



UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE ODONTOLOGÍA

ANATOMÍA COMPARADA DE LA DENTICIÓN DE LOS
HOMÍNIDOS DE LA SIERRA DE ATAPUERCA (BURGOS)
MEDIANTE LA TÉCNICA DE MICROTOMOGRAFÍA
COMPUTARIZADA

TESIS PRESENTADA POR LEYRE PRADO SIMÓN
PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR

2012

Departamento de Estomatología

Editor: Editorial de la Universidad de Granada
Autor: Leyre Prado Simon
D.L.: GR 1884-2012
ISBN: 978-84-9028-113-0



El trabajo recogido en la presente memoria ha sido realizado por Leyre Prado Simón con la dirección de los doctores (p.o.a) Pilar Baca García en el Departamento de Estomatología de la Universidad de Granada, José María Bermúdez de Castro y María Martinón Torres, en el grupo de Antropología Dental del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH).

Opta al grado de Doctor

Leyre Prado Simón

V B de los directores de la Tesis (p.o.a)

Dra. Pilar Baca García

Dr. José María Bermúdez
de Castro

Dra. María Martinón
Torres

A mi madre, la mejor.
Y a todas aquellas personas que lucharon y
siguen luchando por el derecho a la educación de las mujeres.

"No conquistamos montañas, sino a nosotros mismos."

Sir Edmund Hillary

Agradecimientos

La realización de esta tesis ha sido un reto para mí como odontóloga, un proyecto tanto profesional como personal increíblemente enriquecedor que nunca hubiera sido posible sin la ayuda de las siguientes personas e instituciones a las que debo todo mi agradecimiento.

Me gustaría empezar dando las gracias a mis directores de tesis. Al Dr. José María Bermúdez de Castro, por haber confiado en mí en un primer momento dejando que me embarque en este proyecto que me ha encantado y enriquecido en todos los aspectos. Gracias por haberme apoyado personal y profesionalmente, dedicarme su tiempo y su ayuda en las correcciones tanto de los artículos como de la tesis. Mil gracias a la Dra. Pilar Baca García, por ser un ejemplo para mí tanto personal como profesional, por su cercanía y sus siempre acertados consejos y por regalarme su tiempo y experiencia sentándose conmigo para corregir tanto los artículos como la tesis. Gracias a la Dra. María Martín-Torres, por la oportunidad de realizar este proyecto y por las correcciones de los artículos.

Quisiera dar las gracias al Equipo de excavación de Atapuerca, liderado por los directores (p.o.a) Dr. Juan Luis Arsuaga, Dr. José María Bermúdez de Castro y Dr. Eudald Carbonell. Esta tesis no hubiera sido posible sin la increíble labor que desde hace muchos años están llevando a cabo. Me gustaría agradecerse a todas y cada una de las personas que han contribuido a que los yacimientos de la Sierra de Atapuerca sean un referente mundial en evolución humana.

Gracias a la Universidad de Burgos, en especial al doctor José Miguel Carretero, Elena Santos, Laura Rodríguez y Rebeca García por su amabilidad, su ayuda técnica y por permitirme analizar los premolares de la colección de San Pablo. Me gustaría agradecer a los doctores Roberto Macciarelli y Priscilla Bayle su amabilidad y el

acceso a las imágenes de los fósiles de neandertales utilizados en el estudio, obtenidos de la base de datos NESPOS. Gracias a las personas que han contribuido a la creación de la colección dental de referencia del CENIEH, parte de ella utilizada en esta tesis. Gracias a la Sociedad Española de Periodoncia y Osteointegración (SEPA) cuyos miembros han colaborado enormemente en la formación de esta colección. Me gustaría agradeceré personalmente al doctor David Herrera, presidente de la asociación, quien desde el primer momento se volcó en el proyecto. Gracias a los dentistas y compañeros que han colaborado individualmente en la elaboración de la colección, María Ramos, David Sánchez, Elena Arnáiz, Sara Manrique, Jorge J. Villanueva, José Luis Urbiena, Andoni Tarriño, Santiago Gil y Concepción Moreno.

Gracias a los doctores Paco Etxeberria y Pilar Julia, dos personas generosas científicamente que confiaron en mí desde un primer momento y me abrieron sus puertas, se lo agradeceré siempre. Muchas gracias a los integrantes de la excavación de Dmanisi y a la Fundación Duques de Soria por haberme permitido vivir experiencias increíbles e irrepetibles en un lugar mágico que nunca olvidaré. Quisiera dar las gracias al doctor Pablo Gil-Loyzaga por su ayuda y sabios consejos. Gracias al doctor Anthony Olejniczak por su ayuda en los temas técnicos cuando más perdida estaba. Gracias a María Gertrudis Gómez por su amabilidad y su ayuda en la realización de los cortes histológicos de los dientes. Gracias a Pilar Fernández-Colón y Elena Lacasa por la impecable restauración y conservación de los fósiles y los buenos momentos compartidos. Gracias a Javier Vicente y David Gil-Pérez por prestarme sus ordenadores Mac. Gracias a los doctores Jesús Martín y Mariano Valderrama, por su paciencia y sus lecciones de estadística. Muchas gracias a Simon Henchy, Ciaran Brewster, Ken Sawyer y Chris por sus correcciones del inglés de los artículos.

Estos años de tesis además han estado enriquecidos por personas como Idoia Goikoetxea, Susana Sarmiento, Rosa Ana Obregón, Beatriz de Santiago, Alicia Medialdea, Ana Mateos, Laura Martín-Francés, Rodrigo Alcalde, Ana Isabel Ortega, gracias por las cientos de charlas, comidas y risas terapéuticas que recuerdo con mucho cariño. Gracias a Tullia Curto, por su amistad, por acogerme en su casa tantas veces en Burgos y por los momentos tan importantes que hemos compartido. Gracias a Emiliano Bruner, por estar ahí desde el primer momento, por su cariño, sus consejos, sus lecciones y sus clases de tango. Gracias a Chitina Moreno por las risas

infinitas, confidencias, por su calor y su amistad, fundamentales en la última etapa de la tesis. Gracias a Alfonso Benito por los paseítos por Burgos, por su sonrisa eterna y su buen humor. Gracias a Andoni Tarriño, por su ternura y su sensibilidad, por hacer del CENIEH un lugar mejor. Gracias a Asier Gómez por enseñarme su forma de ver la vida y la ciencia y por haber sido un gran apoyo desde el principio de la tesis. Gracias a María Lapresa, con la que he compartido desde el primer momento las alegrías, los problemas, las angustias, porque no solo ha sido técnico del microCT, sino también una gran amiga y confidente. Gracias a José Manuel de la Cuétara, Elías Rodríguez y Elvira Paz por las conversaciones esclarecedoras, por su paciencia y buen humor. Gracias Sara Manrique, Amor Barros, Santiago Gil, Teo Karampaglidis, Sara Varela, Marta Hermosilla, Carlos Saiz, Jesús Rodríguez, Dirk Hoffman, Alfredo Pérez-González, Diego Arceredillo, Beatriz Ruiz, Mark Furiadze, Pablo, Luis, Luigi y otras personas del Centro Nacional de Investigación sobre evolución humana, de Burgos y otros lugares que han contribuido a que el trabajo y la vida estos años hayan sido fantásticos.

Gracias a Eduardo Saiz, porque los paseos después del trabajo hacían que siempre terminara el día con una sonrisa. Gracias por ser mi amigo del alma y por haberte cruzado en mi camino.

Mil gracias a Aida Gómez, una amiga increíble, mi apoyo, mi confidente, compañera de piso, hombro sobre el que llorar, una persona muy importante para mí y fundamental estos años.

Esto no hubiera sido posible sin el apoyo de mis amigos de siempre, gracias a Paz, Mar, Irene, Marta y Bea, por tantos momentos divertidos y tiernos que hemos pasado juntas a lo largo de tantos años, por los que pasamos y los que seguiremos pasando, me siento muy afortunada por teneros en mi vida. Gracias a Bego, Ignasi, Quique y Zoilo, por estar siempre cerca a pesar de la distancia. Quiero dar las gracias a Mary, Pato, Silvi, Anita, Sil Z, Pao, Helen y Sil T, mis amigas-hermanas. Por los miles de buenos momentos vividos, porque desde que tengo uso de razón han sido parte de mí y de mi vida, porque en los malos momentos siempre están, para tomar un café terapéutico, bailar o reír hasta que el cuerpo duela. Porque los logros de una son la alegría de todas.

Quiero dar las gracias a mi familia, porque no sería nada sin ellos. En especial me

gustaría dar las gracias a mi madre, Begoña, por su infinito amor, apoyo, comprensión y paciencia. A mi hermana Raquel, por tantas risas, abrazos y buenos momentos, por estar siempre ahí en lo bueno y en lo malo. A mi hermano Daniel, por estar siempre listo para cualquier debate. A mi padre, por enseñarme a nadar contracorriente. A mi tío, Fede Simón, por ser mi padre en la ciencia, por estar siempre ahí con sus sabios consejos, no sé qué habría hecho sin ellos. A mis tíos Jose y Amalia y a mis primas Maite y Bego y a mi tía Ana, por su calor, por estar siempre ahí para todo, haciendo piña. A Amama, gracias por enseñarme a enfrentarme a la vida siempre con una sonrisa. A Anuska, mi segunda madre, la voz de la sensatez, me encanta tenerte. A mi tía Marianita, por ser un ejemplo de vida y por estar tan cerca estando lejos. Gracias a Charo, Luis, Itziar y Esther, por hacerme sentir como una más de la familia y por tantos buenos momentos compartidos. A Aitite, por ser mi mejor maestro, porque le echo de menos todos los días y me encantaría que estuviera hoy aquí para decorar esta tesis con su "firma de los domingos".

Por último me gustaría dar las gracias a Luis, mi compañero en el camino y el que más ha sufrido esta tesis. Gracias por aguantarme y ayudarme tanto y de todas las formas posibles, por ser mi roca, por hacerme sumamente feliz, por enseñarme a querer mejor, por hacerme reír tanto y siempre.

Esta tesis doctoral ha sido realizada gracias al apoyo económico de la ayuda predoctoral de la Fundación Atapuerca, disfrutada durante los años 2007-2011. También han intervenido en la financiación de este trabajo los proyectos ministeriales BOS2003-08938-C03-02, CGL2006-13532-C03-03 El Pleistoceno y Holoceno en la Sierra de Atapuerca. Paleobiología y paleoeconomía de las poblaciones humanas II y III y El proyecto de la Junta de Castilla y León GR-249: Evolución humana en Europa.

Índice general

| | |
|---|----|
| Agradecimientos | 1 |
| Justificación y Objetivos | 9 |
| Revisión Doctrinal | 15 |
| 1. Antropología dental | 16 |
| 2. Odontogénesis | 20 |
| 2.1. Desarrollo y formación de la corona | 20 |
| 2.2. Desarrollo y formación de la raíz | 22 |
| 3. Cavidad Pulpar | 24 |
| 3.1. Cámara pulpar | 24 |
| 3.2. Conductos radiculares | 25 |
| 3.3. Ápice radicular | 27 |
| 4. Morfología de las raíces y de los conductos radiculares en segundos premolares permanentes mandibulares. | 30 |
| 4.1. Humanos modernos | 30 |
| 4.2. Tendencias evolutivas | 32 |
| 5. Evolución humana en Europa | 36 |

| | |
|--|-----------|
| 6. La Sierra de Atapuerca: Historia. | 40 |
| 6.0.1. Historia | 41 |
| 6.0.2. Yacimientos | 43 |
| 7. Yacimiento de la Sima del Elefante. | 44 |
| 8. Yacimiento de la Gran Dolina: Nivel TD6. | 49 |
| 9. Yacimiento de la Sima de los Huesos | 54 |
| 10. Introducción a la tomografía y microtomografía computarizadas. | 58 |
| | |
| Materiales y Métodos | 63 |
| | |
| 11. Validación del Método | 64 |
| 11.1. Conclusiones | 68 |
| | |
| 12. Raíces y conductos radiculares en segundos premolares permanentes mandibulares. | 69 |
| 12.1. Materiales | 69 |
| 12.1.1. Criterios de inclusión | 71 |
| 12.1.2. Concepto de edad funcional. | 72 |
| 12.2. Métodos | 73 |
| 12.2.1. Protocolo de microtomografía y procesamiento de las imágenes | 73 |
| 12.2.2. Descripciones cualitativas | 74 |
| 12.2.3. Medidas | 77 |
| | |
| 13. Raíces y conductos radiculares de la mandíbula ATE9-1 | 83 |
| 13.1. Materiales | 83 |
| 13.1.1. Proceso de restauración de la mandíbula ATE9-1. | 83 |
| 13.1.2. Muestra | 84 |
| 13.2. Métodos | 84 |
| 13.2.1. Protocolo de tomografía y microtomografía | 84 |
| 13.2.2. Tratamiento de imágenes | 86 |

| | |
|--|------------|
| 13.2.3. Descripciones cualitativas | 86 |
| 13.2.4. Medidas | 87 |
| Results | 89 |
| 14.Roots and root canals of lower second permanent premolars | 90 |
| 14.1. Morphological descriptions and comparisons | 90 |
| 14.2. Intra-specific comparisons of transformed variables | 94 |
| 14.3. Descriptive Statistics | 95 |
| 14.4. Inter-specific comparisons of direct measurements | 97 |
| 14.5. Inter-specific comparisons of transformed variables | 98 |
| 15.Roots and pulp cavity of the mandible ATE9-1 | 100 |
| Discussion | 111 |
| 16.Roots And Root Canals Of Lower Second Permanent Premolars | 112 |
| 16.1. Morphological descriptions, descriptive statistics and comparisons . . | 112 |
| 16.2. Intra and Inter-specific comparisons | 118 |
| 17.Roots and the root canals of ATE9-1 | 122 |
| Conclusions | 127 |
| Apéndices | 129 |
| 18.Publicación 1 | 130 |
| 19.Publicación 2 | 141 |
| 20.Bibliografía | 153 |

Justificación y Objetivos

Debido a su dureza, los dientes son los elementos del cuerpo con más posibilidades de fosilizar y, por este motivo, constituyen la mayor parte del registro fósil de homínidos. Una gran parte de los estudios sobre la evolución humana se han basado en la dentición y, debido a su fácil acceso, la corona ha sido la parte de los dientes mejor estudiada. La morfología radicular externa ha sido más estudiada que la interna, aunque algunos aspectos relacionados con la morfología de la cavidad pulpar (ej. El taurodontismo) han sido a menudo discutidos^{1,2}, y se han realizado recientemente algunos estudios tridimensionales de la cavidad pulpar en homínidos fósiles^{3,4,5,6}, este espacio interno ha recibido en general poca atención en paleoantropología. Todavía se desconoce si la forma y el tamaño de este espacio interno podrían ser útiles como fuente de información taxonómica complementaria.

La microtomografía computarizada permite, de forma no destructiva, visualizar y analizar con validez y fiabilidad las estructuras anatómicas internas mediante la realización de secciones virtuales y la reconstrucción de imágenes en tres dimensiones. La utilización de la tomografía y microtomografía computarizadas permite el estudio de la anatomía interna de especímenes de colecciones fósiles demasiado valiosas y escasas para ser sometidas a procesos destructivos^{7,8}.

La morfología coronal de los premolares mandibulares ha probado ser válida para

¹Harvati K, Panagopoulou E, and Karkanas P. 2003. First Neanderthal Remains from Greece: the Evidence from Lakonis. *J Hum Evol* 45: 465-473.

²Rosas A, Martínez Maza C, Bastir M, García Taberner A, Lazuela-Fox C, Huguet R, Ortiz JE, Juliá R, Soler V, de Torres T, Martínez E, Cañaveras JC, Sánchez-Moral, Cuezva S, Lario J, Santamaría D, de la Rasilla M, Fortea J. 2006. Paleobiology and Comparative Morphology of a Late Neanderthal Sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proc Natl Acad Sci USA* 103: 19266-19271.

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

⁴Bayle 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. *Am J Phys Anthropol* 138: 493-498.

⁵Bayle P, Macchiarelli R, Trinkaus E, Duarte C, Mazurier A, Zilho J. 2010. Dental maturational sequence and dental tissue proportions in the early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 1338-42.

⁶Kupczik K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and -late Pleistocene recent *Homo sapiens*. *J Hum Evol* 59: 525-41.

⁷Kono R. 2004. Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on a 3-dimensional whole crown perspective. *Anthropol Sci* 112: 121146.

⁸Olejniczak AJ, Grine FE. 2006. Assessment of the accuracy of dental enamel thickness measurements using microfocal X-ray computed tomography. *Anatomical Record* 288: 263-275.

estudios taxonómicos en homínidos ^{9,10,11,12}. En concreto, se ha descrito que la morfología del segundo premolar inferior es particularmente útil para la diferenciación taxonómica de distintas especies de homínidos del Pleistoceno ^{13,14}. La anatomía de las raíces y de los conductos radiculares de los segundos premolares inferiores de estos homínidos ha sido evaluada con métodos radiográficos convencionales¹⁵ y con microtomografía, pero no en profundidad ¹⁶. En este trabajo de Tesis Doctoral se ha seleccionado el segundo premolar inferior debido a su elevada estabilidad morfológica radicular externa e interna en comparación con otros dientes ^{17,18,19}. Además, ha sido posible contar con especímenes de este diente de diferentes especies de homínidos fósiles.

La tomografía y microtomografía computarizadas permiten estudiar raíces dentales ubicadas en el interior de los alveolos. La utilización de la microtomografía aplicada al análisis de la morfología interna radicular es extremadamente útil y aporta nuevas perspectivas de estudio en casos donde los dientes estén muy destruidos, tengan coronas ausentes, presenten altos grados de desgaste, hipercementosis o procesos

⁹Ludwig FJ. 1957. The mandibular second premolars: morphologic variation and inheritance. *J Dent Res* 36: 263-273.

¹⁰Bailey SE, Lynch JM. 2005. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neanderthals and anatomically modern humans. *Am J Phys Anthropol* 126: 268-277.

¹¹Martinón-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. *J Hum Evol* 50: 523-533.

¹²Gómez-Robles A, Martinón-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 on hominins, with special attention to Pleistocene *Homo*. *J Hum Evol* 55: 627-638.

¹³Bailey SE, Lynch JM. 2005. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neanderthals and anatomically modern humans. *Am J Phys Anthropol* 126: 268-277.

¹⁴Martinón-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. *J Hum Evol* 50: 523-533.

¹⁵Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H. 1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. IV. Mandibular postcanine root morphology. *J Anat* 156: 107-139.

¹⁶Bermúdez de Castro JM, Martinón-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

¹⁷Sprinz R. 1953. The linking tooth: a rare anomaly of a mandibular premolar. *British Dent J* 95: 108- 109.

¹⁸Soares IJ, Goldberg F. 2002. Endodoncia: técnicas y fundamentos. Ed Panamericana.

¹⁹Cohen S, Hargreaves KM. 2008. Pathways of the pulp. Elsevier-Mosby.

tafonomicos que alteren gravemente la superficie radicular. Este es el caso de los dientes de la mandíbula ATE9-1 de la Sima del Elefante (Atapuerca), la mayor parte de los especímenes presentan fracturas coronales y/o un elevado grado de desgaste. El alto grado de hipercementosis presente en sus raíces impide realizar descripciones exactas de su morfología externa. En este contexto el estudio de la cavidad pulpar cobra especial importancia.

Objetivo 1: Estudiar mediante microtomografía computarizada la morfología de las raíces y los conductos radiculares de los segundos premolares permanentes mandibulares de *Homo sp.* (Sima del Elefante), *H. antecessor* (Gran Dolina - TD6), *H. heidelbergensis* (Sima de los Huesos), *H. neanderthalensis* (Krapina, Regourdou y Abri Bourgeois-Delaunay) y *H. sapiens*.

Objetivos específicos:

1. Describir y analizar la morfología de las raíces y conductos radiculares de los segundos premolares permanentes mandibulares de homínidos fósiles y humanos modernos, realizando comparaciones entre especies.
2. Desarrollar un método para realizar una determinación cuantitativa de los conductos radiculares en relación con su morfología radicular externa en segundos premolares permanentes mandibulares de homínidos fósiles y humanos modernos.

Objetivo 2: Estudiar mediante tomografía y microtomografía computarizadas las raíces y las cavidades pulpares de los dientes de la mandíbula ATE9-1 del yacimiento de la Sima del Elefante (Atapuerca, España).

Objetivos específicos:

1. Describir la morfología de raíces y las cavidades pulpares de los dientes de la mandíbula ATE9-1 de la Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, España).
2. Analizar el grado de concordancia entre la morfología interna y externa de las raíces dentales de la mandíbula ATE9-1.

Al igual que los objetivos, la estructura de este trabajo de Tesis Doctoral está dividida en dos partes claramente diferenciadas: 1. el estudio de la morfología de las

raíces y los conductos radiculares de los segundos premolares permanentes mandibulares y 2. el estudio de las raíces y los conductos radiculares de la mandíbula ATE9-1. Sin embargo, se han desarrollado de forma conjunta dos partes: la sección Introducción y dentro de la sección Materiales y métodos la primera parte denominada Validación del método.

Revisión Doctrinal

1 Antropología dental

Debido a su durabilidad, abundancia y buen estado de preservación con respecto a otros tejidos duros del cuerpo, los dientes son los elementos con más posibilidades de fosilizar y constituyen la mayor parte del registro fósil de los homínidos²⁰. Por este motivo muchos de los estudios realizados en evolución humana se han basado en el análisis de la dentición. Además, el esmalte de la corona no está sometido a procesos de remodelación ósea. Esto implica que, una vez formada, la morfología externa de la corona tan solo se verá afectada por procesos de desgaste. Este hecho hace de los dientes elementos especialmente importantes en la conservación de la información genética de los organismos²¹ en contraste con los huesos, que sufren un proceso continuo de remodelación y son muy susceptibles a los factores ambientales.

El desarrollo, grosor y proporciones de los tejidos y los detalles morfológicos externos de los dientes de los homínidos fósiles han sido ampliamente estudiados durante el siglo XX por los expertos en paleoantropología. Nuestro conocimiento sobre la historia de vida y las relaciones filogenéticas de las diferentes especies de homínidos fósiles se han basado mayoritariamente en los estudios clásicos de la morfología externa de la corona^{22,23,24}, estudios mediante morfometría geométrica de la anatomía

²⁰Hillson S. 1996. *Dental Anthropology*. Cambridge: University Press.

²¹Scott GR, Turner II CG. 1997. *The anthropology of modern human teeth*. Cambridge University Press

²²Bermúdez de Castro JM. 1988. Dental remains from Atapuerca/Ibeas (Spain) II. Morphology. *J Hum Evol* 17: 279-304.

²³Bermúdez de Castro JM. 1993. The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations. *J Hum Evol* 24: 339-371.

²⁴Irish JD, Guatelli-Steinberg D. 2003. Ancient teeth and modern human origins: an expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *J Hum Evol* 45: 113-114.

de la corona dental^{25,26,27}, cuantificación del grosor del esmalte^{28,29,30}, forma de la línea amelo-dentinaria^{31,32,33}, así como en la morfología de las raíces dentarias^{34,35,36}.

Además de los datos morfológicos, el estudio de los dientes aporta otro tipo de información. Se han realizado múltiples estudios sobre la utilidad de los dientes para inferir los patrones de desarrollo de los individuos a los que pertenecieron^{37,38,39,40,41}. Al ser los dientes la única parte esquelética en contacto con el medio externo, tam-

²⁵Bailey SE, Lynch JM. 2005. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neanderthals and anatomically modern humans. *Am J Phys Anthropol* 126: 268-277.

²⁶Martinón-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. *J Hum Evol* 50: 523-533.

²⁷Gómez-Robles A, Martinón-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 on hominins, with special attention to Pleistocene Homo. *J Hum Evol* 55: 627-638.

²⁸Martin LB. 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature* 314: 260-263.

²⁹Kono R. 2004. Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on a 3-dimensional whole crown perspective. *Anthropol Sci* 112: 121-146.

³⁰Olejniczak AJ, Smith TM, Skinner MM, Grine FE, Feeney RN, Thackeray JF, Hublin JJ. 2008. Three-dimensional molar enamel distribution and thickness in *Australopithecus* and *Paranthropus*. *Biology Letters* 4: 406-10.

³¹Korenhoef CAW. 1961. The enamel-dentine border: a new morphological factor in the study of the (human) molar pattern. *Proc Koninkl Nederl Acad Wetensch* 64B: 639-664.

³²Skinner MM, Wood BA, Boesch C, Olejniczak AJ, Rosas A, Smith TM, Hublin JJ. 2008. Dental trait expression at the enamel-dentine junction of lower molars in extant and fossil hominoids. *J Hum Evol* 54: 173-186.

³³Skinner MM, Wood BA, Hublin JJ. 2009. Protostylid expression at the enamel-dentine junction and enamel surface of mandibular molars of *Paranthropus robustus* and *Australopithecus africanus*. *J Hum Evol* 56: 76-85.

³⁴Abbott SA. 1984. A comparative study of tooth root morphology in the great apes, modern man and early hominids. Ph.D. dissertation. University of London.

³⁵Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H. 1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. IV. Mandibular postcanine root morphology. *J Anat* 156: 107-139.

³⁶Kupczik K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and -late Pleistocene recent *Homo sapiens*. *J Hum Evol* 59: 525-41.

³⁷Smith BH. 1986. Dental development in *Australopithecus* and early Homo. *Nature* 323: 327-330.

³⁸Beynon AD, Dean MC. 1988. Distinct dental development patterns in early fossil hominids. *Nature* 335: 509-14.

³⁹Dean 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.

⁴⁰Ramírez Rozzi FV, Bermudez De Castro JM. 2004. Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature* 428: 936-939.

⁴¹Macchiarelli R, Bondioli L, Debénath A, Mazurier A, Tournepiche JF, Birch W, Dean MC. 2006. How Neanderthal molar teeth grew. *Nature* 444: 748-51.

bién se puede obtener de ellos información sobre la dieta así como sobre actividades diferentes a la masticación que implican la utilización de los dientes ^{42,43,44,45}.

La condición ancestral heterodonta (presencia de más de una clase dental) de los mamíferos se describe mediante la fórmula dental 3143 (3 incisivos, 1 canino, 4 premolares y 3 molares) en cada hemi-mandíbula, los diferentes grupos de mamíferos han divergido de este patrón inicial dando lugar a variaciones en función de la especialización de cada grupo. Los mamíferos más primitivos mantienen la fórmula dental ancestral 3143, pero enseguida pierden un incisivo y uno o dos premolares. Los premolares que pierden son el primero y el segundo, quedando el tercero y cuarto premolar (Figura 1.1). Por este motivo en la tesis se denomina al primer premolar P3 y al segundo premolar P4. En paleoantropología, los diferentes tipos de dientes se designan con las abreviaturas I (incisivo), C (canino), P (premolar) y M (molar), y para referirnos a un diente en concreto se utiliza un indicador numérico y la terminología inglesa abreviada que indica al mismo tiempo el maxilar y la hemiarcada, de forma que el diente LRP4 sería un segundo premolar inferior derecho (lower right) y ULI1 un primer incisivo superior izquierdo (upper left) ⁴⁶.

⁴²Lozano 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). *J Hum Evol* 55: 713-728.

⁴³Ungar PS, Grine FE. 1991. Incisor size and wear in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. *J Hum Evol* 20: 313-340.

⁴⁴Pérez-Pérez A, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL. 1999. Non-occlusal dental microwear analysis of 300,000-year-old *H. heidelbergensis* teeth from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). *Am J Phys Anthropol* 108: 433-457.

⁴⁵Pérez-Pérez A, Espurz V, Bermúdez de Castro JM, De Lumley MA, Turbón D. 2003. Non-occlusal dental microwear variability in a sample of Middle and Late Pleistocene human population from Europe and the Near East. *J Hum Evol* 44: 497-513.

⁴⁶Pérez-Pérez A, Galbany J, Romero A, Martínez LM, Estebananz F, Pinilla B, Gamarra B. 2010. Origen y evolución de los dientes: de los cordados primitivos a los humanos modernos. *Rev. Esp. Antrop. Fís* 31: 167-192.

⁴⁷Pérez-Pérez A, Galbany J, Romero A, Martínez LM, Estebananz F, Pinilla B, Gamarra B. 2010. Origen y evolución de los dientes: de los cordados primitivos a los humanos modernos. *Rev. Esp. Antrop. Fís* 31: 167-192.

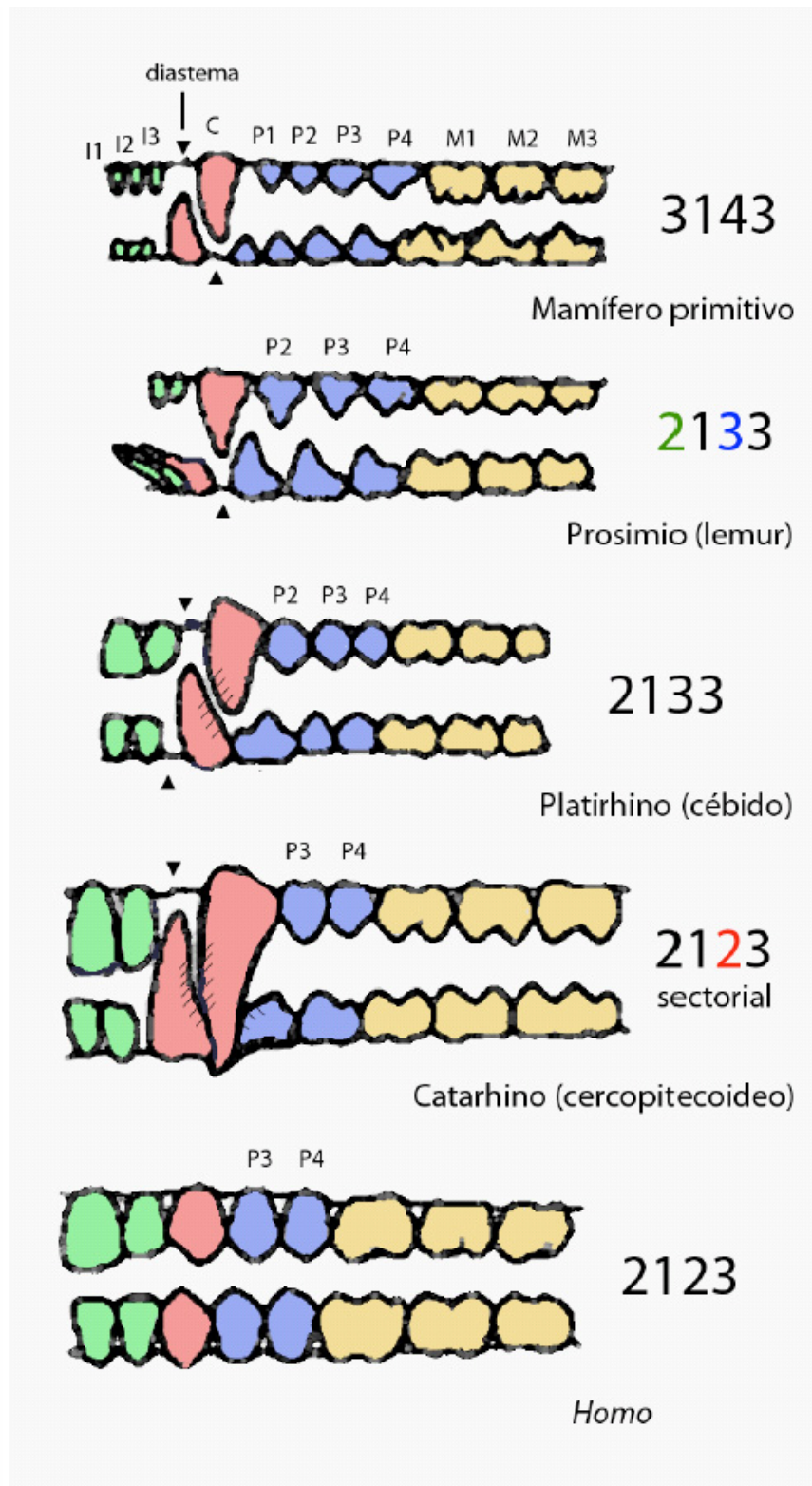


Figura 1.1: Variación del número de dientes en los primates (Imagen tomada de Pérez-Pérez et al., 2010⁴⁷).

2 Odontogénesis

Los dientes se desarrollan a partir de brotes epiteliales que, generalmente, comienzan su formación en la porción anterior de los maxilares y avanzan en dirección posterior. Poseen una forma determinada de acuerdo con el diente al que darán origen y tienen una ubicación precisa en los maxilares. Todos poseen un plan de desarrollo común, que será realizado de forma gradual y paulatina. Hay dos capas germinativas que participan en la formación de los dientes: el epitelio ectodérmico, que da origen al esmalte, y el ectomesénquima que origina el complejo dentinopulpar, cemento, ligamento periodontal y hueso alveolar⁴⁸.

El desarrollo dental consta de un sistema complejo de señales a nivel embriológico⁴⁹ durante el cual, sólo las alteraciones cromosómicas o los cambios ambientales graves podrán alterar el control genético de la odontogénesis^{50,51,52}.

2.1. Desarrollo y formación de la corona

Los cambios químicos, morfológicos y funcionales que comprenden el ciclo vital de los órganos dentarios comienzan en la sexta semana de vida intrauterina (aproximadamente 45 días) y continúan a lo largo de la vida del diente. La primera

⁴⁸Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

⁴⁹Saunders SR, Mayhall JT. 1982. Developmental patterns of human dental morphological traits. Arch Oral Biol 27: 45-49.

⁵⁰Butler PM. 1939. Studies in the mammalian dentition and of differentiation of the postcanine dentition. Proc Zool Soc London. B 209: 1-36.

⁵¹Garn SM, Dahlberg AA, Lewis AB, Kerewsky RS. 1966. Groove pattern, cusp number and tooth size. J Den Res 45: 970.

⁵²Turner CG II. 1969. Microevolutionary interpretations from the dentition. Am J Phys Anthropol 30: 421-426.

manifestación es la diferenciación de la lámina dental a partir del ectodermo que tapiza el estomodeo. Inducidas por el mesénquima subyacente, las células basales del epitelio bucal proliferan a lo largo del borde libre de los futuros maxilares, dando lugar a dos estructuras nuevas: la lámina vestibular, a partir de la cual se formará el surco vestibular, y la lámina dentaria, a partir de la cual se formarán los gérmenes dentarios temporales y permanentes⁵³.

Los gérmenes dentarios siguen una serie de etapas denominadas, de acuerdo a su morfología, fase de yema, fase de casquete, fase de campana y fase de folículo dentario, terminal o maduro^{54,55}(Figura 2.1).

Una vez formado el patrón coronario y comenzado el proceso de histogénesis dental mediante los mecanismos de dentinogénesis y amelogénesis, comienza el desarrollo y formación del patrón radicular⁵⁶.

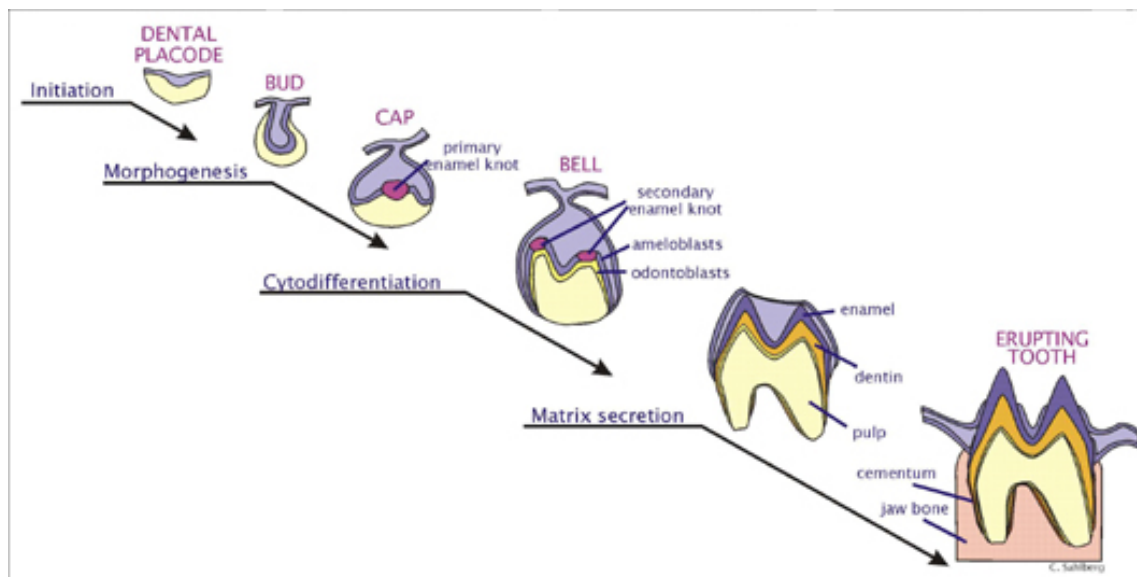


Figura 2.1: Esquema de los estadios de formación de la corona y la raíz (Imagen tomada de www.helsinki.fi/science/dentenv/).

⁵³Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

⁵⁴Nanci A. 2003. Ten Cates oral histology: development, histology and function. Ed. Mosby.

⁵⁵Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

⁵⁶Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

2.2. Desarrollo y formación de la raíz

La vaina epitelial de Hertwig es una estructura que resulta de la fusión del epitelio externo e interno del órgano del esmalte. Desempeña un papel fundamental en la formación de la raíz dental, como inductora y modeladora^{57,58,59}.

La vaina prolifera en profundidad y en relación con el saco dentario por su parte externa y con la papila dentaria de forma interna. Al proliferar, la vaina induce a la papila para que los odontoblastos radiculares se diferencien en la superficie del mesénquima papilar. La vaina epitelial de Hertwig pierde su continuidad cuando se deposita la primera capa de dentina radicular, formando los restos epiteliales de Malassez^{60,61}.

El epitelio de la vaina modela además el futuro límite cemento-dentinario en la raíz, e induce la formación de dentina por dentro y cemento por fuera^{62,63}.

En los dientes multirradiculares la vaina emite dos o tres lengüetas epiteliales o diafragmas en el cuello, dirigidas hacia el eje del diente, destinadas a formar, por fusión, el suelo de la cámara pulpar (Figura 2.2). Una vez delimitado el suelo, los diafragmas proliferan en forma individual en cada una de las raíces^{64,65,66}. Al completarse la formación de la raíz, la vaina epitelial se curva hacia adentro (en cada lado) para formar un diafragma. Esta estructura marca el límite distal de la raíz y envuelve el ápice primario. Por el agujero entran y salen los nervios y vasos

⁵⁷Nanci A. 2003. Ten Cates oral histology: development, histology and function. Ed. Mosby.

⁵⁸Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

⁵⁹Wright T. 2007. The Molecular Control of and Clinical Variations in Root Formation. Cells Tissues Organs 186: 8693.

⁶⁰Nanci A. 2003. Ten Cates oral histology: development, histology and function. Ed. Mosby.

⁶¹Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

⁶²Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

⁶³Wright T. 2007. The Molecular Control of and Clinical Variations in Root Formation. Cells Tissues Organs 186: 8693.

⁶⁴Nanci A. 2003. Ten Cates oral histology: development, histology and function. Ed. Mosby.

⁶⁵Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

⁶⁶Wright T. 2007. The Molecular Control of and Clinical Variations in Root Formation. Cells Tissues Organs 186: 8693.

sanguíneos de la cámara pulpar⁶⁷.

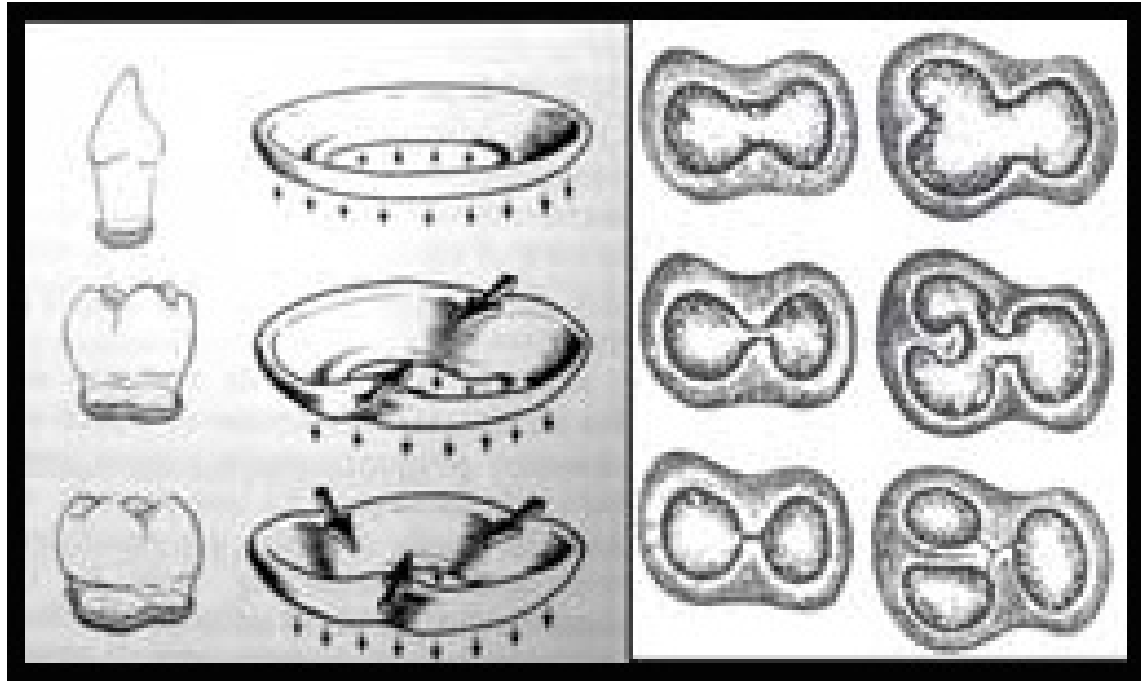


Figura 2.2: Dibujo esquemático que muestra las invaginaciones de la vaina epitelial de Hertwig en los dientes de una sola raíz, de dos y de tres raíces. Las flechas pequeñas indican el crecimiento en dirección apical, mientras que las grandes señalan las invaginaciones de las lengüetas epiteliales. (Imagen tomada de Mjor,1989⁶⁸).

La estructura de la raíz, tanto en dientes unirradiculares como multirradiculares, está determinada por la forma y la invaginación de la vaina epitelial de Hertwig⁶⁹. Las desviaciones en el proceso de invaginación de la vaina pueden dar lugar a variaciones en las morfologías radiculares^{70,71}.

⁶⁷Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

⁶⁸Mjor F. 1989. Embriología e histología oral humana. Editorial Salvat.

⁶⁹Kovacs I. 1971. A systematic description of dental roots. In: Dahlberg AA (Ed). Dental morphology and evolution. The University of Chicago Press, Chicago and London.

⁷⁰Wright T. 2007. The Molecular Control of and Clinical Variations in Root Formation. Cells Tissues Organs 186: 8693.

⁷¹Kupczik K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and -late Pleistocene recent Homo sapiens. J Hum Evol 59: 525-41.

3 Cavidad Pulpar

Se denomina cavidad pulpar a aquella que está rodeada de tejidos duros, ocupada por un tejido laxo denominado pulpa. Esta cavidad puede subdividirse en tres partes anatómicas perfectamente diferenciadas pero que fisiológicamente forman un conjunto: cámara pulpar, conductos radiculares y ápice radicular⁷².

Se considera que la cámara pulpar está contenida en la corona y el conducto radicular en la raíz, mientras que el ápice se encuentra en la zona de transición cementaria entre el diente y el periodonto⁷³.

3.1. Cámara pulpar

Aunque muchos autores han descrito la cámara pulpar y los conductos radiculares, su análisis ha sido muy bien sistematizado por Canalda y Brau (2006)⁷⁴. A continuación exponemos un resumen de su descripción. La cámara pulpar es el espacio interno del diente localizado en la corona. Está recubierta completamente por dentina y no posee conductos colaterales. Se relaciona con los conductos radiculares mediante los orificios que constituyen la entrada de los mismos.

La cámara pulpar tiende a reproducir groseramente la superficie externa del diente invertida. Puede considerarse de forma cúbica con 6 caras cóncavas o convexas (mesial, distal, vestibular, lingual, techo y suelo). Las formas de las caras no son constantes, dependen del grado de calcificación del diente. El volumen de la cámara

⁷²Yoshioka T, Villegas JC, Kobayashi C, Suda H. 2004. Radiographic evaluation of root canal multiplicity in mandibular first premolars. *J Endod* 30: 73-4.

⁷³Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

⁷⁴Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

pulpar no es constante, debido a los continuos cambios fisiológicos de la dentina.

El techo de la cámara pulpar es la pared oclusal o incisal, presenta forma cóncava, con la concavidad hacia la cara oclusal o el borde incisal⁷⁵. Se observa una retracción del techo cameral en aquellos dientes cuyas cúspides presentan contactos prematuros en la oclusión o en los bruxistas, por la aposición aumentada de dentina reactiva.

El suelo cameral se observa en todos los dientes que presentan más de un conducto radicular. Desaparece en unirradiculares, en los que la única diferenciación entre cámara y conducto puede constatarse ligeramente a través de una pequeña estrechez que forman las paredes laterales que en la mayoría de los casos se correspondería con el cuello anatómico del diente⁷⁶.

Las paredes vestibular y lingual de la cámara pulpar de los dientes suelen tener forma cuadrangular y ligeramente cóncavas hacia el centro de la cavidad pulpar aunque en algunas esta concavidad se transforma en convexidad por aposición dentinaria. Su relación con las paredes contiguas (mesial y distal) no se realiza de forma clara con una arista definida, sino más bien con ángulos redondeados⁷⁷. Las paredes mesial y distal adoptan una forma semejante a las caras externas con las que se relacionan. Si bien en los molares y premolares esas paredes presentan una forma cuadrangular, en incisivos y caninos la forma es triangular.

3.2. Conductos radiculares

Conducto radicular es la comunicación entre la cámara pulpar y el periodonto que se dispone a lo largo de la zona media interna de la raíz⁷⁸.

La primera representación detallada y sistemática de la anatomía de los conductos radiculares se debe a Carabelli (1844)⁷⁹. Actualmente se denomina sistema de conductos radiculares, sobre todo en las raíces de los dientes posteriores, al complejo

⁷⁵Soares IJ, Goldberg F. 2002. Endodoncia: técnicas y fundamentos. Ed Panamericana.

⁷⁶Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

⁷⁷Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

⁷⁸Lozano A, Forner L, Llena MC. 2004. Estudio in vitro de la anatomía del sistema de conductos radiculares con radiología convencional y digital. Endod 22: 23-43.

⁷⁹Carabelli G. 1844. Systemisches Handbuch der Zahnheilkunde. Anatomie des Mundes, V2. Braunmüller und Seidel, Wien.

plexo pulpar formado por el entrecruzamiento de los conductos colaterales, bifurcados, confluentes, laterales, interconductos y conductos recurrentes, que crean un intrincado proceso radicular que llega hasta el delta apical⁸⁰.

En general el diámetro mayor del conducto se observa siempre en el suelo cameral y, a medida que transcurre por la región radicular, se va estrechando progresivamente hasta llegar al ápice radicular. Sin embargo se presentan variaciones como paredes paralelas e incluso paredes divergentes.

El calibre transversal del conducto no es constante, está relacionado con la edad del individuo. Las diferentes aposiciones dentinarias disminuyen la luz del conducto cuando el diente va envejeciendo, pudiéndose encontrar incluso conductos completamente obliterados por las diferentes capas superpuestas de dentina⁸¹.

