

APORTES ACTUALES DE LA ANTRPOLOGÍA DENTAL A LA COMPRENSIÓN DEL GÉNERO HOMO

Gabriel A. Bollini¹, M. Graciela Méndez^{1,2}, Juan Pablo Atencio^{2,3}

Abstract

Human evolutionary studies have received substantial contributions from dental anthropology throughout their history. Dental anthropology has established taxonomic criteria, deduced phylogenetic relationships, determined paleo-dietary implications, studied food processing technologies, and helped to elucidate human behavioral patterns. Various dental analysis approaches, currently used for addressing different issues related to genus *Homo*, are discussed in this paper. The analysis on the remains recovered from the sites of Dmanisi (Georgia), Sima del Elefante (Spain) and Yiyuan (China) are used as an example. These approaches show that, far from representing just a descriptive perspective, dental analysis provides a bio-cultural approach for the understanding of the genus *Homo*.

Key words: dental anthropology, new approaches, genus *Homo*.

Resumen

Los estudios sobre evolución humana se han nutrido ampliamente de los aportes de la antropología dental a lo largo de la historia de las investigaciones, permitiendo establecer criterios de identificación taxonómica, inferir relaciones filogenéticas, derivar implicancias paleodietarias, estudiar las tecnologías empleadas en el procesamiento de alimentos, y dilucidar pautas de comportamiento. En este trabajo se presentan distintas vías de análisis dental que actualmente se emplean en el abordaje de diversas problemáticas referidas al género *Homo*, utilizando a manera de ejemplo los análisis realizados sobre los restos recuperados en los yacimientos de Dmanisi (Georgia), Sima del Elefante (España), y Yiyuan (China). Estos enfoques muestran que, lejos de caer en una perspectiva puramente descriptiva, los

¹ Cátedra de Antropología Biológica 2, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.

² CONICET, La Plata.

³ División de Antropología, Museo de Ciencias Naturales de La Plata; correo electrónico: antropologiadental@gmail.com

análisis paleo-dentales permiten una aproximación bio-cultural y poblacional a la comprensión del género *Homo*.

Palabras clave: antropología dental, nuevas aproximaciones, género *Homo*.

Introducción

La antropología dental es la sub-disciplina de la antropología biológica que se centra en el empleo de datos dentarios para el abordaje y resolución de problemáticas antropológicas (Rodríguez Cuenca 2003; Scott 2012). Es importante diferenciar entre la odontología y la antropología dental; si bien ambas comparten un mismo referente empírico y el uso de algunas técnicas en común, difieren en la naturaleza de sus enfoques teóricos y sus objetivos. Según Ramey Burns (2008: 231), “la odontología es el estudio de los dientes, de su desarrollo, estructura, función y degeneración, así como del tratamiento de sus dolencias”. Este último aspecto da cuenta de la más crucial diferencia respecto de la antropología dental, ya que la odontología al igual que la medicina se ha constituido en función de un enfoque terapéutico, siendo el objetivo último de las mismas la generación de conocimientos y técnicas que permitan resguardar y mejorar la salud de los individuos. Por su parte, la antropología dental analiza la variabilidad de la dentición desde una perspectiva poblacional, considerando la información dental como un indicador *proxy* que permite abordar problemáticas que trascienden la salud bucal del individuo y abarcan la realidad biológica y cultural del grupo humano del cual la muestra analizada forma parte.

El valor de la dentición en la realización de análisis evolutivos y micro-evolutivos se basa en el fuerte control génico que presentan los rasgos dentales (Scott 2008). Los estudios llevados a cabo por Scott (1973, 1974), Harris (1977) y Townsend y colaboradores (1994) para testear el comportamiento de los rasgos dentales en función de modelos de herencia genética demostraron una expresión continua de los rasgos, siguiendo modelos complejos de herencia propios de un control poligénico. La herencia de este tipo se caracteriza por la acción conjunta, y acotada, de un gran número de genes que determinan la expresión del rasgo; lo cual vuelve muy estable su expresión a nivel poblacional (Hanihara e Ishida 2005). Si bien se ha constatado la influencia de factores ambientales sobre los caracteres dentales, la misma suele ser de carácter limitado en función de lo temprano y acotado del proceso de génesis dental durante el desarrollo ontogenético del individuo (Townsend y Brown 1978; Potter *et al.* 1983). Específicamente respecto de los caracteres no métricos destaca la baja asociación observada entre rasgos, primando la independencia en el comportamiento de los mismos, lo cual maximiza la cantidad de información

obtenida, y la posibilidad que brindan de generar clasificaciones claras, precisas y bien definidas. Esto último es un elemento importante a la hora de analizar la información a fin de establecer la magnitud de las afinidades biológicas inter-poblacionales, o inter-específicas (Bailey 2004; Martín-Torres *et al.* 2008; Kupczik y Hublin 2010).

