

## Variabilidad del patrón de microestriación dentaria en primates Hominoideos: ¿una cuestión de especie o de entorno ecológico?

GALBANY J, MARTÍNEZ LM,  
PÉREZ-PÉREZ A

*Rev. Esp. Antrop. Biol.* (2002) **23**: 77-83

Recibido: 11 diciembre 2003

Unidad de Antropología, Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología. Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona. E-mail: martinez.perez-perez@ub.edu

*Palabras clave*: microestriación dentaria, Primates, Hominoidea, hábitos alimentarios

El análisis del microdesgaste dentario es un buen indicador de la abrasividad de los alimentos consumidos por los Primates, y por los humanos y los Homínidos fósiles en particular. La abrasividad de la dieta es el resultado de la dureza de las partículas de alimento ingeridas, así como de la presencia de polvo y otras partículas externas, incorporadas al alimento durante su preparación, que son las causantes directas de la tipología de desgaste macroscópico y del microdesgaste del esmalte dental. El presente estudio analiza la variabilidad del microdesgaste dentario de las superficies vestibulares de los dientes de las grandes especies de Primates de la Superfamilia Hominoidea (*Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes* y *Pongo pygmaeus*) a partir del estudio de moldes dentarios obtenidos de ejemplares originales de colecciones osteológicas de procedencia diversa. Al mismo tiempo se intentan explicar las posibles causas de dichos patrones de microestriación y como se relacionan con el hábitat ocupado por los diversos subgrupos poblacionales. Los resultados obtenidos sugieren que los procesos de adaptación ecológica son básicos en la configuración del patrón de microestriación dentaria, por encima de los modelos de diferenciación alimentaria a nivel de especie.

© 2004 Sociedad Española de Antropología Física

### Introducción

El patrón de microestriación dentaria de los primates está directamente relacionado con las condiciones ecológicas y la composición de la dieta (Teaford 1994, Ungar 1998, Ungar & Teaford 1996). Las partículas duras, como los fitolitos presentes en los vegetales, así como el polvo acumulado en los alimentos, pueden producir estriaciones microscópicas en el esmalte de las piezas dentarias durante la masticación. Aunque la relación entre la naturaleza de los alimentos y la tipología del microdesgaste es clara, no se conoce cual es el mecanismo que las produce o como determinadas condiciones ecológicas y composiciones diversas de la alimentación afectan al patrón de microestriación final formado en la cara bucal de los dientes. Un buen conocimiento de los patrones de microestriación en primates servirá como modelo de referencia para la interpretación de la composición de la dieta, tanto de los primates como de poblaciones humanas de épocas pasadas. El presente estudio se centra en la caracterización de la variabilidad del patrón de microestriación dentaria en la cara bucal de las tres grandes especies actuales de Primates Hominoidea, analizando la variabilidad a nivel específico y geográfico.

### Material y métodos

A partir de una gran muestra de moldes de dientes de primates Hominoidea actuales (Galbany *et al.*, 2004a) obtenidos de las colecciones osteológicas del *American Museum of Natural History* (Nueva York) y el *Natural History Museum* (Londres), se seleccionaron ejemplares adultos que nunca habían vivido en condiciones de cautividad y que presentaban superficies

bucales de los molares con el esmalte bien preservado. Además solo se consideraron ejemplares de origen conocido o aquellos que procedían de regiones geográficas claramente identificables y bien representadas. La muestra final analizada consistió en un total de 62 ejemplares, representados cada uno por un solo diente, un molar, pertenecientes a tres especies de Hominoidea actuales (*Gorilla gorilla gorilla*, *Pan troglodytes schweinfurthii* y *Pan troglodytes troglodytes*, y *Pongo pygmaeus pygmaeus*), agrupadas en 6 categorías (Tabla 1). Los grupos así considerados representan modelos ecológicos con dietas claramente diferenciadas procedentes de contextos ecológicos y geográficos bien conocidos.