La forma del conducto en sección transversal es muy variable, pero recuerda a la forma de la raíz que lo contiene. Puede dividirse en:

- **Forma circular:** sobre todo en incisivos centrales y caninos superiores (raíces circulares)
- **Forma elíptica (aplanada):** se encuentra en las raíces cuyos diámetros mayor y menor son muy diferentes o en la fusión total de dos raíces (en la fusión parcial generalmente se encuentran dos conductos redondeados).
- **Forma en C:** se da especialmente en las raíces mesiales de los molares inferiores y según Seo y Park (2004)⁸² pueden observarse diferentes configuraciones que pueden conformar hasta dos conductos independientes. La prevalencia de esta forma es del 32,7%.

Los conductos suelen ser rectos, como acontece en la mayor parte de los incisivos centrales superiores, pero se considera como normal cierta tendencia a curvarse levemente hacia distal⁸³.

⁸⁰Lasala A. 1992. Endodoncia. Ed. Masson Salvat Odontológica.

⁸¹Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

⁸²Seo MS, Park DS. 2004. C-shaped root canals of mandibular second molars in a Korean population: clinical observations and in vitro analysis. *Int Endod* 37: 139-44.

⁸³Kutler Y. 1980. Fundamentos de Endo-metaendodoncia práctica. Editorial Méndez Oteo.

En general el conducto principal de cada raíz sigue el eje que esta traza discurriendo por el centro de la misma⁸⁴. Se considera que pueden presentarse 3 disposiciones:

- **Recta:** sigue el eje longitudinal de la raíz con la misma forma
- **Arciforme:** Sigue también la forma de la raíz, pero ésta presenta una forma curvada sin ningún tipo de angulaciones. Es la más frecuente.
- **Acodada:** Se presenta una curvatura en la raíz en forma de ángulo muy marcado y el conducto sigue aproximadamente la misma dirección.

Estas alteraciones de forma pueden darse sin que haya una relación espacial con la raíz. Tanto unas como las otras pueden clasificarse⁸⁵ en:

- **Acodadura parcial:** Afecta al tercio apical
- **Curvatura total:** Afecta a la totalidad de la raíz
- **Acodamiento:** Curvatura muy marcada
- **Dilaceración:** Acodamiento en ángulo agudo. Se considera una forma patológica

La pared del conducto radicular puede adoptar dos formas: lisa y rugosa. Generalmente la dentina se aposiciona de forma concéntrica y configura una pared lisa del conducto radicular; sin embargo cuando se aposiciona dentina amorfa en las paredes del conducto, puede aparecer una superficie rugosa.

3.3. **Ápice radicular**

El conducto radicular recorre la raíz disminuyendo paulatinamente su diámetro hasta terminar en el ápice radicular, en la denominada constricción apical, formando un cono largo y estrecho llamado cono dentinario o porción dentinaria, que contiene

⁸⁴Kutler Y. 1980. Fundamentos de Endo-metaendodoncia práctica. Editorial Méndez Oteo.

⁸⁵Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

la pulpa (odontoblastos). Se continúa con otro cono más corto y ancho, el cono cementario o porción cementaria con tejido conjuntivo periodontal y células que forman el cemento⁸⁶. En la región apical lo normal es la irregularidad, la inconstancia y la multiplicidad⁸⁷.

Donde termina el tejido pulpar, al no haber odontoblastos, deja de formarse dentina; a partir de este punto son los cementoblastos del tejido periodontal los encargados de formar cemento. Así pues la pulpa termina y comienza el periodonto en la unión cemento-dentinaria (UCD), que es una línea circular que separa los tejidos pulpar y periodontal formando un límite anatómico y biológico. La mayoría de los forámenes salen hacia distal aunque pueden hacerlo por cualquiera de los 360 grados de la circunferencia apical. La UCD es muy difícil de reconocer, a veces hasta en las preparaciones histológicas, y frecuentemente coincide con la constricción apical⁸⁸.

El ápice ideal es la terminación radicular rectilínea, en forma de semicírculo, en la que el cemento rodea a toda la dentina, con un conducto único, completamente paralelo al eje de la raíz, que se estrecha gradualmente hasta formar el agujero que comunica con el periodonto. Este agujero se denomina foramen. Sin embargo, este tipo de ápice es el menos frecuente, casi inexistente en la práctica. Partiendo de este concepto, los distintos tipos apicales se dividen en:

- **Ápice recto:** que sigue la dirección del eje mayor del diente
- **Ápice curvo:** que sigue la curvatura gradual de la raíz
- **Ápice incurvado:** en forma de S itálica.

El ápice es la zona donde el conducto presenta un mayor número de ramificaciones y, en ocasiones, se forma un delta apical. Básicamente pueden diferenciarse dos tipos de deltas apicales⁸⁹:

- **De arborización con desaparición del conducto:** El conducto principal, al llegar al ápice radicular, desaparece prácticamente, transformándose en una

⁸⁶Rodríguez Ponce A. 2003. Endodoncia: consideraciones actuales. Editorial Amolca.

⁸⁷Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

⁸⁸Rodríguez Ponce A. 2003. Endodoncia: consideraciones actuales. Editorial Amolca.

⁸⁹Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

parte de colaterales terminales en donde no se puede distinguir el conducto principal.

- **De arborización sin desaparición del conducto:** Aparece una trama arborizada al llegar a la porción apical pero el conducto principal no desaparece sino que continúa diferenciado, y esta arborización se crea a partir del mismo.

El foramen es la terminación del conducto principal, las foraminas son los diferentes orificios que se encuentran alrededor del foramen y que permiten la desembocadura de los diversos conductillos que forman el delta apical⁹⁰.

⁹⁰Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

4 Morfología de las raíces y de los conductos radiculares en segundos premolares permanentes mandibulares.

4.1. Humanos modernos

El segundo premolar permanente mandibular presenta, en general, un menor grado de complicación radicular que el primer premolar^{91,92}.

El segundo premolar inferior ha sido descrito en numerosos estudios como un diente unirradicular con un conducto radicular único^{93,94,95,96,97,98,99}, aunque otros estudios han sugerido que la morfología de la raíz y de los conductos radiculares de los segundos premolares inferiores puede ser, en algunas ocasiones, compleja y

⁹¹Soares IJ, Goldberg F. 2002. Endodoncia: técnicas y fundamentos. Ed Panamericana.

⁹²Cohen S, Burns RC. 2002. Pathways of the pulp. Mosby, St Louis.

⁹³Black G. 1902. Descriptive anatomy of the teeth. 4th ed. Philadelphia: SS White Dental Manufacturing Company.

⁹⁴Fuller J, Denehy G. 1984. Concise dental anatomy and morphology. 2nd ed. Chicago: Year Book Medical Publishers, Inc.

⁹⁵Jordan R, Abrams L, Kraus B. 1992. Kraus dental anatomy and occlusion. 2nd ed. St Louis: Mosby Year Book, Inc.

⁹⁶Ingle J, Bakland L. 2002. Endodontics. 5th ed. Hamilton: BC Decker.

⁹⁷Woelfel J, Scheid R. 2002. Dental anatomy: its relevance to dentistry. Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.

⁹⁸Ash M, Nelson S. 2003. Wheelers dental anatomy, physiology and occlusion. 8th ed. Philadelphia: Saunders.

⁹⁹Brown P, Herbranson E. 2005. Dental anatomy & 3D tooth atlas version 3.0. 2nd ed. Chicago: Quintessence.

muy variable^{100,101 102,103,104}. La forma elíptica de la sección transversal de su raíz normalmente presenta surcos de desarrollo o depresiones en las superficies mesial y distal.

En la literatura científica destaca el trabajo de revisión bibliográfica de Cleghorn et al.(2007) sobre la morfología de las raíces y los conductos radiculares de los segundos premolares permanentes mandibulares. Los resultados más interesantes de su trabajo se resumen en las tablas 4.1 y 4.2. La presencia de más de una raíz, más de un conducto radicular y más de un foramen apical es menos frecuente en el segundo premolar inferior que en el primero. La mayor parte de los segundos premolares inferiores (99,6 %) presentan una raíz única. La frecuencia porcentual de dos o más raíces en este diente es de aproximadamente de un 0,4 %. La mayoría de los segundos premolares inferiores poseen un único conducto radicular. Solo un 9 % poseen dos o más conductos. En nueve de cada diez casos, los segundos premolares inferiores presentan un único foramen apical, mientras que en un 8,2 % de los casos existen dos o más foraminas¹⁰⁵. Aunque se han realizado pocos estudios al respecto, se ha observado que la incidencia de uno o varios conductos en los segundos premolares inferiores podría estar relacionada con el género, con una mayor prevalencia de dos o más conductos en hombres^{106,107}.

¹⁰⁰Taylor R. 1978. Variations in morphology of teeth. Springfield, IL: Charles C. Thomas Pub.

¹⁰¹Walton R, Torabinejad M. 1996. Principles and practice of endodontics. 2nd ed. Philadelphia: WB Saunders Co.

¹⁰²Ash M, Nelson S. 2003. Wheelers dental anatomy, physiology and occlusion. 8th ed. Philadelphia: Saunders.

¹⁰³Brown P, Herbranson E. 2005. Dental anatomy & 3D tooth atlas version 3.0. 2nd ed. Chicago: Quintessence.

¹⁰⁴Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2006. Root and root canal morphology of the human permanent maxillary first molar: a literature review. J Endod 32: 813-21.

¹⁰⁵Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2007a. The root and root canal morphology of the human mandibular second premolar: a literature review. J Endod 33: 1031-7.

¹⁰⁶Serman NJ, Hasselgren G. 1992. The radiographic incidence of multiple roots and canals in human mandibular premolars. Int Endod J 25: 234-7.

¹⁰⁷Sert S, Bayirli GS. 2004. Evaluation of the root canal configurations of the mandibular and maxillary permanent teeth by gender in the Turkish population. J Endod 30: 391-8.

¹⁰⁸Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2007a. The root and root canal morphology of the human mandibular second premolar: a literature review. J Endod 33: 1031-7.

¹⁰⁹Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2007a. The root and root canal morphology of the human mandibular second premolar: a literature review. J Endod 33: 1031-7.

Tabla 4.1: *Número de raíces en el segundo premolar inferior (Resumen de la tabla de Cleghorn et al., (2007a)¹⁰⁸).*

| Referencia (Orden cronológico) | Número de Dientes Estudiados (País) | 1 Raíz | 2 Raíces | 3 Raíces |
|-----------------------------------|---|---------|----------|----------|
| Barrett (1925) | 32 (USA) | 100 % | | |
| Visser (1948) | 2,089 (Alemania) | 99.85 % | 0.05 % | 0.1 % |
| Zillich and Dowson (1973) | 906 (USA) | 96.6 % | | 0.4 % |
| Vertucci (1978) | 400 (USA) | 100 % | | |
| Geider et al. (1989) | 328 (Francia) | 97.6 % | 0.4 % | |
| Caliskan et al. (1995) | 100 (Turquía) | 100 % | | |
| Zaatar et al. (1997) | 64 (Kuwait) | 95.6 % | 4.7 % | |
| Sert and Bayirti (2004) | 100 (Turquía) | 100 % | | |

Tabla 4.2: *Número de conductos de los segundos premolares permanentes mandibulares (Resumen de la tabla de Cleghorn et al. (2007a)¹⁰⁹).*

| Referencia | Número de dientes estudiados (País) | 1 Conducto | 2 o más conductos | 1 conducto en el ápice | 2 o más con- ductos en el ápice |
|----------------------------------|--|------------|----------------------|---------------------------|---------------------------------------|
| Barrett (1925) | 32 (USA) | 65.6 % | 34.4 % | | |
| Pineda and Kuttler (1972) | 250 (Méjico) | 98.8 % | 1.2 % | 98.8 % | 1.2 % |
| Zillich and Dowson (1973) | 906 (USA) | 87.5 % | 12.5 % | 88.4 % | 11.6 % |
| Green (1973) | 50 (USA) | 92 % | 8 % | 96 % | 4 % |
| Vertucci (1978) | 400 (USA) | 97.5 % | 2.5 % | 97.5 % | 2.5 % |
| Miyoshi et al. (1977) | 653 (Japón) | 97.9 % | 2.1 % | | |
| Geider et al. (1989) | 328 (Francia) | 86.6 % | 13.4 % | | |
| aliskan et al. (1995) | 100 (Turquía) | 93.6 % | 6.4 % | 93.6 % | 6.4 % |
| Zaalar et al. (1997) | 64 (Kuwait) | 95.3 % | 4.7 % | 95.3 % | 4.7 % |
| Sert and Bayirli (2004) | 200 (Turquía) | 71 % | 29 % | 81.5 % | 18.5 % |
| Hasheminia and Hashemi (2005) | 80 (Irán) | 88.8 % | 11.2 % | 97.5 % | 2.5 % |

4.2. Tendencias evolutivas

Se ha observado que la variación en el número de raíces en los premolares puede ser un reflejo de un polimorfismo genético ligado a diferencias filogenéticas en homínidos del Plio-Pleistoceno^{110,111}. En un estudio realizado por Wood y colabora-

¹¹⁰Abbott SA. 1984. A comparative study of tooth root morphology in the great apes, modern man and early hominids. Ph.D. dissertation. University of London.

¹¹¹Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. J Anat 156: 107-139.

dores en 1988¹¹² sobre la morfología radicular de la dentición postcanina, utilizando radiografías y observación directa se observó que la morfología radicular primitiva de los segundos premolares inferiores del clado homínido/grandes simios es 2R: M y D (raíces mesial y distal con dos conductos radiculares bien diferenciados, uno en cada raíz). Esta morfología radicular primitiva presenta al menos dos tendencias evolutivas posibles. Una de las tendencias daría lugar a la reducción radicular (ej. P4 = 1R), aparentemente, esta tendencia implicaría el desplazamiento progresivo de la furca con una reducción del tamaño de la raíz y el paso de raíces aplanadas mesiodistalmente a raíces más redondeadas para finalizar en una única raíz (Figura 4.1). La segunda tendencia observada en el trabajo de Wood et al. (1988) daría lugar a una complejidad radicular o molarización, en su expresión más desarrollada, los segundos premolares inferiores estarían soportados por dos raíces, mesial y distal similares a las de los molares mandibulares (ej. P4 = 2R: M y D con un único conducto radicular aplanado mesiodistalmente en cada una de las raíces). La forma extrema de esta última tendencia será la molarización de las raíces de los premolares observada en *Paranthropus boisei*. A pesar de las importantes variaciones taxonómicas observadas en la morfología de los segundos premolares inferiores, se ha observado una pequeña variación de tamaño, exceptuando el sistema radicular distal en *Paranthropus boisei*, significativamente más robusto.

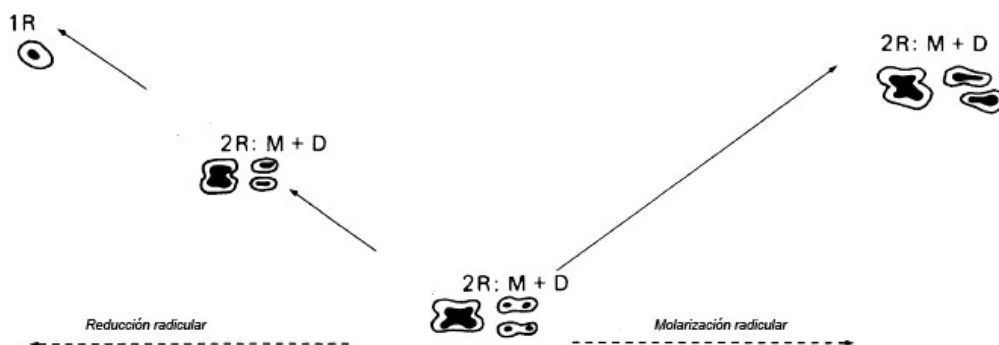


Figura 4.1: Tendencias evolutivas propuestas en la morfología de los premolares en homínidos fósiles (Imagen tomada de Wood et al., 1998¹¹³).

¹¹²Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. J Anat 156: 107-139.

¹¹³Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. J Anat 156: 107-139.

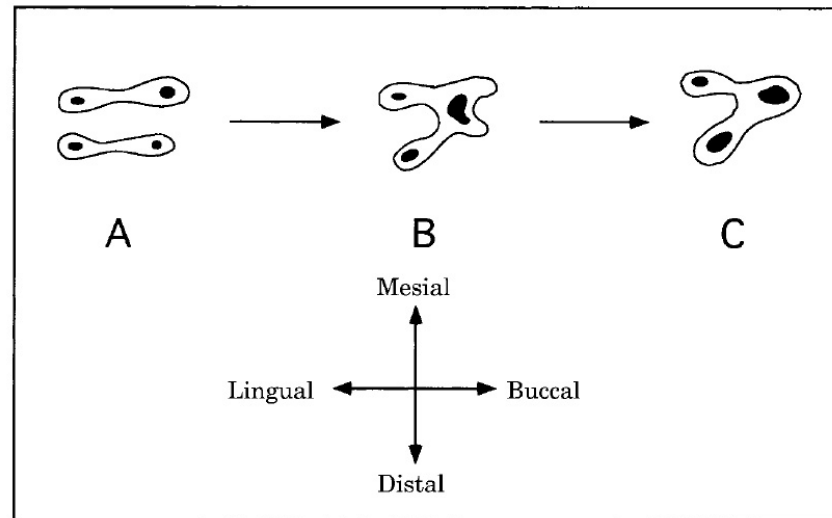


Figura 4.2: Secuencia de transformación hipotética de la morfología radicular del premolar mandibular 2R: M+D (A) a la morfología derivada observada en *H. antecessor* (Gran Dolina TD6) (C). (Imagen tomada de Bermúdez de Castro et al., 1999¹¹⁶).

En un estudio descriptivo y comparativo realizado por Bermúdez de Castro y colaboradores en 1999¹¹⁴ sobre los restos dentales humanos encontrados en el nivel TD6 de la Gran Dolina hasta esa fecha se observó una morfología radicular característica, no identificada anteriormente en el estudio de Wood y colaboradores (1988)¹¹⁵, en el segundo premolar inferior de *H. antecessor* (Gran Dolina-TD6). La nueva morfología identificada se caracterizaba por una raíz disto-lingual (DL) y otra raíz mesio-bucal (MB). Se considera que esta morfología podría derivar de la hipotética morfología primitiva (2R: M+D) descrita por Wood et al.(1988), en el estudio de Bermúdez de Castro et al. (1988) se comenta la posible transición de esta morfología a la forma derivada de raíz única (1R) mediante la desaparición del proceso interradicular y la fusión de los conductos radiculares. La morfología radicular observada en los segundos premolares del nivel TD6 de la Gran Dolina podría reflejar una condición derivada única de esta especie (Figura 4.2).

¹¹⁴Bermúdez de Castro JM, Rosas A, Nicolás ME. 1999. Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37: 523-566.

¹¹⁵Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. *J Anat* 156: 107-139.

¹¹⁶Bermúdez de Castro JM, Rosas A, Nicolás ME. 1999. Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37: 523-566.

5 Evolución humana en Europa



El fósil humano más antiguo hallado hasta la fecha en Europa es la mandíbula ATE9-1, procedente del nivel TE9 del yacimiento de la Sima de Elefante (Sierra de Atapuerca, Burgos) y asignada a *Homo sp.*¹¹⁷. Su antigüedad se cifra en torno a 1,2

¹¹⁷Bermúdez de castro JM, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from

millones de años¹¹⁸. Es muy probable que la primera ocupación humana de Europa sea anterior a esa fecha y alcance una antigüedad superior a 1,5 millones de años. Las evidencias halladas hasta el momento en ciertos yacimientos europeos son escasas y, salvo en lugares como Fuente Nueva 3 y Barranco León (cuenca de Guadix-Baza, Granada) o Kozarnika (Bulgaria) las dataciones son problemáticas¹¹⁹.

La especie europea más antigua reconocida es *Homo antecessor*¹²⁰. Esta especie ha sido descrita a partir de un conjunto de más de cien restos fósiles hallados en el nivel TD6 de la Gran Dolina y con una antigüedad propuesta de 900.000-950.000 años¹²¹. En 2003 se planteó una posible discontinuidad entre los homínidos europeos del Pleistoceno inferior y del Pleistoceno medio, con un reemplazo de los homínidos que habitaban Europa por parte de otros homínidos llegados de África¹²². Sin embargo, los nuevos datos referentes a la morfología dental^{123,124,125} sugieren algún tipo de relación entre *H. antecessor* y los homínidos del Pleistoceno medio (*H. heidelbergensis*

Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

¹¹⁸Carbonell 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, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.

¹¹⁹Martinón-Torres M, Dennell R, Bermúdez de Castro JM. 2011a. The Denisova hominin need not to be an out of Africa story. *J Hum Evol* 60: 251-255.

¹²⁰Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martínez I, Mosquera M. 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276: 1392-1395.

¹²¹Berger GW, Pérez-González A, Carbonell E, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Ku TL. 2008. Luminiscence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *J Hum Evol* 55: 300-311.

¹²²Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Sarmiento S, Lozano M. 2003. Gran Dolina-TD6 versus Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of discontinuity in the European Pleistocene populations? *J Archaeol Sci* 30: 1421-1428.

¹²³Martinón-Torres M. 2006. Evolución del aparato dental en homínidos: estudio de los dientes humanos del Pleistoceno de Sierra de Atapuerca, Burgos. Tesis doctoral. Universidad of Santiago de Compostela.

¹²⁴Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez A, Bastir M, Sarmiento S, Muela A, Arsuaga JL. 2007. Gran Dolina-TD6 and Sima de los Huesos dental samples: preliminary approach to some dental traits of interest for phylogenetic studies. En: BAILEY S, HUBLIN JJ (Eds), *Dental perspectives on Human Evolution*. Springer-Verlag, Berlin.

¹²⁵Gómez-Robles A, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Margvelashvili A, Bastir M, Arsuaga JL, Pérez-Pérez A, Estebanaranz F, Martínez LM. 2007. A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape *J Hum Evol* 55: 627-638.

), que forman el linaje de los neandertales. En la actualidad, esas relaciones están siendo objeto de investigación.

Los restos más antiguos de *H. heidelbergensis*¹²⁶ encontrados en Europa tienen una antigüedad de 530.000 años. Hay numerosos yacimientos y restos fósiles que certifican una importante población en Europa durante el Pleistoceno medio (780.000-120.000 años). Se considera que estas poblaciones dieron lugar en Europa a la especie *H. neanderthalensis*¹²⁷, que a su vez fue reemplazada por *H. sapiens*¹²⁸ hace entre 40.000 y 28.000 años B.P. La aparición del *H. neanderthalensis* se remonta hasta hace 280.000 años. Se expandieron por Europa (con excepción de Escandinavia), Oriente próximo y el oeste de Asia.

Está bastante aceptado en paleoantropología que el *H. sapiens* se originó en África^{129,130,131,132}. Es muy importante situar cronológica y geográficamente al ancestro común de *H. sapiens* y *H. neanderthalensis* que marca la separación de los dos linajes¹³³. La divergencia entre *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* se ha situado entre 317-741.000 años, utilizando relojes moleculares^{134,135} y entre 311-435.000 años utilizando relojes morfológicos¹³⁶.

Varias especies han sido propuestas como ancestros comunes de estas dos especies. Se propuso a *H. antecessor* como último ancestro común¹³⁷, esta afirmación se basó en

¹²⁶Schoetensack O. 1908. Der Unterkiefer des Homo heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Leipzig: Wilhelm Engelmann.

¹²⁷King W. 1864. The reputed fossil man of the Neanderthal. Quart J Sci 1: 88-97.

¹²⁸Linnaeus C. 1758. Tomus I. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Holmiae. (Laurentii Salvii) 1-4: 1-824.

¹²⁹Rightmire GP. 1995. Geography, time and speciation in Pleistocene Homo. S Afr J Sci. 450-454.

¹³⁰Tattersall I. 1997. Out of Africa again and again? Sci Amer. 276: 60-67.

¹³¹Klein R. 1999. The human career. Human Biological and Cultural Origins. 2nd Ed. University of Chicago Press, Chicago.

¹³²Stringer CB. 2003. Out of Ethiopia. Nature. 423: 692-694.

¹³³Stringer CB, Hublin JJ. 1999. New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution. J Hum Evol. 37: 873-877.

¹³⁴Krings M, Stone A, Schmitz RW, Krainitzki H, Stoneking M, Pääbo S. 1997. Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. Cell 90: 19-30.

¹³⁵Krings M, Geisert H, Schmitz RW, Krainitzki H, Pääbo S. 1999. DNA sequence of the mitochondrial hypervariable region II from the neandertal type specimen. Proc Natl Acad Sci USA 96: 5581-5585.

¹³⁶Weaver TD, Roseman CC, Stringer CB. 2007. Were Neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? J Hum Evol 53: 135-145.

¹³⁷Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martínez I, Mosquera M. 1997.

tres posibles sinapomorfías (rasgo derivado compartido en un grupo de especies): un borde superior de la escama del hueso temporal convexo y alto, una morfología facial moderna y un canal incisivo vertical situado anteriormente¹³⁸. Sin embargo, análisis recientes^{139,140}) hacen reconsiderar la posición filogenética del *H. antecessor*. Se ha aceptado tradicionalmente que *H. heidelbergensis* es la especie ancestral a *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*^{141,142}. Se incluye en esta opción a los fósiles africanos del Pleistoceno Medio dentro de esta especie¹⁴³ a pesar de las diferencias morfológicas de los fósiles europeos y africanos de este periodo. Recientemente, se han propuesto teorías sobre la hibridación de neandertales con poblaciones de *H. sapiens* llegadas a Europa^{144, 145,146,147}, aunque el impacto en el código genético del *H. sapiens* de esta hibridación esté aún por determinar^{148,149}.

A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276: 1392-1395.

¹³⁸Arsuaga JL, Martínez I, Lorenzo C, Gracia A, Muñoz A, Alonso O, Gallego J. 1999. The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J Hum Evol* 37: 431-457.

¹³⁹Martinón-Torres M. 2006. Evolución del aparato dental en homínidos: estudio de los dientes humanos del Pleistoceno de Sierra de Atapuerca, Burgos. Tesis doctoral. Universidad of Santiago de Compostela.

¹⁴⁰Gómez-Robles A, Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Margvelashvili A, Bastir M, Arsuaga JL, Pérez-Pérez A, Estebanaranz F, Martínez LM. 2007. A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape *J Hum Evol* 55: 627-638.

¹⁴¹Rightmire GP. 1998. Human evolution in the Middle Pleistocene: the role of *Homo heidelbergensis*. *Evol Anthropol* 6: 218-227.

¹⁴²Stringer CB. 2002. Modern human origins: progress and prospects. *Philos Trans R Soc B*. 357: 563-579.

¹⁴³Woodward AS. 1921. A new cave man from Rhodesia, South Africa. *Nature* 108: 371-372.

¹⁴⁴Duarte C, Mauricio J, Pettitt PB, Souto P, Trinkaus E, Van der Plicht H, Zilhó J. 1999. The early upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. *Proc Natl Acad Sci USA* 96: 7604-7609.

¹⁴⁵Trinkaus E, Zilhó J. 2002. Phylogenetic implications of Lagar Velho 1. En: Zilhó J, Trinkaus E (eds), *Portrait of the artist as a child: the Gravettian human skeleton from the abrigo do Lagar Velho and its archaeological context*. Instituto Portugus de Arqueologia, Lisbon, *Trabalhos de Arqueologia* 22: 497-518.

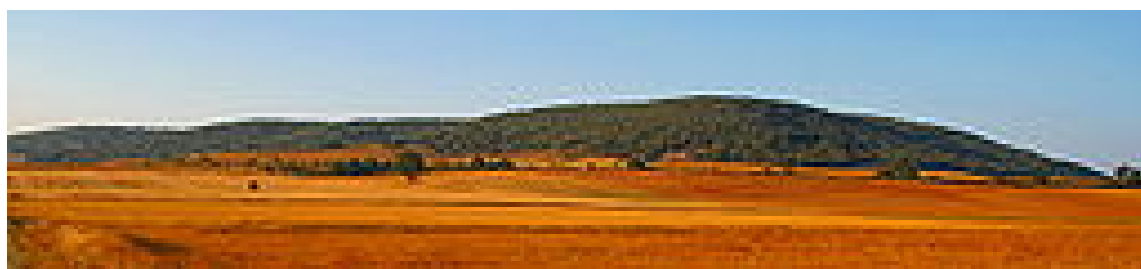
¹⁴⁶Trinkaus E, Milota S, Rodrigo R, Gherase M, Moldovan O. 2003. Early modern human cranial remains from the Pesterica cu Oase, Romania. *J Hum Evol* 45: 245-253.

¹⁴⁷Harvati K, Gunz P, Grigorescu D. 2007. Cioclovina (Romania): affinities of an early modern European. *J Hum Evol* 53: 732-746.

¹⁴⁸Holliday TW. 2003. Species concepts, reticulation, and human evolution. *Curr Anthropol* 44: 653-673.

¹⁴⁹Holliday TW. 2006. Neanderthals and modern humans: an example of mammalian syngameon? En: Harvati K, Harrison T (eds), *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives*. Springer, New York.

6 La Sierra de Atapuerca: Historia.



A 14 kilómetros al este de la ciudad de Burgos y a 1079 metros sobre el nivel del mar, se encuentra la Sierra de Atapuerca.

Al noroeste de la sierra se encuentra la cordillera Cantábrica y al sudeste, la Sierra de la Demanda. La geomorfología (forma de la superficie terrestre) de la Sierra de Atapuerca ha estado condicionada por los ríos Arlanzón, Pico y Vena y su posición es estratégica (Figura 6.1). En el extremo occidental del corredor de la Bureba, la Sierra de Atapuerca constituye un paso natural que conecta las cuencas del río Duero y Ebro. Todos los factores mencionados anteriormente han ayudado a que se haya mantenido una gran biodiversidad y a que esta sierra haya sido siempre un punto de paso y de encuentros^{150,151}.

¹⁵⁰Cervera J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2001. Atapuerca. Un millón de años de historia. Plot ediciones. Editorial Complutense, Madrid.

¹⁵¹Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E (eds). 2006. Atapuerca patrimonio de la humanidad. 30 años de excavaciones y descubrimientos. Junta de Castilla y León, Valladolid.

¹⁵²Bischoff JL, Williams RW, Rosenbauer RJ, Aramburu A, Arsuaga JL, García N, Cuenca-Bescós G. 2007. High resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 yrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *J Archaeol Sci* 34: 763-770.

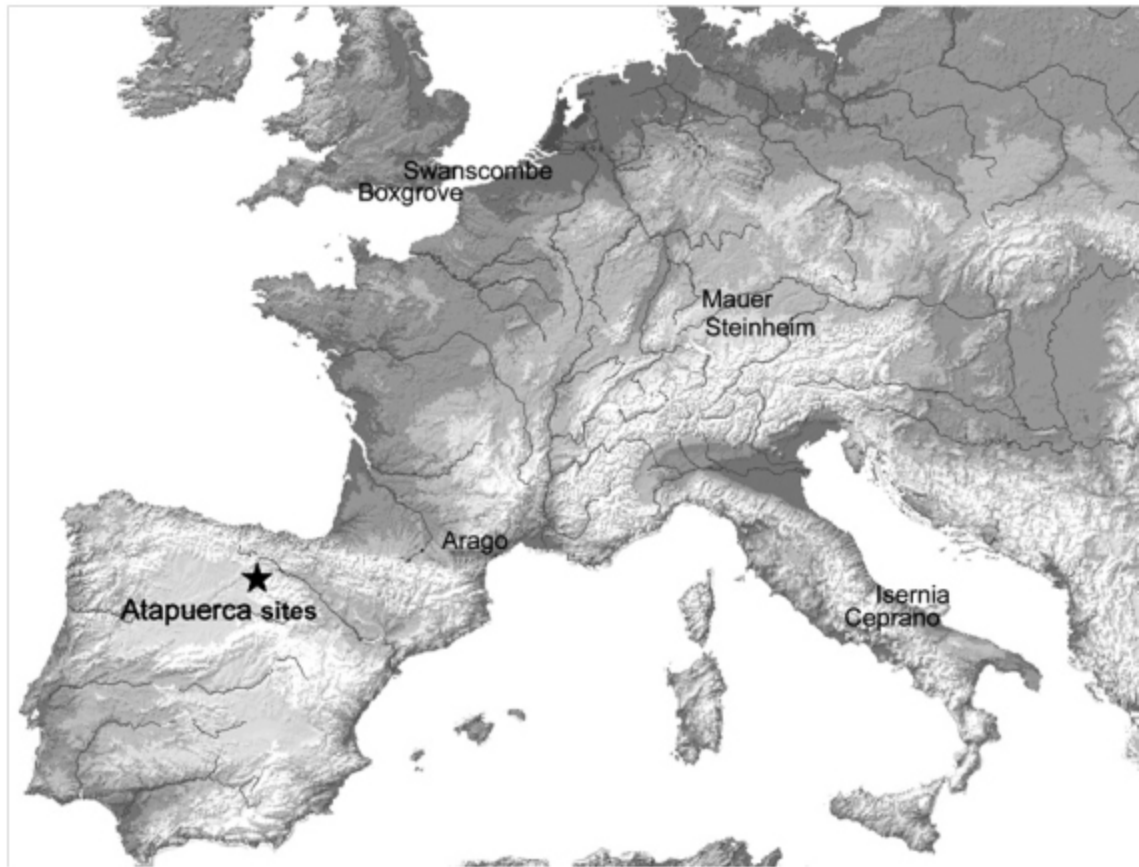


Figura 6.1: Localización de la Sierra de Atapuerca (Imagen tomada de Bischoff et al., 2007¹⁵²).

6.0.1. Historia

Los yacimientos de la Sierra de Atapuerca, como pasa con muchos yacimientos prehistóricos, fueron descubiertos por azar. A finales del siglo XIX, en plena revolución industrial, una compañía inglesa "The Sierra Company Limited", decidió crear un ferrocarril de vía estrecha entre las localidades de Monterrubbio de la Demanda y Villafría. El objetivo de la creación de esta línea era el transporte de carbón y hierro desde la sierra hasta la línea de ferrocarril Burgos-Bilbao. Desde allí, estos minerales serían transportados a las siderurgias vascas.

En 1910 la línea de ferrocarril dejó de funcionar, pero sus obras ya habían dejado al descubierto los yacimientos al trazar una trinchera en la caliza cretácica del suroeste de la sierra (Figura 6.2). A partir de esta fecha, hubo estudios intermitentes de sus



Figura 6.2: *Fotografía de la Trinchera del Ferrocarril.*

yacimientos. Cabe destacar en estos años la labor del grupo espeleológico Edelweiss, que catalogó y cartografió las cuevas de la región y luchó para la protección de los yacimientos y la declaración del conjunto como Monumento Histórico - Artístico¹⁵³.

En el año 1976, el ingeniero de minas Trinidad Torres y varios miembros del grupo de espeleología de Edelweiss encontraron los primeros restos humanos fósiles en la Sierra de Atapuerca. Fue un hecho casual, aunque motivado por la búsqueda sistemática de fósiles del género *Ursus* para la tesis doctoral de Don Trinidad Torres. En 1978, un equipo multidisciplinar encabezado por Emiliano Aguirre (director de la tesis de Trinidad Torres), inició las excavaciones sistemáticas de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca¹⁵⁴. En la actualidad la co-dirección de las excavaciones e

¹⁵³Cervera J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2001. Atapuerca. Un millón de años de historia. Plot ediciones. Editorial Complutense, Madrid.

¹⁵⁴Cervera J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2001. Atapuerca. Un millón de años de historia. Plot ediciones. Editorial Complutense, Madrid.

investigaciones corresponden (p.o.a.) a los doctores Juan Luis Arsuaga, José María Bermúdez de Castro y Eudald Carbonell.

6.0.2. Yacimientos

Diversos yacimientos arqueopaleontológicos han sido descubiertos en la Sierra de Atapuerca (Figura 6.3). Estos yacimientos pueden dividirse en dos grupos: los yacimientos relacionados con el karst (paisaje de relieve accidentado, con grietas y crestas agudas, originado por la erosión química en terrenos calcáreos) y los yacimientos al aire libre. Nos centraremos en los yacimientos relacionados con el karst, que están localizados en la Trincheras del Ferrocarril y Cueva Mayor.

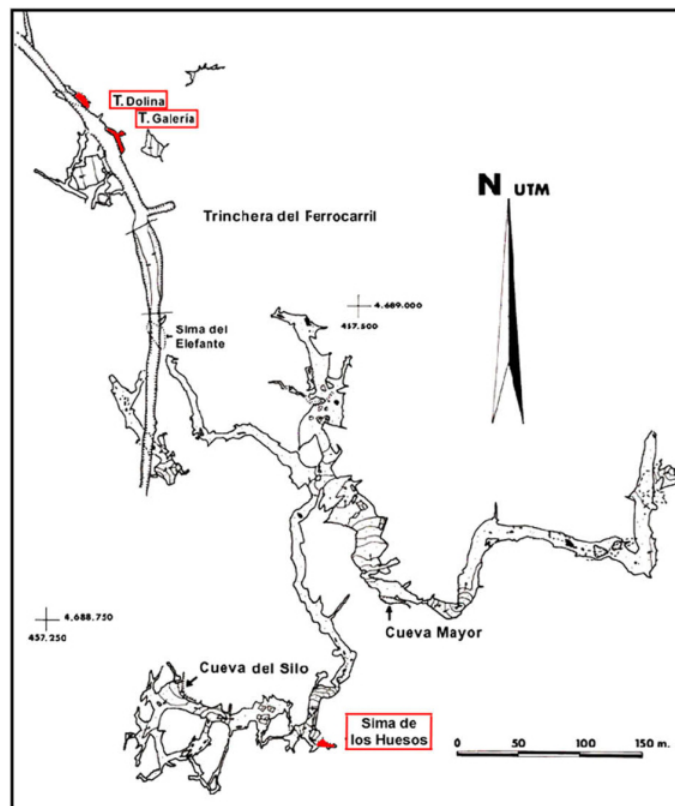


Figura 6.3: Plano del sistema de cuevas de la Sierra de Atapuerca, realizado por el grupo Edelweiss, (Imagen tomada de García et al., 2009).

7 Yacimiento de la Sima del Elefante.



Figura 7.1: *Fotografía del yacimiento de la Sima del Elefante.*

El yacimiento de la Sima del Elefante (Figura 7.1) es una cueva de 18 metros de

altura y 15 de anchura¹⁵⁵ formada por una secuencia de 16 unidades litoestratigráficas o cuerpos rocosos definidos y reconocidos en base a sus características litológicas o a la combinación de sus propiedades litológicas y sus relaciones estratigráficas (Figura 7.2).

En la campaña de excavaciones del 2007 se recuperó un fragmento de mandíbula humana en el nivel ATE9 (Figura 7.3) que representa el resto humano más antiguo encontrado en Europa hasta el momento, con una datación de Pleistoceno inferior, realizada mediante la técnica de núclidos cosmogénicos, de entre 1,1-1,2 millones de años. Aunque este fósil fue asignado de manera provisional a *H. antecessor*¹⁵⁷, un estudio posterior ha considerado más prudente su indeterminación taxonómica y de momento nos referiremos a este fósil como de *Homo sp.*¹⁵⁸. En el mismo nivel se hallaron herramientas de piedra de modo 1 u olduvaiense, este tipo de herramientas son muy sencillas, sin configuración precisa, carentes de predeterminación y estandarización en su forma, fabricadas según las necesidades y abandonadas después de su uso. Su denominación se debe al yacimiento de Olduvai, en Tanzania, donde fueron descritas por primera vez¹⁵⁹. En el yacimiento también se hallaron restos faunísticos consumidos por humanos¹⁶⁰. En las siguientes campañas de excavación se recupe-

¹⁵⁵Rosas A, Pérez-González A, Carbonell E, Van der Made J, Sánchez A, Laplana C, Cuenca-Bescós G, Parés JM, Huguet R. 2001. Le gisement pléistocène de la Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Espagne). *LAnthropologie* 105: 301-312.

¹⁵⁶Carbonell 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, Martín-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.

¹⁵⁷Carbonell 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, Martín-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.

¹⁵⁸Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

¹⁵⁹Leakey MD. 1971. Olduvai Gorge: Excavations in beds I & II 1960-1963. Cambridge University Press, Cambridge.

¹⁶⁰Carbonell 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, Martín-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008.

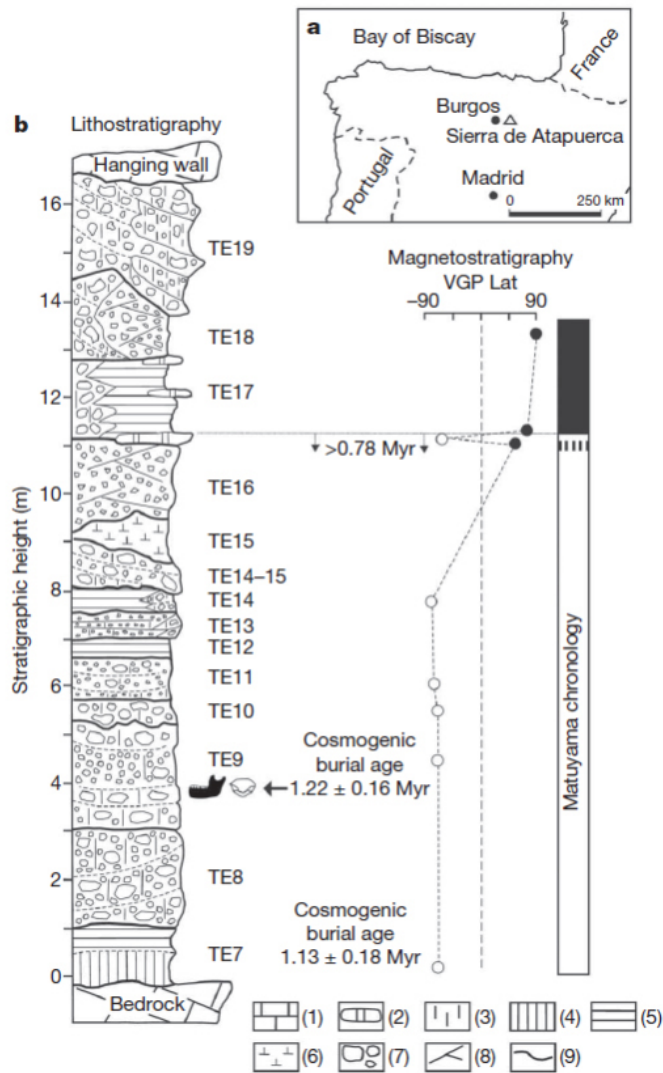


Figura 7.2: Localización geográfica y contexto geológico del yacimiento de la Sima del Elefante. A) Localización geográfica de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. B) Resumen de la litoestratigrafía y cronología del yacimiento de la Sima del Elefante. La columna de la izquierda muestra las diferentes unidades estratigráficas visibles en la sección centro-norte, etiquetada como TE. Símbolos: 1. Caliza mesozoica. 2. Espeleotema. 3. Arcilla. 4. Guano de murciélago. 5. Arcillas y limos arenosos laminados. 6. Margas. 7. Rocas. 8. Laminación cruzada. 9. Discontinuidad estratigráfica principal. VPG lat: latitud del polo geomagnético (Imagen tomada de Carbonell et al., 2008¹⁵⁶).

raron dos nuevos restos humanos en este nivel, una falange de mano y un pequeño fragmento de húmero, tal vez del mismo individuo.

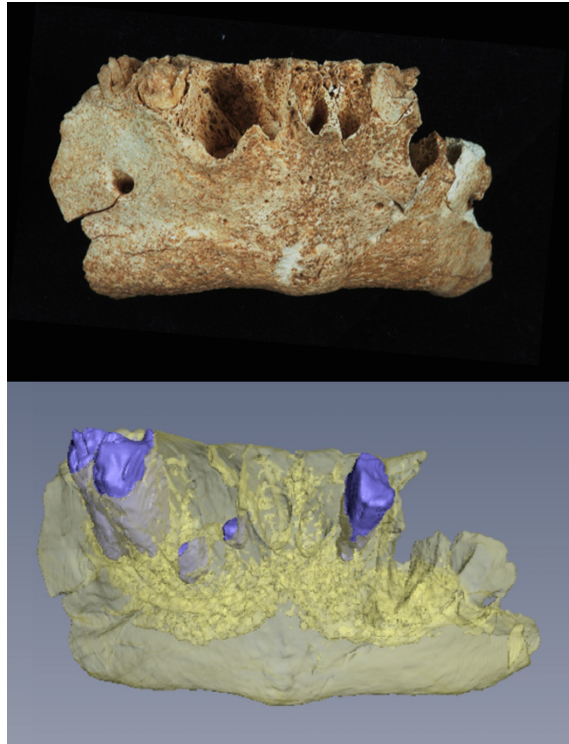


Figura 7.3: *Vista anterior de la mandibular ATE9-1 (arriba) y vista anterior de la reconstrucción virtual basada en las imágenes tomográficas de la mandibula ATE9-1 con los dientes in situ (abajo). El hueso mandibular se ha renderizado con textura semitransparente para mostrar la posición de los dientes (en azul).*

Mandíbula ATE9-1

El fragmento mandibular ATE9-1 (Figura 7.3), que representa el resto fósil humano más antiguo encontrado en Europa occidental, consiste en la región de la sínfisis y parte del cuerpo de la mandíbula desde la porción mesial del alveolo correspondiente al primer molar inferior derecho hasta la parte distal del alveolo del primer molar inferior izquierdo. Las dos ramas y los ángulos mandibulares están ausentes, presentando una superficie de fractura irregular en ambos lados post-mortem¹⁶¹.

¹⁶¹Martinón-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. 2011b. The Early Pleistocene

El análisis paleopatológico de la mandíbula reveló un elevado grado de desgaste por atricción asociado con una hipercementosis generalizada, exposición radicular generalizada y enfermedad periodontal moderada. También se observó la presencia de cálculo, dos lesiones líticas a nivel de los caninos inferiores y presencia de erupción compensatoria. La mayor parte de las lesiones observadas en la mandíbula ATE9-1 están relacionadas con la presencia de una oclusión traumática. También se observa en la cara distal del segundo premolar inferior izquierdo, a nivel de la unión amelo-cementaria, una faceta de desgaste anormal compatible con la marca dejada por la utilización de un palillo dental o un instrumento similar¹⁶².

El fragmento mandibular ATE9-1 no es suficiente como para realizar una asignación taxonómica, se debe esperar la aparición de nuevas evidencias fósiles en el yacimiento de la Sima del Elefante o en otros yacimientos contemporáneos para responder a esta pregunta. ATE9-1 muestra características que sugieren una desviación de la variabilidad observada en el yacimiento de Dmanisi (Georgia) y las mandíbulas del Pleistoceno Africano. Este hecho sugiere la aparición temprana de una identidad europea en las poblaciones de homínidos que se establecieron en nuestro continente¹⁶³

human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

¹⁶²Martinón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

¹⁶³Bermúdez de castro JM, Martinón-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

8 Yacimiento de la Gran Dolina: Nivel TD6.

El yacimiento de la Gran Dolina consta de un relleno sedimentario de 18 metros de espesor y ha sido dividido en 11 niveles (TD1-TD11)¹⁶⁴. TD1 y TD2 son los niveles más antiguos (situados en la base de la secuencia), formados por sedimentos que provienen del interior de la cueva. Los niveles superiores (TD3-TD11) fueron formados mayoritariamente por depósitos externos¹⁶⁵.

