Lewis and Garn, 1960).

5.2 Patrón de estrategia vital

El **patrón de estrategia vital** es un campo de la biología que trata sobre las estrategias que los organismos emplean para distribuir la energía durante los procesos de crecimiento, mantenimiento, reproducción, llegada a la independencia de su prole, así como para evitar la muerte (Bogin, 2003). Este concepto proviene de la traducción aceptada al castellano del término inglés *life history pattern* (Soler et al., 2001).

En los primates, como miembros de la clase Mammalia, ese patrón incluye, entre otros, el momento del nacimiento, el momento del destete, el número y duración de las etapas anteriores a la reproducción, el número de descendientes, el número de hijos por parto o el momento de la muerte (Smith and Tompkins, 1995; Bogin, 1999a). Por lo tanto, el patrón de estrategia vital explica cómo la selección natural y otras fuerzas evolutivas moldean a los organismos para optimizar sus tasas de supervivencia y de reproducción (eficacia biológica) ante ambientes y presiones ecológicas dinámicas.

Dentro de los patrones de estrategia vital pueden distinguirse dos categorías de información (Skinner and Wood, 2006; Robson and Wood, 2008). La primera categoría contiene variables como el periodo de gestación, la edad de destete, la longevidad, el intervalo entre nacimientos, y la edad de la primera y última reproducción, entre otras. Estas variables que reflejan las tasas vitales de la población y marcan los tiempos y pautas de las diferentes estrategias se conocen como *Life history variables* (LHV, variables de la estrategia vital). La segunda categoría está compuesta por variables correlacionadas empíricamente en primates con las LHV. Estas variables se conocen como *Life history related variables* (LHRV, variables relacionadas con la estrategia vital). Entre estas variables se encuentra la masa corporal, el tamaño cerebral y el desarrollo dental. A nivel paleontológico, estas últimas cobran especial relevancia puesto que son variables que pueden estudiarse en fósiles de homínidos para inferir las LHV.

Tres variables importantes del desarrollo dental son (1) el momento en que cada pieza dental comienza a formarse, (2) la velocidad de crecimiento de cada tejido biológico (como el esmalte y dentina) y (3)

la edad de erupción de cada diente. En este último caso la edad de erupción del primer molar (M1) en primates tiene índices de correlación muy altos con otras variables del desarrollo somático, como el tiempo de gestación (0,85), la edad de destete (0,93), la edad de madurez sexual de las hembras (0,86), la longevidad (0,85) y el peso del cerebro (0,98) (Harvey and Clutton-Brock, 1985). Sin embargo, estas correlaciones se obtuvieron en especies incluidas en categorías taxonómicas de alto rango, tales como las especies dentro del orden Primate.

Se ha estimado, por ejemplo, que las edades de erupción del M1 de varios ejemplares de *Australopithecus* y *Paranthropus* indicaban que estaban más próximos a simios antropoideos actuales que a humanos modernos (Bromage and Dean, 1985; Dean, 1987a; Dean et al., 1993), apoyando la hipótesis de que estos homínidos presentaban una estrategia vital más rápida. Aun con todo, parece que se estaba infraestimando la variabilidad presente en las estrategias vitales desarrolladas por los simios antropoideos (Robson and Wood, 2008; Dean and Lucas, 2009). Los primates muestran diversas estrategias según varios condicionantes (Kappeler and Pereira, 2003), ya que se han encontrado por ejemplo estrategias diferentes en gorilas según su alimentación (Stoinski et al., 2013), o estrategias diferentes en los chimpancés dependiendo de si están en estado salvaje o cautivos (Zihlman et al., 2004, 2007; Smith et al., 2013).

En primates se ha encontrado también una correlación positiva entre el valor de periodicidad de estrías de Retzius del esmalte con la masa corporal y con las tasas metabólicas basales y específicas (Bromage et al., 2012).

Sin embargo, si en vez de categorías taxonómicas de alto rango nos centramos en categorías taxonómicas menores, tales como las especies dentro de la subtribu Hominina, existe un debate abierto sobre la relación entre las variables del desarrollo dental y las variables del desarrollo somático (Bermúdez de Castro et al., 2015). De hecho, se ha llamado a tener cierta precaución cuando se inferan estrategias vitales en homínidos a través del desarrollo dental (Robson and Wood, 2008; Smith et al., 2015).

5.3 Etapas del desarrollo y crecimiento humano

Los ritmos y patrones de crecimiento de los humanos modernos son diferentes respecto a otras especies de primates (Tanner, 1990; Bogin, 1999a, 2009), entre los que destacan una prolongación del periodo de crecimiento hasta aproximadamente los 20 años, la prolongación del tiempo entre el destete y la pubertad, y la presencia del estirón puberal al comienzo de la adolescencia.

Para comprender cómo ha evolucionado el patrón de desarrollo somático de nuestro linaje evolutivo a partir de la información obtenida del estudio del patrón de desarrollo dental, hay que empezar conociendo cuántas etapas definen el desarrollo ontogenético de *Homo sapiens* y qué es lo que las caracteriza (Figura 1). El modelo de desarrollo humano consta de cuatro etapas principales, situadas entre el periodo pos-natal y el periodo de adulto, a saber: infancia, niñez, etapa juvenil y adolescencia (Schultz, 1960; Timiras, 1972; Bogin, 1999b; a, 2001, 2003; Bermúdez de Castro, 2002).

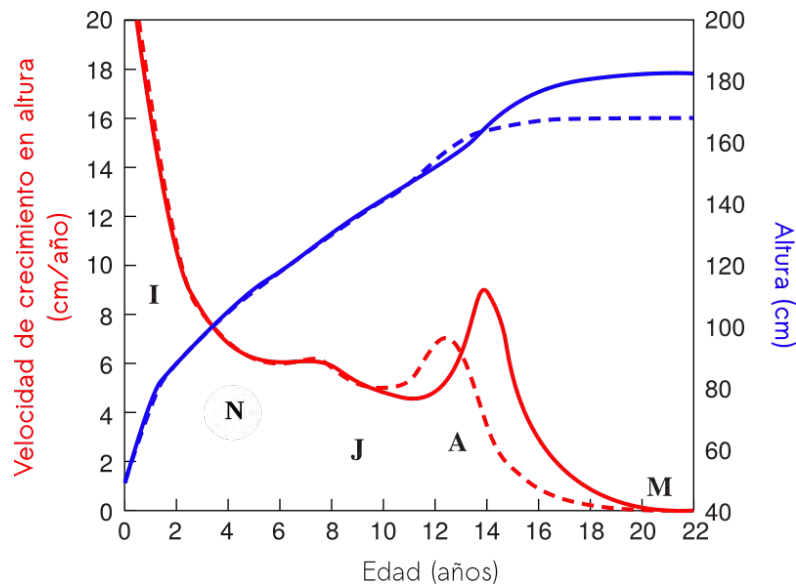


Figura 1: **Tasa de crecimiento en altura (rojo) y altura acumulada (azul) en humanos modernos sanos entre el nacimiento y los 22 años.** Los niños se representan con líneas sólidas y las niñas con líneas discontinuas. I: infancia; N: niñez; J: época juvenil; A: adolescencia; M: madurez. Modificado de Bogin (1999a).

Después del **nacimiento**, existe un periodo posnatal de no más de un mes de duración, al que sigue la primera etapa de desarrollo conocida como **infancia**. La infancia se extiende hasta la erupción de los segundos molares deciduos (dm2), entre los 2 y los 2,5 años de vida. Se caracteriza por la formación y erupción de los dientes de leche. Los individuos son lactantes durante todo este periodo, al menos en condiciones naturales ideales. En esta época también se da un crecimiento muy rápido del cerebro, presentando un desarrollo motor y sensorial suficiente para explorar el entorno.

El siguiente periodo se conoce como **niñez** o segunda infancia, y ocupa un intervalo entre la erupción del segundo molar deciduo de leche (dm2) y el primer molar permanente (M1), hacia los 6-7 años. Al inicio de este periodo los niños son destetados, pero siguen dependiendo de sus progenitores para sobrevivir. Comienza una dieta variada rica en carbohidratos, lípidos y proteínas, destinados al crecimiento del cerebro, ya que al final de este periodo prácticamente se alcanza el tamaño definitivo de este órgano. Por su parte, el crecimiento corporal es muy lento y el sistema digestivo aún no ha adquirido la madurez completa.

Después del periodo de niñez aparece la **etapa juvenil**. En él se da el cambio de los dientes deciduos por los permanentes. En los chicos dura 5 años (entre los 7 y los 12 años) y en las chicas 3 (entre los 7 y los 10 años). En ambos, la etapa final de este periodo coincide aproximadamente con la erupción del segundo molar permanente (M2). Durante este periodo madura el sistema digestivo y el sistema inmunitario. El individuo, con el tamaño de su cerebro ya completo, inicia el proceso de independencia de los adultos. La **pubertad** ocurre al final de este periodo y es un proceso de corta duración (en días o pocas semanas). En él se produce una reactivación del sistema nervioso central del desarrollo sexual, y se produce un incremento en la secreción de las hormonas sexuales.

La última etapa previa al periodo adulto es la **adolescencia**. Este periodo dura los últimos 5 a 10 años después de la pubertad y su final debería relacionarse con la aparición del tercer molar permanente (M3). Aparecen los caracteres sexuales secundarios, cambio de voz y una aceleración del crecimiento corporal (estirón puberal).

El periodo adulto o la **adultez** completa suele adquirirse en humanos modernos en torno a los 20 años (Bogin, 2001, 2003), y se caracteriza como la adquisición de la madurez esquelética y la finalización

del crecimiento somático. Sin embargo, el proceso de maduración del neocórtex del cerebro en humanos modernos, cuyo volumen total se alcanza prácticamente a los seis años de vida extrauterina (Leigh, 2004), no finaliza hasta aproximadamente los 30 años de edad, con la mielinización de los axones neuronales (Miller et al., 2012) y la poda neuronal del córtex prefrontal (Petanjek et al., 2011). La adultez es el periodo más prolongado del ciclo vital, y puede dividirse en dos etapas. La primera dura hasta el final del periodo reproductivo y se caracteriza por una homeostasis en la fisiología, comportamiento y cognición. La segunda es la vejez y senescencia, caracterizada por una disminución en la función de muchos tejidos y sistemas corporales, finalizando con el fallecimiento del individuo.

La mayoría de los mamíferos crecen de forma constante hasta la pubertad, momento en el que comienza a disminuir su ritmo, siguiendo una única función matemática. Además, la madurez sexual se produce antes que la madurez somática. En mamíferos muy sociales, como los primates, se incluye una etapa juvenil entre la infancia y el estado adulto, retrasando la madurez sexual y prolongando el desarrollo somático. En estas especies el cerebro se forma completamente antes de finalizar el desarrollo y alcanzar la madurez. Los chimpancés y gorilas tienen un desarrollo más corto que *H. sapiens*, y carecen de niñez y adolescencia, aunque poseen una infancia y una etapa juvenil muy largas. Los humanos poseen 3 funciones matemáticas distintas en su fase de crecimiento: (1) crecimiento hasta los 4 años, destacando por un descenso brusco de crecimiento; (2) entre los 4 y 10 años en chicas y 12 en chicos el crecimiento desciende más suavemente, y (3) el estirón puberal típico de la adolescencia (Bogin, 1999b).

5.4 Odontogénesis

La odontogénesis requiere, como cualquier órgano, tres procesos fundamentales (Peters and Balling, 1999): 1) *iniciación*, indicando el lugar exacto donde debe empezar a formarse el diente; 2) *morfogénesis*, las células comienzan a formar el órgano rudimentario; 3) *diferenciación*, se forman las estructuras específicas del diente. Los dientes provienen de la epidermis y de la dermis embrionarias (ectodermo y mesodermo, respectivamente). Una buena aproximación al estudio de la odontogénesis se encuentra en Nanci (2014).

La primera señal morfológica para el desarrollo de un diente es la formación de la lámina dental (Figura 2), que se genera a través de un engrosamiento del epitelio oral (Jernvall and Jung, 2000; Boughner and Dean, 2008). Posteriormente la lámina dental crece en el mesénquima subyacente del primer arco branquial, formando la germen dental. Este germen se constituye por la comunicación de señales entre el mesénquima y el epitelio oral de la lámina dental, generando una invaginación del epitelio dentro del mesénquima. Acto seguido, la superficie inferior del germen se invagina nuevamente y se pliega alrededor de las células mesenquimáticas condensadas en su ápice. El crecimiento de estos nuevos pliegues hacia la zona inferior generan bucles cervicales, los cuales a su vez, originan una estructura con forma de capuchón alrededor de la papila dental mesenquimal que constituirá la base de la corona del futuro diente.

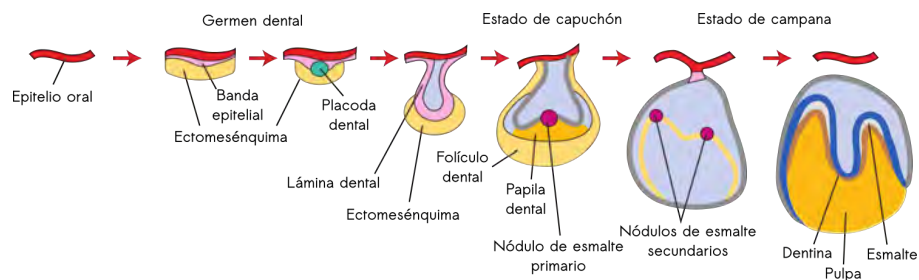


Figura 2: **Representación esquemática del desarrollo de un diente.** Procedente de Jernvall y Jung (2000) y modificando en Nanci (2014).

En el recién formado estado de capuchón del germen dental se distinguen el órgano del esmalte y la papila dental, separados por una membrana basal y envuelto por el saco dental (Figura 2). El saco y la papila dental tienen su origen en células mesodérmicas. La epidermis produce el órgano del esmalte, en cuya parte interna se forma una capa celular de ameloblastos que sintetizan esmalte. La dermis, a partir de células mesenquimáticas de la cresta neural, forman la papila dental. Las células internas de la cresta neural, denominados odontoblastos, sintetizan dentina (Kardong, 2007).

Por lo tanto, las células de la cresta neural son responsables de la formación de parte de los dientes, ya que contribuyen directamente a la formación de dentina (a través de los odontoblastos) e indirectamente del esmalte por su inducción en la activación de los ameloblastos (Kardong, 2007).

El órgano del esmalte posee tres partes diferenciadas: el epitelio interno del esmalte, el epitelio externo del esmalte (próximo a la papila dental) y el *stellate reticulum* (Pannese, 1960, 1961, 1962; Kallenbach, 1978; Smith and Nanci, 2003; Sloomweg, 2007). Otra parte destacada es el *stratum intermedium*, que interactúa con el epitelio interno para sintetizar esmalte (Figura 3).

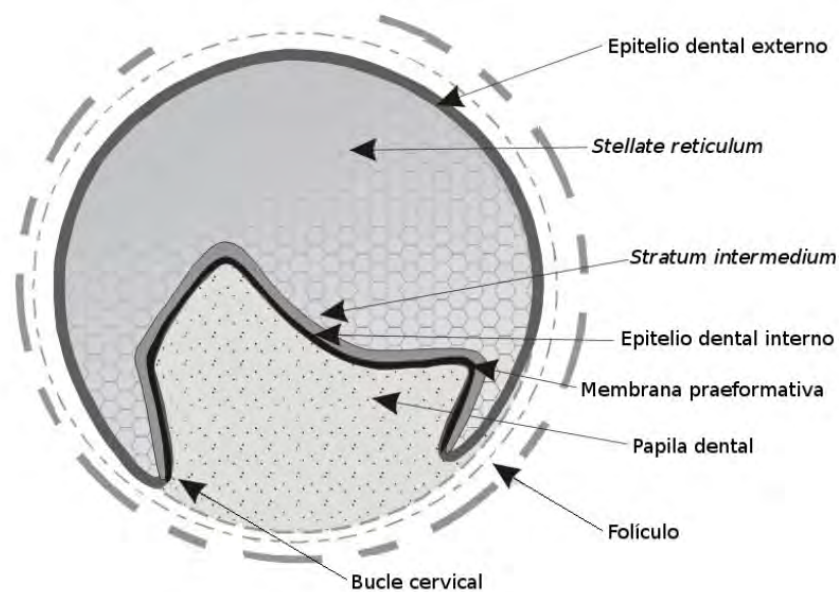


Figura 3: **Sección transversal de un germen dental.** Se muestran sus principales estructuras histológicas. Redibujado a partir de la ilustración original en Butler (1956).

El epitelio interno del esmalte prolifera muy rápido por mitosis extendiéndose en todas las direcciones. El cese de la replicación mitótica hace que las células del epitelio interno se diferencien en ameloblastos, convirtiéndose esta zona en la futura cúspide del diente. Por otro lado, las células aún indiferenciadas del epitelio interno prosiguen con su replicación, generando plegamientos que conformarán la futura morfología del diente. En caninos e incisivos, con una única cúspide, éste será el único plegamiento que suceda; mientras que en premolares y molares irán apareciendo tantos centros de diferenciación como cúspides tengan, siempre siguiendo un estricto orden (Butler, 1956).

La diferenciación de las células del epitelio interno del esmalte para transformarse en ameloblastos requiere un conjunto de cambios histoquímicos y morfológicos. En primer lugar, las células del epitelio interno emiten un estímulo para que las células de la papila dental se diferencien en odontoblastos. A continuación, los odontoblastos diferenciados emiten un estímulo a las células del epitelio interno para que se diferencien en ameloblastos.

Los ameloblastos, diferenciados ya a partir de las células del epitelio interno del esmalte, presentan un ciclo de vida que se divide en 3 fases (Figura 4) (Nanci, 2014):

- **Fase de secreción**, en la que se sintetiza matriz orgánica de proteínas, formada por proteínas como la amelogenina (la más abundante), enamulina, tuftelina y amelina, así como el paso de iones desde los capilares del folículo dental hacia la matriz de proteínas a través de los ameloblastos. Este es un paso necesario para la futura formación de cristales de hidroxiapatita (fase de maduración).
- **Fase de maduración**, en la que se forman los cristales que sustituirán a la matriz orgánica de proteínas de la primera fase formando ya el esmalte maduro.
- **Fase de protección**, en la que ocurre la muerte celular.

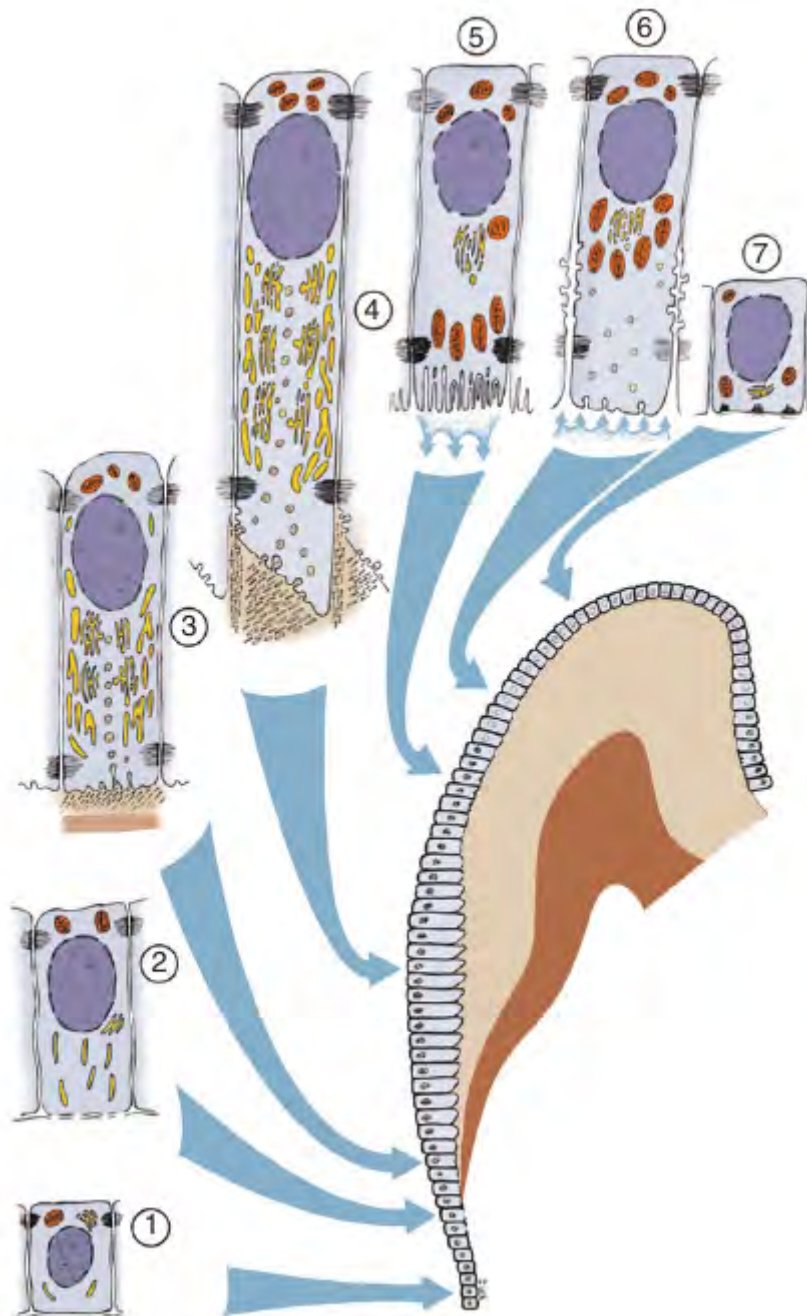


Figura 4: **Representación esquemática de varios estados funcionales en el ciclo de vida de los ameloblastos.** 1) morfogénesis; 2) histodiferenciación; 3) estado de secreción inicial; 4) estado de secreción; 5) estado maduro con cara ondulada; 6) estado maduro con cara lisa; 7) estado de protección. Imagen original de Nanci (2014).

Estas fases no se producen de forma simultánea en todas las células, sino que se inician en la zona

donde se forman las cúspides, y terminan en el ángulo cervical, donde se unen epitelio externo e interno del germen dental (Figura 5). Como se ha explicado anteriormente, en la fase de secreción se produce una matriz orgánica formada por proteínas, así como la formación de los canales de iones que comunican los capilares del folículo dental y la matriz de proteínas a través de los ameloblastos. Este es un paso necesario para la futura formación de cristales de hidroxiapatita durante la fase de maduración. En esta fase los ameloblastos dejan de producir proteínas y degradan las ya formadas, siendo sustituidas por cristales en un 96% al final de esta fase. Durante la última fase, de protección, los ameloblastos ya no generan más esmalte, aunque sí producen una capa de protección en toda la corona para preservarla durante la fase de ascenso a la cavidad bucal. Finalmente acaban siendo destruidas (Bermúdez de Castro, 2002).

La diferenciación de las células de la papila dental a odontoblastos requiere un estímulo del epitelio interno del esmalte, mientras que la diferenciación a ameloblastos del epitelio interno del esmalte requiere la presencia de dentina, formada previamente por los odontoblastos. Por lo tanto, la dentina se produce antes que el esmalte (Slootweg, 2007).

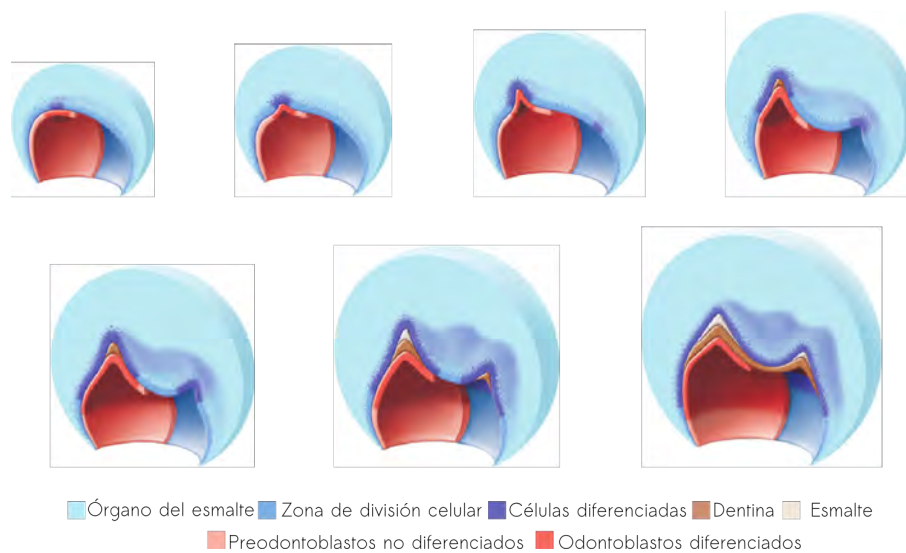


Figura 5: **Formación de la corona dental en el epitelio interno del esmalte.** Modificado de Nanci (2014).

Los odontoblastos forman una matriz de fibras de colágeno denominado predentina que posteriormente se calcifica generando la dentina. La estructura tubular de la dentina responde al movimiento unidireccional de expansión de los osteoblastos, que se dirigen, cada uno, desde el límite esmalte-dentina hacia el lado opuesto, dejando un proceso citoplásmico atrás (albergado en el túbulo dentinal) que genera esa apariencia en forma de túbulos (Slootweg, 2007).

Mientras que los odontoblastos y los ameloblastos sintetizan sus compuestos respectivos, el epitelio interno y externo del esmalte se unen y proliferan recubriendo en sentido descendente a la papila dental, sentando las bases que determinarán la forma y tamaño de la raíz del diente (Slootweg, 2007). Su borde inferior recibe la denominación de bucles cervicales. Este recubrimiento se conoce como cubierta epitelial de la raíz o cubierta de la raíz de Hertwig. En esta cubierta, las células del epitelio interno del esmalte ya no se diferencian en ameloblastos por lo que ya no generan esmalte (un hecho lógico, al estar localizadas en la raíz), pero siguen induciendo la diferenciación a odontoblastos de las células de la papila dental, que son los odontoblastos que forman la dentina de la raíz. Es a partir de este momento cuando la cubierta de la raíz de Hertwig comienza a fragmentarse y es aprovechado por células ectomesenquimáticas para acceder a la superficie de la raíz y diferenciarse en cementoblastos (generando cementoides que se calcificarán y

que posteriormente originarán cemento) y formar otros tejidos periodontales, como el alvéolo óseo (donde se ancla el diente) y el ligamento periodontal (conecta al diente con el alvéolo) (Slootweg, 2007).

Algunos restos de la cubierta de la raíz de Hertwig forman un componente permanente del ligamento periodontal conocido como restos de Malassez. Su función puede estar relacionada con el hecho de mantener separadas la superficie de la raíz y la superficie del alvéolo, promoviendo su movilidad y evitando la reabsorción de la misma (Slootweg, 2007).

Cuando se forma completamente la corona, se atrofia el órgano del esmalte. El *stellate reticulum* desaparece y el epitelio interno y externo del esmalte forman una cubierta epitelial de la corona (epitelio reducido del esmalte), presente hasta el momento de la erupción del diente (Slootweg, 2007).

En humanos, el desarrollo de los dientes comienza en la sexta semana de desarrollo embrionario, y continúa hasta la edad adulta cuando se completa la formación de las raíces de los M3s permanentes (Slootweg, 2007).

Lo primero que se forma del diente es la corona y justo antes de que se inicie el proceso de erupción empieza a formarse la raíz. A continuación aparece el cemento y el ligamento periodontal. En mamíferos, los dientes permanentes comienzan a crecer a partir de un primordio (separado del órgano del esmalte y la papila dental) situado en una posición contigua o a más profundidad que el diente deciduo. Éste, a medida que va creciendo, corta la irrigación del diente deciduo y comienza a reabsorber la raíz del mismo, causando su caída y la sustitución por el diente permanente (Kardong, 2007).

5.5 Estructura del esmalte

El desarrollo dental se puede abordar desde dos perspectivas complementarias. Por un lado, podemos aproximarnos a los tiempos de formación de los dientes a nivel individual. Y por otro, estudiando el patrón de desarrollo relativo entre todas las piezas en su conjunto. Esta división tiene su justificación en el hecho de que dos especies diferentes pueden tener patrones desarrollo dental idénticos, pero tiempos de formación diferentes. Un artículo de síntesis sobre la microestructura de los tejidos dentales puede encontrarse en FitzGerald and Rose (2008).

El **esmalte** es de composición mineral casi al 100%. El 96% de este tejido representa la fracción inorgánica y solo el 4% se corresponde con la fracción orgánica y agua (Boyde, 1964; Nanci, 2014).

- El **contenido inorgánico** está compuesto por cristales de fosfato cálcico (hidroxiapatita), elemento que se encuentra también en el hueso, cartílago calcificado, dentina y cemento radicular.
- Por su parte, el **contenido orgánico** consta principalmente de un polipéptido de amelogenina rico en tirosina (TRAP), así como de proteínas no amelogénicas.

La microestructura del esmalte es una organización tridimensional compleja en las que se alternan ondulaciones de grupos de prismas del esmalte. La estructura básica del esmalte es el **prisma del esmalte** (Figura 6), cada uno de ellos sintetizado por la acción de un ameloblasto y con una sección en forma de cerradura (Slootweg, 2007). Se asumía que los ameloblastos generaban esmalte siguiendo un ciclo circadiano (Risnes, 1986), aunque la prueba más contundente de que efectivamente presentan un ciclo de 24 horas llegó a partir de los estudios de los factores de transcripción *Perl2* y *Bmal1* en dientes de muridos (Lacruz et al., 2012).

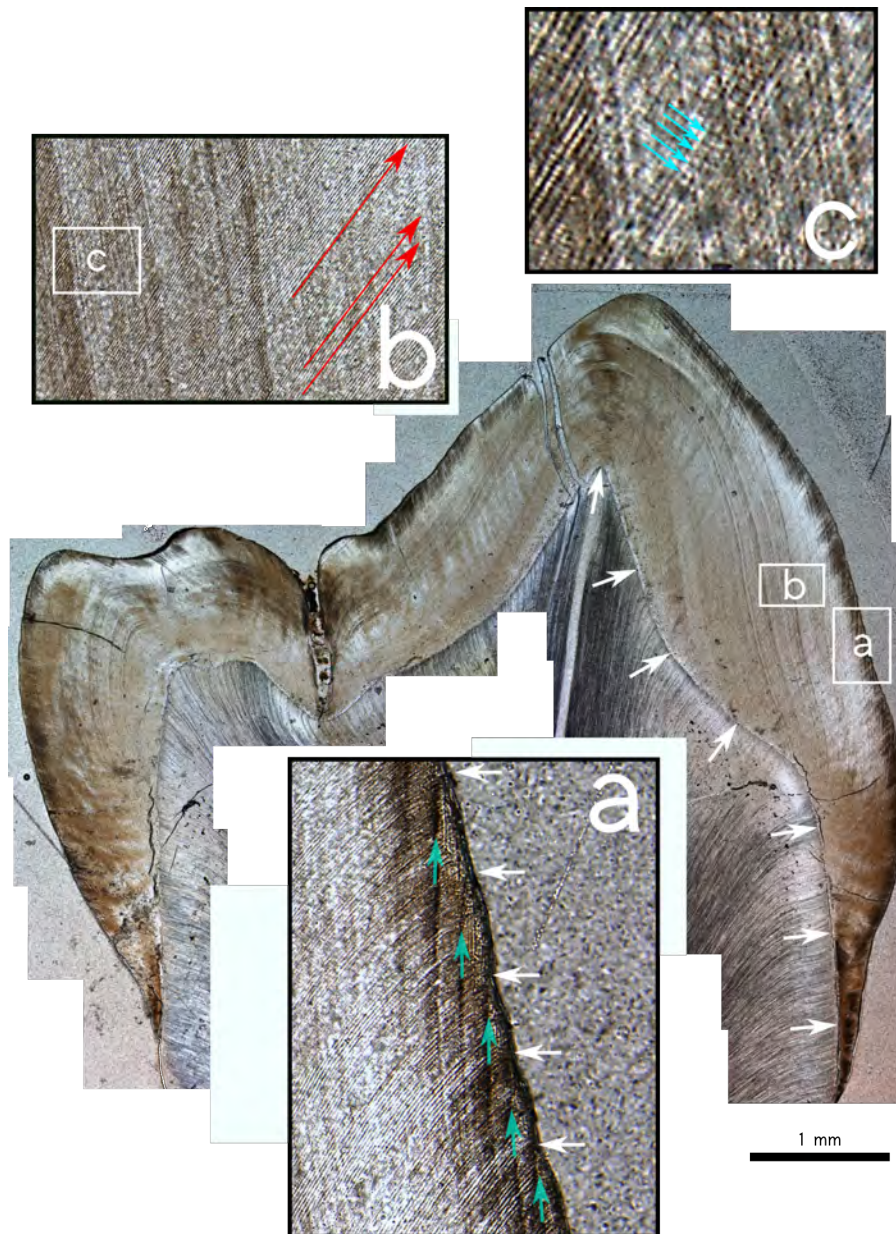


Figura 6: **Panorámica de una lámina delgada de un premolar inferior de un humano moderno.** La cúspide bucal se sitúa a la derecha. Las flechas blancas indican la unión del esmalte y dentina (EDJ). a) Detalle de los perikymata (flechas blancas) que se corresponde con la llegada al exterior de las estrías de Retzius (flechas azules). b) Detalle de la dirección de los prismas del esmalte (flechas rojas). c) Detalle de las estrías transversales (flechas azules). Escala = 1 mm. La escala de las imágenes a, b y c se puede calcular a través de la imagen general, ya que el área ahí marcada se corresponde exactamente con cada una de las imágenes.

Los prismas del esmalte se dirigen desde el límite esmalte-dentina hasta la superficie de la corona, siguiendo diversas orientaciones (Nanci, 2014). Además, también se ha documentado, a partir de fotografías a diferentes profundidades de una lámina delgada (Osborn, 1967), que la forma de cada prisma de esmalte cambia continuamente a lo largo de su longitud (Figura 7). Debido a esta peculiar geometría cristalina, en ocasiones se produce un fenómeno óptico en el que se observan bandas claras y oscuras que se alternan, conocidas como **bandas de Hunter-Schreger** (Hunter, 1778; Schreger, 1800). Estas bandas presentan una gran variabilidad y densidad dependiendo del tipo de diente y su localización en el interior del esmalte (Lynch et al., 2010).

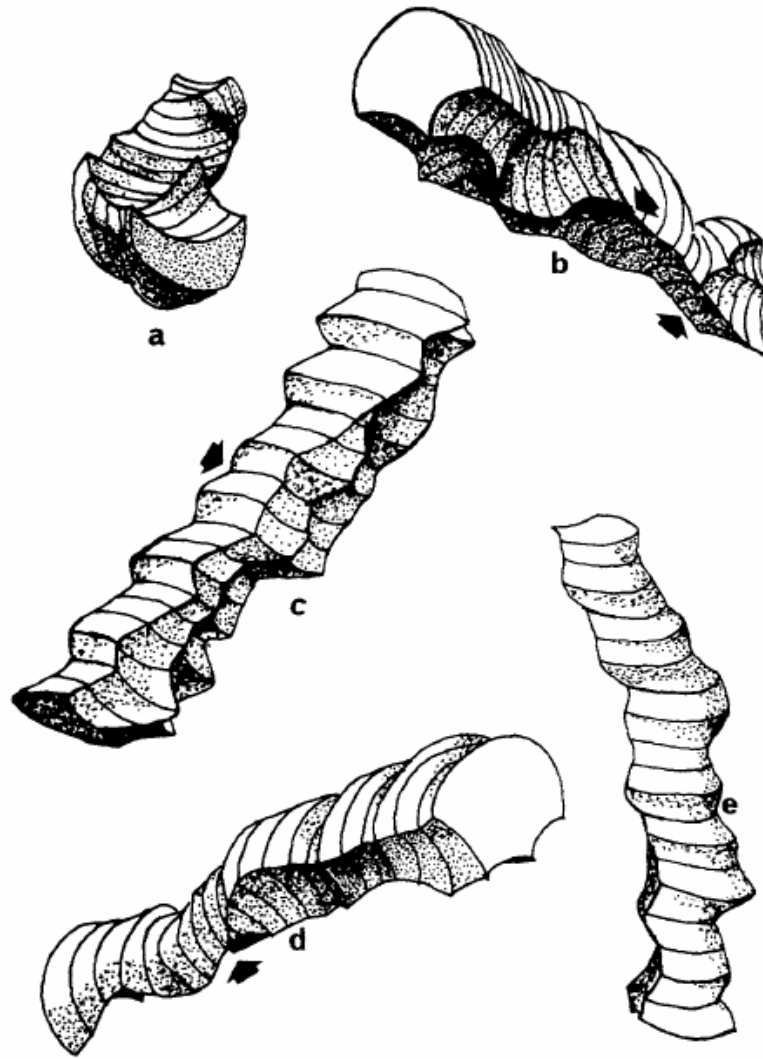


Figura 7: **Morfología de los prismas del esmalte.** Imagen proveniente de Osborn (1967) donde se observan las reconstrucciones de 5 prismas del esmalte. En cada prisma se observan las estrías transversales.

Cada prisma del esmalte presenta un recorrido desde la unión del esmalte con la dentina (Figura 6) hasta la superficie marcado por la dirección del ameloblasto responsable. A partir del análisis de secciones histológicas, se observó que esta trayectoria no es rectilínea, sino siguiendo un recorrido en espiral (Osborn, 1968). Esta evidencia también encuentra soporte a partir de un novedoso estudio en el que se emplea el Sincrotrón de Grenoble, en Francia (Tafforeau et al., 2012). Esta particular trayectoria de los prismas del esmalte, conocida como las **decusaciones del esmalte**, se acentúa en las proximidades de la dentina con el esmalte, mientras que se mantiene casi rectilínea en las proximidades de la superficie del esmalte (Figura 8). En las caras laterales del diente, las ondulaciones de estos prismas se dirigen en el plano tangencial, mientras que en la superficie oclusal adquieren la forma de espiral. Además, se cree que estas decusaciones del esmalte están relacionadas como un refuerzo estructural durante momentos de estrés mecánico como la masticación (Pfretzschner, 1988; Rensberger, 1997; Chai et al., 2009).

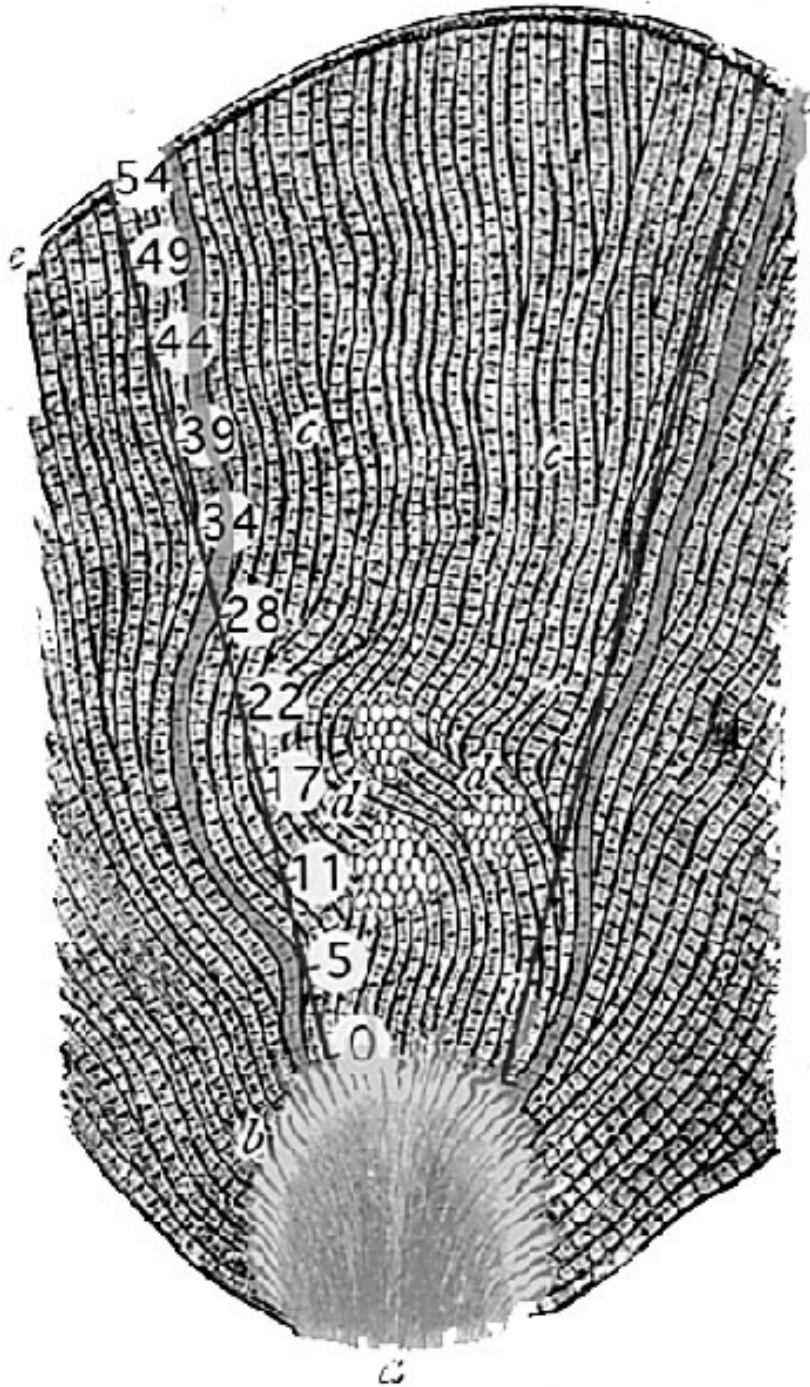


Figura 8: Ilustración de una cúspide de esmalte humana como aparece bajo la luz de un microscopio en una sección longitudinal realizada desde la cúspide de la dentina hasta la superficie del diente. Se distinguen los prismas de esmalte con sus estrías transversales (diarias), siendo los más rectilíneos los situados a ambos lados de la cúspide del esmalte. Obtenido de Dean (2007).

La formación del esmalte se desarrolla en dos componentes vectoriales (Figura 9): uno vertical (lateral) y otro horizontal (longitudinal). Los ameloblastos comienzan a sintetizar esmalte en el emplazamiento de las futuras cúspides, continuando después por las caras laterales del diente debido a la activación gradual y consecutiva de nuevos ameloblastos, siendo responsables del desarrollo en horizontal del diente.

El componente vertical se forma por el crecimiento en longitud de los prismas debido a la secreción de esmalte por los ameloblastos. Ambos componentes son responsables de la morfología de la corona del diente.

Los ameloblastos tienen ciclos circadianos de actividad (Lacruz et al., 2012), reconocibles cuando se observan las capas diarias de esmalte que generan, y que se conocen como **estrías transversales** (Figura 9). Se encuentran a intervalos de entre 4 y 8 μm de distancia dependiendo de la zona donde se hayan generado. Las estructuras homólogas en la dentina se conocen como **estrías de von Ebner**. Los dos tipos de estrías actúan a modo de reloj biológico, permitiendo estimar el tiempo (en días) de formación del esmalte y la dentina.

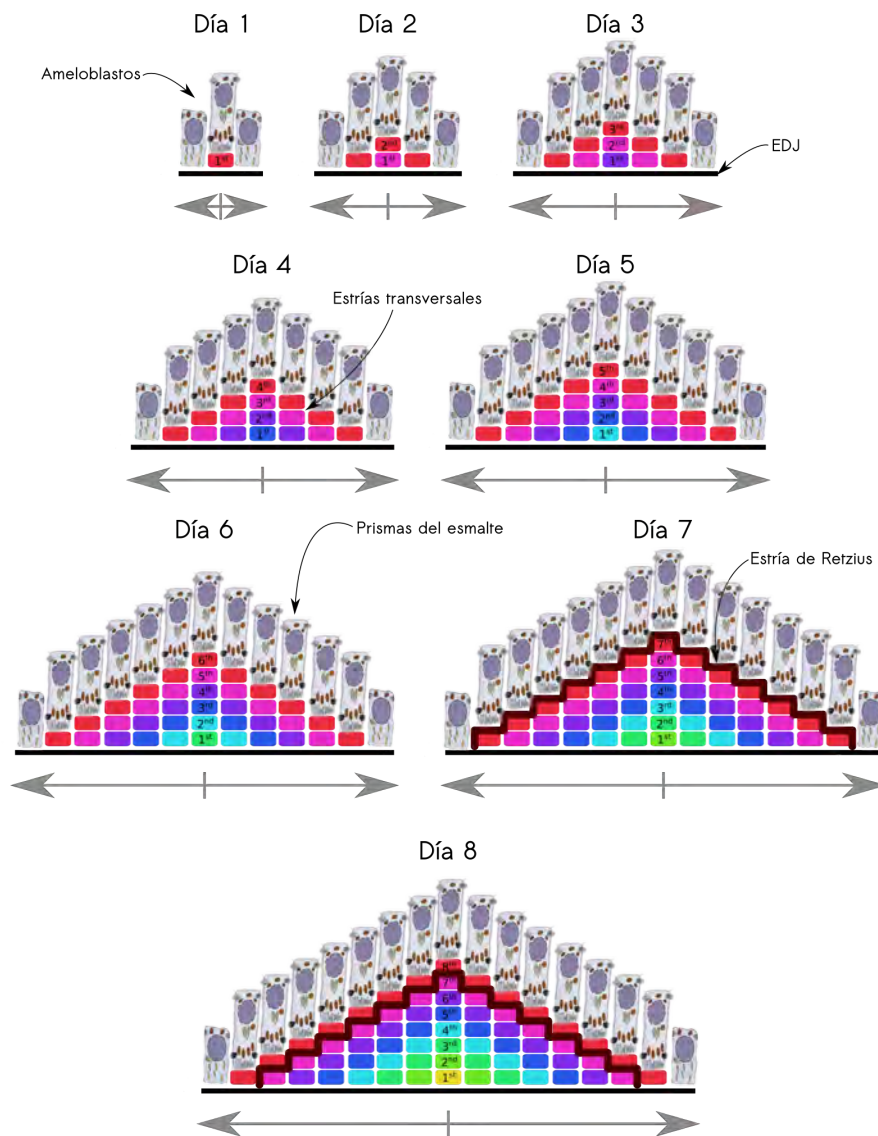


Figura 9: **Detalle del ritmo de crecimiento circadiano de los prismas del esmalte a lo largo de ocho días.** Cada día se genera una nueva capa de esmalte (identificándose con un color y un número ascendente), y se diferencian nuevos ameloblastos. Cada columna vertical representa un prisma del esmalte, que responde a la producción de esmalte diario de un ameloblasto. La producción diaria de esmalte en un prisma se identifica por las estrías transversales. En esta figura, al séptimo día se produce una alteración en la producción de esmalte que origina una estría de Retzius. En flechas bidireccionales grises se muestra la dirección de diferenciación de los ameloblastos. La línea negra representa la unión del esmalte y dentina (EDJ).

En el esmalte humano existen una media de 8 a 9 estrías transversales entre cada dos estrías de

Retzius (Reid and Dean, 2006), aunque también se han documentado valores extremos de 6 y 12 estrías (Reid et al., 2008). El número de estrías transversales entre las estrías de Retzius recibe el nombre de **periodicidad**. Esta variable es muy relevante porque se ha demostrado que el valor de periodicidad es constante entre las estrías de Retzius de un mismo diente, así como entre los dientes de un mismo individuo (FitzGerald, 1998; FitzGerald and Rose, 2008). Esto nos indica que cada individuo tiene un valor único, por lo que al conocer el valor de periodicidad de un diente podremos extrapolarlo al resto de la dentición.

La periodicidad de las estrías transversales muestra una distribución leptocúrtica, puesto que los valores 8 y 9 están sobrerrepresentados en la distribución correspondiente. Las estrías de Retzius se forman por una producción menor de matriz a nivel del proceso de Tomes (región de los ameloblastos en contacto con el esmalte en formación) y un incremento en la cantidad de matriz que forma el estuche de las varillas del esmalte. Este proceso tiene como consecuencia una menor cantidad de cristales de hidroxiapatita, que permiten la visualización de las estrías de Retzius. Gustafson and Gustafson (1967) observaron que bajo luz polarizada, las estrías de Retzius aparecían como si fuesen isotrópicas y birrefringentes, lo que podría indicar que son áreas hipomineralizadas del esmalte.

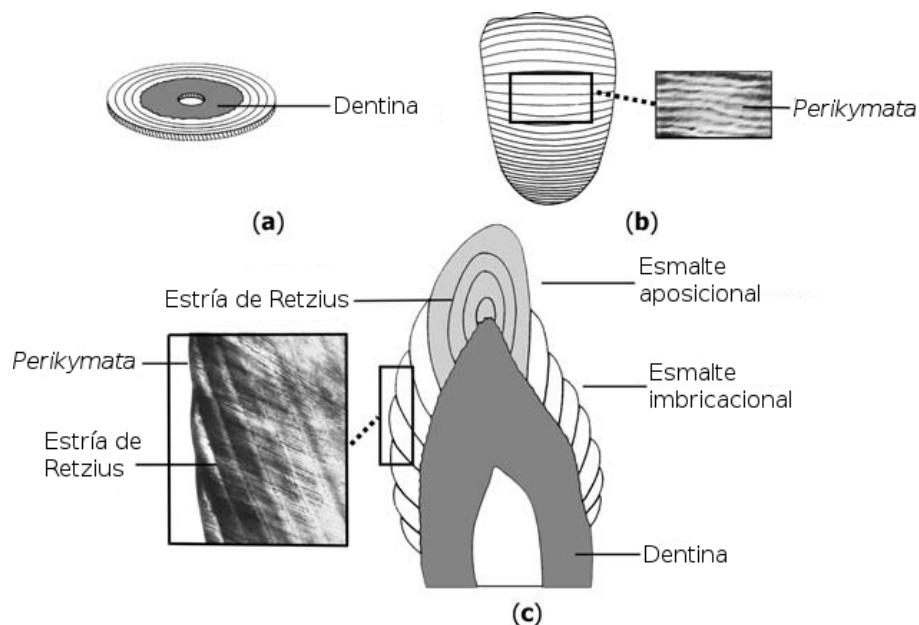


Figura 10: **Relación entre el esmalte aposicional, que no deja manifestación externa en la superficie del diente en modo de perikymata, y el esmalte imbricacional, que sí lo hace.** Los perikymata son la manifestación externa de las estrías de Retzius. a) corte transversal de la corona mostrando la dentina y las estrías de Retzius en modo concéntrico; b) superficie bucal de un diente observando la manifestación externa de las estrías de Retzius en forma de perikymata; c) corte longitudinal de un diente para distinguir esmalte aposicional de esmalte imbricacional. Modificado a partir de Fitzgerald and Rose (2008).

La causa de la periodicidad entre las estrías de Retzius es todavía un misterio. A diferencia de las estrías transversales, que tienen un ritmo circadiano de formación (Lacruz et al., 2012; Tao et al., 2016), es más difícil encontrar una explicación a nivel ambiental para la periodicidad entre estrías de Retzius. Una de las primeras hipótesis indicaban que podrían estar relacionadas con fluctuaciones en la alimentación (Gysi, 1931). Otras alternativas que no dependen de elementos de comportamiento, como en la hipótesis previa, sería una sincronización circadiana imperfecta cuyo resultado sería la formación de las estrías de Retzius (Newman and Poole, 1974), o una interacción causada entre estrías transversales y líneas intradianas (FitzGerald, 1995). Las líneas intradianas tienen aproximadamente un ciclo subdiario de

alrededor 12 horas (Smith, 2006). Con toda esta investigación, las causas de periodicidad de las estrías de Retzius es aun desconocida. Aun así, una de las explicaciones más generalizadas indica que representa una perturbación periódica o una ralentización de la actividad de los ameloblastos durante la fase de secreción en el crecimiento del esmalte (Bromage et al., 2012; Mahoney et al., 2016).

Se pueden distinguir dos zonas anatómicas en el esmalte (Figura 10):

- Zona de imbricación (**esmalte imbricacional** o lateral), en el que las estrías de Retzius llegan a la superficie del diente dejando unas líneas alrededor de la corona conocidas como perikymata.
- Zona de aposición (**esmalte aposicional** o cuspal), en el que las estrías de Retzius no llegan a la superficie del diente ya que se encuentran cubiertas por sucesivas capas de esmalte.

La tasa de formación de esmalte varía dependiendo del número de ameloblastos activos. Cuanto mayor sea su número, más esmalte se forma por unidad de tiempo y menos tiempo tarda la corona en formarse, y viceversa.

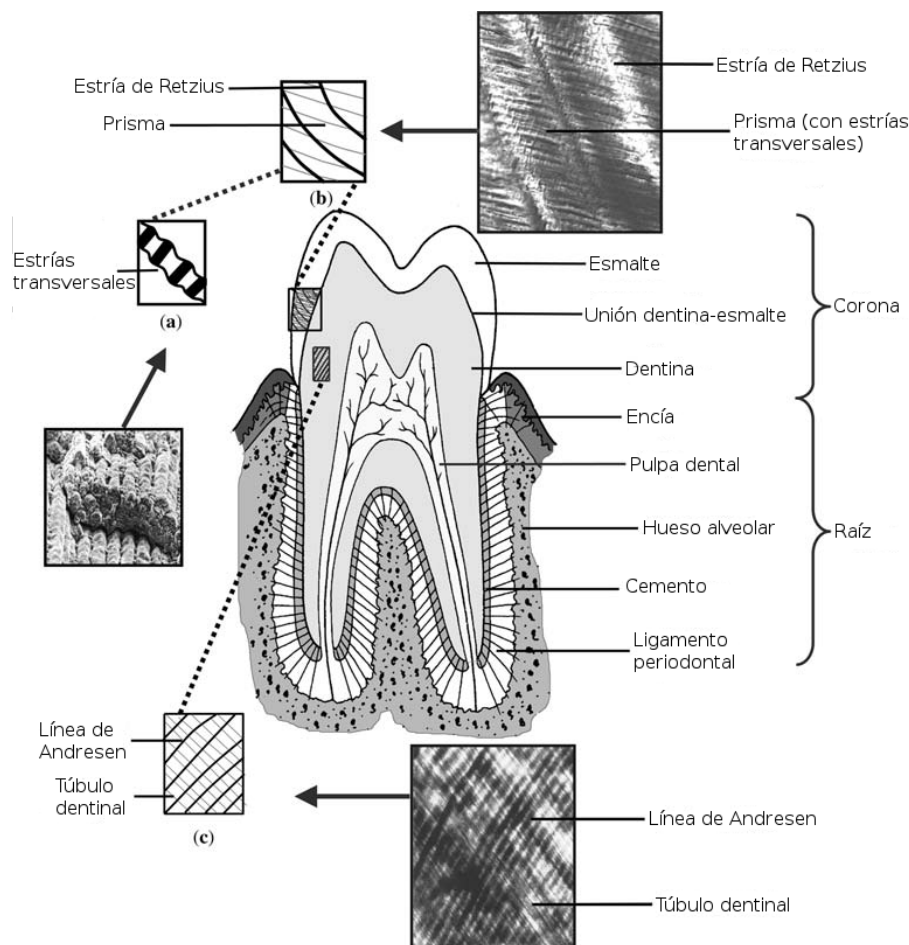


Figura 11: **Sección de un diente en el que se muestran los diferentes componentes histológicos y su estructura.** a) la unidad básica del esmalte es el prisma, con sus estrías transversales; b) cada cierto tiempo se producen momentos de menor secreción de esmalte que generan las estrías de Retzius; c) lo equivalente al prisma de esmalte y estría de Retzius es en la dentina el túbulo dentinal y la línea de Andresen, respectivamente. Modificado a partir de Fitzgerald and Rose (2008).

La premisa que subyace en el uso de las técnicas histológicas en dientes radica en la posibilidad de hacer un seguimiento muy preciso de cómo van creciendo sus tejidos. Esto se debe a la presencia de diferentes ritmos metabólicos que operan en su desarrollo, que afectan a las tasas de secreción y a la

densidad de sus minerales. Así se consigue la identificación de microestructuras tanto en el esmalte como en la dentina. Sin duda, el hecho de que no exista remodelación en el esmalte y en la dentina (o muy poco activa en el caso de la dentina) hace que estos tejidos sean especialmente valiosos, porque conservan toda la información del momento en el que se formaron.

Resumiendo, los tejidos dentales manifiestan diferentes tipos de estructuras anatómicas según los ritmos con los que se hayan producido (Figura 6, Figura 9 y Figura 11):

- **Marcadores de periodo corto.** Son estructuras que tienen una formación diaria, siguiendo por tanto un ritmo circadiano (Lacruz et al., 2012). En el esmalte estas microestructuras se conocen con el nombre de **estrías transversales** (*cross-striations* en su terminología anglosajona), mientras que en la dentina reciben el nombre de **líneas de von Ebner**.
- **Marcadores de periodo largo.** Son estructuras que tienen una formación aproximadamente semanal. En el esmalte estas microestructuras se conocen con el nombre de **estrías de Retzius**, mientras que en la dentina reciben el nombre de **líneas de Andresen**. Cuando las estrías de Retzius llegan a la superficie del esmalte reciben el nombre de **perikymata** (*perikyma* en singular) (Figura 12).

Si bien contabilizar los perikymata en la superficie del esmalte es relativamente sencillo si están bien conservados, el cálculo del tiempo de formación del esmalte cuspal requiere de otros métodos. Si empleamos secciones histológicas longitudinales, puede medirse la distancia existente entre estrías transversales en tres zonas del esmalte cuspal (interna, más próxima a la unión del esmalte con la dentina; externa, más próxima a la superficie; e intermedia, situada entre las dos anteriores). A continuación se obtiene un valor medio con el que, a partir de una ecuación que relaciona esta tasa media de extensión con el grosor del esmalte cuspal, calcular el tiempo de formación (Dean et al., 2001; Reid and Dean, 2006). Debido a las decusaciones propias del esmalte en la zona cuspal, a estos tiempos se les aplicaba un factor de corrección del 15% debido a las decusaciones propias de los prismas del esmalte (Risnes, 1986). Sin embargo, este valor fue puesto en cuestión posteriormente, ya que se consideraba que estaba ampliamente sobrestimado (Macho et al., 2003). Algunos autores han llegado a indicar que para Neandertales debería ser del 3% y para un chimpancé del 7%, aunque indicando que es probable que sea variable según los tipos de dientes y especies (Tafforeau et al., 2012).

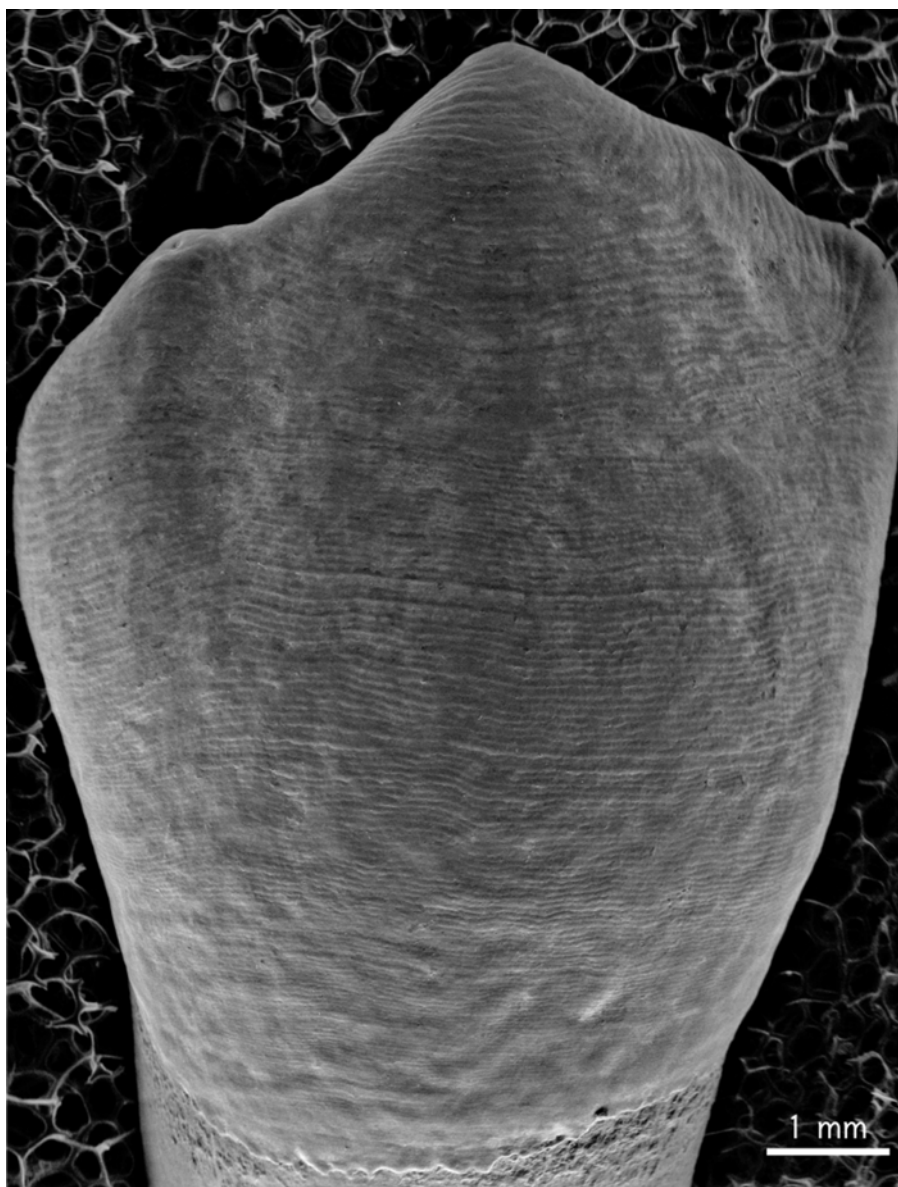


Figura 12: **Visión del esmalte lateral donde pueden identificarse los perikymata.** Se trata de la cara bucal de un P3 inferior derecho proveniente del yacimiento catalán de Galls Carboners. Escala = 1 mm.

5.6 Breve reseña histórica

Los humanos modernos presentamos un desarrollo ontogenético más prolongado que el de otros homínidos y que el de los grandes simios actuales (Smith, 1991a, 1994; Dean and Vesey, 2008). Nos caracterizamos principalmente por la aparición de las etapas de niñez y adolescencia. La determinación de cuándo y cómo fueron surgiendo estas etapas de desarrollo es uno de los puntos de mayor interés en el estudio de la evolución humana. La relación que existe entre el desarrollo corporal y el desarrollo dental (Schultz, 1956; Smith, 1989, 1994) sitúa a los dientes como uno de los elementos clave para estudiar el desarrollo de los homínidos fósiles.

La erupción de los dientes se consideró inicialmente como una buena aproximación para conocer el desarrollo de los individuos y su edad de muerte. Cuando se publicó el primer *Australopithecus*, el niño de Taung, se le asignó una edad de muerte de unos 6 años (Dart, 1925), debido a que esa edad de erupción del primer molar inferior en humanos modernos. Poco tiempo después se le criticó comentando que si

se emplearan edades de erupción de chimpancés, su edad de muerte sería de 3 a 4 años (Bolk, 1926; Zuckerman, 1928). Esta situación puso de relieve la problemática asociada al uso de especies actuales. Aun así, durante buena parte de la mitad del siglo XX, se asumió que los homínidos fósiles tenían un desarrollo como el de los humanos modernos (Weidenreich, 1937; Mann, 1975).

La incipiente histología dental a inicios del siglo XIX empezó a observar que los tejidos dentales crecían incrementalmente, como lo atestiguan las líneas marrones de crecimiento que definieron a las estrías de Retzius (Retzius, 1836), o la descripción de las líneas de Andresen de la dentina (Andresen, 1898; von Ebner, 1906). Los dientes de ratón fueron, de hecho, un modelo para estudiar el crecimiento del esmalte y dentina en los mamíferos (Schour and Steadman, 1935). Una revisión más exhaustiva sobre la literatura de la histología dental en el siglo XIX y primeros dos tercios del siglo XX puede encontrarse en la tesis de Boyde (1964). Los trabajos hasta la década de los 80 sobre el crecimiento del esmalte y la dentina no dejaron de cesar (Boyde, 1966; Shellis, 1984), incluso constatando una relación directa entre las estrías de Retzius y los perikymata a través de imágenes de microscopio electrónico de barrido (Risnes, 1985) (Figura 12).

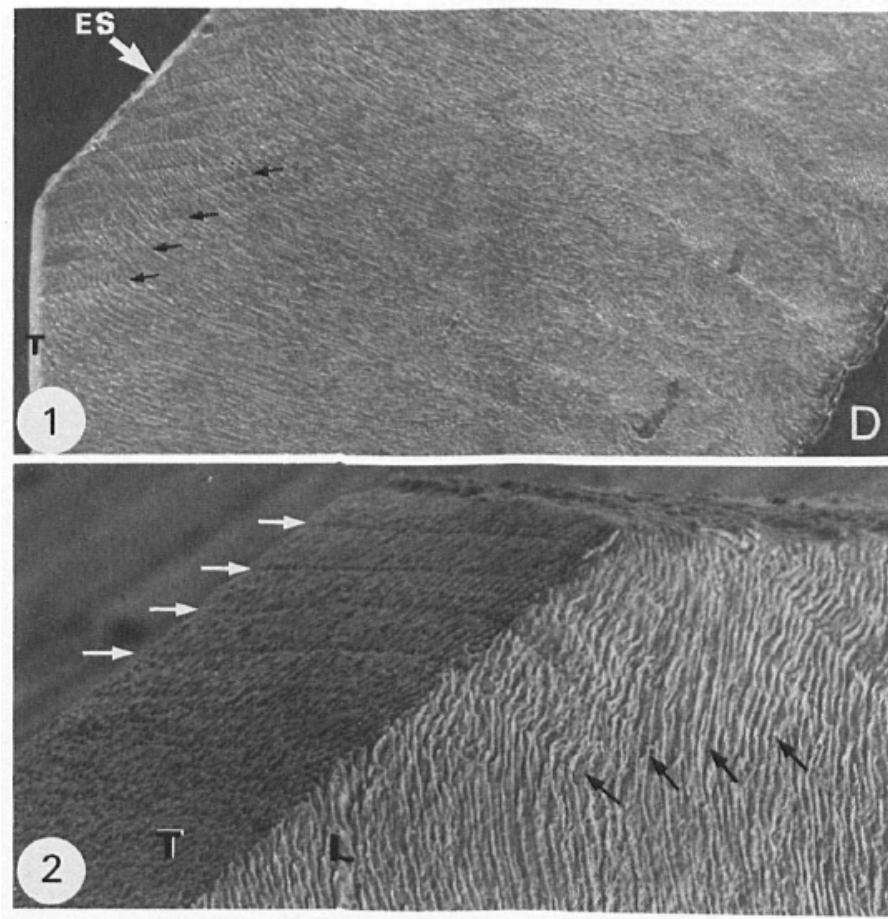


Figura 13: **Sección longitudinal de un premolar humano con las estrías de Retzius y perikymata, proveniente de Risnes (1985).** En flechas negras las estrías de Retzius y en blancas sin etiquetas los perikymata asociados.

Sin embargo, todo este cuerpo de conocimiento sobre el crecimiento de los tejidos dentales se había desarrollado al margen de los descubrimientos y discusiones en paleoantropología. La evolución en paralelo de estas dos líneas, histología dental y paleoantropología, cambia en 1985 con el reestudio de las edades de muerte de *Australopithecus*, *Paranthropus* y los primeros representantes del género *Homo* (Bromage and Dean, 1985), momento en el que ambas fuentes de información comienzan a fusionarse para generar

un campo científico nuevo, el de la paleohistología dental. En este artículo se proponía la hipótesis de que esos homínidos tuvieron patrones de desarrollo similares a los de los simios antropoideos a partir de la información proporcionada por el estudio de la histología dental. Fue una aproximación innovadora, que contrastaba con los estudios realizados sobre radiografías convencionales (Mann, 1975). El debate subió de tono y estimuló la investigación del desarrollo dental de homínidos inmaduros. Todo ello produjo una riqueza inusitada tanto en datos como en métodos y técnicas de estudio (e.g. Bromage and Dean, 1985; Mann, 1975, 1988; Smith, 1986, 1994; Conroy and Vannier, 1987; Mann et al., 1987, 1990a; b, 1991; Simpson et al., 1990).

Posteriormente, se abordó la problemática de la determinación del desarrollo de los homínidos fósiles a partir de la secuencia de erupción dental, y no sólo a partir de la edad de erupción (Mann, 1975). Si la secuencia observada en una especie fósil determinada se asemejaba a la de los humanos modernos, dicha especie debió poseer un desarrollo prolongado. Si sucedía lo contrario y la secuencia era similar a la de los simios antropoideos, la especie debió de presentar un desarrollo corto. Sin embargo, esta hipótesis tuvo que ser igualmente descartada debido a dos factores: (1) la erupción dental está muy influenciada por la gran reducción de los dientes anteriores (incisivos y caninos), un proceso que se observa en la línea del género *Paranthropus*, y (2) el espacio disponible en la mandíbula y el maxilar para los dientes varía según el desarrollo de los maxilares (Dean, 1988; Simpson et al., 1990, 1991). Por lo tanto, la edad de erupción y la secuencia de erupción dental de los homínidos fósiles se calcularon siguiendo el criterio del actualismo, es decir, a partir de patrones de especies actuales, dando resultados variables según la especie modelo utilizada (humanos modernos o simios antropoideos). Se comprendió entonces la necesidad de estudiar el desarrollo dental de forma directa, sin necesidad de usar parámetros de referencia procedentes de especies actuales. Esta problemática se resolvió con numerosos estudios que indicaban que los patrones de formación dental podían abordarse a partir de las características de la microestructura de los tejidos dentales, tal y como mencionamos anteriormente (Boyde, 1970; Newman and Poole, 1974; Boyde and Martin, 1984; Shellis, 1984; Bromage, 1991). Esto permitía resolver la problemática con datos directos y observables en los propios dientes, evitando la relatividad de emplear modelos de referencia que condicionaban sobremanera el resultado.