Como expresamos anteriormente, tanto el análisis morfológico como métrico de las piezas dentales permite establecer relaciones biológicas a escala intra e inter-poblacional y a escala taxonómica (Bailey 2004; Matsumura y Hudson 2005; Bollini *et al.* 2009; Prado-Simón *et al.* 2012). De esta manera, el estudio de la dentición humana ha permitido caracterizar paleopoblaciones, evidenciar procesos evolutivos, proponer y evaluar relaciones taxonómicas, reconstruir fenómenos migratorios, y proponer vías de poblamiento para extensos territorios; entre otras posibilidades.

Desarrollo

Entre las características dentales que caracterizan al género *Homo* podemos destacar las citadas por Lewin y Foley (2003), Kimbel (2009) y Rightmire y Lordkipanidze (2009), a saber: la presencia de arcadas dentales desprovistas de diastemas, en las cuales se presenta un perfil regularmente redondeado; la reducción progresiva del tamaño de las piezas dentales posteriores; la disminución del apiñamiento de las piezas dentales anteriores relacionado con la disminución de tamaño de las piezas posteriores (principalmente premolares); los caninos son pequeños, de corona simétrica, y no superar el nivel de los dientes vecinos; los premolares no están molarizados, sus coronas tienden a ser bicúspides, siendo la cúspide interna de menores dimensiones; los molares inferiores, especialmente el primero, están alargados en dirección mesiodistal; el primer molar superior presenta un perfil oclusal cuadrado, diferenciándose del de *Australopithecus* donde es más amplio en sentido buco-lingual; el segundo molar superior presenta una morfología romboidal producto de que las cúspides mesiales predominan respecto de las distales y el paracono sobresale vestibularmente con respecto al metacono; y los terceros molares, superiores e inferiores, tiende a hacerse más pequeño que los segundos.

Sin embargo hay que destacar que la evolución del género *Homo* no es lineal, ya que existieron distintos procesos de cladogénesis, y existen autores tales como Wood y Collard (1999) que incluso optan por dejar de considerar algunas especies al interior del género (*v.g.* *Homo habilis* y *Homo rudolfensis*). Ambos autores sostienen que si se mantienen todos los taxa usualmente considerados dentro del género *Homo*, el grupo resulta parafilético, por lo que sugieren limitar el número de especies incluidas en el género a aquellas que están más próximas a los humanos actuales que a los

australopitecinos. Si bien esta propuesta no tuvo aceptación en lo que refiere a la categorización taxonómica, mostró claramente las dificultades que se presentan a la hora de caracterizar y definir al género.

A su vez, el debate sobre las posibles relaciones taxonómicas entre las distintas especies propuestas al interior del clado no es menos significativo. Por ejemplo, uno de los interrogantes sobre los cuales más se ha trabajado en los últimos 15 años es la determinación de las relaciones taxonómicas entre humanos modernos y neandertales, y la identificación de las líneas evolutivas que dieron lugar a los mismos.

En este contexto los estudios de antropología dental juegan un rol fundamental, debido a la alta conservación y abundancia de las piezas dentales en el registro paleo-antropológico. Una muestra de esto, vinculada al ejemplo concreto citado anteriormente, es el significativo aporte realizado por el trabajo de Aida Gómez-Robles y colaboradores (2013). Estos autores elaboran una reconstrucción cuantitativa de la morfología dental esperada para el último ancestro común entre neandertales y humanos modernos, evaluando si las morfologías observadas en las especies fósiles conocidas son compatibles con la modelización propuesta. Las conclusiones a las que arriban estos investigadores son muy interesantes, ya que establecen que ninguna de las especies conocidas actualmente podría ser considerada como tal antepasado y que todos los taxones del Pleistoceno Temprano, Medio, y Tardío de Europa tienen afinidades dentales con Neanderthal, lo cual apuntaría a la existencia de un clado europeo originado alrededor de 1 Ma AP.