En 1993, con la intención de valorar la potencialidad del yacimiento, se realizó un sondeo arqueológico de 6m². Los resultados de este sondeo mostraron la existencia en el llamado Estrato Aurora del nivel TD6 de abundantes restos de homínidos fósiles y herramientas asociadas¹⁶⁶. En 1997 estos restos fueron asignados a la especie *Homo antecessor*¹⁶⁷. Las excavaciones de años sucesivos en la proximidad del sondeo de los años 1990 han demostrado que el Estrato Aurora puede subdividirse en varias capas sedimentarias, depositadas en momentos distintos. Es por ello que en la actualidad se habla del conjunto arqueostratigráfico Aurora¹⁶⁸. Los fósiles humanos se acumularon

¹⁶⁴Gil E, Aguirre E, Hoyos M. 1987. Contexto estratigráfico. En: Aguirre E, Carbonell E, Bermúdez de Castro JM (eds). El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca. Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Bienestar Social, Valladolid.

¹⁶⁵Parés JM, Pérez-González A. 1999. Magnetostratigraphy and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37: 325-342.

¹⁶⁶Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Díez JC, Rosas A, Cuenca-Bescós G, Sala R, Mosquera M, Rodríguez XP. 1995. Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca TD6 (Spain). *Science* 269: 826-830.

¹⁶⁷Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martínez I, Mosquera M. 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276: 1392-1395.

¹⁶⁸Bermúdez de Castro JM, Pérez-González A, Martínón-Torres M, Gómez-Robles A, Rossel J, Prado L, Sarmiento S, Carbonell E. 2008. A new early Pleistocene hominin mandible from

en momentos diferentes, muy probablemente en dos de las capas (Pep y Jordi) de este conjunto.

La antigüedad del nivel TD6 ha sido estudiada mediante varios métodos de datación. En primer lugar se utilizó el paleomagnetismo, que no proporciona datos cuantitativos, sino que infiere en los sedimentos los cambios sufridos en el campo magnético de la Tierra en el pasado. Esos cambios de polaridad quedan registrados en los minerales, como el hierro, susceptibles de magnetizarse durante su deposición y orientarse de acuerdo con el campo magnético del planeta en ese momento. El último cambio de polaridad en el campo magnético de la tierra de larga duración ha sido datado en 780.000 años. Este cambio se denomina Brunhes-Matuyamma y se ha localizado en varios muestreos en sedimentos del nivel TD7. Por lo tanto, el nivel TD6 tendría una edad inferior a 780.000 años^{169,170}(Figura 8.1).

Los métodos radiométricos utilizan los ritmos regulares de desintegración de los elementos radiactivos inestables, que son como relojes virtuales en el interior de las rocas. Estos métodos son cuantitativos y proporcionan cifras, con su correspondiente estimación de error. El método de la series de isótopos del uranio (US) y la resonancia del spin electrónico (ESR) dieron una edad de entre 780-857.000 años¹⁷¹ para los fósiles humanos del conjunto arqueostratigráfico Aurora. Berger et al.(2008)¹⁷² han usado en TD6 los métodos de luminiscencia y termoluminiscencia, estos métodos permiten obtener la edad de un objeto a través del cociente existente entre la dosis de radiación acumulada por el objeto y la dosis de radiación anual, así como la capacidad que tienen algunos minerales como el cuarzo y los feldespatos para emitir luz cuando son calentados. Berger et al. (2008) han obtenido un dato máximo de 960.000 años, y un edad más probable de entre 900.000 y 950.000 años, que corresponde, bien

Atapuerca-TD6, Spain. *J Hum Evol* 55: 729-735.

¹⁶⁹Parés JM, Pérez-González A. 1995. Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca Archaeological site, Spain. *Science* 269: 830-832.

¹⁷⁰Parés JM, Pérez-González A. 1999. Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37: 325-342.

¹⁷¹Falgueres C, Bahain J, Yokoyama Y, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Bischoff JL, Dolo JM. 1999. Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *J Hum Evol* 37: 343-352.

¹⁷²Berger GW, Pérez-González A, Carbonell E, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Ku TL. 2008. Luminiscence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *J Hum Evol* 55: 300-311.

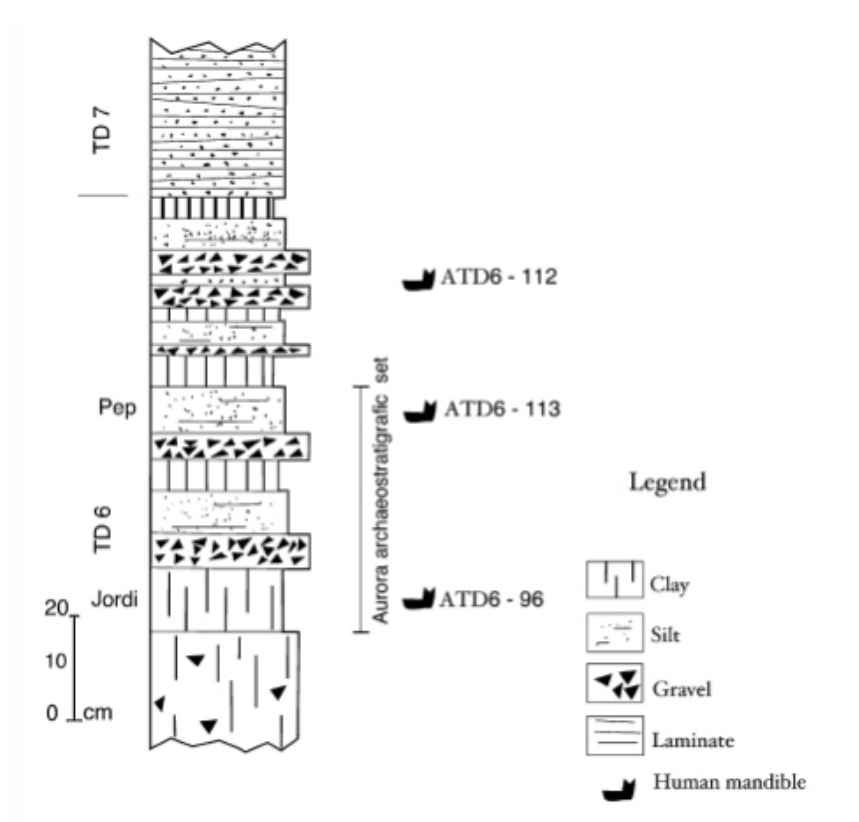


Figura 8.1: Secuencia superior de la unidad estratigráfica TD6 superior del yacimiento de la Gran Dolina. Esta secuencia corresponde al área media de la sección de la Gran Dolina (Imagen tomada de Bermúdez de Castro et al., 2008 .)

al estadio isotópico 23, bien al estadio 25, de condiciones cálidas y húmedas¹⁷³. En efecto, el registro paleoambiental sugiere que la parte superior del TD6 fue depositada en condiciones húmedas y templadas¹⁷⁴.

Estas dataciones sitúan al *H. antecessor* (Figura 8.2) junto con el *Homo sp.* de la Sima del Elefante en el Pleistoceno inferior de Europa.

Hasta el momento, los restos humanos encontrados en el estrato Aurora han sido

¹⁷³Berger GW, Pérez-González A, Carbonell E, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Ku TL. 2008. Luminiscence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *J Hum Evol* 55: 300-311.

¹⁷⁴Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Arsuaga JL [eds]. 1999. Gran Dolina site: TD6 Aurora Stratum (Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37.

¹⁷⁴Bermúdez de Castro JM, Pérez-González A, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Rossel J, Prado L, Sarmiento S, Carbonell E. 2008. A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *J Hum Evol* 55: 729-735.



Figura 8.2: Fotografía de la composición del frontal ATD6-15 y el maxilar ATD6-69, pertenecientes al chico de la Gran Dolina.

asignados a once individuos diferentes^{175,176}, correspondientes a ocho sub-adultos y tres adultos jóvenes. El número mínimo de individuos ha ido aumentando en cada campaña, a medida que se encuentran nuevos fósiles^{177,178}. Los restos humanos

¹⁷⁵Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Gómez A, Mateos A, Martín-Torres M, Muela A, Rodríguez J, Sarmiento S, Varela S. 2006. Paleodemografía del hipodigma de fósiles de homínidos del nivel TD6 de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos): estudio preliminar. *Estud Geol* 62: 145-154.

¹⁷⁶Bermúdez de Castro JM, Pérez-González A, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Rossel J, Prado L, Sarmiento S, Carbonell E. 2008. A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *J Hum Evol* 55: 729-735.

¹⁷⁷Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Allué E, Bastir M, Benito A, Cáceres I, Canals T, Díez JC, Van der Made J, Mosquera M, Ollé A, Pérez-González A, Rodríguez J, Rodríguez XP, Rosas A, Rosell J, Sala J, Vallverdú J, Vergés JM. 2005. An early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 5674-5678.

¹⁷⁸Bermúdez de Castro JM, Pérez-González A, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Rossel J, Prado L, Sarmiento S, Carbonell E. 2008. A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *J Hum Evol* 55: 729-735.

encontrados, presentan marcas de corte y una fragmentación que demuestran que fueron procesados por otros humanos para comer su carne y médula en un acto de canibalismo. La aparición de estos restos humanos, mezclados con los restos animales y las herramientas líticas, sugiere un canibalismo gastronómico en el que se excluye el consumo de carne humana por necesidad^{179,180} (Figura 8.3). Un estudio más reciente de la colección de restos humanos de TD6 sugiere una cultura de canibalismo asociada a la territorialidad biológica de la especie de homínidos¹⁸¹. Junto a los restos humanos, se han encontrado en el nivel TD6, herramientas líticas correspondientes al modo 1 u olduvaiense¹⁸².

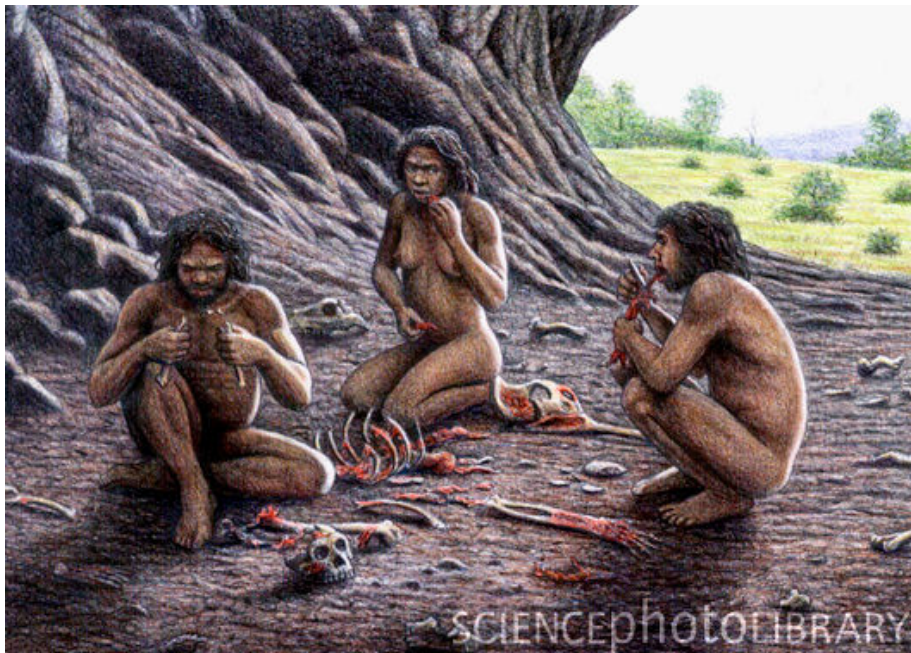


Figura 8.3: *Reconstrucción de un grupo de adultos de Homo antecessor comiendo los restos de otro miembro de su propia especie (Ilustración de Mauricio Antón).*

¹⁷⁹Fernández-Jalvo Y, Díez JC, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Arsuaga JL. 1996. Evidence of early cannibalism. *Science* 271: 277-278.

¹⁸⁰Fernández-Jalvo Y, Díez JC, Cáceres I, Rosell J. 1999. Human cannibalism in the early Pleistocene of Europe (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37: 591-622.

¹⁸¹Carbonell E, Cáceres I, Lozano M, Saladié P, Rosell J, Lorenzo C, Vallverdú J, Huguet R, Canals T, Bermúdez de Castro JM. 2010. Cultural cannibalism as a paleoeconomic system in the European Lower Pleistocene. *Curr Anthropol* 51: 539-549.

¹⁸²Carbonell E, García-Antón MD, Mallol C, Mosquera M, Ollé A, Rodríguez XP, Sahnouni M, Sala R, Vergs JM. 1999. The TD6 level lithic industry from Gran Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain): production and use. *J Hum Evol* 37: 653-693.

9 Yacimiento de la Sima de los Huesos



Figura 9.1: *Fotografía de la bajada a la Sima de los huesos (Fotografía realizada por Javier Trueba).*

El yacimiento de la Sima de los Huesos (Figura 9.1) está situado dentro del complejo kárstico Cueva Mayor - Cueva del Silo. El yacimiento es un pozo vertical de 13 metros que continúa con una rampa de unos 9 metros de longitud (rampa de la Sima de los Huesos) que termina en una sala ciega de 15 metros cuadrados (Cámara

de la Sima de los Huesos) y es la parte más rica del yacimiento¹⁸³(Figura 9.2).

Los restos de humanos y de osos (*Ursus deningeri*) de la Sima de los Huesos están situados en brechas que rellenan una superficie irregular cortada en las margas (rocas sedimentarias compuestas principalmente de caliza y arcilla) y arenas basales. Hay evidencias (falta de estratificación y abundancia de depósitos minerales depositados en la cueva tras su formación, denominados espeleotemas) que sugieren que la acumulación se produjo en una laguna subterránea. Posteriormente se produjo un colapso y la formación de una brecha fosilífera causados por la disolución de la roca madre subyacente. Los fósiles están encapsulados por coladas y lodos que contienen guano. Los restos humanos sufrieron una importante rotación post-deposicional¹⁸⁴.

Diversos métodos de datación relativa y absoluta han sido utilizados para determinar la cronología del yacimiento de la Sima de los Huesos. Las nuevas técnicas de datación y un mejor conocimiento de la estratigrafía de la Sima han hecho que la cronología estimada de este yacimiento pasara de una edad mínima de 320.000 años¹⁸⁵ a una edad mínima de 530.000 años¹⁸⁶.

Las últimas dataciones, realizadas en un espeleotema situado sobre los restos fósiles de humanos y osos (SRA-3), mediante series de uranio de alta resolución, han proporcionado valores entre 563- 668.000 años¹⁸⁸, con una estimación mínima de la edad del espeleotema de 530.000 años, correspondiente al Pleistoceno medio europeo. Este dato es compatible con los datos obtenidos del estudio de los micro y

¹⁸³Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Carretero JM, Lorenzo C, García N, Ortega AI. 1997a. Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *J Hum Evol* 33: 109-127.

¹⁸⁴Bischoff JL, Williams RW, Rosenbauer RJ, Aramburu A, Arsuaga JL, García N, Cuenca-Bescós G. 2007. High resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 yrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *J Archaeol Sci* 34: 763-770.

¹⁸⁵Bischoff JL, Fitzpatrick JA, León L, Arsuaga JL, Falgueres C, Bahain JJ, Bullen T. 1997. Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *J Hum Evol* 33: 129-154.

¹⁸⁶Bischoff JL, Williams RW, Rosenbauer RJ, Aramburu A, Arsuaga JL, García N, Cuenca-Bescós G. 2007. High resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 yrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *J Archaeol Sci* 34: 763-770.

¹⁸⁷Bischoff JL, Williams RW, Rosenbauer RJ, Aramburu A, Arsuaga JL, García N, Cuenca-Bescós G. 2007. High resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 yrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *J Archaeol Sci* 34: 763-770.

¹⁸⁸Bischoff JL, Williams RW, Rosenbauer RJ, Aramburu A, Arsuaga JL, García N, Cuenca-Bescós G. 2007. High resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 yrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *J Archaeol Sci* 34: 763-770.

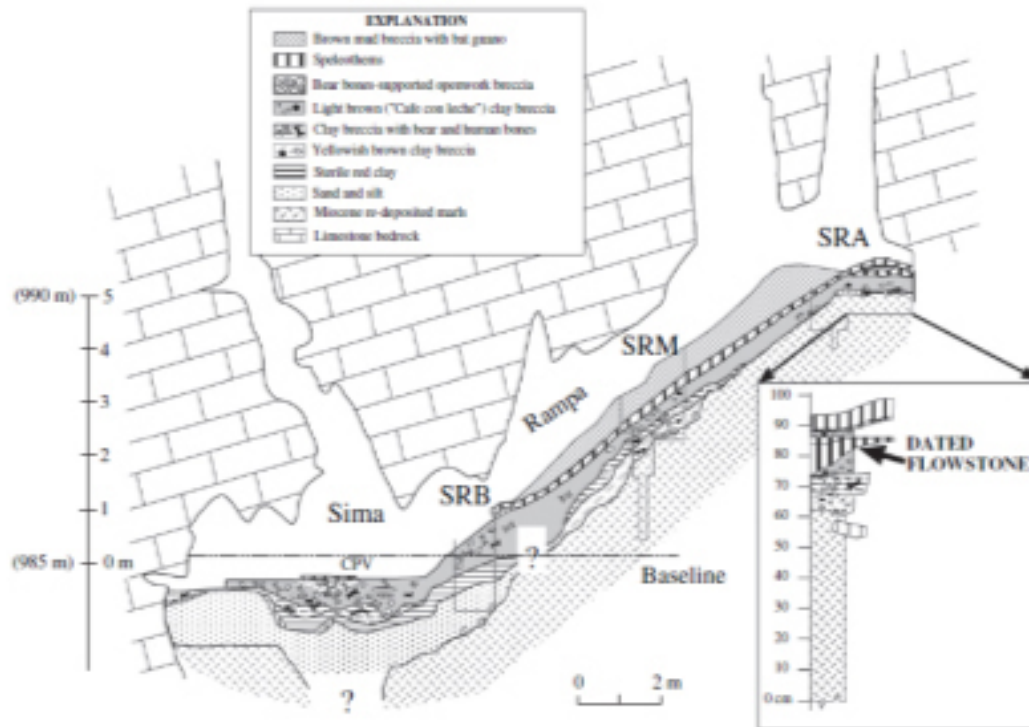


Figura 9.2: Sección interpretativa del yacimiento de la Sima de los Huesos. El espeleotema (unidad 3) y la posición de los huesos descubiertos recientemente está en el SRA mostrado en la columna estratigráfica insertada (Figura tomada de Bischoff et al., 2007¹⁸⁷.)

macromamíferos^{189,190,191,192}.

En este yacimiento se han hallado restos humanos pertenecientes a casi todas las partes del esqueleto (incluyendo huesos del oído) de un mínimo de 28 individuos¹⁹³ asignados a la especie *H. heidelbergensis* (Figura 9.3). La presencia de cuerpos enteros

¹⁸⁹Cuenca-Bescós G, Laplana-Conesa C, Canudo JI, Arsuaga JL. 1997. Small mammals from Sima de los Huesos. *J Hum Evol* 33: 175-190.

¹⁹⁰García N, Arsuaga JL, Torres T. 1997. The carnivore remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J Hum Evol* 33: 155-174.

¹⁹¹García N, Arsuaga JL. 2001. Les carnivores (Mammalia) des sites du Pleistocene ursid from Trinchera Dolina, Atapuerca (Espagne). *LAnthropologie* 105: 83-93.

¹⁹²García N. 2002. Los carnívoros de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Universidad Complutense de Madrid.

¹⁹³Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Rosas A, van der Made J, Carbonell E, Sarmiento S, Lozano M. 2004. The Atapuerca Sites and Their Contribution to the Knowledge of Human Evolution in Europe. *Evol Anthropol* 13: 25-41.



Figura 9.3: Fotografía del cráneo V (Sima de los Huesos) junto a la reconstrucción facial. Imagen tomada en el museo de la Evolución Humana de Burgos.

ligada a la distribución de edades puede relacionar la causa de la muerte de los individuos de este yacimiento con un evento catastrófico¹⁹⁴.

¹⁹⁴Bocquet-Appel JP, Arsuaga JL. 1999. Age distributions of hominid samples at Atapuerca (SH) and Krapina could indicate accumulation by catastrophe. J Archaeol Sci 26: 327-338.

10 Introducción a la tomografía y microtomografía computarizadas.

La microtomografía computarizada (también denominada microtomografía, microCT, μ CT o tomografía de alta resolución) es una técnica relativamente nueva creada para la visualización y biometría no invasiva de objetos pequeños, incluyendo sus estructuras internas. Los principios físicos de los sistemas de microtomografía son similares a los de la tomografía computarizada médica.

Los aparatos de microtomografía computarizada son de un tamaño menor que los de tomografía convencional (Figura 10.1). Una diferencia importante es que la microtomografía computarizada utiliza una escala de micras en lugar de milímetros. Esto dará unas secciones resultantes más finas. El tiempo de escaneo en microtomografía es mayor al requerido por la tomografía computarizada.

La tomografía y microtomografía computarizadas se emplean para obtener imágenes de las secciones transversales de un objeto mediante rayos X^{195,196} (Figura 10.2). Un haz de rayos X tangencial escanea una sección del objeto. Cuando el haz de rayos X atraviesa este objeto, la absorción y atenuación del haz, dependientes de la densidad del objeto, serán absorbidas por un detector (Figura 10.2) y convertidas en una señal electrónica. Si esto se repite desde diferentes ángulos, mediante el giro del objeto (lo que ocurre en la microtomografía computarizada *in vitro*) o el giro del emisor y el detector (microtomografía *in vivo* y tomografía computarizada médica), la distribución espacial de los valores de atenuación en la sección será analizada

¹⁹⁵Hounsfield, G.N. 1973 Computerized Trans-verse Axial Scanning (Tomography) Part 1: Description of System Br. J. Radiol 46: 1016-1022.

¹⁹⁶Morneburg T. 1995. Zum Behandlungserfolg bei Prothesenunverträglichkeit. Dtsch Zahnärztl Z 50: 742-745.



Figura 10.1: Fotografía del sistema de microtomografía μ CT80 (Scanco Medical, Suizeland), situado en el CENIEH y utilizado para gran parte de este estudio.

mediante un ordenador (computarizada) y reconstruida en una imagen en escala de grises bidimensional^{197,198,199} (Figura 10.2).

En contraste con una radiografía convencional, las estructuras en una imagen tomográfica o microtomográfica no presentan superposición y hay una mayor resolución en los contrastes.

La imagen tomográfica consiste en un grupo de elementos denominados pixels (Figura 10.3). Cada pixel tiene asignado un coeficiente de atenuación (un valor del grado en el que el haz ha sido atenuado por la densidad del objeto). Cada pixel corresponderá a un cubo, o elemento de volumen, denominado voxel (Figura 10.4). Si se une una serie de secciones contiguas equidistantes, se puede construir un mapa tridimensional que muestra las variaciones de densidad en el objeto.

¹⁹⁷Lange JF, Teng HT, Menu M, vd Ham AC. 1988. The role of computed tomography in the management of acute pancreatitis. *Acta Chir Scand* 154: 461-5.

¹⁹⁸Morneburg T. 1995. Zum Behandlungserfolg bei Prothesenunverträglichkeit. *Dtsch Zahnärztl Z* 50: 742-745.

¹⁹⁹Spoor F, Jeffery N, Zonneveld F. 2000. Using diagnostic radiology in human evolutionary studies. *J Anat* 197: 61-76.

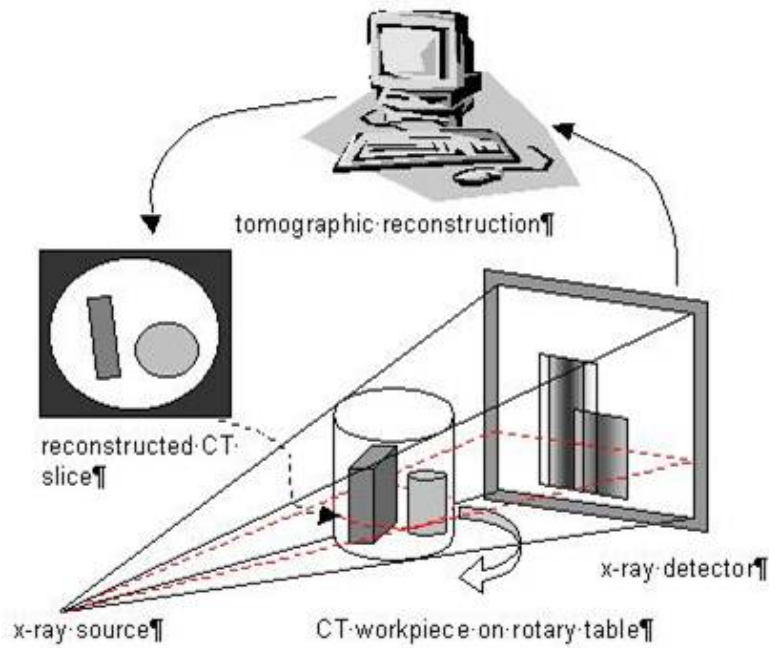


Figura 10.2: *Reconstrucción esquemática del mecanismo de acción de un sistema de tomografía. Los haces de rayos X salen del emisor, atravesando el objeto para incidir en el detector.*

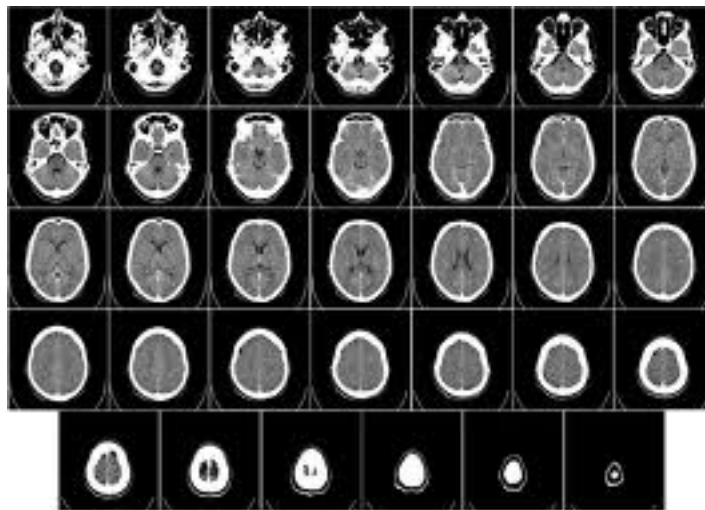


Figura 10.3: *Secciones transversales craneales obtenidas mediante tomografía computarizada.*

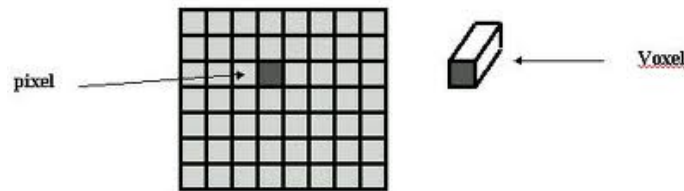


Figura 10.4: Representación gráfica de un conjunto de pixels (imagen izquierda) y un vóxel (imagen derecha).

Para la estandarización de las comparaciones entre distintas técnicas de tomografía, se introdujo la llamada escala Hounsfield que se compone de $212 = 4096$ unidades Hounsfield (HU). Esta escala se calibra a través del coeficiente de atenuación del agua (0 HU), el aire (-1000 HU) y el hueso compacto (1000 HU). Los tejidos con una densidad muy alta, como el esmalte dental, pueden alcanzar el valor máximo (3095 HU). Sin embargo, el ojo humano no es capaz de distinguir los 4096 (12 bit) grises diferentes de la escala. En un ordenador, por lo tanto, la escala se convierte en un modo de 8 bits con un máximo de 256 niveles de grises. Esto se conoce como la técnica de ventana (window technique). Para los tejidos que tienen un amplio rango de densidades como son los huesos y los dientes, se escoge una amplia ventana para mostrar el objeto con un gran número de tonalidades de gris.

Las imágenes tomográficas representan esencialmente lugares de atenuación de las secciones. Se puede sacar bastante información de la inspección directa de estas imágenes. Para estudiar diferentes detalles, realizar mediciones o visualizar imágenes en tres dimensiones, es necesario distinguir las diferentes estructuras virtualmente y esto se conseguirá mediante la segmentación manual o automática de las imágenes (separación de las áreas de interés de la imagen del resto de la escena). Cada píxel (cada elemento de la imagen) representa la densidad del objeto en esa localización exacta. Es posible definir las distintas regiones de un objeto determinando todos los datos de un rango característico de densidades. El thresholding (creación de umbrales) permite extraer y delimitar estructuras con densidades homogéneas. Cuando existe un contraste demasiado bajo, las técnicas de thresholding pueden resultar insuficientes para aislar estructuras relevantes. Si esto ocurre, el ojo humano de un operador con conocimientos de anatomía puede distinguir casi cualquier estructura. Después de la segmentación podrá realizarse la reconstrucción volumétrica (volume

rendering, renderización) para la visualización tridimensional de las imágenes.

Existen diversos tipos de archivos en los que se pueden convertir las imágenes tomográficas o microtomográficas. Los formatos más comúnmente utilizados son TIF (formato de fichero de imágenes etiquetado - tagged images format) y DICOM (imágenes y comunicaciones digitales en medicina - digital and imaging communications in medicine). Los archivos TIF tienen una correspondencia de uno a uno entre las secciones microtomográficas o tomográficas y las imágenes (cada archivo TIF es una sección transversal). Los archivos DICOM tienen la ventaja de contener todas las secciones en único fichero (aunque también sería posible estructurar los archivos TIF de esta forma). A pesar de la gran ventaja de los archivos DICOM, ya que solo se transfiere un archivo entre sistemas, en este trabajo se han utilizado archivos TIF debido a que este tipo de archivos son los únicos compatibles con la mayor parte de los programas de análisis de imágenes utilizados con imágenes tomográficas y microtomográficas. Esto reduce el número de conversión de imágenes en nuestro análisis.

Materiales y Métodos

11 Validación del Método

El experimento de validación de los métodos utilizados en la tesis doctoral se realizó con dos objetivos fundamentales:

1. Comprobar que las medidas tomadas en las secciones de microtomografía computarizada y las medidas tomadas en cortes virtuales se corresponden con las medidas reales.
2. Evaluar dos programas de análisis de imágenes (MIMICS 13.1 y el software del μ CT80) para elegir el más adecuado para el análisis y medida de la cavidad pulpar.

La muestra del experimento de validación se compuso de diez terceros molares permanentes inferiores. Se seleccionaron molares sin erupcionar, extraídos por motivos quirúrgicos, con un perfecto estado de preservación y ausencia de patología. Se seleccionaron molares que presentaban en sus coronas dos fosas, mesial y distal, y dos raíces con ápices bien diferenciados. Los molares de la muestra utilizada fueron obtenidos de la colección de referencia del Centro nacional de Investigación sobre Evolución Humana (CENIEH) de Burgos. La colección de referencia del CENIEH está formada por más de cuatrocientos dientes extraídos recientemente en clínicas dentales, con sexo y edad conocidos. Tras su extracción, los dientes fueron introducidos en suero fisiológico para su correcta conservación, posteriormente la muestra fue esterilizada mediante radiación ionizante y posteriormente los dientes se conservaron en recipientes con timol.

En primer lugar, los diez molares completos fueron microtomografiados mediante el μ CT80 (Scanco Medical, Switzerland). Los dientes fueron introducidos uno por uno en un tubo de escaneo de 36,90 mm de diámetro y microtomografiados bajo los

mismos parámetros: voltaje = 70 kV, amperaje = 140 mA, incremento angular = $0,72^\circ$ y tamaño resultante de los voxels = $36 \times 36 \times 36 \mu\text{m}$. Se realizaron cortes virtuales sagitales, siguiendo un plano anteroposterior con cuatro puntos de referencia: las fosas mesial y distal en la corona y los dos ápices, mesial y distal, en la raíz. Para la realización de estos cortes se utilizó el programa de análisis de imágenes Voxblast (Vaytek, Inc).

Una vez realizadas todas las microtomografías de los molares completos, éstos fueron preparados para la realización de cortes histológicos (Figura 11.1). Este procedimiento fue realizado en el laboratorio II del Departamento de Estomatología (Facultad de Odontología) de la Universidad de Granada. Para la realización de los cortes histológicos se tomaron los mismos puntos de referencia usados en las secciones virtuales. Los molares fueron seccionados con un corte en la línea media sagital tomando cuatro puntos de referencia las fosas mesial y distal en la corona y los ápices radiculares. Para la realización de los cortes se utilizó el microtomo Accutom 50 (Stuers) con un disco de diamante de 0,3 mm. Las secciones fueron fotografiadas y analizadas con el sistema de captación de imagen digital Color View del microscopio estereoscópico Olympus SZX7. Las áreas de las cavidades pulpares de los cortes histológicos fueron medidas mediante el software de análisis de imágenes Cell.

Se realizaron microtomografías de los molares seccionados utilizando los mismos parámetros para todas las secciones: voltaje = 70 kV, amperaje = 140 mA, incremento angular = $0,72^\circ$ y tamaño resultante de los voxels = $36 \times 36 \times 36 \mu\text{m}$. Las imágenes resultantes de las microtomografías, fueron tratadas con el software de análisis de imágenes ImageJ (NIH) con el fin de eliminar espacio en el fondo y reducir el tamaño de los archivos. Las imágenes fueron filtradas utilizando un filtro mediano tridimensional, seguido de un filtro MLV (mean of least variance). Este proceso fue realizado para facilitar la posterior segmentación de tejidos (proceso de dividir una imagen digital en varias partes (grupos de píxeles) u objetos). Las áreas de las cavidades pulpares de los cortes virtuales fueron medidas mediante el software de análisis de imágenes ImageJ (NIH).

Los volúmenes de las cavidades pulpares fueron medidos mediante los dos programas de análisis, el software de análisis de imágenes del $\mu\text{CT}80$ (Scanco-Switzerland), que realiza las medidas de forma automática y el software de análisis de imágenes



Figura 11.1: Corte histológico de uno de los molares de la muestra.

MIMICS 13.1, que realiza las medidas de forma semi-automática.

Las medidas de las áreas tomadas de las microtomografías de los dientes completos, de las microtomografías de las secciones físicas y de las fotografías de los cortes histológicos fueron comparadas estadísticamente mediante el test de la t de Student para muestras pareadas. En el caso de las imágenes obtenidas a partir de los cortes virtuales, solo se obtuvo una sección de cada molar y, al no existir una pérdida de material (como ocurre en los cortes histológicos realizados con el microtomo), aunque se habían tomado los mismos puntos de referencia usados en las secciones físicas, el corte final no se correspondía exactamente con la sección histológica. Por este motivo se seleccionó para la comparación el corte histológico morfológicamente similar al virtual (Figura 11.2). No se observaron diferencias significativas entre las medidas de las áreas tomadas con los diferentes métodos.

La segmentación realizada automáticamente por el programa de análisis de imágenes del μ CT80 no siempre resultó efectiva para separar los tejidos duros de los molares

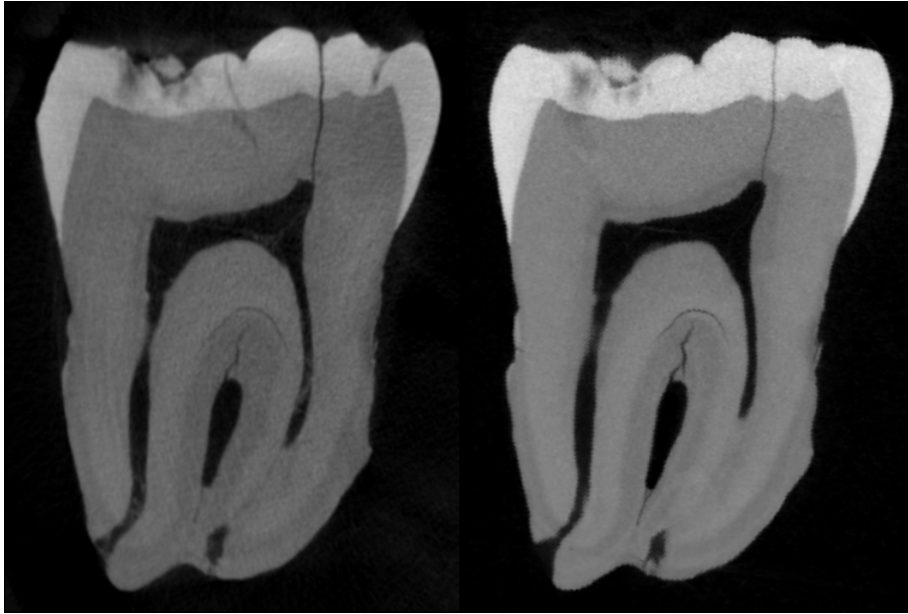


Figura 11.2: *La imagen de la izquierda muestra un corte histológico de un molar inferior microtomografiado. La imagen de la derecha muestra una sección virtual del mismo molar realizada mediante el software de análisis de imágenes Voxblast (Vayteck, Inc) utilizando los mismos puntos de referencia usados para los cortes histológicos.*

de la cavidad pulpar. En los dientes que presentaban microfisuras, la segmentación automática del software no distinguía la densidad de éstas del vacío de las cavidades pulpares (Figura 11.3). En las ocasiones en las que las microfisuras unían la cavidad pulpar con el vacío exterior, estos dos espacios se interconectaban haciendo imposible su análisis. De los diez molares inferiores, solo seis pudieron ser medidos con ambos software, los volúmenes de cuatro molares no pudieron ser medidos con el software del μ CT80 por este motivo.

Los volúmenes que pudieron ser medidos en ambos software de análisis de imágenes (MIMICS 13.1 y μ CT80), fueron comparados estadísticamente mediante el test de la t de Student para muestras pareadas. No se encontraron diferencias significativas entre los valores de los volúmenes medidos por ambos software.

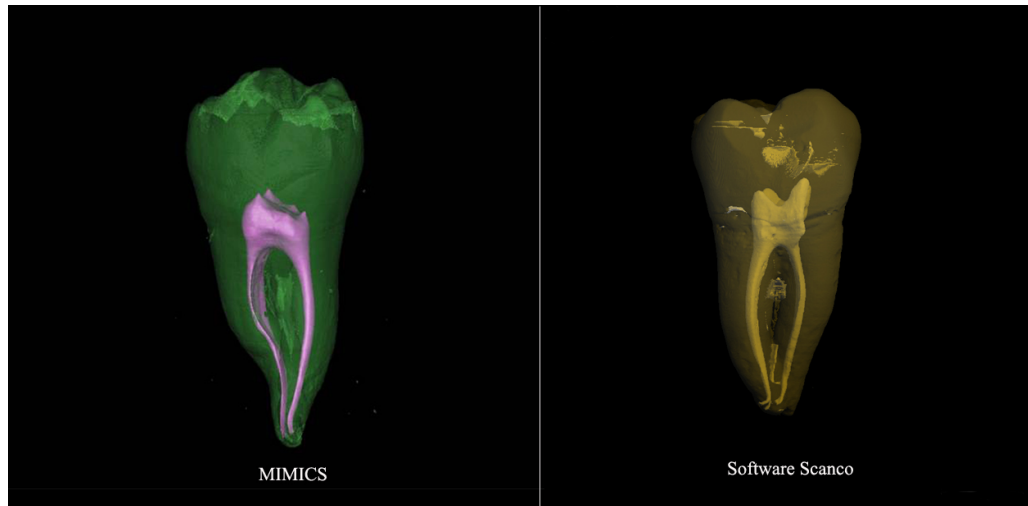


Figura 11.3: *Reconstrucción volumétrica de los tejidos duros y la cavidad pulpar de dos terceros molares inferiores. La reconstrucción de la izquierda fue realizada de forma semi-automática mediante el software de análisis de imágenes MIMICS 13.1. (Materialise, Belgium). La reconstrucción de la derecha se realizó de forma automática mediante el software de análisis de imágenes del μ CT80 (Scanco, Switzerland). Se puede apreciar claramente la diferencia de calidad de las reconstrucciones. El programa del μ CT80 no es capaz de distinguir el vacío de las fisuras y la cavidad pulpar, incluyéndolo todo en las medidas.*

11.1. Conclusiones

1. Las medidas tomadas de las imágenes de microtomografía computarizada mostraron una sólida correspondencia con las medidas reales.
2. La reconstrucción semi-automática de las imágenes microtomográficas realizada mediante el software de análisis de imágenes MIMICS 13.1 demostró una gran exactitud, acercándose mucho más a las imágenes reales de las cavidades pulpares. Sin embargo, la reconstrucción automática realizada por el software de análisis de imágenes del μ CT80 demostró no ser válida para la precisa diferenciación de las cavidades pulpares necesaria para este estudio.

12 Raíces y conductos radiculares en segundos premolares permanentes mandibulares.

12.1. Materiales

Se utilizaron los segundos premolares inferiores de cuatro especies de homínidos fósiles y dos poblaciones de humanos modernos para este estudio. La muestra fósil incluye el segundo premolar inferior de la mandíbula ATE9-1 de la Sima del Elefante²⁰⁰, recientemente clasificada como *Homo sp.*²⁰¹. Los especímenes ATD6-4 y ATD6-125, atribuidos a *H. antecessor*, pertenecientes al nivel TD6 del yacimiento de la Gran Dolina²⁰² también fueron incluidos en la muestra. Estos dos grupos de homínidos son los únicos restos fósiles encontrados hasta la fecha representantes de las poblaciones de homínidos del Pleistoceno inferior de Europa (periodo compren-

²⁰⁰Carbonell 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, Martín-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.

²⁰¹Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

²⁰²Bermúdez de Castro JM, Pérez-González A, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Rossell J, Prado L, Sarmiento S, Carbonell E. 2008. A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *J Hum Evol* 55: 729-735.

dido entre 2,5 millones de años - 750.000 años)^{203,204,205}.

En el estudio también se incluyeron catorce premolares pertenecientes a una tercera especie, *H. heidelbergensis*, del yacimiento de la Sima de los Huesos^{206,207,208,209,210} que representa la colección de homínidos fósiles del Pleistoceno medio (periodo comprendido entre 750.000-128.000 años) más numerosa descubierta hasta la fecha.

La cuarta especie incluida en el estudio es *H. neanderthalensis*, de la cual se analizaron ocho especímenes proceden de tres yacimientos distintos:

- El yacimiento de Krapina²¹¹, situado a 32 km al noroeste de Zagreb (Croacia). Este yacimiento es un abrigo rocoso cortado durante el interglacial Riss-Würm, rellenado durante el interestadial Würm I-II y asociado a industria musteriense. En este yacimiento se han encontrado restos humanos de *H. neanderthalensis*, un mínimo de 16 individuos²¹² con una edad aproximada de 130.000 años²¹³.
- La Grotte de la Chaise forma un conjunto de yacimientos pertenecientes al mis-

²⁰³Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Rosas A, van der Made J, Carbonell E, Sarmiento S, Lozano M. 2004. The Atapuerca Sites and Their Contribution to the Knowledge of Human Evolution in Europe. *Evol Anthropol* 13: 25-41.

²⁰⁴Carbonell 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, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.

²⁰⁵Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol*

²⁰⁶Bermúdez de Castro JM. 1988. Dental remains from Atapuerca/Ibeas (Spain) II. Morphology. *J Hum Evol* 17: 279-304.

²⁰⁷Bermúdez de Castro JM. 1993. The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations. *J Hum Evol* 24: 339-371.

²⁰⁸Arsuaga 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.

²⁰⁹Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Lorenzo C. 1997b. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). *J Hum Evol* 33: 219-281.

²¹⁰Bermúdez de Castro JM, Nicolás ME. 1995. Posterior dental size reduction in hominids: the Atapuerca evidence. *Am J Phys Anthropol* 96: 335-56.

²¹¹Smith F. 1976. The Neanderthal remains from Krapina. *Univ. Tenn. Dept. Anthropol. Rep Invest* 15: 1-359.

²¹²Wolpoff MH. 1979. The Krapina dental remains. *Am J Phys Anthropol* 50: 67-114.

²¹³Rink WJ, Schwarcz HP, Smith FH, Radovic J. 1995. ESR dates for Krapina hominids. *Nature* 378: 24.

mo complejo kárstico situados sobre la ciudad de Vouthon (Francia). Los yacimientos que componen la Grotte de la Chaise son l'Abri Bourgeois-Delaunay, l'Abri Suard y l'Abri Duport, llamados así por los nombres de sus descubridores. Los dientes estudiados en esta tesis proceden del yacimiento de l'Abri Bourgeois-Delaunay, en el que se han encontrado veintidós restos craneales y postcraneales de adultos y niños de la especie *H. neanderthalensis*, con una datación de 135.000 años²¹⁴.

- El yacimiento de Regourdou se encuentra en la aldea de Montignac (Francia). En 1957 se descubrió un esqueleto de *H. neanderthalensis* rodeado por restos óseos de oso pardo. Estudios posteriores han identificado un segundo individuo (Regourdou 2) en el mismo yacimiento²¹⁵.

Por último, los humanos modernos están representados en el estudio por dos colecciones:

- La colección medieval del yacimiento de San Pablo (Burgos).
- La colección dental de referencia del CENIEH (Burgos), representando una población española moderna.

12.1.1. Criterios de inclusión

Se realizó una selección exhaustiva de los segundos premolares inferiores que formaron parte de este estudio. Solo se incluyeron premolares permanentes con raíces completamente desarrolladas. Todos los dientes que cumplían este requisito fueron seleccionados para la muestra de estudio, que sirvió para la realización de las descripciones cualitativas de las raíces y los conductos radiculares así como para las medidas del plano correspondiente a la unión amelocementaria (CEJ). Posteriormente se seleccionó una submuestra de premolares con las raíces en perfecto estado de preservación (sin ninguna imperfección o fractura) para la descripción cuantitativa de las raíces completas y de los conductos radiculares. Las distintas especies,

²¹⁴Condemi S, Moncel MH. 2004. Chaise Vouthon. In: La Préhistoire - Histoire et dictionnaire, Vialou, D., (éd.), Robert Laffont, Bouquins.

²¹⁵Vandermeersch B, Trinkaus E. 1994. The postcranial remains of the Régordou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains. *J Hum Evol* 28: 439-476.

Tabla 12.1: Descripción de la muestra del estudio. Especies, origen, tamaño muestral y grado de desgaste.

| Especies | Origen | Muestra | <i>n</i> | Desgaste (Molnar, 1971) |
|----------------------------|---|-----------------------|----------|--------------------------------|
| <i>H. sp</i> | Sima del Elefante | Total* | 1 | 4 (n=1) |
| <i>H. antecessor</i> | Gran Dolina TD6 | Total* | 2 | 1 (n=2) |
| <i>H. heidelbergensis</i> | Sima de los Huesos | Total* | 14 | 2 (n=7) 3 (n=7) |
| | | Submuestra** | 7 | 2 (n=4) 3 (n=3) |
| <i>H. neanderthalensis</i> | Krapina | Total* | 5 | 2 (n=4) 3 (n=1) |
| | | Submuestra** | 2 | 2 (n=2) |
| | Regourdou | Total* y Submuestra** | 1 | 2 (n=1) |
| | Bourgeois-Delaunay | Total* y submuestra** | 2 | 2 (n=2) |
| <i>H. sapiens</i> | San Pablo | Total* y submuestra** | 18 | 2 (n=11) 3 (n=4) 4 (n=3) |
| | Colección dental de referencia del CENIEH | Total* y Submuestra** | 5 | 2 (n=3) 3 (n=1) 4 (n=1) |

* La muestra total está compuesta por premolares con raíces completamente desarrolladas.

** La submuestra está compuesta por premolares con raíces en perfecto estado de preservación (sin fracturas ni imperfecciones) y ha sido utilizada para los análisis cuantitativos de la raíz.

los yacimientos paleoantropológicos, las muestras totales y submuestras así como el grado de desgaste de cada uno de los premolares están representados en la tabla 12.1.