Para averiguar de una forma muy precisa la edad de muerte de un individuo se debe realizar el conteo de las estrías de Retzius. A los perikymata de la zona de imbricación debemos añadir las estrías de Retzius de la zona aposicional. Y al tiempo estimado de formación hay que sumar el tiempo en el que se empieza a formar cada diente. Aplicando este método a cuatro especies del Plio-Pleistoceno (*Australopithecus afarensis*, *A. africanus*, *Paranthropus robustus* y *H. habilis*), se observó que la edad de muerte estimada por el reloj biológico de los dientes de estos homínidos era casi la mitad o dos tercios menor que la edad estimada con el patrón de desarrollo dental estándar de nuestra especie (Bromage and Dean, 1985). Su conclusión fue clara: no se puede usar el patrón estándar de nuestra especie para estudiar a los homínidos del Plio-Pleistoceno, debido a que poseen un patrón de desarrollo dental distinto, las coronas crecen más rápido y la duración del desarrollo somático es más corto que nuestra especie, solapándose con la de los simios antropoideos (Bromage and Dean, 1985).

Algunas características del patrón de estrategia vital, como la duración total de los procesos del crecimiento en especies fósiles, pueden determinarse a través del cálculo del tiempo y patrón del desarrollo dental. El amplio registro de dientes fósiles disponibles supone una aproximación valiosa a este propósito. Los tiempos de formación de la corona pueden calcularse a través del estudio de las líneas de crecimiento de los tejidos duros de los dientes (Bromage and Dean, 1985; Dean et al., 1986; Bromage, 1987; Dean, 1987a; b; Beynon and Dean, 1988). Sin embargo, la determinación del patrón de desarrollo dental por sí sólo no permite el cálculo directo de los tiempos de desarrollo somático, ya que los patrones pueden ser similares, pero los tiempos diferentes. La aplicación de los procesos de desarrollo dental como un método para inferir características de la biología de homínidos fue apoyado por algunos autores (Mann,

1975; Conroy and Vannier, 1987; Smith and Tompkins, 1995) y criticado por otros (Simpson et al., 1990, 1992). No obstante, otros investigadores recomiendan prudencia cuando se obtienen conclusiones sobre la maduración somática a partir de este método (Dean et al., 2001).

Se conoce, por ejemplo, que los miembros del género *Paranthropus* comparten algunas similitudes con *H. sapiens* en el patrón de desarrollo dental (Smith, 1986, 1994; Bromage, 1987; Conroy and Vannier, 1991). Esas similitudes llevaron a conclusiones sobre los periodos de maduración en los primeros homínidos (Mann, 1975) que ahora consideramos incorrectas (Bromage and Dean, 1985; Bromage, 1987; Dean, 1987a; b; Beynon and Dean, 1988; Conroy and Vannier, 1991; Smith, 1991a). Sin embargo, el género *Paranthropus* presenta también algunas diferencias marcadas con *H. sapiens* en relación al desarrollo dental, como las tasas y patrones de crecimiento del esmalte (Beynon and Wood, 1987; Dean et al., 2001). Cuando se comparan grupos taxonómicos, como los géneros, la interpretación de los patrones de similitud entre ellos requiere precaución. Es importante tener en cuenta que estas similitudes pueden deberse a una homoplasia. Sin embargo, cuando se consideran patrones de desarrollo dental de individuos incluidos en el mismo género, se trabaja dentro de un mismo rango adaptativo o dentro de un contexto más homogéneo. Por lo tanto, para poder averiguar cómo ha evolucionado el crecimiento en homínidos del Plio-Pleistoceno es necesario averiguar cuál es su patrón de desarrollo dental acoplado con los tiempos de formación de cada uno de sus dientes.

En un artículo publicado por Holly Smith (Smith, 1986) se determinó el estado de desarrollo dental en algunos individuos de *Australopithecus*, *Paranthropus* y *Homo*. Sus respectivos estados fueron situados sobre cartas de desarrollo dental de grandes simios actuales y humanos modernos. El grado de similitud del estado de desarrollo de cada individuo estudiado (medido por la proximidad a una línea recta de los diferentes puntos) en la gráfica de simios y humanos modernos, se midió comparando el perfil que ofrecían sus puntos. Esta investigadora observó que los grandes simios actuales, *Australopithecus* y algunos de los primeros representantes de *Homo*, presentaban un perfil en S cuando se situaban sobre la carta de humanos modernos. Este perfil indicaba que la dentición anterior, desde el primer incisivo (I1) hasta el primer premolar (P3), aparecían retrasados en su formación en relación al M1 (Smith, 1986, 1991b). Por otro lado, estimó la edad dental de cada diente de estos homínidos, según los estándares de poblaciones humanas modernas. Se obtuvo asimismo el coeficiente de variación de los datos de cada individuo. El análisis se realizó sobre todos los campos dentales (incisivos, caninos, premolares y molares) en al menos seis de los siete dientes mandibulares o maxilares (I1-M2) representados. Smith observó que el coeficiente de variación de *H. sapiens* era considerablemente menor que el coeficiente calculado para *H. habilis*, *Australopithecus*, y grandes simios actuales (Smith, 1991a). Los ejemplares de *Paranthropus* tenían coeficientes de variación intermedios entre *H. sapiens* y *Australopithecus*, aunque más próximos a este último género. En este contexto, Smith sugirió que el género *Paranthropus* se caracterizaba por una condición única en términos de desarrollo dental; esto es, que los dientes anteriores presentaban un desarrollo muy avanzado respecto al primer molar.

La práctica de comparar los estados de desarrollo de los dientes que pertenecen a diferentes clases se ha demostrado como una de las herramientas con mayor potencial para discriminar entre especies, en relación al patrón de desarrollo dental. Esta comparación revela la independencia relativa de las trayectorias evolutivas de los diferentes campos dentales (Smith, 1994), también evidenciada a través de estudios genéticos (Bei, 2009; Jheon et al., 2013; Puthiyaveetil et al., 2016). En homínidos estrechamente emparentados, los tiempos particulares de los eventos de desarrollo de los dientes anteriores en relación a los posteriores ofrece información sobre los momentos concretos del desarrollo somático (Smith, 1994). Por lo tanto, a través de la determinación de los estados de mineralización de los dientes fósiles es posible establecer inferencias sobre los procesos de crecimiento general en nuestros antepasados. Estudios basados en la histología de los tejidos duros han mostrado que la formación de los dientes puede ser caracterizada con mucha exactitud a partir de análisis de la microestructura del esmalte, aplicándose a homínidos del

Plioceno y Pleistoceno (Bromage and Dean, 1985; Smith, 1986, 1991a, 1994; Smith and Tompkins, 1995). El propósito de este análisis fue determinar si el periodo prolongado de crecimiento estaba ya presente en los homínidos más antiguos. Estos estudios demostraron que los homínidos del Plio-Pleistoceno se caracterizaban por un tiempo corto de maduración dental, sugiriendo que los patrones de crecimiento y desarrollo en estos homínidos fósiles estaba más próximo al que presentan grandes simios actuales, y no al de los humanos modernos (Dean, 1987a; b; Beynon and Dean, 1988).

Se sabe que el tiempo de formación de la corona está influenciado por las tasas de extensión del esmalte (Dean et al., 2001). La variación en las tasas de extensión del esmalte depende de la cantidad de ameloblastos que se activen cada día, por lo tanto, a mayor número de ameloblastos activos, mayor cantidad de esmalte y menos tiempo para la formación de la corona. En las capas internas del esmalte, el ángulo que forman las estrías de Retzius con la línea de unión entre el esmalte y la dentina es un indicador de las tasas de extensión del esmalte. Cuanto menor sea el ángulo de la pendiente, mayor será la tasa de extensión (Figura 14). Es decir, mayor será la longitud de la corona en la que se forma esmalte de manera simultánea. En la superficie de la corona, la tasa de extensión del esmalte se observa a partir del espacio que existe entre los perikymata. En humanos modernos, las tasas de extensión disminuyen progresivamente desde la cúspide hasta el cérvix (Dean, 1987a; Ramírez Rozzi, 1996; Dean and Reid, 2001).

A raíz de la publicación de los perikymata situados en la dentición anterior de *H. antecessor* y Sima de los Huesos (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004), donde se mostró que el crecimiento dental en estas dos poblaciones era más rápido que en humanos modernos, comenzó un debate sobre la comparación de Neandertales con humanos modernos. Esto fue así porque en este mismo artículo se concluyó que los Neandertales tenían un crecimiento dental incluso más rápido que los homínidos de la Sima de los Huesos, y por extensión, que el de humanos modernos. A pesar de que ya se habían publicado algunos artículos sobre los perikymata de Neandertales (Dean et al., 1986; Monge et al., 1990; Mann et al., 1991; Mann and Vandermeersch, 1997) no fue hasta la publicación en 2004 del artículo de Ramírez-Rozzi y Bermúdez de Castro que hubo un interés creciente en la comunidad científica por comparar estas dos poblaciones: Neandertales con humanos modernos.

Poco tiempo después la conclusión de que los dientes anteriores de Neandertales crecían más rápido que humanos modernos fue contestada (Guatelli-Steinberg et al., 2005), indicando que no se observaban diferencias entre las dos poblaciones con respecto al número de perikymata. A pesar de que hubo críticas hacia los dientes empleados en ese estudio (Rozzi and Sardi, 2007), un artículo posterior ratificaba sus primeras conclusiones pero indicando que donde sí se observaban diferencias era en la distribución de perikymata en la superficie, donde los Neandertales presentaban una mayor linealidad con respecto a humanos modernos (Guatelli-Steinberg et al., 2007).

Sin embargo, ya existían dudas de que los perikymata de los incisivos por sí solos pudieran ser útiles para diagnosticar diferencias específicas o filogenéticas (Monge et al., 2006), ya que son uno de los dientes más variables (Reid and Dean, 2006). Esto determinó que se empezaran a realizar estudios sobre el número de perikymata en la dentición posterior (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008), mostrando que, con la excepción de la cúspide mesiobucal del M2 inferior, el número de perikymata entre las dos poblaciones era similar. Sin embargo, también encontró que la distribución de los perikymata era más lineal que en los humanos modernos (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008).

Sin embargo, aun faltaba por conocer la periodicidad de Neandertales para establecer un marco comparativo de tiempos de formación del esmalte lateral. En humanos modernos comenzaba a conocerse la periodicidad y su variación, situándose la media en torno a 8 y 9 días (Reid and Dean, 2006), llegando en algunos casos excepcionales a valores de entre 6 y 12 (Reid et al., 2008).

Esta situación comenzó a solucionarse con un artículo de Tanya Smith en 2010 (Smith et al., 2010), en el que mediante el empleo de un Sincrotrón (Tafforeau et al., 2006; Smith and Tafforeau, 2008; Tafforeau

and Smith, 2008), pudieron obtener imágenes virtuales de secciones de dientes donde contabilizar las estrías de Retzius y las periodicidades. A pesar de que la media del número de perikymata de Neandertales era menor en prácticamente todos los dientes comparado con humanos modernos procedentes de Europa, sus valores solapaban ampliamente con una población de África (Smith et al., 2010). Sin embargo, sí que se observaron diferencias significativas en la periodicidad comparando humanos modernos y Neandertales, permitiéndoles afirmar que el esmalte de Neandertal presentaba tiempos de formación más cortos que en humanos modernos (Smith et al., 2010).

A lo largo de estos últimos años se han descrito nuevos Neandertales sobre los que se han realizado estudios dentales histológicos, indicando que su crecimiento era más rápido que en humanos modernos (Rosas et al., 2017), los tiempos de formación del esmalte encajan bien entre Neandertales y humanos modernos (Quam et al., 2015) o que su variación encaja dentro de humanos modernos (Smith et al., 2007a). Respecto a este último caso, el estudio de un esqueleto parcial de un Neandertal inmaduro proveniente de El Sidrón ha mostrado que, para una edad estimada de muerte de 7,7 años obtenida a partir de evidencias histológicas dentales, no existe prácticamente ninguna diferencia entre el desarrollo esquelético entre humanos modernos con esa edad y este Neandertal en particular (Rosas et al., 2017). Además, se sugería que con esa edad de muerte habría formado el 87,5% del tamaño del cerebro del adulto, un dato que fue contestado indicando que prácticamente tendría ya el 100% del tamaño adquirido (DeSilva, 2018), y que fue nuevamente respondido por los autores originales reafirmando su conclusión inicial (Rosas et al., 2018).

Al mismo tiempo que se discutía las semejanzas y diferencias entre Neandertales y humanos modernos, también se comenzaba a estudiar en detalle los tiempos de formación del esmalte en *H. sapiens* primitivos. Con relación a fósiles de *H. sapiens* primitivos, se ha observado que los perikymata de los incisivos de Qafzeh (Monge et al., 2006) se encuentran dentro de la variación de humanos modernos. De forma similar, el individuo de Jebel Irhoud mostraba un patrón de desarrollo dental muy similar al de humanos modernos europeos (Smith et al., 2007c), entre los que se incluyen tiempos de formación de la corona más elevados, compensados con tasas de extensión más elevadas en las raíces que humanos modernos.

Uno de los aspectos fundamentales en el desarrollo dental es la evaluación de los tiempos de formación y tasas de extensión de las raíces. Se han observado claras diferencias en las tasas de extensión de la raíz entre humanos modernos y chimpancés (Dean and Vesey, 2008; Dean and Cole, 2013), así como en las tasas de extensión de la raíz del M1 inferior entre el Neandertal de La Chaise y humanos modernos (Macchiarelli et al., 2006).

Por otro lado, los estudios de tiempos de formación del esmalte y de desarrollo dental en *H. sapiens* muestran la extraordinaria variación presente en nuestra especie. Mucha de la información sobre perikymata en *H. sapiens* procede estudios donde se comparan con fósiles de homínidos (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004; Guatelli-Steinberg et al., 2007; Smith et al., 2010). Sin embargo, existe una gran cantidad de información dedicada en exclusiva al estudio de la variabilidad de *H. sapiens*, como el crecimiento de las cúspides de los molares (Mahoney, 2008, 2011), el número total y distribución de perikymata (Reid et al., 1998; Modesto-Mata et al., 2017a), edades de erupción dental (Nizam et al., 2003; Khatskevich and Bogomolova, 2004; Hernández et al., 2008; Karadayı et al., 2014; Oziegbe et al., 2014; Rozzi, 2016), desarrollo relativo (Liversidge and Molleson, 1999; Liversidge, 2003, 2010; Braga and Heuze, 2007). Debido a esta gran variación, consecuencia probable de adaptaciones ecogeográficas diferentes, las edades estimadas para los últimos estados de mineralización de los dientes de los primeros *Homo* (S7-37, KNM-WT 15000 y StW 151) se encuentran dentro de la variación de los humanos modernos más avanzados (Dean and Liversidge, 2015).

Recientemente se han publicado datos del desarrollo dental a nivel histológico de dos homínidos nuevos: el homínido chino de Xujiayao (Xing et al., 2015a, 2019) y *H. naledi* (Guatelli-Steinberg et al., 2018). Estos fósiles son especialmente relevantes porque ocupan un intervalo de tiempo comprendido

entre finales del Pleistoceno Medio y probablemente inicios del Pleistoceno Superior, pero en dos zonas geográficas muy alejadas de Europa, y opuestas entre sí. El maxilar de Xujiayao, con una antigüedad de entre 104.000 y 224.000 años (Chen et al., 1982, 1984; Li et al., 2014), conserva 7 dientes permanentes. A pesar de que la morfología es primitiva (Xing et al., 2015b), los tiempos de formación del esmalte y el desarrollo relativo encajan dentro de los humanos modernos (Xing et al., 2015a, 2019). En segundo lugar, *H. naledi* (Berger et al., 2015), descubierto en la Cueva Rising Star (Sudáfrica), tiene una antigüedad de entre 236.000 y 335.000 años (Dirks et al., 2017). A partir del análisis en conjunto de los perikymata y su distribución en la dentición anterior se ha podido establecer que presentan un conjunto particular y muy poco representado en otros homínidos.

Al margen del linaje de los homínidos, el estudio histológico del desarrollo dental se ha expandido a otros grupos de primates. Se están estudiando en gran detalle el desarrollo dental y los tiempos de formación de otras especies actuales de primates, tales como chimpancés (Anemone et al., 1996; Kuykendall, 1996; Smith et al., 2007b, @BoughnerMandibularShapeOntogeny2008, 2013; Zihlman et al., 2007), orangutanes (Beynon et al., 1991; Skinner, 2014; Smith, 2016) y gorilas (Beynon et al., 1991; Smith, 1994; McGrath et al., 2018), así como de especies extintas (Zhao et al., 1999, 2000, 2008; Schwartz et al., 2003; Hu et al., 2012; Patnaik et al., 2014; Wang and Zhao, 2017).



Figura 14: **Ángulos entre la unión del esmalte y dentina con las estrías de Retzius.** Se muestran los ángulos que se generan entre la unión del esmalte y dentina (EDJ, en color rojo) y algunas estrías de Retzius (en color azul). Los ángulos van aumentando progresivamente desde la zona cuspal hasta la zona cervical ($a_1 < a_2 < a_3 < a_4 < a_5 < a_6 < a_7 < a_8$). Escala = 1 mm.

Actualmente, el consenso general es que *Australopithecus*, *Paranthropus* y los primeros representantes del género *Homo* presentaban desarrollos biológicos relativamente cortos, más próximos al de los grandes simios actuales que al de los humanos modernos. La evolución dentro del género *Homo* se caracterizó por un desarrollo de mayor duración, así como por la aparición de nuevos estadios (Bogin and Smith, 1996). Los últimos homínidos del Pleistoceno debieron poseer un patrón de estrategia vital más próximo al de los humanos modernos (Smith and Tompkins, 1995; Tompkins, 1996a; Dean et al., 2001).

5.7 Sierra de Atapuerca

Precisamente Atapuerca cobra en ese espacio de tiempo (1,5 – 0,1 Ma) una relevancia especial, ya que puede aportar una información valiosa sobre cómo se produjo ese cambio en los procesos de desarrollo somático u ontogenético.

La sierra de Atapuerca se localiza a 14 kilómetros al este de la ciudad de Burgos (Castilla y León, España). Este pequeño promontorio ocupa una extensión de 25 km² y su altura máxima tiene 1.082 metros sobre el nivel del mar. La sierra de Atapuerca está encuadrada en un espacio estratégico de paso conocido como el Corredor de la Bureba, y situada entre las cuencas del río Duero al suroeste y del Ebro al noreste, así como la Cordillera Cantábrica al noroeste y la sierra de la Demanda al sureste (Carbonell et al., 1999).

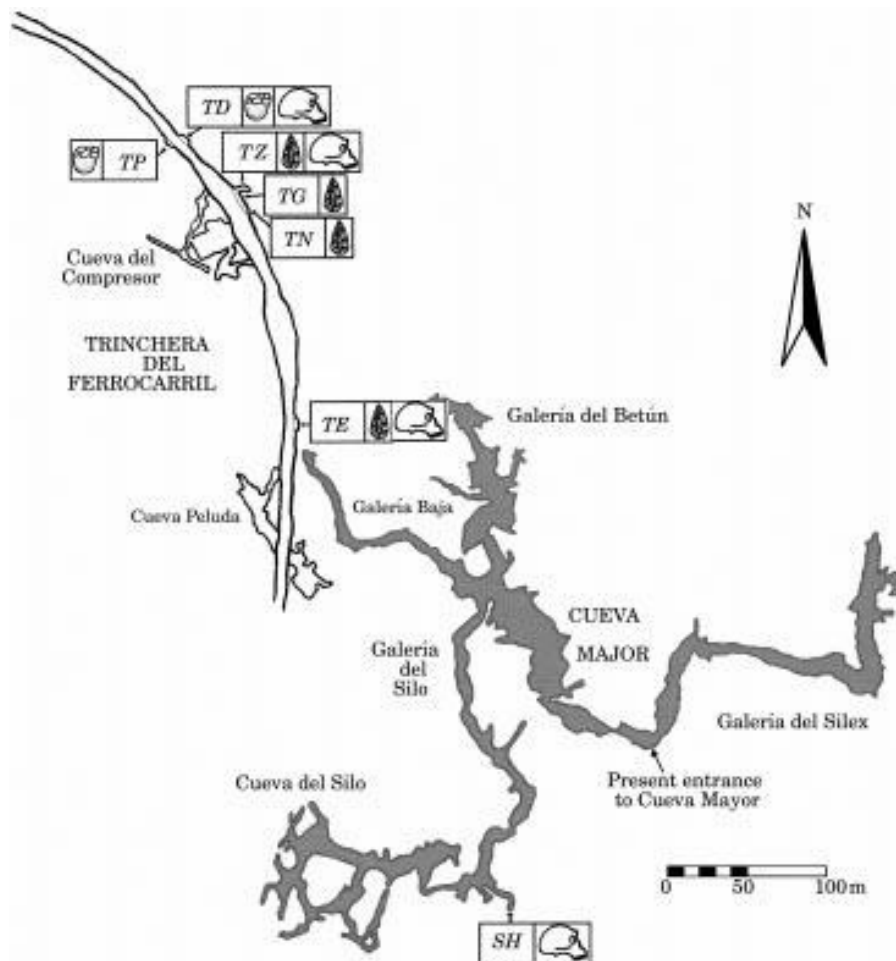


Figura 15: Mapa de los principales yacimientos de la sierra de Atapuerca. TD: Gran Dolina; TZ: Trinchera Zarpazos; TG: Trinchera Galería; TP: Trinchera Penal; TN: Trinchera Norte; TE: Trinchera Elefante; SH: Sima de los Huesos.

La sierra de Atapuerca está formada por una colina de roca caliza, correspondiente a un anticlinal tumbado con dirección ibérica NNW-SSE y vergencia al NE. Las formaciones más modernas del anticlinal están datadas en el Cretácico Superior y están formadas por calcarenitas, calizas, calizas margosas, dolomitas y margas. Es en estos materiales donde se desarrolla el karst de los yacimientos de Atapuerca. Estos materiales están cubiertos por diversas terrazas fluviales procedentes del río Arlanzón, que se formaron durante el Cuaternario (Pérez-González et al., 2001).

En la sierra de Atapuerca y sus alrededores existen multitud de yacimientos arqueo-paleontológicos.

Aquellos yacimientos localizados en la misma Sierra se pueden agrupar en tres sectores principales (Carbonell et al., 1999):

- La **Trinchera del Ferrocarril** forma un arco de unos 500 metros con una profundidad máxima de 20 metros. En esta localización se encuentran yacimientos que rellenan cavidades como las de la Gran Dolina, Trinchera Galería, Covacha de los Zarpazos, Trinchera Penal y Sima del Elefante (Figura 15 y Figura 16). Recientemente se ha comenzado a trabajar sobre el yacimiento de Cueva Fantasma, situada a escasos metros ladera arriba desde la Trinchera.
- En el **sistema kárstico de Cueva Mayor-Cueva del Silo** existen igualmente un número variable de yacimientos, entre los que destaca la Sima de los Huesos. También se conocen otros yacimientos con cronologías más recientes, como el Portalón de Cueva Mayor, la Galería del Sílex, la Galería Baja, la Galería del Silo y la Galería de las Estatuas.
- En los alrededores de la sierra o en sus extremos se localizan también numerosos yacimientos, como la Cueva del Mirador, Valle de las Orquídeas, Hotel California, Hundidero o Fuente Mudarra.



Figura 16: **Visión del yacimiento de la Sima del Elefante en la sierra de Atapuerca.** El yacimiento se encuentra situado debajo del sistema de andamiaje que se localiza en el centro de la imagen. Se ve igualmente la entrada a los yacimientos y parte de la Trinchera del Ferrocarril. Fotografía: Mario Modesto Mata.

En conjunto, todos los yacimientos de la sierra de Atapuerca presenta evidencias de presencia humana desde hace 1,2 Ma hasta la actualidad, prácticamente de forma ininterrumpida (Rodríguez-Gómez et al., 2014). Estas evidencias de presencia humana se manifiestan tanto por sus propios huesos fosilizados como a partir de las herramientas líticas que fabricaron y los animales que procesaron.

En el nivel TE9 del yacimiento de la cueva **Sima del Elefante** (TE) proporcionó una mandíbula y una falange de un homínido de especie desconocida que se remonta a 1,2-1,3 Ma (Carbonell et al., 2008; Bermúdez de Castro et al., 2011; Lorenzo et al., 2015). Los dientes de esta mandíbula presentan numerosas patologías (Martín-Torres et al., 2011). Inicialmente, esta mandíbula se asignó de manera tentativa a *H. antecessor*, aunque estudios posteriores determinaron que no era posible atribuirla a un taxón en particular, quedándose en *Homo sp.* (Bermúdez de Castro et al., 2011).

En la unidad 6 de **Gran Dolina** (TD6) se han recuperado más de 160 fósiles humanos pertenecientes

a al menos a ocho homínidos atribuidos a la especie *H. antecessor*, con una datación de 0,8-0,9 Ma (Moreno et al., 2015; Bermúdez de Castro et al., 2017a; c; Duval et al., 2018).

El yacimiento de la **Sima de los Huesos** (SH), con una datación de alrededor de 0,43 Ma, contiene más de 6.500 fósiles humanos adscritos a un mínimo de 28 individuos (Bermúdez de Castro et al., 2004). La atribución taxonómica de estos homínidos está aún en discusión, aunque están claramente relacionados con la genealogía de los Neandertales del Pleistoceno Medio (Arsuaga et al., 2014).

Se han descubierto también algunos fósiles humanos en el yacimiento de la cueva de **Trinchera Galería**. En concreto, Trinidad Torres encontró en 1976 fuera de contexto un fragmento de mandíbula (Rosas and Bermúdez de Castro, 1999), mientras que las excavaciones sistemáticas proporcionaron en 1995 un fragmento de parietal humano (Arsuaga et al., 1999a), con una cronología estimada de 0,3 Ma (Falguères et al., 2013).

Recientemente se ha documentado el primer fósil de Neandertal descubierto en la sierra de Atapuerca. En concreto, el fósil procede del yacimiento de la **Galería de las Estatuas**, situada en el interior del sistema kárstico de la sierra de Atapuerca (Pablos et al., 2019). Se trata de una falange del pie, presentando una cronología de unos 0,11 Ma.

Los dientes de los homínidos de la sierra de Atapuerca han sido objeto de numerosos estudios a nivel morfológico (Bermúdez de Castro, 1986, 1988, 1993; Bermúdez de Castro and Nicolás, 1995; Bermúdez de Castro et al., 2001, 2017b; Martínón-Torres et al., 2012, 2019), patológico (Bermúdez de Castro and Pérez, 1995; Cunha et al., 2004; Martínón-Torres et al., 2011), dieta y desgaste (Bermúdez de Castro et al., 1988, 2003a; Fernández-Jalvo and Bermúdez de Castro, 1988; Pérez-Pérez et al., 1999; Lozano et al., 2008) y costumbres (Bermúdez de Castro et al., 1997b; Lozano et al., 2008, 2009).

Con la incorporación de nuevas técnicas de análisis se ha podido aumentar el conocimiento obtenido a partir de los dientes. Por ejemplo, se ha empleado la tomografía computarizada para estudiar la morfología y topografía de la dentina (Martínez de Pinillos et al., 2014, 2017; Hanegraef et al., 2018), los volúmenes y superficies de los tejidos dentales (Martín-Francés et al., 2018; García-Campos et al., 2019), así como la morfología de las raíces y los canales radiculares (Prado-Simón et al., 2012a; b). Asimismo, también se han realizado estudio estadísticos de morfometría geométrica (Gómez-Robles et al., 2007, 2011; Gómez-Robles et al., 2008) y un estudio sobre isótopos de carbono en la superficie del esmalte (García et al., 2015).

En relación con el desarrollo dental, se han comparado los perikymata de la dentición anterior en *H. antecessor*, en los homínidos de la Sima de los Huesos, en Neandertales y en *H. sapiens* del Paleolítico Superior / Mesolítico (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004). Dos fueron los resultados principales en relación con *H. antecessor* y la Sima de los Huesos: 1) *H. antecessor* y Sima de los Huesos presentaban periodos de crecimiento dental más cortos que los humanos modernos, y 2) que los Neandertales presentaban un crecimiento dental incluso más rápido que los homínidos de la Sima de los Huesos. En un estudio previo se indicaba que los perikymata, también de la dentición anterior, de los homínidos de la Sima de los Huesos eran similares a los de *H. sapiens* (Bermúdez de Castro et al., 2003b). Sin embargo, estos estudios no abordaban la dentición posterior (premolares y molares), así como se asumía que la periodicidad era de 9 días para todas las poblaciones analizadas. En un pequeño estudio preliminar se aborda el conteo de perikymata del individuo XVIII de la Sima de los Huesos, indicando que sus valores se encuentran dentro del rango de los Neandertales (Modesto-Mata et al., 2014). Sin embargo, los conteos de perikymata de este individuo en concreto han sido reevaluados en esta tesis con imágenes de microscopio electrónico más completas y precisas.

En 1999, Bermúdez de Castro y colaboradores concluyeron que *H. antecessor*, proveniente del nivel TD6 de Gran Dolina y con unos 0,8 Ma, presentaba ya un patrón de desarrollo dental como el de humanos modernos, a pesar de que el retraso característico en la calcificación del tercer molar no estaba tan marcado como en las poblaciones modernas de origen europeo (Bermúdez de Castro et al., 1999). Los

citados investigadores hipotizaron que estos homínidos presentaban ya un proceso de maduración y desarrollo prolongado como el de humanos modernos. Esta conclusión fue nuevamente reforzada en un artículo publicado posteriormente a partir de nuevo material fósil del mismo nivel y yacimiento (Bermúdez de Castro et al., 2010). Sin embargo, Dean y colaboradores, en 2001 comentaron que la presencia de un patrón de desarrollo similar de *H. antecessor* a humanos modernos no implicaba necesariamente un desarrollo prolongado como el de *H. sapiens* (Dean et al., 2001).

En 2001, Bermúdez de Castro y Rosas publicaron el patrón de desarrollo dental del individuo XVIII de la Sima de los Huesos, adscrito entonces a *H. heidelbergensis* y cuya cronología se estimaba entonces en unos 0,5 Ma. Comparando con humanos modernos, observaron que los dientes posteriores se encontraban adelantados en su desarrollo respecto a los anteriores, que existía un retraso en la formación del canino respecto a los demás dientes, así como una cierta aceleración en el desarrollo del tercer molar (Bermúdez de Castro and Rosas, 2001).

Resumiendo lo que se conoce sobre el desarrollo dental en los homínidos de la sierra de Atapuerca. Se ha publicado que el patrón de desarrollo dental de *H. antecessor* indica que la calcificación del M3 se encuentra avanzada respecto a la media de humanos modernos (Bermúdez de Castro et al., 1999, 2003b), aunque en individuos que no han desarrollado aun el M2 y el M3, el patrón de desarrollo dental es prácticamente idéntico al esperado en nuestra especie (Bermúdez de Castro et al., 2010). Por su parte, el patrón de desarrollo dental del individuo XVIII de la Sima de los Huesos muestra también un avance en el desarrollo del M2 y M3 respecto a humanos modernos, así como un retraso en la calcificación de los caninos (Bermúdez de Castro and Rosas, 2001; Bermúdez de Castro et al., 2003b). Respecto a contajes de líneas de crecimiento en la dentición anterior, tanto los homínidos de la Sima de los Huesos como *H. antecessor* presentaban un menor número que humanos modernos, aunque los tiempos de formación se estimaron por la falta de conocimiento de las periodicidades (Bermúdez de Castro et al., 2003b; Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004). Además, también se indicaba que los Neandertales presentaban tiempos más rápidos de formación que los homínidos de la Sima de los Huesos (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004).

5.8 Hipótesis

Durante la investigación de esta tesis se han evaluado cuatro aspectos relacionados con el desarrollo dental: 1) Número de perikymata en todas las piezas dentales; 2) distribución de los perikymata a lo largo de la altura de la corona; 3) periodicidad entre líneas de Retzius y 4) desarrollo relativo de los estados de mineralización. Para los dos primeros puntos, hemos desarrollado una nueva metodología estadística que nos permite reconstruir la altura de la corona en dientes que están ligeramente desgastados.

Algunos autores consideran que los homínidos de la Sima de los Huesos deberían ser incluidos entre los Neandertales, excluyéndolos de la especie *Homo heidelbergensis* (Stringer, 2012). De hecho, la morfología dental entre ambos taxones es prácticamente indistinguible (Bermúdez de Castro, 1986, 1988, 1993; Martín-Torres et al., 2012). Considerando estos caracteres y la combinación de rasgos craneales primitivos y derivados compartidos con los Neandertales, Arsuaga et al. (2014) plantearon la eliminación formal de los homínidos de la Sima de los Huesos de la especie *H. heidelbergensis*, aunque sin proponer de momento un taxón alternativo. Por lo tanto, nuestra **primera hipótesis nula** apunta hacia la completa similitud en el desarrollo dental de los Neandertales (*H. neanderthalensis*) y los homínidos de la Sima de los Huesos. Esta hipótesis se propone apoyándonos en el hecho de que los Neandertales y los humanos del Pleistoceno Medio europeo podrían representar la misma especie evolutiva, entendiendo a *H. heidelbergensis* como una cronoespecie del linaje Neandertal europeo (Arsuaga et al., 1991, 1993, 1997, 2014). Hay que tener en cuenta, sin embargo, que el número de perikymata en la dentición anterior entre los homínidos de la Sima de los Huesos y los Neandertales parece haber sido diferente (Ramírez Rozzi

and Bermúdez de Castro, 2004).

Por otro lado, *H. antecessor* se ha considerado como una especie situada en un ámbito temporal muy próximo a la separación de humanos modernos y Neandertales, compartiendo caracteres dentales de ambos linajes evolutivos (Bermúdez de Castro et al., 1997a, 2017c). Además, cabe destacar que la morfología de su cara sería la esperada para un humano moderno (Arsuaga et al., 1999b; Lacruz et al., 2013, 2015). Aunque se ha argumentado que el desarrollo dental relativo de *H. antecessor* es similar al de los humanos modernos (Bermúdez de Castro et al., 1999, 2010), también se ha discutido que este carácter por sí solo no es indicativo de su *modernidad* si no se combina con las evidencias de los tiempos de formación obtenidas con la histología (Dean et al., 2001). Por lo tanto, la **segunda hipótesis nula** planteada es que los tiempos de formación del esmalte lateral es igual en *H. antecessor*, homínidos de la Sima de los Huesos, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. En relación con esta última hipótesis, planteamos una **tercera hipótesis nula**, ya mencionada en estudios previos (Bermúdez de Castro et al., 1999, 2010), en la que el desarrollo dental relativo de *H. antecessor* es igual al de *H. sapiens*.

A continuación se ha planteado una **cuarta hipótesis nula** en la que proponemos una completa similitud para los desarrollos ontogenéticos de *H. antecessor*, los homínidos de la Sima de los Huesos y *H. sapiens*, atendiendo al hecho de que existe, con ciertas reservas (Robson and Wood, 2008; Bermúdez de Castro et al., 2015), una correlación entre el desarrollo dental y la maduración esquelética o somática (Šešelj, 2013; Smith, 2018)

6 Material y método

El estudio del desarrollo dental de los homínidos de los yacimientos de la sierra de Atapuerca se ha realizado complementando tres fuentes de información:

- contaje de **perikymata** sobre la superficie del esmalte,
- estimación de la **periodicidad** entre las estrías de Retzius (y perikymata),
- y aproximación al **desarrollo relativo** mediante el cálculo de la probabilidad de que la secuencia de los estados de mineralización de individuos concretos se encuentre dentro de la variabilidad de humanos modernos.

Este es el motivo por el que esta sección se encuentra subdividida atendiendo a los tres puntos anteriores, ya que cada una ha requerido unas técnicas concretas de estudio (ver *Métodos*), aplicadas sobre un conjunto de dientes diferente (ver *Materiales*).

6.1 Contaje de perikymata

6.1.1 Material

Se contabilizaron los perikymata en 286 dientes (Tabla Suplementaria 1): 96 de la Sima de los Huesos (SH), 22 de Gran Dolina (TD6) y 168 dientes de diferentes poblaciones de *H. sapiens* (SAP), tanto arqueológicas como modernas (Tabla 1). Los tamaños de muestra de los dientes inferiores y superiores están representados de forma similar, con 141 y 145 dientes respectivamente.

Mx	I1	I2	C	P3	P4	M1	M2	M3	Total
TD6	0	2	2	4	3	3	1	0	15
SH	2	2	5	5	4	2	2	15	37
SAP	8	10	18	29	12	5	4	7	93
Total	10	14	25	38	19	10	7	22	145

Md	I1	I2	C	P3	P4	M1	M2	M3	Total
TD6	0	0	1	1	2	1	1	1	7
SH	0	2	2	13	15	2	13	12	59
SAP	4	7	16	16	17	6	8	1	75
Total	4	9	19	30	34	9	22	14	141

Tabla 1: **Tamaño de la muestra de los dientes empleados para contar el número de perikymata sobre la superficie del esmalte.** Arriba los dientes maxilares (Mx) y abajo los dientes mandibulares (Md). TD6 = Gran Dolina, *Homo antecessor*; SH = Sima de los Huesos; SAP = *H. sapiens*.

Según los estados de desgaste descritos por Molnar (1971), podemos distinguir 8 categorías, desde el estado 1, donde no existe ningún tipo de desgaste en el esmalte, hasta el estado 8, donde hay una pérdida absoluta de la corona dental. Todos los dientes de SAP seleccionados estaban sin desgastar (etapa 1), mientras que los dientes de TD6 y SH estaban sin desgastar o ligeramente desgastados (etapa 2). La etapa de desgaste 2 se caracteriza por el desgaste de la cúspide o borde incisal del esmalte sin llegar a alcanzar la dentina coronal. Debido a que el interés ha sido estimar tiempos de formación de la corona, no se incluyeron los dientes con etapas de desgaste superiores a 2.

De entre todos los dientes de la Sima de los Huesos y de la Gran Dolina, 55 dientes de SH y 18 de TD6 se encuentran ligeramente desgastados (ver *Resultados - Perikymata: número y distribución*), por lo fueron reconstruidos usando una nueva metodología de reconstrucción desarrollada para estimar la ubicación del punto más alto de la altura de la corona (Anexo 1).

Para completar este marco comparativo, se incluyó una base de datos ya publicada de Neandertales (NEA) (Tabla 2) (Monge et al., 1990; Stringer et al., 1990; Ramírez Rozzi, 2005; Macchiarelli et al., 2006; Guatelli-Steinberg and Reid, 2008; Reid et al., 2008; Smith et al., 2010, 2011; Hlusko et al., 2013; Quam et al., 2015). Los dientes de Neandertal incluidos provienen del yacimiento de Krapina¹, Moula Guercy², así como los individuos de Kulna, La Quina 5, Le Moustier 1, Ochoz, Regourdou, Saccopastore, Subalyuk, Gegant-5, Gibraltar 2, Great Breuil y Guattari III. Sin embargo, los datos de estos Neandertales hay que tomarlos con cautela, debido a que algunos de ellos se encontraban desgastados y sus perikymata fueron estimados.

	I1	I2	C	P3	P4	M1	M2	M3	Total
Maxilar	10	10	15	13	9	0	1	0	58
Mandibular	3	7	13	5	7	15	12	8	70
Total	13	17	28	18	16	15	13	8	128

Tabla 2: **Tamaño muestral de los dientes Neandertal empleados en este estudio.** Se muestran aquellos dientes sobre los que hay información sobre contaje de perikymata procedentes de la literatura. Ver texto para más detalles.

Los dientes de *H. sapiens* provienen de 6 orígenes:

- La **Cueva de Maltravieso** está situada en Cáceres (Extremadura, España). Esta cueva fue descubierta en 1951 en una cantera de piedra caliza que afectó a una sala que se llamó *Sala del Descubrimiento*. Se localizaron mil restos cerámicos y humanos que formaban parte de una fosa colectiva, atribuidos a la mitad del segundo milenio AC (Callejo Serrano, 1958; Cerrillo Cuenca and González Cordero, 2007; Muñoz and Canals, 2008).
- La **Cueva de Santa Ana** presenta varias unidades estratigráficas que corresponden al Pleistoceno (Carbonell et al., 2005). Todos los restos de los sedimentos del Pleistoceno fueron descubiertos en una brecha calcificada. Sin embargo, también se han encontrado sedimentos de épocas históricas. Aunque el período histórico exacto del molar sigue siendo desconocido, se ha atribuido a *H. sapiens* por su morfología, tamaño y conservación.
- La **Cueva de Galls Carboners** está situada en la sierra de Prades (Tarragona, España) y contiene un enterramiento colectivo que fue excavado en diferentes épocas. La datación de un resto humano sitúa este yacimiento en 3.310 ± 30 BP (Cal BP 3.620 - 3.460).
- La **Cueva de Guineu** está situada en Font-Rubí (Barcelona, España) y los dientes estudiados proceden de los siglos IV y III a.C., cuando la cueva fue utilizada como lugar de enterramiento (Morales et al., 2013). Algunos restos humanos datados tienen una antigüedad de entre 2.871 y 3.353 años.
- La **Cueva del Mirador** está situada en la vertiente sur de la sierra de Atapuerca (Burgos, España). El conjunto humano al que pertenecen estos dientes es un enterramiento colectivo encontrado en

¹Los dientes de Krapina son: 2, 3, 6, 7, 9, 10, 26, 31, 33, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 56, 71, 73, 75, 76, 77, 79, 81, 84, 86, 90, 91, 93, 94, 102, 103, 104, 106, 107, 108, 110, 112, 113, 114, 117, 119, 120, 121, 122, 123, 126, 128, 130, 131, 141, 142, 144, 145, 146, 148, 155, 156, 160, 191, 195, 196. Mandíbula B, C, D, E, H. Maxilar E

²Los dientes de Moula Guercy son: M-*-TNN2, M-D1-230, M-D1-259, M-D2-588, M-F3-215, M-G4-144, M-I4-TNN3, M-L4-TNN5, M-S-27, M-S-TNN1

una cámara natural de unos 14 m² situada en la esquina noreste de la cueva. Aunque algunos individuos se encuentran en su posición anatómica original, los restos superficiales fueron mezclados y perturbados por las acciones de los excavadores clandestinos en la década de 1980. Hasta ahora, hay un número mínimo de 22 individuos de diferentes sexos y edades (Gómez-Sánchez et al., 2014). Todos estos restos humanos pertenecen al periodo Calcolítico y tienen una antigüedad de 4.760-4.200 años antes del presente.

- La **población sudanesa** actual proviene de una muestra actual del norte de Sudán (grupos Jaali, Mahasi, Shaigi, Bedairi, Halfawi y Dongalawi) (Elamin and Liversidge, 2013).

6.1.2 Método

Para el contaje de perikymata sobre la superficie de los dientes se utilizó un microscopio electrónico de barrido ambiental (*ESEM*, por sus siglas en inglés *Environmental Scanning Electron Microscope*). Específicamente, el modelo empleado ha sido el FEI Quanta 600 (Figura 17), localizado en el Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) en Burgos (España). Los parámetros utilizados en el ESEM para obtener las imágenes sobre las que cuantificar los perikymata han sido:

- bajo vacío: 60-80 Pa,
- voltaje: 15-16 kV,
- spot: 3,5-3,6,
- intensidad: 60 μ A.



Figura 17: **Microscopio Electrónico de Barrido Ambiental (ESEM)**. Este es el ESEM localizado en el Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) y que se ha utilizado para obtener imágenes de la superficie del esmalte de todos los dientes sobre los que se cuantificaron los perikymata. Fotografía: Mario Modesto Mata.

Los dientes se colocaron dentro de la cámara de vacío situando la línea que mide la altura de la corona en la superficie bucal del esmalte (con excepción de los molares superiores, en los que se empleó la cara lingual) perpendicular al haz de electrones.

Se tomaron varias imágenes a máxima resolución (4096 x 3773 px) por cada diente. Primero se tomó una imagen general registrando la totalidad de la superficie, con objeto de tener una referencia del área completa del esmalte. Normalmente, el aumento empleado para obtener esta imagen es de

25x. Posteriormente incrementamos los aumentos hasta 50x ó 70x, dependiendo del tamaño del diente, donde tomamos nuevamente imágenes de la zona central intentando que la anchura máxima de la imagen coincidiera con la anchura del diente. De este modo, tenemos un registro completo y detallado del diente, permitiéndonos contar los perikymata a lo largo de la altura de la corona y pudiendo salvar áreas sin perikymata navegando lateralmente en el diente.

Tomar pocas imágenes a gran resolución y registrar todo el área del esmalte ha sido un proceso fundamental para contabilizar los perikymata a lo largo de la altura del diente. Lo hicimos de este modo porque en no pocas ocasiones los dientes tienen la superficie del esmalte alterada (bien sea por desgastes localizados, marcas de dieta, procesos tafonómicos, presencia de sarro, etc), lo que nos impide identificar los perikymata en zonas específicas. Por lo tanto, si localizamos dos perikymata de referencia, situados uno por encima y otro por debajo de la zona afectada, podemos seguirlos hacia una zona no afectada de la superficie del esmalte y cuantificar el número de perikymata situado entre esos dos perikymata de referencia (Figura 18).

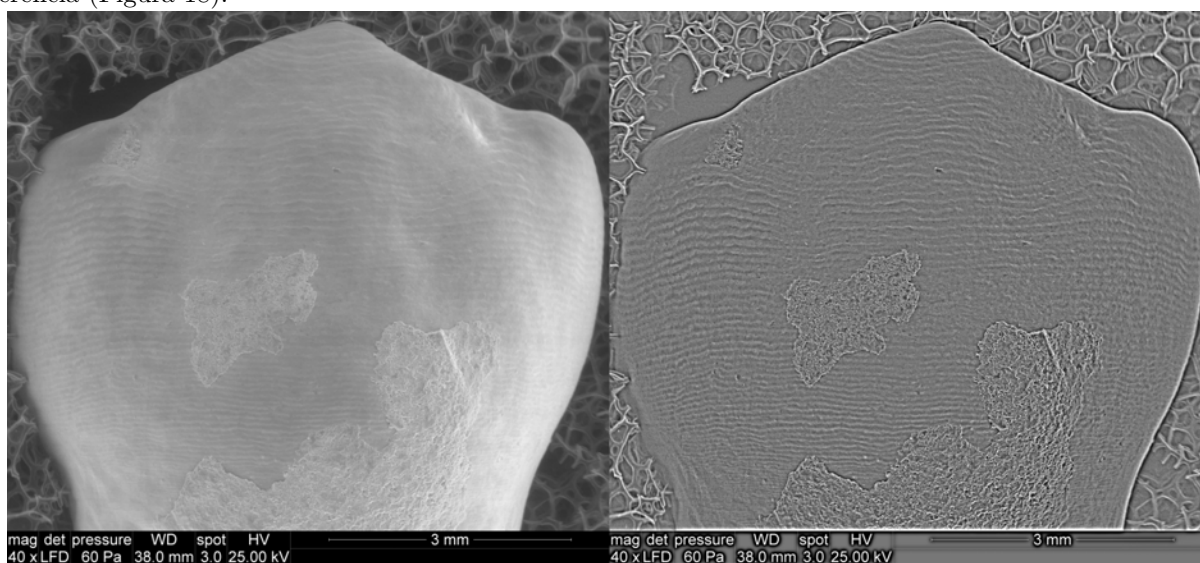


Figura 18: **Aplicación de los filtros de Darktable 2.0.1 para mejorar la visualización de los perikymata.** Imagen antes de ser procesada (izquierda) y después de ser procesada con Darktable y el filtro *highpass* (derecha). Nótese la presencia de sarro en la superficie y cómo se pueden contabilizar los perikymata a la izquierda y derecha salvando esa zona afectada.

Para aumentar el contraste de las imágenes obtenidas con el ESEM y así poder facilitar la identificación de los perikymata, todas las imágenes sufrieron un proceso de filtrado usando Darktable 2.0.1 (Figura 18). Concretamente se aplicó el filtro *highpass* aumentando el *contrast boost* hasta 100.

Una vez se aplicó el filtro *highpass*, todas las imágenes de un diente fueron exportadas a formato .jpg e importadas a Inkscape 0.92. En este software de dibujo vectorial fueron alineadas manualmente formando una panorámica, previo escalamiento de las imágenes para unificar dimensiones. Sobre esta panorámica, y creando una capa superpuesta transparente, se contabilizaron los perikymata, tanto los totales como los observados en cada decil (Figura 19).

En cada decil en los que se divide la altura de la corona se contabilizaron los perikymata donde eran fácilmente identificables. Si un diente presenta los 10 deciles con la totalidad de los perikymata, obtenemos el número total de perikymata para ese diente. Los contajes de perikymata por población, decil y diente fueron modelados siguiendo una regresión polinomial de tercer grado, ya que este tipo de regresiones son capaces de resumir hasta tres tasas diferentes de distribución de perikymata.

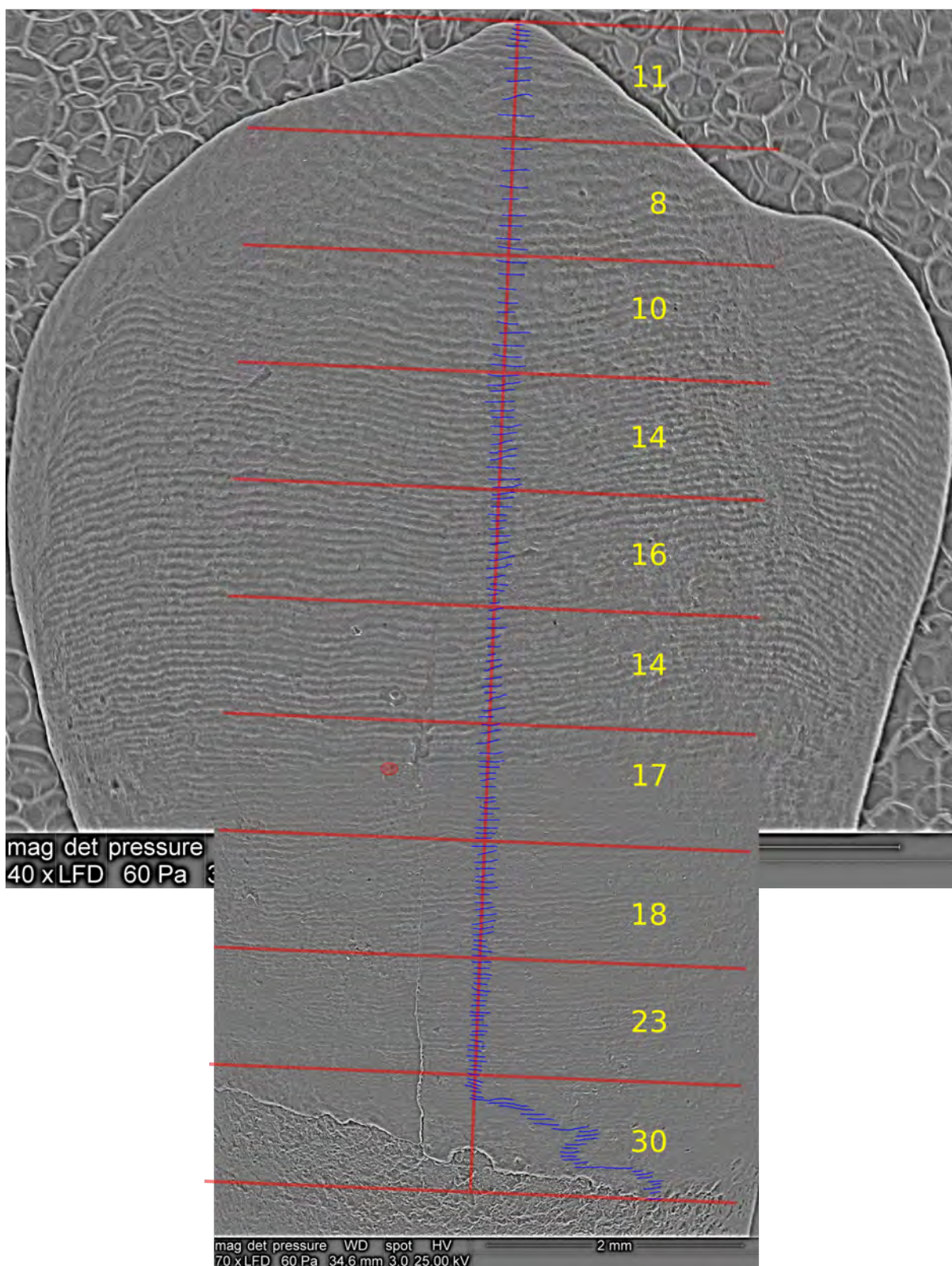


Figura 19: Contaje de los perikymata en un P3 inferior derecho proveniente del yacimiento de Galls Carboners. La altura de la corona con la división en deciles está marcada en rojo, mientras que la identificación de los perikymata está en azul. El número de perikymata por decil se encuentra a la derecha de la altura de la corona, en color amarillo. El primer decil (DC1) se encuentra en la cúspide (con 11 perikymata), mientras que el último decil (DC10) se encuentra en el cérvix (con 30 perikymata).

Para poder comparar si las tasas de extensión del esmalte a través de la distribución de los perikymata entre las diferentes poblaciones son iguales, hemos tenido en consideración los intervalos de confianza al 95% de los modelos de regresión de tercer grado. Hemos considerado que no existe diferencia en las tasas de extensión del esmalte si entre las dos poblaciones que se están comparando existe solapamiento entre sus intervalos de confianza, por reducidos que sean. Por el contrario, si no existe solapamiento entre los intervalos de confianza entendemos que existen diferencias en la extensión del esmalte. La variable binaria presencia/ausencia de solapamiento se evaluó en cada decil donde existe información entre las dos poblaciones comparadas. La comparación de las distribuciones del esmalte se hizo, por tanto, enfrentando poblaciones de dos en dos.

A continuación se ha realizado un análisis de componentes principales sobre los perikymata de los deciles cervicales (del DC6 al DC10) para determinar cuáles de ellos ayudan a discriminar en mayor medida entre poblaciones. Tres han sido los motivos principales de escoger los últimos cinco deciles:

- Por un lado, hemos querido maximizar el tamaño de la muestra de los dientes de SH y TD6, considerando que un número significativamente alto de estos fósiles estaban ligeramente desgastados y habían perdido los deciles cuspales.
- Por otro lado, los deciles cervicales son los que acumulan un porcentaje mayor de perikymata, ya que la densidad de perikymata aumenta en todas las especies de primates desde la cúspide hasta el cérvix.
- Por último, hemos intentado averiguar y evaluar qué deciles son los que más ayudan a diferenciar entre poblaciones.

6.2 Estimación de la periodicidad

6.2.1 Material

Para estimar la periodicidad se seleccionaron dientes rotos de un modo natural que presentaban parte del esmalte expuesto (Figura 20). Los dientes seleccionados pertenecen a SH ($n = 10$), TD6 ($n = 3$) y TE ($n = 1$). Una lista completa de los dientes empleados puede verse en la Tabla 3.

Yacimiento	Espécimen	Diente	Posición	Lado	Hominino
SH	AT-43	M1	Md	Izq	II
SH	AT-64	P3	Md	Izq	VII
SH	AT-13	M3	Md	Izq	VII
SH	AT-2135	M3	Mx	Der	XVIII
SH	AT-827	M2	Mx	Izq	XIX
SH	AT-1475	C	Mx	Der	?
SH	AT-1942	C	Mx	Izq	?
SH	AT-3192	C	Mx	Der	?
SH	AT-6873				?
SH	AT-6874				?
TD6	ATD6-104	dm			?
TD6	ATD6-6	C	Md	Der	H1
TD6	ATD6-92	M			?
TE	TE-1	P3	Md	Izq	1

Tabla 3: Dientes de los homínidos de la Sima de los Huesos (SH), de la Gran Dolina, *Homo antecessor* (TD6) y de la Sima del Elefante (TE) que se usaron para estimar la

periodicidad. Todos estos dientes estaban fracturados de modo natural, exponiendo parte del interior del esmalte. Posición (Md = mandibular; Mx = maxilar); Lado (Izq = izquierdo; Der = derecho).

AT-6873 y AT-6874 son pequeños fragmentos de esmalte que no se han podido atribuir a un tipo dental específico. ATD6-104 y ATD6-92 corresponden a un molar decíduo y a un molar permanente respectivamente, aunque su posición y lado no se han podido identificar.

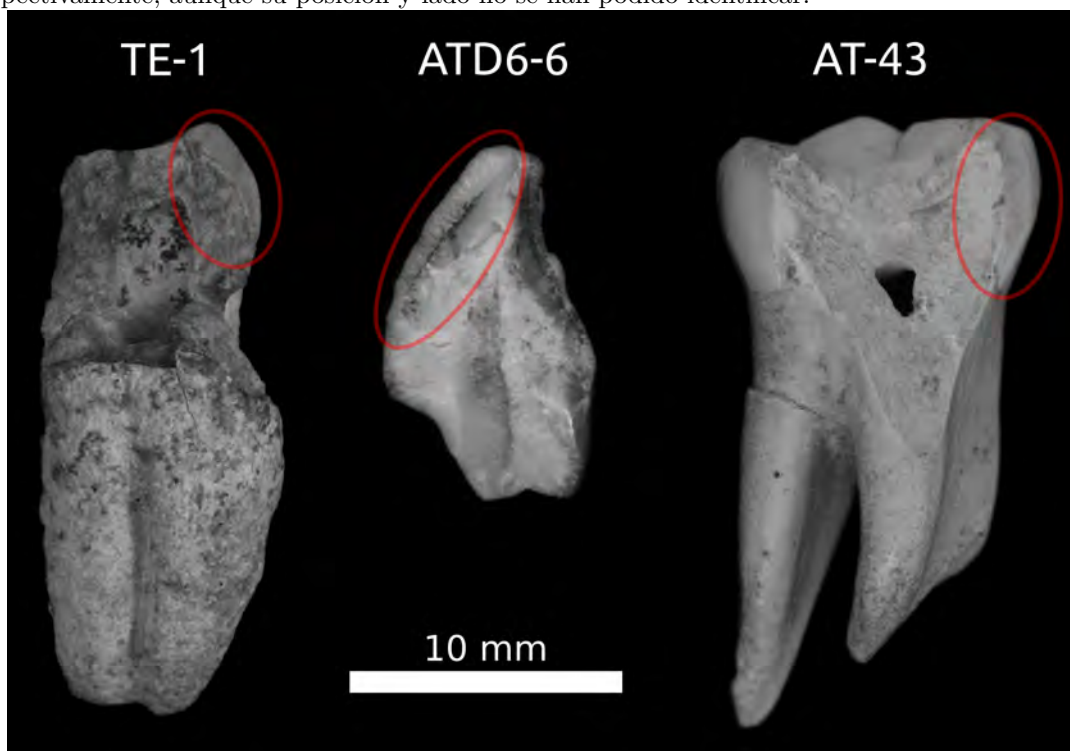


Figura 20: Muestra de dientes de Sima del Elefante (TE-1, izquierda), Gran Dolina-TD6 (ATD6-6, centro) y Sima de los Huesos (AT-43, derecha) fracturados de modo natural. El área señalada con una elipse roja indica la superficie del esmalte fracturada sobre la que se trabajó con el microscopio óptico de barrido confocal portátil (PCSOM) para obtener el valor de periodicidad.

6.2.2 Método

Debido a que no se han podido realizar secciones histológicas de las muestras fósiles, evaluamos las periodicidades de los dientes fracturados naturalmente utilizando el microscopio óptico de barrido confocal portátil (PCSOM, por sus siglas del inglés *Portable Confocal Scanning Optical Microscope*, Figura 21) (Bromage et al., 2003, 2005, 2007; Lacruz et al., 2008). Este microscopio confocal se basa en la técnica del disco de Nipkow, que devuelve imágenes de un plano óptico muy delgado en una región inmediatamente inferior a la superficie fracturada e irregular del esmalte. Dependiendo de las características de la muestra, este microscopio puede penetrar entre 1 y 50 μm .



Figura 21: **Microscopio optico de barrido confocal portátil (PCSOM)**. Este PCSOM está fotografiado en el *College of Dentistry* de la Universidad de Nueva York. Uno similar fue prestado al Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) para realizar los estudios de la periodicidad de los dientes fósiles fracturados de modo natural. Fotografía: Mario Modesto Mata.

En la muestra de dientes fracturados de manera natural, seleccionamos un lado de las superficies expuestas del esmalte por diente, centrando nuestros análisis en la superficie más grande y más longitudinal en relación con el eje del diente (Figura 20). Las superficies de esmalte seleccionadas se colocaron ligeramente oblicuas al eje de los objetivos del PCSOM para permitir una mayor accesibilidad visual y detalle de las superficies de esmalte. En la mayoría de los casos se cortó un pequeño trozo de cristal proveniente de un cubreobjeto con una área y forma similar a la superficie estudiada. Estos fragmentos de cristal se colocaron sobre la superficie del esmalte utilizando aceite de inmersión, lo que permite aumentar el detalle de contraste. Las imágenes se tomaron utilizando una cámara digital IEEE 1394 y el software *Infinity Analyze Release 6.5* (Lumenera Corporation).

Se utilizaron tres objetivos diferentes con distintos aumentos: 5x, 10x y 20x. Cada objetivo se utilizó para montar una panorámica de la superficie fracturada del esmalte. La amplitud de campo de cada objetivo es de 20,44 mm (5x), 10,42 mm (10x), y 5,18 mm (20x), lo que resulta en imágenes de una resolución espacial XY de 13,20 $\mu\text{m}/\text{pixel}$ (5x), 6,73 $\mu\text{m}/\text{pixel}$ (10x), y 3,35 $\mu\text{m}/\text{pixel}$ (20x). El campo visual es más pequeño que la superficie fracturada completa, especialmente cuando se utilizan los objetivos 10x y 20x, por lo que se tomaron varias imágenes para registrar la superficie completa. En estos casos, obtuvimos imágenes consecutivas con un 25 a 30% de superposición, con el objetivo de que estas regiones pudieran ser unidas posteriormente generando una panorámica.

En cada área del esmalte se adquirieron de 2 a 20 imágenes cambiando la proyección Z para enfocar regiones de interés diferentes y complementarias. El objetivo 5x nos permitió registrar toda la superficie fracturada en la mayoría de los casos, desde el esmalte exterior hasta la unión esmalte-dentina (EDJ). Los objetivos 10x y 20x nos permitieron observar detalles de la microestructura del esmalte cerca de la superficie media y externa del esmalte, pero las regiones cercanas a la EDJ fueron difíciles de visualizar. Sólo se utilizaron imágenes obtenidas con el objetivo 20x para identificar y medir las estrías transversales, mientras que las estrías de Retzius y perikymata se analizaron con los objetivos 10x y 20x. De todos

los dientes analizados se obtuvieron un total de 1510 imágenes, entre las instantáneas tomadas en un mismo área a diferente altura (para obtener en foco diferentes regiones del mismo campo visual), las instantáneas tomadas en diferentes áreas contiguas (para montar la panorámica de todo el esmalte) y los diferentes objetivos.

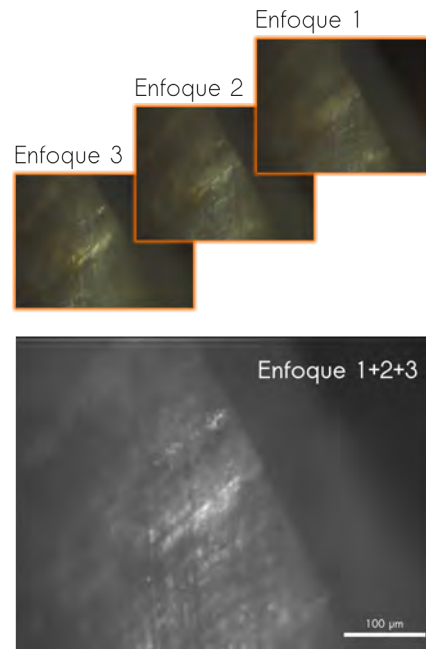


Figura 22: **Alineamiento de las imágenes y *focus stacking* de una zona del borde exterior del esmalte del P3 inferior del homínido de Sima del Elefante.** A partir de 3 imágenes tomadas a diferente altura (Enfoque 1, 2 y 3), cada una con un área enfocada diferente, se fusionaron en ImageJ / Fiji mediante el uso de las extensiones *Template Matching and Slice Alignment* (para alinearlas una vez superpuestas) y *Extended Depth of Field* (para fusionar solo las zonas enfocadas en una imagen final). El resultado se observa en la imagen inferior (Enfoque 1+2+3). Escala = 100 μm .

El siguiente paso fue unir las imágenes de un mismo área con diferentes zonas en foco en una imagen final donde se combinan todas las áreas enfocadas. Para ello, usamos el software Fiji / ImageJ, donde todas las imágenes se transformaron inicialmente a escala de grises de 8 bits. Con este software se han realizado dos procesos de edición básicos para poder obtener una imagen final de cada área (Figura 22):

- *Alineamiento de las imágenes.* Es un proceso por el cuál las imágenes tomadas en una misma área a diferente altura se alinean. La alineación de la pila de imágenes se realizó utilizando el plug-in de ImageJ *Template Matching and Slice Alignment* con los siguientes parámetros:
 - *Matching method* = *Normalized correlation coefficient*
 - *Subpixel registration checked and Search area (pixels around ROI)* = 0
- *Focus stacking.* Este proceso fusiona en una imagen final todas las imágenes ya alineadas obtenidas en el paso anterior. De este modo, se consigue una imagen con todas las áreas enfocadas en ese campo visual concreto. El *focus stacking* se realizó utilizando la extensión de ImageJ *Extended Depth of Field* (Forster et al., 2004), con los siguientes parámetros:
 - *Sharpness estimator* = *Real wavelets*
 - *Wavelet basis* = *B-spline wavelets*
 - *Spline order* = 5
 - *Number of scales* = 11

Los dos procesos anteriores se han automatizado para optimizar el tiempo de análisis y reducir el error humano. Para ello se ha desarrollado un *script* en lenguaje ImageJ (Anexo 2) que realiza todo el proceso de modo iterativo a través de las carpetas con las imágenes de cada área.

Una vez generadas todas las imágenes enfocadas de cada panorámica, las importamos al software de código abierto Inkscape (versión 0.92) donde las unimos manualmente. Las líneas de Retzius se identificaron utilizando la panorámica 10x, asegurándose de que las estrías de Retzius llegaran a la superficie del esmalte formando consecuentemente los perikymata.

Con la panorámica de 20x se midieron varias veces la distancia entre 2 estrías de Retzius adyacentes siguiendo la dirección de los prismas del esmalte. También se midieron varias veces y en esas áreas la distancia entre 4 ó 5 estrías transversales adyacentes (3 ó 4 días respectivamente). Finalmente, estimamos las periodicidades utilizando el valor medio de las distancias entre las estrías de Retzius en relación con el valor medio de las distancias de las estrías transversales.

6.3 Patrón de desarrollo dental

6.3.1 Material

Para realizar el estudio del patrón de desarrollo dental (o desarrollo dental relativo) se han analizado dos homínidos procedentes de la Sima de los Huesos (XVIII y XXV, en la Tabla 4) y tres procedentes de la Gran Dolina-TD6 (H1, H3 y H11, en la Tabla 5). El individuo XVIII de SH conserva la dentición permanente completa (32 dientes) y los cuatro dm2s (Figura 23). El individuo XXV de SH conserva la dentición inferior permanente completa (18 dientes) y los dos dm2s. Por su parte, los individuos de TD6 no conservan la totalidad de los dientes permanentes, ya sean superiores o inferiores, por lo que el número de piezas dentales depende del individuo concreto (Tabla 5).

Hominino	XVIII	XVIII	XVIII	XVIII	XXV	XXV
Posición	Mx	Mx	Md	Md	Md	Md
Lado	Der	Izq	Der	Izq	Der	Izq
I1	AT-2395	AT-1143	AT-2390	AT-2195	AT-3882	AT-3883
I2	AT-2280	AT-1124	AT-957	AT-2066	AT-3827	AT-3937
C	AT-2207	AT-2151	AT-2165	AT-410	AT-3886	AT-3938
P3	AT-2399	AT-2036	AT-2343	AT-2767	AT-3941	AT-3940
P4	AT-2189	AT-2070	AT-2386	AT-828	AT-3942	AT-3939
M1	AT-2076	AT-2071	AT-943	AT-829	AT-3933	AT-3934
M2	AT-2175	AT-2179	AT-1752	AT-941	AT-3889	AT-6579
M3	AT-2135	AT-2150	AT-2277	AT-2271	AT-3943	AT-6580
dm2	AT-2074	AT-2073	AT-2398	AT-947	AT-3935	AT-3936

Tabla 4: **Dientes de los homínidos de la Sima de los Huesos (SH) empleados para realizar la estadística bayesiana.** Se muestran las siglas de los dientes de los dos individuos (XVIII y XXV). Posición (Md = mandibular; Mx = maxilar); Lado (Izq = izquierdo; Der = derecho).