Sin embargo, los trabajos de paleo-antropología dental no solo sirven para elucidar cuestiones taxonómicas y brindar información fundamental para el diseño de modelos evolutivos; también dan cuenta de cuestiones tales como el estado de salud de las poblaciones, sus métodos de procesamiento de alimentos, e incluso aportan evidencias sobre pautas de comportamiento social tales como el cuidado de individuos ancianos o enfermos. A continuación procedemos a describir los análisis dentales realizados sobre los individuos recuperados en los yacimientos de Dmanisi (Georgia), Sima del Elefante (España), y Yiyuan (China); los cuales han aportado información substancial para la comprensión de los hallazgos y la elaboración de inferencias a partir de los mismos.

Dmanisi

Los trabajos en los cuales se da cuenta de las características dentales de los restos recuperados en este yacimiento, sea en conjunto con otras variables o de forma específica, han sido numerosos en los últimos años

(Martinón-Torres *et al.* 2008; Margvelashvili *et al.* 2013; Martín-Francés *et al.* 2014).

Martinón-Torres y colaboradores (2008) analizaron en detalle la dentición de los homínidos de Dmanisi, destacando en su trabajo el aspecto marcadamente primitivo de algunos de los dientes georgianos, en especial el caso de los caninos, semejantes a los observados en especímenes de *H. habilis* o incluso de australopitecinos.

Los dientes de la famosa mandíbula D2600 presentan un alto grado de desgaste, lo cual imposibilita el análisis de su morfología oclusal. Sin embargo, a partir del análisis de las raíces se establece que las mismas presentan una longitud, un número y un grado de bifurcación y molarización marcadamente robusto y primitivo, que en su conjunto solo se encuentran presentes en algunos especímenes de *Homo rudolfensis*, *Australopithecus sp.*, y *Paranthropus sp.*

Por su parte, el análisis de las mandíbulas D211 y D2375 evidencia características derivadas. Los dientes de D211 y D2375 presentan una serie molar decreciente ($M1 > M2 > M3$) y un tamaño dental reducido, rasgos inusuales para una población de esa antigüedad (alrededor de 1,8 m.a. AP). Estas particularidades compartidas por D211 y D2375, y ausentes en D2600, apoyan una vinculación biológica más bien cercana entre los dos primeros individuos, a la vez que los aleja de D2600.

Sin embargo Margvelashvili y colaboradores (2013), plantean que las diferencias existentes entre las citadas mandíbulas se deben a las patologías dento-mandibulares que se observan en D2600. Estos investigadores argumentan que el aumento del desgaste oclusal e interproximal de los dientes de D2600 llevó a que estos continuaran erupcionando, a la vez que la dentición posterior tendió a migrar en dirección mesial, y los dientes frontales a disponerse en forma más vertical. La pérdida de altura de las coronas de los dientes, resultado del intenso desgaste oclusal, habría provocado la remodelación de la altura del hueso mandibular como mecanismo compensatorio, posibilitando así la oclusión con el maxilar superior. Las grandes diferencias observadas entre las alturas del cuerpo mandibular de D2600, por un lado, y de D2375 y D211, por otro, serían resultado de dicho crecimiento compensatorio.

Margvelashvili y su equipo consideran que en los restos de Dmanisi las remodelaciones relacionadas con el desgaste dental afectan la morfología de la arcada dental, haciendo que la forma procumbente y parabólica de la misma se vuelva corta en sentido anteroposterior y se cuadre. Esto da como resultado una región de la barbilla relativamente más sobresaliente. En función de lo hasta aquí planteado por dichos autores, los mismos consideran que los cambios resultantes en tamaño y morfología dentogna-

tica son de gran importancia, y deben tenerse en cuenta, a la hora de realizar análisis taxonómicos comparativos.

Casi en simultáneo Laura Martín-Francés y colaboradores (2014) realizaron un estudio específico sobre las patologías presentes en la mandíbula D2600, en el cual dieron cuenta de las mismas apreciaciones realizadas por Margvelashvili y colaboradores (2013). Sin embargo, las consideraciones a las cuales arribaron respecto de las implicancias que las patologías observadas en D2600 tienen al momento de realizar análisis taxonómicos comparativos resultan por completo opuestas a las de los anteriores autores. Martín-Francés y colaboradores (2014) plantean que el severo desgaste oclusal observado en D2600 desencadenó una serie de mecanismos de compensación; estos en ningún caso producirían un aumento de la dimensión mandibular sino una recesión del borde superior de la mandíbula, el cual se acortaría y engrosaría como respuesta al desgaste. Otro de los mecanismos de compensación descriptos es la hiper-erupción de los dientes, los cuales para compensar el desgaste continúan erupcionando para posibilitar la oclusión con el maxilar superior; este mecanismo afecta al diente y al fondo del alveolo pero nunca a la altura mandibular. A manera de conclusión este segundo grupo de investigadores establecen que las patologías observadas en D2600 no son responsables de las diferencias en forma y tamaño que existen entre las mandíbulas de Dmanisi, y por lo tanto no impiden una evaluación taxonómica apropiada.