12.1.2. Concepto de edad funcional.

La deposición de dentina secundaria en las paredes de la cavidad pulpar comienza cuando termina la formación del ápice radicular. La compleción del ápice se relaciona con el tiempo en el que el diente ha sido funcional y también con el uso, este es el motivo por el que el concepto de edad funcional se ha introducido en este trabajo. El grado de desgaste estará relacionado con el tiempo en el que se ha depositado dentina secundaria en las paredes de los conductos radiculares. La presencia de un grado de desgaste mayor de uno (Molnar, 1971) significará que el ápice ha estado

formado por un tiempo y que el diente ha sido funcional el tiempo suficiente para la formación de dentina secundaria en las paredes de los conductos.

12.2. Métodos

12.2.1. Protocolo de microtomografía y procesamiento de las imágenes

Con la excepción de los premolares de *H. neanderthalensis*, todos los dientes fueron microtomografiados con el sistema de microtomografía Scanco localizado en el Centro de Investigación sobre Evolución Humana de Burgos (CENIEH) (μ CT80, Scanco Medical, Switzerland). En cada microtomografía se utilizaron siempre los mismos parámetros: voltaje = 70 kV, amperaje = 140 mA, incremento angular = $0,72^\circ$ y tamaño resultante de los voxels = $36 \times 36 \times 36 \mu\text{m}$. La única excepción fue el segundo premolar inferior de la mandíbula ATE9-1 del yacimiento de la Sima del Elefante que fue escaneado con un tamaño de voxel resultante de $20 \times 20 \times 20 \mu\text{m}$.

Las microtomografías de los segundos premolares inferiores de *H. neanderthalensis* fueron obtenidas de la base de datos NESPOS (<https://nesposlive01.pxpgroup.com>), que permite a los miembros de la asociación el acceso a las microtomografías y tomografías almacenadas en la base. Las microtomografías obtenidas de NESPOS tienen un tamaño de voxel que varía entre $20 - 45 \mu\text{m}^3$.

Las imágenes resultantes de las microtomografías y tomografías (series de imágenes de cortes microtomográficos en 2D) fueron tratadas con el software de análisis de imágenes ImageJ (NIH) con el fin de eliminar espacio en el fondo en todas los ficheros y reducir el tamaño de los archivos. Las imágenes fueron filtradas utilizando un filtro mediano tridimensional, seguido de un filtro MLV (mean of least variance) para facilitar la posterior segmentación de los tejidos. Después de este proceso, las imágenes fueron re-orientadas con el software de análisis de imágenes Voxblast (Vaytek, Inc.) para asegurar la posterior selección correcta de planos homólogos.

Por último, las imágenes resultantes fueron importadas al software de análisis de imágenes MIMICS 13.1 (Materialise, Belgium). Con este programa los tejidos externos y las cavidades pulpares de cada diente pudieron ser segmentados utilizando

un proceso semiautomático. La segmentación de algunos conductos radiculares de la muestra, en concreto del premolar procedente de la mandíbula ATE9-1 de la Sima del Elefante, fue realizada de forma manual desde el plano medio radicular hasta el ápice. Una vez realizada la segmentación de los tejidos se procedió a la reconstrucción tridimensional de las imágenes.

12.2.2. Descripciones cualitativas

Para llevar a cabo las descripciones cualitativas se utilizaron dos metodologías, la inspección visual directa de los dientes y el análisis de las imágenes obtenidas de la microtomografía computarizada. En base a ambas, se realizó una primera clasificación siguiendo las categorías establecidas por Wood y sus colaboradores (1988)²¹⁶ donde se evaluó el número de raíces, número de conductos radiculares y su localización. Según estos autores, la morfología de las raíces dentales de los homínidos se puede clasificar en cuatro grupos bien diferenciados que nosotros hemos condensado en tres grupos (utilizaremos el término radical para denominar a las divisiones radiculares sin separación total, cuando no existe una bifurcación externa real²¹⁷):

- Raíz única (1R) (Figura 12.1-A): Una raíz con un conducto radicular principal único. Las raíces de Tomes únicas también se incluyen en esta categoría (ej. Un surco de desarrollo en la superficie mesiolingual de la raíz, pudiendo aparecer también un surco de desarrollo en la superficie distobucal de la raíz). Este tipo de raíces se considera que son únicas mientras los surcos no den lugar a una bifurcación o si lo hacen, que ésta se limite a la región periapical. La sección transversal de este tipo de raíces muestra una imagen redondeada con un único conducto radicular central. En este trabajo hemos incluido en la categoría de raíces únicas a los dientes con una única raíz y un conducto radicular. Cuando había una bifurcación de los conductos radiculares coincidente con los surcos, aunque no la hubiera de las raíces, se ha considerado 2T.

²¹⁶Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. *J Anat* 156: 107-139.

²¹⁷Scott GR, Turner II CG. 1997. The anthropology of modern human teeth. Cambridge University Press

- Dos raíces: Raíz de Tomes (2T) (Figura 12.1-B): Los surcos de desarrollo característicos de la raíz de Tomes (mesiobucal y distolingual), dan lugar a una bifurcación (de las raíces o de los conductos radiculares). La localización de las raíces o radicales resultantes será mesiobucal y distolingual. Cada una de las raíces o radicales contiene su propio conducto radicular. En la sección transversal de la región cervical a la bifurcación, se observan los surcos, siendo, normalmente, el surco mesiobucal, el más marcado.
- Dos raíces: las raíces pueden tener bien una disposición mesiobucal y distal (2R: MB +D)(Figura 12.1-C) o una disposición mesial y distal (2R: M+D)(Figura 12.1-D).

En este estudio, se ha realizado la clasificación de los distintos grados de raíz de Tomes siguiendo la metodología de Turner y colaboradores (1991)²¹⁹. Este método divide los grados de raíz de Tomes en seis categorías:

- Grado 0: La raíz no presenta surcos o, si los presenta, son superficiales con una forma en la sección transversal de indentación redondeada.
- Grado 1: La raíz presenta un surco con una sección transversal en forma de V superficial.
- Grado 2: La raíz presenta un surco con una sección transversal en forma de V de profundidad media.
- Grado 3: La raíz presenta un surco con una sección transversal en forma de V profunda. El surco se extiende al menos un tercio de la longitud de la raíz.
- Grado 4: Existe una profunda invaginación en los bordes mesiobucal y distolingual de la raíz.
- Grado 5: Presencia de dos o tres raíces separadas al menos un cuarto o un tercio de la longitud de la raíz.

²¹⁸Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. *J Anat* 156: 107-139.

²¹⁹Turner CG II, 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 and Larsen C (eds.), *Advances in Dental Anthropology*. WileyLiss, New York.

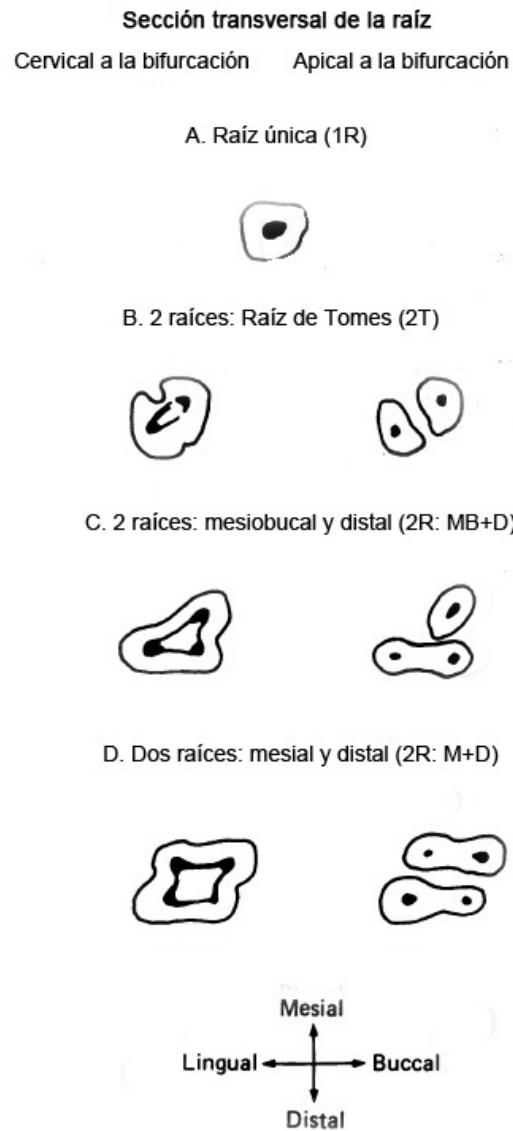


Figura 12.1: *Categorías de las morfologías observadas en las raíces dentales de los pre-molares mandibulares de homínidos fósiles (Imagen modificada de Wood et al., 1988²¹⁸).*

El grado de desgaste de cada diente fue determinado siguiendo el método propuesto por Molnar (1971)²²⁰. Este método consta de ocho grados de desgaste clasificados

²²⁰Molnar S. 1971. Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *Am J Phys Anthropol* 34: 175-190.

por clases dentales (incisivos, caninos, premolares y molares). Los grados de desgaste para premolares descritos por Molnar son los siguientes:

- Grado 1: Sin desgaste
- Grado 2: Facetas de desgaste en esmalte, no hay dentina observable.
- Grado 3: Cúspides parcial o totalmente obliteradas con pequeños puntos de dentina visibles.
- Grado 4: Dos o más zonas de dentina visible, una de gran tamaño.
- Grado 5: Dos o más zonas de dentina visible, mayores que el grado anterior.
- Grado 6: Una gran zona de dentina en el centro rodeada por un anillo completo de esmalte en la zona oclusal.
- Grado 7: Al menos una zona de la corona completamente desgastada sin zonas de esmalte visibles.
- Grado 8: Raíces funcionando como superficie oclusal.

La morfología de los conductos radiculares fue analizada en detalle utilizando el esquema realizado por Canalda y Brau (2006)²²¹ basado en el método descrito por Aprile et al. (1967)²²². Este método, sistemático y metódico, permite realizar una descripción muy detallada de la cavidad pulpar (Figura 12.2).

12.2.3. Medidas

La raíz y la corona de los premolares fueron separadas. Sólo las raíces y los conductos radiculares fueron utilizados para las medidas. Las raíces fueron divididas en tres segmentos, esta división se realizó siguiendo los planos determinados por

²²¹Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona

²²²Aprile H, Fitin M E, Garino RR. 1967. Anatomía Odontológica. Ed. 4, Buenos Aires, El Ateneo.

²²³Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

Kvaal y colaboradores (1995)²²⁴ con algunas modificaciones. El plano CEJ (Unión amelo-cementaria) fue localizado siguiendo el método de Olejniczak (2006)²²⁵, este método localiza el plano CEJ como el plano medio entre la última imagen de la corona en la que se observa un anillo continuo de esmalte y la última imagen de la corona en la que se observa esmalte. Seguidamente, el plano medio de la raíz (MR), equivalente al plano C en el método de Kvaal, en la distancia media entre el plano CEJ y el ápice, fue definido como paralelo al plano CEJ. Finalmente, el plano medio del ápice (MA), en la distancia media entre el plano MR y el ápice, paralelo a los dos planos anteriores (Figura 12.3).

Para mayor claridad, las secciones 3D contenidas entre los planos definidos fueron nombradas como se expone a continuación:

1. Sección A: volumen contenido entre CEJ y MR.
2. Sección B: volumen contenido entre MR y MA.
3. Sección C: volumen contenido entre MA y el ápice radicular.

Se tomaron medidas directas y se calcularon las variables transformadas de los planos y las secciones de la muestra (todos los premolares con medidas del plano CEJ) y de la submuestra (premolares con medidas de la raíz completa) organizados por especies. Cuando se encontraron dos conductos radiculares dentro de alguno de los tres planos definidos, se tomó la suma de las medidas de los dos conductos. Se tomaron las medidas directas para obtener los valores absolutos de tamaño (áreas, superficies y volúmenes) de las raíces y conductos radiculares. Se calcularon las variables transformadas para obtener los valores relativos y proporciones (áreas, superficies y volúmenes) entre las medidas de las raíces y de los conductos radiculares independientemente del tamaño de los dientes.

Se realizaron comparaciones intra-específicas en *H. sapiens* y *H. heidelbergensis* para valorar el impacto del grado de desgaste en las dimensiones de los conductos radiculares dentro de la misma especie. En *H. sapiens* se compararon las variables

²²⁴Kvaal SI, Kolltveit KM, Thomsen IO, Solheim T. 1995. Age estimation of adults from dental radiographs. *Forensic Sci Int* 74: 175-85.

²²⁵Olejniczak AJ. 2006. Micro-computed tomography of primate molars. Ph.D. Dissertation, Stony Brook University.

transformadas de los premolares con grados de desgaste 2, 3 y 4. En *H. heidelbergensis* se compararon los premolares con grados de desgaste 2 y 3. Ninguno de los premolares de *H. heidelbergensis* presentaba un grado de desgaste mayor de tres y las muestras de ATE9-1 y *H. neanderthalensis* eran demasiado reducidas para realizar comparaciones intra-específicas. El grado de desgaste fue utilizado en este caso como variable de agrupación.

Se calculó la media y la desviación estándar de las medidas directas y de las variables transformadas. Se realizaron comparaciones inter-específicas de las medidas directas y de las variables transformadas tomadas de *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* para evaluar las diferencias significativas entre grupos ($p < 0,05$). Se realizó en todos los casos el test estadístico no paramétrico de Mann-Whitney para realizar estas comparaciones debido a que algunas variables no presentaban una distribución normal. La variable especie fue tomada en este caso como variable de agrupación. Todos los análisis fueron realizados mediante el software de estadística PASW 18 (SPSS Science, Inc). La tabla 12.2 incluye una descripción pormenorizada de las medidas directas, las variables transformadas utilizadas (2D y 3D) y de sus correspondientes acrónimos.

Tabla 12.2: *Medidas tomadas en el estudio de las raíces de los segundos premolares permanentes inferiores. Las longitudes están expresadas en mm, las áreas y superficies en mm² y los volúmenes en mm³.*

| Medidas | | Acrónimos | | |
|-------------------------|-----------------------|--|--|-----------------------------------|
| Medidas directas | Raíz | Total | Longitud Superficie Volumen | Totlength Totsf Totvol |
| | | Secciones | Superficie Volumen | Sf A, B y C Vol A, B y C |
| | | Planos | Área | AreaCEJ, MR y MA |
| | Conductos radiculares | Total | Superficie Volumen | Totpulpsf Totpulpvol |
| | | Secciones | Superficie Volumen | PulpsfA, B y C PulpvolA, B y C |
| | | Planos | Área | PulpareaCEJ, MR y MA |
| Variables transformadas | Total | Superficie conductos radiculares/ superficie raíz Volumen conductos radiculares/ volumen raíz | Totpulpsf/Totsf Totpulpvol/Totvol | |
| | Secciones | Superficie conductos radiculares/ superficie raíz Volumen conductos radiculares/ volumen raíz | Pulpsf/Sf A, B y C Pulpvol/Vol A, B y C | |
| | Planos | Área conductos radiculares/ área raíz | Pulparea/Area CEJ, MR y MA | |

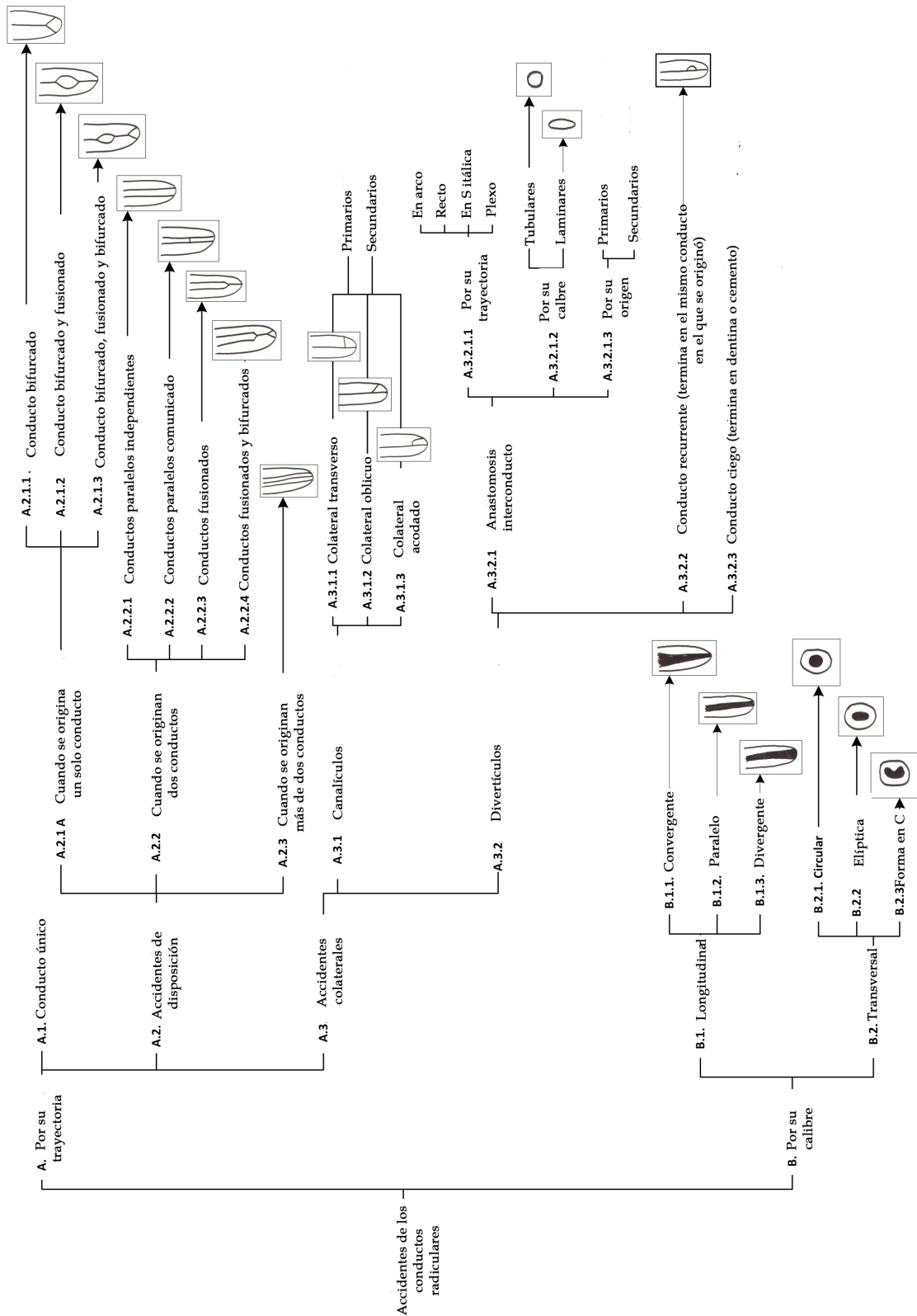


Figura 12.2: Esquema de la morfología y calibre de los conductos radiculares (Modificado de Canalda y Brau, 2006²²³).

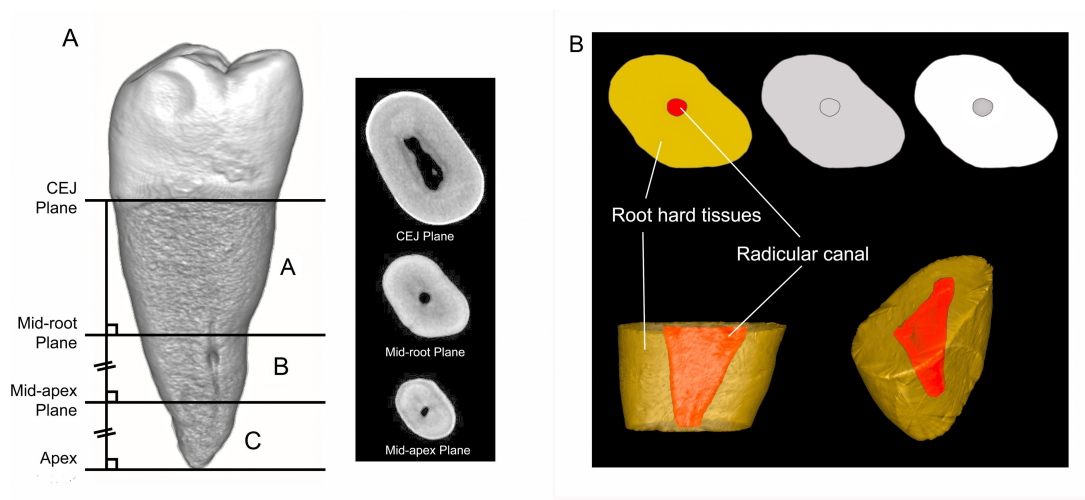


Figura 12.3: A: Diagrama mostrando los planos y secciones (3D) tomados en el estudio de los segundos premolares inferiores. B: Los diagramas muestran una representación esquemática del plano CEJ (arriba a la izquierda), en el cual se pueden distinguir los tejidos duros de la raíz (en amarillo) y el conducto radicular (rojo). Las medidas de el área total de los planos se muestran en el centro de la línea superior (el área gris). Esta medida incluye el área de la pulpa. La medida del área del conducto radicular se muestra en gris en la figura de arriba a la derecha. Las figuras en la línea de abajo muestran una representación de una sección 3D (A) en la cual los tejidos duros (amarillos translúcidos) se distinguen del conducto radicular (rojo).

13 Raíces y conductos radiculares de la mandíbula ATE9-1

13.1. Materiales

En la campaña de excavaciones del 2007 se recuperó un fragmento de mandíbula humana en el nivel ATE9 que representa el resto humano más antiguo encontrado en Europa hasta el momento, con una datación de Pleistoceno inferior, de entre 1,1-1,2 millones de años. Asignado de manera provisional a *H. antecessor*²²⁶, un estudio posterior ha considerado más prudente su indeterminación taxonómica y de momento nos referiremos a este fósil como *Homo sp.*²²⁷.

13.1.1. Proceso de restauración de la mandíbula ATE9-1.

ATE9-1 sufrió varias alteraciones post-deposicionales, la mayoría de ellas restauradas después de su hallazgo, en el año 2007, en el Departamento de Restauración y Conservación del CENIEH. Un fragmento de la sección distal del cuerpo mandibular derecho y la pared distal del alveolo del segundo premolar inferior derecho (RP4) fueron encontrados por separado. El RP4 fue incluido posteriormente en su corres-

²²⁶Carbonell 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, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.

²²⁷Bermúdez de castro JM, Martínón-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

pondiente alveolo ya restaurado²²⁸. Los procesos de microtomografía y tomografía fueron realizados posteriormente a la restauración de la mandíbula, motivo por el cual solo fue posible realizar microtomografías en los dientes que continuaron aislados tras el proceso de restauración (premolares inferiores izquierdos, caninos e incisivo lateral inferior derecho) (Tabla 13.1).

13.1.2. Muestra

La mandíbula conserva *in situ* las raíces del incisivo lateral inferior (LI2), el primer premolar inferior derecho (RP3) y el segundo premolar inferior derecho (RP4) y los ápices del incisivo lateral y canino derechos (RI2 y RC). Además, se encontraron cinco dientes aislados en el mismo cuadrante: el segundo premolar inferior izquierdo (LP4), el incisivo lateral derecho (RI2), la raíz y un fragmento de la corona del canino derecho (RC), un fragmento de raíz que fue clasificado en un principio como primer premolar inferior izquierdo (LP3) y una raíz con un pequeño fragmento de corona que fue clasificado en un primer momento como un canino inferior izquierdo (LC). Las dimensiones dentales, el grado similar de desgaste oclusal e interproximal así como el ajuste adecuado de la pared del alveolo preservada y los dientes sugieren su pertenencia a la mandíbula ATE9-1.

13.2. Métodos

13.2.1. Protocolo de tomografía y microtomografía

La mandíbula ATE9-1 completa y restaurada fue escaneada mediante el sistema de tomografía YXLON MU 2000-CT de la Universidad de Burgos utilizando los siguientes parámetros: voltaje = 160 kV, amperaje = 4 mA, tamaño de voxels resultante de 0,5 x 0,5 x 0,5 mm. Los dientes aislados fueron microtomografiados con el sistema de microtomografía Scanco (μ CT80, Scanco Medical, Switzerland) del CE-NIEH, utilizando los siguientes parámetros: voltaje = 70 kV, amperaje = 140 mA,

²²⁸Martinón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

Tabla 13.1: Dientes de la mandíbula ATE9-1. N/A: no es aplicable. N/P: no fue posible realizarlo. N/PE: no fue realizado.

| Dientes mandíbula ATE9-1 | Estado de preservación | Grado de desgaste(Molnar, 1971) | Localización Imagen | Análisis visual externo(Wood et al, 1988) | Análisis externo con CT(Wood et al., 1988) | Análisis externo con microCT (Wood et al., 1998) | Raíz de To- mes(Turner et al., 1991) | Morfología interna (Canalda and Brau, 2006) |
|----------------------------------|---|---------------------------------|---------------------|---|--|--|--------------------------------------|---|
| L12(Incisivo lateral izquierdo) | Ápice in situ | N/A | <i>In situ</i> | N/P | 1R | N/P | 0 | 2 conductos |
| R12(Incisivo lateral derecho) | Parte distal de la raíz dentro del alveolo. | 4 | Aislado | 1R | N/PE | 1R | 0 | 1 conducto principal - bifurcación en el tercio apical (conductos lingual y bucal) - bifurcación apical del canal lingual (bucal y distal). |
| LC(camino izquierdo) | Solo conserva la raíz. La corona está fracturada por debajo de la línea amelocementaria. | N/A | Aislado | 1R | N/PE | 1R | 1 | 4 conductos - ramificación en el ápice |
| RC (canino derecho) | Fracturado, aspecto mesial de la corona y tercio proximal de la raíz ausentes. | 4 | Aislado | 1R | N/PE | 1R | 0 | 1 conducto principal - tercio medio se divide en cuatro conductos accesorios - ramificación en el ápice. |
| LP3 (Primer premolar izquierdo) | Fracturado, la mitad lingual de la corona y el tercio proximal lingual de la raíz ausentes. | N/A | Aislado | 1R | N/PE | 2T | 3 | 1 conducto principal - bifurcación en el tercio medio (Conductos bucal y lingual). |
| RP3 (Primer premolar derecho) | Parte de la raíz in situ, corona ausente. | N/A | <i>In situ</i> | N/P | 2T | N/P | 5 | 1 canal principal - bifurcación coronal (conductos mesiobucal y distolingual) |
| LP4 (Segundo premolar izquierdo) | Corona y raíz presentes. | 4 | Aislado | 1R | N/PE | 2T | 1 | 1 conducto principal - bifurcación en el tercio apical (conductos mesio-bucal y disto-lingual) - ramificación en el ápice. |
| RP4 (Segundo premolar derecho) | Parte de la raíz in situ, corona ausente. | N/A | <i>In situ</i> | 1R | 2T | N/P | 3 | 1 conducto principal - bifurcación en el tercio apical (conductos mesiobucal y lingual). |

N/A = No aplicable

tamaño resultante del voxel = 20 x 20 x 20 μm .

13.2.2. Tratamiento de imágenes

Las imágenes resultantes de las microtomografías y tomografías fueron tratadas con el software de análisis de imágenes Image J (NIH) con el fin de eliminar espacio en el fondo y reducir el tamaño de los archivos. Las imágenes fueron filtradas utilizando un filtro mediano tridimensional, seguido de un filtro MLV (mean of least variance). Este proceso fue realizado para facilitar la posterior segmentación de los tejidos. Por último, las imágenes resultantes fueron importadas al software de análisis de imágenes MIMICS 13.1 (Materialise, Belgium). Con este programa los tejidos externos y las cavidades pulpares de cada diente pudieron ser segmentados (divididos en varias partes (grupos de píxeles) u objetos) utilizando un proceso semiautomático. La segmentación de los conductos radiculares de todos los dientes, aislados e *in situ* de ATE9-1, fue realizada de forma manual desde el plano medio radicular hasta el ápice. El proceso de segmentación manual fue necesario debido a la deposición de minerales en el interior de los conductos radiculares en múltiples localizaciones y al pequeño tamaño de las ramificaciones a nivel del tercio apical. La segmentación de las gruesas capas de cemento (hipercementosis) encontradas en la mitad apical de la raíz de estos dientes no fue posible debido a la falta de diferenciación de las densidades. Las capas de dentina secundaria o terciaria no eran distinguibles en las microtomografías, la segmentación tampoco fue posible en este caso.

13.2.3. Descripciones cualitativas

La morfología externa de las raíces se clasificó siguiendo las categorías establecidas por Wood y colaboradores (1988)²²⁹. Los diferentes grados de raíz de Tomes fueron descritos siguiendo la clasificación de Turner et al. (1991)²³⁰. Para la descripción de la morfología de los conductos radiculares se ha empleado el esquema

²²⁹Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. J Anat 156: 107-139.

²³⁰Turner CG II, 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 and Larsen C (eds.), Advances in Dental Anthropology. WileyLiss, New York.

presentado por Canalda y Brau (2006)²³¹ basado en el método descrito por Aprile et al. (1967)²³²(Figura 12.2).

13.2.4. Medidas

Solo se tomaron medidas de los dientes con raíces completas, no fragmentadas (LP4 y LI2) debido a la imposibilidad de obtener puntos de referencia adecuados en el resto de los dientes de la muestra. La corona y la raíz anatómicas de los dientes completos fueron separadas virtualmente siguiendo el método de Kupczik y Hublin (2011)²³³, este método localiza el plano que mejor se ajusta a la unión amelocementaria mediante la creación de más de veinte puntos equidistantes siguiendo la línea amelocementaria. Este procedimiento fue realizado mediante el programa de análisis de imágenes Voxblast (Vaytek, Inc). Se midió el volumen total de la raíz (Rvol), la superficie total de la raíz (Rsf), el volumen del conducto radicular (Rpulpvol), la superficie del conducto radicular (Rpulpsf) y la longitud de la raíz (Rlenght).

²³¹Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.

²³²Aprile H, Fitin M E, Garino RR. 1967. Anatomía Odontológica. Ed. 4, Buenos Aires, El Ateneo.

²³³Kupczik K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and -late Pleistocene recent *Homo sapiens*. J Hum Evol 59: 525-41.

Results

14 Roots and root canals of lower second permanent premolars

14.1. Morphological descriptions and comparisons

A 3D rendering model of the whole tooth and the pulp cavity of an LP4 for each of the species studied is shown in figure 2.

- Externally, ATE9-1 root presents a prismatic shape with four longitudinal external grooves (buccal, mesial, distolingual and distal) which start at the second third of the root and get more pronounced towards the apex. Due to the shallow developmental grooves observed in the surface, we will classify this root as grade 1 of Tomes'root. Inside, the root canal is bifurcated at the apical third of the root into a mesio-buccal and disto-lingual (MB and DL) canals that disappear to form two ramifications at the apex (Figure 14.1-A and B). We would classify this root as Tomes'root (2T). The transversal section of the root canal at the CEJ plane is ellipsoid(Figura 14.1-C).
- Although there are only two premolars available from Gran Dolina-TD6, ATD6-4 and ATD6-125, and the two specimens showed broken roots, they were included in the study due to their importance in the fossil record. ATD6-4 shows two radicals bifurcated at the end of the middle third in two roots (2R: MB+DL) grade 5 of Tomes'root. Internally, we can identify a root canal bifurcated at the beginning of the middle third into a MB and a DL canals. The MB canal bifurcates at the middle third into a B and a DL canal. ATD6-125 showed two radicals MB and DL, the MB radical is broken at the coronal third, the DL ra-

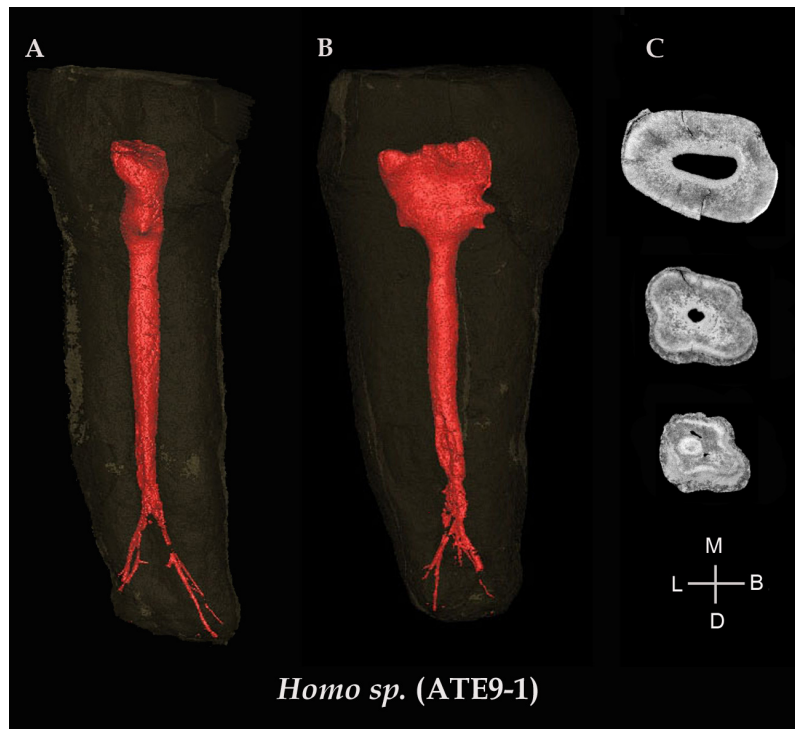


Figure 14.1: A. Three dimensional model of the buccal aspect of the lower second premolar from the ATE9-1 mandible (Virtual filling of the pulp cavity). B. Three dimensional model of the mesial aspect of the lower second premolar from the ATE9-1 mandible (Virtual filling of the pulp cavity). C. MicroCT cross-sections of the root of the lower second premolar from the ATE9-1 mandible at the CEJ, MR and MA planes. None of the images are depicted to scale.

dical is broken at the apical third. Internally the root canal separates into two canals (MB and DL) at the coronal third of the root. The transverse section of the root canal at the CEJ plane is ellipsoid in both premolars (Figure 14.2).

- All premolars from the *H. heidelbergensis* sample showed a single root without bifurcations (1R) with Tomes' root grade 0 and a single root canal with a slightly convergent (almost parallel) longitudinal section (Figure 14.3-A and B) and circular transverse shape in the root canal at the CEJ plane (Figure 14.3-C).
- All the *H. neanderthalensis* premolars with the exception of Kdr35, showed a single root (1R) with Tomes' root grades 0 and 1 with a single root canal convergent to the apex that followed the curvature of the root (Figure 14.4-A

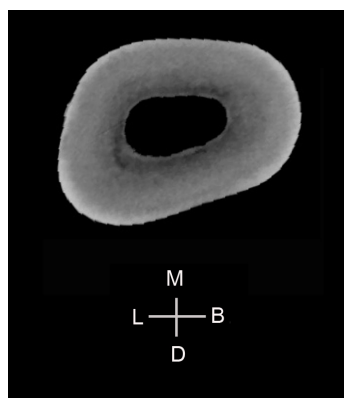


Figure 14.2: *MicroCT cross-section of the root of ATD6-4 at the CEJ plane.*

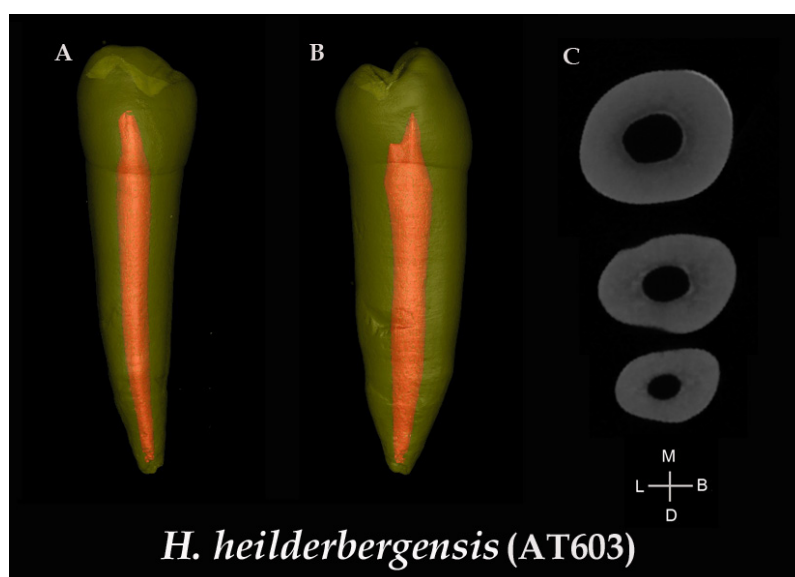


Figure 14.3: *A. Three dimensional model of the buccal aspect of one of the lower second premolars from Sima de los Huesos sample (Virtual filling of the pulp cavity). B. Three dimensional model of the mesial aspect of one of the lower second premolars from Sima de los Huesos sample (Virtual filling of the pulp cavity). C. MicroCT cross-sections of the root of one of the lower second premolar from the Sima de los Huesos sample at the CEJ, MR and MA planes. None of the images are depicted to scale.*

and B). The Krapina specimen (Kdr 35) showed a Tomes'root (2T) grade 3, the root canal is bifurcated at the middle third of the root into a MB and DB canals. All the premolars showed an ellipsoid transverse shape in the root canal at the CEJ plane (Figure 14.4-C).

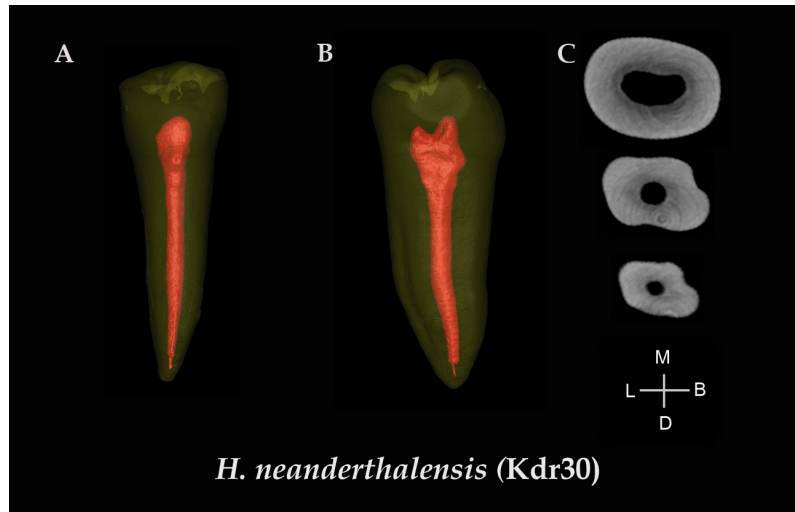


Figure 14.4: *A. Three dimensional model of the buccal aspect of one of the lower second premolar from the H. neanderthalensis sample (Virtual filling of the pulp cavity). B. Three dimensional model of the mesial aspect of the lower second premolar from the H. neanderthalensis sample (Virtual filling of the pulp cavity). C. MicroCT cross-sections of the root of the lower second premolar from the H. neanderthalensis sample at the CEJ, MR and MA planes. None of the images are depicted to scale.*

- The 'San Pablo' medieval modern human sample showed morphological homogeneity in their roots and root canals. All the premolars studied from this population had a single root (1R) with Tomes' root grade 0 and a single root canal with a highly convergent longitudinal section and an ellipsoid transverse shape in the root canal at the CEJ plane (Figure 14.5).
- Similarly, all the premolars in the CENIEH's modern dental collection but CR51 specimen have a single root (1R) with Tomes' root grades 0. Nevertheless, when looking at the internal morphologies some of the teeth showed primary transverse canals (SDR11), primary blind oblique canals (SDR11) or recurrent canals (IZ5). Only one of the premolars (CR51) showed a root canal bifurcated at the middle third and posteriorly fused at the apical third. The longitudinal section of all the root canals was highly convergent towards the apex. In addition, the transverse section of all the root canals at the CEJ showed an ellipsoid shape.

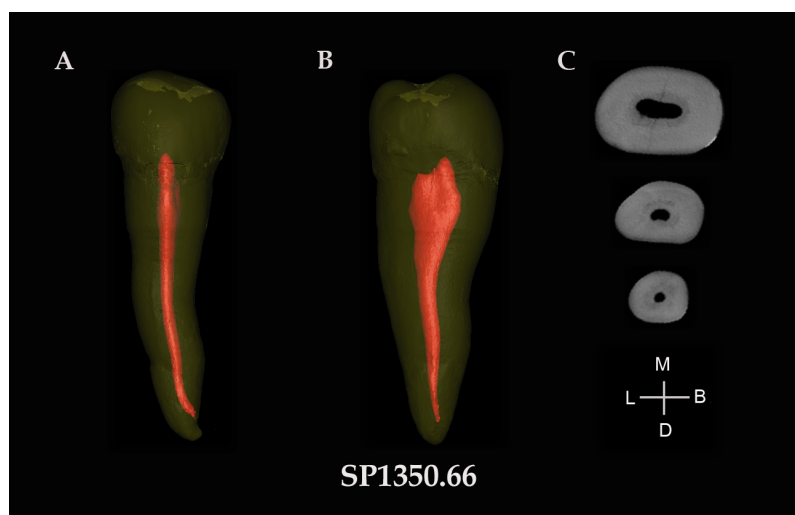


Figure 14.5: A. Three dimensional model of the buccal aspect of the lower second premolar from San Pablo modern human sample (Virtual filling of the pulp cavity). B. Three dimensional model of the mesial aspect of the lower second premolar from the San Pablo modern human sample (Virtual filling of the pulp cavity). C. MicroCT cross-sections of the root of the lower second premolar from the San Pablo modern human sample at the CEJ, MR and MA planes. None of the images are depicted to scale.

Figure 14.6 shows a renderization (computer term that refers to the virtual generation of images from models) of the premolars and their pulp cavities of *Homo sp.* (Sima del Elefante), *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*.

14.2. Intra-specific comparisons of transformed variables

There were no significant differences in any intra-specific comparison between measurements of wear categories 2 and 3 in *H. sapiens* or *H. heidelbergensis* premolars. In contrast, significant differences were observed in one measurement (PulpsfA/SfA) when comparing wear categories 2 and 3 with wear category four in *H. sapiens* premolars (Table 14.1). Significant differences were also observed in Totpulsf/Totsf when comparing wear categories three versus four in *H. sapiens* premolars. For this reason, all the premolars with wear categories higher than 3 were eliminated for the rest of the measurements and statistical analyses.

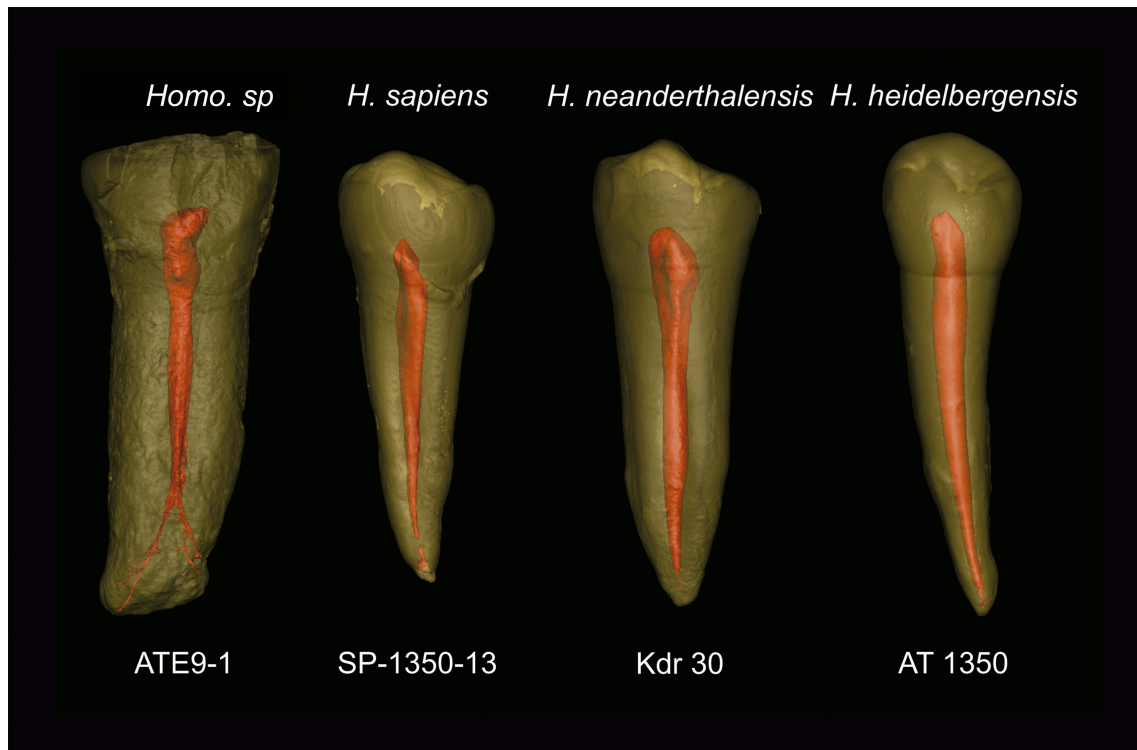


Figure 14.6: Three-dimensional models of the buccal orientation of the representative lower second premolars of the four species studied here; the teeth are not depicted to scale, the pulp cavities have been made to be of uniform height for ease of interpretation. Differences in the morphology of the root canals are apparent between species. The marked convergence of the *H. sapiens* root canal walls contrasts with the less pronounced convergence of the *H. heidelbergensis* root canal walls.

14.3. Descriptive Statistics

Tables 14.2 and 14.3 show the mean and standard deviation of each of the sample and subsample. In all cases, there was a decreasing size-related trend from the 2D and 3D measurements taken at the CEJ plane to the measurements taken at the MA plane.

Looking at the 2D and 3D external direct measurements of the root, *H. neanderthalensis* showed the highest mean values followed by *H. heidelbergensis* and *H. sapiens* in most of the variables compared. This trend was not followed in four of the

²³⁴Molnar S. 1971. Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *Am J Phys Anthropol* 34: 175-190.

Table 14.1: Intra-specific comparisons. Category of wear (W) was used as the grouping variable in this case (significant results ($p < 0.05$) are indicated with an 'X'). The categories of wear were divided following Molnar (1971)²³⁴.

| Measurements | Intra-specific comparisons | | | |
|----------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|
| Totpulvol/Totvol | <i>H. sapiens</i> <i>W2 vs. W3</i> | <i>H. sapiens</i> <i>W2 vs. W4</i> | <i>H. Sapiens</i> <i>W3 vs W4</i> | H. Heidel- bergensis W2 vs W3 |
| Totpulpsft/ Totsf | | | x | |
| Pulpvola/ VolA | | | | |
| PulpsfA/ SfA | | x | x | |
| PulpvolaB/ VolB | | | | |
| PulpsfB/ SfB | | | | |
| PulpvolaC/ VolC | | | | |
| PulpsfC/ SfC | | | | |
| PulpareaEDJ/ AreaEDJ | | | | |
| PulpareaMR/ AreaMR | | | | |

* The categories of wear where divided following Molnar (1971)

measurements compared, root length (Totlength), root volume (Totvol) and volume of sections A and B (VolA and VolB), where *H. heidelbergensis* showed the highest mean values followed by *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*.

Regarding the 2D and 3D root canal direct measurements, *H. heidelbergensis* showed the highest mean values in all the variables followed by *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*.

Looking at the direct measurements of the CEJ plane where all the species and the whole sample size were included, *Homo sp.* showed the highest mean values followed by *H. antecessor*, *H. neanderthalensis*, *H. heidelbergensis* and *H. sapiens*.