Hominino	H1	H1	H1	H1	H3	H3	H11
Posición	Mx	Mx	Md	Md	Mx	Mx	Md
Lado	Der	Izq	Der	Izq	Der	Izq	Der
I1							ATD6-112
I2				ATD6-2	ATD6-69		ATD6-112

Hominino	H1	H1	H1	H1	H3	H3	H11
C		ATD6-13	ATD6-6	ATD6-1	ATD6-69		ATD6-112
P3	ATD6-7	ATD6-13	ATD6-3		ATD6-69	ATD6-69	ATD6-112
P4	ATD6-8	ATD6-9	ATD6-4		ATD6-69		ATD6-112
M1	ATD6-10	ATD6-11	ATD6-5		ATD6-69	ATD6-69	ATD6-112
M2	ATD6-12		ATD6-5			ATD6-69	
M3			ATD6-5			ATD6-69	
dm1							ATD6-112
dm2							ATD6-112

Tabla 5: Dientes de *Homo antecessor* (TD6) empleados para realizar la estadística Bayesiana. Se muestran las siglas de los dientes de los tres individuos (H1, H3 y H11). Posición (Md = mandibular; Mx = maxilar); Lado (Izq = izquierdo; Der = derecho).



Figura 23: Imágenes de las caras bucales de todos los dientes del individuo XVIII de SH. Los dientes se encuentran situados como si estuviésemos mirando de frente la boca de este individuo. Los segundos molares deciduos se encuentran situados por debajo de la raíz de los P4 permanentes. Escala = 1 cm.

Al establecer las etapas de mineralización del individuo H11 de TD6, que se corresponde con el fósil ATD6-112 (Bermúdez de Castro et al., 2010), se ha documentado un nuevo diente no identificado previamente. Este nuevo diente es el P4 inferior derecho de la mandíbula ATD6-112. Este diente sólo está representado por los primeros estados de desarrollo del esmalte cuspal de su cúspide bucal (Figura 24). Por lo tanto, se encuentra localizado en el interior de su cripta alveolar, presentando un diámetro mesiodistal de 3,4 mm.

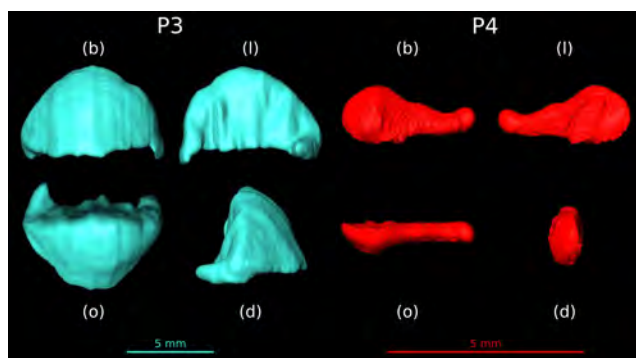


Figura 24: Tomografía axial computarizada de los dos premolares inferiores y derechos (P3 y P4) del homínido 11 de TD6, que se corresponde con el espécimen ATD6-112. (b) bucal; (o) oclusal; (l) lingual; (d) distal. Las dos escalas equivalen a 5 mm.

Las secuencias de desarrollo obtenidas para los individuos fósiles se compararon con una muestra combinada de niños de humanos modernos de ambos sexos y de diversos períodos geográficos y temporales. Concretamente se usaron ortopantomografías procedentes de diferentes clínicas y colecciones. Para los dientes permanentes la muestra comparativa total fue de 990 individuos y para la dentición mixta (permanente y decidua) la muestra fue de 75 individuos.

6.3.2 Método

La evaluación del grado de similitud o diferencia entre la secuencia de desarrollo dental en los homínidos de TD6 / SH y la de los humanos modernos se realizó siguiendo un enfoque bayesiano (Braga et al., 2005; Braga and Heuze, 2007). Este enfoque proporciona una probabilidad de que el patrón de desarrollo de un individuo fósil pueda encontrarse dentro de una población humana moderna de referencia.

El desarrollo dental es un proceso con un elevado grado de variabilidad en humanos modernos, tanto en sus secuencias de mineralización (Liversidge, 2003), como en los tiempos de formación del esmalte (Reid and Dean, 2006) o en los procesos de maduración (Tompkins, 1996a; Braga and Heuze, 2007). Por lo tanto, cada individuo presenta un estatus concreto que es el resultado de la combinación de todas esas variables, como son la formación de las criptas, la mineralización de las raíces y las coronas, o el estado de erupción de los dientes. Todas estas variables combinadas se resumen en una secuencia de desarrollo dental. Las etapas de desarrollo de la dentición permanente de los individuos fósiles y modernos se categorizaron siguiendo el sistema desarrollado por Demirjian et al. (1973), mientras que la dentición temporal se categorizó basándose en el sistema establecido por Liversidge and Molleson (2004).

Los dientes deben ser considerados a nivel estadístico como unidades *dependientes* de crecimiento, donde el nivel de interacción entre dientes aislados o grupos de dientes puede medirse mediante la deconstrucción de cualquier secuencia en dos partes que no contienen los mismos elementos. Siguiendo la aproximación bayesiana, cada secuencia de mineralización de los dientes, tanto de los homínidos de Gran Dolina-TD6 como de la Sima de los Huesos, puede dividirse en un número finito de combinaciones según el número de dientes que tengan. Cada una de estas combinaciones tiene una probabilidad condicionada asociada, que se conoce como probabilidad bayesiana.

Cuando tenemos 7 dientes, por ejemplo, podemos realizar un total de 126 combinaciones diferentes, cada una de ellas con su probabilidad bayesiana. Primero enfrentaríamos un diente respecto a los otros 6; a continuación dos dientes respecto a los otros cinco, y así sucesivamente. Una de las 126 combinaciones posibles sería *I1 si I2CP3P4M1M2*. Esta combinación se leería así: la probabilidad condicional de observar, en la muestra de referencia de humanos modernos, el estado de mineralización del I1 cuando los otros dientes, considerados como una unidad jerárquica, se observan en sus estados de mineralización en

la misma secuencia. El promedio de las 126 probabilidades bayesianas nos daría la probabilidad final de que esa secuencia se encuentre entre los humanos modernos.



Figura 25: **Estados de mineralización de los dientes del hemimaxilar derecho del hominino 3 de TD6 (ATD6-69).** De izquierda a derecha se encuentran los dientes desde el I2 hasta el M1 permanentes. Escala = 10 mm.

Todos los dientes de SH y TD6 se escanearon virtualmente con la técnica de la microtomografía computarizada (μ CT). Se han utilizado dos tipos diferentes de escáneres, localizados ambos en el Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) en Burgos (España):

- *Phoenix v/tome/x s de GE Measurement system.* Los parámetros del escaneo han sido voltaje de 100 kV, intensidad de $100\mu\text{A}$ y filtro de cobre de 0,02 mm de grosor.
- *Scanco Medical AG Micro-Computed Tomography 80.* Los parámetros del escaneo han sido voltaje de 70 kV e intensidad de $114\mu\text{A}$.

Los tamaños de voxel se sitúan entre 18 y $36\mu\text{m}$ para dientes aislados, y de $75\mu\text{m}$ para los dientes incluidos en sus mandíbulas o maxilares, bien sean en sus criptas de desarrollo o que estén en proceso de ascenso a su plano funcional. La pila de imágenes de cada diente fue tratada usando el software AMIRA 6.0.0 (Visage Imaging, Inc.), obteniendo un resultado similar al que se consigue con las ortopantomografías (Figura 25). De este modo, ha sido posible categorizar el estado de desarrollo de los dientes fósiles.

6.4 Análisis estadísticos y escritura de la tesis

La tesis fue escrita usando el lenguaje de marcado ligero RMarkdown dentro de RStudio 1.1.453 . Se implementaron a su vez diversos códigos de LaTeX para mejorar el estilo. Los análisis estadísticos se realizaron exclusivamente usando el lenguaje estadístico R (RStudio Team, 2016; R Core Team, 2018), complementándolo con el uso de estos paquetes de R:

- `captioner`, para numerar automáticamente la figura, la tabla y los títulos de texto (Alathea, 2015);
- `citr`, para insertar citas Markdown formateadas de BibTex y Zotero (Aust, 2016);
- `ggbiplot`, para representar gráficas dobles de los dos primeros componentes principales después de un análisis de componentes principales (Vu, 2011);
- `ggplot2` y `ggpubr`, para trazar gráficamente la mayoría de las figuras del artículo, incluyendo las figuras polares, diagramas de caja y bigotes, y diagramas de líneas (Wickham, 2016; Kassambara, 2018);

- `knitr` y `kableExtra`, para maquetar y exportar el manuscrito en diferentes formatos, como pdf, html o doc (Xie, 2015; Zhu, 2018);
- `psych`, para resumir datos (Revelle, 2018);
- `readODS`, para importar bases de datos LibreOffice Calc a R (Schutten et al., 2016);
- `reshape2`, `stringr`, `tidyverse`, `dplyr` y `plyr`, para manipular, transformar y limpiar los conjuntos de datos (Wickham, 2007, 2011, 2017, 2018; Wickham et al., 2018).

8 Discusión

Los homínidos de la sierra de Atapuerca rellenan un espacio temporal de alrededor de 1 Ma, que es fundamental para estudiar cómo evolucionaron las características del desarrollo dental en ese periodo y para evaluar el patrón de crecimiento y desarrollo específico de *H. sapiens*. Nuestros datos apoyan un escenario de evolución en mosaico en lo que concierne al número y distribución de perikymata, donde cada población fósil presenta sus propias características. Además, nuestros resultados sugieren que los humanos modernos tienen un patrón diferente al de los homínidos del Pleistoceno Inferior-Medio con respecto a estas características. Las evidencias que mostramos en esta tesis pueden tener implicaciones en el desarrollo general de nuestra especie.

8.1 Evolución en mosaico

Durante la evolución humana, el tamaño y la forma de las distintas clases de dientes no ha variado de un modo uniforme. Más bien al contrario, cada diente o conjunto de dientes han experimentado su propio ritmo de cambio evolutivo, lo que se traduce en una clara evidencia de evolución en mosaico debido a la naturaleza modular de la dentición (Klingenberg, 2008). La dentición anterior parece sufrir cambios de tamaño evolutivos diferentes comparados con la dentición postcanina, tanto en humanos modernos como en fósiles (e.g. Kieser, 1990; Mizoguchi, 1981; Kieser and Groeneveld, 1987).

Uno de los ejemplos más llamativos respecto a la evolución en mosaico en dientes de homínidos fósiles es el correspondiente a los miembros del género *Paranthropus* (McCollum and Sharpe, 2001), en el que los premolares y los molares son particularmente grandes, mientras que los dientes anteriores, incisivos y caninos, son comparativamente muy pequeños. En el caso de los homínidos de la Sima de los Huesos de la sierra de Atapuerca, también se ha señalado que representan un caso extremo de evolución en mosaico, con un notable desequilibrio en el tamaño de los dientes anteriores con respecto a los posteriores (Bermúdez de Castro, 1993). Además, en este último trabajo se sugiere que la frontera entre las dos denticiones se encuentra entre el tercer premolar y el cuarto premolar.

Durante el transcurso de nuestra investigación, nuestras observaciones ponen de manifiesto que no sólo la morfología dental tuvo una evolución en mosaico, sino también el desarrollo dental. Durante el final del Pleistoceno Inferior y el Pleistoceno Medio de Europa la dentición inferior evolucionó con mayor rapidez que la dentición superior en lo que concierne al número y al patrón de empaquetamiento de perikymata. Es decir, en la dentición inferior de los homínidos del Pleistoceno Medio se observan cambios en el número de perikymata y en las tasas de extensión del esmalte con respecto a *H. antecessor*, mientras que la dentición superior de los homínidos del Pleistoceno Medio todavía mantiene los caracteres observados en el Pleistoceno Inferior. Nuestros datos parecen estar en contraposición a lo que se observa a nivel morfológico en *H. antecessor*, cuyos dientes mandibulares son plesiomórficos mientras que los dientes maxilares son más derivados, mostrando una semejanza con los Neandertales y sus ancestros del Pleistoceno Medio (Gómez-Robles et al., 2015). Estos autores también sugieren que la dentición inferior muestra un patrón más estático en la morfología, que contrasta con un patrón más dinámico en la morfología de los dientes superiores (Gómez-Robles et al., 2015). Sin embargo, el patrón que se observa a nivel de número y distribución de perikymata en *H. antecessor* es justo el contrario, puesto que la dentición superior es más estática comparada con una variación mayor en los dientes inferiores.

Estas diferencias en los recuentos de perikymata y en los patrones de empaquetamiento de perikymata entre la dentición superior e inferior pueden explicarse porque las dos arcadas dentales están controladas por programas genéticos diferentes (Butler, 1995). Además, los incisivos, caninos y premolares se forman a partir de láminas sucesionales, mientras que los molares se desarrollan a partir de las extensiones de la lámina dental primaria (Butler, 1956; McCollum and Sharpe, 2001).

Los premolares y molares, por su parte, tienden a evolucionar como una sola unidad (Butler, 1995), sugiriendo que los campos molar y premolar no se encuentran individualmente modularizados ya que muestran una covariación significativa (Gómez-Robles and Polly, 2012). En nuestros datos sobre el número y distribución de perikymata en los homíninos de Gran Dolina-TD6 y de Sima de los Huesos se observa que, a pesar de que el campo premolar y molar presentan más semejanzas entre ellos que con la dentición anterior, también es cierto que mantienen una relativa independencia. Y este hecho podría ser explicado a raíz de diversos estudios de genética cuantitativa (Hlusko and Mahaney, 2009; Hlusko et al., 2011), que sugieren la existencia de un campo premolar con una pleiotropía incompleta con el campo molar. Además, estos estudios genéticos se alinearían con las diferentes tendencias evolutivas, no solo en la morfología de los premolares de *H. antecessor* (Martín-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2008), sino también en los tiempos y ritmos de formación del esmalte lateral obtenidos en la presente investigación en esta población fósil de finales del Pleistoceno Inferior europeo.

Los bajos valores de periodicidad, el reducido número de perikymata y el avance en el desarrollo relativo de los molares indican que el tiempo de formación del esmalte y la secuencia de desarrollo dental tanto en *H. antecessor* como en los homíninos de la Sima de los Huesos fue más rápida que en los humanos modernos. Combinando todos los dientes, *H. sapiens* tiene en promedio un 11,30% y un 16,18% más perikymata que *H. antecessor* y los homíninos de Sima de los Huesos, respectivamente. De modo similar y teniendo en consideración que el valor medio de periodicidad en humanos modernos es de 8 días (e.g. Reid and Dean, 2006), *H. sapiens* presenta, en promedio, un incremento del 15,63% y del 10,38% en los valores de periodicidad con respecto a los homíninos de Gran Dolina-TD6 y de la Sima de los Huesos, respectivamente.

Las notables similitudes en la morfología de los dientes observadas entre Neandertales y los homíninos de la Sima de los Huesos (e.g. Bermúdez de Castro, 1993, 1986, 1988; Martín-Torres et al., 2012) tienen también su reflejo en términos de desarrollo dental. Las diferencias promedio entre estas dos poblaciones, en el número de perikymata (0,66%) y en la periodicidad (3,21%), indican que son prácticamente idénticas. Las diferencias más importantes entre las dos poblaciones se encuentran en el número de perikymata de los molares. Nuestros resultados sobre la dentición anterior no apoyan, a tenor de nuestros datos, la afirmación de que los Neandertales tuvieron períodos más cortos de crecimiento dental que sus predecesores del Pleistoceno Medio Europeo (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004). Por el contrario, sus similitudes en valores de periodicidad y número total de perikymata, aunque con ligeras variaciones en los patrones de distribución de los perikymata, indica que son indistinguibles con respecto a los tiempos de formación del esmalte de la dentición anterior.

El tiempo de formación del esmalte lateral en la dentición anterior de *H. antecessor* y los homíninos de la Sima de los Huesos, obtenido a partir del número de perikymata, era más rápido que en *H. sapiens* (Bermúdez de Castro et al., 2003b; Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004). Si bien nuestros datos sobre el número de perikymata apuntan en esa misma línea, podemos introducir algunos matices a través de la cuantificación de esas diferencias en caninos y en incisivos.

Si nos centramos en el canino inferior, observamos que *H. antecessor* tiene alrededor de un 40% menos de perikymata que la media de humanos modernos. Ese valor es de cerca de un 20% de diferencia cuando *H. sapiens* se compara con la Sima de los Huesos. Por su parte, cuando se compara el canino superior, ambas poblaciones fósiles tienen alrededor de un 20% menos de perikymata que humanos modernos. Es posible que estas diferencias entre el número de perikymata entre el canino superior e inferior se deban a que los volúmenes de esmalte de los caninos superiores son mayores que en los inferiores (García-Campos et al., 2019). En este artículo, tanto en los homíninos de la Sima de los Huesos, como en Neandertales y humanos modernos existen diferencias estadísticas significativas entre ambos dientes, así como también en *H. antecessor*, aunque en esta población no se pudo realizar un test estadístico de comparación debido a la limitación del tamaño muestral. Esta situación podría explicar las diferencias de perikymata en

H. antecessor, ya que volúmenes mayores podrían relacionarse con mayor cantidad de perikymata. Sin embargo, para el resto de poblaciones analizadas posteriores a *H. antecessor*, a pesar de las diferencias de volumen de esmalte, no parece que haya diferencias en el número de perikymata entre el canino superior y el inferior. Para poder interpretar estos datos es necesario realizar en un futuro estudios que tengan en consideración dimorfismo sexual presente en los caninos (Schwartz and Dean, 2001; Schwartz et al., 2001; García-Campos et al., 2019).

En *H. antecessor*, el único incisivo que se ha podido estudiar es el I2 superior. Este diente se encuentra muy próximo al valor medio de *H. sapiens*. Es más, los incisivos laterales presentan los números de perikymata más próximos al valor medio de los humanos modernos de entre todos los dientes anteriores indicando que han sido muy constantes a nivel evolutivo. Sorprendentemente, cuando se comparan los Neandertales con *H. sapiens*, prácticamente no existen diferencias en el número de perikymata de los I2. De hecho, se han documentado medias de 128 perikymata para el I2 superior en Neandertales respecto a 131 de europeos y 108 de africanos, así como medias de 114 perikymata en el I2 inferior de Neandertales respecto a 131 de Europeos y 107 de africanos (Smith et al., 2010). Los I2 de la Sima de los Huesos tienen un número ligeramente inferior de perikymata respecto a Neandertales. Aunque no existen datos todavía relacionados con los volúmenes de esmalte y dentina de los incisivos en los homínidos de la Sima de los Huesos, las alturas de la corona estimadas (Bermúdez de Castro et al., 2003a) son muy similares a las obtenidas en Qafzeh (Guatelli-Steinberg and Reid, 2010) y en Neandertales (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004).

Se ha señalado que los Neandertales presentaban tiempos de formación más rápidos en la dentición anterior que los humanos modernos y que *H. heidelbergensis* (Sima de los Huesos) (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004). Sin embargo, este trabajo fue replicado indicando que los tiempos de formación estaban dentro del rango de variación de humanos modernos (Guatelli-Steinberg and Irish, 2005; Guatelli-Steinberg et al., 2007). En estas réplicas también se indicaba que las diferencias entre ambos grupos se encontraban en el patrón de distribución de perikymata más que en el número de perikymata. Posteriormente, con la inclusión de los datos de periodicidad entre líneas de Retzius, se observó que los tiempos de formación diferían entre las dos poblaciones (Smith et al., 2010), estando los Neandertales situados por debajo de humanos modernos. Los datos que hemos obtenido sobre el tiempo de formación del esmalte lateral de la dentición anterior, en los homínidos de la Sima de los Huesos, nos indican que se encuentran perfectamente integrados en la variabilidad de Neandertales, no solo a nivel de número de perikymata, sino también a nivel de valores de periodicidad. Por lo tanto, nuestros datos no apoyan la hipótesis de que los Neandertales tuvieran tiempos de formación de la dentición anterior más rápidos que en los homínidos de la Sima de los Huesos (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004). Sin embargo, a pesar de que no existen diferencias en los tiempos de formación, sí existen diferencias entre Sima de los Huesos y Neandertales en los patrones de acumulación de perikymata a lo largo de la corona, especialmente en la dentición anterior superior y los caninos inferiores. Parece, por lo tanto, que el patrón de acumulación tan gradual y rectilíneo propio de los Neandertales (Guatelli-Steinberg and Irish, 2005; Guatelli-Steinberg et al., 2007) no estaba presente ni en los homínidos de la Sima de los Huesos ni en humanos modernos.

La comparación entre Neandertales y humanos modernos, en relación con el número de perikymata y tiempos de formación del esmalte de los molares, fue abordada poco después del estudio de la dentición anterior (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008; Smith et al., 2010). Tanto el número de perikymata como el tiempo de formación de los molares en las dos poblaciones, asumiendo igualdad de periodicidades, no presentaban diferencias significativas (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008). La única excepción en este estudio fue el protocónido del M2 inferior, cuyos valores se situaban por encima de humanos modernos. En otra comparación entre estas dos poblaciones, donde ya se incluían valores de periodicidad (Smith et al., 2010), se observó que la media de perikymata en los molares era, o bien inferior, o bien situada

entre europeos y africanos. Sin embargo, los tiempos de formación eran menores en Neandertales, con la excepción del paracono del M2 superior, que estaba situado entre europeos y africanos. Según nuestro estudio, la diferencia observada en el protocónido del M2 (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008) no se mantiene con nuestra muestra de *H. sapiens*. De hecho, con los perikymata de los molares de *H. sapiens*, las diferencias con respecto a Neandertales se observarían en todos los perikymata menos precisamente en ese molar inferior. Es más, esta diferencia en el M2 sí existe si comparamos Sima de los Huesos con Neandertales, donde la Sima de los Huesos tendría un 20% menos de perikymata, además de que el M1 inferior y el M2 superior tendrían alrededor de un 20-25% más de perikymata respecto a los Neandertales.

Se están realizando actualmente estudios sobre los volúmenes y superficies de la dentina y el esmalte en molares que nos podrían permitir localizar con mayor precisión la fuente de la variación en el número y distribución de perikymata. Sin embargo, a partir de estudios métricos y morfológicos, se ha observado que las diferencias entre Neandertales y homínidos de la Sima de los Huesos son mínimas (Bermúdez de Castro, 1986, 1988, 1993; Martín-Torres et al., 2012). Es interesante mencionar que el patrón de empaquetamiento y distribución de los perikymata en los molares es diferente entre Sima de los Huesos y el descrito para Neandertales (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008), ya que presentan normalmente menos perikymata en los primeros deciles y más perikymata en los últimos.

Por su parte, y comparando los homínidos de Gran Dolina-TD6 con los de la Sima de los Huesos y con los Neandertales, se observa que los homínidos del Pleistoceno Inferior tienen en promedio un 2,75% y un 4,47% más perikymata, y un 6,22% y un 9,63% menos de periodicidad que las poblaciones de la Sima de los Huesos y de los Neandertales, respectivamente. Por lo tanto, nuestros datos sugieren mayor homogeneidad entre los homínidos de Gran Dolina-TD6 con los de la Sima de los Huesos, que entre los primeros y los Neandertales. Sin embargo, todos estos homínidos presentan una distancia mayor con *H. sapiens* que entre ellos mismos, sugiriendo que existen cambios importantes entre los humanos del Pleistoceno y los humanos recientes.

Los caninos inferiores y M1s inferiores presentan ciertas particularidades que merece la pena destacar. Los caninos inferiores de los homínidos de la Sima de los Huesos y los de los Neandertales presentan un patrón de empaquetamiento de perikymata diferente al observado en los caninos de los homínidos de Gran Dolina-TD6. Entre los homínidos de la Sima de los Huesos y los de los Neandertales no encontramos diferencias para esta variable. No obstante, esas diferencias son notables cuando comparamos a los homínidos de la Sima de los Huesos y los Neandertales con *H. sapiens*. Esto sugiere que han existido tres momentos clave en la evolución de los caninos inferiores, caracterizados por un aumento en el número de perikymata. Este hecho contrastaría con la reducción de la altura de la corona de humanos modernos con respecto a las poblaciones del Pleistoceno (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004). En lo que se refiere a los M1s inferiores, es particularmente significativa la homogeneidad en el número de perikymata desde el Pleistoceno Medio hasta épocas recientes. Este hecho que contrasta con la alta variación presente en los otros molares, particularmente entre los homínidos de Sima de los Huesos y Neandertales. Sin embargo, a nivel morfológico sucede algo muy similar, donde los M1s son más uniformes comparados con los M2s y los M3s (Gómez-Robles et al., 2015). A pesar de esa homogeneidad en el M1, y teniendo en cuenta que *H. sapiens* contiene en promedio valores de periodicidad más elevados que los homínidos de Sima de los Huesos y Neandertales, los tiempos de formación del esmalte lateral de los M1s inferiores en humanos son mayores en nuestra especie.

Una característica distintiva y aparentemente exclusiva de humanos modernos en términos de desarrollo dental comparado con las poblaciones del Pleistoceno europeo es la alta acumulación de perikymata en los tres últimos deciles de la altura de la corona.

8.2 Estrategia vital y desarrollo ontogenético

Durante mucho tiempo se ha afirmado que existe una estrecha correlación entre el desarrollo dental y algunos rasgos de la estrategia vital, como el tamaño del cerebro, la edad de la primera reproducción, la esperanza de vida, etc. (Smith, 1989, 1991a; Allman and Hasenstaub, 1999; Dean et al., 2001; Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004; Smith et al., 2010). Sin embargo, algunos autores han sugerido que el desarrollo dental está débilmente correlacionado con las variables del ciclo vital (Robson and Wood, 2008). Ciertamente, esta correlación es alta cuando se trabaja con categorías taxonómicas de alto rango, como clase, orden, superfamilia. . . , pero la correlación no es tan elevada cuando se incluyen en el estudio categorías de bajo rango (género, especie, subespecie. . .) (Bermúdez de Castro et al., 2015).

La edad de erupción del M1 inferior ha sido la variable tradicionalmente empleada para correlacionar con las variables de la estrategia vital. Sin embargo, es muy complejo evaluar con cierta precisión en qué momento sucede la erupción de los dientes en homínidos fósiles, ya que la pérdida del tejido blando imposibilita conocer el momento preciso en el que cada diente es visible en la boca. Además, es necesario definir bien qué se entiende por *erupción*, puesto que podría entenderse como un proceso de cierta duración (varios meses). Este proceso comenzaría cuando las cúspides de los dientes atraviesan los tejidos blandos de la gingiva y aparecen en la cavidad bucal (erupción gingival) y termina cuando se alcanza el plano de oclusión (erupción activa). Como alternativas para evaluar los patrones de estrategia vital, se han utilizado el tiempo de formación de la corona molar en primates (Macho, 2001) y el intervalo de periodicidades de las estrías de Retzius (Bromage et al., 2012). La primera opción fue criticada porque los tiempos de formación de los molares solapaban entre simios antropomorfos (Robson and Wood, 2008; Smith, 2016). La segunda evidencia, sin embargo, ha tenido más aceptación puesto que el intervalo de periodicidades de las estrías de Retzius en los primates está correlacionada positivamente con la masa corporal y otras variables de la estrategia vital (Bromage et al., 2012). Sin embargo, este estudio tiene en consideración una gran cantidad de especies dentro del orden Primates, por lo que la correlación en niveles taxonómicos más inferiores (e.g. la subtribu Hominina), especialmente en su aplicación a especies fósiles, queda aun por determinar. Sin embargo, el desarrollo dental entendido a nivel holístico, es decir, considerando el conjunto de los procesos de crecimiento y desarrollo de todas las piezas dentales, se encuentra integrado en el desarrollo ontogenético de los individuos. De hecho, la maduración esquelética asociada al desarrollo ontogenético se encuentra moderadamente correlacionada con el desarrollo dental, por lo que si el desarrollo de un individuo se encuentra avanzado a nivel dental, muy probablemente también lo esté a nivel esquelético (Šešelj, 2013; Smith, 2018).

Nuestros datos presentan diferencias en el patrón de empaquetamiento y número de perikymata entre las muestras fósiles de los homínidos debTD6 y SH. Además, los dientes de TD6 se parecen más a los de los humanos modernos, pero los de SH se parecen más a los de Neandertales. Basándonos en la suma de las diferencias en el recuento de perikymata de todos los dientes, expresada como el promedio de los porcentajes, así como en las diferencias entre las periodicidades medias de todos los homínidos, también expresadas como porcentajes, sugerimos que tanto los individuos de TD6 como los de SH alcanzaron la edad adulta alrededor de un 27% antes que los humanos modernos, estimado a partir de los 20 años que requiere nuestra especie para llegar a la edad adulta (Bogin, 2001, 2003). Esto implica que la edad adulta en los homínidos de TD6 y SH pudo haberse alcanzado en torno a los 15 años de edad. Curiosamente, la edad de erupción gingival de los molares también se retrasa en promedio un 27% con respecto a las tasas máximas de crecimiento de las raíces en los humanos modernos, lo que sugiere un pequeño cambio filogenético en los procesos intrínsecos de desarrollo de las raíces, pero también un cambio considerable en los procesos de erupción de los dientes más plásticos (Dean and Cole, 2013, 2014). Sin embargo, la ausencia de datos del tiempo de formación del esmalte cuspal, del estudio de las raíces y de las edades de erupción de los molares, hace que tomemos con precaución esta afirmación de un avance en el desarrollo.

Por lo tanto, queda como una hipótesis a contrastar en el futuro.

Entre los primeros representantes africanos del género *Homo*, uno de los más conocidos es el llamado niño de Nariokotome (KNM-WT 15000), que vivió hace $1,53 \pm 0,05$ Ma (Brown and McDougall, 1993). Este individuo murió a una edad comprendida entre los 7,6 y los 8,8 años, estimada a partir de la evidencia obtenida mediante estudios de la histología dental (Dean and Smith, 2009). Curiosamente, con esta edad de muerte, el M2 del niño de Nariokotome ya había completado su proceso de erupción, lo que indica un avance en su desarrollo de alrededor de cuatro años con respecto a humanos modernos. Recordemos que el proceso de erupción de este diente en *H. sapiens* se completa (en promedio) hacia los 12 años. Smith (1993) también sugirió que *H. erectus* alcanzaba la edad adulta hacia los 15 años, basándose principalmente en el estudio del patrón de desarrollo dental y maduración esquelética del niño de Nariokotome. Esto significa que este individuo estaría avanzado en su desarrollo ontogenético respecto a humanos modernos entre un 27% y un 37% (con un promedio de un 32%).

Adelantar cinco años la adquisición de la edad adulta en las dos poblaciones del Pleistoceno Inferior y Medio de Atapuerca con respecto a la especie *H. sapiens*, si aceptamos ese avance en el desarrollo del 27%, tiene implicaciones evidentes en las pautas de crecimiento y desarrollo ontogenético, al igual que en los patrones de estrategia vital. Pueden suceder tres escenarios en relación con los cambios en los periodos de desarrollo:

- (1) las etapas de desarrollo propias de humanos modernos se reducen proporcionalmente en las poblaciones fósiles para adaptarse a una edad adulta adquirida a los ~15 años;
- (2) las etapas de desarrollo se mantienen con los mismos tiempos que en humanos modernos, sacrificando parte de la etapa de adolescencia en el tramo final;
- (3) los tiempos de las diferentes etapas de desarrollo evolucionaron alométricamente.

Teniendo en consideración que los tiempos de los principales eventos en la estrategia vital se encuentran correlacionados (Read and Harvey, 1989) y que, además, los cambios en uno de ellos afectan a la extensión o compresión del resto de etapas (Charnov, 1991), consideramos el escenario 2 como el menos probable. Por lo tanto, nos inclinamos a considerar que los tiempos de las diferentes etapas de desarrollo se acortaron, bien proporcionalmente, o variando ligeramente sus proporciones (escenarios 1 y 3).

El desarrollo dental se reconoce como una medida importante de maduración y ha sido ampliamente aplicado en estudios de la evolución humana. Si bien existen otras estimaciones de madurez (Dean, 2016; Rosas et al., 2017), nuestros estudios sobre el desarrollo dental y los tiempos de formación del esmalte apuntan a una condición o grado intermedio entre el desarrollo rápido típico de los australopitecos y el desarrollo lento típico de los seres humanos modernos. De acuerdo con nuestros datos, consideramos que ese grado intermedio ya estaba presente al final del Pleistoceno Inferior y en el Pleistoceno Medio.

La prolongación del desarrollo de los humanos modernos, a la luz de nuestros datos, tuvo que haber sucedido en un momento temporal posterior a los homínidos de la Sima de los Huesos, es decir, hace menos de 0,43 Ma. A pesar de que existe un consenso generalizado de que los humanos modernos surgieron en África (Stringer, 2002), la cuestión de cuándo apareció el primer *H. sapiens* sigue siendo un debate de actualidad, llegando a remontar el inicio de nuestra especie hasta los 0,3 Ma con los homínidos de Jebel Irhoud en Marruecos (Hublin et al., 2017) o los 0,26 Ma del individuo fragmentario de Florisbad en Sudáfrica (Grün et al., 1996). La problemática de cuándo se adquirió la morfología plenamente asociada a nuestra especie generó dos hipótesis principales: una de ellas abogaba por una rápida aparición de la morfología moderna hace unos 0,2 Ma (Stringer, 2002), mientras que la otra defendía una evolución gradual hacia la morfología plenamente moderna desde hace unos 0,4 Ma (Bräuer, 2008). Los individuos de Jebel Irhoud muestran un mosaico de caracteres modernos, como la morfología de la cara, mandíbula y dientes, combinado con caracteres primitivos, principalmente la morfología

del neurocráneo y el endocráneo (Hublin et al., 2017). Esta combinación podría ser indicativa, según dichos autores, de un modelo de acreción hacia los humanos anatómicamente modernos, donde no todas las características modernas aparecieron al mismo tiempo. Según Smith et al. (2007c), el desarrollo ontogenético y dental ya parecían ser plenamente modernos en el individuo Jebel Irhoud 3, datado en este mismo trabajo en 0,16 Ma usando las técnicas de series de uranio y ESR sobre un fragmento del I2 inferior derecho de este individuo. Aunque no se conoce la localización exacta de este individuo en el yacimiento, se ha sugerido que también provendría del nivel 7 y tendría también una cronología de 0,3 Ma (Hublin et al., 2017). Como consecuencia del debate en torno a la fecha del origen de nuestra especie, la adquisición del patrón de desarrollo dental y ontogenético propio de *H sapiens* sigue estando debatida. Si consideramos válida la antigüedad de 0,16 Ma para Jebel Irhoud 3, faltaría por resolver cómo fue adquirido ese patrón de desarrollo en la segunda mitad del Pleistoceno Medio.

Los Neandertales presentan como norma general tiempos de formación dental más cortos que los de los humanos modernos (Smith et al., 2007a, 2010, 2011). La edad de inicio de formación de los dientes y la edad de erupción estaban relativamente más avanzadas que en humanos modernos (Christensen and Kraus, 1965), por lo que la infancia prolongada y la consecuente estrategia vital más lenta debieron ser características propias de *H. sapiens*, no presentes en Neandertales, que tendrían un desarrollo ontogenético más rápido. Los Neandertales muestran una tendencia hacia un desarrollo relativamente precoz de los primeros y segundos molares, así como un retraso relativo del tercer premolar y en menor medida de los incisivos (Tompkins, 1996b).

Existe una correlación positiva en primates entre la periodicidad de estrías de Retzius del esmalte con la masa corporal y con las tasas metabólicas basales y específicas (Bromage et al., 2012), así como con el crecimiento del hueso laminar de costillas (Pitfield et al., 2019). Sin embargo, existe un gran solapamiento en los valores de periodicidad entre poblaciones. Por ejemplo, los valores de periodicidad son muy variables entre diferentes poblaciones humanas modernas, variando entre 6 y 12 (Reid and Dean, 2006; Reid et al., 2008), pero no entre sexos (Tan et al., 2017). Los valores de la Sima de los Huesos, por su parte, oscilan entre 6 y 9 días de periodicidad, aunque su media está situada por debajo de humanos modernos.

La altura estimada para los homínidos de la Sima de los Huesos presenta una media de 163,6 cm a partir del estudio de huesos largos, mientras que para Neandertales es de 160,6 y para humanos modernos de 177,4 cm (Carretero et al., 2012; Arsuaga et al., 2015). Estos valores de altura son similares a los obtenidos a partir de las dimensiones del astrágalo (174,4 y 161,9 cm para los machos y hembras de la Sima de los Huesos, respectivamente) (Pablos et al., 2013) y de las dimensiones del calcáneo (175,3 y 160,6 cm para los machos y hembras de la Sima de los Huesos, respectivamente) (Pablos et al., 2014). Respecto a la masa corporal, combinando ambos sexos y cinco individuos, se ha obtenido una media de 69,1 kg, que contrasta con los 75,4 kg de Neandertales (Arsuaga et al., 2015). Valores similares se han obtenido a partir de la anchura troclear del astrágalo, con un peso estimado para los homínidos de la Sima de los Huesos de 69,7 kg (Pablos et al., 2017), que contrasta con la masa corporal estimada a partir de la pelvis de un individuo de entre 90,3 y 92,5 kg (Bonmatí et al., 2010). La altura estimada para un individuo de *H. antecessor* a partir de las dimensiones de la clavícula es de 174,5 cm (95% de intervalo de confianza: 162,3-186,8 cm) (Carretero et al., 1999), mientras que para otro individuo, a partir de la longitud articular del metatarso es de 169,7 cm (Lorenzo et al., 1999). Sin embargo, en ambos estudios se indica que hay que ser cautos porque se emplean datos de humanos modernos como base en las ecuaciones de regresión. Lamentablemente no se tienen datos todavía sobre la masa corporal de *H. antecessor*.

Vistos estos datos, el incremento paulatino de la media de periodicidad desde los homínidos europeos del Pleistoceno Inferior hasta *H. sapiens* no encajaría perfectamente con los datos de las alturas estimadas de estos homínidos. Sin embargo, y a falta de conocer cuál sería la masa corporal de *H. antecessor*, podemos observar una relación entre la periodicidad y la masa corporal al menos desde los homínidos de

la Sima de los Huesos. Además, el hecho de que los Neandertales y los homínidos de la Sima de los Huesos tengan masas corporales más próximas que con humanos modernos podría encajar con los diferentes eventos de puntuación descritos en la evolución del tamaño corporal (Will et al., 2017).

8.3 Tiempo de formación de las raíces

Un elemento que no se ha abordado en la presente tesis doctoral han sido los tiempos de formación de las raíces de los dientes, o dicho de otro modo, de la dentina radicular. Además, los tiempos de formación de las raíces son clave para poder evaluar edades de muerte de los individuos de un modo muy preciso (Dean et al., 2001; Dean, 2006, 2012; Macchiarelli et al., 2006; Dean and Vesey, 2008; Dean and Cole, 2013; Xing et al., 2019). (Smith et al., 2007c).

En un trabajo preliminar se observó que las tasas de extensión de los primeros 10 mm de raíz dependían del tipo de diente y del taxón (Dean and Vesey, 2008), a pesar de que en el primer milímetro los valores eran similares entre todos los dientes y entre humanos modernos y simios antropoideos. En las raíces hay un pico máximo de extensión que parece estar asociado con el momento de erupción dental y con el emplazamiento funcional diente. En chimpancés y en *H. erectus* este pico de extensión coincide con la erupción, pero parece que en humanos modernos se ha dado una disociación entre ambas variables (Dean and Cole, 2013), encontrándose este pico un 27% antes de la erupción (Dean and Cole, 2014). Además, parece que el pico máximo de extensión del molar Neandertal de La Chaise se da en la zona del ápice radicular (Macchiarelli et al., 2006).

Curiosamente, las tasas de extensión diaria de la dentina en los primeros 200 μm de la superficie, en lo que se conoce como unión cemento-dentina, muestran valores muy parecidos entre *Oreopithecus*, *Hispanopithecus* y *Pan, P. boisei*, *H. erectus* y *H. sapiens*, estando estos tres últimos situados ligeramente por encima que los tres primeros (Dean, 2017). Por lo tanto, bajo esta limitada evidencia, parece que las diferencias del tiempo de formación de las raíces entre especies se debe principalmente a la tasa de diferenciación de odontoblastos (relacionado con la tasa de extensión de la raíz), más que a la tasa de secreción diaria de cada odontoblasto en la zona próxima a la superficie.

Es interesante destacar el fósil de Xujiayao (Xing et al., 2019). A pesar de presentar tiempos de formación de la corona situados dentro de la variación de humanos modernos, las tasas de extensión de las raíces de sus dientes superiores parecen estar situados por encima de la variabilidad de *H. sapiens*. Por lo tanto, no solo es necesario conocer las dimensiones de las raíces, sino la tasa interna de diferenciación de odontoblastos para evaluar los tiempos de formación de las raíces de los homínidos de Atapuerca. Este trabajo queda pendiente a realizar como un proyecto futuro.

8.4 Tiempo de formación del esmalte cuspal

Existe una relación directamente proporcional entre el grosor del esmalte cuspal y su tiempo de formación, llegando a modelizarse con ecuaciones de regresión (Dean et al., 2001). La tasa de secreción media de esmalte en la zona cuspal es de 4,16 $\mu\text{m}/\text{día}$ en humanos modernos, mientras que dicha tasa es de 4,23 $\mu\text{m}/\text{día}$ y de 4,50 $\mu\text{m}/\text{día}$ en *H. erectus* y *H. habilis*, respectivamente (Lacruz et al., 2008). Estos datos indican diferencias mínimas entre todas las especies del género *Homo* analizadas, permitiéndonos afirmar que cuanto mayor es la longitud del esmalte cuspal en el género *Homo*, mayor es su tiempo de formación.

El volumen del esmalte de los molares de *H. antecessor* es similar al de los humanos modernos (Martín-Francés et al., 2018). En cambio, el volumen del esmalte de los caninos de *H. antecessor* es mayor que en nuestra especie (García-Campos et al., 2019). Sin embargo, aun no está claro cómo se relacionan mayores volúmenes de esmalte con el grosor del esmalte cuspal, por lo que los tiempos de formación de esta parte del esmalte en los dientes de los yacimientos de la sierra de Atapuerca es una tarea pendiente.

8.5 Relaciones filogenéticas

H. antecessor posee un mosaico único de caracteres primitivos y derivados (e.g. Bermúdez de Castro et al., 2017c). Numerosas características derivadas en esta especie apuntan a una cierta relación con los humanos modernos y con los Neandertales. Sin embargo, entre las características primitivas en relación con el clado *Homo* se encuentran muchos caracteres dentales, como una compleja morfología oclusal y radicular de los premolares inferiores o la presencia de cuatro cúspides bien desarrolladas en los M2s superiores (Bermúdez de Castro et al., 2017c). En lo que concierne al desarrollo dental, nuestros datos indican que los tiempos de formación del esmalte en *H. antecessor* respecto a *H. erectus* s.l. (e.g. niño de Nariokotome) son similares, si nos basamos, por ejemplo, en el número de perikymata de la dentición anterior (Dean et al., 2001). En este sentido, *H. antecessor* conservaría el carácter primitivo, estando muy próximo igualmente al niño de Nariokotome en relación con su desarrollo ontogenético. Las probabilidades bayesianas del desarrollo dental relativo en *H. antecessor* son superiores a la de los homínidos de la Sima de los Huesos cuando se comparan con humanos modernos. Sin embargo, el hecho de que estas probabilidades no tengan valores de 0 (ninguna probabilidad de ser humano moderno) ó 1 (toda probabilidad de ser humano moderno), nos imposibilitan determinar la polaridad evolutiva del cambio del patrón de desarrollo dental.

H. antecessor se describió provisionalmente como el antepasado común de humanos modernos y Neandertales (Bermúdez de Castro et al., 1997a). Sin embargo, hallazgos posteriores y nuevos estudios han llegado a la conclusión de que esta especie podría representar una línea evolutiva terminal en el oeste europeo, situándose muy próxima filogenéticamente al antepasado común de Neandertales y humanos modernos (Bermúdez de Castro et al., 2017a y las referencias citadas en este trabajo).

8.6 Contrastación de hipótesis

Una vez discutidos nuestros datos empíricos en un marco general y contextual, vamos a contrastar las hipótesis planteadas.

8.6.1 Hipótesis 1

H₀. El desarrollo dental de los homínidos de la Sima de los Huesos es igual al de los Neandertales.

En lo que respecta a los tiempos de formación del esmalte lateral y combinando todos los dientes se observa que no existen diferencias entre los homínidos de la Sima de los Huesos y la muestra de Neandertales estudiada. A nivel individual, la dentición anterior y los premolares son prácticamente idénticos entre las dos poblaciones. Las principales diferencias se manifiestan en los molares, existiendo diferencias importantes en algunas de sus piezas.

En relación al desarrollo relativo de sus dientes, los homínidos de la Sima de los Huesos tienen más probabilidades que los Neandertales de que sus secuencias de mineralización se encuentren en los humanos modernos.

Por lo tanto, la hipótesis quedaría aceptada de manera parcial. El componente temporal es similar entre las dos poblaciones, aunque no hay un solapamiento completo en el patrón de desarrollo.

8.6.2 Hipótesis 2

H₀. Los tiempos de formación del esmalte lateral son iguales en *H. antecessor*, homínidos de la Sima de los Huesos, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*.

A partir de los contajes de perikymata y de los cálculos de la periodicidad, esta hipótesis queda refutada. Por lo tanto, se propone la hipótesis alternativa de que los tiempos de formación son diferentes. Además,

los humanos modernos (*H. sapiens*) se sitúan a una distancia notable de todas las poblaciones fósiles, principalmente debido a la elevada acumulación de perikymata en la corona cervical, y especialmente en los deciles 8 a 10. Este hecho indica que los humanos modernos son los homínidos con mayores tiempos de formación del esmalte lateral de cuantos se han estudiado tanto en esta tesis como en trabajos previos.

Respecto a la relación de Neandertales con los homínidos de la Sima de los Huesos, esta cuestión ya se resolvió con la hipótesis 1. Cualquiera de estas dos poblaciones comparada con *H. antecessor* presentan tiempos de formación del esmalte lateral, combinando todos los dientes, situados ligeramente por encima. Entre ellos, los caninos inferiores y los molares son los dientes que permiten diferenciar todas estas poblaciones.

8.6.3 Hipótesis 3

H₀. Los desarrollos dentales relativos de *H. antecessor* y de *H. sapiens* son iguales.

Los datos ofrecidos por la probabilidad bayesiana no permiten reforzar o refutar plenamente esta hipótesis. Si incluimos el M3 en los análisis, algunos individuos tienen una probabilidad de 0 de encontrarse en el rango de los humanos modernos, mientras que otros tienen una probabilidad media-alta de localizarse entre los humanos modernos.

8.6.4 Hipótesis 4

H₀. Los desarrollos ontogenéticos de *H. antecessor*, los homínidos de la Sima de los Huesos y *H. sapiens* son iguales.

A la luz de los datos ofrecidos por la histología dental del esmalte, *H. antecessor* y los homínidos de la Sima de los Huesos podrían haber tenido un desarrollo ontogenético estimado un 27% más corto que el presente en humanos modernos. Sin embargo, la ausencia de datos sobre el crecimiento de las raíces así como de edades estimadas de la emergencia del M1, M2 ó M3, hacen que esta hipótesis no pueda ser contrastada completamente, permaneciendo como hipótesis de trabajo para futuros estudios.

El niño de Nariokotome (KNM-WT 15.000), con 1,53 Ma, tenía un desarrollo ontogenético un 32% más rápido de media que el de los humanos modernos. *H. antecessor* presentaría hace ~0,85 Ma, si aceptamos ese 27% de avance en su desarrollo, un desarrollo ontogenético que en promedio era solo un 5% más prolongado que el niño de Nariokotome. Y unos 0,4 Ma después, el desarrollo ontogenético de los homínidos de la Sima de los Huesos parece no haber variado sustancialmente respecto a *H. antecessor*. Estos datos podrían sugerirnos que desde la aparición de *Homo* han existido al menos dos etapas en la prolongación del desarrollo ontogenético. La primera pudo suceder con el surgimiento de *H. erectus* s.l. en África, con una prolongación del desarrollo respecto a *Australopithecus* / *Paranthropus*. Durante el siguiente millón de años desde el niño de Nariokotome hasta los homínidos de la Sima de los Huesos, el desarrollo ontogenético habría oscilado entre un 32 y un 27% más rápido que el de los humanos modernos. El siguiente cambio hacia el desarrollo ontogenético propio de los humanos modernos probablemente surgió después de los homínidos de la Sima de los Huesos.

9 Conclusiones

9.1 Castellano

El desarrollo dental se ha estudiado con cierto detalle en australopitecos, parántropos, algunos de los primeros representantes del género *Homo*, Neandertales y humanos modernos. Estos estudios permitieron plantear la hipótesis de que los tiempos de formación dental en los homínidos del Plio-Pleistoceno fueron significativamente más rápidos que en los Neandertales y en los humanos modernos.

El intervalo de tiempo comprendido entre los primeros *Homo* y los Neandertales, un intervalo de más de un millón de años se ha rellenado parcialmente con el número de perikymata de la dentición de *H. antecessor* y los homínidos de la Sima de los Huesos, ambos en Europa, *H. naledi* en África y el homínido de Xujiayao en Asia. Con respecto a la dentición anterior de *H. antecessor* y los homínidos de la Sima de los Huesos, se observó que presentaban tiempos de formación más rápidos en el esmalte lateral que *H. sapiens*, aunque los Neandertales eran los que presentaban tiempos más rápidos de formación de entre todas estas poblaciones. Esto generó un debate en el que se compararon principalmente humanos modernos con Neandertales. A pesar de que el número de perikymata indicaba que había pocas diferencias entre estas dos poblaciones, la inclusión de la periodicidad entre estrías de Retzius indicó que los tiempos de formación de los Neandertales eran más rápidos que en humanos modernos.

En el caso de *H. antecessor* y los homínidos de la Sima de los Huesos faltaba un estudio más global de contaje de líneas de perikymata sobre todos los dientes y sus patrones de distribución, además de los cálculos de periodicidad y una reevaluación de los patrones de maduración dental en varios individuos. Este ha sido el cuerpo principal de mi tesis, junto con la contextualización en relación con los Neandertales y humanos modernos.

Como resultado de nuestras investigaciones, hemos obtenido las siguientes conclusiones:

- Hemos desarrollado un método riguroso para reconstruir las alturas originales de las coronas de los dientes fósiles ligeramente desgastados. Este método está basado en la morfología del área cuspal de dientes sin desgastar, a partir de la cuál se obtienen una serie de puntos que son utilizados para construir modelos de regresión polinomiales. Mediante el empleo de dientes de humanos modernos sin desgastar se han construido 8 modelos de regresión, cada uno para un grupo dental concreto: incisivos, caninos, premolares y molares, tanto superiores como inferiores. Posteriormente, estos modelos se han validado estadísticamente en dientes sin desgastar que pertenecen tanto a humanos modernos como a los homínidos de la Sima de los Huesos y *H. antecessor*. En todos los casos, las diferencias entre la altura de la corona real y la estimada se encuentran en promedio por debajo del 2%. Este nuevo método nos permite aumentar el tamaño muestral de dientes fósiles en los estudios de desarrollo dental.
- Los humanos modernos presentamos un número mayor de perikymata respecto a Neandertales, homínidos de la Sima de los Huesos y *H. antecessor*. Esto se debe, principalmente, a la mayor acumulación de perikymata en los deciles cervicales, principalmente entre los deciles 8 y el 10.
- La distribución de perikymata a lo largo de la altura de la corona y el número total de perikymata han seguido un patrón de evolución en mosaico, desde finales del Pleistoceno Inferior hasta *H. sapiens*. La dentición inferior ha evolucionado a un ritmo más rápido que la dentición superior. Los M1s inferiores y los incisivos han sido muy conservadores en estas variables, mientras que los caninos inferiores han sido los dientes que más cambios han sufrido en el número y distribución de perikymata.
- La diferencia promedio en el número total de perikymata combinando todos los dientes, expresada como porcentaje, indica que no existen diferencias entre los Neandertales y los homínidos de la

Sima de los Huesos. Comparada con estas dos poblaciones fósiles, *H. sapiens* presenta alrededor de un 20% más de perikymata. Por su parte, *H. antecessor* presenta alrededor de un 15% menos de perikymata que humanos modernos, y entre un 2-4% más que Neandertales y homínidos de la Sima de los Huesos.

- Los valores medios de periodicidad aumentaron desde finales del Pleistoceno Inferior (con los homínidos de la Sima del Elefante y de Gran Dolina-TD6), pasando por el Pleistoceno Medio (con los homínidos de la Sima de los Huesos), hasta el Pleistoceno Superior - Holoceno (con Neandertales y *H. sapiens*).
- Los tiempos de formación del esmalte lateral en humanos modernos es más elevado en todos los dientes debido al mayor número de perikymata y mayores valores de periodicidad.
- El patrón de desarrollo dental de *H. antecessor* presenta probabilidades bayesianas más elevadas que los homínidos de la Sima de los Huesos de englobarse en la variación de humanos modernos. Aun así, ambas poblaciones presentan un avance en el desarrollo del campo molar.

Por lo tanto, combinando todos los datos obtenidos, observamos que *H. antecessor* y los homínidos de la Sima de los Huesos presentan de media menor número de perikymata, menor periodicidad y un avance en el desarrollo de los molares respecto a *H. sapiens*. Esto nos permite agrupar nuestras poblaciones de estudio en tres grupos. Por un lado, se sitúa *H. antecessor*, seguido por el grupo que aún a los homínidos de la Sima de los Huesos y los Neandertales. Por último, nos encontramos con los humanos modernos.

9.2 English

Dental development studies in hominins have focused primarily on *Australopithecus*, *Paranthropus*, some of the first representatives of the genus *Homo*, Neanderthals and modern humans. This research has led to the hypothesis that the times of dental formation in Plio-Pleistocene hominins were significantly faster than in Neanderthals and modern humans.

The time interval between the first *Homo* and Neanderthals, an interval of more than one million years has been partially filled with the perikymata number of the *H. antecessor* dentition and the Sima de los Huesos hominins, both in Europe, *H. naledi* in Africa and the Xujiayao hominin in Asia. With respect to the anterior dentition of *H. antecessor* and the hominins from Sima de los Huesos, it was observed that they presented faster formation times in lateral enamel than *H. sapiens*, although the Neanderthals were the ones that presented faster formation times among all these populations. This generated a debate in which mainly modern humans were compared with Neanderthals. Although the number of perikymata indicated that there were few differences between these two populations, the inclusion of periodicity between Retzius striae indicated that the formation times of Neanderthals were faster than in modern humans.

In the case of *H. antecessor* and the hominins from Sima de los Huesos, there was a lack of a more global study of perikymata lines counting on all teeth and their distribution patterns, in addition to periodicity calculations and a re-evaluation of dental maturation patterns. This has been the main body of my thesis, along with the contextualization in relation to Neanderthals and modern humans.

As a result of our research, we have come to the following conclusions:

- I have developed a rigorous method to reconstruct the original heights of the crowns of slightly worn fossil teeth. This method is based on the morphology of the cuspal area of unworn teeth, from which a series of points are obtained that are used to construct polynomial regression models. Through the use of modern unworn human teeth, 8 regression models have been constructed, each

one for a specific dental group: incisors, canines, premolars and molars, both upper and lower. Subsequently, these models have been statistically validated on unworn teeth belonging to both modern humans and the hominins of the Sima de los Huesos and *H. antecessor*. In all cases, the differences between the height of the real crown and the estimated crown are on average below 2%. This new method allows us to increase the sample size of fossil teeth in dental development studies.

- Modern humans present a higher number of perikymata than Neanderthals, Sima de los Huesos hominins and *H. antecessor*. This is mainly due to the greater accumulation of perikymata in the cervical deciles, mainly between deciles 8 and 10.
- The distribution of perikymata along the crown height and the total number of perikymata have followed a pattern of mosaic evolution, from the late Lower Pleistocene to *H. sapiens*. The lower dentition has evolved at a faster rate than the upper dentition. The lower M1s and incisors have been very conservative in these variables, while the lower canines have been the teeth that have undergone more changes in the number and distribution of perikymata.
- The average difference in the total number of perikymata combining all the teeth, expressed as a percentage, indicates that there are no differences between the Neanderthals and the hominins of the Sima de los Huesos. Compared to these two fossil populations, *H. sapiens* has about 20% more perikymata. On the other hand, *H. antecessor* presents around 15% less perikymata than modern humans, and between 2-4% more than Neanderthals and hominins of the Sima de los Huesos.
- The average periodicity values increased from the late Lower Pleistocene (with the Sima del Elefante and Gran Dolina-TD6 hominins), through the Middle Pleistocene (with the Sima de los Huesos hominins), to the Upper Pleistocene - Holocene (with Neanderthals and *H. sapiens*).
- The lateral enamel formation times in modern humans is higher in all teeth due to the greater number of perikymata and higher periodicity values.
- The dental development pattern of *H. antecessor* presents higher Bayesian probabilities than the Sima de los Huesos hominins of being included in the modern human variation. Even so, both populations present an advance in the development of the molar field.

Therefore, by combining all the data obtained, we observe that *H. antecessor* and Sima de los Huesos hominins show, on average, less perikymata counts, less periodicity numbers and advanced relative molar field development in respect with *H. sapiens*. We can group the different populations into three groups. On the one hand, there is *H. antecessor*, followed by the group that brings together the hominins of the Sima de los Huesos and the Neandertal. The third group is composed by our own species.

10 Publicaciones

10.1 Artículos en revistas SCI

10.1.1 Artículo 1

- Bermúdez de Castro JM, **Modesto-Mata M**, Martínón-Torres M. 2015. *Brains, teeth and life histories in hominins: a review*. Journal of Anthropological Sciences 93:21–42.

Resumen

The role of the brain in the somatic development, as well as in the establishment of the different variables of the life history pattern in vertebrates has been largely debated. Moreover, during the last thirty years, dental development has been used as a good proxy to infer different aspects of the life history in hominins, primarily due to the correlation that exists between age at first molar eruption and brain size in the order Primates. We review these questions using what is known about brain growth and maturation, dental development and life history pattern, mainly in *Homo sapiens* and *Pan troglodytes*. It has been assumed that the brain represents the pace-maker of our development. However, we consider that our particular phenotype is the result of a hierarchical genetic program modulated by epigenetic and environmental factors. The particular bauplan of any kind of organisms (e.g. primates) may explain the high correlation observed between different variables of its life history pattern, brain size or dental development. However, the correlation of these variables seems to be less reliable when dealing with low-rank taxonomical categories (e.g., species). We suggest that, while there is likely some relationship between the rate of somatic development and tooth development, our brain size and maturation (and, by extension, those of other species of the genus *Homo*) have derived towards a particular trajectory, with a unique pattern of prenatal and postnatal time and rate of growth and, particularly, with remarkable slow brain maturation. We suggest that extremely slow brain maturation could be a very recent acquisition of the last *H. sapiens* populations. Furthermore, our review of the literature suggests caution in drawing conclusions about aspects of the life history of the hominins from the information we can obtain from dental development in fossil specimens.

Brains, teeth and life histories in hominins: a review

José María Bermúdez de Castro¹, Mario Modesto-Mata^{1,2}
& María Martínón-Torres¹

1) *Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana. Paseo de la Sierra de Atapuerca, 3, 09002, Burgos, Spain*

e-mail: josemaria.bermudezdecastro@cenieh.es

2) *Equipo de Investigación Primeros Pobladores de Extremadura. Casa de Cultura Antonio Rodríguez Moñino. Avda. Cervantes s/n, 10003, Cáceres, Spain*

Summary - *The role of the brain in the somatic development, as well as in the establishment of the different variables of the life history pattern in vertebrates has been largely debated. Moreover, during the last thirty years, dental development has been used as a good proxy to infer different aspects of the life history in hominins, primarily due to the correlation that exists between age at first molar eruption and brain size in the order Primates. We review these questions using what is known about brain growth and maturation, dental development and life history pattern, mainly in Homo sapiens and Pan troglodytes. It has been assumed that the brain represents the pace-maker of our development. However, we consider that our particular phenotype is the result of a hierarchical genetic program modulated by epigenetic and environmental factors. The particular bauplan of any kind of organisms (e.g. primates) may explain the high correlation observed between different variables of its life history pattern, brain size or dental development. However, the correlation of these variables seems to be less reliable when dealing with low-rank taxonomical categories (i.e., species). We suggest that, while there is likely some relationship between the rate of somatic development and tooth development, our brain size and maturation (and, by extension, those of other species of the genus Homo) have derived towards a particular trajectory, with a unique pattern of prenatal and postnatal time and rate of growth and, particularly, with remarkable slow brain maturation. We suggest that extremely slow brain maturation could be a very recent acquisition of the last H. sapiens populations. Furthermore, our review of the literature suggests caution in drawing conclusions about aspects of the life history of the hominins from the information we can obtain from dental development in fossil specimens.*

Keywords - *Human evolution, Brain growth and maturation, Human life-history, Dental development.*

Introduction

Dental development, brain development and life history patterns are essential and possibly related aspects of the vertebrate biology, and they have been the subject of some primate evolutionary studies (e.g. Godfrey *et al.*, 2001). Life history theory explains how natural selection and other evolutionary forces shape organisms to optimize their survival and reproduction fitness in the face of the ecological challenges posed by

the environment (e.g. Stearns, 1992, 2000; Roff, 1992). The assumed close relationship between different variables of the life history pattern and dental development in hominins has been investigated in many interesting reports (Bogin & Smith, 1996; Bogin, 1997; Bogin, 2010; Kelley & Schwartz, 2012; Lee, 2012; Smith, 1989, 1991, 1992; Smith & Tompkins, 1995; Thompson & Nelson, 2011, among others). However, some authors have seriously questioned the predictive utility of these variables, such as the permanent

gingival eruption of the first molar or the time of attainment of complete dentition, for inferring the life history pattern in primates and hominin fossil taxa (Dirks & Bowman, 2007; Robson & Wood, 2008; Guattelli-Steinberg, 2009; Smith, 2013). Certainly, while the study of the life history in living species is complex, it seems risky to make inferences in extinct species using only some data of their dental development. Furthermore, the role of the brain in life history also remains controversial (e.g. Kaplan *et al.*, 2000; Deaner *et al.*, 2003; Leigh & Blomquist, 2007; Robson & Wood, 2008).

As early as 1959, G.A. Sacher concluded in his comparative study of living primates that longevity is controlled by relative brain size. Further, Sacher argued that brain metabolism and energetics represent the pace-maker of vertebrate growth and ageing (Sacher, 1975, 1978). This statement was based on the physiological demands of fetal and postnatal brain growth and maturation (Sacher & Staffeldt, 1974; Martin, 1983). Furthermore, other researchers have assumed that a relatively larger brain (encephalization) was linked to a slow pace of development in modern humans (and by extension to other species of the genus *Homo*), since relative brain size seems to be highly correlated to many life history variables (Harvey & Clutton-Brock, 1985; Smith, 1989, 1992; Kaplan *et al.*, 2000; Deaner *et al.*, 2003). However, there is no consensus concerning this matter (Leigh & Blomquist, 2007). Harvey and Clutton Brock (1985) concluded that variation in most life history variables is highly correlated with variation in body size. However, these authors recognize that their analyses cannot distinguish whether size exerts a causal effect on life histories or whether other size related variables are involved. Thus, Harvey and Clutton-Brock (1985) discussed the effect of brain size at birth, the postnatal brain growth and the adult brain size, the former being highly correlated with other life history variables in most primate species. Later, Harvey *et al.* (1989) considered that the pace of life history is particularly determined by age-specific mortality rates. Species with low adult mortality show slower life histories,

and *vice-versa*. Species with high rates of adult mortality and high probabilities of dying during the reproductive period tend to have faster life histories. In the same line, Hawkes (2006) has reported that shifts in adult survival or mortality risk modify the pace of linked life history events. The analyses carried out by Godfrey *et al.* (2001) on a large sample of living primate species, in which humans were not represented, are particularly interesting. These authors concluded that brain size is a better predictor of dental development than body size. However, cranial capacity alone is not able to account for variation in dental development. In contrast, these authors found that diet affects the absolute pace of dental development, independently, among others, from body and brain size. Furthermore, Kaplan *et al.* (2000) consider that the exceptionally long lifespan of humans, their extended period of juvenile dependence, their support of reproduction by older post-reproductive individuals, and their male support of reproduction through the provisioning of females and their offspring, are co-evolved responses to a dietary shift toward high-quality, nutrient-dense and difficult-to-acquire food resources. Konner (2010) also defend this hypothesis, but in a broader sense, assuming that we need an extra time to acquire all our complex cultural skills.

On the other hand and concerning dental development, it is also important to bear in mind whether the studies have been performed using longitudinal or cross-sectional samples. In this regard, longitudinal studies hardly match the large numbers that can be achieved in cross-sectional studies. Furthermore, longitudinal studies certainly result in a tendency in the direction of later estimations of time in teeth eruption (Dahlberg & Menegaz-Bock, 1958). Moreover, longitudinal data probably underestimate variance, whereas cross-sectional solutions should produce better estimates of variance (Smith *et al.*, 1994). A disadvantage of using cross-sectional data, at least in determining tooth emergence, lies in that the eruption time of early erupting teeth is estimated on the basis of later cohorts than the eruption time of later erupting

teeth (Parner *et al.*, 2001). Whenever possible in this review, it will be stated which sort of data sources are used in the cited references.

Summarizing, our aim is to review what we can know and what we can assume on brain growth and development in extinct hominin species. This information could help us to evaluate the nature of the relationship between dental development and brain size and maturation in hominins. Furthermore, this information may be useful in order to assess the feasibility of employing dental development as a predictor of life history variables in extinct hominin species. To address these questions it is necessary to establish a reference framework. Some information is available about brain growth in chimpanzees, our closest extant relatives (Sakai *et al.*, 2012), as well as about the neurobiological development and brain size trajectory in our own species, which seems to be unique within the primate order (Deacon, 2000; Vinicius, 2005; Somel *et al.*, 2009; Petanjek *et al.*, 2011; Miller *et al.*, 2012; Neubauer & Hublin, 2012; Rilling, 2014). Therefore, we will first present pertinent data about brain size and maturation in chimpanzees and modern humans. Later, we will explore dental development in chimpanzees, modern humans, and some extinct hominins, as well as with some aspects of the life history pattern. Finally, we will try to establish a possible relationship between brain, dental development, and life history parameters.

Features, growth and size of the brain

First of all, it is important to clarify that brain size is a term that can be expressed in mass or volume units. In palaeoanthropology, the most referred variable is endocranial volume (or its synonym, cranial capacity), which is measured in volume units (cubic centimeters, cm³) (Neubauer & Hublin, 2012). On the other hand, brain and endocranial volumes are not equivalent terms. Endocranial volume measures the volume of the complete endocranium, including brain volume itself plus meninges volume, blood vessels and

sinuses, cranial nerves and cerebrospinal fluid. Masses can be converted into volumes by dividing the mass by the specific density of the brain tissue (1.036 g/cm³) (Blinkov & Glezer, 1968).

Among primates, humans belong to the most encephalized species. Although brain size in primates is primarily related with body size, the human brain is three times higher (Falk, 1980) and its neocortex is 3.4 times higher (Rilling & Insel, 1999) than what it would be expected for a primate of our body size. Throughout hominin evolution, a continuous increase in absolute and relative brain sizes has been observed (Neubauer & Hublin, 2012). Moreover, our brain presents about 100 billion of neurons (Cherniak, 1990), around 150,000 to 180,000 kilometres of myelinated nerve fibres and about 0.15 quadrillion synapses (Pakkenberg *et al.*, 2003). The human brain is not exceptional in its cellular composition, since it contains as many neuronal and non-neuronal cells as it would be expected for a primate brain of its size. Moreover, the human cerebral cortex holds only 19% of all brain neurons, as in other mammals (Herculano-Houzel, 2009). In spite of the large brain size of modern humans, it comprises only the 2% of total adult body weight, whereas brain consumes between 20% and 25% of its basal metabolism (e.g. Aiello & Wheeler, 1995).