Martín-Francés y colaboradores (2014) también proponen que el patrón de desgaste observado en el individuo D2600 se relaciona con una dieta con un alto consumo de alimentos fibrosos y abrasivos, tales como frutas y vegetales, lo cual sería la causa de la morfología oclusal en forma de copa de la dentición.

Cabe destacar que ambos grupos de investigadores interpretan las superficies oclusales redondeadas y las superficies labio-linguales muy pulidas de los dientes anteriores de D2600 como una evidencia confiable del uso de estas piezas en actividades pre o para-masticatorias, tales como la sujeción y el pelado de productos vegetales.

Sima del Elefante

En el caso del yacimiento Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, España), en 2007 se halló una sínfisis mandibular, que conserva in situ algunos dientes con alto grado de desgaste, y un segundo premolar inferior suelto, el cual fue asociado al mismo individuo. Este fósil representa los restos de un homínido más tempranos de Europa occidental hallados hasta el momento, con una edad aproximada. 1,3 Ma.

Si bien, en función de la descripción y análisis inicial estos restos se asociaron a *Homo antecessor* (Carbonell *et al.* 2008), subsiguientes evaluaciones llevaron a ser más cautos en su asignación, estableciéndolos como *Homo sp.* (Bermúdez de Castro *et al.* 2011; Martín-Torres *et al.* 2011). El severo daño y grado de desgaste de las coronas no ha permitido la realización de análisis detallados de la morfología oclusal de las piezas dentales, por lo que los análisis subsiguientes focalizaron sobre la morfología de las raíces (Bermúdez de Castro *et al.* 2011; Prado-Simón *et al.* 2012). Tanto los caninos inferiores, y primeros y segundos premolares inferiores presentan raíces de Tomes, evidenciado por la presencia de un surco en la superficie mesio-lingual de las raíces (Bermúdez de Castro *et al.* 2011), y un análisis de microtomografía del segundo premolar izquierdo (Prado-Simón *et al.* 2012) mostró un canal radicular bifurcado a la altura del tercer tercio apical (una rama mesio-bucal y otra disto-lingual), que desaparecen en ramificaciones al alcanzar el ápice radicular. Este rasgo es interpretado por los autores como un posible carácter transicional entre las raíces dobles, propias de *Paranthropus robustus* y fósiles africanos tempranos de *Homo sp.*, y los premolares uniradulares presentes en *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, y *H. sapiens*. Esta morfología del canal radicular es compartida con ATD6-4 y ATD6-125, fósiles del yacimiento Gran Dolina definidos como *Homo antecessor*, y es una de las características que permiten la asociación tentativa de ATE9-1 a dicha especie (Prado-Simón *et al.* 2012).

Martín-Torres y colaboradores (2011) llevaron a cabo un análisis específico sobre las patologías presentes en ATE9-1, equivalente al realizado sobre los D2600 de Dmanisi, el cual dio cuenta de un severo desgaste dental combinado con una hipercementosis generalizada, exposición alveolar de la raíz, enfermedad periodontal leve, luxación dental, y un plano de oclusión anómalo. También han establecido la presencia de depositaciones de tártaro dental, dos lesiones quísticas, y una faceta de desgaste anómalo, compatible con el desgaste que realiza un elemento punzante al ser empleado en prácticas de higiene oral. Los autores consideran que estas lesiones se asocian como causas, consecuencias y amplificaciones unas de otras, producto de una oclusión traumática, hábitos masticatorios anormales producto de un plano de oclusión patológico, o una conjunción de ambos. Finalmente, estos investigadores plantean que a pesar de su gravedad, las lesiones descritas no han alterado significativamente las características taxonómicamente relevantes de la mandíbula, por lo que es posible la evaluación taxonómica de la misma.