14.4. Inter-specific comparisons of direct measurements

The results of the inter-specific comparisons of direct measurements are presented in table 14.2. Significant differences ($p < 0.05$) were observed between all the measurements when comparing *H. sapiens* and *H. heidelbergensis*. *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* showed significant differences ($p < 0.05$) in all the variables compared except PulpvolC, PulpareaMA, PulpareaCEJ and PulpsfA. Only one variable, PulpareaCEJ, showed significant differences when *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis* were compared.

Table 14.2: Results of descriptive statistics and inter-specific comparisons performed in the root and the root canal direct measurements. When the table is read in horizontal, the numbers with the same superscript represent that no statistical differences ($p < 0.05$) were observed between values. *The measurements of the CEJ plane were performed in the whole sample, not only in the subsample as the other measurements in *H. heidelbergensis* (n=14), *H. neanderthalensis* (n=8), *H. sapiens* (n=19). n/a: Not applicable.

| | <i>Homo sp.</i> (n=1) | <i>H. antecessor</i> (n=2) | <i>H. heidelbergensis</i> (n=7) | <i>H. neanderthalensis</i> (n=5) | <i>H. sapiens</i> (n=19) |
|--------------|--------------------------|-------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|
| Totlength | 18.46 (n/a) | n/a | 18.78 ^a (1.11) | 17.89 ^a (3.91) | 14.36 ^b (1.31) |
| Totvol | 663.01 (n/a) | n/a | 403.81 ^a (113.54) | 389.54 ^a (75.71) | 219.32 ^b (46.85) |
| Totxf | 548.41 (n/a) | n/a | 419.62 ^a (65.91) | 439.22 ^a (82.62) | 258.83 ^b (38.45) |
| SfA | 314.18 (n/a) | n/a | 261.36 ^a (37.64) | 263.46 ^a (6.03) | 164.01 ^b (22.11) |
| VolA | 425.5 (n/a) | n/a | 280.57 ^a (68.13) | 262.77 ^a (62.32) | 154.99 ^b (29.17) |
| SfB | 135.04 (n/a) | n/a | 99.06 ^a (18.31) | 108.12 ^a (15.53) | 58.60 ^b (12.33) |
| VolB | 154.90 (n/a) | n/a | 87.82 ^a (30.83) | 87.77 ^a (15.54) | 45.43 ^b (14.39) |
| SfC | 99.20 (n/a) | n/a | 59.21 ^a (12.51) | 67.63 ^a (13.38) | 36.22 ^b (8.26) |
| VolC | 82.60 (n/a) | n/a | 35.43 ^a (15.13) | 39.00 ^a (6.37) | 18.91 ^b (6.03) |
| AreaCEI | 64.11 (n/a) | 54.01 (0.76) | 37.62 ^a (4.19) | 47.68 ^a (13.54) | 27.99 ^b (2.92) |
| AreaMR | 37.61 (n/a) | n/a | 23.57 ^a (7.38) | 23.61 ^a (3.21) | 14.86 ^b (3.84) |
| AreaMA | 25.82 (n/a) | n/a | 12.97 ^a (4.37) | 16.6 ^a (2.50) | 8.89 ^b (3.60) |
| Totpulpsf | 82.45 (n/a) | n/a | 88.09 ^a (18.86) | 79.90 ^a (27.74) | 47.57 ^b (9.32) |
| Totpulpvol | 21.31 (n/a) | n/a | 29.64 ^a (12.12) | 21.41 ^a (11.04) | 9.51 ^b (2.92) |
| PulpsfA | 54.33 (n/a) | n/a | 58.61 ^a (10.11) | 52.34 ^{ab} (16.06) | 36.48 ^b (7.79) |
| PulpsfB | 18.67 (n/a) | n/a | 20.77 ^a (5.69) | 19.85 ^a (8.09) | 7.43 ^b (2.17) |
| PulpsfC | 9.46 (n/a) | n/a | 8.72 ^a (4.46) | 7.72 ^a (5.65) | 3.66 ^b (1.39) |
| PulpvolA | 18.98 (n/a) | n/a | 22.6 ^a (8.01) | 16.98 ^a (8.50) | 8.33 ^b (2.30) |
| PulpvolB | 2.03 (n/a) | n/a | 5.55 ^a (3.13) | 3.63 ^a (2.18) | 0.92 ^b (0.57) |
| PulpvolC | 0.34 (n/a) | n/a | 1.48 ^a (1.25) | 0.8 ^{ab} (0.77) | 0.26 ^b (0.15) |
| PulpareaCEI* | 6.73 (n/a) | 5.25 (2.11) | 3.21 ^a (0.95) | 4.08 ^c (0.96) | 1.78 ^b (0.5) |
| PulpareaMR | 0.67 (n/a) | n/a | 1.61 ^a (0.69) | 0.97 ^a (0.43) | 0.33 ^b (0.18) |
| PulpareaMA | 0.11 (n/a) | n/a | 0.69 ^a (0.45) | 0.36 ^{ab} (0.28) | 0.13 ^b (0.09) |

Table 14.3: Results of descriptive statistics and inter-specific comparisons performed in the root and the root canal transformed variables. When the table is read in horizontal, the numbers with the same superscript represent that no statistical differences ($p < 0.05$) were observed between values. *The measurements of the CEJ plane were performed in the whole sample, not only in the subsample as the other measurements in *H. heidelbergensis* (n=14), *H. neanderthalensis* (n=8), *H. sapiens* (n=19). n/a: Not applicable.

| | <i>Homo sp.</i> (n=1) | <i>H. antecessor</i> (n=2) | <i>H. heidelbergensis</i> (n=7) | <i>H. neanderthalensis</i> (n=5) | <i>H. sapiens</i> (n=19) |
|----------------------|--------------------------|-------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|
| Sfpulroot/Sfroot | 0.13 (n/a) | n/a | 0.17 ^a (0.02) | 0.15 ^{ab} (0.03) | 0.19 ^a (0.04) |
| Volpulroot/Volroot | 0.03 (n/a) | n/a | 0.08 ^a (0.03) | 0.05 ^{ab} (0.02) | 0.04 ^b (0.01) |
| SfpulA/VolA | 0.15 (n/a) | n/a | 0.23 ^a (0.02) | 0.20 ^a (0.03) | 0.23 ^a (0.06) |
| VolpulA/VolA | 0.04 (n/a) | n/a | 0.08 ^a (0.03) | 0.06 ^{ab} (0.02) | 0.05 ^b (0.01) |
| SfpulB/VolB | 0.12 (n/a) | n/a | 0.17 ^a (0.03) | 0.15 ^{ab} (0.04) | 0.11 ^b (0.02) |
| VolpulB/VolB | 0.01 (n/a) | n/a | 0.07 ^a (0.04) | 0.04 ^{ab} (0.02) | 0.02 ^b (0.01) |
| SfpulC/VolC | 0.09 (n/a) | n/a | 0.13 ^a (0.06) | 0.10 ^{ab} (0.05) | 0.10 ^a (0.03) |
| VolpulC/VolC | 0.00 (n/a) | n/a | 0.05 ^a (0.04) | 0.02 ^{ab} (0.02) | 0.01 ^b (0.01) |
| AreapulpCEJ/AreaCEJ* | 0.11 (n/a) | 0.10 (0.04) | 0.08 ^a (0.02) | 0.09 ^a (0.04) | 0.07 ^b (0.02) |
| AreapulpMR/AreaMR | 0.018 (n/a) | n/a | 0.07 ^a (0.03) | 0.04 ^b (0.01) | 0.03 ^b (0.01) |
| AreapulpMA/AreaMA | 0.00 (n/a) | n/a | 0.06 ^a (0.04) | 0.02 ^{ab} (0.02) | 0.01 ^b (0.01) |

14.5. Inter-specific comparisons of transformed variables

As no significant intra-specific differences ($p < 0.05$) were found between categories of wear 2 and 3, inter-specific comparisons were performed without regard to wear category, with species as the grouping variable. When the transformed variables of *H. heidelbergensis* and *H. sapiens* were compared, significant differences were observed between all the variables except Sfpulroot/Sfroot, SfpulA/SfA and SfpulC/SfC. No significant differences were observed when comparing the transformed variables taken in *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis* with just one exception: AreapulpMR/areaMR. Significant differences were observed when comparing the transformed variables AreapulpCEJ/AreaCEJ and SfpulA/SfA in *H. sapiens* and *H. neanderthalensis*, the comparisons of the rest of the transformed variables didn't show any significant differences (Table 14.3). Most of the significant differences between *H. sapiens* and *H. heidelbergensis* were located in section B (Figure 14.7).

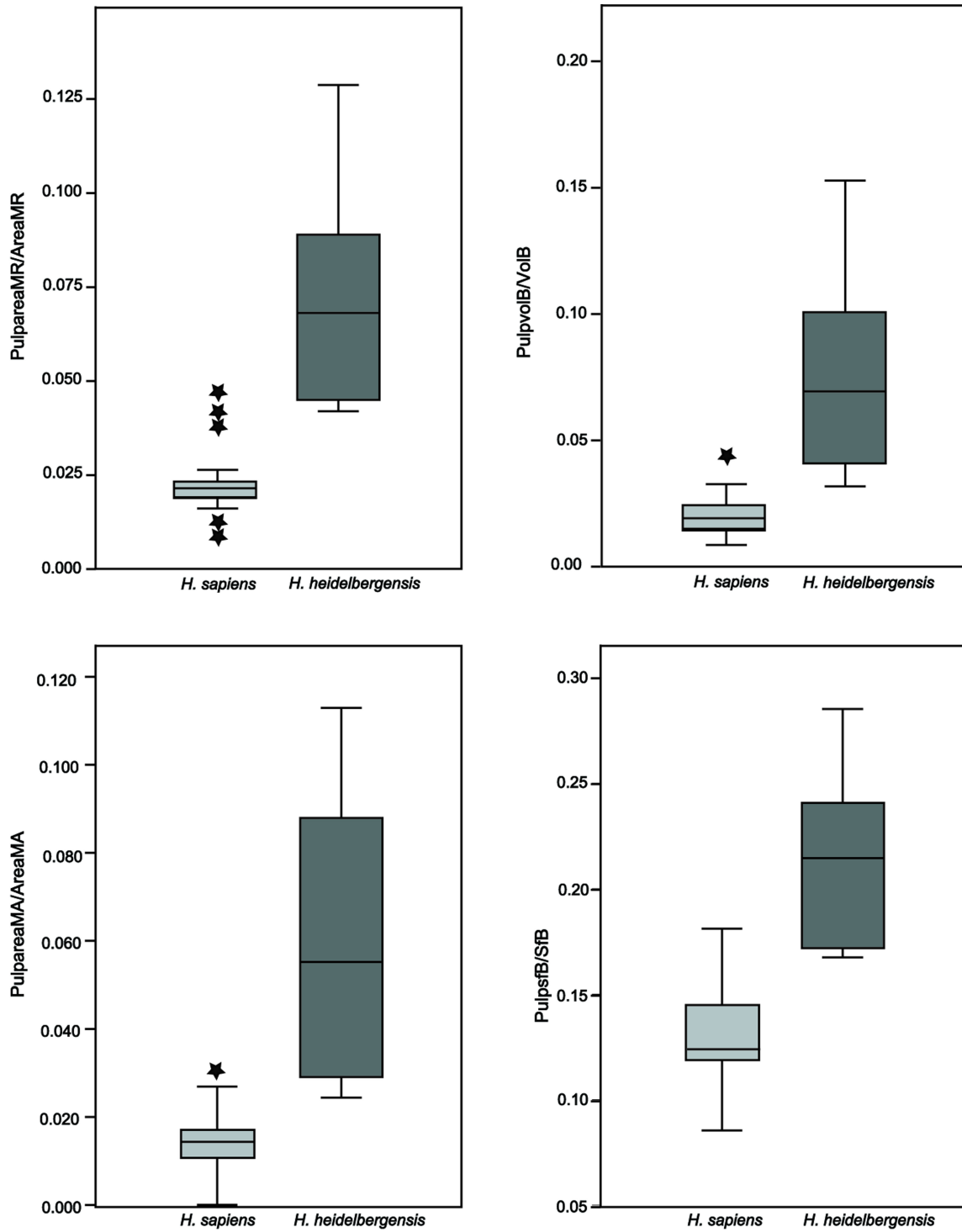


Figure 14.7: Box-plots showing inter-specific comparisons without separation by wear category in 3D section B. There is some overlap between the ratios $PulpareaMR/AreaMR$, $PulpvolC/VolC$, $PulpareaMA/AreaMA$ and $PulpstC/SfC$. The black stars represent the outliers.

15 Roots and pulp cavity of the mandible ATE9-1

Table 13.1 shows all teeth location and preservation state, the imaging method that has been used with each of them and a summary of the results of the internal and external morphological analyses.

The portion of the in situ preserved fragment of the **LI2** (Figure 15.1) is a single root without external bifurcation (1R). This root would be also classified as grade 0 of Tomes'root with no external visible groove. However, internally we observe a possible bifurcation. A buccal and a lingual canal can be observed at the coronal third of the root in the tomography. They could be the result of a bifurcation of the main canal or they could be two separate canals. The lower resolution of the CT prevents us from seeing whether the lingual canal continues to the apex, since it disappears of the image at the middle third of the root. The buccal canal shows a lingual bifurcation at the apex showing an oblique accessory canal (45 angle from the main canal towards the apex). The transverse sections of the root canals are circular over their entire length. The measurements of the LI2 root are contained in Table 15.1.

Table 15.1: *Measurements of the root of LP4 and LI2 from ATE9-1. Rvol = root volume. Rsf= root surface. Rpulpvol= root canal volume. Rpulpsf= root canal surface. Rlenght= root length.*

| | Rvol (mm ³) | Rsf (mm ²) | Rpulpvol (mm ³) | Rpulpsf (mm ²) | Rlenght (mm) |
|-----|-------------------------|------------------------|-----------------------------|----------------------------|--------------|
| LI2 | 336,42 | 445,37 | 6,97 | 52,24 | 16,42 |
| LP4 | 641,7 | 548,41 | 21,31 | 82,45 | 18,46 |

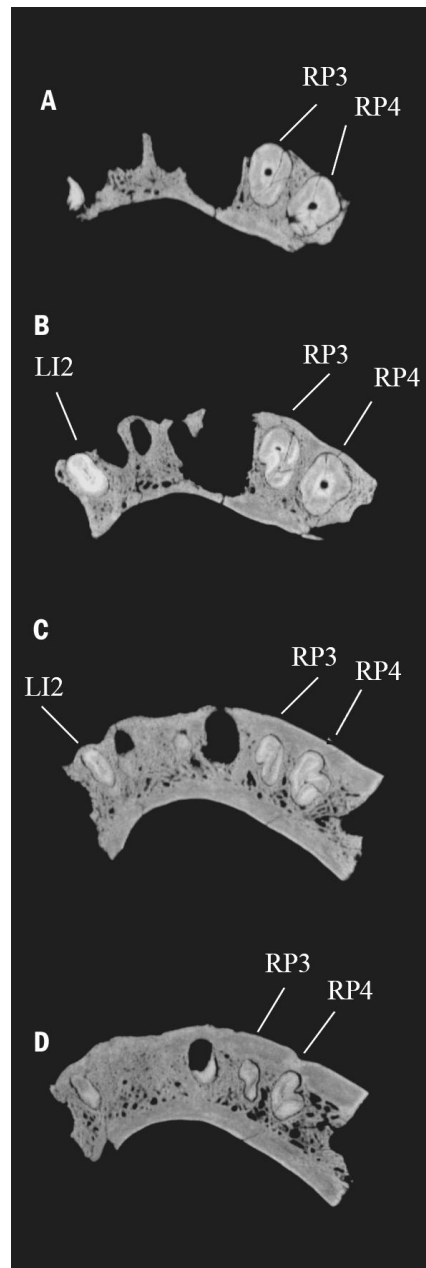


Figure 15.1: Consecutive high-resolution medical CT transverse cross-sections of ATE9-1 demonstrating root morphology of the *in situ* dentition: A. At the level of the cement-enamel junction (CEJ) B. One quarter of the distance from the CEJ to the root apex C. one half of the distance from the CEJ to the root apex D. Three-quarters of the distance to the root apex.

The **RI2** root (Figure 15.2) is single (1R), distally deviated in its apical third and without evident developmental grooves (grade 0 of Tomes'). However, the CT reveals two rounded depressions in the external mesial and distal surfaces at the apical third that delineate an eight-shape section. The main root canal follows the straight trajectory of the root. At the apex, the main canal is divided into a buccal and lingual canals. The lingual canal bifurcates at the apex into three canals. The buccal apical canal is the largest, so its foramen could be considered the main foramen of the tooth. The longitudinal section of the main root canal is convergent to the apex. The transverse cross-section of the upper third of the root canal shows a circular shape. The apical third of the pulp cavity shows an elliptical shape that continues to the bifurcation of the canal at the apex.

The poor preservation of the **LC** (Figure 15.3) prevents an accurate assessment

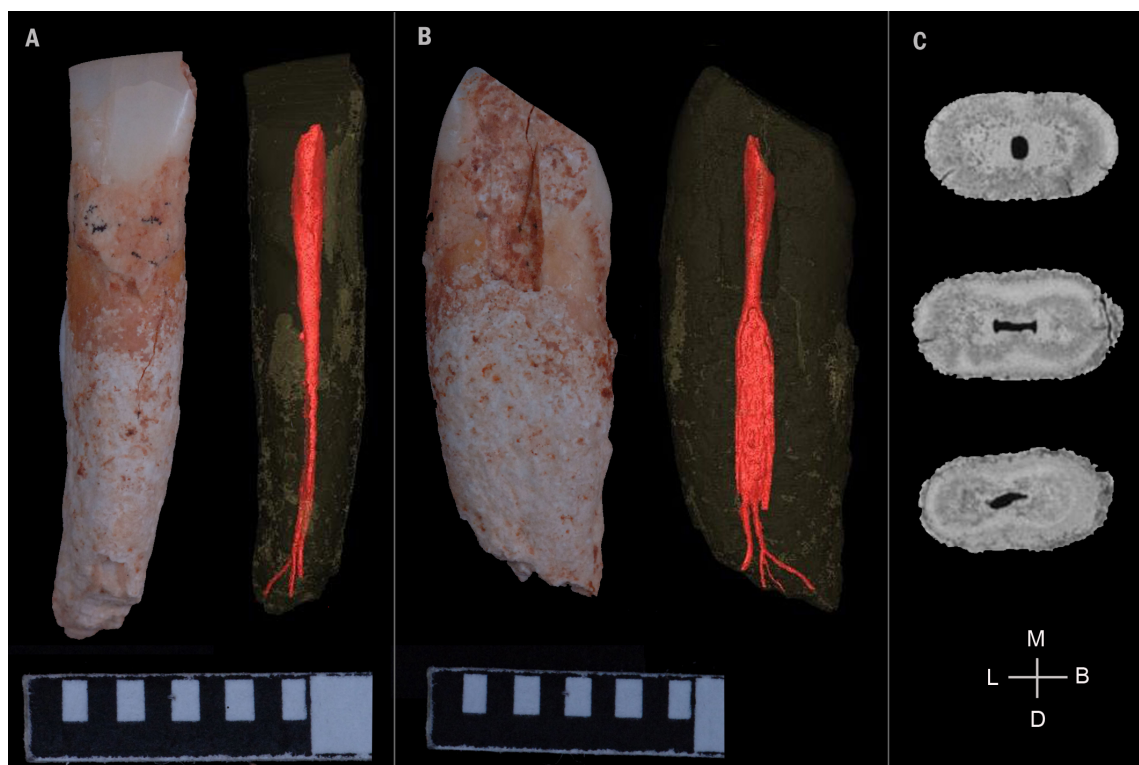


Figure 15.2: A. Buccal aspect of the RI2, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views B. Mesial aspect of the RI2, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views C. MicroCT crosssections of the roots of the RI2 at the cervical, mid-height, and apical thirds.

of its original external and internal morphology; only part of the middle third and the apical third of the root and the pulp cavity could be visualized and examined. On purely external analysis, this root would be classified as 1R. It shows two shallow developmental grooves in the mesial and distal surfaces of its apical third that delimitate a distobuccal and mesiolingual component (grade 1 of Tomes' root) and a slightly bifid tip. The CT transverse cross-sections of the external morphology of the root also show the developmental grooves. The mesiolingual radical is predominant at the apical third, and it is slightly deviated to mesial. Four root canals (following a bucco-lingual line) can be observed at the mid-third of the root. They could be accessory ramifications of a main canal, or this could be an indication that this canine had four separated canals. These four canals are converted into three canals as they get close to the root apex where a ramification of the root canals can be observed with no visible main canal or foramen. This tooth was classified in previous studies as a LP3^{235,236,237}. In this analysis, and in light of the CT and microCT information, a new classification is suggested.

The **RC** (Figure 15.4) root is single and mesiodistally compressed. Externally it would be classified as 1R. Below the excess of cement we can observe mesial and distal wide constrictions. The coronal half of the root is composed of a main canal with a circular transverse profile, which takes an elliptical shape just before dividing into four accessory canals. It displays a straight trajectory, following the shape of the root. The main canal divides into four smaller accessory canals that intertwine and end in a ramification of the root canals where no main canal can be identified. The longitudinal section of the main canal shows parallel walls.

²³⁵Carbonell 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, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.

²³⁶Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

²³⁷Martínón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.



Figure 15.3: A. Buccal aspect of the LC, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views B. Mesial aspect of the LC, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views C. MicroCT cross sections of the roots of the LC at the cervical, mid-height, and apical thirds.

Although there is a high degree of hypercementosis at the apical third of the root of the **LP3** (Figure 15.5), a light expression of a bifid tip could be observed. Only by the external analysis of the morphology of this root, it could have been classified as 1R. But looking at the internal and external morphologies it would be classified as a Tomes'root (2T). There is a moderately deep developmental groove in the distolingual surface that extends along two thirds of the total root length (grade 3 of Tomes'root). This groove delimitates externally a mesiobuccal and a distolingual radical. There is a main root canal which bifurcates from the middle third of the root, and from this point the pulp cavity is composed of buccal and lingual canals which remain separated until the apex. The canals follow the curve of the root, without a strong angulation. The apices of the root canals are curved, following the shape of the root. There are two blinded accessory canals that end their trajectories inside the tooth, in this case in the cement. These accessory canals start from the mesial and distal canals following an oblique trajectory with a 45 angle. The apical third of the root canal shows a ramification, no main canal can be identified. The apex is



Figure 15.4: A. Buccal aspect of the RC, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views B. Mesial aspect of the RC, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views C. MicroCT crosssections of the roots of the RC at the cervical, mid-height, and apical thirds.

full of foramina with similar diameters. The walls of the root canals in longitudinal section are parallel. A transverse cross-section of the root canals at a cervical level shows a circular shape. This tooth was previously classified as LC^{238,239,240}. In this analysis a new classification is suggested.

²³⁸Carbonell 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, Martín-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.

²³⁹Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

²⁴⁰Martín-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.



Figure 15.5: *A. Buccal aspect of the LP3, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views B. Mesial aspect of the LP3, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views C. MicroCT crosssections of the roots of the LP3 at the cervical, mid-height, and apical thirds.*

The external upper third of the transverse CT cross-section of the root of the **RP3** (Figure 15.1) is oval, with a slight mesiolingual indentation. A mesiobuccal and a distolingual radical are delimited externally by a moderately deep developmental groove in the mesiolingual surface that extends along two thirds of the total root length (grade 3 of Tomes'root). Internally, the main root canal is bifurcated at the coronal third in a mesiobuccal and distolingual ramifications that continue as two separated canals till the apex. The transverse sections of the root canals are circular along their whole length.

The root of the **LP4** (Figure 15.6) is relatively straight with a slight distal deviation. It presents a prismatic shape with four longitudinal external grooves (buccal, mesial, mesiolingual and distal) which start at the second third of the root and get more pronounced towards the apex. Due to the shallow developmental grooves observed in the root surface, we would classify this tooth as grade 1 of Tomes'root. The

generalized high level of hypercementosis present in the root of this tooth, as well as in the rest of ATE9-1 dentition²⁴¹ makes it very difficult to describe the external anatomy of the root. Despite the external demarcation of four radicals, internally there is a single main root canal with bifurcation at the apical third so we would classify the LP4 root as 2T. A large pulp chamber with marked constriction at the floor, where the root canal starts, can be visualized. At the apical third, the root canal is bifurcated and shows an apical ramification formed by a mesio-buccal and a disto-lingual canals that disappear and become multiple ramified collateral canals. At the apex, there is one foramen that could be distinguished from the others due to its larger diameter. It is located at the mesial part of the apex of the root, and it could be considered the main foramen of this root canal. The longitudinal section of the whole root canal is convergent towards the apex. In cross-section, the pulp chamber has a bucco-lingual ellipsoid shape. The transverse cross-section of the root canal is rounded. The measurements of the LP4 root are contained in Table 15.1.

At the external apical third of the root of the **RP4** (Figure 15.7) we can distinguish a mesiobuccal and a distolingual radicals separated by a deep distobuccal groove and a shallow mesiolingual one. The mesiobuccal cone is shorter and flexed. Despite the deep invagination at this level, the apex of this radical is fused to the distal radical. We could classify this root as grade 3 of Tomes' root due to the depth of the cleft. The transverse CT cross-sections reveal that in its external coronal third the root is prismatic with four slight indentations, one buccal, one distal, one mesiolingual and a shallower mesial one, similar to the left antimere. Attending to the CT images and the visual inspection, this root would be classified as 2T. Internally, the main canal is bifurcated into two canals at the apical third. A mesiobuccal and a lingual canal can be observed at the root apex. The cross-section of the root canal is circular throughout the whole length.

²⁴¹Martinón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

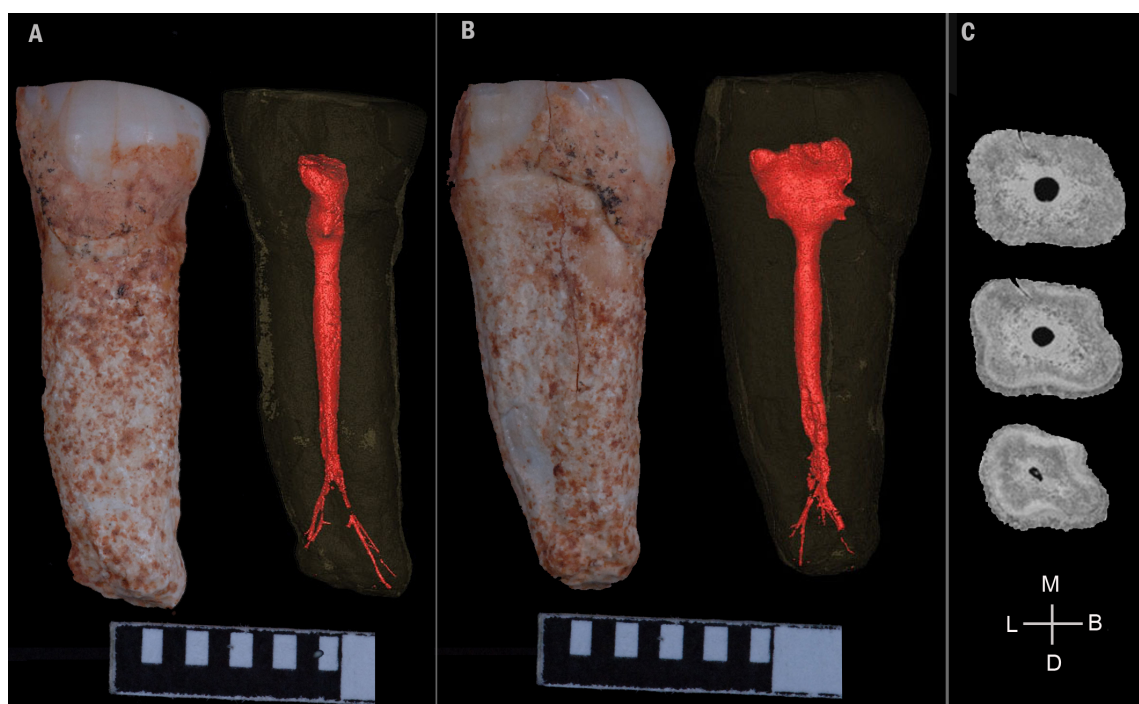


Figure 15.6: *A. Buccal aspect of the LP4, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views B. Mesial aspect of the LP4, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views C. MicroCT crosssections of the roots of the LP4 at the cervical, mid-height, and apical thirds.*



Figure 15.7: *Buccal and mesial aspects of RP4 (this picture was taken before the mandible was restored).*

Discussion

16 Roots And Root Canals Of Lower Second Permanent Premolars

The morphology of the roots and the root canals of the LP4s has been described in this study as particularly useful for taxonomic differentiation of Pleistocene hominins^{242,243}. The LP4s also show a higher morphological stability and lower variation in the external root and root canal morphology in comparison with the LP3^{244,245,246}. Furthermore, LP4s were the only tooth class available in all the hominin species analyzed. These were the main reasons why the LP4s were the tooth class chosen for this study.

16.1. Morphological descriptions, descriptive statistics and comparisons

It has been suggested that the variation in premolar root number may constitute a genetic polymorphism linked to phylogenetic differences in Plio-Pleistocene homi-

²⁴²Bailey SE, Lynch JM. 2005. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neanderthals and anatomically modern humans. *Am J Phys Anthropol* 126: 268-277.

²⁴³Martinón-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. *J Hum Evol* 50: 523-533.

²⁴⁴Sprinz R. 1953. The linking tooth: a rare anomaly of a mandibular premolar. *British Dent J* 95: 108- 109.

²⁴⁵Soares IJ, Goldberg F. 2002. *Endodoncia: técnicas y fundamentos*. Ed Panamericana.

²⁴⁶Cohen S. Hargreaves KM. 2008. *Pathways of the pulp*. Elsevier-Mosby.

nins^{247,248}. The primitive root form for LP4s found in *Australopithecus robustus* and African early *Homo*²⁴⁹ is 2R: M + D (mesial and distal roots with two differentiated canals in each root). This primitive condition presents at least two trends in root morphology. One trend seems to lead towards root reduction (1 R: one single root with a single canal), and the other to root elaboration also called 2R: M + D (mesial and distal roots with one root canal in each root). The LP4s of *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, and *H. antecessor* (with only few exceptions tackled below) showed derived root morphologies (1R) with regard to *Australopithecus robustus* and African early *Homo*²⁵⁰. In contrast, ATE9-1 and *H. antecessor* showed different degrees of Tomes' root leading to the complete separation of the roots in the apical third in the latter. It has been suggested that the Tomes' root in lower second premolars could represent a transitional morphology from a double rooted tooth to the derived form (1R) as the evolutionary consequence of a struggle to maintain a large root surface area in spite of a decrease in the number of roots²⁵¹. The roots and root canals of the two *H. antecessor* premolars from the Gran Dolina-TD6 sample used in this study were classified as 2R with MB+DL roots with two (at the coronal half) and three canals (at the apical third) by bifurcation of the MB plate-like root (although the latter cannot be confirmed in ATD6-125 as it is fractured in its distal end). This finding is coincident with the morphology already described by Bermúdez de Castro et al. (1999), which was suggested as possible unique derived condition to this species²⁵². Similarly, ATE9-1 canals present a similar type of bifurcation (2R: MB+DL) although closer to the apex.

Figure 16.1 is based in the mean values obtained for each segment and represents

²⁴⁷Abbott SA. 1984. A comparative study of tooth root morphology in the great apes, modern man and early hominids. Ph.D. dissertation. University of London.

²⁴⁸Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. J Anat 156: 107-139.

²⁴⁹Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. J Anat 156: 107-139.

²⁵⁰Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H.1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids.IV. Mandibular postcanine root morphology. J Anat 156: 107-139.

²⁵¹Shields ED. 2005. Mandibular Premolar and Second Molar Root Morphological Variation in Modern Humans: What Root Number Can Tell Us About Tooth Morphogenesis. Am J Phys Anthropol 128: 299-311.

²⁵²Bermúdez de Castro JM, Rosas A, Nicolás ME. 1999. Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). J Hum Evol 37: 523-566.

graphically the root canal morphologies observed in the studied hominin groups. Although some of the premolars analyzed from the modern human collection and the *H. neanderthalensis* collection, showed more than one root canal, they were all single rooted. In general, all the species with uniradicular premolars, showed some degree of apical convergence of the root canals at the longitudinal section of the root of the premolars (Table 14.2). In *H. sapiens*, there is a clear trend towards the convergence or narrowing of the root canals from the coronal to the apical third. However, in *H. neanderthalensis* and *H. heidelbergensis*, the convergence of the walls is small, particularly in the Sima de los Huesos sample where the walls are the most parallel of all the studied groups (Table 14.2). The similarities found between *H. heidelbergensis* from Sima de los Huesos and *H. neanderthalensis* would be in line with the similarities found in other dental traits^{253,254,255,256,257} and the proposed phylogenetic relationship between the Middle Peistocene fossils from Europe and Neandertals²⁵⁸. This morphology is more pronounced in our Sima de los Huesos sample than in *H. neanderthalensis*, and could be a reflection of a morphological particularity of this biological population.

All the specimens showed ellipsoid shapes in their pulp cavities at the CEJ plane with the exception of the *H. heidelbergensis* premolars, which had a circular shape. Following crown formation, epithelial cells continue to proliferate to the tooth apex and produce a tubular sheath known as Hertwig's epithelial root sheath (HERS) from which horizontal processes start to develop²⁵⁹. Root structure (single or multi-

²⁵³Bermúdez de Castro JM. 1987. Morfología comparada de los dientes humanos fósiles de Ibeas (Sierra de Atapuerca, Burgos). Estudios Geológicos 43, 309333.

²⁵⁴Bermúdez de Castro JM. 1988. Dental remains from Atapuerca/Ibeas (Spain) II. Morphology. J Hum Evol 17: 279-304.

²⁵⁵Bermúdez de Castro JM. 1993. The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations. J Hum Evol 24: 339-371.

²⁵⁶Martinón-Torres M. 2006. Evolución del aparato dental en homínidos: estudio de los dientes humanos del Pleistoceno de Sierra de Atapuerca, Burgos. Tesis doctoral. Universidad of Santiago de Compostela.

²⁵⁷Martinón-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. J Hum Evol 50: 523-533.

²⁵⁸Arzuaga JL, Martínez I, Gracia A, Lorenzo C. 1997b. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). J Hum Evol 33: 219-281.

²⁵⁹Kupczik K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and -late Pleistocene recent *Homo sapiens*. J Hum Evol 59: 525-41.

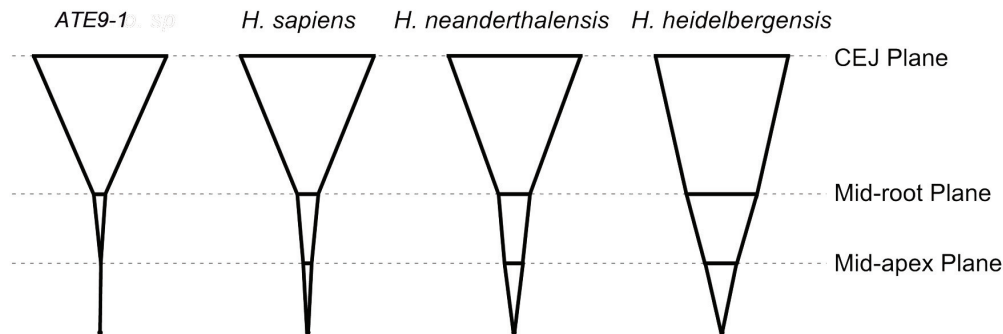


Figure 16.1: Schematic diagrams of the area of the radicular canal at the three planes of section recorded in this study; these data are based on the mean values recorded for each species. The width of the line at the top of each diagram represents the area of pulp in the CEJ plane of section; this has been standardized to be equal in all the species for the purposes of this diagram. The lines below the CEJ plane represent the area of the radicular canal at MR and MA planes relative to the area of pulp at the CEJ plane. Interspecies differences are apparent in the rate of convergence of the walls surrounding the radicular canals toward the root apex; *H. heidelbergensis* shows the most parallel walls of the pulp cavity.

rooted) is determined by the shape and folding of this sheath²⁶⁰. Deviations in the invagination process lead to variations in root morphologies and number^{261,262}. The lack of convergence of the root canal walls and the circular shape of the CEJ plane, together with the measurements of the root canal volume and surface presented in table 14.2, are traits related to the presence of very wide root canals in the *H. heidelbergensis* premolars. This might be related to the length of *H. heidelbergensis* roots, which were the longest on average of the entire sample (Table 14.2). As Kovacs (1971) stated, the length of the root depends on the rate at which the Hertwig's epithelial root sheath narrows²⁶³. The lack of convergence of the root canal walls in

²⁶⁰Kovacs I. 1971. A systematic description of dental roots. In: Dahlberg AA (Ed). Dental morphology and evolution. The University of Chicago Press, Chicago and London.

²⁶¹Wright T. 2007. The Molecular Control of and Clinical Variations in Root Formation. Cells Tissues Organs 186: 8693.

²⁶²Kupczik K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and -late Pleistocene recent *Homo sapiens*. J Hum Evol 59: 525-41.

²⁶³Kovacs I. 1971. A systematic description of dental roots. In: Dahlberg AA (Ed). Dental morphology and evolution. The University of Chicago Press, Chicago and London.

H. neanderthalensis and particularly in our Sima de los Huesos sample could be a consequence of the same mechanism that is responsible of the taurodontism typically observed in the molars of these groups^{264,265}. In taurodont molars, the invagination of the interradicular processes is delayed or disrupted and the furcation of the roots is displaced towards the apex, resulting in an enlarged pulp cavity and lack of constriction²⁶⁶. The same process might be reflected in the LP4 of these two groups. Regarding ATE9-1, its narrower root canal in comparison to that of *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis* (Figures 14.6 and 16.1) may be reflecting that a root canal convergent to the apex is the primitive condition. However, we cannot discard that the morphology of ATE9-1 root canal could be the result of post-mortem deposited matrix and secondary dentine that is physiologically deposited through the life of the subjects²⁶⁷. The small diameter of the canal could be also explained by pulp canal obliteration (also called calcific metamorphosis). This condition is characterized by the deposition of hard tissue within the root canal space. The pulp canal obliteration is sequelae of tooth trauma which is developed more often in teeth following concussion and subluxation injuries²⁶⁸. The mechanism of canal obliteration is still unknown, it could be related to damage to the neurovascular supply of the pulp at the time of injury^{269,270}. Indeed, as Martínón-Torres et al., 2011 suggest, Sima del Elefante mandible to which this tooth belongs to, present several pathological signs related to heavy and even traumatic masticatory habits²⁷¹. More specimens are nee-

²⁶⁴Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Sarmiento S, Lozano M. 2003. Gran Dolina-TD6 versus Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of discontinuity in the European Pleistocene populations? *J Archaeol Sci* 30: 1421-1428.

²⁶⁵Kupczik K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and -late Pleistocene recent *Homo sapiens*. *J Hum Evol* 59: 525-41.

²⁶⁶Jaspers MT, Witkop C. 1980. Taurodontism, an isolated trait associated with syndromes and X-chromosomal aneuploidy. *Am J Hum Genet* 32: 396-413.

²⁶⁷Benzer S. 1948. The development and morphology of physiological secondary dentin. *J Dent Res* 27: 640-646.

²⁶⁸Oginni AO, Adekoya-Sofowora CA. 2007. Pulpal sequelae after trauma to anterior teeth among adult Nigerian dental patients. *BMC Oral Health* 7: 115.

²⁶⁹Yaacob HB, Hamid JA. 1986. Pulpal calcification in primary teeth: a light microscopy study. *J Pedod* 10: 25464.

²⁷⁰Robertson A. 1998. A retrospective evaluation of patients with uncomplicated crown fractures and luxation injuries. *Dent Traumatol* 14: 24556.

²⁷¹Martínón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleo-

ded in order to establish the polarity of this trait. The Sima de los Huesos and San Pablo lower second premolar roots and root canals revealed a clear morphological homogeneity. The Sima de los Huesos premolars have a single root, with a single and wide root canal without ramifications. They all show a circular external and internal CEJ planes and a slight apical convergence. Previous studies^{272,273,274,275,276,277} have shown that there is a correlation between biological distances and dental morphology and that this relationship can be used to determine the degree of relatedness among populations. All the human fossils from the Sima de los Huesos site were recovered from the same breccia unit, which consisted of clay-supported bones, blocks and clasts. The relative morphological homogeneity of the *H. heidelbergensis* LP4 in both roots and root canals and the fact that all the individuals were deposited during the same sedimentation episode²⁷⁸ supports the notion that they belong to the same biological population^{279,280,281}.

The roots of the *H. neanderthalensis* premolars are shorter and wider on average than those of *H. heidelbergensis* which were the longest on average of the whole

pathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

²⁷²Dahlberg A. 1951. The dentition of the American Indian. in *Papers on the Physical Anthropology of the American Indian*. New York: Viking Fund.

²⁷³Sofaer JA, Niswander JD, Maclean CJ, Workman PL. 1972. Population studies on southwestern Indian tribes. V. Tooth morphology as an indicator of biological distance. *Am J Phys Anthropol* 37: 357-366.

²⁷⁴Turner CG II. 1986. Dendrochronological separation estimates for Pacific Rim populations. *Science* 23 1140-1142.

²⁷⁵Turner CG II. 1989. Late Pleistocene and Holocene population history of East Asia based on dental variation. *Am J Phys Anthropol* 73: 305-321.

²⁷⁶Turner CG II. 1990. Major Features of Sundadonty and Sinodonty, including Suggestions about East Asian Microevolution, Population History, and Late Pleistocene Relationships with Australian Aborigines. *Am Phys Anthropol* 82: 295-317.

²⁷⁷Griffin M. 1993. *Morphological Variation of the Late Precontact and Contact Period Gualpe*. Ph.D. dissertation. Purdue University.

²⁷⁸Bischoff JL, Fitzpatrick JA, León L, Arsuaga JL, Falgueres C, Bahain JJ, Bullen T. 1997. Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *J Hum Evol* 33: 129-154.

²⁷⁹Arsuaga JL, Carretero JM, Gracia A, Martínez I. 1990. Taphonomical analysis of the human sample from the sima de los huesos middle pleistocene site (Atapuerca/Ibeas Spain). *Hum Evol* 39: 179-185.

²⁸⁰Bermúdez de Castro JM. 1993. The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations. *J Hum Evol* 24: 339-371.

²⁸¹Rosas A. 1992. *Ontogenia y filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles de Atapuerca*. PhD dissertation. Universidad Complutense, Madrid.

sample (Table 14.2). This is the reason why although *H. heidelbergensis* showed a higher average root volume, the areas of the planes of the root and the external root surface were higher on average in *H. neanderthalensis*.

The lack of significant differences observed between the measurements taken in *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis* supports the theory of a close phylogenetic relationship between the hominins of Atapuerca-Sima de los Huesos and the late Pleistocene classic Neanderthals^{282,283,284,285,286,287}.

16.2. Intra and Inter-specific comparisons

In this study, the LP4s analyzed were divided by category of wear and comparisons of different wear categories of the same species were performed to test the effect of the tooth's functional age and the secondary dentine deposition on the shape and volume of the root canals during time. Dentine constitutes the bulk of the tooth, it conforms the main part of its volume^{288,289}. The dentine and the pulp have a common embryological origin (ectomesenchymal) and they form a structural and functional unit, the dentino-pulp complex²⁹⁰. Dentine and pulp are considered as one

²⁸²Arsuaga 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.

²⁸³Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Lorenzo C. 1997b. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). *J Hum Evol* 33: 219-281.

²⁸⁴Bermúdez de Castro JM. 1993. The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations. *J Hum Evol* 24: 339-371.

²⁸⁵Martinón-Torres M. 2006. Evolución del aparato dental en homínidos: estudio de los dientes humanos del Pleistoceno de Sierra de Atapuerca, Burgos. Tesis doctoral. Universidad of Santiago de Compostela.

²⁸⁶Gómez-Robles A, Martinón-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 on hominins, with special attention to Pleistocene *Homo*. *J Hum Evol* 55: 627-638.

²⁸⁷Martinón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

²⁸⁸Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

²⁸⁹Nanci A. 2003. Ten Cates oral histology: development, histology and function. Ed. Mosby.

²⁹⁰Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

structure: when dentine grows, the pulp cavity gets smaller. This makes it impossible to ignore the effects of the secondary dentine growth when studying the pulp cavity. Primary dentine is deposited from the start of dentinogenesis until the root apex is closed and it constitutes the major part of the whole dentine delimiting the pulp cavity of the teeth²⁹¹. Secondary dentine is deposited at a lower rate than primary dentine and its production is continuous during the complete life of the tooth. After the completion of the root apex, the secondary dentine is deposited in the walls of the pulp cavity producing a reduction of this structure^{292,293}. Secondary dentine has a tubular structure, although less regular, is for the most part continuous with that of the primary dentine. The ratio of mineral to organic material is the same as for primary dentine²⁹⁴. This could be the reasons why the limit between the two types of dentine could not be observed in the microCT images of our study.

The category of wear has been related to the functional age of the tooth in this study. The category of wear is related with the time that the tooth has been into occlusion, this event is related to the closure of the root apex and the beginning of the deposition of the secondary dentine. When a category of wear higher than 1 is present, it can be concluded that some degree of secondary dentine deposition has to be present, and the impact or lack of impact of this factor had to be tested before taking the measurements of the root canals by the intra-specific analyses. The significant intra-specific differences found when comparing categories of wear 2 and 3 with category 4 in *H. sapiens* showed that the deposition of the secondary dentine with time had important effects in the shape and measurements of the root canals in modern humans. This fact shows that comparisons of the root canals of teeth with a category of wear higher than 3 are not reliable for taxonomical purposes, this is the reason why it was decided to exclude from the inter-specific analyses the premolars with category of wear higher than 3. The significant differences in the measurements of premolars with category of wear 4 were mainly observed in section A, the closest to the pulp chamber, which could suggest that this section is more affected than the

²⁹¹Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana.

²⁹²Prapanpoch S, Cottone JA. 1992. Morphometric analysis of the dental pulp chamber as a method of age determination in humans. *Am J Forensic Med Pathol* 13: 50-55.

²⁹³Solheim T. 1993. A new method for dental age estimation in adults. *Forensic Sci Int* 59: 137-47.

²⁹⁴Nanci A. 2003. *Ten Cates oral histology: development, histology and function*. Ed. Mosby.

apical sections by the continuous deposition of secondary dentine on the pulp cavity walls.

As no significant differences were observed between categories of wear 2 and 3 in any of the intra-specific comparisons (*H. sapiens* and *H. heidelbergensis*), the teeth were not separated by category of wear for latter inter-specific comparisons. The analysis of the results presented in this study shows that the method proposed here could be valid for a taxonomic differentiation between *H. sapiens* and *H. heidelbergensis* looking just at the root of LP4s with a wear category lower than four²⁹⁵. The proportions between all the 2D and 3D measurements of the root and the root canals of section B and the planes defining it (Figure 12.3) showed significant differences when comparing LP4s of *H. sapiens* and *H. heidelbergensis* (Table 14.3), Figure 14.7). These results suggest that Section B, located between the MR plane and the MA plane could represent an important taxonomic indicator. Only by taking measurements of this segment, it would be possible to make a taxonomic differentiation between *H. sapiens* and *H. heidelbergensis*. Future studies with larger samples and different tooth positions will be needed to corroborate this finding.