**Tabla 1.** Especies analizadas de Hominoidea, lugar de origen, número de muestras analizadas y colección osteológica de procedencia (AMNH: American Museum of Natural History – New York; NHML: Natural History Museum – London)

Especie	Origen	N	Colección osteológica
<i>G. g. gorilla</i>	Camerún	18	AMNH y NHML
	Nigeria	3	NHML
	Congo	5	NHML
<i>P. t. troglodytes</i>	Camerún	6	AMNH y NHML
<i>P. t. schweinfurthii</i>	R.D.Congo (Ex-Zaire)	6	AMNH y NHML
<i>P. p. pygmaeus</i>	Borneo	24	AMNH y NHML
	<b>TOTAL</b>	<b>62</b>	

Utilizando los dientes originales *in situ* se obtuvieron moldes dentarios, usando el polivinilsiloxano *President Microsystem, Regular body* de *Colténe*, de las caras bucales de una única pieza dentaria por individuo, principalmente los segundos molares inferiores ( $M_2$ ) izquierdos, con el fin de estandarizar la metodología de trabajo. A partir de los moldes negativos obtenidos, se realizaron réplicas con resina Epo-Tek 301 de Química del Aditivo S.L. (QdA). Para una revisión detallada de la metodología utilizada véase Pérez-Pérez *et al.* (1999) y Galbany *et al.* (2004b).

Con el microscopio electrónico de barrido se observaron y fotografiaron de manera sistemática las superficies vestibulares de todos los dientes analizados. Los equipos de los *Serveis Científico-Tècnics* de la Universitat de Barcelona (SCT-UB) utilizados fueron el microscopio electrónico de barrido Hitachi H-2300 y el microscopio Cambridge Stereoscan S-120. Los moldes se situaron en posición horizontal, sin inclinación o *tilt*, y todas las fotografías fueron tomadas a 100× aumentos en el tercio medio de la cara vestibular bajo una de las cúspides. Las imágenes se digitalizaron posteriormente con una resolución de 2031×1354 pixels con el *software* Image Slave del propio microscopio y se trataron con el programa Photoshop v. 5.0 de Adobe, seleccionando la zona mejor conservada de un área estandarizada de 0,56 mm<sup>2</sup>. A continuación se aplicó el filtro “*high pass*” utilizando 50 pixels de radio y se realizó un ajuste automático de los niveles de gris. Este tratamiento se aplicó para maximizar la resolución de la imagen sin alterarla. El resultado final puede verse en el ejemplo presentado en la Figura 1 que corresponde a una imagen de la cara bucal de un molar de *Pan troglodytes troglodytes* de Camerún (NHML - 24.8.6.1).

Las microestriaciones observables en la superficie de esmalte dentario considerada se contaron manualmente con el programa *Sigma Scan* de *Jandel Scientific*, considerando como definición de estría aquellos objetos observables sobre el esmalte, producidos por abrasión, que tuvieran una longitud de más de 15 µm, sin considerar su curvatura, y que como mínimo fueran cuatro veces más largos que anchos. Para cada microestriación contada, automáticamente *Sigma Scan* registra su longitud y su orientación respecto al plano horizontal representado por la línea amelo-cementaria del diente. En función de la posición anatómica de cada diente, las

estriaciones fueron clasificadas, en base a su orientación, en cuatro categorías: Horizontal (H), Vertical (V), Mesiodistal (MD) y Distomesial (DM). Finalmente, cada diente se caracterizó por el número de estrías presentes o densidad (N), su longitud media en  $\mu\text{m}$  (X) y la desviación típica de dicha longitud (S), teniendo en cuenta cada orientación. De ésta manera se obtuvieron 15 variables métricas características de cada individuo y que constituye su patrón de microestriación vestibular (véase Pérez-Pérez *et al.* 1999 para una descripción más detallada). Los cálculos se realizaron con el paquete estadístico SPSS v.11.

### Resultados

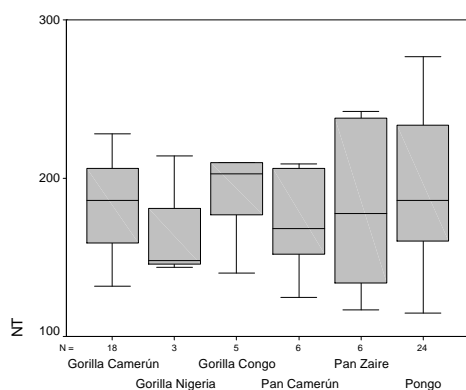
Se obtuvieron las frecuencias de las 15 variables que caracterizan el patrón de microestriación dentaria de los 62 individuos analizados. Las Figuras 2 y 3 muestran diagramas de cajas de las variables para las variables NT (número total de estrías) y XT (longitud media de las estrías en micrómetros) para cada uno de los grupos considerados. Se observa que para estas dos variables solo existen diferencias entre los grupos para XT (longitud de las estrías totales). Un análisis de la varianza posterior (Tabla 2) muestra diferencias significativas entre los 6 grupos analizados solo para 6 de las 15 variables: XH (longitud de las estrías horizontales), SH (dispersión de las longitudes de las estrías verticales), NV (número de estrías verticales), XV (longitud de las estrías verticales), XT (longitud del número total de estrías y ST (dispersión de las longitudes del número total de estrías).