It is interesting to remember some of the different hypotheses that have been proposed to explain why and how the increase in hominin brain in both absolute and relative terms occurred: 1) *the radiator hypothesis* (Falk, 1990) suggests that the expansion of the brain in *Homo* was possible by a reconfiguration of the cranial vascular supply in response to changes in hydrostatic pressure due to bipedalism; 2) *the brain growth length hypothesis* (Finlay & Darlington, 1995) proposed that brain components do not grow in mosaic, but they grow in uniform, concerted fashion, according to its own internal rules, and following a predictable allometric scaling of the different parts of the brain; 3) *the metabolic expense tissue hypothesis* (Aiello & Wheeler, 1995, 2002), maintains that brain size constrains the rate at which an individual can grow, because

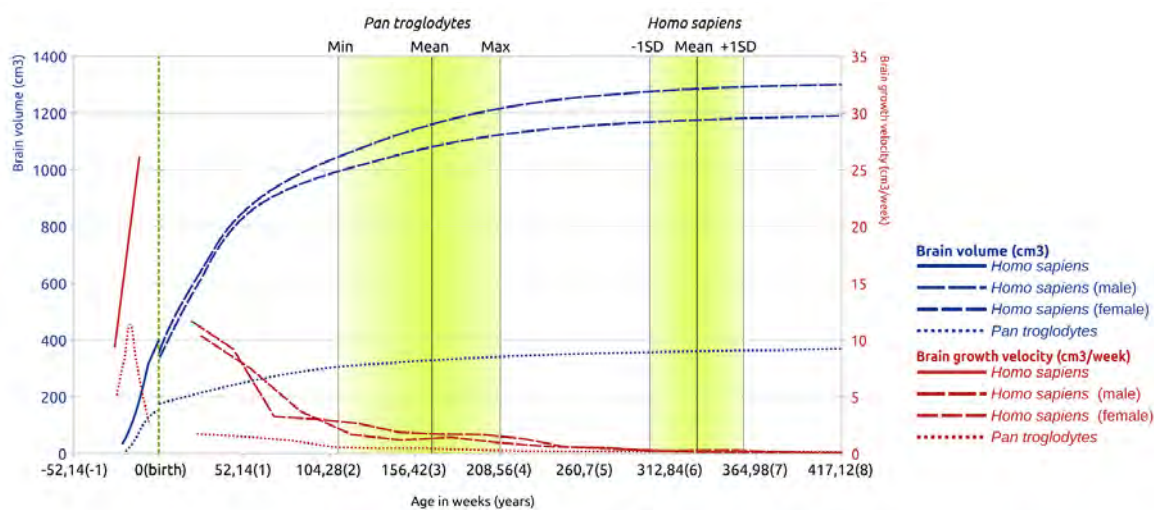


Fig. 1 - Brain volume trajectories (blue) (cm^3) and brain growth velocities (red) (cm^3/week) of Homo sapiens and Pan troglodytes from gestation period to the age of 8 years. Note that brain masses have been converted into centimeters of volume, dividing the grams by the typical density of brain tissue: $1.036 \text{ g}/\text{cm}^3$ (Blinkov & Glezer, 1968). The average and variation of the age of mandibular M1 gingival emergence in P. troglodytes and H. sapiens is represented in yellow background. Data from the postnatal period were extracted from Leigh (2004), whereas data from the prenatal period were extracted from Sakai et al. (2012). The average of the mandibular M1 gingival emergence of P. troglodytes is from Smith et al. (2013) and that of H. sapiens is from Dean & Cole (2013). Birth is represented as a vertical dashed green line. The colour version of this figure is available at the JASs website.

it is expensive to develop the brain relative to the rest of the body in terms of the energy required; 4) *the maternal energy hypothesis* (Martin, 1996) proposes that the relative metabolic rate of the mothers during infants' gestation determines the neonatal brain mass of the neonate, while after birth, the maternal investment of the mothers during the growth of their offspring could be another factor implied in the brain development; 5) *the social brain hypothesis* (Dunbar & Shultz, 2007; Shultz & Dunbar, 2007) postulates that it was the computational demands of living in large, complex societies that selected for large brains. It is likely that a combination of some of these competing hypotheses, may explain the enlargement of the human brain throughout the last two million years of hominin evolution.

Gestation length in humans is slightly higher than in chimpanzees (38 versus 34 weeks respectively) (Kappeler & Pereira, 2003), so it is probable that the most important variable to set the difference in brain size at birth between

humans and chimpanzees is the fetal growth rate (Neubauer & Hublin, 2012). Brain fetal rates in humans are between $9 \text{ cm}^3/\text{week}$ at the beginning of the brain growth to $26 \text{ cm}^3/\text{week}$ about two months before birth, which might represent the peak rate during fetal brain growth and posterior postnatal brain growth (Sakai, et al., 2012, Fig. 1). Using three-dimensional ultrasound imaging, these authors showed that brain volume of chimpanzee fetuses at 16 weeks of gestation was only half of that in human fetuses at the same period (15.8 cm^3 versus 33.6 cm^3). Between 17 to 22 weeks, the chimpanzee and human fetal brain growth velocity increases. However, this velocity is still greater in modern humans (Sakai et al., 2012). After 22 weeks, the chimpanzee fetal brain growth slows down and, at 32 weeks, the velocity of the brain in these primates would have reduced to about a 20% of the speed observed in modern humans (Sakai et al., 2012). According to the estimation of these authors, the rate of chimpanzee brain growth was $4.1 \text{ cm}^3/\text{week}$ at

Tab. 1 - Mean adult and predicted neonatal endocranial volumes (cm³) of different hominin groups and species. Predicted neonatal endocranial volume means are the result of applying a regression based on resampled data from seven catarrhine primate species published in DeSilva & Lesnik (2008) (see text for further details). This table is based on the Table 2 from DeSilva & Lesnik (2008) where readers can find the particular specimens included in each hominin group or species, as well as the references of adult endocranial volumes.

SPECIES	N	MEAN ENDOCRANIAL VOLUME ± SD (CM ³)	PREDICTED NEONATAL ENDOCRANIAL VOLUME MEAN ± SD (CM ³)	95% CI FOR MEAN NEONATAL BRAIN (CM ³)
<i>Sahelanthropus tchadensis</i>	1	365	148.3	130.8 - 168.2
<i>Australopithecus afarensis</i>	4	455.6 ± 79.4	173.8 ± 21.9	152.9 - 197.5
<i>Australopithecus africanus</i>	8	466.8 ± 46.4	177.1 ± 12.6	155.8 - 201.3
<i>Australopithecus garhi</i>	1	450	172.6	151.9 - 196.2
<i>Paranthropus aethiopicus</i>	1	410	161.4	142.1 - 183.2
<i>Paranthropus robustus</i>	2	530	194.4	170.7 - 221.3
<i>Paranthropus boisei</i>	9	499.6 ± 30.3	186.2 ± 7.1	163.6 - 211.8
Early <i>Homo</i>	8	651.6 ± 88.9	225.4 ± 22.4	197.5 - 257.2
<i>Homo erectus</i>	20	839.6 ± 138.6	270.5 ± 32.6	263.5 - 309.6
Later Asian <i>Homo erectus</i>	18	1056.7 ± 123.7	320.0 ± 27.2	279.1 - 367.1
Middle Pleistocene <i>Homo</i>	17	1218.9 ± 223.1	355.0 ± 28.7	309.1 - 407.8

about 32 weeks of gestation (just at the moment of birth), whereas in modern humans the value was 26.1 cm³/week (at six weeks to the time of birth). That is, after 16 weeks, the human brain continued to accelerate its growth until around 32 weeks. However, it is likely that a slowdown of the brain growth rate in modern humans occurs before birth. This is because the average brain size in human newborns is 400 cm³, and the only way to achieve this brain size is by changing the type of the growth function, from an exponential function to a logistic one. As a result, the brain of human newborns is about 2.7 times larger than that of chimpanzee newborns (about 400 cm³ versus 150 cm³) (Rilling, 2014). If we use brain weights, the average neonatal brain size in two modern human populations is about 367.7 and 381.8 grams and 150.9 grams in chimpanzees (see Table 1 in DeSilva & Lesnik, 2008).

Interestingly, and using a large data base of neonatal and mean adult brain masses of some catarrhine primates (including modern humans), DeSilva & Lesnik (2008) were able to make estimations for the neonatal brain size in hominins from the known data of adult brain size in adults (Tab. 1). From their data, DeSilva & Lesnik (2008) obtained the following regression equation: $\log(\text{neonatal brain mass}) = 0.7246 \times \log(\text{adult brain mass} + 0.3146)$; $r^2=0.97$. Considering the 95% confidence interval (CI), these authors estimated that neonatal brain-size of Lucy's children (*Australopithecus afarensis*) would have been 158.5 cm³, with a range of 139.7 to 179.9 for the 95% CI. This is the same estimation as for *Pan*, since Lucy's brain was not larger than 400 cm³. For other australopiths, DeSilva & Lesnik (2008) obtained values of 179.8 ± 14.4 cm³ (158.1-204.5 cm³, 95% confidence interval).

In early *Homo* (e.g. *H. habilis*: about 650 cm³ for adults) the values are 225.4±22.4 cm³ (95% CI: 197.5-257.2 cm³). In early *H. ergaster/H. erectus* (about 840 cm³ in the adults) the values for the neonate brain are 270±32.6 cm³ (95% CI: 263.8-346.5 cm³). In late Asian *H. erectus* (about 1056 cm³ in adults), the values are 320±27.2 cm³ (95% CI: 279.1-367.1 cm³). Finally, for Middle Pleistocene hominins (about 1219 cm³ in adults), the values are 355.0±28.7 cm³ (95% CI: 309.1-407.8 cm³). Therefore, DeSilva & Lesnik (2008) observed that the brain size at birth in modern humans is the expected given our adult brain size. Thus, humans are not “special” for this feature, in contrast to Martin (1983)’s conclusion that humans have smaller brains at birth than expected given their adult brain size.

Apart from these estimations, and in relation to other living hominoids, we have at birth the largest absolute brain size and the smallest relative brain size compared to adult brain size (Neubauer & Hublin, 2012). Brain size at birth in humans cannot achieve larger sizes due to the energetic and obstetric constraints, meaning that a large portion of our brain growth must take place postnatally (Neubauer & Hublin, 2012). It is said that the human brain maintains a high fetal-like growth rate into the first or the two first postnatal years (Martin, 1983; Leigh, 2004). However, according to the estimations observed in Figure 1 we consider that the range of the fetal growth rates is only maintained until the end of the first postnatal life. After this time the rates of the brain growth are lower than those observed during prenatal life.

The percentage of adult brain size in modern humans is about 28% regarding the neonatal brain size, and 37% approximately in chimpanzees (data from Marchand, 1902: see Robson & Wood, 2008 and DeSilva & Lesnik, 2008). However, variation in these percentages ranges from 23.7% to 31.0% in modern humans, and from 30.0% to 40.0% in chimpanzees (see Vinicius, 2005 and references therein). For practical reasons, for this review we will use values of 28% and 37% for humans and chimpanzees, respectively.

On the other hand, and from a geometric morphometric perspective, endocranial ontogeny (i.e. changes in shape and size in time) in modern humans, chimpanzees and Neanderthals has been also studied. Some authors have noted significant differences among these hominins (Ponce de León & Zollikofer, 2001; Bruner *et al.*, 2003; Neubauer *et al.*, 2009, 2010; Gunz *et al.*, 2010). Modern humans exhibit a nonlinear endocranial ontogenetic trajectory, where three different shape-shift phases have been identified. Nevertheless, considering separately cranial vault and cranial base trajectories, modern humans display a nearly linear trajectory while the chimpanzees and Neanderthals exhibit a bounded trajectory (Neubauer *et al.*, 2009). These authors concluded that shape shifts driven exclusively by brain growth cannot be supported. Comparing modern humans’ and chimpanzees’ endocranial shapes at birth, the differences are evident, with no overlap throughout ontogeny, and displaying endocranial shape trajectories that significantly differ after birth (Neubauer *et al.*, 2010). In modern humans, parietal and cerebellar regions expand relatively in the so-called “globularization phase”, which involves a flexion of the cranial base within the first postnatal year. This phase is uniquely present in humans, and does not occur either in chimpanzees (Neubauer *et al.*, 2010) or in Neanderthals (Gunz *et al.*, 2010).

During early infancy humans undergo a very fast increase of the white matter, in comparison to chimpanzees (Miller *et al.*, 2012). Human adult brains reach the 3.3-fold of neonate brain mass, whereas chimpanzee brains only reach a 2.5-fold. On average, modern humans achieve 90% of adult brain size by the age of five, whereas in chimpanzees this percentage is reached one year earlier. On the other hand, brain growth in chimpanzees may cease as late as 5 years of age, whereas in modern humans adult brain size is attained at about 5-6 years (Leigh, 2004). In this review we will consider that *H. sapiens* attains the adult size at about 6 years. Therefore, the idea that our larger brain is related to a longer development regarding great apes is not completely supported by the data. One year of difference

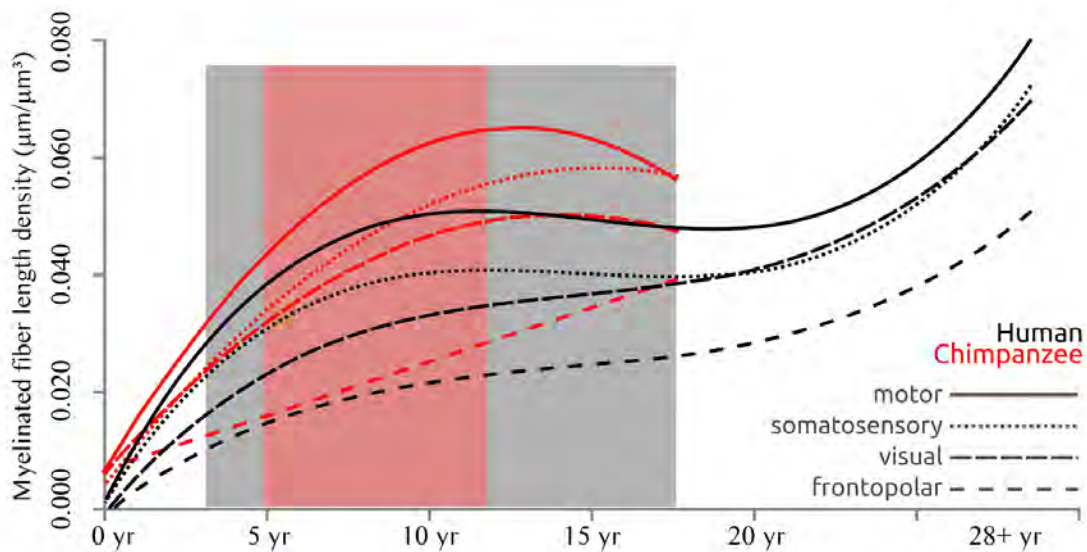


Fig. 2 - Myelinated fibers length density ($\mu\text{m}/\mu\text{m}^3$) changes with age and from birth in four regions of the brain in *Homo sapiens* (black) and *Pan troglodytes* (gray): motor, somatosensory, visual and frontopolar areas. Dark gray and dark red areas in the background represent the period between weaning age and the acquisition of full sexual maturity in modern humans and chimpanzees respectively. Modified from Miller *et al.* (2012). The colour version of this figure is available at the JASs website.

between the ages at which both species achieve the adult brain size cannot completely explain such a brain size difference, particularly because they display almost the same brain growth velocity between 5 and 6 years old (Fig. 1). Thus, an important conclusion drawn from previous studies is that our larger brain is fundamentally a consequence of a higher rate of growth during gestation and the first months after birth, and probably not a matter of a longer growth period.

Brain development and maturation

The process of brain development implies different steps beginning with the birth of progenitor cells, followed by differentiation, migration of the cells to their final location, growth of axons and dendrites, dendritic branching and synapses, synaptic pruning, and myelination. This is a very complex process regulated by a developmental program that is still not fully understood in modern humans (Somel *et al.*, 2009; Cubelos *et al.*, 2010; Petanjek *et al.*, 2011; Miller *et al.*, 2012).

It is well known that the myelin sheath is essential to the development of the neurological function. Myelination has a crucial role in regulating the functional activity of axons (Wake *et al.*, 2011), and the density of myelinated axons allows to assess the relative maturity of the brain areas. Myelination responds to electrical excitation series of molecular-dependent-activity cascades, significantly increasing nerve impulse transmission speed (Wake *et al.*, 2011). Miller *et al.* (2012) compared the developmental trajectories of the myelinated fibers length density in four regions of the brain in chimpanzees and humans, namely the primary somatosensory area, primary motor area, most rostral part of the prefrontal cortex, and the prestriate visual cortex (Fig. 2). Their results revealed lack of myelination in the neocortex of human newborns, whereas about 20% of these areas were already myelinated at the time of birth in chimpanzees. In our closest relatives the density of myelinated axons reaches its maximum level at approximately the time of sexual maturity in most cortical regions, although Miller *et al.* (2012) have observed a gradual increase of the density of the myelinated

fibers length until about 17 years in the frontopolar area. Knickmeyer *et al.* (2010) obtained similar results in macaque monkeys, suggesting that the growth of cortical myelination is largely completed at puberty in primates. In contrast, Miller *et al.* (2012) observed that humans display lower myelination during childhood, implying a delayed period of maturation that extends beyond late adolescence and into the third decade of life. Therefore, our brain maturation is characterized by a particular (and probably unique) prolonged neocortical maturation. Much of our postnatal brain expansion results from the growth of white matter underlying the neocortex (Miller *et al.*, 2012). Furthermore, these authors have found that neocortical dendritic development and synaptogenesis is not homogeneous, with the greatest delay in maturation characterizing the prefrontal cortex. Similarly, synaptic pruning in human prefrontal cortex is delayed until the age of 30 (Petanjek *et al.*, 2011).

On the other hand, recent structural magnetic resonance imaging (MRI) studies have demonstrated that our species has relatively more association cortex than primary sensory and motor areas compared with other primates (Rilling, 2014). This means that a relatively larger surface of the human cortex is specialized in conceptual and other forms of higher-order cognitive processes in contrast to perceptive processes. Moreover, Gogtay *et al.* (2004) have suggested that brain subregions follow temporally distinct maturational trajectories in which higher-order association cortices mature after lower-order somatosensory and visual cortices, whilst brain areas which are phylogenetically older mature earlier than newer ones. This hypothesis might be of interest since time and order of the brain subregions maturations are two variables to keep in mind in our review. Interestingly, Brenna & Carlson (2014) have observed an elevated concentration of docosahexaenoic acid (DHA) in the brain of modern humans, particularly between about half of the gestation time and two years of age. DHA, which is an essential component required for lower and high order functions in humans, is provided by the dietary

performed DHA in the breast milk of modern human mothers. The presence of this molecule coincides with the periods when human brain growth velocities are higher. It is possible that a larger brain in modern humans requires a longer period of development for attaining adult skills (Deaner *et al.*, 2003).

An extremely delayed neocortical myelination in humans, as well as a long phase of developmental reorganization of cortical neuronal circuitry, can produce certain vulnerability to psychiatric disorders, particularly during adolescence (Andersen, 2003; Petanjek *et al.*, 2011; Miller *et al.*, 2012). However, this is at the same time an extremely effective process to increase our species-specific cognitive abilities. A remarkable delay in the developmental schedule of the human neocortex provides the opportunity for the increase of new connections, favored by social and environmental interactions, and assuming that this represents an adaptive advantage (Konner, 2010). Therefore, it is interesting to question whether other species of *Homo* had the same pattern as our species, or whether these species had a different genetic program for brain development. Unfortunately, the possible relationship between the age of neocortical myelination and dental developmental variables, either eruption ages or formation times of the enamel, remains unknown. In this context, we could speculate whether Neandertals had a brain developmental program similar to that of modern humans (see Bruner, 2004; Gunz *et al.*, 2010). It is possible that certain aspects, such as our strong ability to develop and use symbols, has a relationship with a dramatic delay in brain maturation. If so, our species would have had an additional advantage for its competitive success and subsequent population expansion as the only living hominin (but see Villa & Roebroeks, 2014).

Dental development

It is said that dental development is highly heritable, relatively resistant to starvation and other health problems (e.g. Turner *et al.*, 1991;

Bailey, 2008). Nevertheless, to what extent environmental factors influence dental development remains controversial. Heritability is defined as a measure of the degree of genetic control of a phenotype, ranging from 0% (which means no genetic effects) to 100% (which means no environmental factors) (Towne *et al.*, 2002). It has been published that the timing of tooth formation (calcification) and dental emergence were more highly correlated within monozygotic twin pairs than dizygotic twin pairs, suggesting a heritability of 0.85-0.90 (Garn *et al.*, 1960). Moreover, tooth size may be influenced to some extent by environmental factors (e.g. Perzigian, 1984). Thus, human tooth dimensions from Australian Aborigines display about 64% of heritability, while a further 6% was due to common environment (Townsend & Brown, 1978). Concerning molar cusps, it seems that the number of cusps and the fissure pattern are under genetic control (Krogman, 1967; Towne *et al.*, 2002), while others suggest a low component of hereditary variability (Biggerstaff, 1975). Amongst environmental factors, socioeconomic status may be one of the factors responsible of its variation (Garn & Bailey, 1978). Therefore, depending on the dental traits studied, heritability ranges from 0.19 to 0.92 (Bailey, 2008). This means that although genetic effects are undoubtedly present throughout dental development, environmental factors cannot be neglected, and to what extent they participate is still under discussion.

In spite of these concerns, teeth are the most abundant and best-preserved elements of the fossil record, becoming a significant evidence to extract palaeobiological information. For several decades dental development has been considered as an excellent growth marker (e.g. Bermúdez de Castro *et al.*, 1999; Bromage & Dean, 1985; Bromage, 1987; Conroy & Vannier, 1987; Dean, 2007; Dean *et al.*, 2001; Dean & Vesey, 2008; Guatelli-Steinberg & Reid, 2008, 2010; Macho & Wood, 1995; Ramirez Rozzi & Bermúdez de Castro, 2004; Reid & Dean, 2006; Reid *et al.*, 2008; Smith, 1986) and the main tool we have to infer aspects of the life history pattern in hominins (e.g. Smith, 1989, 1991, 1992, 1993; Smith

& Tompkins, 1995; Bogin & Smith, 1996; Bogin, 1997). According to Smith (1989), tooth development must be totally integrated into the plan of growth and development of a species. Therefore and according to this author, age of dental maturity ought to be used as a measure of primate life history (Smith, 1989).

First of all, it is important to remember that the anterior and posterior dentitions have distinct developmental trajectories (e.g. Smith, 1994; Bermúdez de Castro *et al.*, 1999). Both the developmental time and gingival emergence of the incisors are very similar in *H. sapiens* and *Pan* (Dean & Vesey, 2008; Dean & Cole 2013). The human canine is small and is integrated within the anterior dentition, whereas in *Pan* the so-called C/P3 honing complex (Haile-Selassie *et al.*, 2004) has a different function. In contrast, the total formation time of the three molars is greater in *H. sapiens* than in *Pan*, mainly due to slower rates of root extension in our species (Dean & Vesey, 2008). The average of the M1 gingival eruption in *H. sapiens* occurs at about 6.3 years, whereas this event occurs at about 3.2 years in *Pan* (Dean & Cole, 2013; Smith *et al.*, 2013). Nevertheless, it is important to consider the range of variability of this important process, since in modern humans there are records for M1 eruption between 4.8 to 7.0 years (Liversidge, 2003) and between 5.2 to 7.4 years (Dean & Cole 2013). In *Pan* (captive chimpanzees), the variability of this event ranges between 2.7 to 4.1 years (Smith *et al.*, 2007). In *H. sapiens* third molar (M3) root completion occurs about six years later than in *Pan*. However, and due to the fact that M3 eruption in our species is delayed nearly until the time of root apex closure, the M3 eruption in *Pan* occurs nine years earlier than in *H. sapiens* (Dean & Cole, 2013). Furthermore, the timing of the gingival emergence and the onset of the crown formation of the M2 and the M3 are remarkably delayed in *H. sapiens* with regard to *Pan*. Thus, the onset of the M2 in chimpanzees occurs at about 1.7-1.8 years, whereas this event occurs at about 3.0 years in modern humans. The onset of the M3 in chimpanzees occurs at about 3.7 years, whereas

this event is delayed until 8.0 years in modern humans (Reid *et al.*, 1998; Reid & Dean, 2006; Smith *et al.*, 2007; Dean, 2010). The extra-time that modern humans use in the development of the third molars coincides with our adolescence period (e.g. Bogin, 2010).

Life history theory

Life history theory tries to explain how natural selection and other evolutionary forces shape organisms to optimize their survival and reproduction in the face of the ecological challenges posed by the environment (e.g. Roff, 1992; Stearns, 1992, 2000). This theory also tries to find statistical correlations between different variables with a meaning of cause and effect, as well as to identify the judge that governs the pace of the life history pattern of mammals or specific groups of mammals. Thus, it has been shown that adult brain size is correlated with many life history variables (Harvey & Clutton-Brock, 1985; Sacher, 1975).

Natural selection acting on species with a common "bauplan" (e.g. primates) can produce a similar evolutionary response. This could be the reason for the high and significant correlations between variables of the life history pattern found in particular groups (Harvey & Clutton-Brock, 1985). It is evident that a slowdown of different physiological processes can produce a synchrony in the delay of the gestation length, age at weaning, age at sexual maturity, age at first breeding, age at complete dentition, age at complete somatic development or the lifespan.

Robson & Wood (2008) extensively reviewed the evidence we have about the evolution of hominin life history. These authors distinguish between life history variables (LHVs) and life history related variables (LHRVs). The former, includes variables such as gestation length, age at weaning, age at first reproduction, interbirth interval, mean life span and maximum life span; the latter includes variables such as body mass and brain mass in both adults and newborns, dental crown and root formation times and dental

eruption times. According to Robson & Wood (2008), the LHVs reflect population vital rates and the timing of life history events. In contrast, LHRVs are variables that have been shown to be empirically constrained or correlated with LHVs.

An evolutionary life history model was presented by Charnov for mammals (1993). His model explains life history allometry by assuming that the age at maturity is primarily related to adult mortality rates. When these rates are high animals are expected to mature rapidly, thus maximising their lifetime reproductive success. This model also predicts that animals that mature late will have a larger body size, indeed optimizing their fecundity. Several predictions were also made by Charnov concerning the type of relationships that would be present among several life history variables, such as body weight and mortality and reproductive rates. However, there is not a consensus regarding Charnov's model which, according to some authors (Ross & Jones, 2004) it may only be appropriate in certain limited situations. Moreover, it is well known that primates (and great apes in particular) have slow life histories, with comparatively longer life stages, later ages at maturity, lower birth rates with smaller litter sizes, and longer adult life spans (Charnov, 1991, 1993; Charnov & Berrigan, 1993). These authors pointed out that primates are unusual among mammals, since they have an allometric exponent greater than 0.25 for alpha versus body weight, where alpha might be either female juvenile period length or age at first reproduction. Primates would be different from other mammals since they have very low production rates, which comes along with longer times to grow both females and infants, late maturation and slow breeding rates (Charnov, 1993).

Body size is correlated with most aspects of life history, where mammals (including primates) with greater body sizes tend to have longer gestation time and larger babies, a late age of weaning and first birth, and a longer lifespan (Harvey & Clutton-Brock, 1985; Purvis *et al.*, 2003). However, these correlations with body size may not be always entirely simple. Thus, Robson & Wood (2008) pointed out that gorilla

females, with a mean body mass of around 95 kilogrammes, reach maturity considerably faster than modern humans. When we apply these concepts to the fossil record other sources of uncertainty arise. Thus, sex estimation or body weight is very problematic when we have only a handful of fossils (Hillson, 2014).

Brain development and life history pattern

The relationship between a relatively large-brain with a slow life history, and the significant correlation between many life history variables with the size of the brain has led many scholars to assume a close physiological relationship between brain size and the pace of life history (e.g. Kaplan *et al.*, 2000). In this regard, the relationship between brain size and body size (encephalization) has been linked to the slow pace of development in our species. This concept generated the so-called “brain allometry extension” theory, which postulates a progressive extension of a conserved primate brain allometry into postnatal life of the human lineage. Vinicius (2005) does not agree with this theory, which was born from the evidence that in macaques (*Macaca mulatta*) the brain size of the neonates represents 70% of the adult brain size, and it is between 40% to 50% in chimpanzees, whereas in modern humans the value is about 23% (Schultz, 1941). As stated above, some authors have observed an overlap of these percentages in *Pan* and *H. sapiens* (see Vinicius, 2005 and references therein). Vinicius (2005) corroborates a moderate duration of brain growth in modern humans relative to our closest extant relatives. Furthermore, this author considers that encephalization of *H. sapiens* is related to a significant retardation in early postnatal body growth in comparison with other mammals, which affects the relationship between brain and body size. In fact, and according to Deacon (2000), human encephalization is a complex combination of changes in both brain and body growth. This combination seems to be exclusive of the hominin lineage. Although the

number of neurons and glial cells in the human brain is proportional to its size and, therefore, our brain is a scaled-up primate brain in terms of the cell numbers (Azevedo *et al.*, 2009), its growth rate during the gestational period and after birth is remarkably greater than in other primates. Whereas neurogenesis can continue throughout our lives (e.g. Fallon *et al.*, 2000), brain growth after birth is largely due to the growth of dendrites. This process increases dramatically our brain size until the age of five, when we reach about a 90% of the total brain volume. This percentage is reached in chimpanzees at the age of four. Furthermore, the postnatal period would be responsible for about 65% to 70% of the total brain growth in both humans and chimpanzees (Vinicius, 2005). In consequence, most of the large human brain size is attained via rate changes during the gestation and after birth, particularly during the first 18 months of life. After this period, the *Homo* and *Pan* brain growth rates are not substantially different (Leigh, 2004).

The human brain is considerable larger than expected for a primate with our body mass. Since the brain tissue is metabolically very expensive (e.g. Foley & Lee, 1991; Leonard & Robertson, 1992; Fonseca-Azevedo & Herculano-Houzel, 2012), the increase in brain size would imply an increase of approximately 8% over the basic metabolic rate. However, the biological explanation of this increase is difficult to understand in terms of energy efficiency. The expensive tissue hypothesis seeks to provide a coherent explanation for this phenomenon. This hypothesis maintains that human guts were reduced in size in order to compensate for the energetic costs of the relatively large brain (Aiello & Wheeler, 1995; Aiello, 2007). The recent results of Kuzawa *et al.* (2014) support the hypothesis that unusually high costs of the brain development in our species is significantly related to a decrease in the rate of childhood body growth. There are also some implications related to life history when considering the expensive tissue hypothesis. Daily energy expenditure, which includes lactation period, is estimated to have been almost 66% higher (in average) in a *H. ergaster* female

than in the australopithecine or paranthropine females (Aiello & Key, 2002). This high-energy cost per offspring could have been compensated by decreasing the interbirth interval, which implies a reduction of the high-cost lactation period. Furthermore and due that weaned offspring in social species may come in competition with adults for food resources, a slowed growth would reduce the daily energy requirements of the immature individuals (Janson & van Schaik, 1993). Natural selection may have also favoured slowed growth in human children in order to protect maternal fitness, because they are partially dependent on the mother for food during the childhood and juvenile period (Wells, 2003).

Thus, we agree with Robson & Wood (2008) that the range of variation of the different life history variables, such as those related with dental development, would not be independent of the life history. We acknowledge the strong and significant correlation that exists among several life history variables, which suggest interdependence of population vital rates (Hawkes, 2006). But we also agree with Robson & Wood (2008) that the LHV of a particular species may change or be altered in order to address a specific biological problem. Or, in other words, natural selection can shape ontogeny to face problems arisen in specific circumstances. It is reasonable to admit that the high brain growth rates during gestation and during the first months of postnatal life are closely linked to the energy requirements of the mother. This situation can be causally related to female body weight, gestational length, weaning age or other life history variables (Harvey & Clutton-Brock, 1985), as well as to the retardation in early postnatal body growth (Vinicius, 2005). However, this does not imply the need to accept the hypothesis of the general trend in mammals (or in primates, in particular), which has been popularly referred to as “live fast, die young” and “live slow and die old” (e.g. Promislow & Harvey, 1990; Smith & Tompkins, 1995; Bonduriansky *et al.*, 2008; Lahann & Dausmann, 2011). As seen above, our trajectory of brain growth is different from that of chimpanzees in both the rate and the time. It is

obvious that regarding the increase in brain size, the strategy of present *H. sapiens* populations is different at least with respect to other primate groups and previous hominins.

Newborn and adult brain sizes in different primate species have been useful in order to compare brain growth patterns with some life history variables. In addition to brain size data, more recent research has revealed interesting and significant differences between *H. sapiens* and other primate species regarding the timing of the developmental events we have explained above, such as birth of progenitor cells, differentiation, migration of the cells, growth of axons and dendrites, dendritic branching and synapses, synaptic pruning, and myelination (e.g. Somel *et al.*, 2009; Miller *et al.*, 2012; Rilling, 2014). These differences offer an additional perspective that should be considered in the life history theory and to explain our modern human “uniqueness”.

Concerning brain maturation, recent research points out that the time (not the timing) of events of the modern human brain follows a unique and very different pattern regarding other primates. Sexual maturity in primates is a life history variable which may have a relation with brain development. Thus, while synaptic pruning ends at about sexual maturity in chimpanzees, developmental remodeling of modern human brains, including a great elimination of synaptic spines, continues throughout the third decade (Petanjek *et al.*, 2011). Furthermore, it has been clearly demonstrated that chimpanzees and humans have dramatically diverged in the shape of the developmental trajectory of the myelinated fibers length density (Fig. 2) (Miller *et al.*, 2012). In our species the extension of this process goes far beyond sexual maturity and adolescence, and extends well into the period of somatic maturity, at least until the end of the third decade (Petanjek *et al.*, 2011). The molecular mechanisms responsible for this extreme delay in humans are not well understood yet (Miller *et al.*, 2012). Unfortunately, it is not possible to reconstruct the developmental trajectories of the myelinated fiber length density in extinct *Homo* species. Since myelination is crucial for

connectivity to facilitate rapid and synchronized information transfer, we can establish a relationship of the process with higher-order cognitive functions (Yakovlev & Lecours, 1967). Similarly, Somel *et al.* (2009) have reported a remarkable delay in the expression of genes related to the prefrontal cortex in modern humans compared to chimpanzees and rhesus macaques. This delay in the brain maturation exceeds the delay in other life history variables, thus implying that natural selection has produced a different shift of brain maturation in *H. sapiens* with respect to other primate species.

Dental development and brain development

Gingival emergence is defined as the gingival penetration of any tooth and thereby its visibility in the oral cavity (Oziegbe *et al.*, 2014). Following this definition, we can never observe this event in fossils, because soft tissues are not preserved. Thus, different concepts of eruption in the global process of tooth emergence have been used when studying hominin fossils (Dean, 2007; Smith & Buschang, 2009; Bermúdez de Castro *et al.*, 2010; Supplementary Information in Smith *et al.*, 2010; Kelley & Schwartz, 2012). With this idea in mind and the appropriate caution, we can analyze the possible relationship between the emergence of the M1 and brain size, which is one of the most recurrent inferences in the study of dental development in hominins.

Smith (1989) published a database on the M1 age of eruption and brain weight in 21 primate species. She found a high and significant relationship between both variables ($r=0.98$), as well as between the age of M1 eruption and ten life history variables (see also Smith, 1992). Smith (1989) also found a high relationship between the same life history variables and the age of complete dentition (molars). However, it is important to note that this high correlation may be due to the study within a high order taxonomic category. It would be interesting to obtain comparative results in the study of the same

aspect either within a more restricted taxonomic category (e.g. hominins) or within a determined species or population (e.g. *H. sapiens*). Thus, It is interesting to note that in the first report suggesting that early hominins had growth periods similar to the modern great apes (Bromage & Dean, 1985) *Australopithecus*, and early *Homo* specimens (KNM-ER 820 and SK-74b) cannot be distinguished in this important aspect of their biology. However, we know that the brain of early *Homo* was significantly greater than in *Australopithecus* (e.g. Aiello & Dean, 1990), that is, dental development alone seems to not be enough to estimate brain size and the life history pattern of the hominins.

Also interesting is to note that gingival emergence of the lower M1 in captive chimpanzees occurs, in average, at about 3.17 years with a range from 2.14 to 3.99 years, $n=53$, (Dean & Cole 2013; Smith *et al.*, 2013). Since the values in both wild and captive chimpanzee populations overlap extensively (Smith & Boesch, 2011), we did not distinguish between the two (Smith *et al.* 2013). Independently of the group selected, gingival emergence of the lower M1 in *Pan* occurs before the attainment of 90% of the total brain size, and far from the age that is estimated when full brain volume is achieved (5 years according to Leigh, 2004) (Fig. 1). In modern humans, the $\pm 2SD$ for the gingival emergence of the M1 is 5.2 to 7.4 years, with an average of 6.3 years (Dean & Cole, 2013). That is, the emergence of this tooth in modern humans occurs after the attainment of the 90% of the total brain size, and close to the attainment of the full brain volume, which is estimated in 6 years (Leigh, 2004).

It is interesting to note that gingival emergence of the M1 in modern humans occurs with a length of the root of about 8.0 mm, whereas in *Pan* the length of the root at the time of gingival emergence is about 4.0 mm (Dean & Vesey, 2008). However, the average of the timing of peak velocity in the root formation of M1 is 4.9 years in modern humans, whereas in chimpanzees this event occurs at about 3 years (see Fig. 7 in Dean & Cole, 2013). According to these authors, the advanced timing of peak root velocity in the root

of the M1 in chimpanzees could explain the advance of the gingival emergence of this tooth in these primates (and for extension to earlier hominins) in relation to *H. sapiens*.

Although the age at M1 eruption and the age at which complete dentition is attained in *H. sapiens* and clearly integrated with the somatic development, it is evident that these events have been compared only with the brain size. However, we are unable to know the maturation stage of a particular extinct species at the age of the M1 eruption or throughout the duration of the complete tooth development. Nevertheless, it is interesting to note that the onset and offset of the M2 and, particularly, of the M3 development is delayed in *H. sapiens*, as well as in some Early Pleistocene hominins (Bermúdez de Castro *et al.*, 1999, 2010). Modern humans complete their dentition beyond 18 years, whereas in chimpanzees this process ends at 12 years.

Dental development and life history pattern

The diagram of life history stages proposed by Schultz (1960) distinguishes five periods, where the dividing line between the infantile and juvenile periods is marked by the eruption of the first molar in the permanent dentition, and the line between juvenile and adulthood periods is defined by the emergence of the third permanent molar. As it has been previously stated, first molar eruption ages are highly correlated in primates with birth weight, age at weaning and female age at first birth, neonate brain weight and adult brain weight, whereas third molar emergence is correlated with the former ones, as well as with the body weight and the age of sexual maturity (e.g. Smith, 1991). Finding hominin fossils at exactly the moment when the M1s were emerging are rare. Some key specimens belonging to *Afropithecus*, *Sivapithecus*, *Dryopithecus*, *Australopithecus* and *Paranthropus* might have shown younger first molar emergence ages compared to modern humans, but within chimpanzee variation (Kelley, 2004; Hillson, 2014).

One of the most studied and complete early *Homo* specimens, in which it is possible to estimate the age-at-death by using dental histological variables is KNM-WT-15000 (Nariokotome boy). This African specimen dating back 1.53 ± 0.05 million years (Brown & McDougall, 1993), died when he was between 7.6 and 8.8 years old (Dean & Smith, 2009). At this age, the Nariokotome boy had already emerged his second permanent molars, about 4 years earlier than the average in modern humans.

The length of the cheek tooth row increases when the first molars emerge in the oral cavity, suggesting that this enlargement of available dental area increases the ability to process solid food (e.g. Humphrey, 2010). Godfrey *et al.* (2003) defined dental precocity for any given age as the number of permanent and deciduous teeth, expressed as a ratio of the total number of post-canine teeth that could eventually erupt. These authors found that the most important predictor of dental precocity is the cranial capacity, which would suggest that primate species with small brains in relation to body size were likely to be dentally precocious. Furthermore, these authors also found that species with a longer gestation period tended to be more dentally precocious, while age at weaning was less important as a predictor of dental precocity.

Interestingly, the number of days between successive striae of Retzius (the so-called periodicity) has been included as a potential dental developmental variable to figure out some life history aspects in a diverse group of primates (Bromage *et al.*, 2009, 2012). Actually, these authors referred to the interval of Retzius periodicities as repeat intervals, finding statistically significant correlations in primates between RI and some life history traits on the one hand, and between RI (Retzius interval) and basal and specific metabolic rates on the other. The results of these authors suggest that RI correlates with body mass, birth weight, gestation length, lactation length, interbirth interval, age at sexual maturity, age at first breeding, lifespan, neonatal brain weight and adult endocranial volume. All of these correlations, excepting estrous cyclicity, share a dependence upon body

mass, suggesting that some aspect of metabolism may be responsible for periodic energy allocation at RI timescales. Moreover, this periodic rhythm of RI with body mass and other life history traits might be also aligned with hypothalamic-mediated neurosecretory anterior and posterior pituitary outputs, suggesting that these physiological and biochemical routes should be also taken into account when trying to elucidate life history variables from dental histological traits.

Depending on the hominid species we consider, the type of erupted teeth at the age of weaning and at the age when females give first birth is diverse, and thus, it is difficult to discern a pattern for these two variables (Hillson, 2014). Regarding age at weaning, modern humans display all the deciduous dentition in the oral cavity during this process, with no presence of permanent dentition. On the other hand, chimpanzees and gorillas present not only the whole deciduous dentition, but also the first permanent molars already erupted, whereas orangutans have much of their permanent dentition erupted or in process of eruption, with the exception of the canines and the third molars. As far as the first offspring birth in females is concerned, the eruption age for permanent third molars coincides reasonably well in modern humans, whereas in gorillas it takes place a little afterwards. In contrast, in both chimpanzees and orangutans the full permanent dentition occurs about two years, and even more, after the age when females give birth for the first time. Therefore, it is difficult to argue that dental eruption is a good proxy to establish age at weaning and age at first birth, at least in hominids (Robson & Wood, 2008).

Conclusions

From the information provided in the preceding paragraphs it seems reasonable to be cautious when using dental developmental variables to infer aspects of the life history pattern, especially when we deal with low-rank taxa (e.g. species). Much more information is needed in order to figure out the real variation of the whole set of

variables involved in life history, including those ones from dental development. Longitudinal studies in a relative large sample of modern humans, chimpanzees and other primate species are needed to define the overall number of variables, which are related to the life-history pattern. Furthermore, it seems necessary to point out that multivariate analysis might elucidate the relationship among the life history variables and the life history related variables.

Regarding the discussion about the main pace-maker (e.g. the brain) of the course of development, it seems more reasonable to assume that the final phenotype of an organism (including morphological, physiological, or behavioural aspects) is the result of the development of a hierarchical genetic program. During the achievement of this program there is a wide range of epigenetic interactions between the different processes affecting all the aspects of growth and development. In spite of these interactions, it is possible to note a high correlation in some variables related to brain, dentition, life history, etc., especially when we deal with high-rank taxonomical categories. Natural selection may act producing changes in the genetic program, in order to face environmental challenges, thus altering the rate, time, timing, or the onset and offset of the different processes (heterochronies). Furthermore, environmental factors are responsible for the normal variation we observe in a particular species concerning all the variables we are able to examine. Thus, it is not realistic to expect a correlation of 1.0 or close to 1.0 between different variables, when we deal with the same species.

In this matter, our brain has dramatically changed its ontogenetic trajectory with respect to other primates to reach its large size. As concluded by Robson & Wood (2008), brain size represents a life history related variable, but not a life history trait itself. It is evident that brain metabolism and energetics could play an important role in the general physiology of organisms. Nevertheless, and given that chimpanzees and modern humans (and probably other hominins) reach similar brains size percentages in a short age

interval, it is difficult to infer a prolonged childhood in hominins using the size of the brain. Similarly, the great variability of the M1 gingival emergence, which is highly correlated with brain weight and has been used as a confident marker of a prolonged childhood, implies to be cautious when drawing conclusions on the prolongation of life stages in earlier hominins. In contrast, new research on brain maturation in present human populations and other primates are opening new perspectives for understanding the brain's role in the strategy of the life history pattern in hominins. A delayed brain maturation could be related to a retarded complete dentition in modern humans and possibly with the appearance of a prolonged adolescence. This delay in the dentition seems to be present in Early Pleistocene hominins, who could also have developed a post-juvenile period previous to the adult stage. However, it is not possible to make inferences about the brain maturation in these hominins.

Acknowledgements

This article has been sponsored by the Dirección General de Investigación of the Spanish Ministry of "Economía y Competitividad", Grant numbers CGL2012-38434-C03-02, the "Consejería de Cultura y Turismo", "Consejería de Educación", and Consejería de Familia e Igualdad de Oportunidades of the "Junta de Castilla y León", and the "Fundación Atapuerca". We are grateful to Emiliano Bruner (Associate Editor) and two anonymous reviewers for their careful revision of the manuscript and their valuable suggestions, which have helped to improve substantially this review.

References

- Aiello L.C. & Dean C. 1990. *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. Academic Press, New York
- Aiello L.C. & Wheeler P. 1995. The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Curr. Anthropol.*, 36: 199-221.
- Aiello L.C. & Wells J.C. 2002. Energetics and the evolution of the genus *Homo*. *Ann. Rev. Anthropol.*, 31: 323-338.
- Aiello L.C. & Key C. 2002. Energetic consequences of being a *Homo erectus* female. *Am. J. Hum. Biol.*, 14:551-565.
- Aiello L.C. 2007. Notes on the Implications of the Expensive Tissue Hypothesis for Human. In W. Roebroeks (ed): *Guts and Brains: An Integrative Approach to the Hominin Record*, pp. 17-28. Leiden University Press.
- Andersen S. 2003. Trajectories of brain development: point of vulnerability or window of opportunity? *Neurosci. Biobehav. R.*, 27: 3-18.
- Azevedo F.A.C., Carvalho L.R.B., Grinberg L.T., Farfel J.M., Ferreti R.E.L., Leite R.E.P., Filho W.J., Lent R. & Herculano-Houzel S. 2009. Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain. *J. Comp. Neurol.*, 513: 532-541.
- Bailey S.E. 2008. Inter- and intra-specific variation in *Pan* tooth crown morphology: implications for Neandertal taxonomy. In J.D. Irish & G.C. Nelson (eds): *Technique and Application in Dental Anthropology. Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology*, pp. 293-318. Cambridge University Press.
- Bermúdez de Castro J.M., Rosas A., Carbonell E., Nicolás M.E., Rodríguez J. & Arsuaga J.L. 1999. A Modern Human Pattern of Dental Development in Lower Pleistocene Hominids from Atapuerca-TD6 (Spain). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 96: 4210-4213.
- Bermúdez de Castro J.M., Martínón-Torres M., Gómez-Robles A., Prado L., Rosell J., López-Polín L., Arsuaga J.L. & Carbonell E. 2010. New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 107: 11739-11744.
- Biggerstaff R.H. 1975. Cusp size, sexual dimorphism, and heritability of cusp size in twins. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 42: 127-139.

- Blinkov S.M. & Glezer I.I. 1968. *The Human Brain in Figures and Tables: A Quantitative Handbook*. Plenum Press and Basic Books, New York.
- Bogin B. 1997. Evolutionary perspective on human growth. *Ann. Rev. Anthropol.*, 28: 109-153.
- Bogin B. 2010. Evolution of human growth. In M.P. Muehlenbein (ed): *Human Evolutionary Biology*, pp. 379-395. Cambridge University Press, New York.
- Bogin B. & Smith B.H. 1996. Evolution of the human life cycle. *Am. J. Hum. Biol.*, 8: 703-716.
- Bonduriansky R., Maklakov A., Zajitschek F. & Brooks R. 2008. Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Funct. Ecol.*, 22: 443-453.
- Brenna J.T. & Carlson S.E. 2014. Docosahexaenoic acid and human brain development: Evidence that a dietary supply is needed for optimal development. *J. Hum. Evol.*, 77: 99-16.
- Bromage T.G. 1987. The biological and chronological maturation of early hominids. *J. Hum. Evol.*, 16: 257-272.
- Bromage T.G. & Dean M.C. 1985. Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids. *Nature*, 317: 585-527.
- Bromage T.G., Hogg R.T., Lacruz R.S. & Hou C. 2012. Primate enamel evinces long period biological timing and regulation of life history. *J. Theor. Biol.*, 305: 131-144.
- Bromage T.G., Lacruz R.S., Hogg R., Goldman H.M., McFarlin S.C., Warshaw J., Dirks W., Perez-Ochoa A., Smolyar I., Enlow D.H. & Boyde A. 2009. Lamellar Bone is an Incremental Tissue Reconciling Enamel Rhythms, Body Size, and Organismal Life History. *Calcified Tissue Int.*, 84: 388-404.
- Brown F.H. & McDougall I. 1993. *Geological setting and age*. In Walker A. & Leakey R. (eds): *The Nariokotome Homo erectus skeleton*, pp. 9-20. Springer-Verlag, Berlin.
- Bruner E., Manzi G. & Arsuaga J.L. 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: Evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 100: 15335-15340.
- Bruner E. 2004. Geometrics morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. *J. Hum. Evol.*, 47: 279-303
- Charnov E.L. 1991. Evolution of Life History Variation Among Female Mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 88: 1134-1137.
- Charnov E.L. 1993. *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford University Press.
- Charnov E.L. & Berrigan D. 1993. Why do female primates have such long lifes spans and so few babies? Or life in the slow lane. *Evol. Anthropol.*, 1: 191-194.
- Cherniak C. 1990. The Bounded Brain: Toward Quantitative Neuroanatomy. *J. Cognitive Neurosci.*, 2: 58-68.
- Conroy G.C. & Vannier M.W. 1987. Dental development of the Taung skull from computerized tomography. *Nature*, 329: 625-627.
- Cubelos B., Sebastián-Serrano A., Beccari L., Calcagnotto M.E., Cisneros E., Kim S., Dopazo A., Álvarez-Dolado M., Redondo J.M., Bovolenta P., Walsh C.A. & Nieto M. 2010. Cux1 and Cux2 regulate dendritic branching, spine morphology, and synapses of the upper layer neurons of the cortex. *Neuron*, 66: 523-535.
- Dahlberg A.A. & Menegaz-Bock R.M. 1958. Emergence of the Permanent Teeth in Pima Indian Children. *J. Dent Res.*, 37: 1123-1140.
- Deacon T.W. 2000. Heterochrony in brain evolution: cellular vs. morphological analyses. In S.T. Parker, J. Langer & M.L. McKinney (eds): *Biology, Brains, and Behavior: The Evolution of Human Development*, pp. 41-88. School of American Research Press, Santa Fe.
- Dean M.C. 1985. The eruption pattern of the permanent incisors and first permanent molar in *Australopithecus (Paranthropus) robustus*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 67: 251-257.
- Dean M.C. 2007. A radiographic and histological study of modern human lower first permanent molar root growth during the supraosseous eruptive phase. *J. Hum. Evol.*, 53: 635-646.
- Dean M.C. 2010. Retrieving chronological age from dental remains of early fossil hominins to reconstruct growth in the past. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Sci.*, 365: 3397-3410.
- Dean M.C., Beynon A.D., Thackeray J.F. & Macho G.A. 1993. Histological reconstruction of dental development and age at death of

- a juvenile *Paranthropus robustus* specimen, SK 63, from Swartkrans, South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 91: 401-419.
- Dean M.C. & Cole T.J. 2013. Human life history evolution explains dissociation between the timing of tooth eruption and peaks rates of root growth. *PLoS One*, 8: e54534.
- Dean M.C., Leakey M.G., Reid D., Schrenk F., Schwartz G.T., Stringer C. & Walker A. 2001. Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins. *Nature*, 414: 628-631.
- Dean M.C. & Vesey P. 2008. Preliminary observations on increasing root length during the eruptive phase of tooth development in modern humans and great apes. *J. Hum. Evol.*, 54: 258-271.
- Dean M.C. & Smith B.H. 2009. Growth and Development of the Nariokotome Youth, KNM-WT 15000. In F.E. Grine, J.G. Fleagle & R.E. Leakey (eds): *The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus Homo*, pp. 101-120. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Deaner R.O., Barton R.A. & van Schaik C.P. 2003. Primate brains and life histories: Renewing the connection. In P.M. Kappeler & M.E. Pereira (eds): *Primate Life Histories and Socioecology*, pp. 233-265. Chicago University Press, Chicago.
- DeSilva J.M. & Lesnik J.J. 2008. Brain size at birth throughout human evolution: A new method for estimating brain size in hominins. *J. Hum. Evol.*, 5: 1064-1074.
- Dirks W. & Bowman J.E. 2007. Life history theory and dental development in four species of catarrhine primates. *J. Hum. Evol.*, 53: 309-320.
- Dunbar R.I.M. & Shultz S. 2007. Evolution in the Social Brain. *Science*, 317: 1344-1347.
- Falk D. 1980. Hominid brain evolution: The approach from paleoneurology. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 23: 93-107.
- Falk D. 1990. Brain evolution in Homo: The “radiator” theory. *Behav. Brain Sci.*, 13: 333-344.
- Fallon J., Reid S., Kinyamu R., Opole I., Opole R., Baratta J., Korc M., Endo T.L., Duong A., Nguyen G., Karkehabadhi M., Twardzik D. & Loughlin S. 2000. *In vivo* induction of massive proliferation, directed migration, and differentiation of neural cells in the adult mammalian brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 97: 14686-14691.
- Foley R.A., Lee P.C. 1991. Ecology and energetics of encephalization in hominid evolution. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Sci.*, 334: 223-231.
- Fonseca-Azevedo K. & Herculano-Houzel S. 2012. Metabolic constraint imposes trade-off between body size and number of brain neurons in human evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 109: 18571-18576.
- Garn S.M., Lewis A.B. & Polacheck D.L. 1960. Sibling Similarities in Dental Development. *J. Dent. Res.*, 39: 170-175.
- Garn S.M. & Bailey S.M. 1978. Genetics of Maturational Processes. In J.M. Falkner & J.M. Tanner (eds): *Human growth, Vol. 1: Principles and Prenatal Growth*, pp. 307-330. Plenum Press, New York.
- Godfrey L.R., Samonds K.E., Jungers W.L. & Sutherland M.R. 2001. Teeth, brains, and primate life histories. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 114: 192-114.
- Gogtay N., Giedd J.N., Lusk L., Hayashi K.M., Greenstein D., Vaituzis A.C., Nugent T.F., Herman D.H., Clasen L.S., Toga A.W., Rapoport J.L. & Thompson P.M. 2004. Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 101: 8174-8179.
- Guatelli-Steinberg D. 2009. Recent studies of dental development in Neandertals: implications for Neandertal life histories. *Evol. Anthropol.*, 18: 2-20.
- Guatelli-Steinberg D. & Reid D.J. 2008. What molars contribute to an emerging understanding of lateral enamel formation in Neandertals vs. modern humans. *J. Hum. Evol.*, 54: 236-250.
- Guatelli-Steinberg D. & Reid D.J. 2010. Brief communication: The distribution of perikymata on Qafzeh anterior teeth. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 141: 152-157.
- Gunz P., Neubauer S., Maureille B. & Hublin J.-J. 2010. Brain development after birth differs between Neandertals and modern humans. *Curr. Biol.*, 20: R921-R922.

- Haile-Selassie Y., Suwa G. & White T.D. 2004. Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominid dental evolution. *Science*, 303: 1503-1505.
- Harvey P.H. & Clutton-Brock T.H. 1985. Life history variation in primates. *Evolution*, 39: 559-581.
- Harvey P.H., Read A.F. & Promislow D.E.L. 1989. Life history variation in placental mammals: Unifying the data with theory. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 6: 13-31.
- Hawkes K. 2006. Slow life histories and human evolution. In K. Hawkes & R.R. Paine (eds): *Evolution of Human Life History*, pp. 95-126. School of American Research Press, Santa Fe.
- Herculano-Houzel S. 2009. The Human Brain in Numbers: A Linearly Scaled-up Primate Brain. *Front. Hum. Neurosci.*, 3: 1-11.
- Hillson S. 2014. *Tooth Development in Human Evolution and Bioarchaeology*. Cambridge University Press, New York.
- Humphrey L.T. 2010. Weaning behaviour in human evolution. *Semin. Cell. Dev. Biol.*, 21: 453-461.
- Janson C.H. & van Schaik C.P. 1993. Ecological risk aversion in juvenile primates: slow and steady wins the race. In M.E. Pereira ME & L.A. Fairbanks (eds): *Juvenile Primates: Life History, Development, and Behaviour*, pp. 57-74. The University of Chicago Press, Chicago.
- Kaplan H., Hill K., Lancaster J. & Hurtado A.M. 2000. A theory of human life history evolution: Diet, intelligence, and longevity. *Evol. Anthropol.*, 9: 156-185.
- Kappeler P.M. & Pereira M.E. 2003. *Primate Life Histories and Socioecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Kelley J. 2004. Life history and cognitive evolution in the apes. In A.E. Russon & D.R. Begun (eds): *The evolution of thought: evolutionary origins of great ape intelligence*, pp. 280-297. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kelley J. & Schwartz G.T. 2012. Life-history inference in the early hominins *Australopithecus* and *Paranthropus*. *Int. J. Primatol.*, 33: 1332-1163.
- Knickmeyer R.C., Styner M., Short S.J., Lubach G.R., Kang C., Hamer R., Coe C.L. & Gilmore J.H. 2010. Maturational trajectories of cortical brain development through the pubertal transition: Unique species and sex differences in the monkey revealed through structural magnetic resonance imaging. *Cereb. Cortex.*, 20: 1053-1063.
- Konner M. 2010. *The Evolution of childhood: Relationships, Emotion, Mind*. Belknap, Cambridge, MA, Cambridge.
- Krogman W.M. 1967. The role of genetic factors in the human face, jaws and teeth: a review. *Eugen. Rev.*, 59: 165-192.
- Kuzawa C.W., Chugani H.T., Grossman L.I., Lipovich L., Muzik O., Hof P.R., Wildman D.E., Sherwood C.C., Leonard W.R. & Lange N. 2014. Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 111: 13010-13015.
- Lahann P. & Dausmann K.H. 2011. Live fast, die young: flexibility of life history traits in the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 65: 381-390.
- Lee P.C. 2012. Growth and investment in hominin life history evolution: patterns, processes, and outcomes. *Int J. Primatol.*, 33: 1309-1331.
- Leigh S.R. 2004. Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution. *Am. J. Primatol.*, 62: 139-164.
- Leigh S.R. & Blomquist G.E. 2007. Life history. In: C.J. Cambell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Pange & S.K. Bearder (eds.): *Primates in perspective*, pp. 396-407. Oxford University Press, New York.
- Leonard W.R., Robertson M.K. 1992. Nutritional requirements and human evolution: A bioenergetics model. *Am. J. Hum. Biol.*, 4: 179-195.
- Liversidge H.M. 2003. Variation in modern human dental development. In A.J. Nelson (ed): *Patterns of Growth and Development in the Genus Homo*, pp: 73-113. Cambridge University Press, Cambridge.
- Macho G.A. & Wood B.A. 1995. The role of time and timing in hominid dental evolution. *Evol. Anthropol.*, 4: 17-31.
- Marchand F. 1902. *Über das Hirngewicht des Menschen*. BG Teubner, Leipzig.
- Martin R.D. 1983. *Human brain evolution in an ecological context. Fifty-second James Arthur Lecture*

- on the Evolution of the Human Brain. American Museum of Natural History, New York.
- Martin R.D. 1996. Scaling of the Mammalian Brain: the Maternal Energy Hypothesis. *Physiology*, 11:149-156.
- Miller D.J., Duka T., Stimpson C.D., Schapiro S.J., Baze W.B., McArthur M.J., Fobbs A.J., Sousa A.M.M., Sestan N., Wildman D.E., Lipovich L., Kuzawa C.W., Hof P.R. & Sherwood C.C. 2012. Prolonged myelination in human neocortical evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 109: 16480-16485.
- Neubauer S. & Hublin J.-J. 2012. The Evolution of Human Brain Development. *Evol. Biol.*, 39: 568-586.
- Oziegbe E.O., Esan T.A. & Oyedele T.A. 2014. Brief communication: Emergence chronology of permanent teeth in Nigerian children. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 153: 506-511.
- Pakkenberg B., Pelvig D., Marner L., Bundgaard M.J., Gundersen H.J.G., Nyengaard J.R. & Regeur L. 2003. Aging and the human neocortex. *Exper. Gerontol.*, 38: 95-99.
- Parner E.T., Heidmann J.M., Væth M. & Poulsen S. 2001. A longitudinal study of time trends in the eruption of permanent teeth in Danish children. *Arch. Oral. Biol.*, 46: 425-431.
- Perzigian A.J. 1984. Human Odontometric Variation: An Evolutionary and Taxonomic Assessment. *Anthropologie*, 22: 193-198.
- Petanjek Z., Judas M., Simic G., Rasin M.R., Uylings H.B.M., Rakic P. & Kostovik I. 2011. Extraordinary noeteny of synaptic spines in the human prefrontal cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 108: 13281-13286.
- Ponce de Leon M. & Zollikofer C.P.E. 2001. Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature*, 412: 534-538.
- Promislow D.E.L. & Harvey P.H. 1990. Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. *J. Zool.*, 220: 417-437.
- Purvis A., Webster A.J., Agapow P.M., Jones K.E. & Isaac N.J. 2003. Primate life histories and phylogeny. In P.M. Kappeler & M.E. Pereira (eds): *Primate life histories and socioecology*, pp. 25-40. University of Chicago Press, Chicago.
- Ramirez Rozzi F.V. & Bermúdez de Castro J.M. 2004. Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature*, 428: 936-939.
- Reid D.J. & Dean M.C. 2006. Variation in modern human enamel formation times. *J. Hum. Evol.*, 50: 329-346.
- Reid D.J., Guatelli-Steinberg D. & Walton P. 2008. Variation in modern human premolar enamel formation times: Implications for Neandertals. *J. Hum. Evol.*, 54: 225-235.
- Reid D.J., Schwartz G.T., Dean M.C. & Chandrasekera M.S. 1998. A histological reconstruction of dental development in common chimpanzees. *J. Hum. Evol.*, 35: 427-448.
- Rilling J.K. & Insel T.R. 1999. The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging. *J. Hum. Evol.*, 37: 191-223.
- Rilling J.K. 2014. Comparative primate neuroimaging insights into human brain evolution. *Trends Cogn. Sci.*, 18: 46-55.
- Robson S.L. & Wood B. 2008. Hominin life history: reconstruction and evolution. *J. Anat.*, 212: 394-425.
- Roff D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis*. Chapman and Hall, New York.
- Ross C. & Jones K.E. 2004. Socioecology and the evolution of primate reproductive rates. In P.C. Lee (ed): *Comparative Primate Socioecology. Cambridge Studies in Biological Anthropology*, pp. 73-110. Chicago University Press, Chicago.
- Sacher G.A. 1959. Relationship of lifespan to brain weight and body weight in mammals. In E.W. Wolstenholme & O'Connor (eds): *The Lifespan of Animals, C.I.B.A. Foundation Colloquia on Aging*, pp. 115-133. Churchill, London.
- Sacher G.A. 1975. Maturation and longevity in relation to cranial capacity in hominid evolution. In R.H. Tuttle (ed): *Primate Functional Morphology and Evolution*, pp. 417-441. Mouton, The Hague, Netherlands.
- Sacher G.A. 1978. Longevity, aging, and death: An evolutionary perspective. *Gerontologist*, 18: 112-119.
- Sacher G.A. & Staffeldt E.F. 1974. Relation of gestation time to brain weight for placental mammals: Implications for the theory of vertebrate growth. *Am. Nat.*, 108: 593-616.

- Sakai T., Hirata S., Fuwa K., Sugama K., Kusunoki K., Makishima H., Eguchi T., Yamada S., Ogihara N. & Takeshita H. 2012. Fetal brain development in chimpanzees versus humans. *Curr. Biol.*, 22: R791-R792.
- Schultz A.H. 1941. The relative size of the cranial capacity in primates. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 28: 273-287.
- Schultz A.H. 1960. Age changes in primates and their modification in man. In J.M. Tanner (ed): *Human growth*, pp. 1-20. Pergamon Press, Oxford.
- Shultz S. & Dunbar R.I.M. 2007. The evolution of the social brain: anthropoid primates contrast with other vertebrates. *Proc. Biol. Sci.*, 274: 2429-2436.
- Smith B.H. 1986. Dental development in *Australopithecus* and early *Homo*. *Nature*, 323: 327-338.
- Smith B.H. 1989. Dental development as a measure of life history in primates. *Evolution*, 43: 683-688.
- Smith B.H. 1991. Dental development and the evolution of life history in Hominidae. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 86: 157-174.
- Smith B.H. 1992. Life history and the evolution of human maturation. *Evol. Anthropol.* 1: 134-142.
- Smith B.H. 1993. The physiological age of KNM-WT 15000. The Narikotome *Homo erectus* skeleton. In R. Leakey & A. Walker (eds): *The Nariokotome Homo erectus skeleton*, pp. 195-220. Harvard University Press, Cambridge.
- Smith B.H. 1994. Patterns of dental development in *Homo*, *Australopithecus*, *Pan*, and *Gorilla*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 94: 307-325.
- Smith B.H., Crummett T.L. & Brandt K.L. 1994. Ages of eruption of primate teeth: A compendium for aging individuals and comparing life histories. *Yearb. Phys. Anthropol.*, 37: 177-231.
- Smith B.H. & Boesch C.. 2011. Mortality and the magnitude of the "wild effect" in chimpanzee tooth emergence. *J. Hum. Evol.*, 60: 34-46.
- Smith B.H. & Tompkins R.L. 1995. Toward a life history of the Hominidae. *Ann. Rev. Anthropol.*, 24: 257-279.
- Smith R.J., Gannon P.J. & Smith B.H. 1995. Ontogeny of australopithecines and early *Homo*: Evidence from cranial capacity and dental eruption. *J. Hum. Evol.*, 29: 155-168.
- Smith S.L. & Buschang P.H. 2009. Growth in root length of the mandibular canine and premolars in a mixed-longitudinal orthodontic sample. *Am. J. Hum. Biol.*, 21: 623-634.
- Smith T.M. 2013. Teeth and human life-history evolution. *Ann. Rev. Anthropol.*, 42: 191-208.
- Smith T.M., Machanda Z., Bernard A.B., Donovan R.M., Papakyrikos A.M., Muller M.N. & Wrangham R. 2013. First molar eruption, weaning, and life history in living wild chimpanzees. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 110: 2787-2791.
- Smith T.M., Reid D.J., Dean M.C., Olejniczak A.J. & Martin L.B. 2007. Molar development in common chimpanzees. *J. Hum. Evol.*, 52: 201-216.
- Smith T.M., Tafforeau P., Reid D.J., Pouech J., Lazzari V., Zermeno J.P., Guatelli-Steinberg D., Olejniczak A.J., Hoffman A., Radović J., Makaremi M., Toussaint M., Stringer C. & Hublin J.-J. 2010. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 107: 20923-20928.
- Somel M., Franz H., Yan Z., Lorenc A., Guo S., Giger T., Kelso J., Nickel B., Dannemann M., Bahn S., Webster M.J., Weickert C.S., Lachmann M., Pääbo S. & Khaitovich P. 2009. Transcriptional neoteny in the human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 106: 5743-5748.
- Stearns S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stearns S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87: 476-486.
- Thomson J.L. & Nelson A.J. 2011. Middle childhood and modern human origins. *Hum. Nat.*, 22: 249-280.
- Towne B., Demerath E.W. & Czerwinski S.A. 2002. The genetic epidemiology of growth and development. In N. Cameron (ed): *Human growth and development*, pp. 103-138. Academic Press, San Diego.
- Townsend G.C. & Brown T. 1978. Heritability of permanent tooth size. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 49: 497-504.
- Turner II. C.G., Nichol C.R. & Scott G.R. 1991. Scoring procedures for key morphological traits

- of the permanent dentition: the Arizona State University Dental Anthropology System. In M.A. Kelley & C.S. Larsen (eds): *Advances in Dental Anthropology*, pp. 13-31. Wiley-Liss, New York.
- Villa P. & Roebroeks W. 2014. Neandertal demise: An archaeological analysis of the modern superiority complex. *PLoS ONE*, 9: e96424.
- Vinicius L. 2005. Human encephalization and developmental timing. *J. Hum. Evol.*, 49: 762-776.
- Wake H., Lee P.R. & Fields R.D. 2011 Control of protein synthesis and initial events in myelination by action potentials. *Science*, 333: 1647-1651.
- Wells J.C.K. 2003. The Thrifty Phenotype Hypothesis: Thrifty Offspring or Thrifty Mother? *J. Theor. Biol.*, 221: 143-161.
- Yakovlev P.I. & Lecours A. 1967. The myelogenetic cycles of regional maturation of the brain. In: A. Monkowski (ed): *Regional Development of the Brain in Early Life*, pp. 3-70. Blackwell Science, Oxford.

Associate Editor, Emiliano Bruner



This work is distributed under the terms of a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 Unported License <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>

10.1.2 Artículo 2

- **Modesto-Mata M**, Dean MC, Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Rodríguez-Hidalgo A, Marín J, Canals A, Vergès JM, Lozano M. 2017. *Perikymata numbers and enamel extension rates in the incisors of three archaeological modern human populations from two caves located in Spain: Maltravieso Cave (Cáceres) and Mirador Cave (Burgos)*. *Quaternary International* 433:114–123.