Yiyuan

El conjunto de fósiles procedentes de Yiyuan, un yacimiento ubicado al este de China en la provincia de Shandong, retrata la utilidad de los estudios antro-po-dentales a fin de indagar en prácticas comportamentales de los homíninos. En dicho yacimiento se encontraron a mediados de los 80' una calota parcial, dos fragmentos de torus supra-orbital, y siete piezas dentales aisladas (caracterizadas todas como piezas permanentes); siendo todos los restos asignados a *Homo erectus* (Lu *et al.* 1989). En función del reducido tamaño de la muestra dental y el carácter aislado de las piezas Sun y colaboradores (2014) procedieron al análisis escópico y microscópico de los dientes, agrupándolos en función de la caracterización morfológica, el grado de desgaste y las similitudes de coloración presentes en los mismos. Dichos autores establecieron que las piezas dentales analizadas corresponden a tres individuos diferentes. Posteriormente los investigadores llevaron a cabo un estudio microscópico de las superficies interproximales de los siete dientes mediante el empleo de lupa binocular y microscopía electrónica de barrido.

El análisis permitió establecer la presencia surcos de desgaste en las superficies interproximales de cinco de las siete piezas analizadas, los cuales se disponen en sentido buco-lingual. A su vez, el empleo del microscopio de barrido electrónico permitió dar cuenta de un gran número de finas estrías alrededor de los surcos. La mayor concentración de surcos y estrías se disponen sobre el esmalte, sin embargo también se observaron sobre la raíz.

Sun y colaboradores (2014) proponen en base al análisis de la ubicación, morfología, y dimensiones de los surcos y estrías que los mismos presentan un patrón coincidente con el resultante del desgaste artificial provocado por el uso habitual de palillos. Ungar y colaboradores (2001) han planteado que el uso de palillos es distintivo del género *Homo* y que puede haber estado relacionado con el cambio dietario hacia un mayor consumo y dependencia de los recursos animales.

Los autores consideran que los dientes de Yiyuan proporcionan las primeras evidencias del uso de palillos entre los homíninos del Pleistoceno de Asia oriental, y debido a que no se observan evidencias de la presencia de patologías dentales entre las piezas analizadas se puede descartar la utilización de palillos con fines terapéuticos, siendo la hipótesis más parsimoniosa la que plantea que el empleo de los mismos habría estado en relación con la remoción de partículas alimenticias, posiblemente de origen animal, a la manera de una práctica higiénica habitual.

Consideraciones finales

En este trabajo hemos tratado de realizar una rápida caracterización de la antropología dental y sus aportes en lo referente a las problemáticas propias de la paleo-antropología, y mostrar como los estudios dentales constituyen una vía de análisis fundamental en el tratamiento y evaluación de los conjuntos fósiles que se atribuyen al género *Homo* en la actualidad.

A la vez, también hemos buscado mostrar que si bien los análisis descriptivos y las caracterizaciones morfológicas constituyen una parte importante de los desarrollos de esta sub-disciplina, no constituyen la totalidad de los mismos, siendo sumamente enriquecedora la complementación de los análisis morfológicos de las piezas dentales con análisis paleopatológicos y de desgaste.

Para concluir nos resta decir que estimamos que en la actualidad los estudios paleo-dentales presentan un florecimiento fruto de la aplicación de nuevas técnicas descriptivas y analíticas, y que consideramos que en gran medida dicho florecimiento está sustentado en la búsqueda de una comprensión integral de los individuos a los que pertenecieron los restos y una sostenida laborar interdisciplinaria con especialistas de otras áreas de conocimiento.

Bibliografía

- Bailey S. 2004. A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins. *Journal of Human Evolution*, 47: 183-198.
- 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(1):12-25.
- Bollini GA, Rodríguez-Flórez CD, Colantonio SE. 2009. Dental non-metric traits in a pre-conquest sample "Calchaqui" from Argentina, *South America. Int J Morphol* 28(1):1063-1067.
- 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: 465-470.