Finalmente, un análisis discriminante (Figura 4) permite visualizar las diferencias entre los grupos en un gráfico de dos dimensiones con las dos primeras funciones obtenidas, que explican el 95,5 % de la variabilidad total. Dicho análisis se ha limitado únicamente a 5 grupos, excluyendo a *Pongo p. pygmaeus*, para evitar solapamiento excesivo de los grupos en el gráfico. La primera función, que explica el 58,9 % de la variabilidad, está fuertemente correlacionada con la variable NV (0,373). La segunda función explica el 36,5 % de la variabilidad, y presenta una correlación negativa con varias variables: XH (-0,696), SH (-0,522), XT (-0,488), XDM (-0,350) y XV (-0,300). La variable NT (número total de estrías) presentó una correlación significativa con las otras variables y no entró en el análisis.

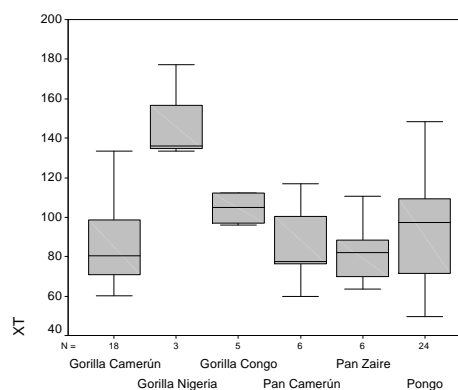
El hecho de no haber incorporado al género *Pongo* en la Figura 4 por tener una gran dispersión y solapamiento con las otras especies, permite apreciar una clara separación de los otros tres grupos de *G. gorilla* considerados, aunque pertenecen a la misma subespecie. Contrariamente, los dos grupos de chimpancés, aun siendo de subespecies distintas, quedan cercanos entre ellos y solapados con los gorilas de Camerún.



**Figura 1.** Imagen a 100 aumentos de una superficie de esmalte bien preservado con microestriaciones producidas por partículas abrasivas de los alimentos. Molar de *Pan troglodytes troglodytes* del Camerún depositado en el Natural History Museum -London (NHML - 24.8.6.1)



**Figura 2.** Diagrama de cajas de la variable NT (número total de estrías) para los grupos de Hominoidea analizados



**Figura 3.** Diagrama de cajas de la variable XT (longitud de las estrías totales) para los grupos de Hominoidea analizados

### Discusión

Al igual que en otros estudios que hemos realizado con anterioridad (Galbany *et al.* 2003), los resultados obtenidos no muestran grandes diferencias entre los patrones de microestriación a nivel de especie. Sin embargo, en este análisis mostramos por primera vez diferencias debidas a la variabilidad de hábitats y nichos ecológicos donde se encuentran estas especies. *Gorilla g. gorilla*, que ocupa una gran variedad de hábitats, desde bosques tropicales, formaciones secundarias e incluso formaciones herbáceas (Doran & McNeilage, 1998) refleja distintas especializaciones alimentarias en los grupos analizados debidas mayoritariamente a razones ecológicas.

A diferencia de los distintos grupos de *Gorilla gorilla gorilla* considerados, que presentan una gran variabilidad del patrón de microestriación dentaria a nivel geográfico, en los chimpancés no sucede lo mismo, y muestran una mayor homogeneidad en sus patrones de microestriación dentaria, incluso perteneciendo a subespecies de zonas distintas, tal y como se apuntó en el estudio de Galbany *et al.* (2003). Las diferencias encontradas, sobretudo en *Gorilla*, pueden ser debidas a estrategias de aprovechamiento de los recursos alimentarios diferentes entre las distintas poblaciones.