Resumen

A number of authors have studied the variability of total perikymata counts on permanent incisors in different modern human populations, finding that some populations show a significantly lower number of perikymata than others. However, little is known about the overall variability of these traits in archaeological populations of modern humans. Our aim was to broaden the available data on total perikymata counts on incisors, and to further discuss enamel extension rate variability in modern human incisors. Our sample consisted of 15 incisors from three different archaeological populations belonging to the Holocene: two populations from Mirador Cave (Sierra de Atapuerca, Burgos) assigned to two different chronological periods, and a population from Maltravieso Cave (Cáceres). We refer to these populations as the MTV–MIR sample. Perikymata were counted from several images obtained using an environmental scanning electron microscope (ESEM). Our results suggest the total number of perikymata of the MTV–MIR incisors fall most comfortably within the distribution of counts reported for modern Europeans and Inuit rather than those representing southern African samples of incisors. Furthermore, the percentage of the perikymata numbers in the last five deciles into which the crowns were divided (the cervical half) did not show statistically significant differences when compared to the other modern human populations. This suggests that enamel extension rates among modern human incisors share a common pattern, which might differ from that present in other species. More data from other modern and archaeological sub-Saharan African samples are needed to test whether low perikymata counts are exclusive to the southern African group or are indeed truly representative of sub-Saharan African populations as a whole today and in the past.

Quaternary International 433 (2017) 114–123



Contents lists available at ScienceDirect

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint

Perikymata numbers and enamel extension rates in the incisors of three archaeological modern human populations from two caves located in Spain: Maltravieso Cave (Cáceres) and Mirador Cave (Burgos)



Mario Modesto-Mata ^{a, b, *}, M. Christopher Dean ^c, José María Bermúdez de Castro ^a,
María Martín-Torres ^a, Antonio Rodríguez-Hidalgo ^{d, e, b}, Juan Marín ^{d, e, b},
Antoni Canals ^{d, e, b}, Josep Maria Vergès ^{e, d}, Marina Lozano ^{e, d}

^a Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain

^b Equipo Primeros Pobladores de Extremadura, Casa de la Cultura Rodríguez Moñino, Av. Cervantes s/n, 10003 Cáceres, Spain

^c Department of Cell and Developmental Biology, University College (UCL), London, UK

^d Àrea de Prehistòria (Department of Prehistory), Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya 35, 43002 Tarragona, Spain

^e IPHES, Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social (Catalan Institute of Human Paleoeology and Social Evolution), Carrer Marcel·li Domingo s/n, Campus Sescelades URV (EdificiV3), 43007 Tarragona, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Available online 30 July 2015

Keywords:

Perikymata number

Incisor

Lateral enamel formation time

Modern human variability

Enamel extension rate

Cervical half

ABSTRACT

A number of authors have studied the variability of total perikymata counts on permanent incisors in different modern human populations, finding that some populations show a significantly lower number of perikymata than others. However, little is known about the overall variability of these traits in archaeological populations of modern humans. Our aim was to broaden the available data on total perikymata counts on incisors, and to further discuss enamel extension rate variability in modern human incisors. Our sample consisted of 15 incisors from three different archaeological populations belonging to the Holocene: two populations from Mirador Cave (Sierra de Atapuerca, Burgos) assigned to two different chronological periods, and a population from Maltravieso Cave (Cáceres). We refer to these populations as the MTV–MIR sample. Perikymata were counted from several images obtained using an environmental scanning electron microscope (ESEM). Our results suggest the total number of perikymata of the MTV–MIR incisors fall most comfortably within the distribution of counts reported for modern Europeans and Inuit rather than those representing southern African samples of incisors. Furthermore, the percentage of the perikymata numbers in the last five deciles into which the crowns were divided (the cervical half) did not show statistically significant differences when compared to the other modern human populations. This suggests that enamel extension rates among modern human incisors share a common pattern, which might differ from that present in other species. More data from other modern and archaeological sub-Saharan African samples are needed to test whether low perikymata counts are exclusive to the southern African group or are indeed truly representative of sub-Saharan African populations as a whole today and in the past.

© 2015 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

One method of estimating crown formation times is by adding the lateral (imbricational) and the cuspal (appositional) enamel

formation times (Reid et al., 1998a, 1998b; Reid and Dean, 2006; Guatelli-Steinberg and Reid, 2008; Smith, 2008). Lateral enamel formation time has been a major focus of previous research because it is relatively easier to count long-period lines (perikymata) on a crown surface and establish lateral enamel formation times (especially when long-line periodicity is accurately known) than it is to estimate cuspal enamel formation times that are hidden within a tooth. Some authors have studied the variability of total

* Corresponding author. Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain.
E-mail address: paleomariomm@gmail.com (M. Modesto-Mata).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.07.024>

1040-6182/© 2015 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

perikymata numbers in different modern human populations, as well as enamel extension rates, by dividing the crown height into deciles and counting the perikymata within each decile (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004; Guatelli-Steinberg et al., 2005, 2007, 2012; Reid and Dean, 2006; Guatelli-Steinberg and Reid, 2008). Some authors have noticed that although certain modern human populations appear to have statistically different numbers of perikymata distributed between some deciles on the same incisor-type, they share a common pattern of enamel extension rate, which has been judged to be different from that present in Neandertals (Guatelli-Steinberg et al., 2007).

Other authors have suggested that the general growth period of a hominin species is reflected in the lateral enamel formation times of their anterior teeth. Because Neandertals had lateral enamel formation times 15% shorter than prehistoric *Homo sapiens*, Neandertals would by this argument have had shorter periods of general growth (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004). However, these results have been challenged on the basis that long-period stria and perikymata periodicity was unknown in this sample of Neandertal teeth and because anterior tooth formation time, on its own, is a questionable measure of general maturity. When a wide range of long period line periodicities are employed, lateral enamel formation times of Neandertal incisors would potentially fall within the known range of modern human variation (Guatelli-Steinberg et al., 2005, 2007). Some authors have defended the claim that Neandertal growth periods were shorter than in modern humans (Smith et al., 2010). In this case, however, they extended their study to include perikymata counts, long-period line periodicities, cuspal enamel thicknesses, cuspal and lateral enamel formation times and root formation times. Their conclusions were based on the overall period of dental development being shorter in Neandertals than in modern humans. Moreover, Neandertals showed thinner cuspal enamel, lower long-period line periodicities and faster extension rates, which it was argued each contributed to shorter crown formation times and by proxy shorter general growth periods.

In order to better understand how these dental histological variables evolved, it is clear we must continue to document modern human variation more fully in both present and archaeological samples of teeth. Our aim in this study was, therefore, to add new data to a growing body of data related to total perikymata numbers, on the buccal surfaces of incisors. A further aim was to estimate enamel extension rates, from three archaeological modern human populations which were uncovered in two different caves located in Spain: Maltravieso Cave (Cáceres, Extremadura) and Mirador Cave (Sierra de Atapuerca, Burgos). Our goal overall was to identify potential variables that might be shared by all modern humans but be different from other hominin species, especially Neandertals.

1.1. Maltravieso Cave

Maltravieso Cave is located in the southwestern part of the Iberian Peninsula (Fig. 1). The cave consists of several rooms and corridors developed as a karst system partially filled with allochthonous sediments (Jordá Pardo, 1988). The site is known mainly due to an important group of Paleolithic rock art (Ripoll López, 1999) although the research developed in recent decades indicate a prolonged anthropic use of the cavity that can be traced back to the late Middle Pleistocene (Canals et al., 2010; Rodríguez Hidalgo et al., 2010a, 2010b, 2013; Bañuls Cardona et al., 2012).

The cave was accidentally discovered in 1951 in a limestone quarry. The affected area was called Sala del Descubrimiento (Discovery Room). In it were found a thousand ceramic and human remains that were part of a collective grave (Callejo Serrano, 1958). The few pottery fragments available indicate that the room was used as a burial cave at least in the half of the second millennium BC

(Cerrillo Cuenca and González Cordero, 2007). In 2002, various mechanical and manual test pits were performed in the area originally occupied by the Sala del Descubrimiento, uncovering new 172 remains belonging to *Homo sapiens* and several new pottery fragments (Muñoz and Canals, 2008). All of this new remains were assigned to be part of the assemblage discovered in the 1950s.

1.2. Mirador Cave

The cave of El Mirador is located on the southern side of the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain), at an altitude of 1033 m above sea level. The Edelweiss Speleological Group carried out the first archaeological work in the 1970s. In 1999, the archaeological fieldwork was restarted by the interdisciplinary Atapuerca's Research Team, and it is still ongoing (Vergès et al., 2002, 2008). Thereafter, three human samples were discovered in different areas of the site. The first human assemblage came from a 6 m² survey in the central area of the site. There were six individuals of different sexes and ages at death dated to the Early Bronze Age (4.400–4.100 cal BP) (Cáceres et al., 2007). These individuals were cannibalized, and their remains were considered rubbish and remained exposed in the cave. The human remains were buried by another human group later in the Middle or Late Bronze Age (Cáceres et al., 2007).

The second human assemblage is a collective burial found in an about 14 m² natural chamber located in the NE corner of the cave. The fieldwork started in 2009 and is still in progress. Although there are some individuals in their original anatomical position, the superficial remains were mixed and disturbed by the actions of the clandestine excavators in the 1980s. There are a minimum number of 22 individuals of different sexes (Gómez-Sánchez et al., 2014). The buried individuals covered a wide range of ages from 2 to more than 40 years old. All of these human remains belong to the Chalcolithic period and have been dated to 4760–4200 cal BP. Finally, there is an individual burial of a young female located in the NW corner of the cave dated to 3690 cal BP.

2. Material: dental remains and comparative samples

We present perikymata numbers of 9 incisors from Maltravieso Cave and 6 from Mirador Cave, where three incisors belong to the Chalcolithic period and three to the Bronze Age period (Table 1 and Fig. 2). We will refer to these populations as the MTV–MIR sample. The MTV–MIR sample is composed of 6 upper I1s, 5 upper I2s, 1 lower I1 and 3 lower I2s (Table 1 and Fig. 2).

The modern human comparative samples for perikymata counts were obtained from previous publications (Guatelli-Steinberg et al., 2007; Guatelli-Steinberg and Reid, 2008) (Table 2). The modern human samples published by these authors are from three extant populations: Newcastle upon Tyne (UK), southern Africans, and Canadian Inuit. We have also included data of southern Africans and northern Europeans published by Reid and Dean (2006). The latter southern African sample is composed of 13 population groups ("tribes"). Because in the previous report, information on crown formation times per decile are shown rather than perikymata counts, we transformed times into perikymata by dividing the number of days in every decile by the mean and 95% confidence interval of the incisor-type specific periodicities, which are also published in Reid and Dean (2006).

3. Methodology

Incisors were initially selected depending on their degree of wear, according to grades that have been previously established (Molnar, 1971). Only grades 1 and 2 were useful in our study, where



Fig. 1. Locations of Maltravieso and Mirador Cave.
Source of the base image: Wikimedia Commons.

the former refers to teeth with absolutely no wear degree on the enamel surface, whilst the latter refers to moderate degree without exposing the dentine horns. However, selected grade-2 incisors show a rather limited degree of wear in the incisal edges, minimizing the number of perikymata that were lost. In those few incisors that were slightly eroded, estimations of the perikymata lost were not performed. All the incisors were still developing at the moment of death, as all roots were still open.

Perikymata numbers of the incisors were counted by using an environmental scanning electron microscope (ESEM) (FEI Quanta 600, located at the CENIEH, Burgos). We worked in low vacuum (60–80 Pa), between 15 and 16 kV, with a spot of 3.5–3.6 and around 60 μ A. The incisor crowns were positioned obliquely to the electron beam in order to maximize the distance of their crown heights. Several images at maximum resolution were obtained at 70 \times for each incisor on its buccal aspect, attempting to capture as much dental surface as possible in order to be able to resolve the count of continuous perikymata when some part of the surface is eroded or they are not clearly visible for any reason. A single orthogonal image capturing the whole crown surface of each incisor was also obtained on which the crown height was measured and upon which the decile divisions were superimposed. The method we followed to measure crown height and the method of

dividing the crown height into ten deciles is visually depicted in Guatelli-Steinberg et al. (2007; their Fig. 5). We acknowledge that other non-linear measures of crown height have also been described (Reid and Dean, 2006). These authors measured the length of the enamel by following the profile of the physical histological section of the incisors, from the cervix until the incisal edge, with the aim of dividing that length by ten in order to count the number of perikymata in each decile. This is a relatively easy task, as histological sections are ideal for this. However, in non-sectioned teeth this is much harder to achieve as it is difficult to accurately establish the number of perikymata in each decile.

The images were then merged using GIMP 2.8 and perikymata were counted twice on different days by the same person (M–M). Both counts were then compared, and in any regions where the perikymata count did not match, a detailed revision was done in order to select the real incremental lines and delete those that were over- or under-counted. In order to increase the ease of counting the incremental lines in some pictures where they are not clearly identifiable, a highpass filter was used using software Darktable 1.4 and increasing the contrast boost up to 100%.

Because we were unable to make histological sections of the samples, we could not estimate or observe the periodicity that exists between two long-period striae or perikymata. Thus, we used the

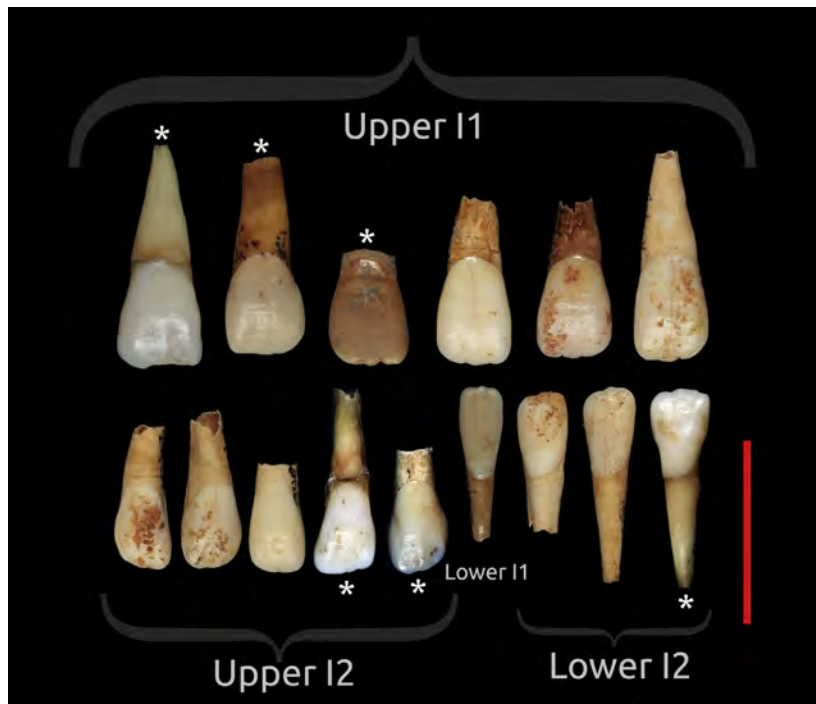


Fig. 2. Buccal aspects of all the incisors included in this study. From left to right and top to bottom: MIR Q22 s/c, MIR203 R26 395, MIR201 P37 163, R1412, R1404, R1406, R1418, R1428, R1435, MIR4 P22 164, MIR201 REM 255, R1429, R1422, R1419, MIR3A P20 387. (*) = incisors from Mirador Cave. Vertical scale = 2 cm.

Table 1

Incisors from Maltravieso Cave (MTV) and two populations from Mirador Cave (MIR-C = Chalcolithic; MIR-B = Bronze Age) with their wear degree (WD) (Molnar, 1971) and their formation stages (MOO) (Moorrees et al., 1963). Their position (L = lower; U = upper), side (L = left; R = right) and crown heights (CrH, in mm) are also presented. The total perikymata count (Pk) on the buccal aspect is shown, as well as their lateral enamel formation times (LEFT) depending on the periodicity (7, 8 or 9 days).

Site	Specimen (antimere)	Tooth	Position	Side	Individual	CrH	WD	MOO	Pk	LEFT (days)		
										7	8	9
MTV	R1429	I1	L	L	II	9.68	1	R1/2	175	1225	1400	1575
MTV	R1419	I2	L	R		10.51	1	Rc	162	1134	1296	1458
MTV	R1422	I2	L	R		9.52	1	R1/2	180	1260	1440	1620
MIR-B	MIR3A P20 387	I2	L	L	I	9.87	2	Rc	>159	>1113	>1272	>1431
MTV	R1404 (R1412)	I1	U	L	II	11.95	1	R1/4	202	1414	1616	1818
MTV	R1406	I1	U	L		11.86	1	R3/4	188	1316	1504	1692
MTV	R1412 (R1404)	I1	U	R	II	11.85	1	R1/4	210	1470	1680	1890
MIR-C	MIR201 P37 163	I1	U	R		11.26	1	R1/4	165	1155	1320	1485
MIR-C	MIR203 R36 395	I1	U	L		11.35	1	R1/2	152	1064	1216	1368
MIR-B	MIR2 Q22 s/c	I1	U	R	I	11.34	2	Rc	>159	>1113	>1272	>1431
MTV	R1418 (R1428)	I2	U	L	II	9.95	1	R1/2	147	1029	1176	1323
MTV	R1428 (R1418)	I2	U	R	II	9.61	1	R1/2	144	1008	1152	1296
MTV	R1435	I2	U	L		10.30	1	R1/4	187	1309	1496	1683
MIR-C	MIR201 REM 255	I2	U	L	IV	9.72	1	R1/4	131	917	1048	1179
MIR-B	MIR4 P22 164	I2	U	L	I	9.92	1	R3/4	143	1001	1144	1287

most frequent values observed in modern humans between 7 and 9 days (Reid and Dean, 2006) although we acknowledge that a wider range of variation does exist across all modern humans when very large samples are available. For this reason, we are cautious when inferring lateral enamel formation times from our data.

The distribution of perikymata on the enamel surface is correlated with the pattern of change of the enamel extension rate (EER) along the crown height (Guatelli-Steinberg et al., 2012). Moreover, the decline of the EERs in the most cervical portion of the tooth is associated with an increase in perikymata density. On the other hand, initial EERs and the pattern of decline along the crown height are related to the length of the enamel–dentine junction (Guatelli-

Steinberg et al., 2012). In our case, a straight line was drawn across the crown height in the midpart of each labial incisor. This line ideally divides the crown in two symmetrical parts. The distance along this line, measured from the cervix to the incisal edge was divided in ten parts (deciles) and perikymata counts were registered in each. The place where perikymata counts were recorded was on the line or nearby.

3.1. Statistical methods

To plot these comparative samples alongside the Maltravieso and Mirador incisor data, we used the statistical programming

Table 2

Perikymata counts (Pk) with standard deviations (sd) and ranges of the incisors in three modern human populations (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008). 95% confidence limits (CL) have been calculated. Data for Maltravieso and Mirador Caves are in the rows labeled as *Homo sapiens* (MTV–MIR). Worn incisors have not been included; anteriors are.

Species (population)	Tooth	Position	n	Pk	sd	Range	95% CL
<i>Homo sapiens</i> (Inuit)	I1	L	12	130	14	129–159	121–139
<i>Homo sapiens</i> (Newcastle)	I1	L	15	132	12	113–154	125–139
<i>Homo sapiens</i> (southern African)	I1	L	20	105	10	86–121	100–110
<i>Homo sapiens</i> (MTV–MIR)	I1	L	1	175	–	–	–
<i>Homo sapiens</i> (mixed)	I1	L	48	121	11	113–175	–
<i>Homo sapiens</i> (Inuit)	I2	L	14	140	11	119–157	134–146
<i>Homo sapiens</i> (Newcastle)	I2	L	13	130	19	99–177	119–141
<i>Homo sapiens</i> (southern African)	I2	L	23	110	13	85–143	104–116
<i>Homo sapiens</i> (MTV–MIR)	I2	L	2	171	–	162–180	–
<i>Homo sapiens</i> (mixed)	I2	L	52	125	14	85–180	–
<i>Homo sapiens</i> (Inuit)	I1	U	10	170	20	140–197	156–184
<i>Homo sapiens</i> (Newcastle)	I1	U	19	165	21	135–197	155–175
<i>Homo sapiens</i> (southern African)	I1	U	20	117	13	87–148	111–123
<i>Homo sapiens</i> (MTV–MIR)	I1	U	5	183	24	152–210	153–213
<i>Homo sapiens</i> (mixed)	I1	U	54	150	18	87–210	–
<i>Homo sapiens</i> (Inuit)	I2	U	10	151	19	124–175	137–165
<i>Homo sapiens</i> (Newcastle)	I2	U	16	134	16	107–154	125–143
<i>Homo sapiens</i> (southern African)	I2	U	21	115	15	88–152	108–122
<i>Homo sapiens</i> (MTV–MIR)	I2	U	5	150	21	143–187	124–176
<i>Homo sapiens</i> (mixed)	I2	U	52	131	17	88–187	–

Table 3

Perikymata numbers (Pk) in each decile out of the ten deciles in which each crown height can be divided. The number of perikymata in the first five deciles (1–5) forms the incisal half of the crown (InH) whilst the number of perikymata in the last five deciles (6–10) forms the cervical half of the crown (CeH). Both halves are represented as percentages (CeH% and InH%).

Site	Specimen (antimere)	Tooth	Position	Deciles										Halves			
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	CeH	InH	CeH%	InH%
MTV	R1429	I1	L	10	13	11	11	11	15	17	28	21	38	119	56	68	32
MTV	R1419	I2	L	9	13	13	12	14	15	20	21	22	23	101	61	62	38
MTV	R1422	I2	L	9	12	12	11	11	14	20	32	29	30	125	55	69	31
MIR-B	MIR3A P20 387	I2	L	?	11	8	12	14	9	13	29	26	30	107	?	?	?
MTV	R1404 (R1412)	I1	U	13	15	11	13	19	20	29	33	31	18	131	71	65	35
MTV	R1406	I1	U	10	13	12	14	15	16	24	23	26	35	124	64	66	34
MTV	R1412 (R1404)	I1	U	15	13	11	14	17	23	24	30	30	33	140	70	67	33
MIR-C	MIR201 P37 163	I1	U	11	8	10	12	16	14	20	20	20	34	108	57	65	35
MIR-C	MIR203 R36 395	I1	U	11	10	11	11	13	16	20	20	16	24	96	56	63	37
MIR-B	MIR2 Q22 s/c	I1	U	?	12	10	12	16	16	16	23	25	29	109	?	?	?
MTV	R1418 (R1428)	I2	U	7	8	12	11	12	14	13	19	24	27	97	50	66	34
MTV	R1428 (R1418)	I2	U	6	7	11	13	14	15	15	16	22	25	93	51	65	35
MTV	R1435	I2	U	9	9	10	14	16	14	19	27	33	36	129	58	69	31
MIR-C	MIR201 REM 255	I2	U	7	11	9	10	10	11	12	21	20	20	84	47	64	36
MIR-B	MIR4 P22 164	I2	U	6	8	8	9	12	11	20	15	23	31	100	43	70	30

language R by using its graphical user interface R Commander. As only mean and standard deviations were available for these populations, we calculated their normal distributions by using the R functions *dnorm*, which returns the height of the probability density function, and *plot*, which represents graphically the normal distributions. The modern human comparison samples for perikymata number per deciles were obtained from Guatelli-Steinberg et al. (2007).

4. Results

Perikymata counts of each incisor and their lateral enamel formation times appear in Table 1. An example of the buccal aspect of the lower first incisor (R1429) under ESEM can be seen in Fig. 3.

The total number of perikymata of the MTV–MIR sample compared to other modern human populations can be seen in Fig. 4. The number of perikymata of the upper I1s falls within 1 standard deviation (SD) of modern human populations (Newcastle, UK and Canadian Inuit) with the exception of the incisors R1404 and R1412, which belong to the same specimen (being anteriors) and fall beyond +1SD of these modern samples. The MTV–MIR I1s

do not overlap within the 1SD with the southern African sample. The upper I2 of the MTV–MIR incisors fall beyond 1SD of the southern African sample. In this case, the degree of overlap among all the populations is higher in the upper I2s. Excepting R1435, all the MTV–MIR incisors fall within the Newcastle 1SD, but most of them also fit within Inuit 1SDs. On the other hand, lower incisors show a much greater difference compared to upper incisors. None of them, on their own (lower central or lateral incisors), are within 1SD of the modern human samples. Moreover, the unique lower I1 (R1429) is by far the most distant tooth with respect to the averages and 1SD of the other populations. This fact also applies to the lower I2 R1422. MTV–MIR sample does not fit within 1SD of the southern African sample in any of the incisors types considered. Upper incisors, however, with just a few exceptions overlap with 1SD of the Newcastle and Inuit samples, whilst lower incisors are clearly beyond 1SD of the modern humans' distributions.

Concerning 95% confident limits (CL) and 2SD of the total number of perikymata (Fig. 4), there are some observations that must be pointed out when MTV–MIR incisors are compared to the other modern human populations. None of the MTV–MIR incisors individually falls within 95%CL of southern African. MTV–MIR 95%

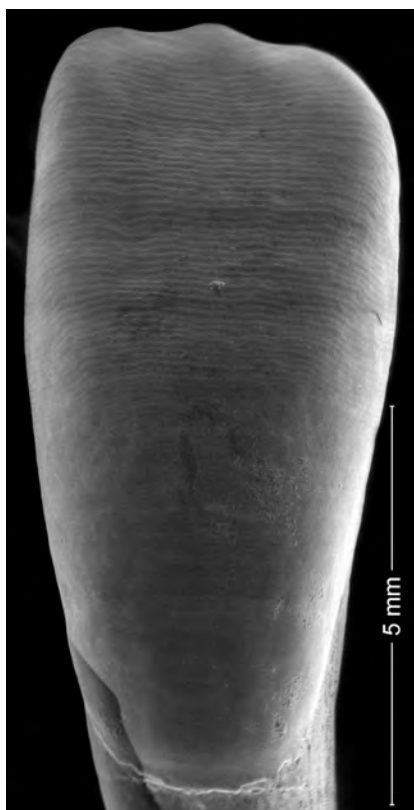


Fig. 3. Buccal aspect of lower first incisor (R1429) from Maltravieso Cave obtained by using the environmental scanning electron microscope FEI Quanta 600. Perikymata are clearly visible across the entire crown.

CL of the upper I1s overlaps with Inuit and Newcastle samples. Upper I2s overall fall within 95%CL of Inuit and Newcastle samples, with the exception of the incisor R1435. None of the lower I2s fall within modern human 95%CL. The unique lower I1 incisor, R1429, is clearly beyond all already known human variation for this tooth-type. Compared to the other modern human populations, MTV–MIR 95%CLs of the upper incisors are wider due to their relatively low number of incisors included per tooth-type. In spite of this matter, MTV–MIR upper I1s broadly overlap with non-African populations. On the other hand, MTV–MIR upper I2s slightly overlap with southern African, which might be caused by a wider 95%CL, as was stated before. Concerning the 2SD of the upper incisors, the degree of overlap is undoubtedly higher. In upper I1s, non-African populations, where MTV–MIR sample is included, show a much higher degree of overlap among themselves than any of them independently with southern Africans. The situation in the upper I2s is slightly different, as there is a gradual transition between southern Africans and the group comprised by the MTV–MIR and Inuit population. In this case, Newcastle sample is placed between these two groups.

The inferred enamel extension rates of the incisors of the MTV–MIR sample, compared to modern human samples taken from southern Africans, Inuit and Europeans, are represented in Fig. 5. Interestingly, both southern African population perikymata counts from two independent studies (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008; Reid and Dean, 2006) widely overlap. The same occurs with the two northern European populations. Six upper I1s from the MTV–MIR sample seem to fall within the ranges observed for the

Inuit and Newcastle samples, although some of their individual deciles display values of perikymata counts that are above or below the observed variation in these modern human populations. This is the case of the R1406, R1412, R1404 and MIR201 P37 163 incisors. There is a tendency towards increasing variability closer to the cervix. This tendency can also be discerned in the upper I2, in some teeth, as with R1435, being clearly beyond the modern range of variation in the last three deciles: the R1435 incisor displays perikymata counts in the 4th and 5th deciles that are beyond that seen in any other population sample. The other teeth of this type fall within Inuit or Newcastle populations. With respect to lower incisors, both central and lateral incisors present perikymata counts in their last three deciles that are remarkably greater than those observed in other populations. One exception is incisor R1419. The second and third deciles in both lower incisor tooth-types also show perikymata counts that fall beyond those observed in the other populations, although this high number is not as large as that one present in the last three deciles. Considering all the incisors as a whole, the main difference with respect to modern human population samples lies in the greater number of perikymata present in the last three deciles. It is this region where the population differences can principally be best differentiated.

As the MTV–MIR sample consists of more than three incisor teeth each, statistical analysis have been performed between our sample and three different modern human population samples published by Guatelli-Steinberg et al. (2007): southern Africans, Inuit and Newcastle samples. Significant statistical differences ($p < 0.05$) are present when we consider the total number of perikymata on both upper incisors between MIR–MTV and southern Africans (Table 4). The percentages of the perikymata counts in the cervical halves of these teeth with respect to the total number on the whole crown are not significantly different ($p > 0.05$) between MTV–MIR and the other three modern human populations (Table 5). All the modern human population samples considered, including MTV–MIR sample, show a unique overall pattern of enamel extension rate, which might be different from that present in other species, such as Neandertals. Although in absolute terms there are differences, because some modern human populations display lower number of perikymata than others, these differences disappear when we consider the estimates of enamel extension rates in relative terms.

5. Discussion

Total perikymata counts on permanent incisors have been relatively well studied in the past few years (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004; Guatelli-Steinberg et al., 2005, 2007, 2012; Guatelli-Steinberg and Reid, 2008). While some authors have suggested that perikymata number in incisors may be a useful variable to establish differences between Neandertals and modern humans (Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004), others believe that it is not useful, primarily because they regard Neandertal counts as falling within the known modern human range. Therefore, Neandertals do not appear to be distinguished in this way as was previously argued (Guatelli-Steinberg et al., 2007). Enamel extent rates and perikymata counts in Neandertals remains unresolved. Furthermore, data published by Guatelli-Steinberg and colleagues concerning this matter have been criticized as having some problems in the selected Neandertal teeth and as having other methodological problems, thus recommending these data should not be used in future studies (Ramírez Rozzi and Sardi, 2007). These authors consider that 76% of the Neandertal sample analyzed by Guatelli-Steinberg and colleagues exhibits high degrees of wear, which might be even higher than claimed.

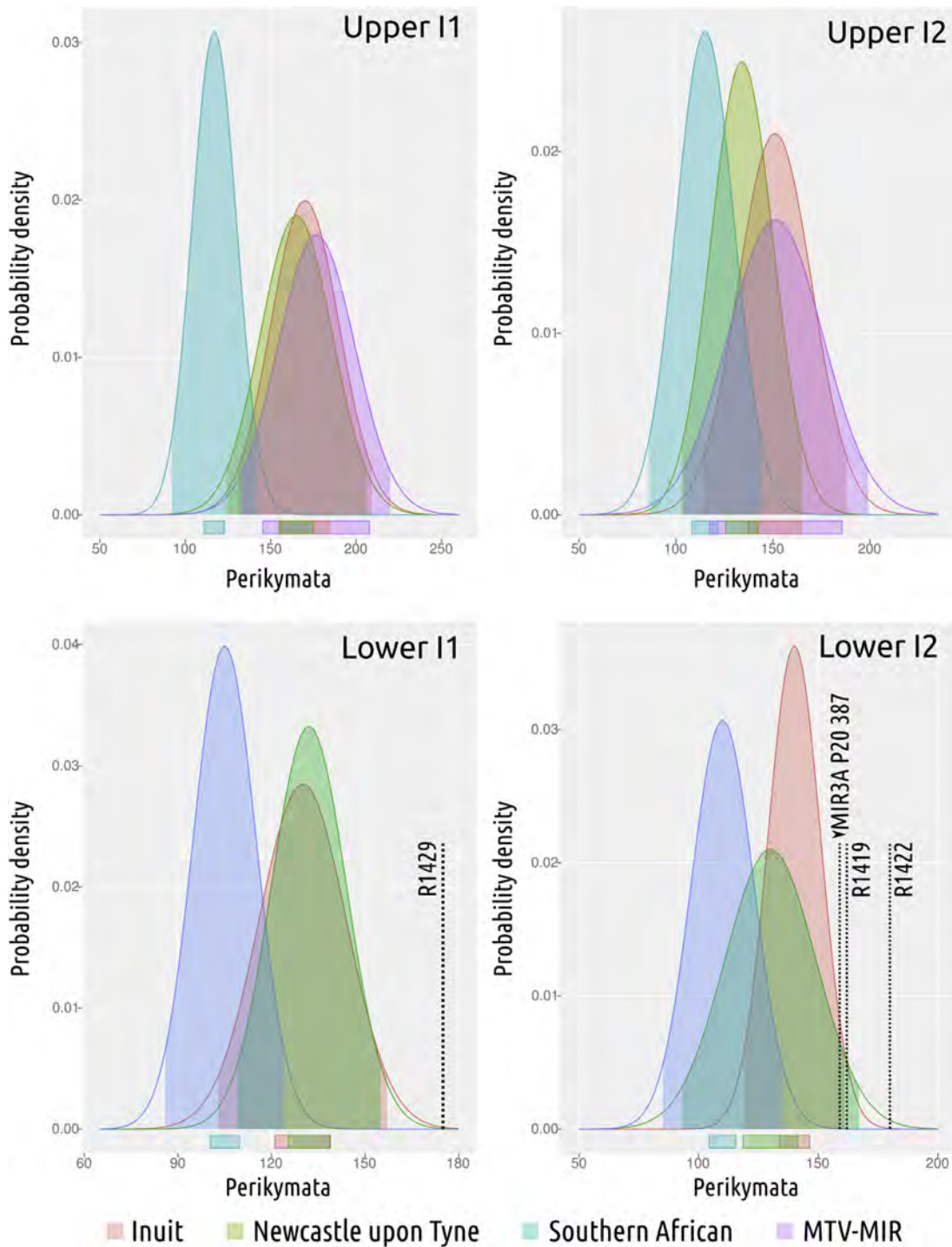


Fig. 4. Normal distributions of perikymata number obtained for every incisor type and every species and population from means and standard deviations published by *Cuatelli-Steinberg and Reid (2008)* (Table 2). The normal distributions were obtained by using *dnorm* functions in R. Standard deviations are represented for every single normal distribution by their limits in ± 1.96 SD, coloring the area below the curve. Maltravieso and Mirador lower incisors (MTV–MIR) are represented as vertical dark dashed lines with their respective specimen names beside them. In upper incisors, MTV–MIR has been plotted as normal distributions due to their sample sizes, which is 4 in each. In upper I1s, R1412 and MIR2 Q22 s/c were removed to plot the normal distribution because they were an antimere and slightly eroded respectively. For incisors with wear degree of 2, there is a small dark arrow below the specimen name indicating the perikymata number would be slightly higher. 95% confidence intervals are represented below every normal distribution, following the same color patterns. 95%CL of the comparison samples have been calculated from original values of means, standard deviations and sample sizes. See the text for further details. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

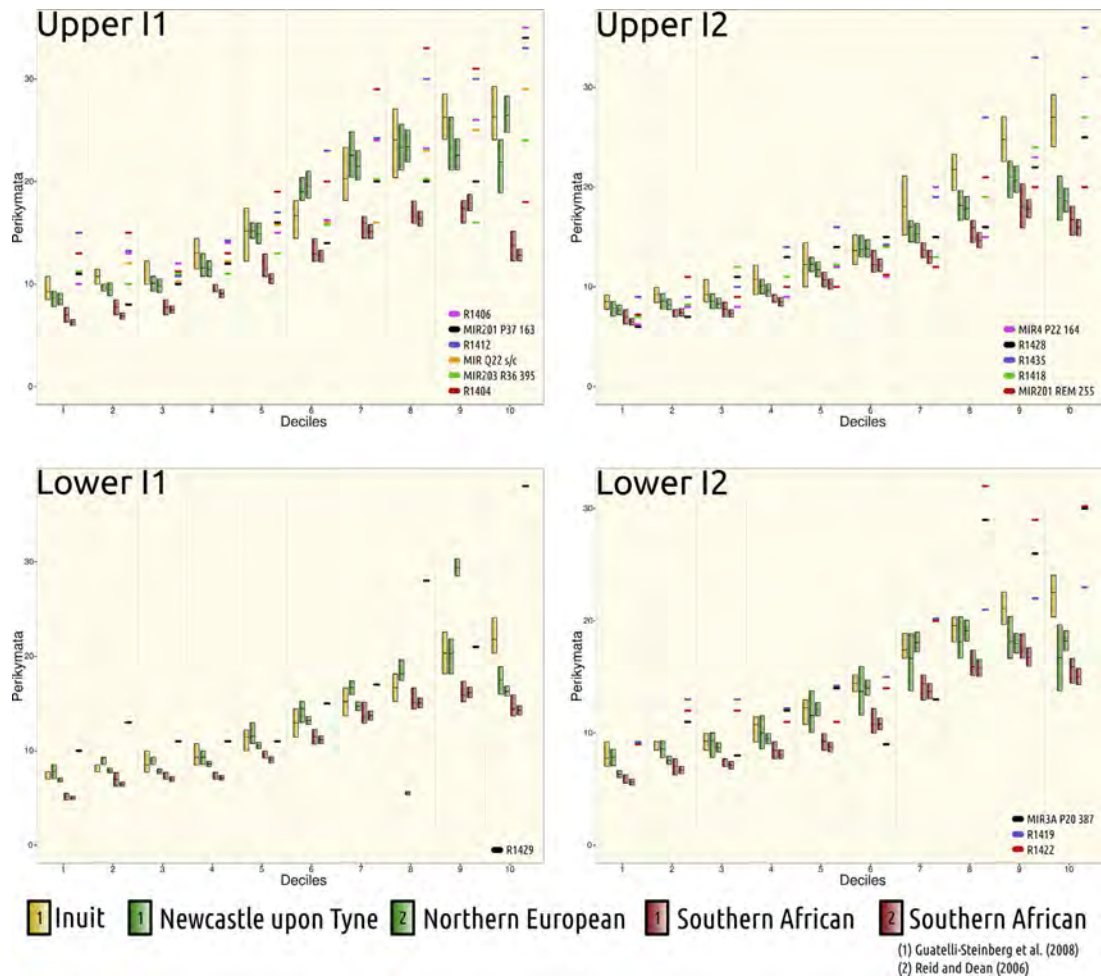


Fig. 5. Distribution of perikymata number per deciles of the crown height of all the MTV–MIR incisors. Comparative samples are represented by their means and 95% confidence limits. Inuit are represented by yellow bars, Europeans by green bars, and southern Africans by red bars. Every single MTV–MIR incisor is represented by an independent color. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Table 4

T-student statistical analysis performed to seek for differences in the total perikymata number between the MIR–MTV sample against Inuit (IN), Newcastle (NW) and southern African (SA). Statistical differences are in bold. The sample size in both Upper I1 and I2 for the MIR–MTV sample is 4, as a result of deleting the R1412 and R1418 teeth, which are the antimeres of the R1404 and R1428 respectively. The sample sizes of the comparison populations are in Table 2.

			IN	NW	SA
MIR–MTV	Upper I1	t	−0.5527	−1.0067	−7.4431
		p	0.5906	0.3255	0.0000
	Upper I2	t	−0.0206	−1.7420	−4.0123
		p	0.9839	0.0986	0.0005

With the exception of upper I2s, it is known that modern southern African samples show low mean incisor perikymata counts compared with European samples (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008; Smith et al., 2010) and Inuit samples (Guatelli-Steinberg et al., 2007; Guatelli-Steinberg and Reid, 2008). None of our specimens fall either within 1SD or within the 95% confidence interval of the southern African sample represented in this study (Fig. 4). Concerning 2SD, only some upper I2s of the MTV–MIR

Table 5

T-student statistical analysis performed to seek for differences in the percentages of perikymata number of the cervical halves (deciles 6–10) between the MIR–MTV sample against Inuit (IN), Newcastle (NW) and southern African (SA). No statistical differences were observed. The sample size in Upper I1 is 5 (the R1412 incisor was not included as the antimeres of the R1404 one), while in the Upper I2 is 4 (the R1418 incisor was not included as the antimeres of the R1428 one). The sample sizes of the comparison populations are in Table 2.

			IN	NW	SA
MIR–MTV	Upper I1	t	0.8458	0.9593	−0.4682
		p	0.4130	0.3478	0.6441
	Upper I2	t	1.0169	−0.9054	−0.9468
		p	0.3293	0.3772	0.3536

sample fall within the southern African population. The MTV–MIR sample overall falls within the variation of non-African samples, depending on the tooth. Moreover, some teeth seem to fall at the extreme end of the normal distributions, such as R1435 (upper I2), R1412–R1404 (upper I1) and R1429 (lower I1).

Although little is known about total perikymata counts and patterns of distribution across the crown in incisors of other

modern human populations (e.g. Reid et al., 1998; Smith et al., 2010), some data has been published in the last few years concerning comparisons of fossil and modern human teeth (e.g. Guatelli-Steinberg and Reid, 2010; Smith et al., 2010). A lower I2 belonging to an early *Homo sapiens* from Morocco (Jebel Irhoud 3) had 167 perikymata on its buccal surface, suggesting 1670 days of lateral formation time, as it has a 10 day long-period stria periodicity (Smith et al., 2007). In spite of the temporal distance with our sample, the perikymata count of this specimen falls perfectly in the MTV–MIR sample, as it has an average of 171 perikymata for this incisor, which is distinct from southern Africans. Another important sample of fossil humans, that includes several incisors and which are attributed to early *Homo sapiens*, has been uncovered in Qafzeh Cave (Israel). The minimum and maximum perikymata counts described for the Qafzeh sample range from 106 to 150 perikymata in lower I1s, from 127 to 144 in the upper I1s, from 115 to 148 in the lower I2s and from 125 to 127 in the upper I2s (Monge et al., 2006; Guatelli-Steinberg and Reid, 2010). Compared to MTV–MIR, Qafzeh specimens display lower perikymata counts for all the incisor types, although they broadly overlap other modern non-African populations. Four recent humans, specifically from the Medieval Age of Picardy (France), were used to study dental histological variables including total perikymata counts (Reid et al., 1998a). Their adjusted total perikymata counts ranged from 110 to 127 perikymata in the lower I1s, from 119 to 170 in the upper I1s, from 148 to 172 in the lower I2s and from 104 to 150 in the upper I2s. These four individuals widely overlap the MTV–MIR sample, although some teeth of this sample are not within their range of variation. However, other samples of modern humans, of both African and European origin, were also published recently (Smith et al., 2010). These two population samples have broadly similar origins as the ones that were used in Fig. 4, which come from data published by Guatelli-Steinberg and Reid (2008), and show the same degree of overlap in their distribution of total perikymata counts.

The Jebel Irhoud 3 incisor and the early *Homo sapiens* from the Near East of Qafzeh show perikymata counts that clearly fall above the other modern human populations (but remarkably within the variation of our MTV–MIR sample). This suggests sub-Saharan Africans today may be recently derived with respect to earlier modern humans living in the Iberian Peninsula and modern non-African populations today. Nonetheless, much larger modern and archaeological samples are required to test this hypothesis and document the true worldwide variation in total perikymata counts and distribution pattern before this can be clarified further. Having a lower than average perikymata count does not necessarily mean that lateral enamel formation times were also lower than average, as has been pointed out (Reid and Dean, 2006; Guatelli-Steinberg et al., 2007).

With respect to whether incisor crown height may or may not be a possible variable that influences total perikymata counts on the buccal side, Reid and Dean (2006) measured crown length of the incisors, which is not exactly the same as the crown height in an attempt to answer this question. In our MTV–MIR sample the higher the crown height, the higher the total perikymata count. It has also been suggested that variation in crown height results directly from variation in crown formation time and/or from variation in enamel extension rates, where the length of the enamel–dentine junction (EDJ) plays an important role (Guatelli-Steinberg et al., 2012). Hence, the long-period stria and perikymata periodicity emerges as a key variable, as the sample of southern African incisors has on average higher periodicities than the European population samples (Reid and Dean, 2006).

With respect to the percentages of perikymata in the last five deciles of crown height (i.e. the cervical half of the crown) the

MTV–MIR sample are distributed exactly as the other *Homo sapiens* population samples. Although in some teeth from our sample the number of perikymata in the cervical half is markedly elevated over other modern human populations, this pattern of perikymata distribution, with respect to the total number, fits unequivocally within the range of modern human variation.

To establish lateral enamel formation time (i.e. the total number of perikymata multiplied by the periodicity of the individual), it would have been necessary to know the long-period stria and perikymata periodicity. Unfortunately, we could not determine this variable in any tooth. On the other hand, it is known that the highest mean values of periodicity occur in southern African anterior teeth where a large number of high periodicities of 11 and 12 days have been reported (Reid and Dean, 2006). European samples show a modal value of periodicity for anterior teeth of between 8 and 9 days (Reid and Dean, 2006). Importantly, a negative correlation exists between periodicities and total perikymata counts, that is, higher periodicities are associated with lower perikymata counts (FitzGerald, 1995; Guatelli-Steinberg et al., 2005; Reid and Ferrell, 2006; McFarlane et al., 2014). The fact that different modern human populations exhibit different total perikymata counts means that lateral enamel formation times may be no different or may overlap extensively. It has been described in anterior teeth that lateral enamel formation times become increasingly shorter in the southern African sample from the first to the last decile compared to northern Europeans (Reid and Dean, 2006). This feature, as well as that cuspal enamel formation times between these two populations remains practically identical (Reid and Dean, 2006), makes that the difference in total crown formation times lies in lateral enamel and not cuspal enamel. Because periodicity modal values in modern humans are 8 and 9 days (Reid and Dean, 2006), we can assume that these values might be the most probably to occur in our sample, although we acknowledge that others located in the tails of the normal distribution might also possibly be present. Were this the case, then lateral enamel formation times would be no different than in southern Africans, Europeans or Inuit. The fact that we have several incisors in this present archaeological sample that fall at the extreme right tail of the normal modern human perikymata distribution might suggest either lower periodicities of 7 days in these teeth, or alternatively higher lateral enamel formation times. If this last option is the case, this would mean that what we know about variation in lateral enamel formation times and in total perikymata counts among and between modern human populations has so far been underestimated.

6. Conclusions

Total perikymata counts in the incisors of three Spanish archaeological modern human populations (Maltravieso Cave in Cáceres and Mirador Cave in Burgos, referred as MTV–MIR sample) show closer affiliations with modern European and Inuit population samples than with modern southern African population samples. Statistically, upper incisors from this modern archaeological sample show significant differences from a southern African sample ($p < 0.05$). Some incisors from Maltravieso Cave have total perikymata counts that fall at the extreme right tails of the normal modern human distributions. This suggests either that they had lower modal long-period stria and perikymata periodicities than are typical for modern humans (i.e. 7 days rather than 8 or 9 days), or that they had greater lateral enamel formation times than is typical of modern populations today (having periodicity values over 9 days, which would increase lateral enamel formation time). Whatever the underlying cause, it is clear that modern human perikymata counts and perikymata distribution patterns on incisor

crowns remain under-represented in the literature, and that it is especially important to gather more data on archaeological and early fossil modern human samples to provide a clearer picture of worldwide variation both today and in the past. Despite considerable variation in total perikymata counts, it is remarkable that the percentage of the total perikymata on the cervical half of incisor crowns remains a distinguishing feature of all modern human incisor tooth types.

Acknowledgments

This research was supported with funding from the Dirección General de Investigación of the Spanish Ministerio de Educación y Ciencia (MEC), Project No. CGL2012-38434-C03-02, the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness (MINECO) Project No. CGL2012-38434-C03-03, and the Government of Catalonia Projects No. SGR 2014-899 (Social, cultural and biological evolution in the Lower and Middle Pleistocene and Group of Analyses on Socio-ecological Processes, Cultural Changes and Population dynamics during Prehistory), No. SGR 2014-900 and No. 2014 SGR 901. MM research has been supported by a predoctoral grant (BOCYL-D-30122013-33) and economic support by the Atapuerca Foundation. ARH research has been supported by a predoctoral grant (CGL2009-12703-C03-02) from MINECO. We acknowledge the Cáceres Museum and Extremadura Government for their permission to study Maltravieso materials. Without the remarkable participation of the Atapuerca and EPPEX teams, this work would never have been possible to carry it through. We thank also the funds of the Atapuerca Foundation and the Consejería de Educación of the Junta de Castilla y León. We are grateful to two anonymous reviewers for their suggestions, comments and corrections for the elaboration of the final version of this manuscript.

References

- Bañuls Cardona, S., López-García, J.M., Blain, H.-A., Canals Salomó, A., 2012. Climate and landscape during the Last Glacial Maximum in southwestern Iberia: the small-vertebrate association from the Sala de las Chimeneas, Maltravieso, Extremadura. *Comptes Rendus Palevol* 11, 31–40.
- Cáceres, I., Lozano, M., Saladié, P., 2007. Evidence for Bronze Age cannibalism in El Mirador Cave (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 133, 899–917.
- Callejo Serrano, C., 1958. La Cueva prehistórica del Maltravieso, junto a Cáceres. *Publicaciones de la Biblioteca Pública de la Ciudad, Cáceres*.
- Canals, A., Rodríguez Hidalgo, A.J., Peña, L., Mancha, E., García Díez, M., Bañuls, S., Euba, I., López-García, J.M., Barrero, N., Bermejo, L., García Vadillo, F.J., Mejías del Cosso, D., Modesto, M., Morcillo, A., Aranda, V., Carbonell, E., 2010. Nuevas aportaciones al Paleolítico superior del suroeste peninsular: la cueva de Maltravieso, más allá del santuario extremeño de las manos. In: Mangado Llach, X. (Ed.), *El Paleolítico superior peninsular. Novedades del siglo XXI: homenaje al profesor Javier Fortea, Jornadas Internacionales sobre el Paleolítico Superior Peninsular. Novedades del Siglo XXI*. Universitat de Barcelona, Barcelona, pp. 199–218.
- Cerrillo Cuenca, E., González Cordero, A., 2007. Cuevas para la eternidad: sepulcros prehistóricos de la provincia de Cáceres. *Instituto de Arqueología de Mérida, Mérida*.
- FitzGerald, C.M., 1995. Tooth Crown Formation and the Variation of Enamel Microstructural Growth Markers in Modern Humans (Ph. D. dissertation). University of Cambridge.
- Gómez-Sánchez, D., Olalde, I., Pierini, F., Matas-Lalueza, L., Gigli, E., Lari, M., Civit, S., Lozano, M., Vergès, J.M., Caramelli, D., Ramírez, O., Lalueza-Fox, C., 2014. Mitochondrial DNA from El Mirador Cave (Atapuerca, Spain) reveals the heterogeneity of chalcolithic populations. *PLoS One* 9, e105105.
- Guatelli-Steinberg, D., Floyd, B.A., Dean, M.C., Reid, D.J., 2012. Enamel extension rate patterns in modern human teeth: two approaches designed to establish an integrated comparative context for fossil primates. *Journal of Human Evolution* 63, 475–486.
- Guatelli-Steinberg, D., Reid, D.J., 2008. What molars contribute to an emerging understanding of lateral enamel formation in Neandertals vs. modern humans. *Journal of Human Evolution* 54, 236–250.
- Guatelli-Steinberg, D., Reid, D.J., 2010. Brief communication: the distribution of perikymata on Qafzeh anterior teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 141, 152–157.
- Guatelli-Steinberg, D., Reid, D.J., Bishop, T.A., 2007. Did the lateral enamel of Neandertal anterior teeth grow differently from that of modern humans? *Journal of Human Evolution* 52, 72–84.
- Guatelli-Steinberg, D., Reid, D.J., Bishop, T.A., Larsen, C.S., 2005. Anterior tooth growth periods in Neandertals were comparable to those of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102, 14197–14202.
- Jordá Pardo, J.F., 1988. Rehabilitación de un paraje Kárstico urbano: la Cueva de Maltravieso (Cáceres). *Geogaceta* 25, 99–100.
- McFarlane, G., Littleton, J., Floyd, B., 2014. Estimating striae of Retzius periodicity nondestructively using partial counts of perikymata. *American Journal of Physical Anthropology* 154, 251–258.
- Molnar, S., 1971. Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *American Journal of Physical Anthropology* 34, 175–190.
- Monge, J.M., Tillier, A., Mann, A.E., 2006. Perikymata Number and Spacing on Early Modern Human Teeth: Evidence from Qafzeh Cave, Israel. *Bull. Mém. Société d'Anthropologie Paris*, pp. 25–33.
- Moorrees, C.F.A., Fanning, E.A., Hunt, E.E., et al., 1963. Age variation of formation stages for ten permanent teeth. *Journal of Dental Research* 42, 1490–1503.
- Muñoz, L., Canals, A., 2008. Nuevos restos humanos hallados en la cueva de Maltravieso. In: Sanabria Marcos, P. (Ed.), *El Mensaje de Maltravieso 50 Años Después (1956–2006)*. Museo Provincial de Cáceres, Cáceres, pp. 205–207.
- Ramírez Rozzi, F.V., Bermúdez de Castro, J.M., 2004. Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature* 428, 936–939.
- Ramírez Rozzi, F.V., Sardi, M., 2007. Crown-formation time in Neandertal anterior teeth revisited. *Journal of Human Evolution* 53, 108–113.
- Reid, D.J., Beynon, A.D., Ramírez Rozzi, F.V., 1998a. Histological reconstruction of dental development in four individuals from a medieval site in Picardie, France. *Journal of Human Evolution* 35, 463–477.
- Reid, D.J., Schwartz, G.T., Dean, C., Chandrasekera, M.S.S., 1998b. A histological reconstruction of dental development in the common chimpanzee, *Pan troglodytes*. *Journal of Human Evolution* 35, 427–448.
- Reid, D.J., Dean, M.C., 2006. Variation in modern human enamel formation times. *Journal of Human Evolution* 50, 329–346.
- Reid, D.J., Ferrell, R.J., 2006. The relationship between number of striae of Retzius and their periodicity in imbricational enamel formation. *Journal of Human Evolution* 50, 195–202.
- Ripoll López, S., 1999. Maltravieso: el santuario extremeño de las manos. Junta de Extremadura. Consejería de Cultura. Museo de Cáceres, Cáceres.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Canals, A., Saladié, P., García, A.B., García-Díez, M., 2010a. Upper Palaeolithic ornaments seashells from Sala de las Chimeneas, Maltravieso cave, Cáceres (Spain). *Munibe* 31, 37–46.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Canals Salomó, A., Saladié, P., Carbonell i Roura, E., 2010b. Los cubiles “Crocota crocuta” como contenedores de información paleoecológica: el caso de la Sala de los Huesos, Cueva de Maltravieso (Cáceres). In: *Zona Arqueológica. Actas de La 1a Reunión de Científicos Sobre Cubiles de Hiena (y Otros Grandes Carnívoros) En Los Yacimientos Arqueológicos de La Península Ibérica*, pp. 246–260.
- Rodríguez-Hidalgo, A.J., Saladié, P., Canals, A., 2013. Following the white rabbit: a case of a small game procurement site in the upper Palaeolithic (Sala de las Chimeneas, Maltravieso Cave, Spain). *International Journal of Osteoarchaeology* 23, 34–54.
- Smith, T.M., 2008. Incremental dental development: methods and applications in hominoid evolutionary studies. *Journal of Human Evolution* 54, 205–224.
- Smith, T.M., Tafforeau, P., Reid, D.J., Grün, R., Eggins, S., Boutakiout, M., Hublin, J.-J., 2007. Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 6128–6133.
- Smith, T.M., Tafforeau, P., Reid, D.J., Pouech, J., Lazzari, V., Zermeno, J.P., Guatelli-Steinberg, D., Olejniczak, A.J., Hoffman, A., Radović, J., Makaremi, M., Toussaint, M., Stringer, C., Hublin, J.-J., 2010. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 20923–20928.
- Vergès, J.M., Allué, E., Angelucci, D.E., Cebrià, A., Díez, C., Fontanals, M., Manyanós, A., Montero, S., Moral, S., Vaquero, M., et al., 2002. La Sierra de Atapuerca durante el Holoceno: datos preliminares sobre las ocupaciones de la Edad del Bronce en la cueva de El Mirador (Ibeas de Juarros, Burgos). *Trabajos de prehistoria* 59, 107–126.
- Vergès, J.M., Allué, E., Angelucci, D., Burjachs, F., Carrancho, A., Cebrià, A., Exposito, I., Fontanals, M., Moral, S., Rodríguez, A., Vaquero, M., 2008. Los niveles neolíticos de la Cueva de El Mirador (Sierra de Atapuerca, Burgos): nuevos datos sobre la implantación y el desarrollo de la economía agropecuaria en la submeseta norte. In: *Actas del IV Congreso del Neolítico Peninsular, Alicante, 2007*, pp. 418–427.

10.1.3 Artículo 3

- **Modesto-Mata M**, García-Campos C, Martín-Francés L, Martínez de Pinillos M, García-González R, Quintino Y, Canals A, Lozano M, Dean MC, Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM. 2017. *New methodology to reconstruct in 2-D the cuspal enamel of modern human lower molars*. Am J Phys Anthropol 163:824–834.

Resumen

Objetivos. In the last years different methodologies have been developed to reconstruct worn teeth. In this article, we propose a new 2-D methodology to reconstruct the worn enamel of lower molars. Our main goals are to reconstruct molars with a high level of accuracy when measuring relevant histological variables and to validate the methodology calculating the errors associated with the measurements.

Methods. This methodology is based on polynomial regression equations, and has been validated using two different dental variables: cuspal enamel thickness and crown height of the protoconid. In order to perform the validation process, simulated worn modern human molars were employed. The associated errors of the measurements were also estimated applying methodologies previously proposed by other authors.

Results. The mean percentage error estimated in reconstructed molars for these two variables in comparison with their own real values is -2.17% for the cuspal enamel thickness of the protoconid and -3.18% for the crown height of the protoconid. This error significantly improves the results of other methodologies, both in the interobserver error and in the accuracy of the measurements.

Conclusions. The new methodology based on polynomial regressions can be confidently applied to the reconstruction of cuspal enamel of lower molars, as it improves the accuracy of the measurements and reduces the interobserver error. The present study shows that it is important to validate all methodologies in order to know the associated errors. This new methodology can be easily exportable to other modern human populations, the human fossil record and forensic sciences.

Received: 12 April 2016 | Revised: 29 January 2017 | Accepted: 23 April 2017

DOI: 10.1002/ajpa.23243

TECHNICAL NOTE

WILEY



New methodology to reconstruct in 2-D the cuspal enamel of modern human lower molars

Mario Modesto-Mata^{1,2} | Cecilia García-Campos^{1,3} | Laura Martín-Francés^{1,3} |
 Marina Martínez de Pinillos^{1,3} | Rebeca García-González⁴ | Yuliet Quintino⁴ |
 Antoni Canals^{2,5,6} | Marina Lozano⁵ | M. Christopher Dean⁷ |
 María Martínón-Torres^{3,4} | José María Bermúdez de Castro^{1,3}

¹Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Burgos 09002, Spain

²Equipo Primeros Pobladores de Extremadura, Casa de la Cultura Rodríguez Moñino, Cáceres, Spain

³Anthropology Department, University College London, London, UK

⁴Laboratorio de Evolución Humana, Área de Paleontología, Dpto. de Ciencias Históricas y Geografía, Universidad de Burgos, Burgos, Spain

⁵IPHES Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social, C/Marcel·lí Domingo s/n, Campus Sescelades URV (Edifici W3), Tarragona 43007, Spain

⁶Àrea de Prehistòria Universitat Rovira i Virgili (URV), Tarragona 43002, Spain

⁷Department of Cell and Developmental Biology, University College London, London, UK

Correspondence

Mario Modesto-Mata Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain.
 Email: paleomariomm@gmail.com

Abstract

Objectives: In the last years different methodologies have been developed to reconstruct worn teeth. In this article, we propose a new 2-D methodology to reconstruct the worn enamel of lower molars. Our main goals are to reconstruct molars with a high level of accuracy when measuring relevant histological variables and to validate the methodology calculating the errors associated with the measurements.

Methods: This methodology is based on polynomial regression equations, and has been validated using two different dental variables: cuspal enamel thickness and crown height of the protoconid. In order to perform the validation process, simulated worn modern human molars were employed. The associated errors of the measurements were also estimated applying methodologies previously proposed by other authors.

Results: The mean percentage error estimated in reconstructed molars for these two variables in comparison with their own real values is -2.17% for the cuspal enamel thickness of the protoconid and -3.18% for the crown height of the protoconid. This error significantly improves the results of other methodologies, both in the interobserver error and in the accuracy of the measurements.

Conclusions: The new methodology based on polynomial regressions can be confidently applied to the reconstruction of cuspal enamel of lower molars, as it improves the accuracy of the measurements and reduces the interobserver error. The present study shows that it is important to validate all methodologies in order to know the associated errors. This new methodology can be easily exportable to other modern human populations, the human fossil record and forensic sciences.

KEYWORDS

molar reconstruction, polynomial regression, cuspal enamel thickness, crown height

1 | INTRODUCTION

Unworn teeth are important to assess crown formation times and enamel extension rates with a high degree of accuracy. Especially, an intact protoconid is of particular interest in developmental studies because it is the first cusp to start forming and the cusp that normally

takes the longest time to finish its growth in molars (Mahoney, 2008). Unfortunately, the presence of unworn teeth in the fossil record is relatively scarce. The present study proposes a new methodology to reconstruct the protoconid of slightly worn lower molars, in order to increase of the number of samples where developmental variables could be evaluated. We employed the computerized microtomography

(microCT) technique, which has enabled the acquisition of many high-resolution virtual sections of fossil teeth. Variables that were previously inaccessible are now available, and the accuracy of the measurements has been significantly improved (Grine, 2005; Kono, 2004; Kono & Suwa, 2005; Macchiarelli et al., 2006; Martínez de Pinillos et al., 2014; Olejniczak & Grine, 2006; Olejniczak et al., 2007, 2008a, Olejniczak, Tafforeau, Feeney, & Martin, 2008b; Benazzi et al., 2014; Xing, Martínón-Torres, Bermúdez de Castro, Wu, & Liu, 2015).

Cuspal enamel thickness and crown height are two variables that are particularly affected by wear, and they are commonly employed, among others, to estimate enamel formation times. Thus, the obtention of a statistically controlled methodology to reconstruct the enamel would significantly help in estimating enamel formation times.

The enamel of teeth covers the crown from the cusp to the cervix, and has previously been divided into two continuous regions depending on whether long-period incremental lines within the enamel reach the surface (lateral enamel) or not (cuspal enamel) (FitzGerald & Rose, 2008; Hillson, 1996; Nanci, 2007). Crown formation time can therefore be calculated by summing cuspal enamel formation time with lateral enamel formation time. When this method of estimating total crown formation is adopted, different methodologies are required to estimate cuspal and lateral enamel formation times.

Cuspal enamel thickness is one useful measurement that has been employed to estimate cuspal enamel formation times (Dean et al., 2001; Mahoney, 2008). It has been defined as the linear distance between the tip of the dentine horn and the outer enamel surface at the point coincident with the first perikyma (Reid & Dean, 2006; Reid, Guatelli-Steinberg, & Walton, 2008; Smith et al., 2010). Estimating the time and rate of lateral enamel formation can be done using total counts of perikymata on the tooth surface or of long period incremental markings within the enamel from histological sections of teeth. In studies that compare teeth within and between individuals, it has become customary to divide the crown height into equal proportions or quantiles (usually deciles) to scale for differences in absolute crown height. Crown height of the protoconid is defined as the linear distance between the cusp tip of the enamel to the cemento-enamel junction (Reid & Dean, 2006). The number of perikymata can be counted and compared among deciles of crown height from cusp to cervix. The relative change in perikymata spacing, or packing pattern, among deciles can provide some kind of estimate of enamel extension rates (the rate at which ameloblasts differentiate along the enamel dentine junction during tooth formation). When periodicity (the number of days of enamel formation between perikymata) is known, the total number of perikymata can be used to estimate lateral enamel formation times (Guatelli-Steinberg & Reid, 2008).

In order to maximize available samples to make comparisons between species and populations, different methods of reconstructing worn molars have been described in the last few years. On the one hand, a reconstruction of worn surfaces has been conducted by following the contour of each side of the tooth cusp and projecting them toward the cusp tip until both sides meet (Guatelli-Steinberg & Reid, 2008). Here we refer to this method as Method 1. On the other hand,

reconstructions of worn teeth have been based on the profiles of unworn ones of the same type (Smith et al., 2012). We refer to this method as Method 2. However, these methodologies have not been thoroughly described, thus the exact protocols remain unknown. Moreover, neither of these methods has been tested and/or validated, and so any errors in estimating cuspal formation times or enamel:dentine ratios from utilizing these reconstructions protocols is unknown. Some authors have criticized these studies that have not validated their methods (Benazzi et al., 2014), and others have emphasised the importance of validating the methodologies (Saunders, Chan, Kahlon, Kluge, & FitzGerald, 2007). The only author who developed and validated a reconstruction methodology was Saunders et al. (2007).

The main goal of this study was to present a new methodology to reconstruct slightly worn first and second lower permanent molars cusp (protoconid) by means of microCT images. A validation of this new methodology is also presented, as well as a comparative study applying the previous techniques (Methods 1 and 2).

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Materials

A total of 26 lower molars ($M_1 = 10$, $M_2 = 16$) were included in this study, belonging to different historic and archaeological modern human populations from the Iberian Peninsula (Table 1 and Figure 1): 14 individuals from the medieval churchyard of San Pablo (Burgos), four from the archaeological sites of Maltravieso Cave and one from Santa Ana Cave (both in Cáceres), four individuals of Galls Carboners Cave (Tarragona), two from Guineu Cave (Barcelona), and one from El Mirador Cave (Burgos, Spain). None of these teeth displayed any evidence of wear (category of wear stage 1, according to Molnar (1971)).

The comparative sample from San Pablo (Burgos) consists of a medieval churchyard and archaeological collection (XII–XIV) from the Dominican monastery of San Pablo housed in the Laboratory of Human Evolution at the University of Burgos (Spain).

Maltravieso Cave is located in Cáceres (Extremadura, Spain), in the southwestern part of the Iberian Peninsula. The cave was accidentally discovered in 1951 in a limestone quarry. The affected area was called Sala del Descubrimiento. In this room a thousand ceramic and human remains that were part of a collective grave were uncovered (Callejo,

TABLE 1 Number of M1s and M2s used in this study, divided by site and population

Site	M ₁	M ₂	Total
San Pablo churchyard	8	6	14
Maltravieso Cave	1	3	4
Santa Ana Cave	–	1	1
Galls Carboners Cave	1	3	4
Guineu Cave	–	2	2
El Mirador cave	–	1	1
Total	10	16	26



FIGURE 1 Map of the Iberian Peninsula with the location of the sites

1958). The few pottery fragments available indicate that the room was used as a burial cave at least in the half of the second millennium BC (Cerrillo & González, 2007). In 2002, various mechanical and manual test pits were performed in the area originally occupied by the Sala del Descubrimiento, uncovering new 172 remains belonging to *Homo sapiens* and several new pottery fragments (Muñoz & Canals, 2008). All of this new remains were assigned to be part of the assemblage discovered in the 1950s.

Santa Ana Cave presents several stratigraphical units that correspond to the Pleistocene (Carbonell et al., 2005). All the remains from the Pleistocene sediments were uncovered in a calcified breccia. However, sediments from historical ages have also been found, including Ancient Rome evidences. Although the exact historical period of the molar remains unknown, its attribution to *H. sapiens* is unquestioned.

Galls Carboners Cave is located in the Prades Mountains (Tarragona, Spain). A collective burial was excavated in different periods, the first in 1970s and then again in 2009 and 2010. Along with human remains (an NMI of 16 individuals) some lithic tools were recovered, as well as some ceramic fragments and faunal remains. The dating of a human remain places this site in $3,310 \pm 30\text{BP}$ (Cal BP 3,620–3,460).

Guineu Cave is located in Font-Rubí (Barcelona, Spain). In this site, a long sequence with occupations ranging from hunter-gatherer to Bronze Age populations has been documented. In the 4th and 3rd milli-

neum BC the cave was used as a burial place (Morales, Cebrià, Mestres, Oms, & Allué, 2013). The teeth used in this paper belong to this period. Some dated human remains shows an age about 2,871–3,353 Cal BC.

El Mirador Cave is located on the southern side of the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). The human assemblage where this tooth belongs to is a collective burial found in an about 14 m² natural chamber located in the NE corner of the cave. Although there are some individuals in their original anatomical position, the superficial remains were mixed and disturbed by the actions of the clandestine excavators in the 1980s. Up to now, there are a minimum number of 22 individuals of different sexes and ages (Gómez-Sánchez et al., 2014). All of these human remains belong to the Chalcolithic period and have been dated to 4,760–4,200 years cal. BP.

For our study, one antimer per individual was selected. The inclusion criteria were the presence of the complete crown, good preservation and the absence of fractures or dental pathologies. The teeth were microCT using a Phoenix v/tome/x s of GE Measurement system, housed at the National Human Evolution Research Centre (CENIEH, Burgos, Spain) with the following scan settings: voltage 100 kV, 100 mA, 0.02 cooper filter and resultant isometric voxel size ranging from 18 (isolated dental remains) to 75 (mandibles) microns. MicroCT images were processed employing the software AMIRA 6.0.0 (Visage Imaging, Inc.).