- Gómez-Robles A, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Polly PD. 2013. No known hominin species matches the expected dental morphology of the last common ancestor of Neanderthals and modern humans *PNAS* 110(45):18196-18201
- Hanihara T, Ishida H. 2005. Metric dental variation of major human populations. *Am J Phys Anthropol* 128:287-298.
- Harris EF. 1977. *Anthropologic and Genetic Aspects of the Dental Morphology of Solomon Islanders, Melanesia*. Ph.D. Dissertation. Tempe: Arizona State University.
- Kimbel WH. 2009. The Origin of *Homo*. En Grine FE, Fleagle JG, Leakey RE(eds.), *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology* pp 31-37. New York: Springer Science and Business Media B.V.
- Kupczik K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and Late Pleistocene and recent *Homo sapiens*. *Journal of human evolution* 59(5):525-541.
- Lewin R, Foley RA. 2003. *Principles of Human Evolution* (2nd ed). New York: Wiley-Blackwell.
- Lu ZE, Huang YP, Li PS, Meng ZY. 1989. Yiyuan fossil man. *Acta Anthropologica Sinica* 8 (4):301-313.
- Margvelashvili A, Zollikofer CPE, Lordkipanidze D, Peltomäki T, Ponce de León MS. 2013. Tooth wear and dento-alveolar remodeling are key factors of morphological variation in the Dmanisi mandibles. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110: 17278–17283.
- Martín-Francés L, Martín-Torres M, Lacasa-Marquina E, Colón-Fernández P, Gracia-Téllez A, *et al.* 2014. Palaeopathology of the Plio-Pleistocene specimen D2600 from Dmanisi (Republic of Georgia). *CR Palevol* DOI: 10.1016/j.crpv.2013.10.007.
- Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez-Robles A, Margvelashvili A, Prado L, Lordkipanidze D, Vekua A. 2008. Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): Morphological analysis and comparative study. *J Hum Evol* 55: 249-273.
- Martín-Torres M, Martín-Francés L, Gracia A, Olejniczak A, Prado-Simón L, Gómez-Robles A, Lapresa M, Carbonell E, Arsuaga JL, and Bermúdez de Castro JM. 2011. Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A palaeopathological study. *J Hum Evol* 61(1):1-11.
- Matsumura H, Hudson M. 2005. Dental perspectives on the population history of Southeast Asia. *Am J Phys Anthropol* 127:192-209.
- Potter R, Rice J, Dahlberg A, Dahlberg T. 1983. Dental size traits within families: path analysis for first molar and lateral incisor. *Am J Phys Anthropol* 61:283-289.

- Prado-Simón, L., Martínón-Torres, M., Baca, P., Olejniczak, A.J., Gómez-Robles, A., Lapresa, M., Arsuaga, J.L., Bermúdez De Castro, J.M., 2012. Three-dimensional evaluation of root canal morphology in lower second premolars of early and middle pleistocene human populations from Atapuerca (Burgos, Spain). *Am J Phys Anthropol* 147, 452-461.
- Ramey Burns K. 2008. *Manual de Antropología Forense*. Barcelona: Editorial Bellaterra.
- Rightmire GP, Lordkipanidze D. 2009. Comparisons of Early Pleistocene Skulls from East Africa and the Georgian Caucasus: Evidence Bearing on the Origin and Systematics of Genus *Homo*. En Grine FE, Fleagle JG, Leakey RE (eds.), *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology* pp 39-48. New York: Springer Science and Business Media B.V.
- Rodríguez Cuenca JV. 2003. *Dientes y diversidad humana. Avances de la antropología dental*. Bogotá: Editora Guadalupe Ltda.
- Scott GR. 1973. *Dental Morphology: A Genetic Study of American White Families and Variation in Living Southwest Indians*. Ph.D. Dissertation. Tempe: Arizona State University.
- Scott GR. 1974. A general model of inheritance for nonmetrical tooth crown characteristics. *Am J Phys Anthropol* 41:503.
- Scott GR. 2008. Dental morphology. En: Katzenberg MA, Saunders SR, editores. *Biological anthropology of the human skeleton*. p 265-298. Nueva York: Wiley-Liss.
- Scott GR. 2012. Dental Anthropology. En: *Encyclopedia of Global Archaeology*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Sun C, Xing S, Martín-Francés L, Bae C, Liu L, Wei G, Liu W. 2014. Interproximal grooves on the Middle Pleistocene hominin teeth from Yiyuan, Shandong Province: New evidence for tooth-picking behavior from eastern China. *Quaternary International*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2014.03.008>
- Townsend G, Brown T. 1978. Heritabilities of permanent tooth sizes. *Am J Phys Anthropol* 49:497-502.
- Townsend G, Dempsey P, Brown T. 1994. Teeth, genes and the environment. *Perspectives in Human Biology* 4:35-46.
- Ungar PS, Grine FE, Teaford MF, Perez-Perez A. 2001. A review of interproximal wear grooves on fossil hominin teeth with new evidence from Olduvai Gorge. *Archives of Oral Biology* 46:285-292.
- Wood B, Collard M. 1999. The human genus. *Science* 284(5411):65-71.