Por otro lado, las poblaciones de *Gorilla g. gorilla* de Camerún y del Congo se encuentran geográficamente cercanas y, asimismo, los resultados indican un gradiente en la primera función del análisis discriminante (Figura 4) para los patrones de microestriación dentaria entre ambas poblaciones. Contrariamente, la población de Nigeria (realmente ubicada entre Nigeria y Camerún) se encuentra alejada y aislada del resto de poblaciones de *Gorilla g. gorilla* (Doran & McNeilage, 1998). Esta población de gorilas ha sido asignada por parte de varios autores a una subespecie distinta: *Gorilla gorilla dielhi* (Morgan *et al.* 2003; Sarmiento y Oates, 2000). El aisla-

**Tabla 2.** Análisis de la varianza de los grupos de Hominoidea considerados – Anova 1 factor- para las 15 variables obtenidas. En sombreado se indican las diferencias significativas

Variable	F	P-valor
NH	0.317	0.901
XH	6.516	0.000
SH	3.506	0.008
NV	3.350	0.010
XV	2.690	0.030
SV	1.505	0.203
NMD	0.906	0.484
XMD	1.802	0.127
SMD	1.493	0.207
NDM	0.802	0.553
XDM	2.051	0.085
SDM	1.467	0.215
NT	0.691	0.632
XT	4.298	0.002
ST	3.915	0.004

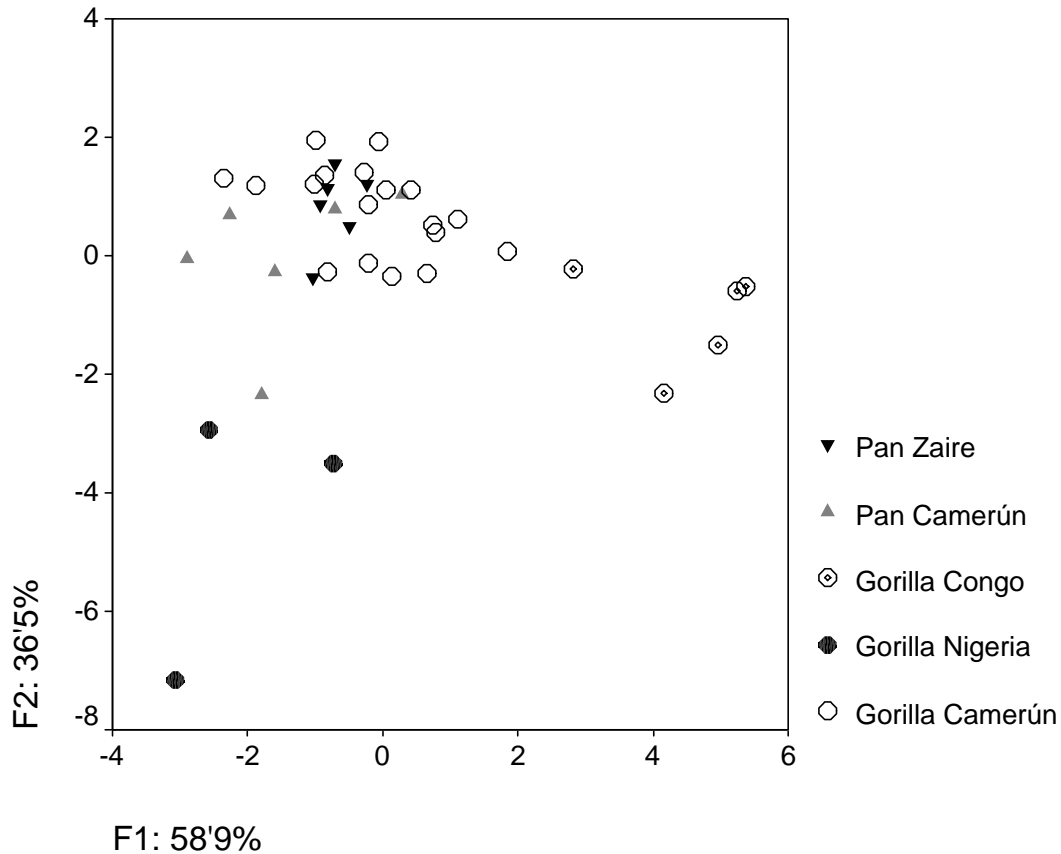


Figura 4. Representación gráfica de las dos primeras funciones del análisis discriminante para los grupos analizados (excepto *Pongo p. pygmaeus*). F1: 58,9 % y F2: 36,5 % de la varianza total

miento geográfico y la diferencia de hábitat podrían ser los causantes de las diferencias de dieta que producirían un patrón de microestriación también distinto en esta población, aunque faltan estudios ecológicos y de alimentación que lo corroboren.