The root measurements taken from the ATE9-1 specimen were not included in the discussion of the results of the measurement comparisons due to the small sample available (only one specimen) and the high degree of hypercementosis observed at the apical thirds of the root that would have distorted the results²⁹⁶. No hypercementosis was observed in the rest of the premolar's roots.

In summary, it has been found that the root morphologies identified in the *H. antecessor* sample from Gran Dolina-TD6 (2R: MB+DL with at least two [MB and DL] in ATD6-125 and three [B+M+DL] canals in ATD6-4) and the ATE9-1 specimen from Sima del Elefante (2T with a MB and DL canal) could suggest transitional root morphologies from the primitive conformations found in *Australopithecus robustus* and African early *Homo* (2R: M+B with two root canals in each root) to the derived condition of later *Homo* species (1R). *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis*

²⁹⁵Molnar S. 1971. Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *Am J Phys Anthropol* 34: 175-190.

²⁹⁶Martinón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

premolars showed small convergence of their root canals, but this tendency was highly marked in *H. heidelbergensis* premolars with very parallel walls, which could be a reflection of a morphological particularity of its biological population which showed very characteristic features in its root canals. Apart from the minimal apical convergence of the root canal walls, all the Sima de los Huesos specimens showed a circular shape of the pulp canal at the CEJ plane, whereas in the remaining groups the section was ellipsoid. These features correspond to long roots and wide root canals and could be related to the taurodontism observed in *H. heidelbergensis* molars. The morphological analyses of the root canals showed an important homogeneity in the Sima de los Huesos sample supporting the fact that they represent the same biological population. This study was performed with small sample sizes and one tooth position to test the validity of the method proposed, future studies with larger sample sizes and different tooth positions will be needed to corroborate these findings. In addition, our analysis found that tooth wear categories should be considered when measuring the root canals, as it creates significant intra-specific differences with wear categories higher than three. We have demonstrated that the method presented is valid for a taxonomic differentiation of *H. heidelbergensis* and *H. sapiens* by measuring a small and specific section of the root. This finding could be useful in making or supporting taxonomic assessments of teeth with broken crowns. Future studies with larger samples and different tooth positions will be needed to corroborate these findings.

17 Roots and the root canals of ATE9-1

The root surfaces of all of the teeth in ATE9-1 exhibit an irregular thickening and rough surface due to abnormal cementum deposition particularly affecting the apical third²⁹⁷. The excessive proliferation of cementum beyond the physiologic limits of the tooth is called hypercementosis^{298,299,300} and leads to the abnormal thickness of the root, predominantly near the apex which becomes rounder in shape³⁰¹. The generalized hypercementosis observed in ATE9-1 prevents a proper assessment of the root external morphology and obliges to be cautious when recording measurements.

²⁹⁷Martinón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

²⁹⁸Weinberger A. 1954. The clinical significance of hypercementosis. *Oral Surg Oral Med Oral Pathol* 7: 79-87.

²⁹⁹Hillson S. 2008. Dental Pathology. In: Katzenberg MA, Saunders SR. (Eds.), *Biological anthropology of the Human Skeleton*. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey.

³⁰⁰Leider AS, Garbarino VE. 1987. Generalized hypercementosis. *Oral Surgery Oral Med Oral Pathol* 63: 375-380.

³⁰¹Pinheiro BC, Pinheiro TN, Alvarez-Capellozza AL, Consolaro A. 2008. A Scannig Electron Microscopic Study Of Hypercementosis. *J appl oral sci* 16: 380- 384.

In previous assessments of the Sima del Elefante mandible^{302,303,304}, a different classification of the mandibular teeth was suggested. LC (in this study) was identified as a LP3, and vice-versa. After the analysis of the morphology of the roots and the root canals of ATE9-1 the classification of the teeth was reconsidered due to several reasons. Thanks to the acquisition of CT transversal sections of the tooth it was possible to assess that the buccal surface of the preserved crown of the LP3 (Figure 15.5-C) was too rounded to be a canine. Buccal surfaces in lower premolars tend to be more semicircular^{305,306,307}, as it is the case of the root fragment designated as a LP3 in this study (Figure 15.5-C) and that it is similar to the buccal outline of the LP4 (Figure 15.6-C). With this new classification, the transversal sections of the LP3 (Figure 15.5-C) and the RP3 (Figure 15.1) are highly coincident. This fact discards previous statements about strong asymmetry between antimeres³⁰⁸. Although LC would still present a grade 1 of Tomes' root while this trait is absent in the RC. Interestingly, the root morphology of ATE9-1 P3s is now identical to the root morphology described for *H. antecessor* P3s, and that was suggested as possibly apomorphic for this species³⁰⁹.

³⁰²Carbonell 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, Martín-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergés JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rossell J, Arsuaga JL. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.

³⁰³Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

³⁰⁴Martín-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

³⁰⁵Diamond M. 1962. *Anatomía Dental*. Ed. Uthea. Pgs 62-129

³⁰⁶Woelfel J, Scheid R. 2002. *Dental anatomy: its relevance to dentistry*. Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.

³⁰⁷Riojas MT. 2006. *Anatomía Dental*. Ed Manual Moderno. Pgs 31-109.

³⁰⁸Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.

³⁰⁹Bermúdez de Castro JM, Rosas A, Nicolás ME. 1999. Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37: 523-566.

The existence of an abscess in the LC alveolus³¹⁰ has remodelled the distal wall of the socket, creating a space between the tooth and the socket and making relatively good fitting of both pieces in the same socket. Finally, and under this new possibility, we have noted that there is a good fitting between the mesial interproximal facet of the LP4 and the small preserved portion of the distal interproximal facet of the LP3.

ATE9-1 roots present relatively complex external and internal root systems. There is neither a general nor straightforward correspondence between the external root morphology and the root canal's morphology. From the early studies of Hess and Zürcher (1925)³¹¹ on modern human samples, the anatomical complexity of root canals is becoming increasingly documented^{312,313,314}. It is known that a root with a single conical canal with a single apical foramen is not the typical morphology rather it is exception^{315,316}. The frequency of multiple foramina, accessory canals and other anatomical variations in root canals demonstrates that such morphology is so frequent that it must be considered the normal anatomical condition³¹⁷. With a normal degree of variability, particularly in "minor variants" such as the number of foramina or the accessory canals, most teeth are expected to show a somewhat consistent pattern in their root canal morphologies³¹⁸. Looking at the teeth of ATE9-1, we can see examples of a high morphological degree of internal-external variation with lack of concordance between the number of radicals and root canals (see Table 13.1). This is the case of LI2 (1R with two separated canals from the coronal third, see Figure 15.1, LP3 (2T that shows two clearly separated canals from the coronal third, see

³¹⁰Martinón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

³¹¹Hess W, and Zürcher E. 1925. *The anatomy of the root canals of the teeth of the permanent and deciduous dentitions.* William Wood and Co, New York.

³¹²Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2007a. The root and root canal morphology of the human mandibular second premolar: a literature review. *J Endod* 33: 1031-7.

³¹³Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2007a. The root and root canal morphology of the human mandibular second premolar: a literature review. *J Endod* 33: 1031-7.

³¹⁴Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2007b. The root and root canal morphology of the human mandibular first premolar: a literature review. *J Endod* 33: 509-16.

³¹⁵Cohen S, Burns RC. 2002. *Pathways of the pulp.* Mosby, St Louis.

³¹⁶Vertucci FJ. 2005. Root canal morphology and its relationship to endodontic procedures. *Endodontic topics* 10: 3-29.

³¹⁷Cohen S, Burns RC. 2002. *Pathways of the pulp.* Mosby, St Louis.

³¹⁸Tronstad L. 1993. *Endodoncia clínica.* Masson-Salvat, México.

Figure 15.5 and RP3 (2T with two clearly separated canal from the coronal third, see Figure 15.1.

The external surfaces of the roots are affected by the environmental and individual's life conditions. The generalized hypercementosis of all the ATE9-1 teeth has been related to excessive movement of the tooth within the socket in a first stage and/or to a high compensatory eruption rate due to a lack of proper opposing teeth³¹⁹. Nevertheless, the root canals are more stable and not so affected by external factors. This is why, in our opinion, the morphology of the root canals is more reliable in this case and complementary to the external root morphology, especially in the case of ATE9-1 where a high degree of hypercementosis is present.

In summary, it has been demonstrated that in cases where a high degree of destruction and hypercementosis are present in a fossil, the apparent external morphology of the roots can be highly confusing. In these cases, tomographic and microtomographic techniques are fundamental to get a sound idea of the external and internal morphology of the teeth and to get an important amount of biological information that otherwise would have been unavailable. A new classification of two of the ATE9-1 teeth was performed relying on the tomographic and microtomographic images and the analysis of the original fossil. Classically, we have relied on the external identification of roots and radicals to characterize hominins and assess their phylogenetic proximity/distance (e.g., Scott and Turner, 1997; Irish and Guatelli-Steinberg, 2003). In this study it has been demonstrated that the internal root anatomy could be used as a complementary source of biological information.

³¹⁹Martinón-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.

Conclusions

1. The root morphologies identified in the lower second premolars of the *H. antecessor* sample from Gran Dolina-TD6 and the ATE9-1 specimen from Sima del Elefante could suggest transitional root morphologies from the primitive conformations found in *Australopithecus robustus* and African early *Homo* to the derived condition of later *Homo* species.
2. In the lower second premolars of *H. sapiens*, there is a clear trend towards the convergence or narrowing of the root canals from the coronal to the apical third. However, in *H. neanderthalensis* and *H. heidelbergensis*, the convergence of the walls is small, particularly in the Sima de los Huesos sample where the walls are the most parallel of all the studied groups.
3. The morphological similarities found in *H. heidelbergensis* from Sima de los Huesos and *H. neanderthalensis* lower second premolar roots and root canals would be in line with the similarities found in other dental traits and the proposed phylogenetic relationship between the Middle Peistocene fossils from Europe and Neandertals. This morphology is more pronounced in our Sima de los Huesos sample than in *H. neanderthalensis*, it constitutes a reflection of a morphological particularity of this biological population.
4. The lack of significant differences observed between the measurements taken in *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis* lower second premolar roots and root canals supports the theory of a close phylogenetic relationship between the hominins of Atapuerca-Sima de los Huesos and the late Pleistocene classic Neanderthals.
5. ATE9-1 roots present a high degree of hypercementosis, the traditional visual analysis of the root morphology could be highly confusing. The morphology of the root canals and the analysis of the external morphology by means of microtomography are necessary in this case.
6. ATE9-1 roots present relatively complex external and internal root systems. Looking at the teeth of ATE9-1. Cases of a high morphological degree of internal-external variation with lack of concordance between the number of radicals and root canals can be observed.

Apéndices

18 Publicación 1

Título: Three-Dimensional Evaluation of Root Canal Morphology in Lower Second Premolars of Early and Middle Pleistocene Human Populations From Atapuerca (Burgos, Spain)
Revista: American Journal of Physical Anthropology
Estado: Publicado Online

Three-Dimensional Evaluation of Root Canal Morphology in Lower Second Premolars of Early and Middle Pleistocene Human Populations From Atapuerca (Burgos, Spain)

Leyre Prado-Simón,^{1,2*} María Martínón-Torres,¹ Pilar Baca,² Anthony J. Olejniczak,¹ Aida Gómez-Robles,³ María Lapresa,¹ Juan Luis Arsuaga,⁴ and José María Bermúdez de Castro¹

¹Dental Anthropology Group, National Research Centre on Human Evolution (CENIEH), Burgos, Spain

²Stomatology Department, Dentistry Faculty, University of Granada, Spain

³Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research, Altenburg, Austria

⁴Centro Mixto UCM-ISCIH de Evolución y Comportamientos Humanos, Madrid, Spain

KEY WORDS root canal; microtomography; hominin taxonomy; LP4; Atapuerca

ABSTRACT The aim of this study is to describe the morphology of the roots and root canals of permanent lower second premolars (LP4s) with fully developed roots of five hominin groups: *Homo* sp. (ATE9-1 specimen) from Atapuerca-Sima del Elefante locality, *H. antecessor* (ATD6-4 and ATD6-125) from Atapuerca-Gran Dolina TD6 locality, *H. heidelbergensis* from Atapuerca-Sima de los Huesos locality, *H. neanderthalensis* from Krapina, Regourdou, and Abri Bourgeois-Delaunay localities, and two contemporary *H. sapiens* groups. The teeth were scanned by means of microtomography. The roots were divided into three virtual segments by three planes: cemento-enamel junction (CEJ), mid-root (MR), and mid-apex (MA). Volumetric and planar direct measurements of the whole teeth and each segment were taken. Descriptive statistical analyses and nonparametric Mann-Whitney

test were performed to test for significant differences ($P < 0.025$) between groups. ATE9-1 and Gran Dolina-TD6 fossils present intricate radicular complexes that might be transitional between the morphologies of *Australopithecus robustus* and African early *Homo*. In *H. neanderthalensis* and *H. heidelbergensis*, the root canals are wide, with small apical convergence. This trait is particularly pronounced in the Sima de los Huesos sample which may reflect a particularity of this population. Our study demonstrates the potential of hominin roots and root canals as untapped sources of taxonomic information when the tooth crown is fragmented. Future studies, including more fossil specimens and species will shed light in the polarity of the morphologies observed. *Am J Phys Anthropol* 000:000–000, 2012. © 2012 Wiley Periodicals, Inc.

Due to their durability relative to other hard tissues, dental elements have a greater chance of fossilizing. Teeth therefore constitute the majority of fossil hominid collections (e.g., Hillson, 1996). The development, thickness, and external morphological details of hominoid and hominin teeth have been extensively studied over the last century. Our understanding of the diet, life history, and phylogenetic relationships of fossil hominin species has been largely based on studies quantifying enamel thickness (e.g., Kay, 1981; Martin, 1985), tooth micro-wear and microtexture (e.g., Scott et al., 2005), enamel-dentine junction shape (e.g., Korenhof, 1961; Skinner et al., 2008, 2009; Bailey et al., 2011), tooth roots (e.g., Abbot, 1984; Wood et al., 1988; Kupczik and Hublin, 2010) and the incremental development of these dental tissues (e.g., Dean et al., 2001; Lacruz and Bromage, 2006; Smith et al., 2007).

The space inside the dentine containing the pulp (vascular and nervous tissues) is known as the pulp cavity, while the canals of the pulp cavity that are inside the roots are known as the root canals. This system serves as a conduit for the vascular and nervous tissues (Wright, 2007), and its contour reflects, in general, the external contour of the tooth (Cohen and Hargreaves, 2008). The pulp cavity has received little attention in paleoanthropology. Although some aspects of morphology

related to the morphology of this internal space (e.g., taurodontism) are often discussed (e.g., Harvati et al., 2003; Rosas et al., 2006), and some studies of the three-dimensional hominin pulp cavity proportions have been performed (e.g., Bayle et al., 2009a,b, 2010; Kupczik and Hublin, 2010), the pulp cavity has been largely overlooked by paleoanthropological scholars. In paleoanthropological studies, the main reason for the analysis of the pulp cavity has been the assessment of taurodontism (e.g., Trinkaus, 1978; Harvati et al., 2003; Rosas et al.,

Grant sponsors: Atapuerca Foundation and the Spanish Ministry of Science and Innovation (Project number: CGL2009-12703-C03-01, 02, and 03) and Junta de Castilla y León (Proyecto Grupo de Excelencia GR249).

*Correspondence to: Leyre Prado Simón, Dental Anthropology Group, National Research Centre on Human Evolution (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca s/n, 09002 Burgos, Spain.
E-mail: leyreprs@gmail.com

Received 20 October 2010; accepted 14 December 2011

DOI 10.1002/ajpa.22015

Published online in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).

TABLE 1. Hominin lower second premolar with completely developed roots

| Species | Origin | Sample | <i>n</i> | Wear (Molnar, 1971) |
|----------------------------|--------------------------|---|----------|---------------------|
| <i>Homo</i> sp. | Sima del Elefante | Total ^a | 1 | 4 (<i>n</i> = 1) |
| <i>H. antecessor</i> | Gran Dolina TD6 | Total ^a | 2 | 1 (<i>n</i> = 2) |
| <i>H. heidelbergensis</i> | Sima de los Huesos | Total ^a | 14 | 2 (<i>n</i> = 7) |
| | | Subsample ^b | 7 | 3 (<i>n</i> = 7) |
| | | | | 2 (<i>n</i> = 4) |
| <i>H. neanderthalensis</i> | Krapina | Total ^a | 5 | 3 (<i>n</i> = 3) |
| | | | | 2 (<i>n</i> = 4) |
| | | | | 3 (<i>n</i> = 1) |
| | | Subsample ^b | 2 | 2 (<i>n</i> = 2) |
| | Regourdou | Total ^a and Subsample ^b | 1 | 2 (<i>n</i> = 1) |
| | Bourgeois-Delaunay | Total ^a and Subsample ^b | 2 | 2 (<i>n</i> = 2) |
| <i>H. sapiens</i> | San Pablo collection | Total ^a and Subsample ^b | 18 | 2 (<i>n</i> = 11) |
| | | | | 3 (<i>n</i> = 4) |
| | | | | 4 (<i>n</i> = 3) |
| | CENIEH dental collection | Total ^a and Subsample ^b | 5 | 2 (<i>n</i> = 3) |
| | | | | 3 (<i>n</i> = 1) |
| | | | | 4 (<i>n</i> = 1) |

^a The total sample was composed by all the hominin premolars with completely developed roots.

^b The subsample was formed by premolars with roots in perfect state of preservation (with no cracks or imperfections). This sample was used for the whole root quantitative measurements.

2006). It is still unknown whether quantification of the shape and size of this internal space is useful for hominin taxonomy.

The morphology of mandibular premolars has been proved to be taxonomically diagnostic among hominin taxa (Ludwig, 1957; Patte, 1962; Biggerstaff, 1969; Wood and Uytterschaut, 1987; Uytterschaut and Wood, 1989; Bailey, 2002a,b; Bailey and Lynch, 2005; Martín-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2008). In particular, the morphology of the lower second premolar (LP4) has been described as useful for taxonomic differentiation of Pleistocene hominins (e.g., Bailey and Lynch, 2005; Martín-Torres et al., 2006). LP4s have been chosen for this study because of their higher morphological stability and lower variation in the external root and root canal morphology in comparison with the LP3 (e.g., Sprinz, 1953; Soares and Goldberg, 2002; Cohen and Hargreaves, 2008). Furthermore, LP4s were the only tooth class available in all the hominin species analyzed and will potentially allow us to identify morphological trends among related lineages.

The unique ability of microcomputed tomography (micro-CT) to accurately visualize internal dental structures through the nondestructive production of virtual planes of sections and three-dimensional renderings facilitates the preservation of valuable fossil and museum collections that are otherwise unavailable for destructive sampling (e.g., Kono, 2004; Tafforeau, 2004; Olejniczak and Grine, 2006).

The aim of the present study is to describe the morphology of the roots and root canal system of lower permanent second premolars (LP4) of some fossil and modern specimens such as the Atapuerca-Sima del Elefante specimen attributed to *Homo* sp., some specimens recovered from the Gran Dolina-TD6 level of Atapuerca assigned to *H. antecessor*, several LP4s from the Sima de los Huesos (SH) site (Sierra de Atapuerca) assigned to *H. heidelbergensis*, a sample of *H. neanderthalensis* specimens recovered from different European localities and a sample of modern *H. sapiens*, using an accurate and nondestructive method based on microtomographic imaging and investigate possible taxonomic features. If the roots and root canals of LP4s prove to have species-specific morphological features that could be used as

taxonomic indicators, future studies should address the reconstruction and comparison of the pulp cavity of other tooth positions and a larger range of taxa. Ultimately, this would support taxonomic assessments and improve taxonomic resolution in cases where only worn, broken, isolated dental remains are available for study.

MATERIALS AND METHODS

Materials

Lower second premolars from four fossil hominin groups and two modern human populations were used in this study (Table 1). The ATE9-1 specimen from Sima del Elefante (Carbonell et al., 2008), recently classified as *Homo* sp. (Bermúdez de Castro et al., 2011), and the specimens ATD6-4 and ATD6-125 attributed to *H. antecessor* from Gran Dolina-TD6 level (Bermúdez de Castro et al., 2008) are the only dental remains available so far for the early Pleistocene in the European continent (Bermúdez de Castro et al., 2004, 2011; Carbonell et al., 2008). Furthermore, the study includes 14 specimens assigned to *H. heidelbergensis* recovered from the Sima de los Huesos locality (Bermúdez de Castro 1988, 1993; Arsuaga et al., 1993, 1997; Bermúdez de Castro and Nicolás, 1995) which provided the largest hominin collection world wide for the Middle Pleistocene. We have also included eight *H. neanderthalensis* specimens from Krapina (Monge et al., 2008), Regourdou (Vandermeersch and Trinkaus, 1994; Maureille et al., 2001), and Abri Bourgeois-Delaunay (Condemi, 2001; Macchiarelli et al., 2006). Finally, we have included in the sample two *H. sapiens* samples, a medieval modern human collection from the site of San Pablo (Burgos, Spain), and the CENIEH's dental collection, composed of clinically extracted teeth from patients of known age and sex, representing a modern Spanish population (Table 1).

Methods

Exclusion criteria. An exhaustive selection of LP4s was carried out. Only permanent teeth with completely developed roots were included in the study. All the premolars of the sample that fulfilled this requirement

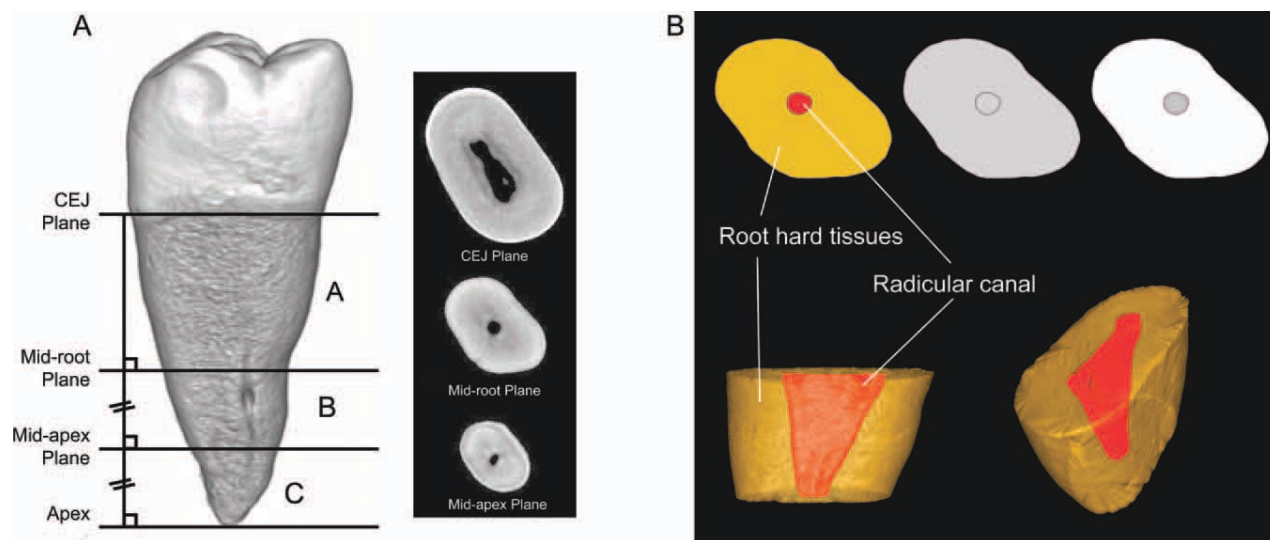


Fig. 1. **A:** Diagram showing the two-dimensional planes of section and the three-dimensional root sections studied here. The cemento-enamel junction (CEJ) plane is defined as the best-fit plane through the CEJ, determined in three dimensions (see text). The midroot plane is parallel to the CEJ plane, and is located at the midpoint of the CEJ plane and the root apex. The midapex plane is also parallel to the CEJ plane, and is located midway between the midroot plane and the root apex. These three-dimensional root sections contained between the planes are named “section A” (between the CEJ plane and the mid-root plane), “Section B” (between the mid-root plane and the mid-apex plane), and “section C” (between the midapex plane and the root apex). **B:** The diagrams show a schematic representation of the CEJ plane (upper left), in which the root hard tissues (gold) and the pulp cavity (red) are distinguished. The measurement of the total area of the planes is depicted at the center of the top row (the gray area; this measurement includes the area of the contained root canal). The measurement of the area of the root canal is depicted in gray in the upper right figure. The figures in the bottom row show a representation of volumetric root section A, in which the hard tissues (semitranslucent gold) are distinguished from the root canal (red).

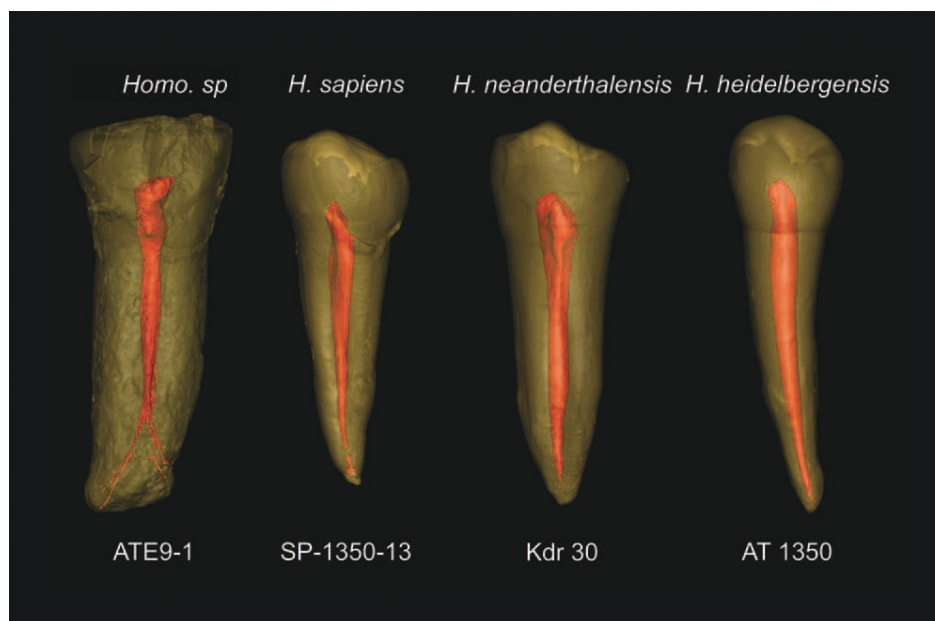


Fig. 2. Three-dimensional models of the buccal orientation of the representative lower second premolars of the four species studied here; the teeth are not depicted to scale, the pulp cavities have been made to be of uniform height for ease of interpretation. Differences in the morphology of the root canal are apparent between species. The marked convergence of the *H. sapiens* root canal walls contrasts with the less pronounced convergence of the *H. heidelbergensis* root canal walls.

comprised the study sample, which was used for qualitative descriptions of the roots and pulp cavity and for quantitative measurements of the cemento-enamel junction plane (CEJ plane). A subsample of premolars with

roots in a perfect state of preservation (with no cracks or imperfections) was selected for quantitative measurements of the whole root and root canals. The species, paleoanthropological sites, total sample and subsample

TABLE 2. Description of the measurements taken for the study

| Measurements | | | Acronym |
|--------------|------------------------|---|-------------------------|
| Root | Total | Length of the root in mm | Totlength |
| | | Surface area of the entire root in mm ² | Totsf |
| | Root sections | Volume of the entire root in mm ³ | Totvol |
| | | Surface area of each three-dimensional root section in mm ² | Sf A, B, and C |
| | Two-dimensional planes | Volume of each three-dimensional root section in mm ³ | Vol A, B, and C |
| | | Total cross-sectional area of the two-dimensional plane in mm ² | AreaCEJ, MR, and MA |
| Root canals | Total | Surface area of the entire pulp cavity of the root in mm ² | Totpulpsf |
| | | Volume of the entire pulp cavity of the root in mm ³ | Totpulpvol |
| | Root sections | Surface area of the pulp cavity in each three-dimensional root section in mm ² | PulpsfA, B, and C |
| | | Volume of the pulp cavity in each three-dimensional root section in mm ³ | PulpvolA, B, and C |
| | Two-dimensional planes | Total cross-sectional area of the pulp cavity contained in the two-dimensional plane in mm ² | PulpareaCEJ, MR, and MA |

sizes as well as the category of wear of each tooth are presented in Table 1.

The category of wear for each tooth was determined following Molnar's (1971) method. This method has eight categories of wear sorted by tooth type (incisors, premolars, and molars). Category 1 corresponds to unworn crowns, while Category 8 represents roots functioning as occlusal surfaces due to the complete wear of the dental crown.

Microtomographic protocol. With the exception of the *H. neanderthalensis* premolars, all the teeth were scanned with a Scanco microtomographic system housed at the National Research Centre for Human Evolution in Burgos, Spain (μ CT 80, Scanco Medical, Switzerland) using the following settings for each scan: voltage = 70 kV, amperage = 140 mA, angular increment = 0.72°, and resultant isometric voxel size = 36 μ m³ (except the ATE9-1 from the Sima del Elefante locality which was scanned with a resultant isometric voxel size of 20 μ m³). Microtomographic scans of the *H. neanderthalensis* premolars were obtained from the NESPOS database (available at: <https://nesposlive01.pxpgroup.com>), which makes micro-CT scans available to members. These scans have isometric voxel sizes ranging between 20 and 45 μ m³. The premolars obtained from Regourdou and Abri Bourgeois Delaunay localities were scanned with the European Synchrotron Radiation Facility, Beamline ID 17, Grenoble, France.

Imaging processing. This study produced both two-dimensional planes and three-dimensional sections of the tooth roots (see Fig. 1). Images resulting from micro-CT scanning were cropped three-dimensionally with the ImageJ software package (NIH) to eliminate background space and reduce the file size. The images were then re-oriented with the Voxblast 3D software (Vaytek, Inc.) to ensure the selection of homologous planes. These images were then imported into the MIMICS 13.1 software package (Materialise). The root and the crown of the premolars were separated for the measurements at the CEJ plane and only the root and the root canals were used for the study. The root was divided into three segments based on Kvaal et al. (1995) with some modifications. The cementoamel junction plane (CEJ) was located following Olejniczak (2006). Next, the mid-root plane (MR), equivalent to Kvaal's section "C," was defined as parallel to CEJ and midway between CEJ and the root apex. Finally, the midapex plane (MA), which is also parallel to the CEJ and MR planes, was defined at the midpoint

of the MR plane and the root apex (see Fig. 1). For clarity in the following sections, the three-dimensional root sections contained between each of the planes defined above have been named as follows:

1. 3D root section A is the volume contained between CEJ and MR.
2. 3D root section B is the volume contained between MR and MA.
3. 3D root section C is the volume contained between MA and the root apex.

Two-dimensional and three-dimensional direct measurements were recorded for each of the teeth scanned (Table 2). The direct measurements were taken to obtain the absolute values of the size (volume, surface area) of the root and root canals in all planes and sections. When two root canals were present in one of the three planes, the sum of the measurements of both canals was taken.

Qualitative morphological descriptions. The roots of the LP4s of the whole sample were described using Wood et al. (1988) categories and the pulp cavities were described following the detailed description found in Canalda and Brau (2006).

Descriptive statistical analyses. Basic descriptive statistical analyses were applied to the sample (CEJ plane measurements) and the subsample (whole root and root canal measurements) organized by species where the mean and standard deviation were calculated (Tables 3 and 4).

Interspecific comparisons. Comparisons between the two-dimensional and three-dimensional direct measurements were applied to the subsamples of *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, and *H. sapiens*. Nonparametric Mann-Whitney test was used for the comparisons to test for significant differences ($P < 0.025$) between the variables. Species was used as the grouping variable (Tables 3 and 4). All the statistical analyses performed were done using PASW Statistics 18 software (SPSS Science, Inc.).

RESULTS

Qualitative morphological descriptions and comparisons

A three-dimensional rendering model of the whole tooth and the pulp cavity of an LP4 for each of the species stud-

TABLE 3. Results of descriptive statistics and inter-specific comparisons

| Species | Descriptives | Root measurements | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|-----------------------|-------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| | | Totlength | Totvol | Totsf | SfA | VolA | SfB | VolB | SfC | VolC | AreaCEJ* | AreaMR | AreaMA |
| <i>Homo sp.</i> (n = 1) | Mean (std. deviation) | 18.46 (n/a) | 641.7 (n/a) | 548.41 (n/a) | 314.18 (n/a) | 406.57 (n/a) | 135.04 (n/a) | 152.87 (n/a) | 99.20 (n/a) | 82.26 (n/a) | 64.11 (n/a) | 37.61 (n/a) | 25.82 (n/a) |
| <i>H. antecessor</i> (n = 2) | Mean (std. deviation) | n/a | n/a | n/a | n/a | n/a | n/a | n/a | n/a | n/a | 54.01 (0.76) | n/a | n/a |
| <i>H. heidelbergensis</i> (n = 7) | Mean (std. deviation) | 18.78 ^a (1.11) | 374.18 ^a (111.23) | 419.62 ^a (65.91) | 261.36 ^a (37.64) | 257.97 ^a (65.33) | 99.06 ^a (18.31) | 82.26 ^a (30.82) | 59.21 ^a (12.51) | 33.95 ^a (15.48) | 37.62 ^a (4.19) | 23.57 ^a (7.38) | 12.97 ^a (4.37) |
| <i>H. neanderthalensis</i> (n = 5) | Mean (std. deviation) | 17.89 ^{ab} (3.91) | 368.13 ^a (66.27) | 439.22 ^a (82.62) | 263.46 ^{a,b} (60.3) | 245.79 ^a (54.76) | 108.12 ^a (15.53) | 84.14 ^a (14.00) | 67.63 ^a (13.38) | 38.20 ^a (5.90) | 47.68 ^a (13.54) | 23.61 ^a (3.21) | 16.6 ^a (2.50) |
| <i>H. sapiens</i> (n = 23) | Mean (std. deviation) | 14.46 ^b (1.52) | 212.69 ^b (46.27) | 262.76 ^b (40.92) | 165.47 ^b (23.5) | 148.16 ^b (28.24) | 59.42 ^b (12.14) | 45.13 ^b (13.83) | 37.87 ^b (9.28) | 19.40 ^b (6.63) | 27.99 ^b (2.92) | 14.94 ^b (3.57) | 9.00 ^b (3.35) |

When the table is read in vertical, the numbers with the same superscript represent that no statistical differences ($P < 0.025$) were observed between values. n/a: Not applicable. *The measurements of the CEJ plane were performed in the whole sample, not only in the subsample as the other measurements in *H. heidelbergensis* (n = 14), *H. neanderthalensis* (n = 8), *H. sapiens* (n = 23).

TABLE 4. Results of descriptive statistics and inter-specific comparisons

| Species | Descriptives | Root canal measurements | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|-----------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------------|-----------------------------|------------|-----|
| | | Totpulpsf | Totpulprol | PulpsfA | PulpsfB | PulpsfC | PulpsfC | PulprolB | PulprolC | PulpareaCEJ* | PulpareaMR | PulpareaMA | |
| <i>Homo sp.</i> (n = 1) | Mean (std. deviation) | 82.45 (n/a) | 21.31 (n/a) | 54.33 (n/a) | 18.67 (n/a) | 9.46 (n/a) | 2.03 (n/a) | 0.34 (n/a) | 6.73 (n/a) | 0.67 (n/a) | 0.11 (n/a) | n/a | n/a |
| <i>H. antecessor</i> (n = 2) | Mean (std. deviation) | n/a | n/a | n/a | n/a | n/a | n/a | n/a | 5.25 (2.11) | n/a | n/a | n/a | n/a |
| <i>H. heidelbergensis</i> (n = 7) | Mean (std. deviation) | 88.09 ^a (18.86) | 29.64 ^a (12.12) | 58.61 ^a (10.11) | 20.77 ^a (5.69) | 8.72 ^a (4.46) | 5.55 ^a (3.13) | 1.48 ^a (1.25) | 3.21 ^a (0.95) | 1.61 ^a (0.69) | 0.69 ^a (0.45) | n/a | n/a |
| <i>H. neanderthalensis</i> (n = 5) | Mean (std. deviation) | 79.90 ^a (27.74) | 21.41 ^a (11.04) | 52.34 ^a (16.06) | 19.85 ^a (8.09) | 7.72 ^{a,b} (5.65) | 3.63 ^a (2.18) | 0.8 ^{ab} (0.77) | 4.08 ^a (0.96) | 0.97 ^{a,b} (0.43) | 0.36 ^a (0.28) | n/a | n/a |
| <i>H. sapiens</i> (n = 23) | Mean (std. deviation) | 46.73 ^b (9.05) | 9.19 ^b (2.93) | 35.45 ^b (7.64) | 7.42 ^b (2.16) | 3.86 ^b (1.39) | 0.92 ^b (0.55) | 0.28 ^b (0.14) | 1.78 ^b (0.5) | 0.32 ^b (0.17) | 0.14 ^b (0.09) | n/a | n/a |

When the table is read in vertical, the numbers with the same superscript represent that no statistical differences ($P < 0.025$) were observed between values. n/a: Not applicable. *The measurements of the CEJ plane were performed in the whole sample, not only in the subsample as the other measurements in *H. heidelbergensis* (n = 14), *H. neanderthalensis* (n = 8), *H. sapiens* (n = 23)

ied is shown in Figure 2. Externally, ATE9-1 from the Sima del Elefante locality presents a Tomes' root (2T). Inside, the root canal is bifurcated at the apical third of the root into two canals (MB and DL) that disappear to form a ramification at the apex. The transversal section of the root canal at the CEJ plane is circular.

The two *H. antecessor* premolars from the Gran Dolina-TD6 locality showed two roots (2R: MB + DL) classified as Tomes' root Grade 5 (Turner et al., 1991) with total bifurcation and separation of the radicals in the apical third. Internally we can identify two separated root canals, one MB and one DL at the coronal third. In ATD6-4, the MB canal bifurcates from before the apical third into a buccal (B) and a DL canal. In ATD6-125 the apical thirds of the roots are broken so we cannot assess if the MB canal bifurcated in two as it happens in ATD6-4. Internally we can identify two separated root canals, one MB and one DL at the coronal third. In ATD6-4, the MB canal bifurcates at the middle third into a buccal (B) and a DL canals. In ATD6-125 the apical third of the roots are partially fractured so we cannot assess if the MB canal bifurcated in two as it happens in ATD6-4. The transverse section of the root canal at the CEJ plane is ellipsoid.

All premolars from the *H. heidelbergensis* sample showed a single root (1R) and one canal with a slightly convergent (almost parallel) longitudinal section and circular transverse section at the CEJ plane.

All the *H. neanderthalensis* premolars showed a single root (1R) with one canal except for the Krapina specimen (Kdr 35) that had a bifurcated root canal (starting at the coronal third of the root). The rest of the premolars analyzed, had just a single canal markedly convergent to the apex that followed the curvature of the root. Only one showed a mesio-lingual bifurcation at the apical third. All the premolars showed an ellipsoid transverse caliber at the CEJ plane.

The "San Pablo" medieval modern human sample showed more homogeneity in root canal morphology. All the premolars studied from this population had a single root (1R) and one root canal with a highly convergent longitudinal section and an ellipsoid transversal section at the CEJ plane.

Similarly, all the premolars in the CENIEH's modern dental collection have a single root (1R) in the Wood et al. (1988) classification. Nevertheless, when looking at their internal morphology, cases of a bifurcated canal or a single canal, bifurcated at the middle third and posteriorly fused at the apical third were observed; some of them showed primary transverse canals, primary blind oblique canals, or recurrent canals. The longitudinal section of the canals was highly convergent toward the apex. In addition, the transverse section at the CEJ showed an ellipsoid shape.

Descriptive statistics

Tables 3 and 4 show the mean and standard deviation of each of the sample and subsample. In all cases, there was a decreasing size-related trend from the two-dimensional and three-dimensional measurements taken at the CEJ plane to the measurements taken at the MA plane.

H. heidelbergensis showed the highest mean values for root length (Totlength) and root volume (Totvol) using the external measurements of the root, followed by *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*. *H. neanderthalensis*

showed the highest mean value of total root surface (Totfsf) followed by *H. heidelbergensis* and *H. sapiens*. This trend was also followed when the teeth were analyzed according to their three-dimensional root sections (Vol and Sfa, B, and C). *H. heidelbergensis* showed the highest mean value of VolA, followed by *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*. Regarding the two-dimensional external root measurements of the planes, *H. neanderthalensis* showed the highest mean value in the area of the CEJ MR and MA planes followed by *H. heidelbergensis* and *H. sapiens*.

Regarding the whole root canal measurements and the measurements of the pulp 3D sections (Totpulpvol, Totpulpfsf, Pulpvol and PulpfsfA, B and C), *H. heidelbergensis* showed the highest mean values followed by *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*. When looking at the two-dimensional measurements of the root canals (PulpareaCEJ, MR and MA), *H. neanderthalensis* showed the highest mean values at the CEJ plane followed by *H. heidelbergensis* and *H. sapiens*. *H. heidelbergensis* showed the highest mean values for the other two planes (PulpareaMR and PulpareaMA), followed by *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*.

Interspecific comparisons

The results of the interspecific comparisons are presented in Tables 3 and 4. Significant differences ($P < 0.025$) were observed between all the measurements when comparing *H. sapiens* and *H. heidelbergensis*. *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* showed significant differences ($P < 0.025$) in all the variables compared except Totlength, PulpvolC, PulpareaMR, and PulpfsfA and C. No significant differences were observed between the variables compared in *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis*.

DISCUSSION

The roots and the root canals of the LP4s were described and analyzed in this study as their morphology has been described as particularly useful for taxonomic differentiation of Pleistocene hominins (e.g., Bailey and Lynch, 2005; Martín-Torres et al., 2006). The LP4s also show higher morphological stability and lower variation in external root and root canal morphology in comparison with the LP3 (e.g., Sprinz, 1953; Soares and Goldberg, 2002; Cohen and Hargreaves, 2008).

It has been suggested that the variation in premolar root number may constitute a genetic polymorphism linked to phylogenetic differences in Plio-Pleistocene hominins (Abbot, 1984; Wood et al., 1988). The primitive root form for LP4s found in *Australopithecus robustus* and African early *Homo* (Wood et al., 1988) is 2R: M + D (mesial and distal roots with two differentiated canals in each root). This primitive condition presents at least two trends in root morphology. One trend seems to lead toward root reduction (1R: one single root with a single canal), and the other to root elaboration also called 2R: M + D (mesial and distal roots with one root canal in each root). The LP4s of *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, and *H. sapiens* (with only few exceptions noted below) showed derived root morphologies (1R) with regard to *Australopithecus robustus* and African early *Homo* (Wood et al., 1988). In contrast, ATE9-1 and *H. antecessor* showed different degrees of Tomes' root leading to the complete separation of the roots in the

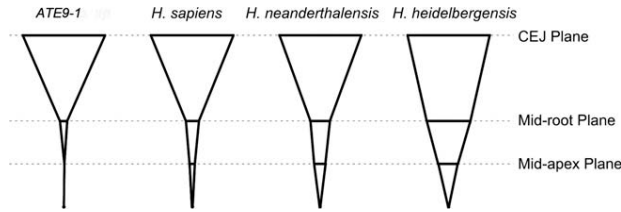


Fig. 3. Schematic diagrams of the area of the root canal at the three planes of section recorded in this study; these data are based on the mean values recorded for each species. The width of the line at the top of each diagram represents the area of root canal in the CEJ plane of section; this has been standardized to be equal in all the species for the purposes of this diagram. The lines below the CEJ plane represent the area of the root canal at MR and MA planes relative to the area of pulp at the CEJ plane. Interspecies differences are apparent in the rate of convergence of the walls surrounding the root canals toward the root apex; *H. heidelbergensis* shows the most parallel walls of the root canal.

apical third in the latter. It has been suggested that the Tomes' root in lower second premolars could represent a transitional morphology from a double rooted tooth to the derived form (1R) as the evolutionary consequence of a struggle to maintain a large root surface area despite a decrease in the number of roots (Shields, 2005). The roots and root canals of the two *H. antecessor* premolars from the Gran Dolina-TD6 sample used in this study were classified as 2R with MB+DL roots with two (at the coronal half) and three canals (at the apical third) by bifurcation of the MB plate-like root (although the latter cannot be confirmed in ATD6-125 as it is fractured in its distal end). This finding is coincident with the morphology already described by Bermúdez de Castro et al. (1999), which was suggested as possible uniquely derived condition to this species (Bermúdez de Castro et al., 1999). Similarly, ATE9-1 canals present a similar type of bifurcation (2R: MB + DL) although closer to the apex.

Figure 3 is based in the mean values obtained for each segment and represents graphically the root canal morphologies observed in the studied hominin groups. Although some of the premolars analyzed from the modern human collection and the *H. neanderthalensis* collection, showed more than one root canal, they were all single rooted. In general, all the species with uniradicular premolars, showed some degree of apical convergence of the root canals at the longitudinal section of the root of the premolars (Table 4). In *H. sapiens*, there is a clear trend toward the convergence or narrowing of the root canals from the coronal to the apical third. However, in *H. neanderthalensis* and *H. heidelbergensis*, the convergence of the walls is small, particularly in the Sima de los Huesos sample where the walls are the most parallel of all the studied groups (Table 4). The similarities found between *H. heidelbergensis* from Sima de los Huesos and *H. neanderthalensis* would be in line with the similarities found in other dental traits (e.g., Bermúdez de Castro, 1987, 1988, 1993; Martín-Torres, 2006; Martín-Torres et al., 2006, in press) and the proposed phylogenetic relationship between the Middle Pleistocene fossils from Europe and Neandertals (e.g., Arsuaga et al., 1997). This morphology is more pronounced in our Sima de los Huesos sample than in *H. neanderthalensis* and could be a reflection of a morphological particularity of this biological population.

All the specimens showed ellipsoid shapes in their pulp cavities at the CEJ plane with the exception of the *H. heidelbergensis* premolars, which had a circular shape. Following crown formation, epithelial cells continue to proliferate to the tooth apex and produce a tubular sheath known as Hertwig's epithelial root sheath (HERS) from which horizontal processes start to develop (Kupczik and Hublin, 2010). Root structure (single or multiradical) is determined by the shape and folding of this sheath (Kovacs, 1971). Deviations in the invagination process lead to variations in root morphologies and number (Wright, 2007; Kupczik and Hublin, 2010). The lack of convergence of the root canal walls and the circular shape of the CEJ plane, together with the measurements of the root canal volume and surface presented in Table 4, are traits related to the presence of very wide root canals in the *H. heidelbergensis* premolars. This might be related to the length of *H. heidelbergensis* roots, which were the longest on average of the entire sample (Table 3). As Kovacs (1971) stated, the length of the root depends on the rate at which the Hertwig's epithelial root sheath narrows. The lack of convergence of the root canal walls in *H. neanderthalensis* and particularly in our Sima de los Huesos sample could be a consequence of the same mechanism that is responsible of the taurodontism typically observed in the molars of these groups (e.g., Bermúdez de Castro et al., 2003; Kupczik and Hublin, 2010). In taurodont molars, the invagination of the interradicular processes is delayed or disrupted and the furcation of the roots is displaced towards the apex, resulting in an enlarged pulp cavity and lack of constriction (e.g., Jaspers and Witkop, 1980). The same process might be reflected in the LP4 of these two groups. Regarding ATE9-1, its narrower root canal in comparison with that of *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis* (Figs. 2 and 3) may be reflecting that a root canal convergent to the apex is the primitive condition. The morphology of ATE9-1 root canal could be due to the postmortem deposited matrix and secondary dentine physiologically deposited through the life of the subjects (Benzer, 1948). However, we cannot eliminate the possibility that the morphology of ATE9-1 root canal could also be the result of pulp canal obliteration (calcific metamorphosis). This condition is characterized by the deposition of hard tissue within the root canal space; it is a sequela of tooth trauma which is developed more often in teeth following concussion and subluxation injuries (Oginni and Adekoya-Sofowora, 2007). The mechanism of canal obliteration is still unknown; it could be related to damage to the neurovascular supply of the pulp at the time of injury (Yaacob and Hamid 1986; Robertson, 1998). Indeed, as Martín-Torres et al. (2011) suggest, Sima del Elefante mandible to which this tooth belongs to, present several pathological signs related to heavy and even traumatic masticatory habits. More specimens are needed in order to establish the polarity of this trait.