2.2 | Description of the new methodology

2.2.1 | Reference plane

The plane of reference used to reconstruct the lower molars has been defined by Benazzi et al. (2014). Briefly summarized, the cervical plane is obtained as the best-fit plane among 50 equidistant landmarks located on the cemento-enamel junction. Then, the reference plane is created perpendicularly to the cervical plane, crossing through the two mesial dentine horns. The protoconid was situated to the right of the reference plane in order to standardize all of them. An example of the reference plane of one molar used in this study can be seen in Figure 2a.

2.2.2 | Outline of enamel and relative coordinates

We used the open-source software Inkscape 0.91 to convert the plane of reference into a vector graphic, using the raster-to-vector conversion (supporting information Text S1). In this way, the outline of the enamel was traced (Figure 2b).

We are interested in one particular area of the outline of the enamel, which was used to reconstruct the protoconid and is named here as POL-PR, which means POLynomial of the PROtoconid (Figure 2c). The outlines of the protoconids were used to generate a polynomial regression equation based on the relative coordinates of their points (from 0 to 100). The specific description of how to obtain these points and their coordinates in each area is described below.

The Cartesian coordinate system is defined by three landmarks (green dots in Figure 2c). The first landmark is the origin and is placed at the top of the dentine horn tip of the protoconid. The relative coordinates of the first landmark are (0,0). The second landmark is placed at the point where a horizontal line from the origin crosses the buccal aspect of the enamel of the protoconid. The coordinates of this second landmark are (100,0) and the distance between both landmarks is named *Xprotoconid*. The third landmark is located at the point where a horizontal line drawn from the highest point of the enamel cusp tip crosses the vertical line traced from the origin. The coordinates of this third landmark are (0,100) and the distance with the origin is named *Yprotoconid*. We placed 51 equidistant points over the outline of the protoconid between the second and third landmark (supporting information Text S2), and calculated their relative coordinates (supporting information Text S3).

2.2.3 | Polynomial regression analysis

Polynomial regressions with 99% confidence intervals were fit through these coordinates for the protoconid (POL-PR). These regressions and their correlations were performed in R Commander, by running the package *ggplot2* and exporting the figures in a vector format (.pdf). The final number of degrees of the polynomial regression was established when four decimals of the adjusted R-squared start repeating when the degrees of the polynomial regression are progressively increased.

2.3 | Validation of the new methodology

2.3.1 | Subsamples

The sample is composed of 26 lower molars. They were randomly divided in two subsamples using the function *sample* available in R. The validation subsample consisted of five molars (2 M1s and 3 M2s) as it is recommended this subsample be comprised of 10% of the parent sample (Alreck & Settle, 2003). The second subsample ($n = 21$) was used to generate the polynomial regression. POL-PR was therefore analyzed using 1,071 points (21 molars \times 51 points/molars). We also evaluated whether $n = 21$ molars was sufficiently high to get a polynomial regression that resists the addition/removal of molars without modifying its curvature.

2.3.2 | Digital wear simulation and reconstruction

The validation subsample of five molars was digitally worn using the open-source software GIMP 2.8. The simulated wear consisted of removing all the enamel that was above the horizontal line that crosses over the dentine horn of the protoconid.

Each molar was reconstructed using the polynomial regression POL-PR. A detailed description of how to automatically place the regression plot over the worn tooth can be read in SOM Text S4, but see also SOM Video S1. Protoconid occlusal outlines were also reconstructed following the instructions in Guatelli-Steinberg and Reid (2008) and Smith, Martin, and Leakey (2003), and Smith et al. (2006a, 2009, 2012) (Methods 1 and 2, respectively). The former study follows the contour of each side of the tooth cusp, projecting them proximally until both sides met, while the latter studies reconstruct the molars based on the profiles of unworn teeth. Concerning Method 2, as they reconstruct worn teeth using an unworn tooth of the same tooth type, we selected one random M1 and one random M2 from the subsample

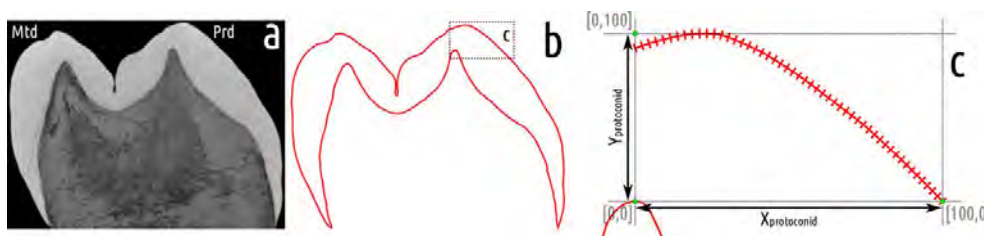


FIGURE 2 Raster-to-vector conversion of the reference plane and division of the enamel contour in segments. (a) Microtomographic reference plane of a M₂. Mtd = Metaconid; Prd = Protoconid. (b) Vector graphic of the enamel contour using Inkscape 0.91. (c) *Xprotoconid* and *Yprotoconid* define the region of the protoconid divided in 50 segments (51 points at equal distances). It is used to perform the polynomial regression POL-PR

MODESTO-MATA ET AL.

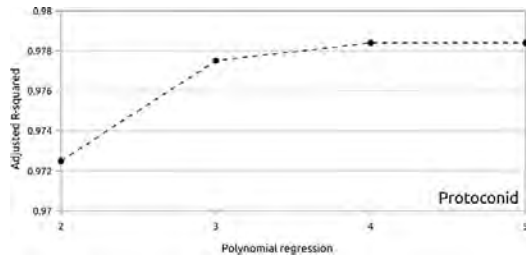


FIGURE 3 Variation of adjusted R-squared depending on the degrees of the polynomial regression equation used to obtain POL-PR

of 21 molars to reconstruct either the M1s or the M2s that were digitally worn.

2.3.3 | Variables and interobserver error

We measured the cuspal enamel thickness of the protoconid (CET) and the crown height of the protoconid (CH) in the reconstructed teeth. Then, we compared the real value of the original image of the teeth with the values obtained after using the different reconstruction methods (POL-PR, Methods 1 and 2).

For CET, we estimated the location of the first perikyma in nine molars of this study. The first perikyma was placed on average at 9.43° from the cusp tip of the protoconid distally (toward the cervix) (supporting information Text S5 and Figure S1).

The validation process was carried out in each tooth by four coauthors of this study (CG, LMF, YQ, RG), who measured the two variables (CET, CH) in the validation subsample of five molars using the three methods of reconstruction (POL-PR, Method 1, Method 2) and they also measured the original variables in the unworn microCT planes. Interobserver error was also evaluated.

2.4 | Comparison of the polynomial regressions of M1 + M2 vs. M1/M2

One important question is whether or not the polynomial regression of both lower molars (M1 + M2) is more accurate when estimating CET and CH, instead of performing separate regressions for each tooth type. For this purpose, we divided the two subsamples per molar type. On the one hand, we obtained the eight M1s to perform the polynomial regression that was employed to reconstruct the protoconid of the two remaining M1s of the validation sample. On the other hand, 13 M2s were used to get the polynomial regression that will be used to reconstruct the remaining three M2s. Two coauthors measured the estimated and real values of CET and CH (MM-M, CG).

3 | RESULTS

The subsample of $n = 21$ molars was used to calculate the polynomial regression POL-PR. This is a 4th degree polynomial regression, with $P < .0000$ and adjusted R-squared = 0.9784) (supporting information Table S1 and Figure 3). Figure 3 represents the change of the adjusted R-squared depending of the degrees of the polynomial regression.

To evaluate whether the subsample of 21 molars comprises a sufficiently high number of molars to generate a polynomial regression that remain unmodified with the inclusion/removal of new molars, we randomly assigned one number (1-21) to each molar. We then generated 21 polynomial regressions, consecutively adding one molar per regression and observing its effect on the curves. We repeated this process for the 8 M1s and the 13 M2s separately. All these regressions are represented in Figure 4. A common pattern observed in all regressions is that the curves tend to stabilize as the number of molars in the polynomial regressions increases. In the case of the M1s, after the 6th molar the curve tends to be stable at the points where CH and CET are

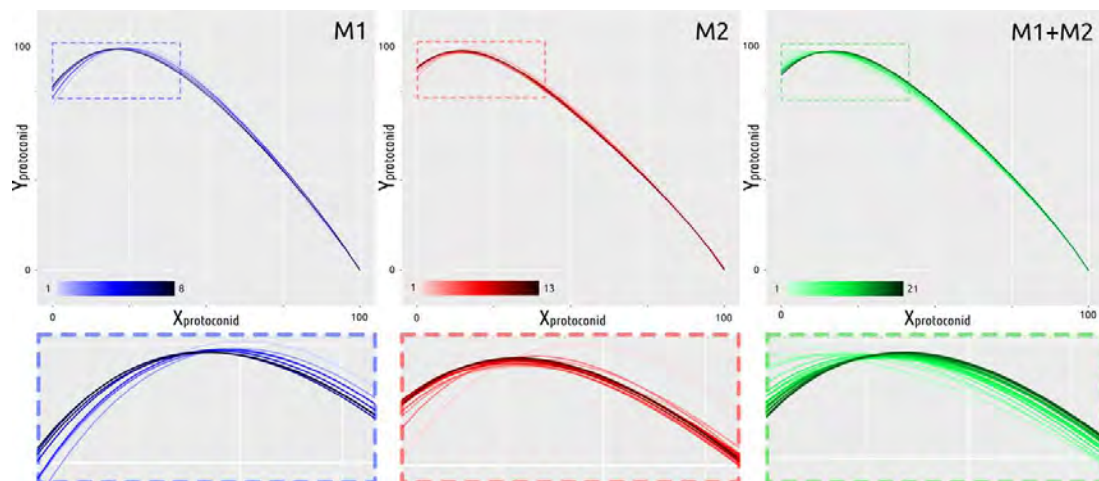


FIGURE 4 The curvature of the polynomial regression becomes more stable as the number of molars increases in the combined sample of M1 and M2 (right, green), and also in the curvatures for the M1 (left, blue) and M2 (center, red) separately. A detailed section of each group can be seen below the complete charts. In all parts of the figure, the darker the colour of the scale is, the more number of molars included in the polynomial regression

measured. This occurs after the 9th molar in the M2s and after the 16th molar in the mixed sample. Looking at the last three polynomial regressions (the ones that represent 19, 20, and 21 molars), we observe that their patterns of curvature are identical and indistinguishable. This means that POL-PR is resistant to significant changes of its curvature with $n = 21$ molars, which implies that it can be used as a model to test its usefulness when reconstructing the morphology of the protoconid.

Table 2 shows the descriptive statistics of the interobserver error of both CET and CH variables, including means and standard deviations of estimated and real values per molar. This data evidences the differences that are present when comparing different reconstruction methodologies. POL-PR presents less standard deviation values than the other two methodologies in both CET and CH, with the exception of CET (M3) and CH (M1). In these two cases, the standard deviations between POL-PR and the closest methodology are very narrow. The differences between the mean of the real values and the means of the

reconstruction methodologies exhibit that POL-PR best reconstruct three out of five molars for both CET and CH variables.

Shapiro-Wilk tests were performed to test normality distribution for both variables (CET and CH) and molars (Table 2). Except for POL-PR (M2) and Real (M1) that were nonnormal distributed ($P < .05$), the remaining variables and molars resulted to be normal distributed. We also tested equality of variances by performing Fisher tests two by two (Table 3). These tests demonstrate that POL-PR values compared to their real ones present the same variance ($P > .05$) in all molars. This fact also occurs for the Method 2 but it is not the case for Method 1, where some comparisons don't have the same variance as CET (M1, M2, M4) and CH (M2).

The interobserver error and the average percentage error between the real/estimated values of the variables (CET and CH) are represented in Figure 5. Percentage error has been calculated by applying this formula: $[(\text{mean_Method_X} - \text{mean_Real}) * 100 / \text{mean_Real}]$. Depending on the results of previous statistical tests (Shapiro-Wilk and

TABLE 2 Interobserver error descriptive statistics of CET and CH variables. Real measures and their estimates using the three reconstruction methodologies (POL-PR, Methods 1 and 2) over the five molars of the validation subsample are shown (M1–M5). Means and standard deviations (sd) were calculated, as well as *diff* [$\text{mean}(\text{POL-PR}/\text{Method 1}/\text{Method 2}) - \text{mean}(\text{Real})$] and *%error* [$(\text{mean}(\text{POL-PR}/\text{Method 1}/\text{Method 2}) - \text{mean}(\text{Real})) * 100 / \text{mean}(\text{Real})$]. To evaluate normality distribution, Shapiro-Wilk tests (W) were applied, marking with an asterisk (*) significant P -values ($P < .05$). Sample size in each row is $n = 4$.

		Descriptive statistics								Normality test			
		CET				CH				CET		CH	
		mean	sd	diff	%error	mean	sd	diff	%error	W	P-value	W	P-value
M1	Real	1.35	0.04	-	-	7.83	0.41	-	-	0.8299	.1675	0.7436	0.0336*
	POL-PR	1.39	0.04	0.04	+2.66	7.94	0.20	0.11	+1.40	0.9256	.5688	0.7625	0.0502
	Method 1	1.56	0.25	0.21	+15.32	8.17	0.35	0.35	+4.40	0.9758	.8769	0.7675	0.0555
	Method 2	1.45	0.11	0.10	+7.39	7.95	0.17	0.12	+1.52	0.9107	.4863	0.9980	0.9937
M2	Real	1.82	0.04	-	-	8.03	0.09	-	-	0.9317	.6046	0.9323	0.6079
	POL-PR	1.74	0.06	-0.07	-4.07	7.60	0.11	-0.43	-5.30	0.6574	.0033*	0.8314	0.1714
	Method 1	1.97	0.50	0.15	+8.51	8.51	0.92	0.48	+6.00	0.9528	.7338	0.9400	0.6544
	Method 2	1.47	0.10	-0.35	-19.30	7.34	0.20	-0.69	-8.60	0.9667	.8212	0.8768	0.3253
M3	Real	1.08	0.06	-	-	7.83	0.22	-	-	0.9226	.5517	0.9165	0.5173
	POL-PR	1.31	0.10	0.23	+21.38	7.88	0.23	0.05	+0.67	0.9424	.6688	0.9491	0.7104
	Method 1	1.33	0.08	0.24	+22.42	7.90	0.37	0.08	+0.97	0.9124	.4952	0.9024	0.4428
	Method 2	1.07	0.12	-0.02	-1.43	7.38	0.26	-0.45	-5.76	0.9047	.4548	0.8593	0.2576
M4	Real	1.45	0.08	-	-	7.95	0.19	-	-	0.8280	.1626	0.9111	0.4882
	POL-PR	1.27	0.06	-0.18	-12.28	7.48	0.15	-0.47	-5.92	0.9958	.9847	0.9039	0.4509
	Method 1	1.57	0.58	0.12	+8.50	7.83	0.60	-0.12	-1.52	0.9819	.9132	0.9867	0.9399
	Method 2	1.21	0.22	-0.24	-16.54	7.64	0.29	-0.30	-3.80	0.9940	.9769	0.9464	0.6935
M5	Real	1.77	0.06	-	-	8.93	0.14	-	-	0.8162	.1347	0.7739	0.0631
	POL-PR	1.59	0.07	-0.18	-10.07	8.38	0.13	-0.55	-6.20	0.9007	.4347	0.9638	0.8027
	Method 1	1.95	0.29	0.18	+10.26	8.72	0.51	-0.21	-2.39	0.9725	.8571	0.9848	0.9293
	Method 2	1.56	0.20	-0.21	-11.76	8.53	0.13	-0.40	-4.47	0.9533	.7368	0.7913	0.0875

TABLE 3 Statistical tests and *P*-values to compare equality of variances (Fisher tests) and equality of means/medians (t-tests, Welch tests and Mann-Whitney tests, represented as t/Welch/MW) performed between real measurements of CET and CH and their estimates employing the three reconstruction methodologies (POL-PR, Methods 1 and 2). These tests were applied for every molar of the validation subsample (M1-M5). Significant statistical differences ($P < .05$) have been pointed out by using the asterisk symbol (*). Sample size in all tests was $n = 4$. F and W/t represents the value of the functions. T-tests were mainly applied, but (a) and (b) indicates that Welch tests and Mann-Whitney tests were employed, respectively

CET		Real		t/Welch/MW	
		Fisher		W/t	
		<i>F</i>	<i>P-value</i>		<i>P-value</i>
M1	POL-PR	1.0468	.9709	1.3896	0.2140
	Method 1	47.9320	.0099*	1.6362 ^a	0.1967
	Method 2	0.1122	.1054	-1.7540	0.1300
M2	POL-PR	2.1162	.5539	2.0000 ^b	0.1102
	Method 1	130.5600	.0022*	0.6113 ^a	0.5836
	Method 2	0.1949	.2124	6.4187	0.0007*
M3	POL-PR	3.2273	.3616	4.0729	0.0066*
	Method 1	2.2073	.5323	4.9031	0.0027*
	Method 2	0.2123	.2354	0.2347	0.8223
M4	POL-PR	0.5108	.5951	-3.6485	0.0107*
	Method 1	54.0790	.0083*	0.4184 ^a	0.7029
	Method 2	0.1262	.1230	2.0220	0.0897
M5	POL-PR	1.3575	.8076	-3.6805	0.0103*
	Method 1	20.8030	.0329*	1.2340 ^a	0.2980
	Method 2	0.0951	.0846	1.9467	0.0990
CH					
M1	POL-PR	0.2420	.2743	7.0000 ^b	0.8857
	Method 1	0.7228	.7960	13.0000 ^b	0.2000
	Method 2	6.2123	.1678	8.0000 ^b	1.0000
M2	POL-PR	1.4548	.7655	-5.9639	0.0010*
	Method 1	102.7600	.0032*	1.0381 ^a	0.3742
	Method 2	0.2052	.2260	6.2528	0.0008*
M3	POL-PR	1.1353	.9194	0.3317	0.7514
	Method 1	2.9899	.3924	0.3541	0.7354
	Method 2	0.6955	.7725	2.6791	0.0366*
M4	POL-PR	0.5920	.6773	-3.9145	0.0079*
	Method 1	10.0420	.0900	-0.3809	0.7164
	Method 2	0.4331	.5098	1.7438	0.1318
M5	POL-PR	0.9646	.9770	-5.8081	0.0011*
	Method 1	13.9430	.0576	-0.8129	0.4473
	Method 2	1.1052	.9364	4.2475	0.0054*

Fisher), new statistical tests were carried out to compare means/medians in all molars between real and estimated values in both CET and CH variables. Thus, Welch tests, Mann-Whitney tests and t tests were applied accordingly (Table 3). All reconstruction methodologies display significant statistical differences in some variables and molars when they are compared to the real values. Due to POL-PR is characterized by narrower standard deviations respect to the other methods, it is understandable that slightly over- and underestimates would imply statistical significant differences in their means/medians. Moreover, the probability of finding statistically nonsignificant differences increases when the variance is wider (as is the case of Methods 1 and 2).

Combining all five molars of the validation subsample, the average percentage error for the methods based on the polynomial regression (POL-PR) is shown in Table 4. CET tends to be -2.17 underestimated using POL-PR, with a 95% confidence interval of -4.60% and 0.74%. CH tends to be underestimated by -3.18% using POL-PR, with a confidence interval of -3.77% and -2.54%.

The polynomial regressions and associated prediction intervals for M1s and M2s can be seen in Figure 6. There is a high degree of overlap between molar positions. M2s acquire its maximum crown height in a slightly more buccal position compared to the same point in M1s. Crown heights and cuspal enamel thicknesses of the validation subsample have been measured depending on their molar position. Percentage errors between real and estimated measurements of CET and CH can be seen in Table 5. Applying the polynomial regression of the M1 to the two M1s of the validation subsample, the mean percentage error in respect of their real values in CET is -9.48%. Applying the same protocol to the M2s yields a value of +4.11%. For crown heights, these values are -3.88% and -2.52% for the M1s and M2s, respectively.

Our results indicate that molar-specific polynomial regressions applied separately to M1s and M2s do not considerably improve the estimates obtained from the regression equation made by combining M1s and M2s. For instance, mean percentage error using the latter regression for CET is -2.17%, which is a lower percentage error than the values from the molar-specific regressions. In CH these differences are minimal, as the mean percentage error is -3.18% using the polynomial regression of both molars, and -3.88 and -2.52 using the regression equation of the M1s and M2s, respectively. We have therefore considered the regression that is formed by merging both molars as the best proxy to estimate CET and CH in both M1s and M2s.

4 | DISCUSSION

In paleoanthropology, fossil teeth with complete and unworn crowns are relatively scarce. However, these teeth are extremely valuable for studies of either the external morphology (Gómez-Robles et al., 2008; Gómez-Robles, de Bermúdez de Castro, Martínón-Torres, & Prado-Simón, 2011a; Gómez-Robles, Martínón-Torres, Bermúdez de Castro, Prado-Simón, & Arsuaga, 2011b; Martínón-Torres, Bermúdez de Castro, Gómez-Robles, Prado-Simón, & Arsuaga, 2012; Martínón-Torres

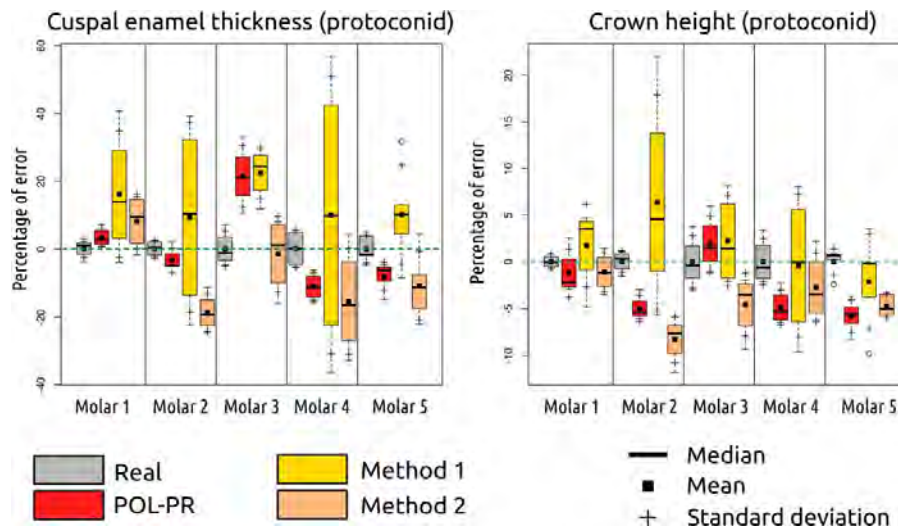


FIGURE 5 Box and whisker chart of the percentage error estimated by four coauthors for each variable and molar of the validation subsample ($n = 5$). The three methodologies described in the text (POL-PR, Method 1, Method 2) were used to reconstruct the contour of the protoconid enamel surface

et al., 2006) or the internal morphology of molar teeth (Martínez de Pinillos et al., 2014; Martínón-Torres et al., 2014). Nondestructive methods, either synchrotron or microcomputed tomography are capable of taking very accurate 2-D and 3-D measurements of teeth in comparison to physical sections (Kono, 2004; Olejniczak, Tafforeau, Feeny, & Martin, 2008b).

In order to measure many dental variables in worn teeth (such as cuspal enamel thickness, crown height, relative enamel thickness, etc.) a reconstruction of the missing parts is required. Therefore, the accuracy of the method employed to make the reconstructions is very important as it can over- or underestimate the measurements, which can in turn lead to taxonomic, phylogenetic, physiological and age-at-death misclassifications (Dean & Reid, 2001; Guatelli-Steinberg & Reid, 2008; Guatelli-Steinberg, Reid, & Bishop, 2007; Lacruz & Bromage, 2006; Lacruz, Rozzi, & Bromage, 2006; Martin, 1983, 1985; Reid et al., 2008; Smith et al., 2006a,b, 2010; Suwa & Kono, 2005).

Here we have developed a new methodology based on polynomial regression equations to accurately reconstruct worn molars cusps. The polynomial regression to reconstruct the protoconid of lower molars, POL-PR, is employed to estimate cuspal enamel thickness and crown height of the protoconid. Not only are these variables more accurately measured, but also other variables that depend on them might be improved, such as enamel formation times and enamel extension rates

TABLE 4 Means of the percentage errors (%) of each variable (CET and CH) employing the three reconstruction methodologies (POL-PR, Methods 1 and 2)

	POL-PR	Method 1	Method 2
CET	-2.17	+12.17	-9.56
CH	-3.18	+1.40	-4.25

(Dean, 2009; Dean & Reid, 2001; Guatelli-Steinberg & Reid, 2008; Guatelli-Steinberg, Floyd, Dean, & Reid, 2012; Lacruz, 2007; Lacruz, Dean, Ramirez-Rozzi, & Bromage, 2008; Reid & Dean, 2006; Smith et al., 2010). In order to evaluate the accuracy of our methodology, we also reconstructed the same teeth applying the methods previously described by other authors.

The results demonstrate that the new methodology described here shows less interobserver variation than the two previously described methods, whose procedures remain unvalidated (Guatelli-Steinberg & Reid, 2008; Reid & Dean, 2006; Smith et al., 2012).

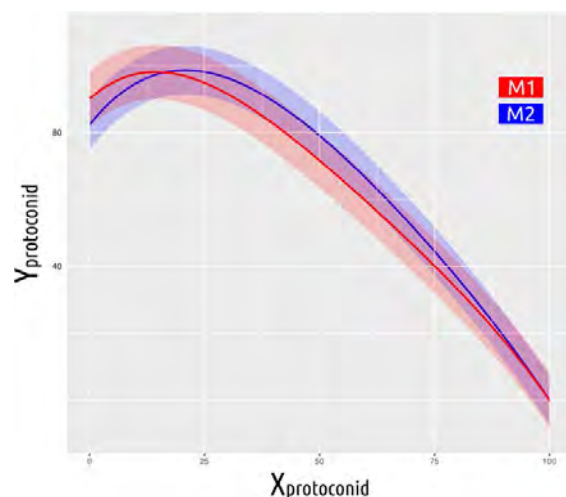


FIGURE 6 Polynomial regressions for the M1s (red) and M2s (blue)

TABLE 5 Percentage Errors (%) of Real Crown Heights (CH) and Cuspal Enamel Thicknesses (CET) Their Respective Estimates Using the Molar-Specific Polynomial Regressions (M1s or M2s)

	M1 polynomial regression		M2 polynomial regression		
	Molar 3 (M1)	Molar 4 (M1)	Molar 1 (M2)	Molar 2 (M2)	Molar 5 (M2)
CET	+8.38	-22.81	+7.93	+4.11	+1.19
CH	-0.65	-7.07	+0.88	-4.27	-3.92
Mean CET	-9.48		+4.11		
Mean CH	-3.88		-2.52		

The methodology that displays the highest degree of interobserver variation is that described as Method 1. The fact that these values are so different from what is termed by us as Method 2 is because the latter involves the real contour of a tooth and the former does not. However, both of these methods involve high degrees of subjectivity. In some particular cases, we observed that the measurements obtained through these methodologies fit better with the real value compared with those obtained using the polynomial regression equations. However, the interobserver variation in these methodologies is very wide, and so obtaining such apparently good estimates might well be explained by random and arbitrary effects. It is highly likely that the dispersion and variance of the measurements were different with the inclusion of new observers in the estimation of these variables. Compared to the interobserver error apparent when using the methodologies described by Methods 1 and 2, our own methodology shows the lowest variation and the results also fall closer to the known values. The polynomial regression equations generated here are an attempt to establish for the first time a new methodology where the procedure for reconstructing worn tooth is standardized and comparable.

A further point to note is that the interobserver variation documented using the polynomial regression equation described here is not statistically different to the interobserver variation of the real measurements made from the unworn teeth. This suggests that the new methodology is highly uniform and homogeneous, and is easily reproducible by researchers/observers. When reconstructing these dental variables using this new methodology, we recommend also calculating the 95% confidence intervals and/or prediction intervals. Hence, in each of these ways we feel our method significantly improves upon previous methods when reconstructing specific important dental variables affected by cuspal wear.

Although the estimations of CET and CH using POL-PR are valuable, we acknowledge that more *H. sapiens* teeth are necessary to extend its validity. Furthermore, it has also been stated that differences exist in the enamel thickness in different populations from all around the globe and among hominin species (Grine, 2005; Olejniczak et al., 2008a; Smith et al., 2012; Suwa & Kono, 2005). To what extent the inclusion of different populations of modern humans affects the polynomial regression remains unknown. More studies should be focused on this issue, as the knowledge of the protoconid morphology and how it varies from one population/species to another that together offer an unique opportunity to improve this methodology.

Reconstructing crown heights accurately might be useful to estimate the percentage of enamel that has been lost. Their respective worn deciles and perikymata number can therefore be evaluated. As the first deciles of the crown height, which correspond to the ones that are closer to the cusp tip of the enamel, present lower number of perikymata counts compared to the most cervical deciles (Dean & Reid, 2001; Guatelli-Steinberg & Reid, 2008; Reid & Dean, 2006), we would expect this new methodology to be sufficiently capable of significantly reducing the range of variation of crown formation times in slightly worn molars. However, we acknowledge that its validity in assessing the total number of perikymata and crown formation times must be quantified in future studies.

In conclusion, this new methodology designed to reconstruct slightly worn lower permanent molars has clear advantages over other methods. First, it is easily reproducible, allowing an increasing numbers of teeth to be included in studies of dental development with greater confidence. Second, it shows a high degree of accuracy when reconstructing the contours of worn cuspal enamel. Third, associated estimation errors can be determined. Fourth, it can be used for both M1 and M2 lower molars of *H. sapiens*. Fifth, the new estimates would be comparable among different authors following this methodology. Sixth, it uses mainly open-source software. Seventh, it greatly reduces the operator-dependent procedures in order to drastically reduce the bias.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported with funding from the Dirección General de Investigación of the Spanish Ministerio de Educación y Ciencia (MEC) and Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO), Project No. CGL2012-38434-C03-01/02/03, CGL2015-65387-C3-3-P, and 2014 SGR 900 Group of Analyses on Socio-ecological Processes, Cultural Changes and Population dynamics during Prehistory (GAPS) of the Generalitat de Catalunya. We also express thanks for the support of Acción Integrada España Francia (HF2007-0115); Consejería de Educación de Junta de Castilla y León (CEN074A12-2) and The Leakey Foundation through the personal support of Gordon Getty (2013) and Dub Crook (2014, 2015) to one of the authors (MM-T). MM, CG and MMP research has been supported by a predoctoral grant of the Junta de Castilla y León (BOCYL-D-30122013-33 and BOCYL-D-20052013-14) cofinanced by European Social Funds through the Consejería de Educación, and economic support by the Atapuerca Foundation. LMF has

a Post-Doctoral Grant from the Fundación Atapuerca. Acknowledgement to the Cáceres Museum and Extremadura Government for their permission to study Maltravieso materials, as well as to José Miguel Carretero. Without the remarkable participation of the Atapuerca and EPPEX teams, this work would have never been possible to carry through. We want also to express our gratitude to Cova dels Galls Carboners and Cova de la Guineu excavation teams. The mCT scanner of the dental collection was performed in the Microscopy Laboratory at CENIEH facilities. We are especially grateful to the referees and the Associated Editor for their comments and suggestions, which have greatly improved the paper.

REFERENCES

- Alreck, P. L., & Settle, R. B. (2003). *The survey research handbook* (3rd ed.). Boston: McGraw-Hill Education.
- Benazzi, S., Panetta, D., Fornai, C., Toussaint, M., Gruppioni, G., & Hublin, J.-J. (2014). Technical Note: Guidelines for the digital computation of 2D and 3D enamel thickness in hominoid teeth. *American Journal of Physical Anthropology*, *153*, 305–313.
- Callejo, S. C. (1958). *La cueva prehistórica del maltravieso, junto a cáceres*. Cáceres: Publicaciones de la Biblioteca Pública de la Ciudad.
- Carbonell, E., Canals, A., Saucedo, I., Barrero, N., Carbajo, Á., Díaz, Ó., ... Falguères, C. (2005). La grotte de Santa Ana (Cáceres, Espagne) et l'évolution technologique au Pléistocène dans la Péninsule ibérique. *L'Anthropologie*, *109*, 267–285.
- Cerrillo, C. E., & González, C. A. (2007). *Cuevas para la eternidad: sepulcros prehistóricos de la provincia de cáceres*. Mérida: Asamblea de Extremadura.
- Dean, C. (2009). Extension rates and growth in tooth height of modern human and fossil hominin canines and molars. In T. Koppe, G. Meyer, K. W. Alt, A. Brook, M. C. Dean, I. Kjaer, J. R. Lukacs, B. H. Smith, M. F. Teaford (Eds.), *Frontiers of oral biology* (Vol. 13, pp. 68–73). Basel: KARGER.
- Dean, M. C., & Reid, D. J. (2001). Perikymata spacing and distribution on hominid anterior teeth. *American Journal of Physical Anthropology*, *116*, 209–215.
- Dean, C., Leakey, M. G., Reid, D., Schrenk, F., Schwartz, G. T., Stringer, C., & Walker, A. (2001). Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins. *Nature*, *414*, 628–631.
- FitzGerald, C. M., & Rose, J. C. (2008). Reading between the lines: Dental development and subadult age assessment using the microstructural growth markers of teeth. In M. A. Katzenberg and S. R. Saunders (Eds.), *Biological anthropology of the human skeleton* (2nd ed., pp. 237–263). New York, N. Y.: Wiley Liss.
- Gómez-Robles, A., de Bermúdez de Castro, J. M., Martínón-Torres, M., & Prado-Simón, L. (2011a). Crown size and cusp proportions in *Homo antecessor* upper first molars. A comment on Quam et al. 2009. *Journal of Anatomy*, *218*, 258–262.
- Gómez-Robles, A., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J. M., Prado, L., Sarmiento, S., & Arsuaga, J. L. (2008). Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene *Homo*. *Journal of Human Evolution*, *55*, 627–638.
- Gómez-Robles, A., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J. M., Prado-Simón, L., & Arsuaga, J. L. (2011b). A geometric morphometric analysis of hominin upper premolars. Shape variation and morphological integration. *Journal of Human Evolution*, *61*, 688–702.
- Gómez-Sánchez, D., Olalde, I., Pierini, F., Matas-Lalueza, L., Gigli, E., Lari, M., ... Lalueza-Fox, C. (2014). Mitochondrial DNA from El Mirador Cave (Atapuerca, Spain) reveals the heterogeneity of chalcolithic populations. *PLoS ONE*, *9*, e105105.
- Grine, F. E. (2005). Enamel thickness of deciduous and permanent molars in modern *Homo sapiens*. *American Journal of Physical Anthropology*, *126*, 14–31.
- Guatelli-Steinberg, D., & Reid, D. J. (2008). What molars contribute to an emerging understanding of lateral enamel formation in Neandertals vs. modern humans. *Journal of Human Evolution*, *54*, 236–250.
- Guatelli-Steinberg, D., Floyd, B. A., Dean, M. C., & Reid, D. J. (2012). Enamel extension rate patterns in modern human teeth: Two approaches designed to establish an integrated comparative context for fossil primates. *Journal of Human Evolution*, *63*, 475–486.
- Guatelli-Steinberg, D., Reid, D. J., & Bishop, T. A. (2007). Did the lateral enamel of Neandertal anterior teeth grow differently from that of modern humans?. *Journal of Human Evolution*, *52*, 72–84.
- Hillson, S. (1996). *Dental anthropology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kono, R. T. (2004). Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: New insights based on a 3-dimensional whole crown perspective. *Anthropological Science*, *112*, 121–146.
- Kono, R. T., & Suwa, G. (2005). Effects of molar crown orientation to measures of lateral enamel thickness in the mesial cusp section. *Bulletin of the National Science Museum. Series B*, *31*, 11–22.
- Lacruz, R. S. (2007). Enamel microstructure of the hominid KB 5223 from Kromdraai, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, *132*, 175–182.
- Lacruz, R. S., & Bromage, T. G. (2006). Appositional enamel growth in molars of South African fossil hominids. *Journal of Anatomy*, *209*, 13–20.
- Lacruz, R. S., Dean, M. C., Ramirez-Rozzi, F., & Bromage, T. G. (2008). Megadontia, striae periodicity and patterns of enamel secretion in Plio-Pleistocene fossil hominins. *Journal of Anatomy*, *213*, 148–158.
- Lacruz, R. S., Rozzi, F. R., & Bromage, T. G. (2006). Variation in enamel development of South African fossil hominids. *Journal of Human Evolution*, *51*, 580–590.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Debénath, A., Mazurier, A., Tournepiche, J.-F., Birch, W., & Dean, M. C. (2006). How Neanderthal molar teeth grew. *Nature*, *444*, 748–751.
- Mahoney, P. (2008). Intraspecific variation in M1 enamel development in modern humans: Implications for human evolution. *Journal of Human Evolution*, *55*, 131–147.
- Martin, L. (1985). Significance of enamel thickness in hominid evolution. *Nature*, *314*, 260–263.
- Martin, L. B. (1983). *The relationships of the later miocene hominoidea*. London: University College London.
- Martínez de Pinillos, M., Martínón-Torres, M., Skinner, M. M., Arsuaga, J. L., Gracia-Téllez, A., Martínez, I., ... Bermúdez de Castro, J. M. (2014). Trigonid crests expression in Atapuerca-Sima de los Huesos lower molars: Internal and external morphological expression and evolutionary inferences. *Comptes Rendus Palevol*, *13*, 205–221.
- Martínón-Torres, M., Bastir, M., Bermúdez de Castro, J. M., Gómez, A., Sarmiento, S., Muela, A., & Arsuaga, J. L. (2006). Hominin lower second premolar morphology: Evolutionary inferences through geometric morphometric analysis. *Journal of Human Evolution*, *50*, 523–533.
- Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J. M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., & Arsuaga, J. L. (2012). Morphological description

MODESTO-MATA ET AL.


WILEY | 11

- and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Journal of Human Evolution*, 62, 7–58.
- Martinón-Torres, M., Martínez de Pinillos, M., Skinner, M. M., Martín-Francés, L., Gracia-Téllez, A., Martínez, I., ... Bermúdez de Castro, J. M. (2014). Talonid crests expression at the enamel–dentine junction of hominin lower permanent and deciduous molars. *Comptes Rendus Palevol*, 13, 223–234.
- Molnar, S. (1971). Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *American Journal of Physical Anthropology*, 34, 175–190.
- Morales, J. I., Cebrià, A., Mestres, J., Oms, F. X., & Allué, E. (2013). La Cova de la Guineu. 12.000 anys de presència humana a les capçaleres del Foix. III Monogr Foix:172–183.
- Muñoz, L., & Canals, A. (2008). Nuevos restos humanos hallados en la cueva de Maltravieso. In P. Sanabria Marcos (Ed). *El mensaje de maltravieso 50 años después (1956–2006)* (Vol. 8, pp. 205–207). Cáceres: Museo Provincial de Cáceres.
- Nanci, A. (2007). *Ten cate's oral histology: Development, structure, and function* (7th ed.). St. Louis, MO: Mosby.
- Olejniczak, A. J., & Grine, F. E. (2006). Assessment of the accuracy of dental enamel thickness measurements using microfocal X-ray computed tomography. *The Anatomical Record. Part A, Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 288A, 263–275.
- Olejniczak, A. J., Gilbert, C. C., Martin, L. B., Smith, T. M., Ulhaas, L., & Grine, F. E. (2007). Morphology of the enamel–dentine junction in sections of anthropoid primate maxillary molars. *Journal of Human Evolution*, 53, 292–301.
- Olejniczak, A. J., Smith, T. M., Skinner, M. M., Grine, F. E., Feeney, R. N. M., Thackeray, J. F., & Hublin, J. J. (2008a). Three-dimensional molar enamel distribution and thickness in Australopithecus and Paranthropus. *Biological Letters*, 4, 406–410.
- Olejniczak, A. J., Tafforeau, P., Feeney, R. N. M., & Martin, L. B. (2008b). Three-dimensional primate molar enamel thickness. *Journal of Human Evolution*, 54, 187–195.
- Reid, D. J., & Dean, M. C. (2006). Variation in modern human enamel formation times. *Journal of Human Evolution*, 50, 329–346.
- Reid, D. J., Guatelli-Steinberg, D., & Walton, P. (2008). Variation in modern human premolar enamel formation times: Implications for Neandertals. *Journal of Human Evolution*, 54, 225–235.
- Saunders, S. R., Chan, A. H. W., Kahlon, B., Kluge, H. F., & FitzGerald, C. M. (2007). Sexual dimorphism of the dental tissues in human permanent mandibular canines and third premolars. *American Journal of Physical Anthropology*, 133, 735–740.
- Smith, T. M., Martin, L. B., & Leakey, M. G. (2003). Enamel thickness, microstructure and development in *Afropithecus turkanensis*. *Journal of Human Evolution*, 44, 283–306.
- Smith, T. M., Olejniczak, A. J., Kupczik, K., Lazzari, V., De Vos, J., Kullmer, O., ... Tafforeau, P. (2009). Taxonomic assessment of the Trinil molars using non-destructive 3D structural and development analysis. *PaleoAnthropology*, 2009, 117–129.
- Smith, T. M., Olejniczak, A. J., Tafforeau, P., Reid, D. J., Grine, F. E., & Hublin, J. (2006a). Molar crown thickness, volume, and development in South African Middle Stone Age humans. *South African Journal of Science*, 102, 513.
- Smith, T. M., Olejniczak, A. J., Zermeno, J. P., Tafforeau, P., Skinner, M. M., Hoffmann, A., ... Hublin, J.-J. (2012). Variation in enamel thickness within the genus Homo. *Journal of Human Evolution*, 62, 395–411.
- Smith, T. M., Reid, D. J., & Sirianni, J. E. (2006b). The accuracy of histological assessments of dental development and age at death. *Journal of Anatomy*, 208, 125–138.
- Smith, T. M., Tafforeau, P., Reid, D. J., Pouech, J., Lazzari, V., Zermeno, J. P., ... Hublin, J.-J. (2010). Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 20923–20928.
- Suwa, G., & Kono, R. T. (2005). A micro-CT based study of linear enamel thickness in the mesial cusp section of human molars: Reevaluation of methodology and assessment of within-tooth, serial, and individual variation. *Anthropological Science*, 113, 273–289.
- Xing, S., Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J. M., Wu, X., & Liu, W. (2015). Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China. *American Journal of Physical Anthropology*, 156, 224–240.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article.

SOM Table S1. Regression equations based on 21 molars to reconstruct the upper part of the enamel (POL-PR).

SOM Figure S1. (Above) Isosurface of one molar (6.0.0). The horizontal green line represents the plane of reference (see main text for further details). The red vertical line indicates the position of the first perikyma. (Below) Graphic definition of the angle between the enamel tip, the first perikyma (red point) and dentine horn tip.

SOM Figure S2. Polynomial regression and 99% confidence interval of POL-PR. It is based on the contour of 21 molars. Vertical blue line represents maximum heights. Relative coordinates are represented in their own corners.

SOM Video S1. Visual representation in Inkscape of how to reconstruct the protoconid enamel using the POL-PR polynomial regression equation. The vector graphic is SOM Figure S2, which is in PDF format. Spreadsheet is SOM Excel S1.

How to cite this article: Modesto-Mata M, García-Campos C, Martín-Francés L, et al. New methodology to reconstruct in 2-D the cuspal enamel of modern human lower molars. *Am J Phys Anthropol*. 2017;00:1–11. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23243>

10.2 Capítulos de libros

10.2.1 Capítulo 1

- **Modesto-Mata M**, Dean CM, Gracia A, Martín-Torres M, Martín-Francés L, Guatelli-Steinberg D, Reid D, Martínez I, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM. 2014. *Estudio comparado de los perikymata en los dientes del homínido XVIII de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) / Comparative study of perikymata in the teeth of hominin XVIII from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca)*. In: Alonso S, Hervella M, Izagirre N, Peña JÁ, Rebató E, de la Rúa C, editors. *La investigación en Antropología Física: una mirada al futuro*. Bilbao: Universidad del País Vasco. p 467–480.

Resumen

El tiempo de formación y desarrollo del esmalte imbricacional de los neandertales y de los humanos modernos, medido mediante el conteo de perikymata, ha sido objeto de debate en los últimos diez años. Además, apenas se tiene información sobre los homínidos del Pleistoceno Medio e Inferior. En este trabajo preliminar se presentan el conteo de perikymata de la dentición permanente del individuo XVIII de la Sima de los Huesos (Pleistoceno Medio, Sierra de Atapuerca) mediante el microscopio electrónico de barrido ambiental. La comparación entre los antímeros del homínido XVIII muestran diferencias estadísticas significativas en el conteo de perikymata para el incisivo lateral (I2), tercer premolar (P3) y segundo molar (M2) inferiores. Las posibles explicaciones de estos resultados se discuten en este trabajo. Con la excepción del P3 inferior izquierdo, el resto de dientes presentan un número promedio de perikymata situado en el rango de variación de la especie *Homo neanderthalensis*. Asumiendo que el homínido XVIII presenta una periodicidad similar a la de los neandertales para la formación de los perikymata se concluye que no existirían diferencias en los tiempos de formación del esmalte imbricacional entre estos homínidos y los de la Sima de los Huesos de la Sierra de Atapuerca.

**ESTUDIO COMPARADO DE LOS PERIKYMATA EN LOS
DIENTES DEL HOMININO XVIII DE LA SIMA DE LOS HUESOS
(SIERRA DE ATAPUERCA)**

**COMPARATIVE STUDY OF PERIKYMATA IN THE TEETH OF
HOMININ XVIII FROM SIMA DE LOS HUESOS
(SIERRA DE ATAPUERCA)**

**Modesto-Mata, M.^{1,2} ; Dean, C.³; Gracia, A.^{4,5}; Martín-Torres, M.¹; Martín-Francés, L.¹; Guatelli-Steinberg, D.⁶; Reid D.⁷; Martínez, I.^{4,5}; Arsuaga, J.L.⁵,
Bermúdez de Castro, J.M.¹**

Contactar con:

Modesto-Mata, Mario

CENIEH, Paseo Sierra de Atapuerca 3 09002 Burgos
email: paleomariomm@gmail.com

Resumen

El tiempo de formación y desarrollo del esmalte imbricacional de los neandertales y de los humanos modernos, medido mediante el contaje de perikimata, ha sido objeto de debate en los últimos diez años. Además, apenas se tiene información sobre los homínidos del Pleistoceno Medio e Inferior. En este

¹ Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3 09002 Burgos España.

² Equipo Primeros Pobladores de Extremadura (EPPEX), Casa de la Cultura Rodríguez Moñino, Avenida Cervantes s/n, 10003 Cáceres, España.

³ Department of Anatomy and Developmental Biology, University College London, Gower Street, London WC1E 6BT, UK.

⁴ Área de Paleontología. Depto. de Geografía y Geología. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares 28871, España.

⁵ Centro Mixto UCM-ISCIH de Evolución y Comportamiento Humanos. Avda. Monforte de Lemos, 5. Madrid 28029, España.

⁶ Department of Anthropology, The Ohio State University, Columbus, OH 43210, USA.

⁷ Department of Oral Biology, School of Dental Sciences, University of Newcastle upon Tyne, Framlington Place, Newcastle upon Tyne NE2 4BW, UK.

trabajo preliminar se presentan el conteo de perikymata de la dentición permanente del individuo XVIII de la Sima de los Huesos (Pleistoceno Medio, sierra de Atapuerca) mediante el microscopio electrónico de barrido ambiental. La comparación entre los antimeros del homínido XVIII muestran diferencias estadísticas significativas en el conteo de perikymata para el incisivo lateral (I2), tercer premolar (P3) y segundo molar (M2) inferiores. Las posibles explicaciones de estos resultados se discuten en este trabajo. Con la excepción del P3 inferior izquierdo, el resto de dientes presentan un número promedio de perikymata situado en el rango de variación de la especie *Homo neanderthalensis*. Asumiendo que el homínido XVIII presenta una periodicidad similar a la de los neandertales para la formación de los perikymata se concluye que no existirían diferencias en los tiempos de formación del esmalte imbricacional entre estos homínidos y los de la Sima de los Huesos de la Sierra de Atapuerca.

Palabras clave: Sima de los Huesos, perikymata, esmalte imbricacional, tiempo de formación de la corona.

Abstract

Differences between Neanderthals and modern humans for the lateral enamel formation times and development using perikymata counts have been intensely debated during the last decade. Furthermore, this information for hominin species of the Lower and Middle Pleistocene is limited. In this preliminary study, perikymata counts of the permanent dentition of hominin XVIII from Sima de los Huesos (Middle Pleistocene, Sierra de Atapuerca), using an environmental scanning electron microscope, are presented. The comparison between the antimeres of the Hominin XVIII shows statistical significant differences for the lower lateral incisor (I2), lower third premolar (P3) and lower second molar (M2). Possible reasons for these differences are discussed. With the exception of the left lower P3, the other tooth classes exhibit a mean number of perikymata placed in the range of variation of the species *Homo neanderthalensis*. Assuming that the hominin XVIII has a similar value of periodicity as the Neanderthals for the time of formation of perikymata, we conclude that there are not differences in lateral enamel formation times among these hominins and those of the Atapuerca-Sima de los Huesos site.

Keywords: Sima de los Huesos, perikymata, lateral enamel, crown formation times.

INTRODUCCIÓN

En los últimos años ha habido grandes esfuerzos para determinar si los neandertales y los humanos modernos presentan un patrón de desarrollo similar, obteniéndose unos resultados contradictorios (Ramírez Rozzi y Bermúdez de Castro,

2004; Guatelli-Steinberg et al., 2005; Macchiarelli et al., 2006; Smith et al., 2007, 2010, 2011; Guatelli-Steinberg y Reid, 2008). Sin embargo, todos los especialistas están de acuerdo en que ambas especies presentan un desarrollo somático más prolongado que *Australopithecus* y *Paranthropus*, cuyos desarrollos son similares a simios antropoideos (e.g. Bromage y Dean, 1985; Dean, 1986, 1995; Beynon y Dean, 1988), y que el chico de Nariokotome (KNM-WT 15000, Kenia 1,6 ma), del que se infiere que su desarrollo se ha incrementado respecto a *Australopithecus* y *Paranthropus* (Dean y Smith, 2009). A partir de este ejemplar y hasta los neandertales, el desarrollo somático inferido a partir del desarrollo dental y sus líneas de crecimiento, permanece prácticamente inexplorado.

Se ha descrito el patrón de desarrollo dental de los homínidos de la Sierra de Atapuerca, que incluye *H. antecessor* (0.95-0.85 millones de años) y *H. heidelbergensis* (0.6-0.4 millones de años) (Bermúdez de Castro et al., 1999, 2010; Bermúdez de Castro y Rosas, 2001). El patrón del desarrollo dental de los homínidos hallados en la Sierra de Atapuerca rellenan ese espacio temporal. En el presente trabajo se estudian los perikymata (la manifestación externa de las estrías de Retzius del esmalte) en los dientes permanentes del homínido XVIII del yacimiento pleistoceno de la Sima de los Huesos. Debido a que los homínidos de SH parecen ser una forma ancestral de los neandertales (Arsuaga et al., 1997; Martín-Torres et al., 2012), se han usado como comparación los datos de perikymata de esta especie.

MATERIAL Y MÉTODOS

El conteo de las líneas de crecimiento del esmalte superficial (perikymata) se ha realizado sobre la dentición del homínido XVIII de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca). Este individuo presenta todos los dientes permanentes y los cuatro segundos molares decíduos (dm2) (ver Figura 1).

Se ha categorizado el grado de desgaste de las diferentes piezas dentales siguiendo los criterios de Molnar (1971). El conteo de los perikymata se realizó a partir de secuencias de imágenes para cada diente unidas usando GIMP 2.8 y obtenidas usando el microscopio electrónico de barrido ambiental (Quanta 600, FEI) ubicado en el CENIEH (Burgos). Se usó la cara bucal de incisivos y caninos, la cúspide bucal de premolares y los protoconos/protocónidos de molares.

El conteo de los perikymata ha sido realizado por M.M. Los perikymata se han contabilizado un mínimo de 3 veces en cada uno de los dientes para estimar su promedio. Cuando la desviación estándar supera en un diente los 10 perikymata o se obtienen más de 20 perikymata de diferencia entre antímeros, se realiza una cuarta y hasta una quinta observación. Las diferencias entre antímeros se han contrastado con el test estadístico Mann-Whitney.

En algunos casos concretos, se ha sido calculado la altura de la corona y el grosor del esmalte aposicional a partir de microtomografías (microCT 80 SCANCO, CENIEH) y usando el software AMIRA v.5.3 (Mercury Computer Systems). La metodología seguida se ha basado en la publicada por Reid y Dean (2006).

Los promedios de perikymata del homínido XVIII se han comparado entre antímeros y con datos de *Homo neanderthalensis*. Los perikymata de incisivos y caninos de neandertales se han extraído de datos cedidos por Guatelli-Steinberg provenientes de Guatelli-Steinberg et al. (2007) y Guatelli-Steinberg y Reid (2008). Los datos para premolares y molares provienen de varias fuentes (Guatelli-Steinberg y Reid, 2008; Reid et al., 2008; Smith et al., 2010), de las que se dispone exclusivamente de los valores promedios, mínimos y máximos.

RESULTADOS

Los promedios y desviaciones estándar de los perikymata del homínido XVIII se muestran en la Tabla 1.

Los incisivos (excepto los I2 superiores) tienen grado de desgaste 3 (Tabla 1), por lo que sus perikymata están infraestimados. Debido a su erosión superficial, las desviaciones estándar son elevadas (Tabla 1). Los I2, P3 y M2 inferiores presentan diferencias significativas (Mann-Whitney) en el conteo de perikymata entre sus antímeros ($p \leq 0,05$). Este último se encuentra en el límite de significación ($p=0,05$), y debido a que su desviación estándar entre los antímeros no supera los 6,4 perikymata, las diferencias encontradas no se consideran reales, sino un artefacto de lo limitado del tamaño muestral.

En segundo lugar, los I2 inferiores muestran una diferencia en los promedios de 26 perikymata entre el izquierdo (mayor) y el derecho (menor), que significaría una diferencia de alrededor de medio año utilizando una periodicidad de 7 días. Sin embargo, debido a que estos dientes presentan un grado de desgaste 3 y a que han sufrido diversos procesos de erosión superficial, es probable que hayan sufrido un pulido que enmascare unos perikymata en un diente respecto al contrario. Ésta sería la fuente principal de diferencias en la identificación de líneas de crecimiento y no su desarrollo dental.

En las cuatro observaciones realizadas en los P3 inferiores, existe una diferencia entre antímeros de 31.5 perikymata (221 días de diferencia usando una periodicidad de 7 días). Al contrario que en los I2 inferiores, estos premolares apenas tienen signos de desgaste y los perikymata pueden contabilizarse desde el cérvix hasta la cúspide.

Los promedios de perikymata del hominino XVIII se han comparado con una muestra de neandertales (Tabla 2 y Figura 2). Los incisivos presentan un menor número de perikymata que los neandertales, debido a que tienen un desgaste oclusal de 2 y 3 según Molnar (1971). Siguiendo a Guatelli-Steinberg et al. (2005, 2007), se estima que esos grados de desgaste abarcan el primer y el segundo decil de los 10 en que se divide la corona de los dientes anteriores. Por otro lado, los promedios de perikymata de los caninos del hominino XVIII se sitúan por encima del promedio de neandertales, aunque integrados en el grado de variación de neandertales (Figura 2). Estos dientes no presentan prácticamente desgaste (Tabla 1).

Los perikymata de premolares y molares del hominino XVIII están dentro del rango de variación de los neandertales (Figura 2), a excepción del P3 inferior izquierdo. En este diente se sitúan por encima de neandertales. Los P3 y P4 superiores tienen promedios que los sitúan por encima de los promedios de neandertales, aunque integrados en su rango de variación, mientras que los P4 inferiores no se diferencian en los promedios. El P3 inferior derecho está dentro del rango de variación de neandertales, con el promedio situado ligeramente por encima, mientras que el izquierdo queda claramente fuera de su rango, con una diferencia media de 31.5 perikymata entre ellos (Tabla 1).

DISCUSIÓN

Los incisivos tienen menor número de perikymata que neandertales porque han perdido alrededor de los dos primeros deciles debido al desgaste oclusal. Teniendo en cuenta que los perikymata en esos deciles no presentan diferencias significativas entre neandertales y humanos modernos (Guatelli-Steinberg et al., 2007), asumimos que los valores son los mismos en el hominino XVIII. Para un tamaño muestral de 28 dientes anteriores de neandertales, el primer decil presenta 9.75 ± 1.17 perikymata y el segundo 10.36 ± 1.22 perikymata. Añadiendo estos 20.11 perikymata al hominino XVIII se observa que los datos de este individuo quedan situados en el rango de los neandertales.

La diferencia de perikymata observada entre los P3 inferiores del hominino XVIII plantea diversas hipótesis. Una posibilidad reside en la altura de la corona, ya que existe una correlación positiva entre la altura y el número de perikymata en molares de humanos modernos (Guatelli-Steinberg y Reid, 2008). Sin embargo, la diferencia de alturas entre ambos es de 0.13 mm, siendo este valor insuficiente para explicar estas diferencias (Figura 3). Una segunda hipótesis es que, a igualdad de tiempos de formación de la corona, la proporción de tiempo de formación entre el esmalte aposicional y el imbricacional sea distinto. Esto implicaría que el P3 derecho (con menor número perikymata) debería tener un esmalte aposicional más grueso

que el izquierdo; sin embargo, la diferencia entre ambos es de 235 μm , valor que reuniría en esta zona del esmalte entre 5 y 8 estrías de Retzius [el espacio entre líneas de Retzius en la zona próxima a la superficie de la cúspide y más alejada de la zona de unión del esmalte y la dentina en humanos modernos se sitúa en torno a 30-45 μm (Fitzgerald y Rose, 2008)], y no los 31.5 perikymata de diferencia entre antímeros.

Los caninos del homínido XVIII tienen un número de perikymata situado en el rango de los neandertales, aunque con promedios ligeramente más elevados. Este hecho se puede explicar porque los caninos de este individuo tienen más altura de la corona. La altura de la corona es una variable que influye en el número de perikymata (Guatelli-Steinberg et al., 2005). Las alturas de los caninos neandertales comparados son de 12.33 ± 0.93 mm, en los inferiores, y de 12.01 ± 1.28 mm en los superiores (a partir de los datos cedidos por Guatelli-Steinberg), mientras que en el homínido XVIII las alturas obtenidas son de 12.74 mm y 13.19 mm, respectivamente.

Las dos referencias bibliográficas de las que se han extraído los datos de neandertales cuentan con una diferencia de tamaño muestral considerable. Considerando los valores de Guatelli-Steinberg y Reid (2008), que son claramente más elevados que los usados por Smith et al. (2010), se observa que el primer molar inferior presenta un promedio situado por debajo del segundo molar inferior (13 perikymata de diferencia), aunque sus rangos de variación son prácticamente idénticos. Estos mismos molares en el homínido XVIII presentan igualmente ese patrón, ya que el segundo molar inferior tiene más perikymata que el primero (10 perikymata en promedio de diferencia).

Al margen del P3 inferior izquierdo, todos los dientes del homínido XVIII se engloban en los rangos de variación de neandertales. De todos ellos, los caninos y premolares presentan promedios de perikymata ligeramente superiores al de los de la muestra de neandertales, mientras que molares y el cuarto premolar inferior se sitúan ligeramente por debajo o con sus mismos valores.

No ha sido posible establecer la periodicidad entre líneas de Retzius en el homínido XVIII. Como los neandertales presentan un rango comprendido entre los 6 y los 9 días de periodicidad (Macchiarelli et al., 2006; Smith et al., 2010), se asume que SH presenta esos valores o muy similares, indicando que los tiempos de formación del esmalte imbricacional estarían muy próximos a los de los neandertales.

AGRADECIMIENTOS

Trabajo realizado gracias una beca predoctoral de la Fundación Atapuerca. Agradecer a mis compañeros del Grupo de Antropología Dental y Programa de Paleobiología de Homínidos del CENIEH (Burgos) y al equipo excavador de la Sima de los Huesos. Igualmente a Silvia González por el ESEM, María Lapresa

con el microCT y Elena Lacasa, Pilar Fernández y Maicu Ortega por la restauración. Trabajo integrado en el proyecto MINECO CGL2012-38434-C03-02. Consejería de Cultura de la Junta de Castilla y León. El escaneo de los dientes se ha realizado con fondos de la Leakey Foundation y de la Junta de Castilla y León.

BIBLIOGRAFÍA

- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C. (1997) The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *J. Hum. Evol.* 33:219–281.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Prado, L., Gómez-Robles, A., Rosell, J., López-Polín, L., Arsuaga, J.L., Carbonell, E. (2010) New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107:11739–11744.
- Bermúdez de Castro, J.M., Rosas, A. (2001) Pattern of dental development in Hominid XVIII from the Middle Pleistocene Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Am. J. Phys. Anthropol.* 114:325–330.
- Bermúdez de Castro, J.M., Rosas, A., Carbonell, E., Nicolás, M.E., Rodríguez, J., Arsuaga, J.L. (1999) A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain). *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 96:4210–4213.
- Beynon, A.D., Dean, M.C. (1988) Distinct dental development patterns in early fossil hominids. *Nature* 335:509–514.
- Bromage, T.G., Dean, M.C. (1985) Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids. *Nature* 317:525–527.
- Dean, M.C. (1986) Homo and Paranthropus: similarities in the cranial base and developing dentition. In: Wood B, Martin L, Andrews P, editors. *Major topics in primate and human evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. p 249–265.
- Dean, M.C. (1995) The nature and periodicity of incremental lines in primate dentine and their relationship to periradicular bands in OH 16 (*Homo habilis*).
- Dean, M.C., Smith, B.H. (2009) Growth and Development of the Nariokotome Youth, KNM-WT 15000. In: Grine FE, Fleagle JG, Leakey RE, editors. *The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus Homo*. Dordrecht: Springer Netherlands. p 101–120.
- Fitzgerald, C.M., Rose, J.C. (2008) Reading Between the Lines: Dental Development and Subadult Age Assessment Using the Microstructural Growth Markers of Teeth. In: Katzenberg MA, Saunders SR, editors. *Biological anthropology of the human skeleton*. 2nd ed. Wiley Liss. p 237–263.
- Guatelli-Steinberg, D., Reid, D.J. (2008) What molars contribute to an emerging understanding of lateral enamel formation in Neandertals vs. modern humans. *J. Hum. Evol.* 54:236–250.

- Guatelli-Steinberg, D., Reid, D.J., Bishop, T.A. (2007) Did the lateral enamel of Neandertal anterior teeth grow differently from that of modern humans? *J. Hum. Evol.* 52:72–84.
- Guatelli-Steinberg, D., Reid, D.J., Bishop, T.A., Larsen, C.S. (2005) Anterior tooth growth periods in Neandertals were comparable to those of modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102:14197–14202.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Debénath, A., Mazurier, A., Tournepiche, J.-F, Birch, W., Dean, M.C. (2006) How Neanderthal molar teeth grew. *Nature* 444:748–51.
- Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., Arsuaga, J.L. (2012) Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *J. Hum. Evol.* 62:7–58.
- Molnar, S. (1971) Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *Am. J. Phys. Anthropol.* 34:175–190.
- Ramirez Rozzi, F.V., Bermúdez de Castro, J.M. (2004) Surprisingly rapid growth in Neandertals. *Nature* 428:936–939.
- Reid, D.J., Dean, M.C. (2006) Variation in modern human enamel formation times. *J. Hum. Evol.* 50:329–346.
- Reid, D.J., Guatelli-Steinberg, D., Walton, P. (2008) Variation in modern human premolar enamel formation times: Implications for Neandertals. *J. Hum. Evol.* 54:225–235.
- Smith, T.M., Reid, D.J., Olejniczak, A.J., Bailey, S., Glantz, M., Viola, B., Hublin, J.J. (2011) Dental development and age at death of a Middle Paleolithic juvenile hominin from Obi-Rakhmat Grotto, Uzbekistan. *Contin. Discontinuity Peopling Eur.:*155–163.
- Smith, T.M., Tafforeau, P., Reid, D.J., Pouech, J., Lazzari, V., Zermeno, J.P., Guatelli-Steinberg, D., Olejniczak, A.J., Hoffman, A., et al. (2010) Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neandertals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107:20923–20928.
- Smith, T.M., Toussaint, M., Reid, D.J., Olejniczak, A.J., Hublin, J.J. (2007) Rapid Dental Development in a Middle Paleolithic Belgian Neandertal. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104:20220–20225.

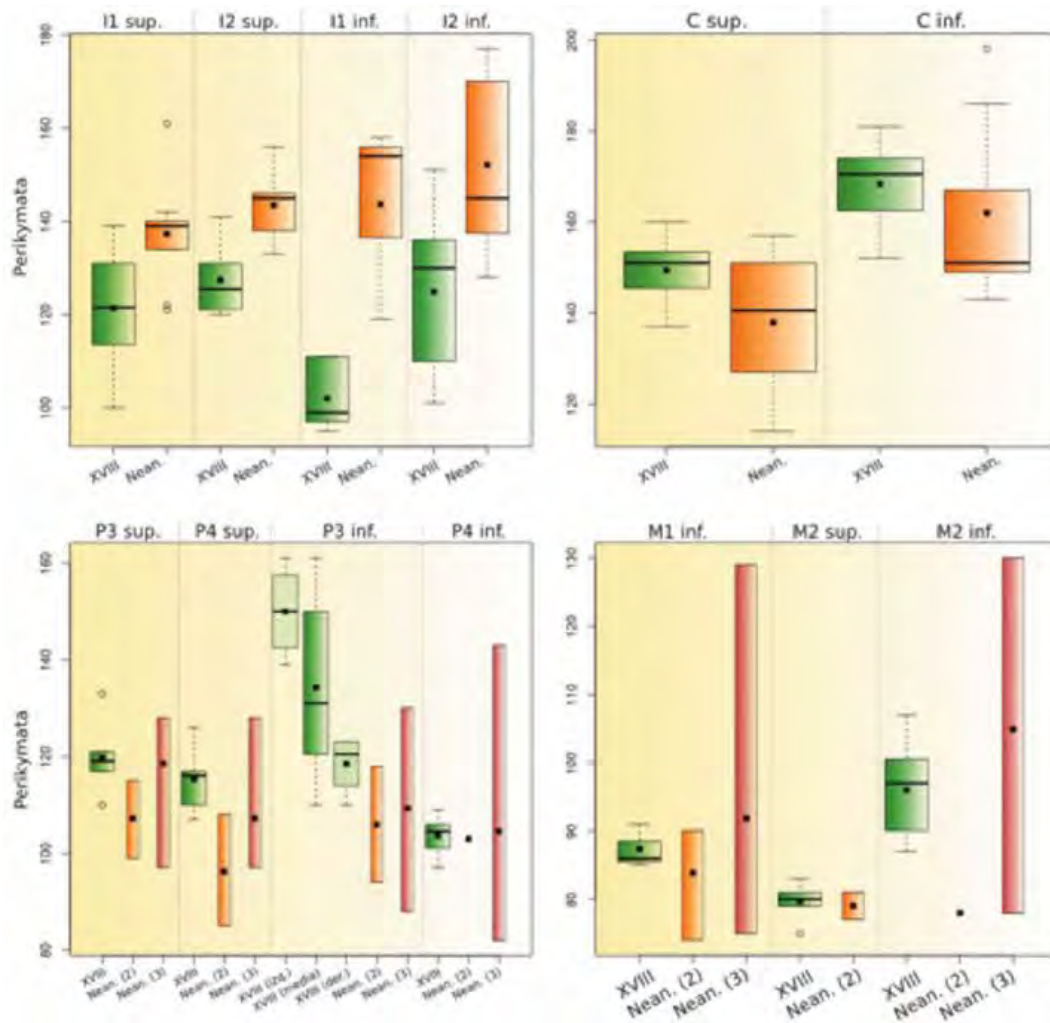
Figura 1
**Imágenes bucales de los dientes permanentes del hominino XVIII
de la Sima de los Huesos**



Se encuentran colocados según la posición anatómica correspondiente. Arriba a la izquierda: M3 superior derecho; abajo-derecha: M3 inferior izquierdo. Destacados en rojo en los que no se ha podido contar perikymata. Escala = 1 cm.