Por lo que respecta a los chimpancés, *Pan t. troglodytes* de Camerún presenta un patrón de microestriación muy parecido al de los gorilas de la misma región geográfica, solapándose en la representación gráfica de las dos primeras funciones. Esta situación puede deberse a que estas dos especies simpátricas presentan un modo similar de explotación de recursos en un mismo hábitat. En este sentido, Tutin y Fernández (1994) apuntan que *Pan t. troglodytes* y *Gorilla g. gorilla* en la Reserva de Lopé, en Gabón central, comparten 127 ítems alimenticios, mayoritariamente frutos, que suponen una superposición del 82 % respecto al total de alimentos ingeridos. Además, el mismo estudio afirma que las técnicas de procesado de los alimentos también son compartidas por ambas especies. Parece claro, pues, que un mismo hábitat y un aprovechamiento de los recursos similar, pueda causar un patrón de microestriación parecido.

Finalmente, el presente estudio muestra que *Pongo p. pygmaeus* presenta una gran dispersión en el patrón de microestriación dentaria, que no se ha considerado en el análisis discrimi-

nante para no enmascarar las pequeñas diferencias entre los otros grupos. Esta gran variabilidad puede ser debida a múltiples causas, entre las más importantes hay considerar la variabilidad debida a las diferencias sexuales (Galbany et al. 2003), ya que el orangután es una especie muy dimórfica y con diferencias en la tipología de la alimentación según el sexo (Fleagle, 1999; Sugardjito y Nurhuda, 1981; Utami y Van Hooff, 1997). No ha sido posible separar los especímenes de *Pongo p. pygmaeus* en localidades concretas por falta de información, aunque sean todos de la isla de Borneo. En general, *Pongo* es uno de los grupos de Hominoideos con mayor número de estrías (Figura 2), lo que se asocia a una dieta con un fuerte componente de vegetales duros, como pueden ser hojas, tallos y cortezas (Delgado y Van Schaik, 2000).

Así pues, el presente estudio demuestra que el patrón de microestriación dentaria no solo puede poner en evidencia la variabilidad alimentaria interespecífica, sino que existe una gran componente ecológica que afecta al patrón de microestriación vestibular independiente de las especies consideradas, y que pone de relieve estrategias diversas de aprovechamiento de los recursos. Hay que tener en cuenta, para futuros estudios, nuevas variables causantes de variabilidad como son las diferencias de alimentación relacionadas con la estacionalidad y las épocas de baja disponibilidad de recursos, en las que los primates consumen una mayor proporción de hierba, hojas y cortezas (Rogers et al., 1990; Rogers et al., 1994; Remis et al., 2001; Tutin et al., 1997), al mismo tiempo que tener las posibles diferencias sexuales en la explotación de los recursos.

#### Agradecimientos

Este estudio se ha sido financiado por el proyecto BMC2000-0538. Los autores agradecen la ayuda de todos los conservadores y asistentes de las colecciones osteológicas consultadas, así como a los *Serveis Científico-Tècnics* de la Universitat de Barcelona, donde fueron tomadas las imágenes de microscopía electrónica de barrido.

#### Bibliografía

- DELGADO R y VAN SCHAİK CP (2000) The behavioral ecology and conservation of the orangutan (*Pongo pygmaeus*): a tale of two islands. *Evol. Anthropol.* **9**(5): 201-218.
- DORAN D y MCNEILAGE A (1998) Gorilla ecology and behaviour. *Evol. Anthropol.* **6**: 120-131.
- FLEAGLE JG (1999) *Primate adaptation and evolution*. Academic Press. London. 596 pp.
- GALBANY J, PÉREZ-PÉREZ A, MOYÀ-SOLÀ S y FARRÉS M (2003) Análisis del patrón de microestriación dentaria en primates Hominoidea actuales: un modelo alimentario para los primates fósiles del Mioceno *Dryopithecus laietanus* y *Oreopithecus bamboli*. En: Antropología y biodiversidad. Eds. Aluja MP, Malgosa A y RM Nogués. Edicions Bellaterra, Barcelona. Pp: 148-156.
- GALBANY J, MARTÍNEZ LM, HIRALDO O, ESPURZ V, ESTEBARANZ F, SOUSA M, MARTÍNEZ LÓPEZ-AMOR H, MEDINA AM, FARRÉS M, BONNIN A, BERNIS C, TURBÓN D y PÉREZ-PÉREZ A (2004a) *Teeth: Catálogo de los moldes de dientes de homínidos de la Universitat de Barcelona*. Universitat de Barcelona. Barcelona. 193 pp.
- GALBANY J, MARTÍNEZ LM y PÉREZ-PÉREZ A (2004b) Tooth replication techniques, SEM imaging and microwear analysis in Primates: methodological obstacles. *Antropologie* **42**(1): 5-12.
- MORGAN BJ, WILD C y EKOBO A (2003) Newly discovered Gorilla population in the Ebo Forest, Littoral Province, Cameroon. *Int. J. Primatol.* **24**(5): 1129-1137.
- PÉREZ-PÉREZ A, BERMÚDEZ DE CASTRO JM y ARSUAGA JL (1999) Non-occlusal dental microwear analysis of 300.000 year-old *Homo heilderbergensis* teeth from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain): implications of intrapopulation variability for dietary analysis of hominid fossil remains. *Am. J. Phys. Anthropol.* **108**(4): 433-457.