The Sima de los Huesos and San Pablo lower second premolar roots and pulp cavities revealed a clear morphological homogeneity. They all have a single root, with a single and wide root canal without ramifications; they all show circular external and internal CEJ planes and a slight apical convergence. Previous studies (Dahlberg 1951; Sofaer et al., 1972; Turner, 1986, 1989, 1990; Griffin, 1993) have shown that there is a correlation between biological distances and dental morphology and that this

relationship can be used to determine the degree of relatedness among populations. All the human fossils from the Sima de los Huesos site were recovered from the same breccia unit, which consisted of clay-supported bones, blocks, and clasts (Bischoff et al., 1997). The relative morphological homogeneity of the *H. heidelbergensis* LP4 in both roots and root canals and the fact that all the individuals were deposited during the same sedimentation episode (Bischoff et al., 1997) supports the notion that they belong to the same biological population (e.g., Arsuaga et al., 1990; Bermúdez de Castro, 1993; Rosas, 1992).

The roots of the *H. neanderthalensis* premolars are shorter and wider on average than those of *H. heidelbergensis* which were the longest on average of the whole sample (Table 3). This is the reason why although *H. heidelbergensis* showed a higher average root volume, the areas of the planes of the root and the external root surface were higher on average in *H. neanderthalensis*.

The lack of significant differences observed between the measurements taken in *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis* supports the theory of a close phylogenetic relationship between the hominins of Atapuerca-Sima de los Huesos and the late Pleistocene classic Neanderthals (e.g., Arsuaga et al., 1993, 1997; Bermúdez de Castro, 1993; Martín-Torres, 2006; Gómez-Robles, 2008; Martín-Torres et al., in press). The crown and the pulp chamber were not included in the quantitative measurements as they could be more affected by external factors such as aging, pathology, traumatic occlusion and tertiary dentine deposition than the root canals (Cohen and Hargreaves, 2008). As the closure of the root apex is related to the time that the tooth becomes functional, the category of wear of the tooth could serve as a proxy of the time that the tooth has been functional (functional age of the tooth). The presence of a category of wear higher than 1 (Molnar, 1971) means that the apex was formed for a period of time and the tooth has been functional for enough time to have secondary dentine deposited in the pulp cavity walls. Secondary dentine is deposited at a slower rate than primary dentine. Its production is continuous throughout the life of the tooth (Gómez and Campos, 2004) and consequently, the size of the pulp cavity is gradually reduced throughout the individual's lifetime (Prapanpoch and Cottone, 1992; Paewinsky et al., 2005). This fact could affect the measurements taken of the pulp cavity of the teeth with a category of wear higher than 1; future studies with modern humans and bigger sample sizes should address the exact impact or lack of impact of these factors in the internal measurements.

In summary, it has been found that the root morphologies identified in the *H. antecessor* sample from Gran Dolina-TD6 (2R: MB + DL with at least two [MB and DL] in ATD6-125 and three [B + M + DL] canals in ATD6-4) and the ATE9-1 specimen from Sima del Elefante (2T with a MB and DL canal) could suggest transitional root morphologies from the primitive conformations found in *Australopithecus robustus* and African early *Homo* (2R: M + B with two root canals in each root) to the derived condition of later *Homo* species (1R). *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis* premolars showed small convergence of their root canals, but this tendency was highly marked in *H. heidelbergensis* premolars with very parallel walls, which could be a reflection of a morphological particularity of its biological population which showed very characteristic features in its root canals. Apart from the minimal apical convergence

of the root canal walls, all the Sima de los Huesos specimens showed a circular shape of the pulp canal at the CEJ plane, whereas in the remaining groups the section was ellipsoid. These features correspond to long roots and wide root canals and could be related to the taurodontism observed in *H. heidelbergensis* molars. The morphological analyses of the pulp cavities showed an important homogeneity in the Sima de los Huesos sample supporting the fact that they represent the same biological population. This study was performed with small sample sizes and one tooth position to test the validity of the method proposed, future studies with larger sample sizes and different tooth positions will be needed to corroborate these findings.

ACKNOWLEDGMENTS

Teeth for this study were graciously donated by the Universidad de Burgos, personal donations from dentists and colleagues (Jorge Javier Villanueva, Elena Arnáiz, José Luis Ubierna, David Sánchez, Sara Manrique, Andoni Tarrío, Santiago Gil, and Concepción Moreno), and especially a large contribution from the members of the Spanish society of Periodontics and Osteointegration (SEPA). Neanderthal micro-CT scans were acquired from the NESPOS society, special thanks should be given to Priscilla Bayle and Roberto Machiarelli for their help and kindness. The authors also give special thanks to Ciarán Brewster and Ken Sawyer for the English edition. Thank you to Dr. Ruff, to the anonymous reviewers, and the associate editor who helped to improve the quality of the manuscript. This study benefitted greatly from contributions by the following individuals and institutions: the University of Granada, Pilar Fernández-Colón and Elena Lacasa from the Conservation and Restoration department of CENIEH (Burgos), Jesús Ángel Martín, David Herrera, Pablo E. Gil-Lozaga, David Gil, Asier Gómez, Federico Simón, Emiliano Bruner, José Manuel de la Cuétara, Luis Tortosa, Paz Gil-Delgado, Javier Vicente, Laura Rodríguez, Elena Santos, Ana Gracia, Juan Luis Arsuaga, and the Atapuerca excavation and research team.

LITERATURE CITED

- Abbott SA. 1984. A comparative study of tooth root morphology in the great apes, modern man and early hominids. Ph.D. Dissertation. University of London, London, United Kingdom.
- Arsuaga JL, Carretero JM, Gracia A, Martínez I. 1990. Taphonomical analysis of the human sample from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Atapuerca/Ibeas Spain). *Hum Evol* 39:179–185.
- 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). *J Hum Evol* 33:219–281.
- Bailey SE. 2002a. A closer look at Neanderthal postcanine dental morphology: the mandibular dentition. *Anat Rec New Anat* 269:148–156.
- Bailey SE. 2002b. Neanderthal dental morphology: implications for modern human origins. Ph.D. Dissertation. Tempe: Arizona State University.
- Bailey SE, Lynch JM. 2005. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neanderthals and anatomically modern humans. *Am J Phys Anthropol* 126:268–277.

- Bailey SE, Skinner MM, Hublin JJ. 2011. What lies beneath? An evaluation of lower molar trigonid crest patterns based on both dentine and enamel expression. *Am J Phys Anthropol* 145:505–518.
- Bayle P, Braga J, Mazurier A, Macchiarelli R. 2009a. Dental developmental pattern of the Neanderthal child from Roc de Marsal: a high-resolution 3D analysis. *J Hum Evol* 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. *Am J Phys Anthropol* 138:493–498.
- Bayle P, Macchiarelli R, Trinkaus E, Duarte C, Mazurier A, Zilhão J. 2010. Dental maturational sequence and dental tissue proportions in the early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:1338–1342.
- Bermúdez de Castro JM. 1987. Morfología comparada de los dientes humanos fósiles de Ibeas (Sierra de Atapuerca, Burgos). *Estudios Geológicos* 43:309–333.
- Bermúdez de Castro JM. 1988. Dental remains from Atapuerca/Ibeas (Spain) II. Morphology. *J Hum Evol* 17:279–304.
- Bermúdez de Castro JM. 1993. The Atapuerca dental remains: new evidence (1987–1991 excavations) and interpretations. *J Hum Evol* 24:339–371.
- Bermúdez de Castro JM, Nicolás ME. 1995. Posterior dental size reduction in hominids: the Atapuerca evidence. *Am J Phys Anthropol* 96:335–356.
- Bermúdez de Castro JM, Rosas A, Nicolás ME. 1999. Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37:523–566.
- Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Sarmiento S, Lozano M. 2003. Gran Dolina-TD6 *versus* Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of discontinuity in the European Pleistocene populations? *J Archaeol Sci* 30:1421–1428.
- Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Rosas A, van der Made J, Carbonell E, Sarmiento S, Lozano M. 2004. The Atapuerca sites and their contribution to the knowledge of human evolution in Europe. *Evol Anthropol* 13:25–41.
- Bermúdez de Castro JM, Pérez-González A, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Rosell J, Prado L, Sarmiento S, Carbonell E. 2008. A new Early Pleistocene Hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *J Hum Evol* 55:729–735.
- Bermúdez de Castro JM, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L, Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): a comparative morphological study. *J Hum Evol* 61:12–25.
- Biggerstaff RH. 1969. The basal area of posterior tooth crown components: the assessment of within tooth variation of premolars and molars. *Am J Phys Anthropol* 31:163–170.
- Bischoff JL, Fitzpatrick JA, León L, Arsuaga JL, Falguères C, Bahain JJ, Bullen T. 1997. Geology and preliminary dating of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *J Hum Evol* 33:109–127.
- Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Barcelona: Ed. Masson.
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Allue E, Bastir M, Benito A, Cáceres I, Canals T, Díez JC, van der Made J, Mosquera M, Ollé A, Pérez-González A, Rodríguez J, Rodríguez XP, Rosas A, Rosell J, Sala R, Vallverdú J, Vergès JM. 2005. An Early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:5674–5678.
- 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, Martín-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergès JM, Allue 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* 452:465–469.
- Cohen S, Hargreaves KM. 2008. Pathways of the pulp. St. Louis: Elsevier-Mosby.
- Condemi S. 2001. Les Néandertaliens De la Chaise (Abri Bourgeois-Delaunay). Comité des Travaux Historiques et Scientifiques.
- Dahlberg A. 1951. The dentition of the American Indian. In: Papers on the physical anthropology of the American Indian. New York: Viking Fund. p138–176.
- 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.
- Gómez ME, Campos A. 2004. Histología y embriología bucodental. Madrid: Editorial Médica Panamericana.
- 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*. *J Hum Evol* 55:627–638.
- Griffin M. 1993. Morphological variation of the Late Precontact and Contact Period Gule. Ph.D. Dissertation. Purdue University, Indiana, USA.
- Harvati K, Panagopoulou E, Karkanas P. 2003. First Neanderthal remains from Greece: the evidence from Lakonis. *J Hum Evol* 45:465–473.
- Hillson S. 1996. Dental anthropology. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jaspers MT, Witkop C. 1980. Taurodontism, an isolated trait associated with syndromes and X-chromosomal aneuploidy. *Am J Hum Genet* 32:396–413.
- Kay RF. 1981. The nut-crackers: a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *Am J Phys Anthropol* 55:141–151.
- Kono R. 2004. Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on a 3-dimensional whole crown perspective. *Anthropol Sci* 112:121–146.
- Korenhof CAW. 1961. The enamel-dentine border: a new morphological factor in the study of the (human) molar pattern. *Proc Koninkl Nederl Acad Wetensch* 64:639–664.
- Kovacs I. 1971. A systematic description of dental roots. In: Dahlberg AA, editor. Dental morphology and evolution. Chicago: University of Chicago Press. p211–256.
- Kuczyk K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and Late Pleistocene recent *Homo sapiens*. *J Hum Evol* 59:525–541.
- Kvaal SI, Kolltveit KM, Thomsen IO, Solheim T. 1995. Age estimation of adults from dental radiographs. *Forensic Sci Int* 74:175–185.
- Lacruz RS, Bromage TG. 2006. Appositional enamel growth in molars of South African fossil hominids. *J Anat* 209:13–20.
- Ludwig FJ. 1957. The mandibular second premolars: morphologic variation and inheritance. *J Dent Res* 36:263–273.
- Macchiarelli R, Bondioli L, Debénath A, Mazurier A, Tourne-piche JF, Birch W, Dean MC. 2006. How Neanderthal molar teeth grew. *Nature* 444:748–751.
- Martin LB. 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature* 314:260–263.
- Martín-Torres M. 2006. Evolución del aparato dental en homínidos: estudio de los dientes humanos del Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca (Burgos). PhD Dissertation. Universidad de Santiago de Compostela.
- Martín-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. *J Hum Evol* 50:523–533.
- Martín-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. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): a paleopathological study. *J Hum Evol* 61:1–11.
- Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez-Robles A, Prado-Simón L, Arsuaga JL. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *J Hum Evol*, in press.
- Maureille B, Rougier H, Houët F, Vandermeersch B. 2001. Les dents inférieures du néandertalien Regourdou 1 (site de Regourdou, commune de Montignac, Dordogne): analyses mét-

- riques et comparatives. The mandibular dentition of the Regourdou 1 Neandertal skeleton from Regourdou (Regourdou site, Montignac, Dordogne): metric and comparative analysis. *Paleo* 13:183–200.
- Molnar S. 1971. Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *Am J Phys Anthropol* 34:175–190.
- Monge J MA, Frayer D, Radović J, editors. 2008. New insights on the Krapina Neandertals: 100 years since Gorjanović-Kramberger. Zagreb: Croatian Natural History Museum.
- Oginni AO, Adekoya-Sofowora CA. 2007. Pulpal sequelae after trauma to anterior teeth among adult Nigerian dental patients. *BMC Oral Health* 7:11–15.
- Olejniczak AJ. 2006. Micro-computed tomography of primate molars. Ph.D. Dissertation, Stony Brook University, New York, USA.
- Olejniczak AJ, Grine FE. 2006. Assessment of the accuracy of dental enamel thickness measurements using microfocal X-ray computed tomography. *Anat Rec* 288:263–275.
- Paewinsky E, Pfeiffer H, Brinkmann B. 2005. Quantification of secondary dentine formation from orthopantomograms: a contribution to forensic age estimation methods in adults. *Int J Legal Med* 119:27–30.
- Patte E. 1962. La dentition des Néanderthaliens. Paris: Masson et Cie.
- Prapanpoch S, Cottone JA. 1992. Morphometric analysis of the dental pulp chamber as a method of age determination in humans. *Am J Forensic Med Pathol* 13:50–55.
- Robertson A. 1998. A retrospective evaluation of patients with uncomplicated crown fractures and luxation injuries. *Dent Traumatol* 14:245–256.
- Rosas A. 1992. Ontogenia y filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles de Atapuerca. PhD Dissertation. Madrid: Universidad Complutense.
- Rosas A, Martínez –Maza C, Bastir M, García –Taberner A, Lalueza-Fox C, Huguet R, Ortiz JE, Juliá R, Soler V, de Torres T, Martínez E, Cañaveras JC, Sánchez-Moral Cuezva S, Lario J, Santamaría D, de la Rasilla M, Fortea J. 2006. Paleobiology and comparative morphology of a Late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:19266–19271.
- Scott RS, UP Bergstrom TS, Brown CA, Grine FE, Teaford MF, Walker A. 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature* 436:693–695.
- Shields ED. 2005. Mandibular premolar and second molar root morphological variation in modern humans: what root number can tell us about tooth morphogenesis. *Am J Phys Anthropol* 128:299–311.
- Skinner MM, Wood BA, Boesch C, Olejniczak AJ, Rosas A, Smith TM, Hublin J-J. 2008. Dental trait expression at the enamel-dentine junction of lower molars in extant and fossil hominoids. *J Hum Evol* 54:173–186.
- Skinner MM, Wood BA, Hublin JJ. 2009. Protostylid expression at the enamel-dentine junction and enamel surface of mandibular molars of *Paranthropus robustus* and *Australopithecus africanus*. *J Hum Evol* 56:76–85.
- Smith TM, Toussaint M, Reid DJ, Olejniczak AJ, Hublin JJ. 2007. Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:20220–20225.
- Sofaer JA, Niswander JD, Maclean CJ, Workman PL. 1972. Population studies on southwestern Indian tribes. V. Tooth morphology as an indicator of biological distance. *Am J Phys Anthropol* 37:357–366.
- Soares IJ, Goldberg F. 2002. Endodoncia: técnicas y fundamentos. Ed Panamericana.
- Sprinz R. 1953. The linking tooth: a rare anomaly of a mandibular premolar. *British Dent J* 95:108–109.
- Tafforeau P. 2004. Phylogenetic and functional aspects of tooth enamel microstructure and three-dimensional structure of modern and fossil primate molars. PhD Dissertation. Université de Montpellier II: Montpellier, France.
- Trinkaus E. 1978. Dental remains from the Shanidar adult Neanderthals. *J Hum Evol* 7:369–382.
- Turner CG II. 1986. Dendrochronological separation estimates for Pacific Rim populations. *Science* 23:1140–1142.
- Turner CG II. 1989. Late Pleistocene and Holocene population history of East Asia based on dental variation. *Am J Phys Anthropol* 73:305–321.
- Turner CG II. 1990. Major features of sundadonty and sindodonty, including suggestions about East Asian microevolution, population history, and Late Pleistocene relationships with Australian Aborigines. *Am J Phys Anthropol* 82:295–317.
- Turner CG II, 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. p13–31.
- Uytterschaut HT, Wood BA. 1989. Dental morphology: characterization and identification of Australopithecines and *Homo habilis*. In: *Hominidae. Proceedings of the Second International Congress of Human Paleontology*. Milan: Editoriale Jaca. p183–188.
- Vandermeersch B, Trinkaus E. 1994. The postcranial remains of the Régourdou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains. *J Hum Evol* 28:439–476.
- Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H. 1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. IV. Mandibular postcanine root morphology. *J Anat* 156:107–139.
- Wood BA, Uytterschaut H. 1987. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. III. Mandibular premolar crowns. *J Anat* 154:121–156.
- Wright T. 2007. The molecular control of and clinical variations in root formation. *Cells Tissues Organs* 186:86–93.
- Yaacob HB, Hamid JA. 1986. Pulpal calcification in primary teeth: a light microscopy study. *J Pedod* 10:254–64.

19 Publicación 2

Título: A morphological study of the tooth roots of the Sima del Elefante mandible (Atapuerca, Spain): a new classification of the teethbiological and methodological considerations

Revista: Anthropological Science

Estado: Publicado Online

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

Leyre PRADO-SIMÓN^{1,2*}, María MARTINÓN-TORRES¹, Pilar BACA², Aida GÓMEZ-ROBLES^{1,3},
María LAPRESA¹, Eudald CARBONELL⁴, José María BERMÚDEZ DE CASTRO¹

¹Dental Anthropology Group, National Research Centre for Human Evolution, Burgos 09002, Spain

²Stomatology Department, Dentistry Faculty, University of Granada E-18071, Spain

³Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research, Altenberg A-3422, Austria

⁴Institut Català de Paleoeecologia Humana i Evolució Social, Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona ES-43003, Spain

Received 24 January 2011; accepted 28 September 2011

Abstract The recent application of microtomographic techniques to dental morphological studies has revealed an untapped source of biological information about extinct and extant human populations. In particular, this methodology has helped to characterize internal dental structures (enamel–dentine junction, pulp chamber, and radicular canals), maximizing the amount of information that can be extracted from a given specimen. In this study, we present a three-dimensional evaluation of the dental roots of the Sima del Elefante mandible, ATE9-1 (Atapuerca, Spain) by visual inspection, and by tomographic and microtomographic techniques. With 1.3 Myrs of age, this fossil represents the earliest hominin remains in Europe, and one of the very few human fossils for this period and region. Through this case study we aim to present a protocol for the description of the internal dental spaces, exemplify how the application of microtomographic techniques can significantly increase the amount of relevant and informative morphological features (even in the case of fragmentary/heavily worn teeth or teeth with hypercementosis), and explore some biological considerations about external and internal root morphology. There is neither a general nor straightforward correspondence between the external root morphology and the root canals. In cases where a high degree of hypercementosis is present, the external root anatomy can be highly confusing. Indeed the assessment of the internal root anatomy of ATE9-1 teeth has led us to the reclassification of the LC and the LP3 with respect to previous publications. The results of this study suggest that internal root anatomy could be used as a complementary source of biological information.

Key words: Microtomography, root canals, dental pulp, Sima del Elefante

Introduction

Teeth constitute the majority of fossil hominid collections (e.g. Hillson, 1996). The external and internal morphological details, development and tissue proportions of hominoid and hominin teeth have been extensively studied. The study of tooth crown and root morphology (e.g. Abbot, 1984; Wood et al., 1988; Bailey, 2002; Gómez-Robles et al., 2007; Martínón-Torres et al., 2008; Kupczik and Dean, 2008; Kupczik and Hublin, 2010), teeth development (e.g. Ramírez Rozzi and Bermúdez de Castro, 2004; Bayle et al., 2009a, b, 2010), enamel thickness (e.g. Kay, 1981; Martin, 1985; Kono et al., 2002; Olejniczak et al., 2008), enamel–dentine junction shape (e.g. Korenhof, 1961; Skinner et al.,

2008; Bailey et al., 2011), tooth microwear and microtexture (e.g. Scott et al., 2005), and the incremental development of these tissues (e.g. Dean et al., 2001; Lacruz and Bromage, 2006; Smith et al., 2007; Guatelli-Steinberg and Reid, 2008; Smith et al., 2010) have increased our understanding of the fossil hominin species' diet, life history, and phylogenetic relationships.

The space inside the dentine of the tooth where the pulp (the vascular nervous system of the tooth) is housed is called the pulp cavity. Dentine and pulp form a structural and functional unit, the dentino-pulp complex (Gómez and Campos, 2004). When dentine grows, the pulp cavity gets smaller. The deposition of the primary dentine starts with dentinogenesis and ends when the root apex is closed. Primary dentine constitutes the major part of the whole dentine of the teeth (Gómez and Campos, 2004). The formation of the secondary dentine starts when the root apex closes. Its production, at a lower rate than primary dentine, is continuous during the complete life of the tooth. With age, the secondary dentine deposition produces a reduction of the pulp cavity (Prapanpoch and Cottone, 1992; Solheim, 1993). The

* Correspondence to: Leyre Prado Simón, Dental Anthropology Group, National Research Centre on Human Evolution, Paseo Sierra de Atapuerca, Burgos 09002, Spain.
E-mail: leyreprs@gmail.com

Published online 19 November 2011
in J-STAGE (www.jstage.jst.go.jp) DOI: 10.1537/ase.110124

pulp cavity is divided into two portions: the pulp chamber, which is located in the anatomic crown of the tooth and the pulp or root canal or canals which are found in the anatomic root. The vascular-nervous system enters the root canal system via apical foramina at the root tips, and is distributed throughout the pulp cavity, forming multiple paths that lead to the pulp chamber that have complicated divisions between them. These complicated paths are formed by the entrapment of periodontal vessels in Hertwig's epithelial root sheath during calcification (Cutright and Bhaskar, 1969). After crown formation, epithelial cells continue their proliferation to the tooth apex and produce a tubular sheath named Hertwig's epithelial sheath (HERS), from which horizontal processes develop. The shape and folding of this sheath determines root structure (single or multi-rooted) (Kovacs, 1971). Deviations in the invagination process produce variations in root morphologies (Wright, 2007).

It is difficult to visualize and quantify the pulp cavity because it is an internal space rather than a directly observable surface. Although some aspects of the pulp cavity's morphology (e.g. taurodontism) have been often discussed (e.g. Trinkaus, 1978; Harvati et al., 2003; Rosas et al., 2006), this space has been normally overlooked in paleoanthropology. Microcomputed tomography (microCT) allows the visualization of internal dental structures through the nondestructive production of virtual planes of sections facilitating the preservation and study of valuable fossil and museum collections (e.g. Kono, 2004; Tafforeau, 2004; Olejniczak and Grine, 2006). Only recently, some studies of the 3-D hominin pulp cavity proportions have been performed using microtomography (e.g. Bayle et al., 2009a, b, 2010; Crevecoeur et al., 2010; Kupczik and Hublin, 2010).

This technology gives a new perspective for the study of highly destructed fossil teeth, with crowns missing, high categories of wear, roots covered with hypercementosis or affected by taphonomic processes. This advantage has a special relevance when we are dealing with very limited and valuable fossil samples. This is the case of ATE9-1 specimen from the Sima del Elefante locality (Atapuerca, Spain). ATE9-1 was initially assigned to *Homo antecessor* (Carbonell et al., 2008), but this taxonomic classification was later revised, and this specimen was ascribed to *Homo* sp. (Bermúdez de Castro et al., 2011). It represents the earliest hominin fossil found in Europe, dated to the Early Pleistocene (c.1.3 Myr) (Carbonell et al., 2008). In general, the teeth of ATE9-1 show primitive traits for the genus *Homo*, but also some similarities with the *H. antecessor* teeth from the nearby locality of Gran Dolina-TD6 (c. 900 kya) (Bermúdez de Castro et al., 2011). A deeper assessment of the phylogenetic meaning of ATE9-1 root morphology can be found in Bermúdez de Castro et al. (2011).

The dental remains from ATE9-1 are fragmented. Only two crowns (LP4 and RI2) are preserved but they show a high category of wear, and all the roots evince a high degree of hypercementosis that avoid accurate external descriptions (Martín-Torres et al., 2011).

The aim of the present study is to elaborate a detailed description of the ATE9-1 dental roots, extracting the maximum level of morphological information from these fragmented dental remains to make future comparisons pos-

sible. The external and internal morphology of the roots have been compared and the symmetry between antimeres evaluated to observe biological questions that have not been analyzed before in the roots and root canals by means of these relatively new technologies.

The Sima Del Elefante Site

During the 2007 field season, a hominin mandibular fragment (ATE9-1) was recovered from the TE9 level of Sima del Elefante cave site (TE), one of the Pleistocene sites from Sierra de Atapuerca (Burgos, northern Spain) (Carbonell et al., 2008). This site is located in the Railway Trench, 100 m from its entrance and about 200 m away from the well-known Atapuerca-TD site, the infilling of the Gran Dolina cave (Bermúdez de Castro et al., 1999). The TE site corresponds to a sedimentary karstic infilling stopping up the entrance to the so-called 'Galería Baja,' which belongs to the Cueva Mayor-Cueva del Silo complex, where the Sima de los Huesos site is located (Figure 1).

Previous field research at TE was devoted to cleaning and preparation of a vertical profile of the infilling to perform a detailed study of the lithological and sedimentary stratigraphical sequence (Rosas et al., 2001). During the 1980s, sedimentary samples for the biostratigraphical study of the Atapuerca sites (including TE) were obtained (Gil, 1987). However, a detailed, more recent and complete biostratigraphical study has been made by Cuenca-Bescós and García (2007). The Sima del Elefante cave is about 18 m wide and the railway outcrop exhibits a sedimentary thickness of about 24 m formed by 22 lithostratigraphic units mostly made by debris flow deposits (see Figure 1 of Carbonell et al., 2008). The TE9–TE14 levels have yielded an assemblage of Mode 1 lithic tools (Parés et al., 2006; Carbonell et al., 2008) and level TE9, in particular, presents an unexcavated area of more than 60 m². The lithic assemblage found at this level, a simple Mode 1 technology, shows similar primary technical features to those recovered from other Early Pleistocene European sites (Carbonell et al., 2008). Paleomagnetic analyses by Parés et al. (2006) revealed that a major geomagnetic reversal occurs between stratigraphic levels TE16 and TE17. This reversal has been interpreted as the Matuyama Chron, in consonance with the micromammal assemblage at the site (Laplana and Cuenca-Bescós, 2000). Furthermore, levels TE9–TE13 display reverse magnetic polarity. The age of TE9 is further confirmed by burial dating based on the radioactive decay of cosmogenic ²⁶Al ($t_{1/2} = 0.717 \pm 0.017$ Ma) and ¹⁰Be ($t_{1/2} = 1.34 \pm 0.07$ Ma) in quartz collected from the sediments (Carbonell et al., 2008). Thus, based on a combination of paleomagnetism, cosmogenic nuclides, and biostratigraphical data, TE9 level has been dated to the Early Pleistocene (c. 1.2 Ma) or possibly even older (1.3 Ma, Parés, personal communication).

Materials and Methods

Materials

The mandible preserves in situ the roots of lower left lateral incisor (LI2), lower right first premolar (RP3), and



Figure 1. Location of the Sima del Elefante site in relation to the Sima de los Huesos site in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain).

lower right second premolar (RP4), and the apices of both lower right lateral incisor (RI2) and lower right canine (RC). In addition, five isolated teeth were found in the same excavation square: the lower left second premolar (LP4), the root and the crown of the RI2, the root and fragment of the crown of the RC, a partial root which was initially classified as the lower left first premolar (LP3), and a root with a small fragment of the crown that was initially classified as a left canine (LC) (Table 1). Dental dimensions, the similar high degree of occlusal and interproximal wear, and the appropriate fit between the preserved part of the alveolus and the teeth suggest that they belong to ATE9-1.

Methods

The external morphology of the preserved isolated roots was assessed by visual inspection and it was classified according to Wood et al. (1988), which categorizes the root forms into four distinct groups: 1R, 2T (Tomes' root), 2R (mesiobuccal and distal) and 2R (mesial and distal). 1R was defined as a single root with a single (main) canal (single roots of Tomes' root form are included in this category). Two roots: Tomes' root (2T) in which the grooves at the surface of the root led to bifurcation. The roots are mesiobuccal and distolingual, the mesial area of the distolingual root overlaps the distal area of the mesiobuccal root. Each root has a separate pulp canal.

Tomes (1923) was the first to describe this root structure in modern human P3s as a deviation from the normal European single oblong root. Heterogeneity was identified in a phenotype with some premolars being C-shaped in root

transverse section (due to the unilateral induction of an interradicular process forming a prominent mesial/lingual groove), and others showing two root elements (relatively independent mesial/buccal and distal/lingual roots). Turner et al. (1991) normalized the continuous nature of the root structure of Tomes (1923). In this study, the classification of the Tomes' root degrees was done following Turner et al. (1991). The primary elements of the root complex are root cones and radicular structures. The term radical will be used to refer to unseparated root-like divisions (Scott and Turner, 1997), when no true external bifurcation occurs. One root can have two or more radicals. If they are not separated, developmental grooves delimit the boundaries of these radicals. When the radicals are bifurcated, the teeth may have two or more roots (Scott and Turner, 1997).

The internal morphology of the roots (pulp cavity) of the ATE9-1 specimen and the external morphology of the in situ roots were analyzed by means of CT and microCT. ATE9-1 (Figure 2) suffered several post-depositional alterations, most of which were restored at the National Research Centre on Human Evolution (CENIEH) Conservation and Restoration Department. A fragment of the distal aspect of the right corpus including the distal wall of the RP4 socket was found separately. The RP4 was first recovered as a loose tooth and later included in its restored socket (Martinón-Torres et al., 2011). The scanning process was performed after the restoration work. Microtomography could only be done in the teeth that remained isolated after the restoration process (lower left premolars, both lower canines and lower right incisor) (Table 1).

Table 1. ATE9-1 Mandibular teeth

| Tooth position | Preservation | Category of wear (Molnar, 1971) | Location | Image | External visual analysis (Wood et al., 1988) | CT external analysis (Wood et al., 1988) | MicroCT external analysis (Wood et al., 1998) | Tomes' root (Turner et al., 1991) | Internal morphology (Canalda and Brau, 2006) |
|----------------|---|---------------------------------|----------|---------|--|--|---|-----------------------------------|---|
| LI2 | Apex in situ | N/A | In situ | CT | Not possible | 1R | N/P | 0 | 2 canals |
| RI2 | Distal aspect of the root inside the alveolar socket. | 4 | Isolated | MicroCT | 1R | N/PE | 1R | 0 | 1 main canal – apical third bifurcation (buccal and lingual canals) – apex bifurcation of the L canal (buccal and distal) |
| LC | Only preserves the root. Crown broken below the cement–enamel junction. | N/A | Isolated | MicroCT | 1R | N/PE | 1R | 1 | 4 canals – ramification at the apex |
| RC | Broken, buccal aspect of the crown and the proximal third of the root missing. | 4 | Isolated | MicroCT | 1R | N/PE | 1R | 0 | 1 main canal – middle third division into 4 accessory canals – ramification at the apex |
| LP3 | Broken, half of the crown and the proximal third of the root in their lingual and buccomesial aspect missing. | N/A | Isolated | MicroCT | 1R | N/PE | 2T | 3 | 1 main canal – middle third bifurcation (buccal and lingual canals) |
| RP3 | Part of the root in situ, crown missing. | N/A | In situ | CT | Not possible | 2T | N/P | 5 | 1 main root canal – coronal third bifurcation into 2 canals (mesio-buccal and disto-lingual canals) |
| LP4 | Best preserved tooth of the mandible. Crown and root present. | 4 | Isolated | MicroCT | 1R | N/PE | 2T | 1 | 1 main canal – apical third bifurcation (mesial and distal canals) – ramification at the apex |
| RP4 | Part of the root in situ, crown missing. | N/A | In situ | CT | 1R | 2T | N/P | 3 | 1 main canal – apical third bifurcation (mesiobuccal and lingual canals) |

N/A = not applicable.

N/P = not possible.

N/PE = not performed.

The whole mandible was scanned using a YXLON MU 2000-CT scanner at the University of Burgos (Spain) using the following parameters: voltage = 160 kV, amperage = 4 mA, and a resultant voxel size of 0.5 mm × 0.5 mm × 0.5 mm. All the isolated teeth were scanned with a Scanco microtomographic system (μ CT 80, Scanco Medical, Switzerland) housed at the National Research Centre for Human Evolution (CENIEH) using the following settings for each scan: voltage = 70 kV, amperage = 140 mA, and resultant voxel size = 20 μ m × 20 μ m × 20 μ m). The images resulting from the CT and microCT scanning were cropped three-dimensionally with the ImageJ software package (National Institutes of Health, USA) to eliminate background space and reduce the file size. Each of the microCT data files was filtered using a three-dimensional median filter, followed by a mean of least variance filter. These processes were performed to facilitate dental tissue segmentation. Following filtering of the image stack, the external tissues of the tooth and the pulp cavity of each tooth were segmented using a semi-automatic threshold-based approach with the Mimics software package v. 13.1 (Materialise, Belgium). The segmentation of the root canals had to be done mostly manually from the middle or apical third of the roots in all cases due to

the deposition of matrix inside the canals in multiple locations. It was not possible to segment the cementum incremental layers of either the root or the secondary or tertiary dentine deposition layers.

For the description of the root canals the method described by Canalda and Brau (2006) was followed. This thorough and systematic method allows detailed anatomical descriptions of the root canals starting from the crown (that encompasses the pulp chamber) and following by the coronal, middle, and apical thirds of the root. In the ATE9-1 specimen, not all these parts were preserved in all teeth. All the descriptions are presented by antimeres to facilitate the assessment of asymmetry.

Measurements of the roots were taken only from the teeth with complete roots of the sample, LP4 and LI2. Proper landmarks could not be acquired from the rest of the root fragments to enable measurement of the complete root. The volume of the root (Rvol), the surface area of the root (Rsf), the volume of the radicular canal (Rpulpvol), the surface area of the radicular canal (Rpulpsf), and the root length (Rlength) were measured.

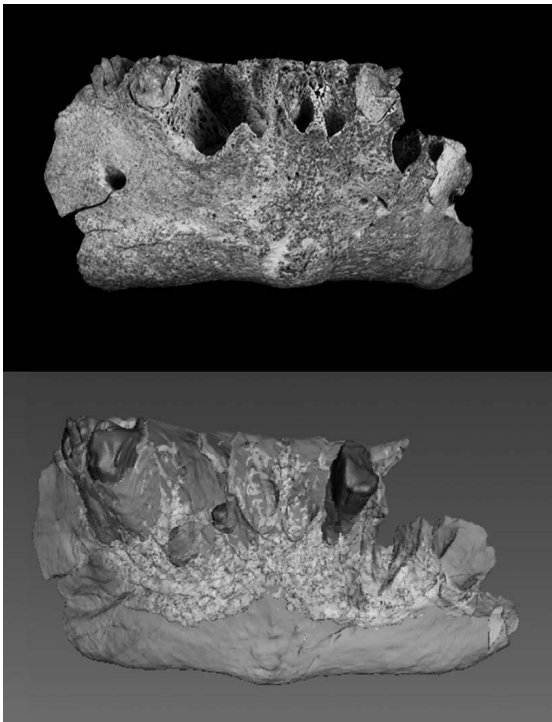


Figure 2. Anterior view of ATE9-1 mandible (above) and anterior view of ATE9-1 mandible and in situ teeth based on computed tomographic reconstruction (below). The mandibular bone has been rendered semi-transparent to illustrate the position of the in situ teeth (coloured in blue).

Results

Table 1 shows the location and preservation state of all teeth, the imaging method that has been used for each of them, and a summary of the results of the internal and external morphological analyses.

The portion of the in situ preserved fragment of the LI2 (Figure 3) is a single root without external bifurcation (1R of Wood et al., 1988). This root would be also classified as grade 0 of Tomes' root according to Turner et al. (1991) with no external visible groove. However, internally we observe a possible bifurcation. A buccal and a lingual canal can be observed at the coronal third of the root in the tomography. They could be the result of a bifurcation of the main canal or they could be two separate canals. The lower resolution of the CT prevents us from seeing whether the lingual canal continues to the apex, since it disappears from the image at the middle third of the root. The buccal canal has a lingual bifurcation at the apex showing an oblique accessory canal (45° angle from the main canal towards the apex). The transverse sections of the root canals are circular over their entire length. The measurements of the LI2 root are contained in Table 2.

The RI2 root (Figure 4) is single (category 1R of Wood et al., 1988), distally deviated in its apical third and without evident developmental grooves, grade 0 of Tomes' root following Turner et al. (1991). However, the CT reveals two rounded depressions in the external mesial and distal surfaces

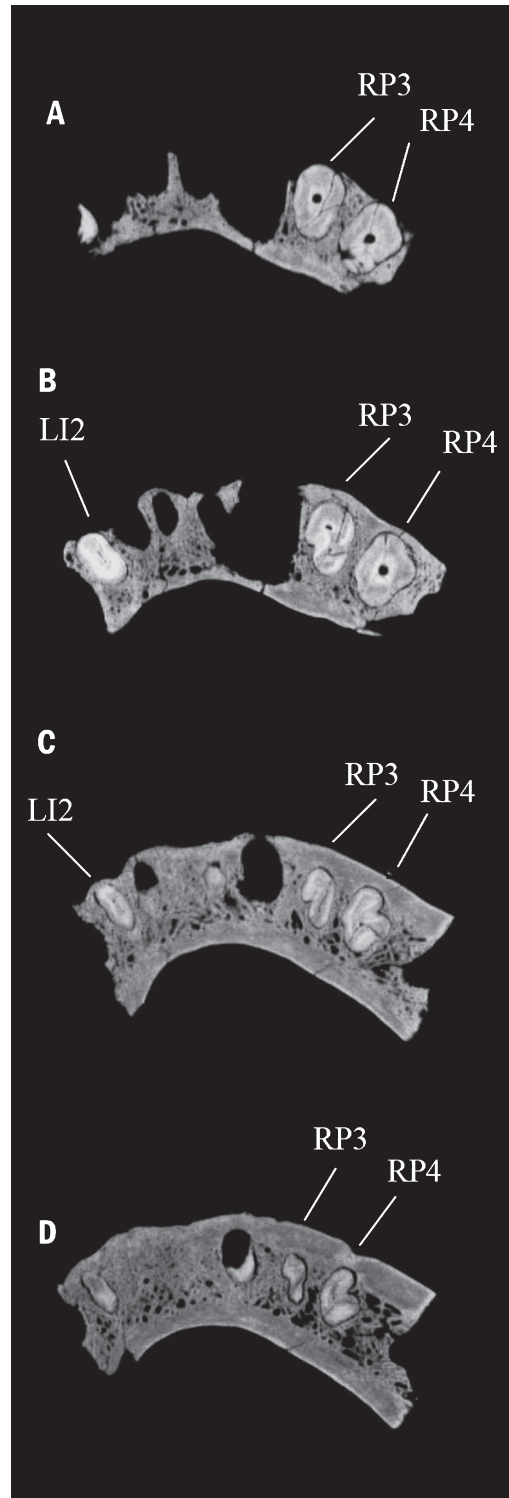


Figure 3. Consecutive high-resolution medical CT transverse cross-sections of ATE9-1 demonstrating root morphology of the in situ dentition: (A) At the level of the cement–enamel junction (CEJ); (B) one-quarter of the distance from the CEJ to the root apex; (C) one-half of the distance from the CEJ to the root apex; (D) three-quarters of the distance to the root apex.

Table 2. Root measurements

| | Rvol (mm ³) | Rsf (mm ²) | Rpulpvol (mm ³) | Rpulpfsf (mm ²) | Rlength (mm) |
|-----|----------------------------|---------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-----------------|
| LI2 | 336.42 | 445.37 | 6.97 | 52.24 | 16.42 |
| LP4 | 641.7 | 548.41 | 21.31 | 82.45 | 18.46 |

at the apical third that delineate a figure-of-eight-shaped section. The main root canal follows the straight trajectory of the root. At the apex, the main canal is divided into a buccal and lingual canal. The lingual canal bifurcates at the apex into a buccal and distal canal. The buccal apical canal is the

largest, so its foramen could be considered the main foramen of the tooth. The longitudinal section of the main root canal is convergent to the apex. The transverse cross-section of the upper third of the root canal shows a circular shape. The apical third of the pulp cavity shows an elliptical shape that continues to the bifurcation of the canal at the apex.

The poor preservation of the LC (Figure 5) prevents an accurate assessment of its original external and internal morphology; only the apical third of the root and the pulp cavity could be visualized and examined. Based on purely external analysis, this root would be classified as 1R (Wood et al., 1988). It shows two shallow developmental grooves in the

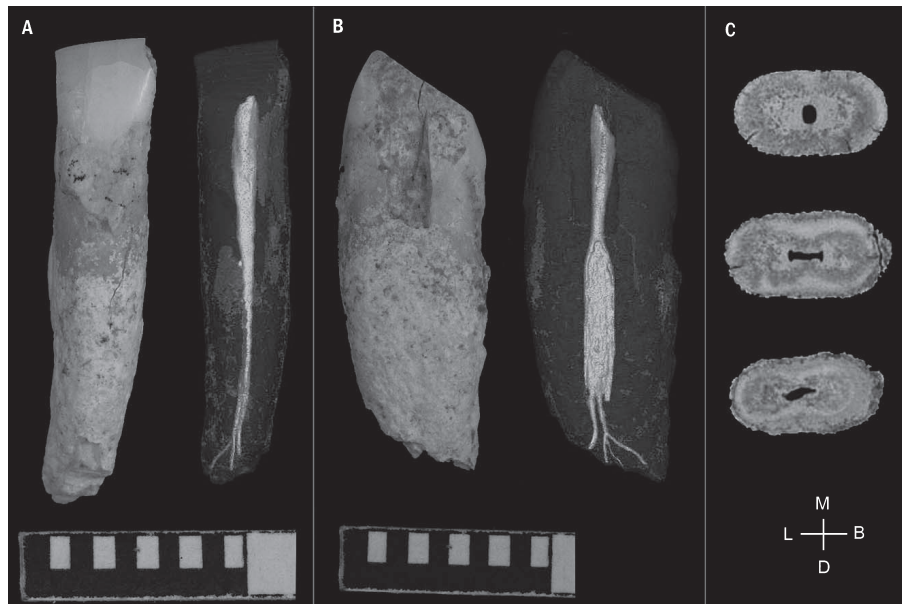


Figure 4. (A) Buccal aspect of the RI2, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (B) Mesial aspect of the RI2, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (C) MicroCT cross-sections of the roots of the RI2 at the cervical, mid-height, and apical thirds.

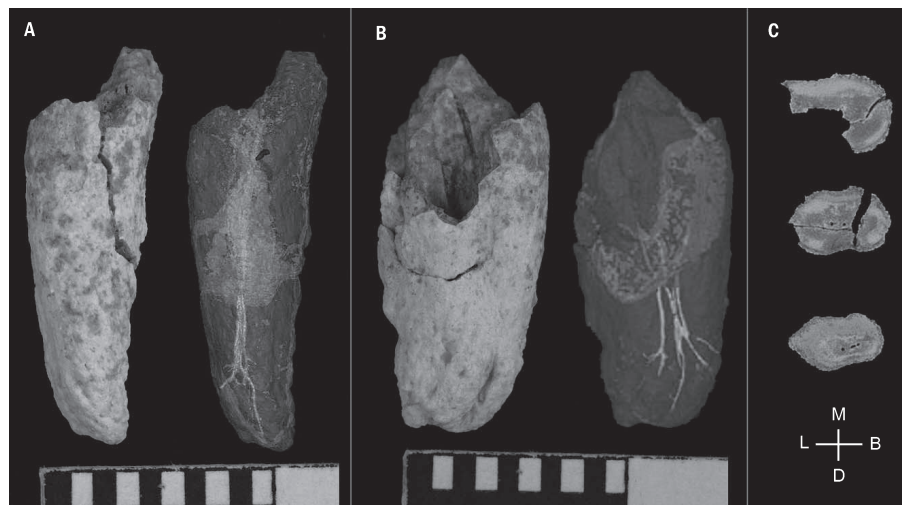


Figure 5. (A) Buccal aspect of the LC, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (B) Mesial aspect of the LC, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (C) MicroCT cross-sections of the roots of the LC at the cervical, mid-height, and apical thirds.

mesial and distal surfaces of its apical third that delimitate a distobuccal and mesiolingual component (grade 1 of Tomes' root according to Turner et al., 1991) and a slightly bifid tip. The CT transverse cross-sections of the external morphology of the root also show the developmental grooves. The mesiolingual radical is predominant at the apical third, and it is slightly deviated to mesial. Four root canals (following a buccolingual line) can be observed at the mid-third of the root. They could be accessory ramifications of a main canal, or this could be an indication that this canine had four separated canals. These four canals are converted into three canals as they get close to the root apex where a ramification of the root canals can be observed with no visible main canal or foramen. This tooth was classified in previous studies as a LP3 (Carbonell et al., 2008; Bermúdez de Castro et al., 2011; Martínón-Torres et al., 2011). In this analysis, and in light of the CT and microCT information, a new classification is suggested (see below).

The RC (Figure 6) root is single and mesiodistally compressed. Externally it would be classified as 1R (Wood et al., 1988). Below the excess of cement we can observe mesial and distal wide constrictions. The coronal half of the root is composed of a main canal with a circular transverse profile, which takes an elliptical shape just before dividing into four accessory canals. It displays a straight trajectory, following the shape of the root. The main canal divides into four smaller accessory canals that intertwine and end in a ramification of the root canals where no main canal can be identified. The longitudinal section of the main canal shows parallel walls.

Although there is a high degree of hypercementosis at the apical third of the root of the LP3 (Figure 7), a light expression of a bifid tip could be observed. Based only on the external analysis of the morphology of this root, it could have been classified as 1R (Wood et al., 1988). However, looking at the internal and external morphologies it would be classi-

fied as double-rooted: 2T (Wood et al., 1988). There is a moderately deep developmental groove in the mesiolingual surface that extends along two-thirds of the total root length (grade 3 of Tomes' root according to Turner et al., 1991). This groove delimitates externally a mesiobuccal and a distolingual radical. There is a main root canal which bifurcates from the second third of the root, and from this point the pulp cavity is composed of buccal and lingual canals which remain separated until the apex. The canals follow the curve of the root, without a strong angulation. The apices of the root canals are curved, following the shape of the root. There are two blind accessory canals whose trajectories end inside the tooth, in this case in the cement. These accessory canals start from the mesial and distal canals following an oblique trajectory with a 45° angle. The apical third of the root canal shows a ramification, and no main canal can be identified. The apex is full of foramina with similar diameters. The walls of the root canals in longitudinal section are parallel. A transverse cross-section of the root canals at a cervical level shows a circular shape. This tooth was previously classified as LC (Carbonell et al., 2008; Bermúdez de Castro et al., 2011; Martínón-Torres et al., 2011). In this analysis a new classification is suggested (see below).