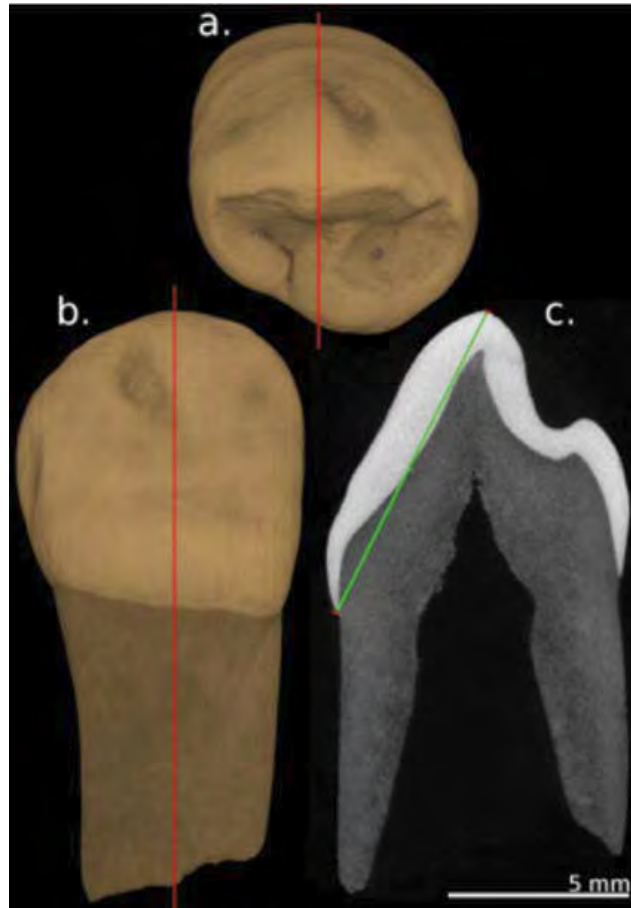
Figura 2

Diagramas de caja del conjunto de recuentos de perikymata en cada uno de los dientes del hominino XVIII (colores verdes) comparado con los datos correspondientes de neandertales (Nean. (2): datos a partir de (Smith et al., 2010); Nean. (3): datos de premolares a partir de (Reidet al., 2008) y de molares a partir de (Guatelli-Steinberg and Reid et al., 2008))



Arriba-izquierda: incisivos; arriba-derecha: caninos; abajo-izquierda: premolares; abajo-derecha: molares. sup. e inf. (superior e inferior); Nean. (neandertales).

Figura 3
Plano tomográfico (c) utilizado para calcular la altura de la corona del P3 inferior derecho (AT-2343) del hominino XVIII



La línea verde es la distancia medida y las rojas la posición del plano en vistaoclusal (a) y bucal (b).

Tabla 1

Diferente número de contaje de perikymata en cada uno de los dientes del homínido XVIII de la Sima de los Huesos en los que las líneas de crecimiento han sido identificadas, promedios de cada uno (Media) y de los antúmeros (Media Izq-Der) junto con sus desviaciones estándar (d.e.)

		MOL	n	Media	d.e.	Media Izq-Der	d.e.	DMA	U	p
I1	ID	3	3*	96.7	1.5	103.6	9.4	-13.8	9	0.08
I1	II	3	4	110.5	8.2					
I1	SD	3	4	129.0	9.0	121.4	12.8	15.3	2	0.11
I1	SI	3	4	113.8	12.0					
I2	ID	3	5	111.8	11.9	124.9	17.0	-26.2	23.5	0.03
I2	II	3	5	138.0	9.1					
I2	SD	2	3	128.0	11.3	127.3	8.1	1.3	4	1
I2	SI	2	3	126.7	5.9					
C	ID	2	5	165.8	11.0	169.2	9.2	-6.9	11	0.39
C	II	2	3**	172.7	3.1					
C	SD	2	4	147.5	10.1	149.8	7.8	-4.5	7.5	0.72
C	SI	2	3	152.0	3.6					
P3	ID	2	4	118.5	6.1	134.3	18.4	-31.5	16	0.03
P3	II	1	4	150.0	8.3					
P3	SD	2	3	116.0	5.2	119.8	7.5	-7.7	7	0.38
P3	SI	2	3	123.7	8.3					
P4	ID	1	3*	101.3	4.5	103.7	4.2	-4.7	7	0.4
P4	II	1	3*	106.0	2.6					
P4	SD	1	3	120.0	5.2	115.3	6.6	9.3	0	0.08
P4	SI	1	3	110.7	4.0					
M1	ID	2	3*	87.3	3.2	–	–	–	–	–
M2	ID	1	4*	91.0	4.2	96.8	6.4	-11.7	12	0.05
M2	II	1	3**	102.7	4.5					
M2	SD	1	3	81.3	1.5	79.7	2.7	3.3	0.5	0.12
M2	SI	1	3	78.0	2.6					

DMA: diferencia entre las medias de los antúmeros (diente derecho - diente izquierdo).

Valor del estadístico de Mann-Whitney (U) y la probabilidad asociada (p) al comparar los valores de los antúmeros sin incluir los datos atípicos.

Grado de desgaste dental siguiendo las categorías descritas por Molnar (1971) (MOL).

ID (inferior derecho), II (inferior izquierdo), SD (superior derecho), SI (superior izquierdo).

El número de asteriscos (*) representa el número de contajes considerados atípicos.

Tabla 2
Media de diferentes observaciones del número de perikymata del individuo XVIII de la Sima de los Huesos y valores absolutos de perikymata de muestra de neandertales. n en el hominino XVIII representa el número de dientes sobre los que se han hecho diversos contajes y observaciones (ob), valores con los que se ha realizado la media y desviación estándar (d.e.)

	I1 superior			I2 superior			C superior		
	n (ob)	Media	d.e.	n (ob)	Media	d.e.	n (ob)	Media	d.e.
XVIII	2 (8)	121.4	12.8	2 (6)	127.3	8.1	2 (7)	149.8	7.8
Neanderthal ⁽¹⁾	9	137.3	11.8	9	143.4	7.1	14	137.9	15.0
XVIII/Neand.		0			0			0	
	I1 inferior			I2 inferior			C inferior		
	n (ob)	Media	d.e.	n (ob)	Media	d.e.	n (ob)	Media	d.e.
XVIII	2 (7)	103.6	9.4	2 (10)	124.9	17	2 (8)	169.2	9.2
Neanderthal ⁽¹⁾	3	143.7	21.5	7	152.1	19.7	9	162	19.2
XVIII/Neand.		0.72			0.82			1.04	
	P3 superior			P4 superior			M2 superior		
	n (ob)	Media	Rango	n (ob)	Media	Rango	n (ob)	Media	Rango

480

MODESTO-MATA; DEAN; GRACIA; MARTINÓN-TORRES; MARTÍN-FRANCÉS ...

	P3 inferior			P4 inferior			M1 inferior			M2 inferior		
	n (ob)	Media	Rango	n (ob)	Media	Rango	n (ob)	Media	Rango	n (ob)	Media	Rango
XVIII	2 (6)	119.8	7.5*	2 (6)	115.3	6.6*				2 (6)	79.7	2.7*
Neanderthal ⁽²⁾	2	107	99-115	2	96	85-108				2	79	77-81
Neanderthal ⁽³⁾	12	119	97-128	8	107	97-128						
XVIII/Neand. ⁽²⁾		1.12			1.2						1.01	
XVIII/Neand. ⁽³⁾		0			0							

(*) es desviación estándar y no rango.

(1) datos en bruto y actualizados cedidos por Guatelli-Steinberg, a partir de Guatelli-Steinberg y Reid (2008).

(2) datos extraídos de Smith et al. (2010); (3) datos extraídos de Guatelli-Steinberg y Reid (2008) y Reid et al. (2008), el primero para los molares y el segundo para los premolares.

11 Congresos científicos

A continuación se exponen todos los congresos científicos, tanto nacionales como internacionales, en los que he participado. Solo se muestran aquéllos en los que yo he sido el primer autor.



11.1 Póster 1. 2013 SEAF. Bilbao (España)

- **Modesto-Mata M**, Dean CM, Gracia A, Martín-Torres M, Martín-Francés L, Guatelli-Steinberg D, Reid D, Martínez I, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM. 2013. *Estudio comparado de los perikymata en los dientes del homínido XVIII de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca)*. In: XVIII Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Bilbao.

Resumen

La comparación de los tiempos de formación y desarrollo del esmalte lateral a partir de la expresión externa de las líneas de Retzius (perikymata) entre neandertales y humanos modernos ha sido objeto de numerosos estudios durante los últimos diez años. Sin embargo, las investigaciones de esta índole relativas a los homínidos del Pleistoceno Medio e Inferior son muy escasas. En este trabajo preliminar presentamos el número total de perikymata de incisivos, caninos, premolares (cúspide bucal), un primer molar inferior (protocónido) y segundos molares (protoconos) observados en los dientes del individuo XVIII del yacimiento del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos (SH) de la sierra de Atapuerca, así como su comparación con datos obtenidos en especímenes de *Homo neanderthalensis*. Los perikymata de los dientes del homínido XVIII se han contabilizado a partir del uso del microscopio electrónico de barrido ambiental. Los resultados indican que las medias de los antímeros (izquierdo/derecho) de algunas piezas dentales están situadas ligeramente por debajo de la media de neandertales (e.g. incisivo central inferior) mientras que otras se encuentran por encima de la media (e.g. terceros premolares inferiores). Siendo este un trabajo preliminar de un estudio más amplio que contemplará la muestra completa de SH, los datos del homínido XVIII abren la discusión sobre las posibles relaciones entre las poblaciones del Pleistoceno Medio con los neandertales. El incremento del número de especímenes de ambas poblaciones así como la inclusión de humanos modernos nos permitirá obtener un marco evolutivo más amplio.

11.2 Podium 1. 2014 UISPP. Burgos (España)

- **Modesto-Mata M**, Bermúdez de Castro JM, Dean CM, Martínez de Pinillos M, Martínón-Torres M. 2014. *Crown formation times in Homo antecessor molars (Gran Dolina-TD6, Sierra de Atapuerca, Spain)*. In: Union International de Sciences Préhistoriques et Protohistoriques (UISPP). Burgos.

Resumen

Introduction. Human remains from Atapuerca-Gran Dolina TD6 level represent at least 11 individuals that are dated to approximately 0.9 million years. These fossils were recovered in different seasons since 1994 and were the base to name a new human species, *Homo antecessor*. There are several publications regarding the morphological features of this hominin, including teeth. However, information available about *Homo antecessor* dental development is scarce, and those studies did not employed histological variables. Here, we studied the crown formation times of of *Homo antecessor* lower molars. Our results are compared with molar crown formation times in other hominin species and great apes obtained from the literature.

Material and methods. We studied seven *Homo antecessor* molars that are assigned to three individuals: two lower molars (one M1 and one M3) and five upper molars (three M1, one M2 and one M3). Environmental scanning electron microscope (ESEM) was used to estimate the imbricational enamel formation time and microtomography (microCT) was used to estimate the appositional enamel formation time.

Results. Crown formation times of *Homo antecessor* molars fit within the variability of other hominin species.

Discussion and conclusions. Molar crown formation times are relatively stable throughout hominid evolution at least from the last common ancestor with chimpanzees, regardless dental morphological differences. Thus, differences in the eruption times might be mostly based on differences in the root extension rates.



Session A2c
What's happening now in Atapuerca?

Title: Crown formation times in *Homo antecessor* molars (Gran Dolina-TD6, Sierra de Atapuerca, Spain)

Authors: Modesto-Mata, Mario (paleomariomm@gmail.com);
Bermúdez de Castro, José María (josemaria.bermudezdecastro@cenieh.es);
Dean, Chris (chris.dean@ucl.ac.uk); Martínez de Pinillos, Marina
(marina.martinezdepinillos@cenieh.es); Martínón-Torres, María
(maria.martinon@cenieh.es)

11.3 Póster 2. 2014 UISPP. Burgos (España)

- **Modesto-Mata M**, Bermúdez de Castro JM, Dean CM, Martínón-Torres M, Rodríguez-Hidalgo A, Marín J, Canals A, Vergès JM, Lozano M. 2014. *Perikymata number and imbricational enamel formation times in the incisors of three archaeological modern human populations from Maltravieso Cave (Cáceres) and Mirador Cave (Burgos)*. In: Union International de Sciences Préhistoriques et Protohistoriques (UISPP). Burgos.

Resumen

Introduction. Crown formation times can be assessed by adding the imbricational and the appositional enamel formation times, so it can be estimated based entirely on the enamel. Previous research in the last decades have focused in the imbricational enamel because it is relatively easier to count long-period lines (perikymata) on its surface and establish formation times. Some authors have studied the variability of the total number of perikymata in different modern human populations, as well as the rate of enamel extension by dividing the crown height in ten deciles and counting the perikymata in each of the deciles. These authors have found that some modern human populations show a significantly lower number of perikymata, but little is known about the variability of these traits in modern humans. Our aim is to add new data on this topic and discuss imbricational enamel formation time variability in modern humans.

Material and methods. The sample analyzed consists in 23 incisors from three different populations: a Calcolithic and a Bronze Age populations from the Atapuerca-Mirador Cave, and a presumably Bronze Age population from Maltravieso Cave. Perikymata were count by obtaining several images using an environmental scanning electron microscope (ESEM).

Results. The perikymata number and imbricational enamel formation times of the incisors from these three archaeological populations are closer to the European and Inuit values rather than to South African values.

Discussion and conclusion. The results obtained in our study support the intrapopulation homogeneity of the European and Inuit populations for the perikymata number. However, more information from other African samples is needed to test whether the low number of perikymata is exclusive to the South African group or can be generalized to the whole African continent.

11.4 Póster 3. 2016 ESHE. Madrid (España)

- **Modesto Mata M**, García-Campos C, Martín Francés L, Martínez de Pinillos M, García-González R, Quintino Y, Canals A, Lozano M, Dean C, Martínón Torres M, Bermúdez de Castro J-M. 2016. *New methodology to reconstruct in 2D the enamel of human lower molars and its application to Homo antecessor*. In: 6th Annual ESHE Meeting. Madrid.

Resumen

In the last years different methodologies have been developed to reconstruct worn teeth. In this study we propose a new 2D methodology to reconstruct the worn enamel of lower molars in modern humans. Our main goal is to reconstruct molars with a high level of accuracy when measuring relevant histological variables and to validate the methodology calculating the errors associated with the measurement. To test whether this methodology is useful when applied to fossil teeth, we selected two unworn lower molars of *Homo antecessor* and reconstructed them by using the new methodology. This new methodology is based on polynomial regression equations and its accuracy has been validated measuring the crown height of the protoconid. This variable has been measured on a defined microcomputed tomography plane. We also measured and calculated their associated errors following methodologies previously described. Our sample consisted of a total of 25 unworn lower molars that belong to different historical and archaeological modern human populations from the Iberian Peninsula. 21 molars were used to perform the polynomial regression and 4 were used in the validation process. This second group of teeth were artificially worn and then reconstructed by using previously described methodologies and the new methodology based on polynomial regressions. We also tested if this polynomial model generated from a modern human sample was applicable to *H. antecessor*. To do it, we used two unworn lower molars that belong to this species. These molars were digitally worn and reconstructed with the polynomial regression based on modern humans, and compared their real and estimated crown height values. By using the new methodology, the mean percentage of error estimated in reconstructed molars for the crown height in comparison with its own real value is below 5%. This error significantly improves the results of other methodologies, both in the interobserver error and in the accuracy of the measurements. The interobserver error is also significantly lower than those obtained by other methods. When applied to *H. antecessor*, we observed that the percentage of error between the real and estimated values in the two unworn molars is 0.5% and 2.9%. The new methodology proposed in this study can be confidently applied to the reconstruction of lower molars of modern humans, as it improves the accuracy of the measurements and reduce the interobserver error. This new methodology can also be easily exportable to the human fossil record. Furthermore, we successfully applied our methodology to *H. antecessor* lower molars. By this way, we can confidently estimate real crown heights in slightly worn molars and thus divide their distances in deciles and assess perikymata packaging distribution.



11.5 Póster 4. 2017 SEAF. Barcelona (España)

- **Modesto-Mata M**, García-Campos C, Martínez de Pinillos M, Martín-Francés L, Romero A, Pérez-Pérez A, Lozano M, Martín-Torres M, C Dean M, Bermúdez de Castro J-M. 2017. *Perikymata counts and the enamel growth-pattern in a geographically diverse sample of Homo sapiens*. In: XX Congreso de la Sociedad Española de Antropología Física. Barcelona.

Resumen

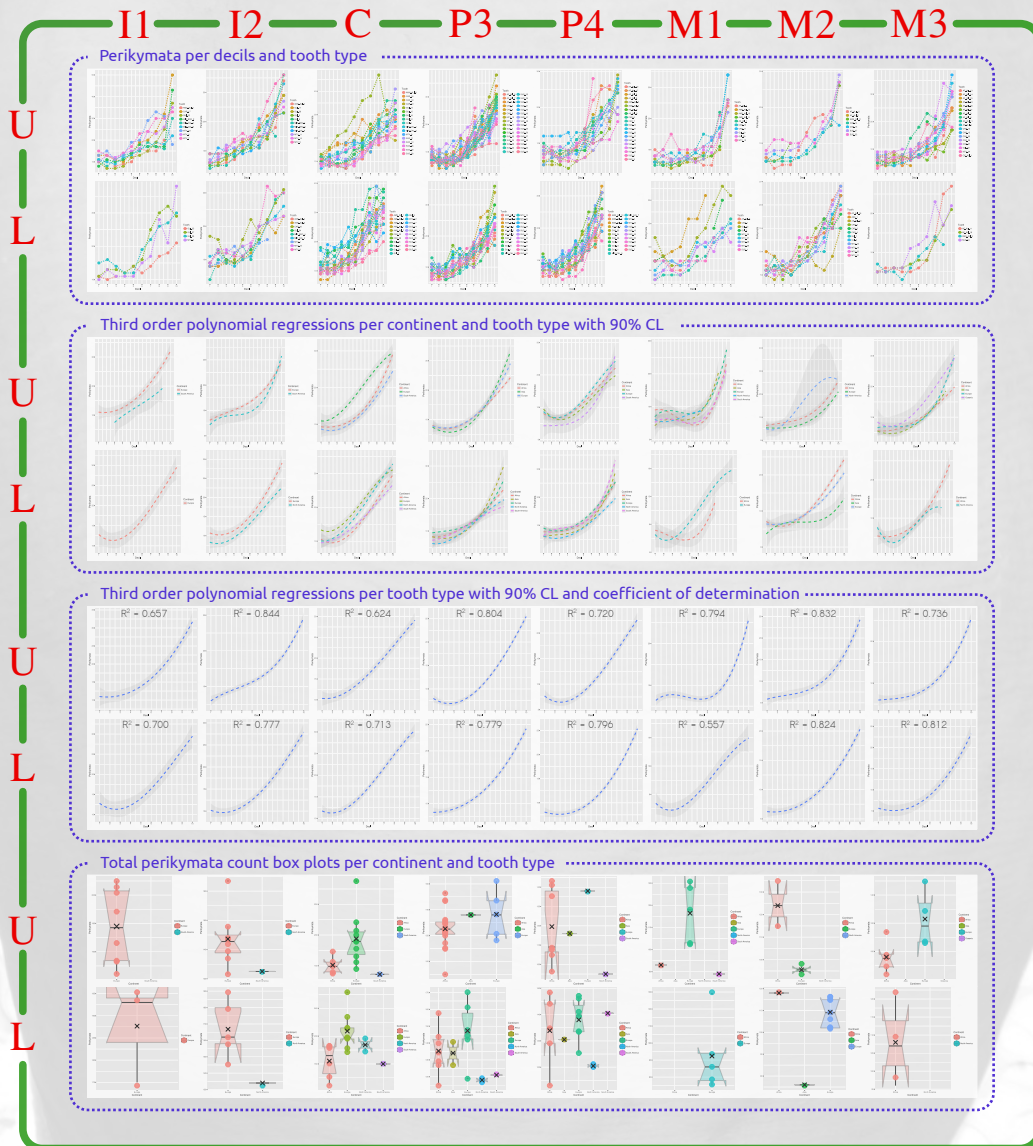
Knowing the total number of perikymata on the crown of a tooth is valuable when estimating enamel formation times. Studies on enamel formation times and perikymata counts have often been carried out on relatively limited geographical modern human samples. However, they have identified not only differences in the total number of perikymata between modern humans and Neandertals, but also it shows distinct patterns of enamel growth between populations. Widening our knowledge of modern human variability of the total number of perikymata and the pattern of growth in crown height is clearly important.

Perikymata counts and the enamel growth-pattern in a geographically diverse sample of *Homo sapiens*

M. Modesto-Mata^{1,2}, C. García-Campos^{1,3}, M. Martínez de Pinillos^{3,4}, L. Marfín-Francés^{1,3}, A. Romero⁵, A. Pérez-Pérez⁶, M. Lozano^{7,8}, M. Martín-Torres^{3,4}, M.C. Dean⁹, J.M. Bermúdez de Castro^{1,3}

Introduction. Knowing the total number of perikymata on the crown of a tooth is valuable when estimating enamel formation times [1]. Studies on enamel formation times and perikymata counts have often been carried out on relatively limited geographical modern human samples [2]. However, they have identified not only differences in the total number of perikymata between modern humans and Neandertals, but also it shows distinct patterns of enamel growth between populations [3]. Widening our knowledge of modern human variability of the total number of perikymata and the pattern of growth in crown height is clearly important.

Materials and methods. A broad sample of modern human unworn teeth were studied (n=228). They derive from either archaeological sites of the Iberian Peninsula or current modern human populations from Africa, Europe, South America, North America and Asia. In all cases environmental scanning electron microscopy (ESEM) was employed to obtain images of the surface of the teeth.



Discussion. We show that the total number of perikymata is remarkably variable among and between all the modern human populations studied. However, the growth-pattern across all geographic samples displays a common tendency. The first two deciles of the crown height contain a relatively low number of perikymata compared to the last deciles, where the density is relatively high. Clearly, third order regression equations represent a good statistical model to assess enamel extension rates in all tooth types.

Acknowledgment This research was supported with funding from the Dirección General de Investigación of the Spanish Ministerio de Educación y Ciencia (MEDI) and Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO), Project No. CGL2014-38454-C23-01/2013, CGL2014-52011-C21-1-P and 2014-SGR-900 Group of Analyses on Socio-ecological Processes, Cultural Changes and Population dynamics during Prehistory (GAP3) of the Generalitat de Catalunya. Thanks to European FEDER funds. We also express thanks for the support of Acció Integrada Espanya França (PIF2007-0116), Conselleria de Educación de Junta de Castilla y León (EN274A/12/2) and The Lesley Foundation through the personal support of Gordon Getty (2013) and Deb Cook (2014, 2015) to one of the authors (MM-T). MM, CG and MWP research has been supported by a predoctoral grant of the Junta de Castilla y León (BOCYL-D-02/2004-10 and BOCYL-D-2005/013-14) with European Social Funds and economic support by the Atapuerca Foundation. LMF has a Post-Doctoral Grant from the Fundación Atapuerca. Acknowledgement to the Calceos Museum and Enderredura Government for their permission to study Maltrazales materials, as well as to José Miguel Carretero. Without the remarkable participation of the Atapuerca and EP50 teams, this work would have never been possible to carry through. We want also to express our gratitude to Cova dels Galis, Calceos and Cova de la Guineu excavation teams. The Galis Calceos excavation is funded by the 2014/100574 project of the Culture Department of the Generalitat de Catalunya. The Cova de la Guineu excavation is funded by the 2014/100482 project of the Culture Department of the Generalitat de Catalunya and by the AGAUR project 2014SGR-108 and MINECO HAR2014-58131.

Affiliations
 1 Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CNIEH), Burgos, Spain.
 2 Equipo Primeros Pobladores de Enderredura, Casa de la Cultura Rodríguez Molino, Cáceres, Spain.
 3 Anthropology Department, University College London, London, UK.
 4 Laboratorio de Evolución Humana, Área de Paleontología, Depto. de Ciencias Históricas y Geografía, Universidad de Burgos, Edificio I+D+i, Burgos, Spain.
 5 Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Alicante, Alicante, Spain.
 6 Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Secció Zoològica i Antropologia Biològica, Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain.
 7 IPHES, Institut Català de Paleontologia Humana i Evolució Social, Tarazona, Spain.
 8 Área de Prehistoria, Universidad Rovira i Virgili (URV), Tarragona, Spain.
 9 Department of Cell and Developmental Biology, University College London, London, UK.

References
 [1] Fricedani CA, Rose JC. Reading Between the Lines: Dental Development and Subadult Age Assessment Using the Microstructural Growth Markers of Teeth. In: Katzenberg MA, Saunders SR, editors. Biological anthropology of the human skeleton. 2nd ed. Wiley-Liss; 2008. pp. 237-263.
 [2] Reid DJ, Dean MC. Variation in modern human enamel formation times. J Hum Evol. 2006;50: 329-346.
 [3] Guadelli-Strenberg D, Reid DJ. What molars contribute to an emerging understanding of lateral enamel formation in Neandertals vs. modern humans. J Hum Evol. 2008;54: 236-250.

11.6 Póster 5. 2017 ISDM-IAPO. Burdeos (Francia)

- **Modesto-Mata M**, García-Campos C, Martín Francés L, Martínez de Pinillos M, García-González R, Quintino Y, Martín-Torres M, Dean C, Bermúdez de Castro J-M. 2017. *Reconstructing worn cuspal enamel outlines in modern human permanent teeth. A new statistical approach and its application to dental growth studies*. In: 17th International Symposium on Dental Morphology (ISDM) & 2nd congress of International Association for Paleodontology (IAPO).

Resumen

Estimating enamel formation times and enamel extension rates requires the preservation of an unworn crown. Only in unworn teeth can the total perikymata number be counted along the whole crown height and the total thickness of cuspal enamel be measured. However, the methods described in the literature for accurately reconstructing the cuspal outline of slightly worn teeth have not so far been validated. Our aim here is to generate a validated methodology in order to reconstruct the cuspal outline of slightly worn teeth by employing regression equations with defined margins of error. Our sample comprises European and African origin. Standardized microCT slices were obtained for every unworn tooth type. Tooth-specific polynomial regressions were then generated by defining landmarks and semilandmarks superimposed on the unworn outer cuspal enamel outline. A number of tooth cusps were then virtually worn away and subsequently reconstructed by employing the data collected for each specific tooth type using predictions from the regression equations. Estimated crown heights were less than 10% different with regard to their real values in all tooth types. This information allows us to estimate the number of perikymata that might have been lost in the cuspal area more precisely using existing data for density, or perikymata packing, patterns. This methodology allows the reconstruction of cuspal enamel in modern human teeth that are slightly worn enabling the accurate assessment of the original cuspal enamel thickness, crown height and the number of perikymata lost through wear. Future studies aim to increase the robusticity of this method with the inclusion of larger sample sizes. This method can be also potentially applied to other extant or extinct human populations.

Reconstructing enamel of worn modern human permanent teeth.

A new statistical approach and its application to dental growth studies

Mario Modesto-Mata ^{1, 2, 3*}, Cecilia García-Campos ^{1, 3},
 Laura Martín-Francis ^{1, 3}, Marina Martínez de Pinillos ^{1, 3},
 Rebeca García ⁴, Yuliet Quintino ^{4, 5}, María Martínón-Torres ^{3, 4},
 M. Christopher Dean ⁶, José María Bermúdez de Castro ^{1, 3}



Introduction

Estimating enamel formation times and enamel extension rates requires the preservation of an unworn crown. Only in unworn teeth can the total perikymata number be counted along the whole crown height and the total thickness of cuspal enamel be measured. However, the methods described in the literature for accurately reconstructing the cuspal outline of slightly worn teeth have not so far been validated.

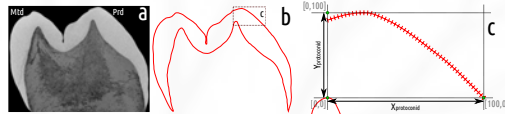
Our aim here is to generate a validated methodology in order to reconstruct the cuspal outline of slightly worn teeth by employing regression equations in upper and lower incisors, upper and lower canines, upper and lower premolars and upper molars.

What's up with lower molars?
 Modesto-Mata et al. (2017)

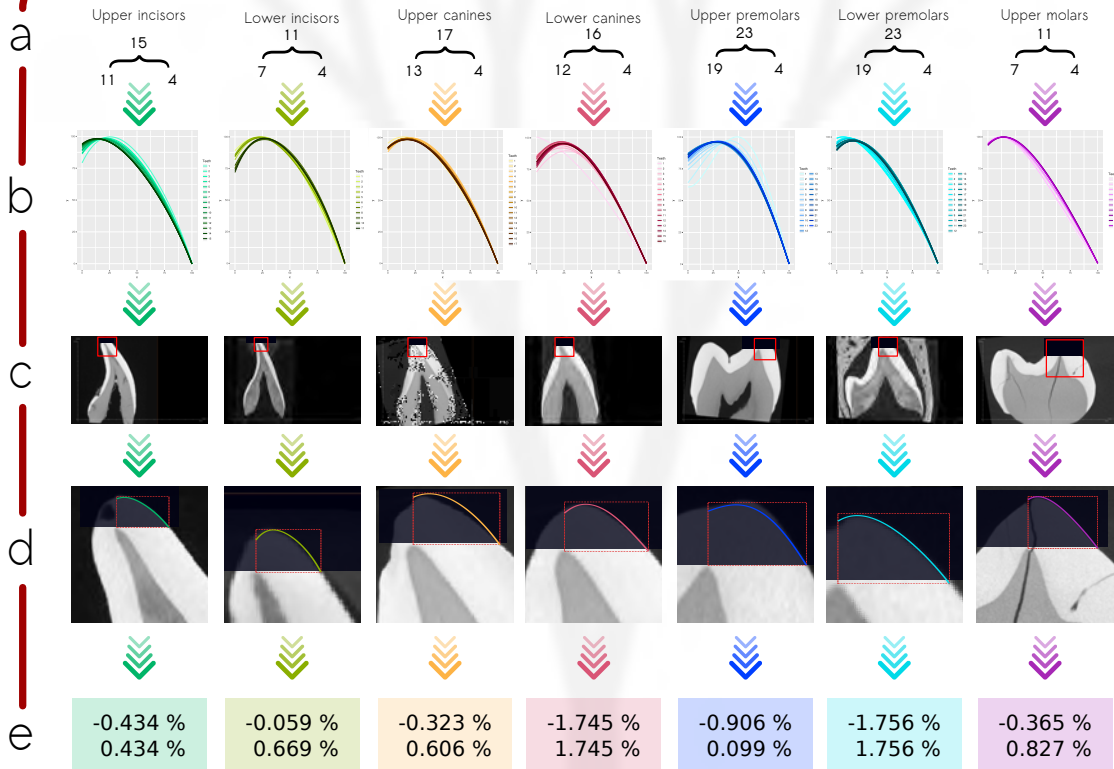


Material and Methods

Our sample comprises European and African origin (n=116). Standardized microCT slices were obtained for every unworn tooth type. Tooth-specific polynomial regressions were then generated by defining landmarks and semilandmarks superimposed on the unworn outer cuspal enamel outline. A number of tooth cusps were then virtually worn away and subsequently reconstructed by employing the data collected for each specific tooth type using predictions from the regression equations.



Results



a) Total sample size (top), sample size to calculate the regression equation (bottom left) and sample size to digitally erode and reconstruct. b) Regressions adding incrementally and randomly one tooth (from lighter to darker colors). c) Cuspal areas of one tooth as example that have been digitally darkened. d) Reconstruction of the outline of the cuspal area with each specific regression. A 20% transparency of the real outline is shown. e) Relative mean percentage errors (top) and absolute (bottom) between the real and estimated crown heights.

Discussion and Conclusions

Estimated crown heights were less than $\pm 2\%$ different with regard to their real values in all tooth types. This information allows us to estimate the number of perikymata that might have been lost in the cuspal area more precisely using existing data for density, or perikymata packing patterns.

This methodology allows the reconstruction of cuspal enamel in modern human teeth that are slightly worn enabling the accurate assessment of the original cuspal enamel thickness, crown height and the number of perikymata lost through wear. Future studies aim to increase the robusticity of this method with the inclusion of larger sample sizes. This method can be also potentially be applied to other extant or extinct human populations.

Affiliations and Acknowledgments

- Affiliations**
1. Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) - Paseo de la Sierra de Atapuerca 3, 09002, Burgos - España
 2. Equipo Primeros Pobladores de Extremadura (EPPEX) - Casa de la Cultura Rodríguez Morfín, Av. Cervantes s/n, 10005 Cáceres, Spain - España
 3. Department of Anthropology, University College London, London
 4. Laboratorio de Evolución Humana, Laboratorio de Evolución Humana, Área de Paleontología, Depto. de Ciencias Históricas y Geografía, Universidad de Burgos, Edificio I+D+i, Plaza Misael Balboa s/n, 09001, Burgos, Spain - España
 5. Laboratorio de Evolución Humana, Dept. Historia, Geografía y Comunicación, I+D+i, Universidad de Burgos (LEH - UBU)
 6. Department of Cell and Developmental Biology, University College London, London

Acknowledgment

This research was supported with funding from the Dirección General de Investigación of the Spanish Ministerio de Educación y Ciencia (MEC) and Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO), Project No. CGL2012-38434-C03-01/02/03, CGL2015-05387-C3-3-P, CGL2014-52011-C2-1-P and 2014_SGR_900 Group of Analysis on Socio-ecological Processes, Cultural Changes and Population dynamics during Pratherly (IGAPs) of the Generalitat de Catalunya. Thanks to European FEDER funds. We also express thanks for the support of Acción Integrada España-Francia #F2007-2011S), Consejo de Educación de Junta de Castilla y León (EN7441/2-3) and The Leakey Foundation through the personal support of Gordon Gentry (2013) and Oba Crook (2014, 2015) to one of the authors (MM-T). MM, CG and MWF research has been supported by a predoctoral grant of the Junta de Castilla y León (BOCYL-D-02 1020 14-10 and BOCYL-D-20052013-14) with European Social Funds and economic support by the Atapuerca Foundation. LMF has a Post-Doctoral Grant from the Fundación Atapuerca. Acknowledgement to the Cáceres Museum and Extremadura Government for their permission to study Maltravieso materials, as well as to José Miguel Caramero. Without the remarkable participation of the Atapuerca and EPPEX teams, this work would have never been possible to carry through. We want also to express our gratitude to Cova dels Galis Caballeros and Cova de la Guineu excavation teams. The Galis Caballeros excavation is funded by the 2014/100574 project of the Culture Department of the Generalitat de Catalunya. The Cova de la Guineu excavation is funded by the 2014/100482 project of the Culture Department of the Generalitat de Catalunya and by the AGAUR project 2014SGR-108 and MINECO #492014-52011.

11.7 Póster 6. 2018 ESHE. Faro (Portugal)

- **Modesto-Mata M**, García-Campos C, Martínez de Pinillos M, Martín Francés L, Martínez I, Arsuaga JL, Martín-Torres M, Dean CM, Bermúdez de Castro JM. 2018. *Successful reconstruction of hominin crown heights from Gran Dolina-TD6 and Sima de los Huesos (Atapuerca, Spain)*. In: 8th Annual ESHE Meeting. Faro (Portugal).

Resumen

Calculating crown formation times and enamel extension rates require the presence of unworn teeth. Unfortunately, most of the dental remains from archaeological sites are worn, so a reconstruction of the missing part is necessary. Here, we present a new application on fossil teeth of a recent methodology used to reconstruct minimally worn teeth based on tooth-specific regression equations. Regression equations are based on the morphology of the cuspal area of unworn modern human molars, premolars, canines and incisors, both upper and lower. By defining three landmarks and fifty-one semilandmarks in specific microCT slices, we obtained XY coordinates which were used to calculate the regression models of every tooth type. To validate the application of these modern human regressions to fossil hominins, we selected six unworn teeth from Gran Dolina-TD6 and thirty-five teeth from Sima de los Huesos, both sites located in the Atapuerca hill (Spain). Then, using virtual imaging techniques, all these forty-one teeth were artificially worn until the dentine horns were exposed. They were subsequently reconstructed employing their tooth-specific regression equations and the reconstructed crown heights were measured. Lastly, we measured the real crown heights, which were then compared with the real ones. Our results show that the percentage error between the estimated and the real crown heights in Gran Dolina-TD6 and Sima de los Huesos teeth are less than 5%, ranging most of the errors between -2.5 and 2.5%. We consider values below 5% as acceptable, since it involves only a half decile of the cuspal region when we divide this distance into ten equal segments. Our results suggest that we can confidently employ these regression equations to reconstruct slightly worn hominin teeth. These regressions allow us to estimate percentage of lost enamel and to compensate number of perikymata in such area, making crown formation times and enamel extension rates usable for comparison purposes.



Successful reconstruction of hominin crown heights

from Gran Dolina-TD6 and Sima de los Huesos (Atapuerca, Spain)

Mario Modesto-Mata^{1,2,3*}, Cecilia García-Campos^{1,3}, Marina Martínez de Pinillos^{1,3}, Laura Martín-Francés^{1,4}, Ignacio Martínez⁵, Juan Luis Arsuaga⁵, María Martín-Torres^{1,3}, M. Christopher Dean^{6,7}, José María Bermúdez de Castro^{1,3}

Introduction

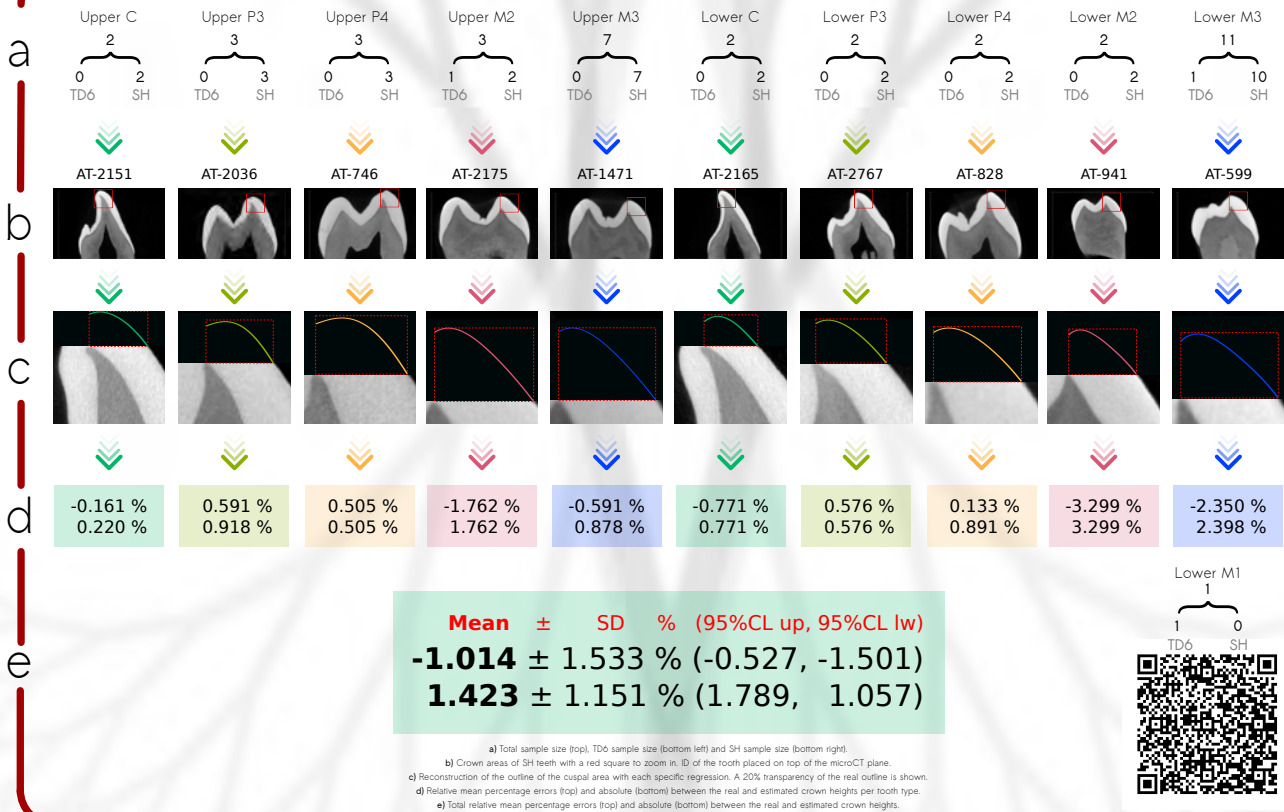
Calculating crown formation times and enamel extension rates require the presence of unworn teeth. Unfortunately, most of the dental remains from archaeological sites are worn, so a reconstruction of the missing part is necessary. Here, we present a new application on fossil teeth of a recent methodology used to reconstruct minimally worn teeth based on tooth-specific regression equations (Modesto-Mata et al., 2017).



Material and Methods

Regression equations are based on the morphology of the cuspal area of unworn modern human molars, premolars, canines and incisors, both upper and lower. By defining three landmarks and fifty-one semi-landmarks in specific microCT slices, we obtained XY coordinates which were used to calculate the regression models of every tooth type. To validate the application of these modern human regressions to fossil hominins, we selected **three unworn teeth from Gran Dolina-TD6** and **thirty-five teeth from Sima de los Huesos**, both sites located in the Atapuerca hill (Spain). Then, using virtual imaging techniques, all these thirty-eight teeth were artificially worn until the dentine horns were exposed. They were subsequently reconstructed employing their tooth-specific regression equations and the reconstructed crown heights were measured. Lastly, we measured the real crown heights, which were then compared with the real ones.

Results



Discussion and Conclusions

Our results show that the percentage error between the estimated and the real crown heights in Gran Dolina-TD6 and Sima de los Huesos teeth are less than 5%, ranging most of the errors between -2.5 and 2.5%. We consider values below 5% as acceptable, since it involves only a half decile of the cuspal region when we divide this distance into ten equal segments. No unworn fossil incisor exists, so the percentage error remains unknown. However, as all errors are below 5% in all tooth types and species, we assume this would be also the case in incisors.

Our results imply that we can confidently employ these regression equations to reconstruct slightly worn hominin teeth.

These regressions allow us to estimate percentage of lost enamel and to compensate number of perikymata in such area, making crown formation times and enamel extension rates usable for comparison purposes.

Affiliations and Acknowledgments

- Affiliations**
1. Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) - Paseo de la Sierra de Atapuerca 3, 09002, Burgos - Spain
 2. Equipo Primeros Pobladores de Extremadura (EPPEE) - Casa de la Cultura Rodríguez Nofre, Av. Cervantes s/n, 10005 Cáceres, Spain
 3. Department of Anthropology, University College London, London, UK
 4. Université de Bordeaux, CNRS, M3C, PACEA, UMR 5100 F-33615, Pessac Cedex, France
 5. Centro Mixto UCM-ISCIII de Evolución y Comportamiento Humanos, Madrid, Spain
 6. Department of Cell and Developmental Biology, University College London, London, UK
 7. Human Origins Group, Natural History Museum, London, UK

Acknowledgment
 This research was supported with funding from the Dirección General de Investigación de the Spanish Ministerio de Educación y Ciencia (MEC) and Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO), Project No. CGL2012-38434-C03-01/02/03, CGL2015-65357-C3-3-F, CGL2014-52611-C2-1-P and 2014_SGR_900 (Group of Analyses on Socio-ecological Processes, Cultural Changes and Population dynamics during Prehistory (GAP)) of the Generalitat de Catalunya. Thanks to European FEDER funds. We also express thanks for the support of Acción Integrada España-Francia (H2007-0115), Consejo de Educación de Junta de Castilla y León (CEN74A12-2) and The Leakey Foundation through the personal support of Gordon Getty (2013) and Dub Crook (2014, 2015, 2016, 2018) to one of the authors (MM-T). MM, CG and MWP research has been supported by a predoctoral grant of the Junta de Castilla y León (BUCYL-D-02102014-10 and BUCYL-D-2005010-14) with European Social Funds and economic support by the Atapuerca Foundation. Acknowledgement to the Cáceres Museum and Extremadura Government for their permission to study Maltravieso materials, as well as to José Miguel Carretero. Without the remarkable participation of the Atapuerca and EPPEE teams, this work would have never been possible to carry through. We want also to express our gratitude to Covadita Galls Carboneres and Covadita de la Guineu excavation teams. The Galls Carboneres excavation is funded by the 2014/100574 project of the Culture Department of the Generalitat de Catalunya. The Covadita de la Guineu excavation is funded by the 2014/100482 project of the Culture Department of the Generalitat de Catalunya and by the ACALUP project 20145GR-108 and MINECO H462014-50131.



More of my work at modestomata.com

12 Anexo 1: Metodología de reconstrucción

12.1 Introducción y objetivos

La mayoría de los dientes fósiles incluidos en esta investigación, ya sean tanto del yacimiento de la Sima de los Huesos (SH) como del yacimiento de Gran Dolina (TD6), se encuentran ligeramente desgastados. Si queremos dividir la altura de la corona de estos dientes desgastados en deciles y contar los perikymata en cada uno, tenemos que realizar obligatoriamente una reconstrucción del esmalte perdido. Para ello, en esta tesis se ha desarrollado una nueva metodología de reconstrucción de la altura de la corona.

Esta metodología presenta varias ventajas *a priori*:

- Es una metodología de reconstrucción donde se conocen los errores asociados a la estimación de la altura de la corona.
- Permite aumentar el tamaño de la muestra fósil al poder incluir dientes con un ligero desgaste.
- Puede potencialmente ser utilizada para reconstruir las alturas de las coronas de otras especies de homínidos.

12.2 Metodología previas

La presencia de dientes desgastados en el registro fósil ha sido una constante a lo largo de la historia. Y esta problemática no ha pasado desapercibida para los científicos, que a lo largo de los últimos años han desarrollado algunas metodologías que pretendían reconstruir la parte desgastada del diente (Saunders et al., 2007; Guatelli-Steinberg and Reid, 2008; Smith et al., 2012).

Algunos de estos estudios realizaron una validación de la metodología, aunque específicamente se centraron en los caninos y los premolares (Saunders et al., 2007). Sin embargo, el resto de los métodos estaban desarrollados sin un protocolo definido y reproducible. Por lo tanto, no estaban validados a nivel estadístico, por lo que se desconocían los errores asociados a la estimación de la variable en cuestión. Sus protocolos de reconstrucción estaban escuetamente definidos, dando lugar a una cierta ambigüedad a la hora de interpretarlos, como podemos ver a continuación:

- *Where necessary, teeth that demonstrated a slight amount of attrition at their cusp tips were reconstructed by following the contour of each side of the tooth cusp and projecting it until the sides met.* (Guatelli-Steinberg and Reid, 2008)
- *Slight reconstructions of the outer enamel surface were made prior to measurement for sections showing light to moderate wear (based on the profiles of unworn teeth), or when a small amount of cervical enamel was missing (based on the curvature and orientation of the outer enamel surface relative to the enamel-dentine junction.* (Smith et al., 2012)

Estos protocolos llevan implícitos unos niveles relativamente altos de subjetividad, tal y como evidenciamos en un artículo presentado en esta tesis (Modesto-Mata et al., 2017b). Este es el motivo por el que se ha desarrollado un nuevo método de reconstrucción, basándose en parámetros estadísticos reproducibles y conociendo el error asociado a la estimación de la altura de la corona. Además, otros objetivos igualmente importantes han sido adaptar esta metodología a todos los tipos de dientes, no solo a caninos y premolares, y validarla estadísticamente en diferentes especies y poblaciones.

12.3 Método de reconstrucción

El proceso de reconstrucción y validación de la nueva metodología se ha realizado siguiendo un conjunto ordenado de pasos conectados (Figura 39). Pero antes de comenzar, es necesario mencionar

que se ha trabajado de base con dientes de humanos modernos sin desgastar (grado 1 según Molnar et al. (Molnar, 1971)). Primero, todos estos dientes fueron escaneados virtualmente y divididos por tipo dental: incisivos, caninos, premolares y molares, tanto superiores como inferiores, generando por tanto ocho grupos diferentes.

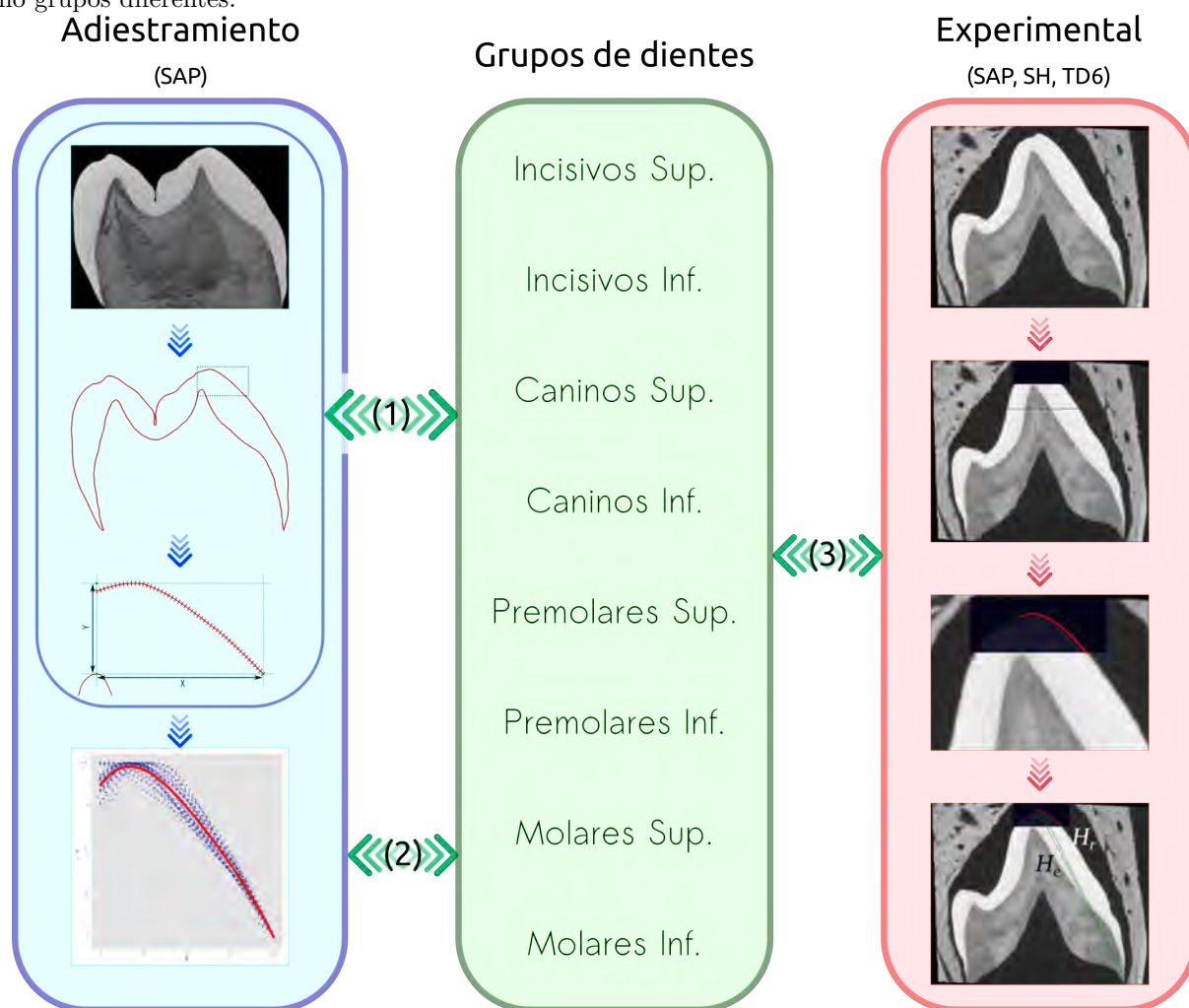


Figura 39: **Resumen esquemático del protocolo de reconstrucción y validación de la metodología.** El cartucho central representa los 8 grupos de dientes sobre los que se ha trabajado. (1) Todos los dientes de cada grupo fueron escaneados, de los que se obtuvo un plano de referencia de cada uno (cartucho de la izquierda, arriba). (2) Por cada grupo de dientes se obtuvo una única ecuación de regresión (cartucho de la izquierda, abajo). (3) Con la ecuación de regresión de cada diente, se desgastaron virtualmente los dientes de la muestra experimental, tanto de SAP como de SH y TD6, y se reconstruyeron aplicando la ecuación específica (cartucho de la derecha). Finalmente, se midió la altura de la corona real (H_r) y la estimada (H_e).

Cada uno de los ocho grupos anteriores fue subdividido a su vez en dos grupos:

- **Submuestra de adiestramiento.** Los dientes de esta submuestra se utilizaron para generar los modelos de regresión.
- **Submuestra experimental.** Los dientes de esta submuestra se utilizaron para validar las regresiones obtenidas con la muestra de adiestramiento.

A partir de los escaneos virtuales se obtuvieron planos microtomográficos de referencia y estandarizados de cada tipo dental. Sobre estos planos nos interesamos en el área de la cúspide. Utilizando los dientes de las submuestras de adiestramiento, generamos regresiones polinomiales del borde externo del esmalte.

Una vez obtenida la regresión media por cada tipo dental, desgastamos virtualmente los dientes de las submuestras experimentales y los reconstruimos utilizando las regresiones respectivas previamente generadas. Por último, validamos la metodología midiendo la altura de la corona real y estimada en los dientes de la submuestra experimental, calculando el porcentaje medio de diferencia para cada tipo dental. Posteriormente realizamos la misma validación sobre los dientes de SH y TD6 sin desgastar.

Se han empleado un total de 142 dientes de humanos modernos sin desgastar, de los que 109 fueron usados para construir los modelos de regresión y 33 fueron desgastados virtualmente para reconstruirlos (Tabla 14). La procedencia de estos dientes puede consultarse en la sección *Material y método - Contaje de perikymata - Material*, ya que estos dientes fueron usados igualmente para contabilizar perikymata. La única excepción es una pequeña muestra de molares inferiores proveniente del cementerio medieval asociado al Monasterio Dominicó de San Pablo (Burgos), conservados en el Laboratorio de Evolución Humana de la Universidad de Burgos. Los dientes de esta muestra fueron usados exclusivamente para el desarrollo del método de reconstrucción (ver *Artículo 3*), pero no para realizar contajes de perikymata.

Posición	Diente	Adiestramiento	Experimental	Total
Mx	Incisivo	11	4	15
Md	Incisivo	7	4	11
Mx	Canino	13	4	17
Md	Canino	12	4	16
Mx	Premolar	19	4	23
Md	Premolar	19	4	23
Mx	Molar	7	4	11
Md	Molar	21	5	26
Total		109	33	142

Tabla 14: **Tamaño de la muestra de los dientes de humanos modernos sin desgastar empleados en el proceso de validación de la reconstrucción del área cuspal.** Cada tipo de diente está dividido en dos submuestras, una con los dientes empleados en la construcción del modelo estadístico (*Adiestramiento*) y otra con los dientes empleados para validar el modelo (*Experimental*).

Es importante destacar que se ha considerado el 5% como el porcentaje medio de diferencia máximo para considerar a esta metodología como aceptable entre la altura de la corona estimada y real. Errores situados por debajo de ese valor los consideraríamos como positivos, ya que ese porcentaje de diferencia del 5% representaría como máximo la pérdida de la mitad del primer decil de la zona cuspal.

12.3.1 Microtomografía computarizada de dientes sin desgastar

Los dientes de humanos modernos y fósiles sin desgastar se escanearon virtualmente con la técnica de la microtomografía computarizada (microCT o μ CT). Se han utilizado dos tipos diferentes de escáneres, localizados en las instalaciones del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) en Burgos (España):

- *Phoening v/tome/x s de GE Measurement system* (Figura 40). Los parámetros del escaneo han sido voltaje de 100 kV, intensidad de 100 μ A y filtro de cobre de 0,02 mm de grosor.
- *Scanco Medical AG Micro-Computed Tomography 80*. Los parámetros del escaneo han sido voltaje de 70 kV e intensidad de 114 μ A.

Los tamaños de voxel se sitúan entre 18 y 36 μ m para dientes aislados, y de 75 μ m para los dientes

incluidos en sus mandíbulas o maxilares, bien sean en sus criptas de desarrollo o que estén en proceso de ascenso a su plano funcional.

La pila de imágenes de cada escáner fue tratada usando el software AMIRA 6.0.0 y AVIZO 8.0 (Visage Imaging, Inc.).



Figura 40: MicroCT *Phoenix v|tome|x s* de GE Measurement system. Este microCT se localiza en el Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH) y es uno de los empleados para escanear los dientes tanto de Sima de los Huesos, como de Gran Dolina-TD6 y de humanos modernos. Fotografía: Mario Modesto Mata.

12.3.2 Plano de referencia en incisivos y caninos

El plano de referencia en incisivos y caninos se obtuvo siguiendo un protocolo estricto. Primero, sobre la *isosurface* de cada diente, se añaden 10 *landmarks* equidistantes en el cérvix de la cara labial, y otros 10 *landmarks* equidistantes en el cérvix de la cara lingual. Posteriormente, se trazó un plano oblicuo medio a esos 20 *landmarks*. Toda la pila de imágenes fue transformada en base a ese plano oblicuo medio. A continuación, se localizan 3 *landmarks* en cada tipo dental:

- Cúspide la dentina en caninos o punto más alto del borde incisal de la dentina en incisivos.
- Extensión máxima en el cérvix del esmalte en la cara labial.
- Extensión máxima en el cérvix del esmalte en la cara lingual.

El plano de referencia final se orienta en relación al plano oblicuo medio, ya que el perfil de éste tiene que estar completamente en horizontal. Por su parte, el protocolo establecido indica que la cara bucal de los dientes tiene que situarse a la derecha de la imagen, dejando la cara lingual a la izquierda.

12.3.3 Plano de referencia en premolares y molares

El plano de referencia en premolares y molares se obtiene siguiendo un protocolo estricto. Primero, sobre la *isosurface* de cada diente se añaden 50 *landmarks* equidistantes a lo largo de todo cérvix hasta completar su longitud. Posteriormente, se traza un plano oblicuo medio a esos 50 *landmarks*. Toda la pila de imágenes se transforma en base a ese plano oblicuo medio. A continuación, se obtiene un plano

perpendicular al plano oblicuo medio, que se corresponderá con el plano de referencia final, que pase por dos *landmarks*, que serán diferentes según el tipo dental:

- Molares superiores: cúspides de la dentina del protocono y el paracono.
- Molares inferiores: cúspides de la dentina del protocónido y del metacónido.
- Premolares: cúspides de la dentina bucal y lingual.

El plano de referencia final se orienta en relación al plano oblicuo medio, ya que el perfil de éste tiene que estar completamente en horizontal. Por su parte, el protocolo establecido indica que la cara bucal de los dientes tiene que situarse a la derecha de la imagen, dejando la cara lingual a la izquierda. La excepción a esta última norma son los molares superiores, ya que la cara situada a la derecha es la lingual, debido a que es donde se sitúa el protocono, la primera cúspide en comenzar su formación.

12.3.4 Generación de las ecuaciones de regresión

Una vez obtenidos los planos de referencia de todos los dientes de la submuestra de adiestramiento, el siguiente paso consiste en definir tres *landmarks* en cada uno de ellos que nos permita trazar un sistema de coordenadas cartesianas (Figura 39). Estos tres *landmarks* son:

- A: cúspide de la dentina o del borde incisal. Se corresponde con la coordenada origen (0, 0).
- B: punto en el perfil externo del esmalte definido por el corte de una línea horizontal trazada desde A. Se corresponde con la coordenada (100, 0).
- C: punto sobre la línea vertical trazada pasando por A, definido por el corte de la línea horizontal trazada desde el punto más alto del esmalte. Se corresponde con la coordenada (0, 100).

A continuación, nos centramos exclusivamente en el perfil externo del esmalte comprendido dentro del espacio de coordenadas cartesianas. La longitud de esta sección del esmalte se divide en 50 segmentos iguales, a partir de la inclusión de 51 puntos equidistantes. Estos puntos equidistantes son los que se van a emplear para construir las ecuaciones de regresión.

Las ecuaciones de regresión se han ajustado a un modelo polinomial de cuarto grado, ya que sus R^2 ajustados superan en todos los casos el 0,9 (Tabla 15).

Diente	I Mx	I Md	C Mx	C Md	P Mx	P Md	M Mx	M Md
Intercepto	92,90	75,10	91,40	77,50	85,90	89,30	94,00	87,00
X	0,74	2,01	0,79	1,47	0,58	0,97	0,88	1,42
X ²	-0,03	-0,05	-0,02	-0,03	0,00	-0,03	0,04	-0,05
X ³	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
X ⁴	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Adj. R-sq	0,98	0,94	0,97	0,90	0,95	0,96	0,98	0,98

Tabla 15: **Ecuaciones de regresión polinómica de cuarto grado para cada tipo dental.** Se muestra el R cuadrado ajustado (Adj. R.sq) de cada regresión polinómica de cuarto grado, así como el intercepto y cada uno de los cuatro coeficientes según su potencia (X, X², X³, X⁴). Posición (Md = mandibular; Mx = maxilar).

12.4 Validación estadística

Con objeto de evaluar cómo funciona la metodología de reconstrucción de la altura de la corona dental, cada diente fue dividido en dos submuestras, una para construir el modelo estadístico (muestra

de adiestramiento) y otra para evaluar el modelo (muestra experimental), pudiendo en este último caso comparar las alturas estimadas con las alturas reales. Los dientes se agruparon según su tipología para realizar la validación, por lo tanto los grupos están conformados por incisivos, caninos, premolares y molares, dividiendo a su vez en superior e inferior.

Para ello, empleamos 142 dientes SAP no usados para construir 8 ecuaciones de regresión que representan la morfología cuspal de cada grupo de tipos de dientes: incisivos, caninos, premolares y molares, tanto superiores como inferiores (Tabla 14).

12.4.1 Tamaño de la muestra de los dientes usados para construir los modelos

Con objeto de evaluar si el tamaño de la muestra de los dientes empleados para construir cada modelo de regresión estadístico (Tabla 14) era suficientemente elevado para que los modelos fueran robustos a la hora de permanecer estables ante la inclusión o eliminación de nuevos dientes, se realizaron regresiones acumulativas en número de dientes para observar cómo y cuando se estabilizan los modelos (Figura 41).

Dicho de un modo más sencillo, por cada tipo dental se han construido tantos modelos de regresión como dientes hubiera. Primero se reordenaron aleatoriamente todos los dientes, y posteriormente se construyó un modelo de regresión con el primer diente, después un segundo modelo incluyendo el primer y el segundo diente, a continuación un tercer modelo incluyendo los tres primeros dientes, y así sucesivamente. Todos estos modelos de regresión fueron solapados en una sola figura por tipo dental (Figura 41). De este modo, podemos ver cómo al ir aumentando el número de dientes, la regresión se va estabilizando hasta llegar un punto en el que la inclusión de nuevos dientes generan regresiones que solapan completamente.

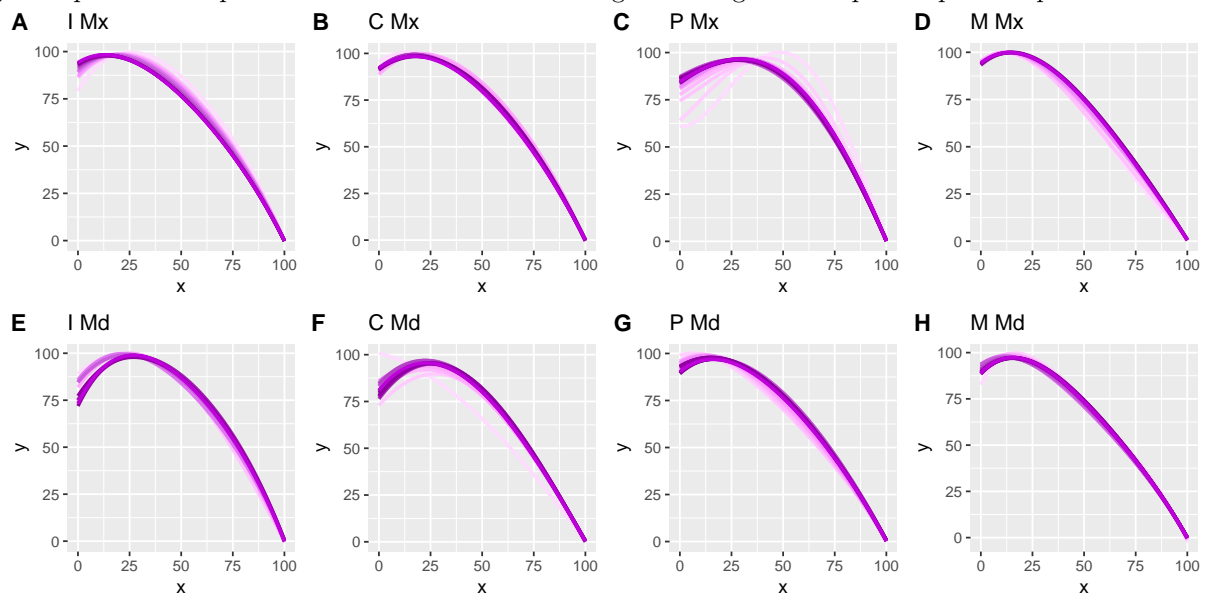


Figura 41: **Ecuaciones de regresión que acumulan un un diente progresivamente en cada tipo dental.** La escala de color va desde el violeta más claro al violeta más oscuro, indicando el proceso de acumulación de dientes desde el modelo construido con solo 1 hasta el que contiene todos los dientes de la muestra. Con esta figura se indica que la inclusión de entre 7 y 10 perfiles del esmalte por cada tipo dental son suficientes para estabilizar la regresión. Diente (I = incisivos; C = caninos; P = premolares; M = Molares). Posición (Md = mandibular; Mx = maxilar).

Se observa que, a partir de entre 7 y 10 dientes, en cualquier tipo dental, el modelo de regresión es suficientemente robusto como para mantener su morfología y no verse afectado por la inclusión o eliminación de nuevas piezas. Esto demuestra que los tamaños de las muestras con los que contamos son suficientes para construir modelos estables con los que realizar las reconstrucciones de dientes.

12.4.2 Validación sobre dientes de SAP

Cuando realizamos la comparación entre la altura real de la corona de los dientes de SAP y su altura estimada calculada a partir del método de reconstrucción (Tabla 16), observamos que los errores medios son muy bajos, ya que la mayor diferencia media se encuentra en los molares inferiores (con un -2,29% en valores relativos o 3,90% en valores absolutos). La inmensa mayoría, sea en valores absolutos o relativos, se encuentran situados en valores inferiores al 2%.

Diente	I Mx	I Md	C Mx	C Md	P Mx	P Md	M Mx	M Md
Nº1 (REL)	-0,89	0,02	0,57	-0,62	0,73	-1,00	1,41	1,40
Nº1 (ABS)	0,89	0,02	0,57	0,62	0,73	1,00	1,41	1,40
Nº2 (REL)	-0,27	-1,18	-0,63	-2,51	1,08	-0,09	0,72	-5,30
Nº2 (ABS)	0,27	1,18	0,63	2,51	1,08	0,09	0,72	5,30
Nº3 (REL)	-0,41	1,20	-1,12	-3,73	-0,51	-1,81	0,26	0,67
Nº3 (ABS)	0,41	1,20	1,12	3,73	0,51	1,81	0,26	0,67
Nº4 (REL)	-0,16	-0,27	-0,11	-0,12	-0,91	-4,11	-0,92	-5,92
Nº4 (ABS)	0,16	0,27	0,11	0,12	0,91	4,11	0,92	5,92
Nº5 (ABS)								-6,20
Nº5 (REL)								6,20
Media (REL)	-0,43	-0,06	-0,32	-1,75	0,10	-1,76	0,37	-2,29
sd (REL)	0,32	0,98	0,72	1,68	0,96	1,72	0,98	3,77
Media (ABS)	0,43	0,67	0,61	1,75	0,81	1,76	0,83	3,90
sd (ABS)	0,32	0,61	0,42	1,68	0,24	1,72	0,48	2,65

Tabla 16: **Porcentajes de error entre las alturas de las coronas estimadas y reales en dientes sin desgastar de SAP que han sido desgastados virtualmente.** Se muestran los porcentajes de diferencia en valores absolutos (ABS) y relativos (REL) de todos los dientes usados para validar las regresiones (Nº1, Nº2, Nº3, Nº4), así como la media y la desviación estándar (sd). Diente (I = incisivos; C = caninos; P = premolares; M = Molares). Posición (Md = mandibular; Mx = maxilar).

Estos valores tan ajustados entre las alturas de las coronas reales y estimadas es realmente significativo, e indica que el método de reconstrucción estadístico propuesto tiene un buen ajuste a la hora de reconstruir la zona cuspal y las alturas de las coronas de dientes de SAP. Es más, el margen de error límite permitido que nos marcamos como máximo era del 5%, y el porcentaje medio de diferencia de ningún diente supera este valor.

12.4.3 Validación sobre dientes de TD6 y SH

Una vez visto que los modelos de reconstrucción funcionan bien en SAP, es momento de comprobar si esos modelos funcionan igualmente bien en otras poblaciones fósiles, como TD6 y SH. De este modo, podrían reconstruirse las alturas de dientes ligeramente desgastados de estas poblaciones fósiles e incluirlos en los estudios de desarrollo dental.

Idealmente, el protocolo descrito para SAP podría replicarse para otras poblaciones o especies. Desafortunadamente, el tamaño de la muestra de dientes sin desgastar de estos yacimientos es muy inferior al que contamos de SAP, lo que nos imposibilita el poder replicar el protocolo realizado sobre SAP. La solución que se ha usado ha sido la de medir el porcentaje de error entre las alturas de las coronas reales y estimadas de los dientes fósiles que no presentan ningún tipo de desgaste en la cúspide usando

las regresiones de SAP. Es decir, utilizaríamos los dientes fósiles como si fuesen parte de la muestra experimental de SAP.