- REMIS MJ, DIERENFELD ES, MOWRY CB y CARROLL RW (2001) Nutritional aspects of western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*). Diet during seasons of scarcity at Bai Hokou, Central Africa Republic. *Int. J. Primatol.* **22**(5): 807-836.
- ROGERS ME, MAISELS F, WILLIAMSON EA, FERNÁNDEZ M y TUTIN CEG (1990) Gorilla diet in Lope Reserve, Gabon: a nutritional analysis. *Oecologia* **84**: 326-339.
- ROGERS ME, TUTIN CEG, WILLIAMSON EA, PARNELL RJ, VOYSEY BC y FERNÁNDEZ M (1994) Seasonal feeding on bark by gorillas: an unexpected keystone food?. En: *Ecology and evolution*. Eds. Thierry B, Anderson JR, Roeder JJ, Herrenschmidt N. Strasbourg: Université Louis Pasteur. Pp: 37-43.
- SUGARDJITO, J y NURHUDA N (1981) Meat-eating behaviour in wild orangutans. *Primates* **22**: 414-416.
- SARMIENTO, EE y OATES JF (2000) The Cross River gorillas: a distinct subspecies, *Gorilla gorilla dielhi* Matschie 1904. *Am. Mus. Novitates* **3304**: 1-55.
- TEAFORD, MF (1994) Dental microwear and dental function. *Evol. Anthropol.* **3**(1): 17-30.
- TUTIN CEG y FERNÁNDEZ M (1994) Comparison of food processing by sympatric apes in the Lopé Reserve, Gabon. En: *Ecology and evolution*. Eds. Thierry B, Anderson JR, Roeder JJ, Herrenschmidt N. Strasbourg: Université Louis Pasteur. Pp: 29-35.
- TUTIN CEG, HAM RM, WHITE LJT y HARRISON MJS (1997) The Primate community of the Lopé Reserve, Gabon: Diets, responses to fruit scarcity, and effects of biomass. *Am. J. Primatol.* **34**: 1-24.
- UNGAR, PS (1998) Dental allometry, morphology, and wear as evidence for diet in fossil primates. *Evol. Anthropol.* **6**(6): 205-217.
- UNGAR, PS y TEAFORD MF (1996) Preliminary examination of non-occlusal dental microwear in Anthropoids: implications for the study of fossil primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* **100**: 101-113.
- UTAMI, SS y VAN HOOFF, JARAM (1997) Meat-eating by adult female orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*). *Am. J. Primatol.* **43**: 159-165

#### Abstract

The analysis of the microwear pattern of teeth is a good indicator of the abrasiveness of food stuffs in the diet in Primates, as well as in extant and fossil Hominids. The abrasive capability of the diet depends on the hardness of the particles included in the ingested foods and on the presence of dust and other exogenous elements incorporated during the process of food processing. These items are responsible for the typology of the microwear that can be observed on the enamel surfaces of Primate teeth. The present study analyses the variability of the buccal microwear pattern on the great Hominoidea Apes (*Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes* y *Pongo pygmaeus*) using tooth moulds obtained from the original specimens at different osteological collections. Several explanations for the differences in microwear patterns observed are discussed. The results seem to indicate that the ecological adaptations at a subspecies level may account for such differences in relation to habitat and ecological conditions within populations rather than between species.

#### Dental microwear pattern variability in Hominoidea Primates: a question of species differentiation or ecological determinants?

*Key words:* microwear pattern, Primates, Hominoidea, dietary habits