El resultado de aplicar las regresiones de SAP sobre dientes fósiles sin desgastar han sido muy similares a cuando las regresiones se aplican sobre dientes de SAP. Cuando se reconstruyen dientes fósiles sin desgastar (TD6: $n = 3$, y SH: $n = 35$) con ecuaciones de regresión basadas en los dientes de SAP (Tabla 17 y Tabla 18), el error porcentual medio entre la altura real y la estimada de la corona es de $-1,01 \pm 1,53\%$ ($1,42 \pm 1,15\%$ en valores absolutos). La mayor diferencia ($-4,50\%$) está presente en AT-1752. En todos los dientes sin desgastar usados, ninguno supera el 5% de error. Es más, siguen el mismo comportamiento que con SAP, estando la mayoría de ellos por debajo del 2% de error. Los caninos, premolares y molares, tanto superiores como inferiores, presentan unos valores de diferencia muy próximos.

Yacimiento	Espécimen	Diente	Posición	Lado	REL	ABS
SH	AT-2165	C	Md	Der	-0,80	0,80
SH	AT-410	C	Md	Izq	-0,74	0,74
SH	AT-2207	C	Mx	Der	-0,38	0,38
SH	AT-2151	C	Mx	Izq	0,06	0,06
SH	AT-2343	P3	Md	Der	0,16	0,16
SH	AT-2767	P3	Md	Izq	0,99	0,99
SH	AT-2399	P3	Mx	Der	-0,49	0,49
SH	AT-2036	P3	Mx	Izq	0,46	0,46
SH	AT-5611	P3	Mx	Izq	1,80	1,80
SH	AT-828	P4	Md	Izq	-0,76	0,76
SH	AT-2386	P4	Md	Der	1,02	1,02
SH	AT-746	P4	Mx	Der	0,14	0,14
SH	AT-2070	P4	Mx	Izq	0,44	0,44
SH	AT-2189	P4	Mx	Der	0,93	0,93
SH	AT-1752	M2	Md	Der	-4,50	4,50
SH	AT-941	M2	Md	Izq	-2,10	2,10
SH	AT-2175	M2	Mx	Der	-1,96	1,96
SH	AT-2179	M2	Mx	Izq	-0,92	0,92
SH	AT-2273	M3	Md	Izq	-3,93	3,93
SH	AT-2777	M3	Md	Der	-3,39	3,39
SH	AT-1959	M3	Md	Der	-3,27	3,27
SH	AT-942	M3	Md	Der	-2,62	2,62
SH	AT-2760	M3	Md	Izq	-2,40	2,40
SH	AT-3182	M3	Md	Der	-2,12	2,12
SH	AT-1468	M3	Md	Der	-2,07	2,07
SH	AT-143	M3	Md	Der	-1,84	1,84
SH	AT-599	M3	Md	Der	-1,56	1,56
SH	AT-598	M3	Md	Izq	0,26	0,26
SH	AT-602	M3	Mx	Izq	-2,32	2,32
SH	AT-1471	M3	Mx	Der	-0,97	0,97
SH	AT-601	M3	Mx	Der	-0,70	0,70
SH	AT-945	M3	Mx	Der	-0,69	0,69
SH	AT-805	M3	Mx	Der	-0,47	0,47
SH	AT-274	M3	Mx	Izq	0,00	0,00
SH	AT-3181	M3	Mx	Izq	1,00	1,00

Yacimiento	Espécimen	Diente	Posición	Lado	REL	ABS
TD6	ATD6-112	M1	Md	Der	0,50	0,50
TD6	ATD6-69	M2	Mx	Izq	-2,40	2,40
TD6	ATD6-5	M3	Md	Der	-2,90	2,90

Tabla 17: **Porcentajes de diferencia entre las alturas de las coronas reales y estimadas de dientes sin desgastar que han sido desgastados virtualmente de los homínidos de la Sima de los Huesos (SH) y de la Gran Dolina (TD6).** Se muestran tanto las diferencias en valores relativos (REL) como en valores absolutos (ABS). Posición (Md = mandibular; Mx = maxilar); Lado (Izq = izquierdo; Der = derecho).

	Mín	1er Cuar	Mediana	Media	3er Cuar	Máx
ABS	0,0	0,49	0,98	1,42	2,12	4,5
REL	-4,5	-2,12	-0,75	-1,01	0,16	1,8

Tabla 18: **Resumen numérico de los porcentajes de diferencia total combinando todos los dientes fósiles entre las alturas de la corona estimadas y reales.** Se muestran tanto las diferencias en valores relativos (REL) como en valores absolutos (ABS). Mín / Máx= valor mínimo y máximo; 1er Cuar / 3er Cuar = primer y tercer cuartil.

Lamentablemente no existe ningún incisivo fósil sin desgastar y con la corona completa, por lo que el error de estimación de la altura de la corona sigue siendo desconocido para este tipo dental. Sin embargo, observando cómo son los porcentajes de diferencia en el resto de piezas dentales, tanto en SH y TD6 como en SAP (donde sí hay incisivos), lo esperable es que en los incisivos fósiles se mantuvieran en los mismos márgenes. Por lo tanto, a pesar de que no conocemos el error sobre este tipo dental en fósiles, asumimos que las ecuaciones de regresión de SAP funcionarían de un modo similar al resto.

Todos estos resultados nos indican que las regresiones de SAP pueden ser utilizadas tanto sobre los dientes de SAP como sobre los dientes fósiles de TD6 y SH.

Lamentablemente no se dispone de ningún incisivo con la corona completa sin desgastar de TD6 o SH. Sin embargo, observando el comportamiento general de las regresiones sobre los dientes de SAP, TD6 y SH, podemos asumir que las ecuaciones de regresión funcionarían de un modo similar sobre los incisivos.

13 Anexo 2: Script de ImageJ / Fiji

Para automatizar el proceso del *alineamiento de imágenes* y el *focus stacking* de las 1510 imágenes obtenidas con el PCSOM, hemos desarrollado un script/macro en lenguaje de ImageJ para optimizar los tiempos de análisis y de tratamiento de imágenes. Asimismo, el proceso de automatización ha reducido el error humano asociado a una repetición constante en la ejecución de los parámetros, permitiendo estandarizar todo el proceso.

```

#@File(label = "Input directory", style = "directory") input
#@File(label = "Output directory", style = "directory") output
#@String(label = "File suffix", value = ".tif") suffix

var outputDir
var inputDir
outputDir = File.getName(output);
inputDir = File.getName(input);

setBatchMode(true)
processFolder(input);

function processFolder(input) {
    list = getFileList(input);
    for (i = 0; i < list.length; i++) {
        if(File.isDirectory(input + File.separator + list[i])) {
            tempInputDir = input + File.separator + list[i];
            saveDir = replace(tempInputDir, inputDir, outputDir);
            File.makeDirectory(saveDir);
            processFolder("'" + input + File.separator + list[i]);
        }
        if(endsWith(list[i], suffix)) {
            processFile(input, output, list[i]);
            i = list.length;
        }
    }
}

function processFile(input, output, file) {
    run("Image Sequence...", "open=[input] number=304 starting=1 increment=1");
    run("8-bit");
    run("Sharpen", "stack");
    run("Enhance Contrast...", "saturated=0.3");
    makeRectangle(540, 354, 878, 746);
    run("Align slices in stack...", "method=5 windowsex=620 windowsey=454
x0=237 y0=138 swindow=0 subpixel=false itpmethod=0 ref.slice=1 show=true");
    run("Z Project...", "projection=[Average Intensity]");

    saveDir = replace(input, inputDir, outputDir);
}

```

```
File.makeDirectory(saveDir); // makes the above directory
saveAs("TIFF", saveDir + file);
close();
}
```

15 Referencias

A continuación se muestran las referencias ordenadas alfabéticamente por el nombre de los autores, siguiendo el estilo de la revista *American Journal of Physical Anthropology*.

Literatura citada

Alathea L. 2015. Captioner: Numbers Figures and Creates Simple Captions. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=captioner>

Allman J, Hasenstaub A. 1999. Brains, maturation times, and parenting. *Neurobiology of Aging* 20:447–454.

Andresen V. 1898. Die querstreifung des dentins. *Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde* 16:386–389.

Anemone RL, Mooney MP, Siegel MI. 1996. Longitudinal study of dental development in chimpanzees of known chronological age: Implications for understanding the age at death of Plio-Pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 99:119–133.

Arsuaga JL, Carretero J-M, Lorenzo C, Gómez-Olivencia A, Pablos A, Rodríguez L, García-González R, Bonmatí A, Quam RM, Pantoja-Pérez A, Martínez I, Aranburu A, Gracia-Téllez A, Poza-Rey E, Sala N, García N, Velasco AA de, Cuenca-Bescós G, Castro JMB de, Carbonell E. 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:11524–11529.

Arsuaga JL, Carretero JM, Martínez I, Gracia A. 1991. Cranial remains and long bones from Atapuerca/Ibeas (Spain). *Journal of Human Evolution* 20:191–230.

Arsuaga JL, Gracia A, Lorenzo C, Martínez I, Pérez P-J. 1999a. Resto craneal humano de Galería/Cueva de los Zarpazos (Sierra de Atapuerca, Burgos). In: Carbonell E, Rosas A, Díez Fernández-Lomana JC, editors. *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Vol. 7. *Arqueología en castilla y león*. Junta de Castilla y León. p 233–235.

Arsuaga JL, Martínez I, Arnold LJ, Aranburu A, Gracia-Téllez A, Sharp WD, Quam RM, Falguères C, Pantoja-Pérez A, Bischoff J, Poza-Rey E, Parés JM, Carretero JM, Demuro M, Lorenzo C, Sala N, Martínón-Torres M, García N, Velasco AA de, Cuenca-Bescós G, Gómez-Olivencia A, Moreno D, Pablos A, Shen C-C, Rodríguez L, Ortega AI, García R, Bonmatí A, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344:1358–1363.

Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Carretero JM, Carbonell E. 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362:534–537.

Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Lorenzo C. 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33:219–281.

Arsuaga JL, Martínez I, Lorenzo C, Gracia A, Muñoz A, Alonso Ó, Gallego J. 1999b. The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37:431–457.

Aust F. 2016. Citr: 'RStudio' Add-in to Insert Markdown Citations. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=citr>

Bailey SE. 2008. Inter- and intra-specific variation in Pan tooth crown morphology: Implications for Neandertal taxonomy. In: Irish JD, Nelson GC, editors. *Technique and Application in Dental Anthropology*. Cambridge studies in biological and evolutionary anthropology. Cambridge University Press. p 293–318.

Bayle P, Braga J, Mazurier A, Macchiarelli R. 2009a. Dental developmental pattern of the Neandertal child from Roc de Marsal: A high-resolution 3D analysis. *Journal of Human Evolution* 56:66–75.

Bayle P, Braga J, Mazurier A, Macchiarelli R. 2009b. Brief communication: High-resolution assessment of the dental developmental pattern and characterization of tooth tissue proportions in the late Upper Paleolithic child from La Madeleine, France. *American Journal of Physical Anthropology* 138:493–498.

Bei M. 2009. Molecular Genetics of Tooth Development. *Current Opinion in Genetics & Development* 19:504–510.

Berger LR, Hawks J, de Ruiter DJ, Churchill SE, Schmid P, Deleuzene LK, Kivell TL, Garvin HM, Williams SA, DeSilva JM. 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *Elife* 4:e09560.

Bermúdez de Castro JM, Modesto-Mata M, Martínón-Torres M. 2015. Brains, teeth and life histories in hominins: A review. *Journal of Anthropological Sciences* 93:21–42.

Bermúdez de Castro J, Bromage TG, Jalvo YF. 1988. Buccal striations on fossil human anterior teeth: Evidence of handedness in the middle and early Upper Pleistocene. *Journal of Human Evolution* 17:403–412.

Bermúdez de Castro JM. 1986. Dental remains from Atapuerca (Spain) I. Metrics. *Journal of Human Evolution* 15:265–287.

Bermúdez de Castro JM. 1988. Dental remains from Atapuerca/Ibeas (Spain) II. Morphology. *Journal of Human Evolution* 17:279–304.

Bermúdez de Castro JM. 1993. The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations. *Journal of Human Evolution* 24:339–371.

Bermúdez de Castro JM. 2002. *El chico de la Gran Dolina: en los orígenes de lo humano*. 4th ed. Barcelona: Crítica.

Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martínez I, Mosquera M. 1997a. A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans. *Science* 276:1392–1395.

Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Pérez PJ. 1997b. Interproximal grooving in the Atapuerca-SH Hominid dentitions. *American Journal of Physical Anthropology* 102:369–376.

Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Arsuaga JL, Carbonell E. 2017a. Twentieth anniversary of *Homo antecessor* (1997-2017): A review. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 26:157–171.

Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L, Martín-Francés L, Lapresa M, Olejniczak A, Carbonell E. 2011. Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *Journal of Human Evolution* 61:12–25.

Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Lozano M, Sarmiento S, Muela A. 2004. Paleodemography of the Atapuerca-Sima de los Huesos hominin sample: A revision and new approaches to the paleodemography of the European Middle Pleistocene population. *Journal of Anthropological Research* 60:5–26.

Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Martín-Francés L, Martínez de Pinillos M, Modesto-Mata M, García-Campos C, Wu X, Xing S, Liu W. 2017b. Early Pleistocene hominin deciduous teeth from the *Homo antecessor* Gran Dolina-TD6 bearing level (Sierra de Atapuerca, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 163:602–615.

Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Martín-Francés L, Modesto-Mata M, Martínez-de-Pinillos M, García C, Carbonell E. 2017c. *Homo antecessor*: The state of the art eighteen years later. *Quaternary International* 433:22–31.

Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Prado L, Gómez-Robles A, Rosell J, López-Polín L, Arsuaga JL, Carbonell E. 2010. New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the

earliest evidence of a modern human dental development pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:11739–11744.

Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Sarmiento S, Lozano M, Arsuaga JL, Carbonell E. 2003a. Rates of anterior tooth wear in Middle Pleistocene hominins from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:11992–11996.

Bermúdez de Castro JM, Nicolás ME. 1995. Posterior dental size reduction in hominids: The Atapuerca evidence. *American Journal of Physical Anthropology* 96:335–356.

Bermúdez de Castro JM, Pérez PJ. 1995. Enamel hypoplasia in the Middle Pleistocene Hominids from Atapuerca (Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 96:301–314.

Bermúdez de Castro JM, Rosas A. 2001. Pattern of dental development in Hominid XVIII from the Middle Pleistocene Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 114:325–330.

Bermúdez de Castro JM, Rosas A, Carbonell E, Nicolás ME, Rodríguez J, Arsuaga JL. 1999. A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:4210–4213.

Bermúdez de Castro JM, Rozzi FR, Martínón-Torres M, Pérez SS, Rosas A. 2003b. Patterns of dental development in Lower and Middle Pleistocene hominins from Atapuerca (Spain). In: *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Vol. 37. Cambridge: Cambridge University Press. p 246–270.

Bermúdez de Castro JM, Sarmiento S, Cunha E, Rosas A, Bastir M. 2001. Dental size variation in the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominids. *Journal of Human Evolution* 41:195–209.

Beynon AD, Dean MC. 1988. Distinct dental development patterns in early fossil hominids. *Nature* 335:509–514.

Beynon AD, Dean MC, Reid DJ. 1991. Histological study on the chronology of developing dentition in gorilla and orangutan. *American Journal of Physical Anthropology* 86:189–203.

Beynon AD, Wood BA. 1987. Patterns and rates of enamel growth in the molar teeth of early hominids. *Nature* 326:493–496.

Bogin B. 1997. Evolutionary hypotheses for human childhood. *Yearbook of Physical Anthropology* 40:63–89.

Bogin B. 1999a. *Patterns of Human Growth*. 2nd ed. Cambridge University Press.

Bogin B. 1999b. Evolutionary Perspective on Human Growth. *Annual Review of Anthropology* 28:109–153.

Bogin B. 2001. *The Growth of Humanity*. 1st ed. Wiley-Liss.

Bogin B. 2003. The human pattern of growth and development in paleontological perspective. *Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology*:15–44.

Bogin B. 2009. Childhood, adolescence, and longevity: A multilevel model of the evolution of reserve capacity in human life history. *American Journal of Human Biology* 21:567–577.

Bogin B, Smith BH. 1996. Evolution of the human life cycle. *American Journal of Human Biology* 8:703–716.

Bolk L. 1926. On the problem of anthropogenesis. *Proceedings of the Koninklijke Academie Van Wetenschappen Amsterdam* 29:465–475.

Bonmatí A, Gómez-Olivencia A, Arsuaga J-L, Carretero JM, Gracia A, Martínez I, Lorenzo C, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2010. Middle Pleistocene lower back and pelvis from an aged human individual from the Sima de los Huesos site, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:18386–18391.

Boughner JC, Dean MC. 2008. Mandibular Shape, Ontogeny and Dental Development in Bonobos (*Pan paniscus*) and Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Evolutionary Biology* 35:296–308.

- Boyde A. 1964. The structure and development of mammalian enamel. University of London: PhD.
- Boyde A. 1966. The Development of Enamel Structure in Mammals. In: Fleisch H, Blackwood HJJ, Owen M, editors. *Calcified Tissues 1965*. Springer Berlin Heidelberg. p 276–280.
- Boyde A. 1970. The surface of the enamel in human hypoplastic teeth. *Archives of Oral Biology* 15:897–898.
- Boyde A, Martin L. 1984. The microstructure of primate dental enamel. In: Chivers DJ, Wood BA, Bilsborough A, editors. *Food acquisition and processing in primates*. New York: Plenum Publishing Corporation. p 341–367.
- Braga J, Heuze Y. 2007. Quantifying variation in human dental development sequences: An EVO-DEVO perspective. In: Bailey SE, Hublin JJ, editors. *Dental Perspectives on Human Evolution*. Berlin: Springer-Verlag. p 247–261.
- Braga J, Heuze Y, Chabadel O, Sonan NK, Gueramy A. 2005. Non-adult dental age assessment: Correspondence analysis and linear regression versus Bayesian predictions. *International Journal of Legal Medicine* 119:260–274.
- Bräuer G. 2008. The origin of modern anatomy: By speciation or intraspecific evolution? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 17:22–37.
- Bromage TG. 1987. The biological and chronological maturation of early hominids. *Journal of Human Evolution* 16:257–272.
- Bromage TG. 1991. Enamel incremental periodicity in the pig-tailed macaque: A polychrome fluorescent labeling study of dental hard tissues. *American Journal of Physical Anthropology* 86:205–214.
- Bromage TG, Dean MC. 1985. Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids. *Nature* 317:525–527.
- Bromage TG, Hogg RT, Lacruz RS, Hou C. 2012. Primate enamel evinces long period biological timing and regulation of life history. *Journal of Theoretical Biology* 305:131–144.
- Bromage TG, Lacruz R, Pérez-Ochoa A, Boyde A. 2007. Portable confocal scanning optical microscopy of *Australopithecus africanus* enamel structure. In: Bailey SE, Hublin J-J, editors. *Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Paleoanthropology*. Vertebrate paleobiology and paleoanthropology. Springer Netherlands. p 193–209.
- Bromage TG, Pérez-Ochoa A, Boyde A. 2003. The portable confocal microscope: Scanning optical microscopy anywhere. In: Méndez-Vilas A, editor. *Science, Technology and Education of Microscopy: An Overview*. Badajoz: Formatex Research Center. p 742–752.
- Bromage TG, Pérez-Ochoa A, Boyde A. 2005. Portable confocal microscope reveals fossil hominid microstructure. *Microscopy and Analysis* 19:5–7.
- Brown FH, McDougall I. 1993. Geologic setting and age. In: Walker A, Leakey R, editors. *The Nariokotome *Homo erectus* Skeleton*. Harvard University Press, Cambridge. p 9–20.
- Butler PM. 1956. The ontogeny of molar pattern. *Biological Reviews* 31:30–69.
- Butler PM. 1995. Ontogenetic aspects of dental evolution. *International Journal of Developmental Biology* 39:25–34.
- Callejo Serrano C. 1958. *La Cueva prehistórica del Maltravieso, junto a Cáceres*. Cáceres: Publicaciones de la Biblioteca Pública de la Ciudad.
- Campaña I, Benito-Calvo A, Pérez-González A, Ortega AI, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2017. Pleistocene sedimentary facies of the Gran Dolina archaeo-paleoanthropological site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International* 433:68–84.
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Parés JM, Pérez-González A, Cuenca-Bescós G, Ollé A, Mosquera M, Huguet R, van der Made J, Rosas A, Sala R, Vallverdú J, García N, Granger DE, Martínón-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergès JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A,

Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rosell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452:465–9.

Carbonell E, Canals A, Saucedo I, Barrero N, Carbajo Á, Díaz Ó, Díaz I, Fernández R, García FJ, Peña L, García M, Gil J, Guerra S, León LM, Mancha S, Mancha E, Mejías D, Merino RM, Morano M, Morcillo A, Muñoz L, Rodríguez A, Julià R, Giralt S, Falguères C. 2005. La grotte de Santa Ana (Cáceres, Espagne) et l'évolution technologique au Pléistocène dans la Péninsule ibérique. *L'Anthropologie* 109:267–285.

Carbonell E, Esteban M, Nájera AM, Mosquera M, Rodríguez XP, Ollé A, Sala R, Vergès JM, Bermúdez de Castro JM, Ortega AI. 1999. The Pleistocene site of Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain: A history of the archaeological investigations. *Journal of Human Evolution* 37:313–324.

Cardoso HFV. 2007. Environmental effects on skeletal versus dental development: Using a documented subadult skeletal sample to test a basic assumption in human osteological research. *American Journal of Physical Anthropology* 132:223–233.

Carretero JM, Lorenzo C, Arsuaga JL. 1999. Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor*. *Journal of Human Evolution* 37:459–499.

Carretero J-M, Rodríguez L, García-González R, Arsuaga J-L, Gómez-Olivencia A, Lorenzo C, Bonmatí A, Gracia A, Martínez I, Quam R. 2012. Stature estimation from complete long bones in the Middle Pleistocene humans from the Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca (Spain). *Journal of Human Evolution* 62:242–255.

Cerrillo Cuenca E, González Cordero A. 2007. Cuevas para la eternidad: sepulcros prehistóricos de la provincia de Cáceres. Mérida: Asamblea de Extremadura.

Chai H, Lee JJ-W, Constantino PJ, Lucas PW, Lawn BR. 2009. Remarkable resilience of teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:7289–7293.

Charnov EL. 1991. Evolution of Life History Variation Among Female Mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88:1134–1137.

Chen T, Yuan C-X, Gao S. 1984. The study on uranium-series dating of fossil bones as an absolute age sequence for the main Paleolithic sites of North China. *Acta Anthropologica Sinica* 3:259–269.

Chen T, Yuan C-X, Gao S, Wang L, Zhao G. 1982. Uranium series datings of Xujiayao (Hsu-chia-yao) site. *Acta Anthropologica Sinica* 1:91–95.

Christensen G, Kraus B. 1965. Initial calcification of the human permanent first molar. *Journal of Dental Research* 44:1338.

Conroy GC, Vannier MW. 1987. Dental development of the Taung skull from computerized tomography. *Nature* 329:625–627.

Conroy GC, Vannier MW. 1991. Dental development in South African australopithecines. Part I: Problems of pattern and chronology. *American Journal of Physical Anthropology* 86:121–136.

Cunha E, Ramírez-Rozzi F, Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Wasterlain SN, Sarmiento S. 2004. Enamel hypoplasias and physiological stress in the Sima de los Huesos Middle Pleistocene hominins. *American Journal of Physical Anthropology* 125:220–231.

Dart RA. 1925. *Australopithecus africanus*: The Man-Ape of South Africa. *Nature* 115:195–199.

Dean C. 1987a. The dental developmental status of six East African juvenile fossil hominids. *Journal of Human Evolution* 16:197–213.

Dean C. 1987b. 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 C. 2012. Daily rates of dentine formation and root extension rates in *Paranthropus boisei*, KNM-ER 1817, from Koobi Fora, Kenya. In: African Genesis. Perspectives on Hominin Evolution. Cambridge studies in biological and evolutionary anthropology. Cambridge University Press. p 268–279.

- Dean C. 2017. How the microstructure of dentine can contribute to reconstructing developing dentitions and the lives of hominoids and hominins. *Comptes Rendus Palevol* 16:557–571.
- Dean C, Cole T. 2014. The timing of our tooth growth is an evolutionary relic. *Significance* 11:19–23.
- Dean C, Leakey MG, Reid D, Schrenk F, Schwartz GT, Stringer C, Walker A. 2001. Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins. *Nature* 414:628–631.
- Dean MC. 1988. Growth of teeth and development of the dentition in *Paranthropus*. In: Grine FE, editor. Evolutionary history of the "robust" australopithecines. p 43–54.
- Dean MC. 2006. Tooth microstructure tracks the pace of human life-history evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2799–2808.
- Dean MC. 2007. Dental development and life history in primates and a comparison of cuspal enamel growth trajectories in a specimen of *Homo erectus* from Java, (Sangiran S7-37), a Neanderthal, (Tabun C1), and an early *Homo sapiens* specimen, (Skhul II), from Israel. In: Faerman M, Horwitz L, Kahana T, Zilberman U, editors. BAR International Series. Vol. 1603. Oxford: Archaeopress. p 21–27.
- Dean MC. 2016. Measures of maturation in early fossil hominins: Events at the first transition from australopiths to early *Homo*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371:20150234.
- Dean MC, Beynon AD, Thackeray JF, Macho GA. 1993. Histological reconstruction of dental development and age at death of a juvenile *Paranthropus robustus* specimen, SK 63, from Swartkrans, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology* 91:401–419.
- Dean MC, Cole TJ. 2013. Human Life History Evolution Explains Dissociation between the Timing of Tooth Eruption and Peak Rates of Root Growth. *PLoS ONE* 8:e54534.
- Dean MC, Liversidge HM. 2015. Age estimation in fossil hominins: Comparing dental development in early *Homo* with modern humans. *Annals of Human Biology*:1–15.
- Dean MC, Lucas VS. 2009. Dental and skeletal growth in early fossil hominins. *Annals of Human Biology* 36:545–561.
- Dean MC, Reid DJ. 2001. Perikymata spacing and distribution on hominid anterior teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 116:209–215.
- Dean MC, Smith BH. 2009. Growth and Development of the Nariokotome Youth, KNM-WT 15000. In: Delson E, MacPhee RDE, Grine FE, Fleagle JG, Leakey RE, editors. *The First Humans and Early Evolution of the Genus Homo*. Dordrecht: Springer Netherlands. p 101–120.
- Dean MC, Stringer CB, Bromage TG. 1986. Age and death of the neanderthal child from Devil's Tower, Gibraltar and the implications for studies of general growth and development in neanderthals. *American Journal of Physical Anthropology* 70:301–309.
- Dean MC, Vesey P. 2008. Preliminary observations on increasing root length during the eruptive phase of tooth development in modern humans and great apes. *Journal of Human Evolution* 54:258–271.
- Demirjian A, Goldstein H, Tanner J. 1973. A new system of dental age assessment. *Hum Biol* 45:211–27.
- DeSilva JM. 2018. Comment on "The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)". *Science* 359:eaar3611.
- Dirks PH, Roberts EM, Hilbert-Wolf H, Kramers JD, Hawks J, Dosseto A, Duval M, Elliott M, Evans M, Grün R. 2017. The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa. *Elife* 6:e24231.
- Duval M, Grün R, Parés JM, Martín-Francés L, Campaña I, Rosell J, Shao Q, Arsuaga JL, Carbonell E, Bermúdez de Castro JM. 2018. The first direct ESR dating of a hominin tooth from Atapuerca Gran Dolina TD-6 (Spain) supports the antiquity of *Homo antecessor*. *Quaternary Geochronology* 47:120–137.
- Elamin F, Liversidge HM. 2013. Malnutrition Has No Effect on the Timing of Human Tooth Formation. *PLoS ONE* 8:e72274.

Falguères C, Bahain J-J, Bischoff JL, Pérez-González A, Ortega AI, Ollé A, Quiles A, Ghaleb B, Moreno D, Dolo J-M, Shao Q, Vallverdú J, Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL. 2013. Combined ESR/U-series chronology of Acheulian hominid-bearing layers at Trinchería Galería site, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 65:168–184.

Fernández-Jalvo Y, Bermúdez de Castro JM. 1988. Bucal striations on the hominid anterior teeth from Atapuerca (Spain). In: Olsen SL, editor. *Scanning electron microscopy in Archaeology*. Vol. 452. Oxford: British Archaeological Reports. p 386–401.

FitzGerald C. 1998. Do enamel microstructures have regular time dependency? Conclusions from the literature and a large-scale study. *Journal of Human Evolution* 35:371–386.

FitzGerald CM. 1995. Tooth crown formation and the variation of enamel microstructural growth markers in modern humans. University of Cambridge: PhD.

FitzGerald CM, Rose JC. 2008. Reading Between the Lines: Dental Development and Subadult Age Assessment Using the Microstructural Growth Markers of Teeth. In: Katzenberg MA, Saunders SR, editors. *Biological anthropology of the human skeleton*. 2nd ed. Wiley Liss. p 237–263.

Flores-Mir C, Mauricio FR, Orellana MF, Major PW. 2005. Association between growth stunting with dental development and skeletal maturation stage. *Angle Orthod* 75:935–940.

Forster B, Van De Ville D, Berent J, Sage D, Unser M. 2004. Complex wavelets for extended depth-of-field: A new method for the fusion of multichannel microscopy images. *Microscopy Research and Technique* 65:33–42.

García N, Feranec RS, Passey BH, Cerling TE, Arsuaga JL. 2015. Exploring the Potential of Laser Ablation Carbon Isotope Analysis for Examining Ecology during the Ontogeny of Middle Pleistocene Hominins from Sima de los Huesos (Northern Spain). *PLoS ONE* 10:e0142895.

García-Campos C, Martín-Torres M, Martín-Francés L, Modesto-Mata M, Martínez de Pinillos M, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM. 2019. Enamel and dentine dimensions of the Pleistocene hominins from Atapuerca (Burgos, Spain): A comparative study of canine teeth. *Comptes Rendus Palevol* 18:72–89.

Garn SM, Lewis AB, Polachek DL. 1958. Variability of Tooth Formation in Man. *Science* 128:1510–1510.

Gómez-Robles A, Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Prado-Simón L, Arsuaga JL. 2015. A geometric morphometric analysis of hominin lower molars: Evolutionary implications and overview of postcanine dental variation. *Journal of Human Evolution* 82:34–50.

Gómez-Robles A, Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Prado L, Sarmiento S, Arsuaga JL. 2008. Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene *Homo*. *Journal of Human Evolution* 55:627–638.

Gómez-Robles A, Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Prado-Simón L. 2011. Crown size and cusp proportions in *Homo antecessor* upper first molars. A comment on Quam et al. 2009. *Journal of Anatomy* 218:258–262.

Gómez-Robles A, Martín-Torres M, Bermúdez de Castro J, Margvelashvili A, Bastir M, Arsuaga J, Pérez-Pérez A, Estebananz F, Martínez L. 2007. A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape. *Journal of Human Evolution* 53:272–285.

Gómez-Robles A, Polly PD. 2012. Morphological Integration in the Hominin Dentition: Evolutionary, Developmental, and Functional Factors. *Evolution* 66:1024–1043.

Gómez-Sánchez D, Olalde I, Pierini F, Matas-Lalueza L, Gigli E, Lari M, Civit S, Lozano M, Vergès JM, Caramelli D, Ramírez O, Lalueza-Fox C. 2014. Mitochondrial DNA from El Mirador Cave (Atapuerca, Spain) Reveals the Heterogeneity of Chalcolithic Populations. *PLoS ONE* 9:e105105.

Grün R, Brink JS, Spooner NA, Taylor I, Stringer CB, Franciscus RG, Murray AS. 1996. Direct dating of Florisbad hominid. *Nature* 382:500–501.

- Guatelli-Steinberg D, Irish JD. 2005. Brief Communication: Early Hominin Variability in First Molar Dental Trait Frequencies. *American Journal of Physical Anthropology* 128:477–484.
- Guatelli-Steinberg D, O'Hara MC, Le Cabec A, Delezene LK, Reid DJ, Skinner MM, Berger LR. 2018. Patterns of lateral enamel growth in *Homo naledi* as assessed through perikymata distribution and number. *Journal of Human Evolution* 121:40–54.
- Guatelli-Steinberg D, Reid DJ. 2008. What molars contribute to an emerging understanding of lateral enamel formation in Neandertals vs. Modern humans. *Journal of Human Evolution* 54:236–250.
- Guatelli-Steinberg D, Reid DJ. 2010. Brief communication: The distribution of perikymata on Qafzeh anterior teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 141:152–157.
- Guatelli-Steinberg D, Reid DJ, Bishop TA. 2007. Did the lateral enamel of Neandertal anterior teeth grow differently from that of modern humans? *Journal of Human Evolution* 52:72–84.
- Guatelli-Steinberg D, Reid DJ, Bishop TA, Larsen CS. 2005. Anterior tooth growth periods in Neandertals were comparable to those of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:14197–14202.
- Gustafson G, Gustafson AG. 1967. Microanatomy and histochemistry of enamel. In: Miles A, editor. *Structural and chemical organization of teeth*. Vol. 2. Academic Press New York. p 75–134.
- Gysi A. 1931. Metabolism in adult enamel. *Dental Digest* 37:661–668.
- Hanegraef H, Martín-Torres M, Pinillos MM de, Martín-Francés L, Vialet A, Arsuaga JL, Castro JMB de. 2018. Dentine morphology of Atapuerca-Sima de los Huesos lower molars: Evolutionary implications through three-dimensional geometric morphometric analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 166:276–295.
- Harvey PH, Clutton-Brock TH. 1985. Life history variation in primates. *Evolution* 39:559–581.
- Hernández M, Espasa E, Boj J. 2008. Eruption Chronology of the Permanent Dentition in Spanish Children. *Journal of Clinical Pediatric Dentistry* 32:347–350.
- Hickman CP, Roberts LS, Larson A. 2001. *Integrated Principles of Zoology*. 11th ed. New York, NY: McGraw-Hill Higher Education.
- Hlusko LJ, Carlson JP, Guatelli-Steinberg D, Krueger KL, Mersey B, Ungar PS, Defleur A. 2013. Neanderthal teeth from Moula-Guercy, Ardèche, France. *American Journal of Physical Anthropology* 151:477–491.
- Hlusko LJ, Sage RD, Mahaney MC. 2011. Modularity in the mammalian dentition: Mice and monkeys share a common dental genetic architecture. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 316B:21–49.
- Hlusko L, Mahaney M. 2009. Quantitative genetics, pleiotropy, and morphological integration in the dentition of *Papio hamadryas*. *Evolutionary Biology* 36:5–18.
- Hu R, Zhao L, Wu X. 2012. Periodicity of Retzius lines in fossil *Pongo* from South China. *Chinese Science Bulletin* 57:790–794.
- Hublin J-J, Ben-Ncer A, Bailey SE, Freidline SE, Neubauer S, Skinner MM, Bergmann I, Le Cabec A, Benazzi S, Harvati K, Gunz P. 2017. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature* 546:289–292.
- Hunter J. 1778. *The Natural History of the Human Teeth: Explaining Their Structure, Use, Formation, Growth, and Diseases*. London: J. Johnson.
- Jernvall J, Jung H-S. 2000. Genotype, Phenotype, and Developmental Biology of Molar Tooth Characters. *Yearbook of Physical Anthropology* 43:171–190.
- Jheon AH, Seidel K, Biehs B, Klein OD. 2013. From molecules to mastication: The development and evolution of teeth. *Wiley interdisciplinary reviews Developmental biology* 2:165–183.
- Kallenbach E. 1978. Fine structure of the stratum intermedium, stellate reticulum, and outer enamel epithelium in the enamel organ of the kitten. *Journal of Anatomy* 126:247–260.

- Kappeler PM, Pereira ME. 2003. Primate Life Histories and Socioecology. University of Chicago Press.
- Karadayı B, Afşin H, Ozaslan A, Karadayı Ş. 2014. Development of dental charts according to tooth development and eruption for Turkish children and young adults. *Imaging Science in Dentistry* 44:103–113.
- Kardong K. 2007. Vertebrados: Anatomía comparada, función y evolución. 4th ed. McGraw Hill.
- Kassambara A. 2018. Ggpubr: 'Ggplot2' Based Publication Ready Plots. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr>
- Khatskevich GA, Bogomolova IA. 2004. Time of permanent teeth eruption in schoolchildren of Saint-Petersburg. *Stomatologiya* 83:53–57.
- Kieser JA. 1990. Human Adult Odontometrics: The Study of Variation in Adult Tooth Size. Cambridge University Press.
- Kieser JA, Groeneveld HT. 1987. Tooth size and arcadal length correlates in man. *International Journal of Anthropology* 2:37–46.
- Klingenberg CP. 2008. Morphological Integration and Developmental Modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:115–132.
- Kuykendall KL. 1996. Dental development in chimpanzees (*Pan troglodytes*): The timing of tooth calcification stages. *American Journal of Physical Anthropology* 99:135–57.
- Lacruz RS, Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, O'Higgins P, Paine ML, Carbonell E, Arsuaga JL, Bromage TG. 2013. Facial Morphogenesis of the Earliest Europeans. *PLoS ONE* 8:e65199.
- Lacruz RS, Bromage TG, O'Higgins P, Arsuaga JL, Stringer C, Godinho RM, Warshaw J, Martínez I, Gracia-Téllez A, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2015. Ontogeny of the maxilla in Neanderthals and their ancestors. *Nature Communications* 6:8996.
- Lacruz RS, Dean MC, Ramírez-Rozzi F, Bromage TG. 2008. Megadontia, striae periodicity and patterns of enamel secretion in Plio-Pleistocene fossil hominins. *Journal of Anatomy* 213:148–158.
- Lacruz RS, Hacia JG, Bromage TG, Boyde A, Lei Y, Xu Y, Miller JD, Paine ML, Snead ML. 2012. The Circadian Clock Modulates Enamel Development. *Journal of Biological Rhythms* 27:237–245.
- Leigh S. 2004. Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution. *American Journal of Primatology* 62:139–164.
- Lewis AB, Garn SM. 1960. The relationship between tooth formation and other maturational factors. *The Angle Orthodontist* 30:70–77.
- Li Z, Xu Q, Zhang S, Hun L, Li M, Xie F, Wang F, Liu L. 2014. Study on stratigraphic age, climate changes and environment background of Houjiayao Site in Nihewan Basin. *Quaternary International* 349:42–48.
- Liversidge HM. 2003. Variation in modern human dental development. In: Thompson JL, Krovitz GE, Nelson AJ, editors. *Patterns of Growth and Development in the Genus Homo*. Vol. 37. Cambridge studies in biological and evolutionary anthropology. Cambridge University Press. p 73–113.
- Liversidge HM. 2010. Demirjian Stage Tooth Formation Results from a Large Group of Children. *Dental Anthropology Journal* 23:16–24.
- Liversidge HM, Molleson T. 1999. Developing permanent tooth length as an estimate of age. *Journal of Forensic Sciences* 44:917–920.
- Liversidge HM, Molleson T. 2004. Variation in crown and root formation and eruption of human deciduous teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 123:172–80.
- Lorenzo C, Arsuaga JL, Carretero JM. 1999. Hand and foot remains from the Gran Dolina Early Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37:501–522.
- Lorenzo C, Pablos A, Carretero JM, Hugué R, Valverdú J, Martínón-Torres M, Arsuaga JL, Carbonell E, Bermúdez de Castro JM. 2015. Early Pleistocene human hand phalanx from the Sima del Elefante

(TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain). *Journal of Human Evolution* 78:114–121.

Lozano M, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Arsuaga JL. 2008. Non-masticatory uses of anterior teeth of Sima de los Huesos individuals (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 55:713–728.

Lozano M, Mosquera M, de Castro JMB, Arsuaga JL, Carbonell E. 2009. Right handedness of *Homo heidelbergensis* from Sima de los Huesos (Atapuerca, Spain) 500,000 years ago. *Evolution and Human Behavior* 30:369–376.

Lynch CD, O’Sullivan VR, Dockery P, McGillicuddy CT, Sloan AJ. 2010. Hunter-Schreger Band patterns in human tooth enamel. *Journal of Anatomy* 217:106–115.

Macchiarelli R, Bondioli L, Debénath A, Mazurier A, Tournepiche J-F, Birch W, Dean MC. 2006. How Neanderthal molar teeth grew. *Nature* 444:748–751.

Macho GA. 2001. Primate molar crown formation times and life history evolution revisited. *American Journal of Primatology* 55:189–201.

Macho GA, Jiang Y, Spears IR. 2003. Enamel microstructure a truly three-dimensional structure. *Journal of Human Evolution* 45:81–90.

Macho GA, Wood BA. 1995. The role of time and timing in hominid dental evolution. *Evolutionary Anthropology* 4:17–31.

Mahoney P. 2008. Intraspecific variation in M1 enamel development in modern humans: Implications for human evolution. *Journal of Human Evolution* 55:131–147.

Mahoney P. 2011. Human deciduous mandibular molar incremental enamel development. *American Journal of Physical Anthropology* 144:204–214.

Mahoney P, Miszkiewicz JJ, Pitfield R, Schlecht SH, Deter C, Guatelli-Steinberg D. 2016. Biorhythms, deciduous enamel thickness, and primary bone growth: A test of the Havers-Halberg Oscillation hypothesis. *Journal of Anatomy* 228:919–928.

Mann A. 1988. The nature of Taung dental maturation. *Nature* 333:123.

Mann AE. 1975. Some paleodemographic aspects of the South African australopithecines. Philadelphia: University of Pennsylvania Press.

Mann AE, Monge JM, Lampl M. 1991. Investigation into the relationship between perikymata counts and crown formation times. *American Journal of Physical Anthropology* 86:175–188.

Mann A, Lampl M, Monge J. 1987. Maturation pattern in early hominids. *Nature* 328:673–674.

Mann A, Lampl M, Monge J. 1990a. Patterns of ontogeny in human evolution: Evidence from dental development. *Yearbook of Physical Anthropology* 33:111–150.

Mann A, Monge J, Lampl M. 1990b. Dental caution. *Nature* 348:202.

Mann A, Vandermeersch B. 1997. An adolescent female Neanderthal mandible from Montgaudier Cave, Charente, France. *American Journal of Physical Anthropology* 103:507–527.

Martinón-Torres M, Bastir M, Bermúdez de Castro JM, Gómez A, Sarmiento S, Muela A, Arsuaga JL. 2006. Hominin lower second premolar morphology: Evolutionary inferences through geometric morphometric analysis. *Journal of Human Evolution* 50:523–533.

Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez-Robles A, Prado-Simón L, Arsuaga JL. 2012. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Journal of Human Evolution* 62:7–58.

Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Martínez de Pinillos M, Modesto-Mata M, Xing S, Martín-Francés L, García-Campos C, Wu X, Liu W. 2019. New permanent teeth from Gran Dolina-TD6 (Sierra de Atapuerca). The bearing of *Homo antecessor* on the evolutionary scenario of Early and Middle Pleistocene Europe. *Journal of Human Evolution* 127:93–117.

Martinón-Torres M, Martín-Francés L, Gracia A, Olejniczak A, Prado-Simón L, Gómez-Robles A, Lapresa M, Carbonell E, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM. 2011. Early Pleistocene human mandible

from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A palaeopathological study. *Journal of Human Evolution* 61:1–11.

Martínez de Pinillos M, Martín-Torres M, Martín-Francés L, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM. 2017. Comparative analysis of the trigonid crests patterns in *Homo antecessor* molars at the enamel and dentine surfaces. *Quaternary International* 433:189–198.

Martínez de Pinillos M, Martín-Torres M, Skinner MM, Arsuaga JL, Gracia-Téllez A, Martínez I, Martín-Francés L, Bermúdez de Castro JM. 2014. Trigonid crests expression in Atapuerca-Sima de los Huesos lower molars: Internal and external morphological expression and evolutionary inferences. *Comptes Rendus Palevol* 13:205–221.

Martín-Francés L, Martín-Torres M, Martínez de Pinillos M, García-Campos C, Modesto-Mata M, Zanolli C, Rodríguez L, Bermúdez de Castro JM. 2018. Tooth crown tissue proportions and enamel thickness in Early Pleistocene *Homo antecessor* molars (Atapuerca, Spain). *PLoS ONE* 13:e0203334.

McCollum MA, Sharpe PT. 2001. Developmental genetics and early hominid craniodental evolution. *BioEssays* 23:481–493.

McGrath K, El-Zaatari S, Guatelli-Steinberg D, Stanton MA, Reid DJ, Stoinski TS, Cranfield MR, Mudakikwa A, McFarlin SC. 2018. Quantifying linear enamel hypoplasia in Virunga Mountain gorillas and other great apes. *American Journal of Physical Anthropology* 166:337–352.

Miller DJ, Duka T, Stimpson CD, Schapiro SJ, Baze WB, McArthur MJ, Fobbs AJ, Sousa AMM, Šestan N, Wildman DE, Lipovich L, Kuzawa CW, Hof PR, Sherwood CC. 2012. Prolonged myelination in human neocortical evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:16480–16485.

Mizoguchi Y. 1981. Variation units in the human permanent dentition. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo* 7:29–39.

Modesto M, Dean C, Gracia A, Martín-Torres M, Martín-Francés L, Guatelli-Steinberg D, Reid D, Martínez I, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM. 2013. Estudio comparativo de los perikymata en los dientes del homínido XVIII de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca). In: *Sociedad Española de Antropología Física. Una mirada al futuro*. Bilbao.

Modesto-Mata M, Dean CM, Gracia A, Martín-Torres M, Martín-Francés L, Guatelli-Steinberg D, Reid D, Martínez I, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM. 2014. Estudio comparado de los perikymata en los dientes del homínido XVIII de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) / Comparative study of perikymata in the teeth of hominin XVIII from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca). In: Alonso S, Hervella M, Izagirre N, Peña JÁ, Rebato E, de la Rúa C, editors. *La investigación en Antropología Física: una mirada al futuro*. Bilbao: Universidad del País Vasco. p 467–480.

Modesto-Mata M, Dean MC, Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Rodríguez-Hidalgo A, Marín J, Canals A, Vergès JM, Lozano M. 2017a. Perikymata numbers and enamel extension rates in the incisors of three archaeological modern human populations from two caves located in Spain: Maltravieso Cave (Cáceres) and Mirador Cave (Burgos). *Quaternary International* 433:114–123.

Modesto-Mata M, García-Campos C, Martín-Francés L, Martínez de Pinillos M, García-González R, Quintino Y, Canals A, Lozano M, Dean MC, Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM. 2017b. New methodology to reconstruct in 2-D the cuspal enamel of modern human lower molars. *American Journal of Physical Anthropology* 163:824–834.

Moggi-Cecchi J. 2001. Human evolution: Questions of growth. *Nature* 414:595–597.

Molnar S. 1971. Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *American Journal of Physical Anthropology* 34:175–190.

Monge J, Lampl M, Mann A. 1990. Décomptes de perikymaties chez les enfants néandertaliens de Krapina. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris* 2:213–220.

Monge JM, Tillier A-m, Mann AE. 2006. Perikymata number and spacing on early modern human teeth: evidence from Qafzeh cave, Israel. *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de*

Paris:25–33.

Morales JI, Cebrià A, Mestres J, Oms F, Allué E. 2013. La Cova de la Guineu. 12.000 anys de presència humana a les capçaleres del Foix. III Monografies del Foix:172–183.

Moreno D, Falguères C, Pérez-González A, Voinchet P, Ghaleb B, Despriée J, Bahain J-J, Sala R, Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL. 2015. New radiometric dates on the lowest stratigraphical section (TD1 to TD6) of Gran Dolina site (Atapuerca, Spain). *Quaternary Geochronology* 30:535–540.

Muñoz L, Canals A. 2008. Nuevos restos humanos hallados en la cueva de Maltravieso. In: Sanabria Marcos P, editor. *El mensaje de Maltravieso 50 años después (1956-2006)*. Vol. 8. Cáceres: Museo Provincial de Cáceres. p 205–207.

Nanci A. 2014. *Ten Cate's Oral Histology : Development, Structure, and Function*. 8th ed. Elsevier Health Sciences.

Newman HN, Poole DFG. 1974. Observations with scanning and transmission electron microscopy on the structure of human surface enamel. *Archives of Oral Biology* 19:1135–1143.

Nizam A, Naing L, Mokhtar N. 2003. Age and sequence of eruption of permanent teeth in Kelantan, North-eastern Malaysia. *Clinical Oral Investigations* 7:222–225.

Osborn J. 1967. Three-Dimensional Reconstructions of Enamel Prisms. *Journal of Dental Research* 46:1412–1419.

Osborn JW. 1968. Directions and interrelationship of prisms in cuspal and cervical enamel of human teeth. *Journal of Dental Research* 47:395–402.

Oziegbe EO, Esan TA, Oyedele TA. 2014. Brief communication: Emergence chronology of permanent teeth in Nigerian children. *American Journal of Physical Anthropology* 153:506–511.

Pablos A, Gómez-Olivencia A, Arsuaga JL. 2019. A Neandertal foot phalanx from the Galería de las Estatuas site (Sierra de Atapuerca, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 168:222–228.

Pablos A, Martínez I, Lorenzo C, Gracia A, Sala N, Arsuaga JL. 2013. Human talus bones from the Middle Pleistocene site of Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 65:79–92.

Pablos A, Martínez I, Lorenzo C, Sala N, Gracia-Téllez A, Arsuaga JL. 2014. Human calcanei from the Middle Pleistocene site of Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 76:63–76.

Pablos A, Pantoja-Pérez A, Martínez I, Lorenzo C, Arsuaga JL. 2017. Metric and morphological analysis of the foot in the Middle Pleistocene sample of Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International* 433:103–113.

Pannese E. 1960. Observations on the ultrastructure of the enamel organ: I. Stellate reticulum and stratum intermedium. *Journal of Ultrastructure Research* 4:372–400.

Pannese E. 1961. Observations on the ultrastructure of the enamel organ: II. Involution of the stellate reticulum. *Journal of Ultrastructure Research* 5:328–342.

Pannese E. 1962. Observations on the ultrastructure of the enamel organ: III. Internal and external enamel epithelia. *Journal of Ultrastructure Research* 6:186–204.

Patnaik R, Cerling TE, Uno KT, Fleagle JG. 2014. Diet and Habitat of Siwalik Primates *Indopithecus*, *Sivaladapis* and *Theropithecus*. *Annales Zoologici Fennici* 51:123–142.

Petanjek Z, Judaš M, Šimić G, Rašin MR, Uylings HBM, Rakic P, Kostović I. 2011. Extraordinary neoteny of synaptic spines in the human prefrontal cortex. *PNAS* 108:13281–13286.

Peters H, Balling R. 1999. Teeth: Where and how to make them. *Trends in Genetics* 15:59–65.

Pérez-González A, Parés JM, Carbonell E, Aleixandre T, Ortega AI, Benito A, Martín Merino MÁ. 2001. Géologie de la Sierra de Atapuerca et stratigraphie des remplissages karstiques de Galería et Dolina (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie* 105:27–43.

- Pérez-Pérez A, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL. 1999. Nonocclusal dental microwear analysis of 300,000-year-old *Homo heilderbergensis* Teeth from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 108:433–457.
- Pfretzschner HU. 1988. Structural reinforcement and crack propagation in enamel. *Mémoires Muséum national d'Histoire naturelle (sér C)* 53:133–143.
- Pitfield R, Miszkiewicz JJ, Mahoney P. 2019. Microscopic markers of an infradian biorhythm in human juvenile ribs. *Bone* 120:403–410.
- Prado-Simón L, Martín-Torres M, Baca P, Gómez-Robles A, Lapresa M, Carbonell E, Bermúdez de Castro JM. 2012a. A morphological study of the tooth roots of the Sima del Elefante mandible (Atapuerca, Spain): A new classification of the teeth-biological and methodological considerations. *Anthropological Science* 120:61–72.
- Prado-Simón L, Martín-Torres M, Baca P, Olejniczak AJ, Gómez-Robles A, Lapresa M, Luis Arsuaga J, Bermúdez de Castro JM. 2012b. Three-dimensional evaluation of root canal morphology in lower second premolars of early and middle pleistocene human populations from Atapuerca (Burgos, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 147:452–461.
- Puthiyaveetil JSV, Kota K, Chakkarayan R, Chakkarayan J, Thodiyil AKP. 2016. Epithelial in Tooth Development and the Significant Role of Growth Factors and Genes with Emphasis on Mesenchyme. *Journal of Clinical and Diagnostic Research* 10:5–9.
- Quam R, Sanz M, Daura J, Robson Brown K, García-González R, Rodríguez L, Dawson H, Rodríguez RF, Gómez S, Villaescusa L, Rubio Á, Yagüe A, Ortega Martínez MC, Fullola JM, Zilhão J, Arsuaga JL. 2015. The Neandertals of northeastern Iberia: New remains from the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona). *Journal of Human Evolution* 81:13–28.
- Ramírez Rozzi F. 1996. Líneas de crecimiento en el esmalte dentario. Aplicación a los homínidos del plio-pleistoceno. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 1:181–197.
- Ramírez Rozzi F. 2005. Âge au décès de l'enfant néandertalien de l'Hortus. *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*:47–55.
- Ramírez Rozzi FV, Bermúdez de Castro JM. 2004. Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature* 428:936–939.
- Rathmann H, Reyes-Centeno H, Ghirotto S, Creanza N, Hanihara T, Harvati K. 2017. Reconstructing human population history from dental phenotypes. *Scientific Reports* 7:12495.
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from: <https://www.R-project.org/>
- Read AF, Harvey PH. 1989. Life history differences among the eutherian radiations. *Journal of Zoology* 219:329–353.
- Reid DJ, Beynon A, Ramírez Rozzi FV. 1998. Histological reconstruction of dental development in four individuals from a medieval site in Picardie, France. *Journal of Human Evolution* 35:463–477.
- Reid DJ, Dean MC. 2006. Variation in modern human enamel formation times. *Journal of Human Evolution* 50:329–346.
- Reid DJ, Guatelli-Steinberg D, Walton P. 2008. Variation in modern human premolar enamel formation times: Implications for Neandertals. *Journal of Human Evolution* 54:225–235.
- Rensberger JM. 1997. Mechanical adaptation in enamel. In: *Tooth enamel microstructure*. Rotterdam: Balkema. p 237–257.
- Retzius A. 1836. Mikroskopiska undersökningar ofver tandernas sardelas tandbenets struktur. *Kongl Yetenskaps Acad Handlinger (Stockholm)*:52–140.
- Revelle W. 2018. Psych: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research. Evanston, Illinois: Northwestern University. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=psych>

- Risnes S. 1985. A scanning electron microscope study of the three-dimensional extent of Retzius lines in human dental enamel. *European Journal of Oral Sciences* 93:145–152.
- Risnes S. 1986. Enamel apposition rate and prism periodicity in human teeth. *Scandinavian Journal of Dental Research* 94:394–404.
- Robson S, Wood B. 2008. Hominin life history: Reconstruction and evolution. *Journal of Anatomy* 212:394–425.
- Rodríguez-Gómez G, Mateos A, Martín-González JA, Blasco R, Rosell J, Rodríguez J. 2014. Discontinuity of Human Presence at Atapuerca during the Early Middle Pleistocene: A Matter of Ecological Competition? *PLoS ONE* 9:e101938.
- Rosas A, Bermúdez de Castro JM. 1999. Descripción y posición evolutiva de la mandíbula AT76-T1H del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca). In: Carbonell E, Rosas A, Díez Fernández-Lomana JC, editors. *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Vol. 7. Junta de Castilla y León. p 237–243.
- Rosas A, Ríos L, Estalrich A, Liversidge H, García-Taberner A, Huguet R, Cardoso H, Bastir M, Lalueza-Fox C, Rasilla M de la, Dean C. 2017. The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain). *Science* 357:1282–1287.
- Rosas A, Ríos L, Estalrich A, Liversidge H, García-Taberner A, Huguet R, Cardoso H, Bastir M, Lalueza-Fox C, Rasilla M de la, Dean C. 2018. Response to Comment on “The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)”. *Science* 359:eaar3820.
- Rozzi FR. 2016. Diversity in tooth eruption and life history in humans: Illustration from a Pygmy population. *Scientific Reports* 6:27405.
- Rozzi FV, Sardi M. 2007. Crown-formation time in Neandertal anterior teeth revisited. *Journal of human evolution* 53:108e113.
- RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated Development Environment for R. Boston, MA: RStudio, Inc. Available from: <http://www.rstudio.com/>
- Saunders SR, Chan AH, Kahlon B, Kluge HF, FitzGerald CM. 2007. Sexual dimorphism of the dental tissues in human permanent mandibular canines and third premolars. *American Journal of Physical Anthropology* 133:735–740.
- Schour I, Steadman SR. 1935. The growth pattern and daily rhythm of the incisor of the rat. *The Anatomical Record* 63:325–333.
- Schreger B. 1800. Beitrag zur Geschichte der Zähne. *Beiträge für die Zergliederungskunst* 1:1–7.
- Schultz AH. 1956. Postembryonic age changes. In: Hofer H, Schultz AH, Starck D, editors. *Primateologia I*. Vol. 1. New York: Karger Basel. p 887–964.
- Schultz AH. 1960. Age changes in primates and their modification in man. In: Tanner JM, editor. *Human growth*. Oxford: Pergamon Press. p 1–20.
- Schutten G-J, Chan C-h, Leeper TJ. 2016. readODS: Read and Write ODS Files. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=readODS>
- Schwartz GT, Dean C. 2001. Ontogeny of canine dimorphism in extant hominoids. *American Journal of Physical Anthropology* 115:269–283.
- Schwartz GT, Liu W, Zheng L. 2003. Preliminary investigation of dental microstructure in the Yuanmou hominoid (*Lufengpithecus huidienensis*), Yunnan Province, China. *Journal of Human Evolution* 44:189–202.
- Schwartz GT, Reid DJ, Dean C. 2001. Developmental aspects of sexual dimorphism in hominoid canines. *International Journal of Primatology* 22:837–860.
- Shellis RP. 1984. Variations in growth of the enamel crown in human teeth and a possible relationship between growth and enamel structure. *Archives of Oral Biology* 29:697–705.

- Simpson S, Lovejoy C, Meindl R. 1990. Hominoid dental maturation. *Journal of Human Evolution* 19:285–297.
- Simpson SW, Lovejoy CO, Meindl RS. 1991. Relative dental development in hominoids and its failure to predict somatic growth velocity. *American Journal of Physical Anthropology* 86:113–120.
- Simpson SW, Lovejoy CO, Meindl RS. 1992. Further evidence on relative dental maturation and somatic developmental rate in hominoids. *American Journal of Physical Anthropology* 87:29–38.
- Skinner MF. 2014. Variation in perikymata counts between repetitive episodes of linear enamel hypoplasia among orangutans from Sumatra and Borneo. *American Journal of Physical Anthropology* 154:125–139.
- Skinner MM, Wood B. 2006. The evolution of modern human life history: A paleontological perspective. In: Paine R, Hawkes K, editors. *The evolution of human life history*. School of American Research Press. p 331–364.
- Slootweg PJ. 2007. *Dental Pathology. A practical introduction*. Berlin: Springer.
- Smith BH. 1986. Dental development in *Australopithecus* and early *Homo*. *Nature* 323:327–330.
- Smith BH. 1989. Dental development as a measure of life history in primates. *Evolution* 43:683–688.
- Smith BH. 1992. Life history and the evolution of human maturation. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 1:134–142.
- Smith BH. 1993. The physiological age of KNM-WT 15000. In: Walker A, Leakey R, editors. *The Nariokotome *Homo erectus* skeleton*. Cambridge: Harvard University Press. p 195–220.
- Smith BH. 1994. Patterns of dental development in *Homo*, *Australopithecus*, *Pan*, and *Gorilla*. *American Journal of Physical Anthropology* 94:307–325.
- Smith BH. 2018. Dental development (human). In: Trevathan W, editor. *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*. Wil. p 1–2.
- Smith BH, Tompkins RL. 1995. Toward a Life History of the Hominidae. *Annual Review of Anthropology* 24:257–279.
- Smith CE, Nanci A. 2003. Overview of morphological changes in enamel organ cells associated with major events in amelogenesis. *International Journal of Developmental Biology* 39:153–161.
- Smith H. 1991a. Dental development and the evolution of life history in Hominidae. *American Journal of Physical Anthropology* 86:157–174.
- Smith H. 1991b. Standards of human tooth formation and dental age assessment. In: Kelley MA, Larsen CS, editors. *Advances in dental anthropology*. New York: Wiley-Liss. p 143–168.
- Smith TM. 2006. Experimental determination of the periodicity of incremental features in enamel. *Journal of Anatomy* 208:99–113.
- Smith TM. 2016. Dental development in living and fossil orangutans. *Journal of Human Evolution* 94:92–105.
- Smith TM, Machanda Z, Bernard AB, Donovan RM, Papakyrikos AM, Muller MN, Wrangham R. 2013. First molar eruption, weaning, and life history in living wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*:201218746.
- Smith TM, Olejniczak AJ, Zermeno JP, Tafforeau P, Skinner MM, Hoffmann A, Radovčić J, Toussaint M, Kruszynski R, Menter C, Moggi-Cecchi J, Glasmacher UA, Kullmer O, Schrenk F, Stringer C, Hublin J-J. 2012. Variation in enamel thickness within the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution* 62:395–411.
- Smith TM, Tafforeau P. 2008. New visions of dental tissue research: Tooth development, chemistry, and structure. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 17:213–226.
- Smith TM, Tafforeau P, Le Cabec A, Bonnin A, Houssaye A, Pouech J, Moggi-Cecchi J, Manthi F, Ward C, Makaremi M, Menter CG. 2015. Dental Ontogeny in Pliocene and Early Pleistocene Hominins. *PLoS ONE* 10:e0118118.

Smith TM, Tafforeau P, Reid DJ, Pouech J, Lazzari V, Zermeno JP, Guatelli-Steinberg D, Olejniczak AJ, Hoffman A, Radovčić J, Makaremi M, Toussaint M, Stringer C, Hublin J-J. 2010. Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:20923–20928.

Smith TM, Toussaint M, Reid DJ, Olejniczak AJ, Hublin J-J. 2007a. Rapid Dental Development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:20220–20225.

Smith T, Reid D, Dean M, Olejniczak A, Ferrell Assistant Professor R, Martin L. 2007b. New perspectives on chimpanzee and human molar crown development. *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology*:177–192.

Smith T, Reid D, Olejniczak A, Bailey S, Glantz M, Viola B, Hublin J. 2011. Dental development and age at death of a Middle Paleolithic juvenile hominin from Obi-Rakhmat Grotto, Uzbekistan. *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe*:155–163.

Smith T, Tafforeau P, Reid DJ, Grün R, Eggers S, Boutakiout M, Hublin J-J. 2007c. Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:6128–6133.

Soler M, Carranza J, Cordero Rivera A, Moreno J, Senar JC, Soler JJ. 2001. Traducción al español de los términos ingleses más conflictivos utilizados en Etología, Ecología y Evolución. *Etología* 9:43–46.

Stoinski TS, Perdue B, Breuer T, Hoff MP. 2013. Variability in the developmental life history of the genus *Gorilla*. *American Journal of Physical Anthropology* 152:165–172.

Stringer C. 2002. Modern human origins: Progress and prospects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 357:563–579.

Stringer C. 2012. The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 21:101–107.

Stringer CB, Dean C, Martin RD. 1990. A comparative study of cranial and dental development within a recent british sample and among neandertals. In: De Rousseau CJ, editor. *Primate life history and evolution*. New York: Wiley-Liss. p 115–152.

Šešelj M. 2013. Relationship between dental development and skeletal growth in modern humans and its implications for interpreting ontogeny in fossil hominins. *American Journal of Physical Anthropology* 150:38–47.

Tafforeau P, Boistel R, Boller E, Bravin A, Brunet M, Chaimanee Y, Cloetens P, Feist M, Horszowska J, Jaeger J-J, Kay R, Lazzari V, Marivaux L, Nel A, Nemoz C, Thibault X, Vignaud P, Zabler S. 2006. Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A* 83:195–202.

Tafforeau P, Smith TM. 2008. Nondestructive imaging of hominoid dental microstructure using phase contrast X-ray synchrotron microtomography. *Journal of Human Evolution* 54:272–278.

Tafforeau P, Zermeno JP, Smith TM. 2012. Tracking cellular-level enamel growth and structure in 4D with synchrotron imaging. *Journal of Human Evolution* 62:424–428.

Tan SHX, Sim YF, Hsu C-YS. 2017. Difference in Striae Periodicity of Heilongjiang and Singaporean Chinese Teeth. *Frontiers in Physiology* 8.

Tanner JM. 1990. *Foetus Into Man: Physical Growth from Conception to Maturity*. Harvard University Press.

Tao J, Zhai Y, Park H, Han J, Dong J, Xie M, Gu T, Lewi K, Ji F, Jia W. 2016. Circadian Rhythm Regulates Development of Enamel in Mouse Mandibular First Molar. *PLoS ONE* 11:e0159946.

Timiras PS. 1972. *Developmental physiology and aging*. Macmillan New York.

Tompkins R. 1996a. Human population variability in relative dental development. *American Journal of Physical Anthropology* 99:79–102.

- Tompkins R. 1996b. Relative dental development of Upper Pleistocene hominids compared to human population variation. *American Journal of Physical Anthropology* 99:103–118.
- Towne B, Demerath EW, Czerwinski SA. 2002. The genetic epidemiology of growth and development. In: Cameron N, editor. *Human growth and development*. San Diego: Academic Press. p 103–138.
- Turner CG, Nichol CR, Scott GR. 1991. Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental Anthropology System. In: Kelley M, Larsen C, editors. *Advances in Dental Anthropology*. New York: Wiley Liss. p 13–31.
- von Ebner V. 1906. Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen insbesondere im Zhanbein. *Sitzung der Akad Wiss Wien Math-naturwiss* 115:281–349.
- Vu VQ. 2011. Ggbiplot: A ggplot2 based biplot. Available from: <http://github.com/vqv/ggbiplot>
- Wang C, Zhao L. 2017. Perikymata distribution on anterior teeth of Miocene *Lufengpithecus lufengensis* from Yunnan, Southern China. *American Journal of Physical Anthropology* 162:191–196.
- Weidenreich F. 1937. The dentition of *Sinanthropus pekinensis*: A comparative odontography of the hominids. *Palaeontologia Sinica New Series D* 1:1–180.
- Wickham H. 2007. Reshaping Data with the reshape Package. *Journal of Statistical Software* [Internet] 21:1–20. Available from: <http://www.jstatsoft.org/v21/i12/>
- Wickham H. 2011. The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *Journal of Statistical Software* [Internet] 40:1–29. Available from: <http://www.jstatsoft.org/v40/i01/>
- Wickham H. 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. Available from: <http://ggplot2.org>
- Wickham H. 2017. Tidyverse: Easily Install and Load the 'Tidyverse'. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=tidyverse>
- Wickham H. 2018. Stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=stringr>
- Wickham H, François R, Henry L, Müller K. 2018. Dplyr: A Grammar of Data Manipulation. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Will M, Pablos A, Stock JT. 2017. Long-term patterns of body mass and stature evolution within the hominin lineage. *Royal Society Open Science* 4:171339.
- Xie Y. 2015. *Dynamic Documents with R and knitr*. 2nd ed. Chapman and Hall/CRC.
- Xing S, Guatelli-Steinberg D, O'Hara M, Wu X, Liu W, Reid DJ. 2015a. Perikymata distribution in *Homo* with special reference to the Xujiayao juvenile. *American Journal of Physical Anthropology* 157:684–693.
- Xing S, Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Wu X, Liu W. 2015b. Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China. *American Journal of Physical Anthropology* 156:224–240.
- Xing S, Tafforeau P, O'Hara M, Modesto-Mata M, Martín-Francés L, Martín-Torres M, Zhang L, Schepartz LA, Castro JMB de, Guatelli-Steinberg D. 2019. First systematic assessment of dental growth and development in an archaic hominin (genus, *Homo*) from East Asia. *Science Advances* 5:eaau0930.
- Zhao L, Lu Q, Xu QH. 2000. Enamel microstructure of *Lufengpithecus lufengensis*. *Acta Anthropologica Sinica* 19:77–82.
- Zhao L, Lu Q, Zhang W. 2008. Age at first molar emergence in *Lufengpithecus lufengensis* and its implications for life-history evolution. *Journal of Human Evolution* 54:251–257.
- Zhao L, Ouyang L, Lu Q. 1999. Incremental markings of enamel and ontogeny of *Lufengpithecus lufengensis*. *Acta Anthropologica Sinica* 18:102–108.
- Zhu H. 2018. kableExtra: Construct Complex Table with 'kable' and Pipe Syntax. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=kableExtra>

Zihlman A, Bolter D, Boesch C. 2004. Wild chimpanzee dentition and its implications for assessing life history in immature hominin fossils. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:10541–10543.

Zihlman AL, Bolter DR, Boesch C. 2007. Skeletal and dental growth and development in chimpanzees of the Tai National Park, Côte D'Ivoire. *Journal of Zoology* 273:63–73.

Zuckerman S. 1928. Age-changes in the Chimpanzee, with special reference to Growth of Brain, Eruption of Teeth, and Estimation of Age; with a Note on the Taungs Ape. *Proceedings of the Zoological Society of London* 98:1–42.