The external upper third of the transverse CT cross-section of the root of the RP3 (Figure 3) is oval, with a slight mesiolingual indentation. A mesiobuccal and a distolingual radical are delimited externally by a moderately deep developmental groove in the mesiolingual surface that extends along two-thirds of the total root length (grade 3 of Tomes' root according to Turner et al., 1991). Internally, the main root canal is bifurcated at the coronal third in mesiobuccal and distolingual ramifications that continue as two separated canals until the apex (Figure 3). The transverse sections of the root canals are circular along their whole length.

The root of the LP4 (Figure 8) is relatively straight with a

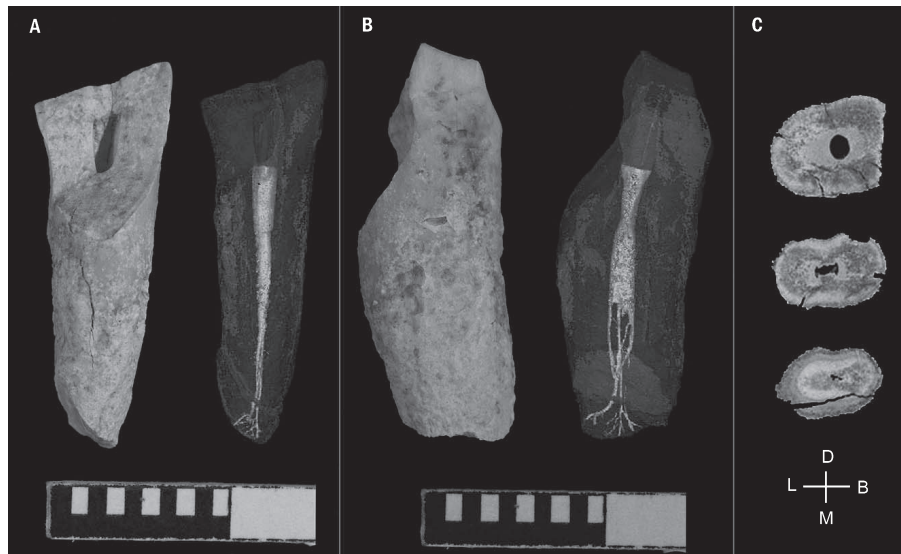


Figure 6. (A) Buccal aspect of the RC, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (B) Mesial aspect of the RC, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (C) MicroCT cross-sections of the roots of the RC at the cervical, mid-height, and apical thirds.



Figure 7. (A) Buccal aspect of the LP3, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (B) Mesial aspect of the LP3, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (C) MicroCT cross-sections of the roots of the LP3 at the cervical, mid-height, and apical thirds.



Figure 8. (A) Buccal aspect of the LP4, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (B) Mesial aspect of the LP4, external and internal (virtual filling of the pulp cavity) views. (C) MicroCT cross-sections of the roots of the LP4 at the cervical, mid-height, and apical thirds.

slight distal deviation. It presents a prismatic shape with four longitudinal external grooves (buccal, mesial, mesiolingual, and distal) which start at the second third of the root and get more pronounced towards the apex. Due to the shallow developmental grooves observed in the root surface, we would classify this tooth as grade 1 of Tomes' root according to Turner et al. (1991). The generalized high level of hypercementosis present in the root of this tooth, as well as in the rest of ATE9-1 dentition (Martín-Torres et al., 2011) makes it very difficult to describe the external anatomy of the root. Despite the external demarcation of four radicals,

internally there is a single main root canal with bifurcation at the apical third so we would classify the LP4 root as 2T (Wood et al., 1988). A large pulp chamber with marked constriction at the floor, where the root canal starts, can be visualized. Internally, the root canals of this premolar (as well as in the rest of ATE9-1 teeth) were obliterated by means of post-mortem-deposited matrix and secondary dentine that is physiologically deposited through the life of the subjects (Benzer, 1948). At the apical third, the root canal is bifurcated and shows an apical ramification formed by a mesial and a distal canal that disappear and become multiple ramified



Figure 9. Buccal and mesial aspects of RP4 (taken before the mandible was restored).

collateral canals. At the apex, there is one foramen that could be distinguished from the others due to its larger diameter. It is located at the mesial part of the apex of the root, and it could be considered the main foramen of this radicular canal. The longitudinal section of the whole root canal is convergent towards the apex. In cross-section, the pulp chamber has a buccolingual ellipsoid shape. The transverse cross-section of the root canal is rounded and the walls show some roughness which is likely due to post-mortem deposition of sediments inside the pulp cavity. The measurements of the LP4 root are provided in Table 2.

At the external apical third of the root of the RP4 (Figure 9) we can distinguish a mesiobuccal and a distolingual radicals separated by a deep distobuccal groove and a shallow mesiolingual one. The mesiobuccal cone is shorter and flexed. Despite the deep invagination at this level, the apex of this radical is fused to the distal radical. We could classify this root as grade 3 of Tomes' root (Turner et al., 1991) due to the depth of the cleft. The transverse CT cross-sections (Figure 3) reveal that in its external coronal third the root is prismatic with four slight indentations, one buccal, one distal, one mesiolingual, and a shallower mesial one, similar to the left antimer. Attending to the CT images and the visual inspection, this root would be classified as 2T (Wood et al., 1988). Internally, the main canal is bifurcated into two canals at the apical third. A mesiobuccal and a lingual canal can be observed at the root apex. The cross-section of the root canal is circular throughout the whole length.

Discussion

The root surfaces of all of the teeth in ATE9-1 exhibit an irregular thickening and rough surface due to abnormal cementum deposition particularly affecting the apical third (Martínón-Torres et al., 2011). The excessive proliferation of cementum beyond the physiological limits of the tooth is called hypercementosis (Weinberger, 1954; Leider and Garbarino, 1987; Hillson, 2008; Pinheiro et al., 2008) and leads to the abnormal thickness of the root, predominantly near the apex which becomes rounder in shape (Pinheiro et al., 2008). The generalized hypercementosis observed in

ATE9-1 prevents a proper assessment of the root external morphology and obliges to be cautious when recording measurements.

In previous assessments of the Sima del Elefante mandible (Carbonell et al., 2008; Bermúdez de Castro et al., 2011; Martínón-Torres et al., 2011), a different classification of the mandibular teeth was suggested. LC (in this study) was identified as a LP3, and vice versa. After the analysis of the morphology of the roots and the root canals of ATE9-1 the classification of the teeth was reconsidered due to several reasons. The buccal outline of the preserved crown of the LP3 (Figure 7b) was too rounded to be a canine. Buccal surfaces in lower premolars tend to be more semicircular (Diamond, 1962; Woelfel and Scheid, 1998; Riojas, 2006), as is the case of the root fragment designated as a LP3 in this study and that it is similar to the buccal outline of the LP4 (Figure 8b). With this new classification, the transverse sections of the LP3 (Figure 7c) and the RP3 (Figure 3) are highly coincident. This fact contradicts previous statements about strong asymmetry between antimeres (Bermúdez de Castro et al., 2011). LC would still present a grade 1 of Tomes' root though this trait is absent in the RC. Interestingly, the external root morphology of ATE9-1 P3s is now identical to the root morphology described for *H. antecessor* P3s, and that was suggested as possibly apomorphic for this species (Bermúdez de Castro et al., 1999).

The existence of an abscess in the LC alveolus (Martínón-Torres et al., 2011) has remodeled the distal wall of the socket, creating a space between the tooth and the socket and making relatively good fitting of both pieces in the same socket. Finally, and under this new possibility, we have noted that there is a good fitting between the mesial interproximal facet of the LP4 and the small preserved portion of the distal interproximal facet of the LP3.

ATE9-1 roots present relatively complex external and internal root systems. There is neither a general nor straightforward correspondence between the external root morphology and the root canal's morphology. From the early studies of Hess and Zürcher (1925) on modern human samples, the anatomical complexity of root canals is becoming increasingly documented (e.g. Cleghorn et al., 2007a, b). It is known that a root with a single conical canal with a single apical foramen is not the typical morphology but rather the exception (Cohen and Burns, 2002; Vertucci, 2005). The frequency of multiple foramina, accessory canals, and other anatomical variations in root canals demonstrates that such morphology is so frequent that it must be considered the normal anatomical condition (Cohen and Burns, 2002). With a normal degree of variability, particularly in 'minor variants' such as the number of foramina or the accessory canals, most teeth are expected to show a somewhat consistent pattern in their root canal morphologies (Tronstad, 1993). Looking at the teeth of ATE9-1, we can see examples of a high morphological degree of internal-external variation with lack of concordance between the number of radicals and root canals (see Table 1). This is the case of LI2 (1R with two separated canals from the coronal third: see Figure 3), LP3 (2T that shows two clearly separated canals from the coronal third: see Figure 5) and RP3 (2T with two clearly separated canal from the coronal third: see Figure 3).

The external surfaces of the roots are affected by the environmental and life conditions of individuals. The generalized hypercementosis of all the ATE9-1 teeth has been related to excessive movement of the tooth within the socket in a first stage and/or to a high compensatory eruption rate due to a lack of proper opposing teeth (Martín-Torres et al., 2011). Nevertheless, the root canals are more stable and not so affected by external factors. This is why, in our opinion, the morphology of the root canals is more reliable in this case and complementary to the external root morphology, especially in the case of ATE9-1, where a high degree of hypercementosis is present.

In summary, it has been demonstrated that in cases where a high degree of destruction and hypercementosis are present in a fossil, the apparent external morphology of the roots can be highly confusing. In these cases, tomographic and microtomographic techniques are fundamental to get a clear idea of the external and internal morphology of the teeth and to obtain a significant amount of biological information that otherwise would have been unavailable. A new classification of two of the ATE9-1 teeth was performed relying on the tomographic and microtomographic images and the analysis of the original fossil. Classically, we have relied on the external identification of roots and radicals to characterize hominins and assess their phylogenetic proximity/distance (e.g. Scott and Turner, 1997; Irish and Guatelli-Steinberg, 2003). In this study it has been demonstrated that the internal root anatomy could be used as a complementary source of biological information. The classification of LP3 and LC has been modified after the analysis of the internal morphology of the teeth by tomographic and microtomographic images; this led to the conclusion that the internal root anatomy could be used as a complementary and more reliable source of biological information.

Acknowledgments

This study was made possible by financial support from the Fundación Atapuerca, the Spanish Ministry of Science and Innovation, and the Junta de Castilla y León (Project number CGL2009-12703-C03-01, Proyecto Grupo de Excelencia de la Junta de Castilla y León GR249). This study benefited greatly from contributions by the following individuals and institutions: the University of Granada, the University of Burgos, with special thanks to Laura Rodríguez and Elena Santos. Thank you to Simon Henchy for his invaluable help with English corrections. Special thanks should be also given to Pilar Fernández-Colón and Elena Lacasa-Marquina from the Conservation and Restoration department of CENIEH (Burgos) and the Atapuerca excavation and research team. Thank you to Dr Bayle for her revision which has helped to improve the quality of this paper. We also thank Dr Kono for her invaluable insights into ATE9-1 dental morphology. Thank you very much to Dr Hanihara and the anonymous associated editor for their suggestions and corrections which helped to improve the paper significantly. And thanks to Luis Tortosa Santiago for his valuable technical help.

References

- Abbott S.A. (1984) A comparative study of tooth root morphology in the great apes, modern man and early hominids. Ph.D. dissertation, University of London.
- Bailey S.E. (2002) A closer look at Neanderthal postcanine dental morphology: the mandibular dentition. *Anatomical Record*, 269: 148–156.
- Bailey S.E., Skinner M.M., and Hublin J.J. (2011) What lies beneath? An evaluation of lower molar trigonid crest patterns based on both dentine and enamel expression. *American Journal of Physical Anthropology*, 145: 505–518.
- Bayle P., Braga J., Mazurier A., and Macchiarelli R. (2009a) Dental developmental pattern of the Neanderthal child from Roc de Marsal: a high-resolution 3D analysis. *Journal of Human Evolution*, 56: 66–75.
- Bayle P., Braga J., Mazurier A., and 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.
- Bayle P., Macchiarelli R., Trinkaus E., Duarte C., Mazurier A., and Zilhão J. (2010) Dental maturational sequence and dental tissue proportions in the early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107: 1338–1342.
- Benzer S. (1948) The development and morphology of physiological secondary dentin. *Journal of Dental Research*, 27: 640–646.
- Bermúdez de Castro J.M., Carbonell E., Cáceres I., Díez J.C., Fernández-Jalvo Y., Mosquera M., Ollé A., Rodríguez J., Rodríguez X.P., Rosas A., Rosell J., Sala R., Vergés J.M., and van der Made J. (1999) The TD6 (Aurora Stratum) hominid site. Final remarks and new questions. *Journal of Human Evolution*, 37: 695–700.
- Bermúdez de Castro J.M., Martín-Torres M., Gómez-Robles A., Prado-Simón L., Olejniczak A.J., Martín-Francés L., Lapresa M., and Carbonell E. (2011) The 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.
- Canalda C. and Brau E. (2006) *Endodoncia: Técnicas clínicas y bases científicas*. Masson, Barcelona.
- Carbonell E., Bermúdez de Castro J.M., Parés J.M., Pérez-González A., Ollé A., Mosquera M., Cuenca-Bescós G., García N., Granger D.E., Huguet R., van der Made J., Martín-Torres M., Rodríguez X.P., Rosas A., Sala R., Stock G.M., Vallverdú J., Vergés J.M., Allué E., Benito A., Burjachs F., Cáceres I., Canals A., Díez J.C., Lozano M., Mateos A., Navazo M., Rodríguez J., Rosell J., and Arsuaga J.L. (2008) The first hominin of Europe. *Nature*, 452: 465–469.
- Cleghorn B.M., Christie W.H., and Dong C.C. (2007a) The root and root canal morphology of the human mandibular first premolar: a literature review. *Journal of Endodontics*, 33: 509–516.
- Cleghorn B.M., Christie W.H., and Dong C.C. (2007b) The root and root canal morphology of the human mandibular second premolar: a literature review. *Journal of Endodontics*, 33: 1031–1037.
- Cohen S. and Burns R.C. (2002) *Pathways of the pulp*. Mosby, St Louis.
- Crevecoeur I., Bayle P., Rougier H., Maureille B., Higham T., van der Plicht J., De Clerck N., and Semal P. (2010) The Spy VI child: a newly discovered Neanderthal infant. *Journal of Human Evolution*, 59: 641–656.
- Cuenca-Bescós G. and García N. (2007) Biostratigraphic succession of the Early and Middle Pleistocene mammal faunas of

- the Atapuerca cave sites (Burgos, Spain). *Cour Forsch-Inst Senckenberg*, 259: 99–110.
- Cutright D.E. and Bhaskar S.N. (1969) Pulpal vasculature as demonstrated by a new method. *Oral Surgery, Oral Medicine, Oral Pathology, Oral Radiology, and Endodontics*, 27: 678–683.
- Dean C., Leakey M.G., Reid D., Schrenk F., Schwartz G.T., Stringer C., and Walker A. (2001) Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins. *Nature*, 414: 628–631.
- Diamond M. (1962) Anatomía dental. Uthea, México.
- Gil E. (1987) Taxonomía y bioestratigrafía de micromamíferos del Pleistoceno Medio especialmente roedores, de los rellenos kársticos de la Trinchera del ferrocarril de Atapuerca. Phd. dissertation, University of Zaragoza, Spain.
- Gómez M.E. and Campos A. (2004) Histología y embriología bucodental. Editorial médica Panamericana, Madrid.
- Gómez-Robles A., Martínón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Margvelashvili A., Bastir M., Arsuaga J.L., Pérez-Pérez A., Estebanaraz F., and Martínez L.M. (2007) A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape. *Journal of Human Evolution*, 53: 272–285.
- Guatelli-Steinberg D. and Reid D.J. (2008) What molars contribute to an emerging understanding of lateral enamel formation in Neanderthals vs. modern humans. *Journal of Human Evolution*, 54: 236–250.
- Harvati K., Panagopoulou E., and Karkanas P. (2003) First Neanderthal remains from Greece: the evidence from Lakonis. *Journal of Human Evolution*, 45: 465–473.
- Hess W. and Zürcher E. (1925) *The Anatomy of the Root Canals of the Teeth of the Permanent and Deciduous Dentitions*. William Wood and Co., New York.
- Hillson S. (1996) *Dental Anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hillson S. (2008) *Dental Pathology*. In: Katzenberg, M.A. and Saunders S.R. (eds.), *Biological Anthropology of the Human Skeleton*. John Wiley, New York, pp. 301–340.
- Irish J.D. and Guatelli-Steinberg D. (2003) Ancient and modern human origins: An expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *Journal of Human Evolution*, 45: 113–144.
- Kay R.F. (1981) The nut-crackers: a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 55: 141–151.
- Kono R. (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., and Tanijiri T. (2002) A three-dimensional analysis of enamel distribution patterns in human permanent first molars. *Archives of Oral Biology*, 47: 867–875.
- Korenhof C.A.W. (1961) The enamel–dentine border: a new morphological factor in the study of the (human) molar pattern. *Proc. Koninkl. Nederl. Acad. Wetensch.*, 64B: 639–664.
- Kovacs I. (1971) A systematic description of dental roots. In: Dahlberg A.A. (ed.), *Dental Morphology and Evolution*. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 211–256.
- Kupczik K. and Dean M.C. (2008) Comparative observations on the tooth root morphology of *Gigantopithecus blacki*. *Journal of Human Evolution*, 54: 196–204.
- Kupczik K. and Hublin J.J. (2010) Mandibular molar root morphology in Neanderthals and -late Pleistocene recent *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*, 59: 525–541.
- Lacruz R.S. and Bromage T.G. (2006) Appositional enamel growth in molars of South African fossil hominids. *Journal of Anatomy*, 209: 13–20.
- Laplana C. and Cuenca-Bescós G. (2000) Una nueva especie de *Microtus* (*Allophaiomys*) (*Arvicolidae*, *Rodentia*, *Mammalia*) en el Plesitoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Revista Española de Paleontología*, 15: 77–88.
- Leider A.S. and Garbarino V.E. (1987) Generalized hypercementosis. *Oral Surgery Oral Medicine Oral Pathology*, 63: 375–380.
- Martin L.B. (1985) Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature*, 314: 260–263.
- Martinón-Torres M., Bermúdez de Castro J.M., Gómez-Robles A., Margvelashvili A., Prado L., Lordkipanidze D., and Vekua A. (2008) Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): morphological analysis and comparative study. *Journal of Human Evolution*, 55: 249–273.
- Martinón-Torres M., Martín-Francés L., Gracia A., Olejniczak A.J., Prado-Simón L., Gómez-Robles A., Lapresa M., Carbonell E., Arsuaga J.L., and Bermúdez de Castro J.M. (2011) The 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.
- Olejniczak A.J. and Grine F.E. (2006) Assessment of the accuracy of dental enamel thickness measurements using microfocal X-ray computed tomography. *Anatomical Record*, 288: 263–275.
- Olejniczak A.J., Smith T.M., Skinner M.M., Grine F.E., Feeney R.N., Thackeray J.F., and Hublin J.J. (2008) Three-dimensional molar enamel distribution and thickness in *Australopithecus* and *Paranthropus*. *Biology Letters*, 4: 406–410.
- Parés J.M., Pérez-González A., Rosas A., Benito A., Bermúdez de Castro J.M., and Huguet R. (2006) Matuyama-age lithic tools from the Sima del Elefante site, Atapuerca (northern Spain). *Journal of Human Evolution*, 50: 163–169.
- Pinheiro B.C., Pinheiro T.N., Alvarez-Capelozza A.L., and Consolaro A. (2008) A scanning electron microscopic study of hypercementosis. *Journal of Applied Oral Science*, 16: 380–384.
- Prapanpoch S. and Cottone J.A. (1992) Morphometric analysis of the dental pulp chamber as a method of age determination in humans. *American Journal of Forensic Medicine and Pathology*, 13: 50–55.
- Ramírez Rozzi F.V. and Bermúdez De Castro J.M. (2004) Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature*, 428: 936–939.
- Riojas M.T. (2006) Anatomía dental. Manual Moderno, México.
- Rosas A., Pérez-González A., Carbonell E., van der Made J., Sánchez A., Laplana C., Cuenca-Bescós G., Parés J.M., and Huguet R. (2001) Le gisement pléistocène de la ‘Sima del Elefante’ (Sierra de Atapuerca, Espagne). *L’Anthropologie*, 105: 301–312.
- Rosas A., Martínez-Maza C., Bastir M., García-Tabernero A., Lazuela-Fox C., Huguet R., Ortiz J.E., Juliá R., Soler V., de Torres T., Martínez E., Cañaveras J.C., Sánchez-Moral S., Cuezva S., Lario J., Santamaría D., de la Rasilla M., and Fortea J. (2006) Paleobiology and comparative morphology of a late Neanderthal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 19266–19271.
- Scott G.R. and Turner C.G., II (1997) *The Anthropology of Modern Human Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Scott R.S., Ungar P.S., Bergstrom T.S., Brown C.A., Grine F.E., Teaford M.F., and Walker A. (2005) Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*, 436: 693–695.
- Skinner M.M., Wood B.A., Boesch C., Olejniczak A.J., Rosas A., Smith T.M., and Hublin J.J. (2008) Dental trait expression at the enamel–dentine junction of lower molars in extant and fossil hominoids. *Journal of Human Evolution*, 54: 173–186.
- Smith T.M., Toussaint M., Reid D.J., Olejniczak A.J., and Hublin J.J. (2007) 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.

20 Bibliografía

- Abbott SA. 1984. A comparative study of tooth root morphology in the great apes, modern man and early hominids. Ph.D. dissertation. University of London.
- Arsuaga JL, Carretero JM, Gracia A, Martínez I. 1990. Taphonomical analysis of the human sample from the sima de los huesos middle pleistocene site (Atapuerca/Ibeas Spain). *Hum Evol* 39: 179-185.
- 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, Carretero JM, Lorenzo C, García N, Ortega AI. 1997a. Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *J Hum Evol* 33: 109-127.
- Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Lorenzo C. 1997b. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). *J Hum Evol* 33: 219-281.
- Arsuaga JL, Martínez I, Lorenzo C, Gracia A, Muñoz A, Alonso O, Gallego J. 1999. The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J Hum Evol* 37: 431-457.
- Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E (eds). 2006. Atapuerca patrimonio de la humanidad. 30 años de excavaciones y descubrimientos. Junta de Castilla y León, Valladolid.

- Ash M, Nelson S. 2003. *Wheeler's dental anatomy, physiology and occlusion*. 8th ed. Philadelphia: Saunders.
- Bailey SE. 2002a. A closer look at Neanderthal postcanine dental morphology: the mandibular dentition. *Anat Rec New Anat* 269: 148-156.
- Bailey SE. 2002b. Neanderthal dental morphology: implications for modern human origins. Ph.D. Dissertation, Arizona State University, Tempe.
- Bailey SE, Lynch JM. 2005. Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neandertals and anatomically modern humans. *Am J Phys Anthropol* 126: 268-277.
- Bailey SE, Skinner MM, Hublin JJ. 2011. What lies beneath? An evaluation of lower molar trigonid crest patterns based on both dentine and enamel expression. *American Journal of Physical Anthropology* 145: 505-18.
- Bayle P, Braga J, Mazurier A, Macchiarelli R. 2009a. Dental developmental pattern of the Neanderthal child from Roc de Marsal: a high-resolution 3D analysis. *J Hum Evol* 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. *Am J Phys Anthropol* 138: 493-498.
- Bayle P, Macchiarelli R, Trinkaus E, Duarte C, Mazurier A, Zilhó J. 2010. Dental maturational sequence and dental tissue proportions in the early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 1338-42.
- Benzer S. 1948. The development and morphology of physiological secondary dentin. *J Dent Res* 27: 640-646.
- Berger GW, Pérez-González A, Carbonell E, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Ku TL. 2008. Luminiscence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *J Hum Evol* 55: 300-311.

-
- Bermúdez de Castro JM. 1986. Dental remains from Atapuerca (Spain) I. Metrics. *J Hum Evol* 15: 265-287.
 - Bermúdez de Castro JM. 1987. Morfología comparada de los dientes humanos fósiles de Ibeas (Sierra de Atapuerca, Burgos). *Estudios Geológicos* 43, 309333.
 - Bermúdez de Castro JM. 1988. Dental remains from Atapuerca/Ibeas (Spain) II. Morphology. *J Hum Evol* 17: 279-304.
 - Bermúdez de Castro JM. 1993. The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations. *J Hum Evol* 24: 339-371.
 - Bermúdez de Castro JM, Nicolás ME. 1995. Posterior dental size reduction in hominids: the Atapuerca evidence. *Am J Phys Anthropol* 96: 335-56.
 - Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martínez I, Mosquera M. 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276: 1392-1395.
 - Bermúdez de Castro JM, Rosas A, Nicolás ME. 1999. Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37: 523566.
 - Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Arsuaga JL [eds]. 1999. Gran Dolina site: TD6 Aurora Stratum (Burgos, Spain). *J Hum Evol* 37.
 - Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Sarmiento S, Lozano M. 2003. Gran Dolina-TD6 versus Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of discontinuity in the European Pleistocene populations? *J Archaeol Sci* 30: 1421-1428.
 - Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Rosas A, van der Made J, Carbonell E, Sarmiento S, Lozano M. 2004. The Atapuerca Sites and Their Contribution to the Knowledge of Human Evolution in Europe. *Evol Anthropol* 13: 25-41.
 - Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Gómez A, Mateos A, Martínón-Torres M, Muela A, Rodríguez J, Sarmiento S, Varela S. 2006. Paleodemografía del

hipodigma de fósiles de homínidos del nivel TD6 de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos): estudio preliminar. *Estud Geol* 62: 145-154.

- Bermúdez de Castro JM, Pérez-González A, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Rossel J, Prado L, Sarmiento S, Carbonell E. 2008. A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *J Hum Evol* 55: 729-735.
- Bermúdez de castro JM, Martín-Torres M, Gómez-Robles A, Prado-Simón L; Olejniczak A, Martín-Francés L, Lapresa M, Carbonell E. 2011. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *J Hum Evol* 61: 12-25.
- Beynon AD, Dean MC. 1988. Distinct dental development patterns in early fossil hominids. *Nature* 335(6190): 509-14.
- Biggerstaff RH. 1969. The basal area of posterior tooth crown components: the assessment of within tooth variation of premolars and molars. *Am J Phys Anthropol* 31: 163-170.
- Bischoff JL, Fitzpatrick JA, León L, Arsuaga JL, Falgueres C, Bahain JJ, Bullen T. 1997. Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *J Hum Evol* 33: 129-154.
- Bischoff JL, Williams RW, Rosenbauer RJ, Aramburu A, Arsuaga JL, García N, Cuenca-Bescós G. 2007. High resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 yrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *J Archaeol Sci* 34: 763-770.
- Black G. 1902. *Descriptive anatomy of the teeth*. 4th ed. Philadelphia: SS White Dental Manufacturing Company.
- Bocquet-Appel JP, Arsuaga JL. 1999. Age distributions of hominid samples at Atapuerca (SH) and Krapina could indicate accumulation by catastrophe. *J Archaeol Sci* 26: 327-338.

- Brown P, Herbranson E. 2005. Dental anatomy & 3D tooth atlas version 3.0. 2nd ed. Chicago: Quintessence.
- Butler PM. 1939. Studies in the mammalian dentition and of differentiation of the postcanine dentition. Proc Zool Soc London. B 209: 1-36.
- Canalda C, Brau E. 2006. Endodoncia. Técnicas clínicas y bases científicas. Ed. Masson. Barcelona.
- Carabelli G. 1844. Systemisches Handbuch der Zahnheilkunde. Anatomie des Mundes, V2. Braunmüller und Seidel, Wien.
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Díez JC, Rosas A, Cuenca-Bescós G, Sala R, Mosquera M, Rodríguez XP. 1995. Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca TD6 (Spain). Science 269: 826-830.
- Carbonell E, García-Antón MD, Mallol C, Mosquera M, Ollé A, Rodríguez XP, Sahnouni M, Sala R, Vergés JM. 1999. The TD6 level lithic industry from Gran Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain): production and use. J Hum Evol 37: 653-693.
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Allué E, Bastir M, Benito A, Cáceres I, Canals T, Díez JC, Van der Made J, Mosquera M, Ollé A, Pérez-González A, Rodríguez J, Rodríguez XP, Rosas A, Rosell J, Sala J, Vallverdú J, Vergés JM. 2005. An early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. Proc Natl Acad Sci USA 102: 5674-5678.
- 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, Vergés 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: 465-469.
- Carbonell E, Cáceres I, Lozano M, Saladié P, Rosell J, Lorenzo C, Vallverdú J, Huguet R, Canals T, Bermúdez de Castro JM. 2010. Cultural cannibalism as

a paleoeconomic system in the European Lower Pleistocene. *Curr Anthropol* 51: 539-549.

- Cervera J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2001. Atapuerca. Un millón de años de historia. Plot ediciones. Editorial Complutense, Madrid.
- Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2006. Root and root canal morphology of the human permanent maxillary first molar: a literature review. *J Endod* 32: 813-21.
- Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2007a. The root and root canal morphology of the human mandibular second premolar: a literature review. *J Endod* 33: 1031-7.
- Cleghorn BM, Christie WH, Dong CC. 2007b. The root and root canal morphology of the human mandibular first premolar: a literature review. *J Endod* 33: 509-16.
- Cohen S, Burns RC. 2002. *Pathways of the pulp*. Mosby, St Louis.
- Cohen S, Hargreaves KM. 2008. *Pathways of the pulp*. Elsevier-Mosby.
- Condemi S. 2001. Les Néandertaliens De la Chaise (Abri Bourgeois-Delaunay). Comité des Travaux Historiques et Scientifiques.
- Condemi S, Moncel MH. 2004. Chaise Vouthon. In: *La Préhistoire - Histoire et dictionnaire*, Vialou, D., (éd.), Robert Laffont, Bouquins.
- Cuenca-Bescós G, Laplana-Conesa C, Canudo JI, Arsuaga JL. 1997. Small mammals from Sima de los Huesos. *J Hum Evol* 33: 175-190.
- Daegling DJ. 1989. Biomechanics of cross-sectional size and shape in the hominid mandibular corpus. *American Journal of Phys Anthropol* 80: 911-106.
- Dahlberg A. 1951. The dentition of the American Indian. in *Papers on the Physical Anthropology of the American Indian*. New York: Viking Fund.

- Dean MC. 1985. The eruption pattern of the permanent incisors and first permanent molar in *Australopithecus (Paranthropus) robustus*. Am J Phys Anthropol 67: 251-257.
- Dean MC. 1987. The dental developmental status of six East African juvenile fossil hominids. J Hum Evol 16: 197-213.
- Dean MC. 2000. Progress in understanding hominoid dental development. J Anat 197: 77-101.
- 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.
- Dennell R, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM. 2011. Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe. Quat Sci Rev 30: 1511-1524.
- Diamond M. 1962. Anatomía Dental. Ed. Uthea. Pgs 62-129
- Duarte C, Mauricio J, Pettitt PB, Souto P, Trinkaus E, Van der Plicht H, Zilhó J. 1999. The early upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. Proc Natl Acad Sci USA 96: 7604-7609.
- Falguères C, Bahain J, Yokoyama Y, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Bischoff JL, Dolo JM. 1999. Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. J Hum Evol 37: 343-352.
- Fernández-Jalvo Y, Díez JC, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Arsuaga JL. 1996. Evidence of early cannibalism. Science 271: 277-278.
- Fernández-Jalvo Y, Díez JC, Cáceres I, Rosell J. 1999. Human cannibalism in the early Pleistocene of Europe (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). J Hum Evol 37: 591-622.
- Fuller J, Denehy G. 1984. Concise dental anatomy and morphology. 2nd ed. Chicago: Year Book Medical Publishers, Inc.

- García N, Arsuaga JL, Torres T. 1997. The carnivore remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J Hum Evol* 33: 155-174.
- García N, Arsuaga JL. 2001. Les carnivores (Mammalia) des sites du Pleistocene ursid from Trinchera Dolina, Atapuerca (Espagne). *LAnthropologie* 105: 83-93.
- García N. 2002. Los carnívoros de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Universidad Complutense de Madrid.
- Garn SM, Dahlberg AA, Lewis AB, Kerewsky RS. 1966. Groove pattern, cusp number and tooth size. *J Den Res* 45: 970.
- Gil E, Aguirre E, Hoyos M. 1987. Contexto estratigráfico. En: Aguirre E, Carbonell E, Bermúdez de Castro JM (eds). *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Bienestar Social, Valladolid.
- Gómez ME, Campos A. 2004. *Histología y embriología bucodental*. Editorial médica Panamericana.
- Gómez-Robles A. 2006. Morfología del primer molar superior de los homínidos. Inferencias evolutivas a través del análisis de morfometría geométrica. Memoria de investigación para la obtención del Diploma de Estudios Avanzados. Universidad de Granada.
- Gómez-Robles A, Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Margvelashvili A, Bastir M, Arsuaga JL, Pérez-Pérez A, Estebananz F, Martínez LM. 2007. A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape *J Hum Evol* 55: 627-638.
- 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 on hominins, with special attention to Pleistocene *Homo*. *J Hum Evol* 55: 627-638.

- Griffin M. 1993. Morphological Variation of the Late Precontact and Contact Period Guale. Ph.D. dissertation. Purdue University.
- Harvati K, Panagopoulou E, and Karkanas P. 2003. First Neanderthal Remains from Greece: the Evidence from Lakonis. *J Hum Evol* 45: 465-473.
- Harvati K, Gunz P, Grigorescu D. 2007. Cioclovina (Romania): affinities of an early modern European. *J Hum Evol* 53: 732-746.
- Hess W, and Zürcher E. 1925. The anatomy of the root canals of the teeth of the permanent and deciduous dentitions. William Wood and Co, New York.
- Hillson S. 1996. Dental Anthropology. Cambridge: University Press.
- Hillson S. 2008. Dental Pathology. In: Katzenberg MA, Saunders SR. (Eds.), Biological anthropology of the Human Skeleton. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey.
- Holliday TW. 2003. Species concepts, reticulation, and human evolution. *Curr Anthropol* 44: 653-673.
- Holliday TW. 2006. Neanderthals and modern humans: an example of mammalian syngameon? En: Harvati K, Harrison T (eds), Neanderthals revisited: new approaches and perspectives. Springer, New York.
- Hounsfield, G.N. 1973 Computerized Trans-verse Axial Scanning (Tomography) Part 1: Description of System Br. *J. Radiol* 46: 1016-1022.
- Ingle J, Bakland L. 2002. Endodontics. 5th ed. Hamilton: BC Decker.
- Irish JD, Guatelli-Steinberg D. 2003. Ancient teeth and modern human origins: an expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *J Hum Evol* 45: 113-114.
- Jaspers MT, Witkop C. 1980. Taurodontism, an isolated trait associated with syndromes and X-chromosomal aneuploidy. *Am J Hum Genet* 32: 396-413.
- Jolly CJ. 2001. A proper study for mankind: Analogies from papionin monkeys and their implications for human evolution. *Yrbk Phys Anthropol* 44: 177-204.

- Jordan R, Abrams L, Kraus B. 1992. Kraus dental anatomy and occlusion. 2nd ed. St Louis: Mosby Year Book, Inc.
- Kay RF. 1981. The nut-crackers: a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *Am J Phys Anthropol* 55: 141-151.
- King W. 1864. The reputed fossil man of the Neanderthal. *Quart J Sci* 1: 88-97.
- Klein R. 1999. The human career. *Human Biological and Cultural Origins*. 2nd Ed. University of Chicago Press, Chicago.
- Kono R. 2004. Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on a 3-dimensional whole crown perspective. *Anthropol Sci* 112: 121-146.
- Korenhof CAW. 1961. The enamel-dentine border: a new morphological factor in the study of the (human) molar pattern. *Proc Koninkl Nederl Acad Wetensch* 64B: 639-664.
- Kovacs I. 1971. A systematic description of dental roots. In: Dahlberg AA (Ed). *Dental morphology and evolution*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Krings M, Stone A, Schmitz RW, Krainitzki H, Stoneking M, Pääbo S. 1997. Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 90: 19-30.
- Krings M, Geisert H, Schmitz RW, Krainitzki H, Pääbo S. 1999. DNA sequence of the mitochondrial hypervariable region II from the neandertal type specimen. *Proc Natl Acad Sci USA* 96: 5581-5585.
- Kutler Y. 1980. *Fundamentos de Endo-metaendodoncia práctica*. Editorial Méndez Oteo.
- Kupczik K, Hublin JJ. 2010. Mandibular molar root morphology in Neandertals and -late Pleistocene recent *Homo sapiens*. *J Hum Evol* 59: 525-41.
- Kvaal SI, Kolltveit KM, Thomsen IO, Solheim T. 1995. Age estimation of adults from dental radiographs. *Forensic Sci Int* 74: 175-85.

- Lacruz RS, Bromage TG. 2006. Appositional enamel growth in molars of South African fossil hominids. *J Anat* 209: 13-20.
- Lange JF, Teng HT, Menu M, vd Ham AC. 1988. The role of computed tomography in the management of acute pancreatitis. *Acta Chir Scand* 154(7-8): 461-5.
- Lasala A. 1992. *Endodoncia*. Editorial Masson Salvat Odontológica.
- Leakey MD. 1971. *Olduvai Gorge: Excavations in beds I & II 1960-1963*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Leider AS, Garbarino VE. 1987. Generalized hypercementosis. *Oral Surgery Oral Med Oral Pathol* 63: 375-380.
- Linnaeus C. 1758. *Tomus I. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Holmiae. (Laurentii Salvii) 1-4: 1-824.
- Lozano A, Forner L, Llana MC. 2004. Estudio in vitro de la anatomía del sistema de conductos radiculares con radiología convencional y digital. *Endod* 22: 23-43.
- 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). *J Hum Evol* 55: 713-728.
- Ludwig FJ. 1957. The mandibular second premolars: morphologic variation and inheritance. *J Dent Res* 36: 263-273.
- Macchiarelli R, Bondioli L, Debénath A, Mazurier A, Tournepiche JF, Birch W, Dean MC. 2006. How Neanderthal molar teeth grew. *Nature* 444(7120): 748-51.
- Martin LB. 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature* 314: 260-263.

- Martín-Torres M. 2006. Evolución del aparato dental en homínidos: estudio de los dientes humanos del Pleistoceno de Sierra de Atapuerca, Burgos. Tesis doctoral. Universidad of Santiago de Compostela.
- Martín-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. *J Hum Evol* 50: 523-533.
- Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez A, Bastir M, Sarmiento S, Muela A, Arsuaga JL. 2007. Gran Dolina-TD6 and Sima de los Huesos dental samples: preliminary approach to some dental traits of interest for phylogenetic studies. En: BAILEY S, HUBLIN JJ (Eds), *Dental perspectives on Human Evolution*. Springer-Verlag, Berlin.
- Martín-Torres M, Dennell R, Bermúdez de Castro JM. 2011a. The Denisova hominin need not to be an out of Africa story. *J Hum Evol* 60: 251-255.
- Martín-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. 2011b. The Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A paleopathological study. *J Hum Evol* 61: 1-11.
- Martín-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez-Robles A, Prado-Simón L, Arsuaga JL. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *J Hum Evol* in press.
- Maureille B, Rougier H, Houët F, Vandermeersch B. 2001. Les dents inférieures du néandertalien Regourdou 1 (site de Regourdou, commune de Montignac, Dordogne): analyses métriques et comparatives The mandibular dentition of the Regourdou 1 neandertal skeleton from Regourdou (Regourdou site, Montignac, Dordogne): metric and comparative analysis. *Paleo* 13: 183-200.
- Molnar S. 1971. Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *Am J Phys Anthropol* 34: 175-190.

- Monge JMA, Frayer D, Radovic J (eds). 2008. New insights on the Krapina Neanthertals: 100 years since Gorjanovic-Kramberger. Croatian Natural History Museum, Zagreb.
- Morneburg T. 1995. Zum Behandlungserfolg bei Prothesenunverträglichkeit. Dtsch Zahnärztl Z 50: 742-745.
- Nanci A. 2003. Ten Cates oral histology: development, histology and function. Ed. Mosby.
- Oginni AO, Adekoya-Sofowora CA. 2007. Pulpal sequelae after trauma to anterior teeth among adult Nigerian dental patients. BMC Oral Health 7: 115.
- Olejniczak AJ. 2006. Micro-computed tomography of primate molars. Ph.D. Dissertation, Stony Brook University.
- Olejniczak AJ, Grine FE. 2006. Assessment of the accuracy of dental enamel thickness measurements using microfocal X-ray computed tomography. Anatomical Record 288: 263-275.
- Olejniczak AJ, Smith TM, Skinner MM, Grine FE, Feeney RN, Thackeray JF, Hublin JJ. 2008. Three-dimensional molar enamel distribution and thickness in *Australopithecus* and *Paranthropus*. Biology Letters 4: 406-10.
- Paewinsky E, Pfeiffer H, Brinkmann B. 2005. Quantification of secondary dentine formation from orthopantomograms - a contribution to forensic age estimation methods in adults. Int J Legal Med 119 : 27-30.
- Parés JM, Pérez-González A. 1995. Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca Archaeological site, Spain. Science 269: 830-832.
- Parés JM, Pérez-González A. 1999. Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). J Hum Evol 37: 325-342.
- Patte E. 1962. La dentition des Neanderthaliens. Paris: Masson et Cie.

- Pérez-Pérez A, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL. 1999. Non-occlusal dental microwear analysis of 300,000-year-old *Homo heidelbergensis* teeth from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). *Am J Phys Anthropol* 108: 433-457.
- Pérez-Pérez A, Espurz V, Bermúdez de Castro JM, De Lumley MA, Turbón D. 2003. Non-occlusal dental microwear variability in a sample of Middle and Late Pleistocene human population from Europe and the Near East. *J Hum Evol* 44: 497-513.
- Pérez-Pérez A, Galbany J, Romero A, Martínez LM, Estebananz F, Pinilla B, Gamarra B. 2010. Origen y evolución de los dientes: de los cordados primitivos a los humanos modernos. *Rev. Esp. Antrop. Fs* 31: 167-192.
- Prapanpoch S, Cottone JA. 1992. Morphometric analysis of the dental pulp chamber as a method of age determination in humans. *Am J Forensic Med Pathol* 13: 50-55.
- Pinheiro BC, Pinheiro TN, Alvarez-Capellozza AL, Consolaro A. 2008. A Scanning Electron Microscopic Study Of Hypercementosis. *J appl oral sci* 16: 380-384.
- Prevrhal S, Engelke K, Kalender WA. 1999. Accuracy limits for the determination of cortical width and density: the influence of object size and CT imaging parameters. *Phys Med Biol* 44: 751-64.
- Ramírez Rozzi FV, Bermúdez De Castro JM. 2004. Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature* 428(6986): 936-939.
- Rightmire GP. 1995. Geography, time and speciation in Pleistocene *Homo*. *S Afr J Sci.* 450-454.
- Rightmire GP. 1998. Human evolution in the Middle Pleistocene: the role of *Homo heidelbergensis*. *Evol Anthropol* 6: 218-227.
- Rink WJ, Schwarcz HP, Smith FH, Radovic J. 1995. ESR dates for Krapina hominids. *Nature* 378: 24.
- Riojas MT. 2006. Anatomía Dental. Ed Manual Moderno. Pgs 31-109.

- Robertson A. 1998. A retrospective evaluation of patients with uncomplicated crown fractures and luxation injuries. *Dent Traumatol* 14: 245-56.
- Rodríguez Ponce A. 2003. *Endodoncia: consideraciones actuales*. Editorial Amolca.
- Rosas A. 1992. *Ontogenia y filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles de Atapuerca*. PhD dissertation. Universidad Complutense, Madrid.
- Rosas A, Pérez-González A, Carbonell E, Van der Made J, Sánchez A, Laplana C, Cuenca-Bescós G, Parés JM, Huguet R. 2001. Le gisement pléistocène de la Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Espagne). *LAnthropologie* 105: 301-312.
- Rosas A, Martínez Maza C, Bastir M, García Tabernero A, Lazuela-Fox C, Huguet R, Ortiz JE, Juliá R, Soler V, de Torres T, Martínez E, Cañaveras JC, Sánchez-Moral, Cuezva S, Lario J, Santamaría D, de la Rasilla M, Fortea J. 2006. Paleobiology and Comparative Morphology of a Late Neandertal Sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proc Natl Acad Sci USA* 103 (51): 19266-19271.
- Saunders SR, Mayhall JT. 1982. Developmental patterns of human dental morphological traits. *Arch Oral Biol* 27: 45-49.
- Schoetensack O. 1908. *Der Unterkiefer des Homo heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- Schwartz GT, Thackeray JF, Reid C, Reenan, J F. 1998. Enamel thickness and the topography of the enamel-dentine junction in South African Plio-Pleistocene hominids with special reference to the Carabelli trait. *J Hum Evol* 35: 523-542.
- Scott GR, Turner II CG. 1997. *The anthropology of modern human teeth*. Cambridge University Press

- Scott RS, UP, Bergstrom TS, Brown CA, Grine FE, Teaford MF, Walker A. 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature* 436(7051): 693-695.
- Seo MS, Park DS. 2004. C-shaped root canals of mandibular second molars in a Korean population: clinical observations and in vitro analysis. *Ind Endod* 37: 139-44.
- Sert S, Bayirli GS. 2004. Evaluation of the root canal configurations of the mandibular and maxillary permanent teeth by gender in the Turkish population. *J Endod* 30: 391-8.
- Serman NJ, Hasselgren G. 1992. The radiographic incidence of multiple roots and canals in human mandibular premolars. *Int Endod J* 25: 234-7.
- Shields ED. 2005. Mandibular Premolar and Second Molar Root Morphological Variation in Modern Humans: What Root Number Can Tell Us About Tooth Morphogenesis. *Am J Phys Anthropol* 128: 299-311.
- Skinner MM, Wood BA, Boesch C, Olejniczak AJ, Rosas A, Smith TM, Hublin JJ. 2008. Dental trait expression at the enamel-dentine junction of lower molars in extant and fossil hominoids. *J Hum Evol* 54: 173-186.
- Skinner MM, Wood BA, Hublin JJ. 2009. Protostylid expression at the enamel-dentine junction and enamel surface of mandibular molars of *Paranthropus robustus* and *Australopithecus africanus*. *J Hum Evol* 56: 76-85.
- Smith BH. 1986. Dental development in *Australopithecus* and early *Homo*. *Nature* 323: 327-330.
- Smith BH. 1991. Dental development and the evolution of life history in Hominidae. *Am J Phys Anthropol* 86: 157-174.
- Smith BH. 1994. Patterns of dental development in *Homo*, *Australopithecus*, Pan and Gorilla. *Am J Phys Anthropol* 94: 307-325.
- Smith F. 1976. The Neanderthal remains from Krapina. Univ. Tenn. Dept. Anthropol. Rep Invest 15: 1-359.

- Smith TM, Olejniczak AJ, Reid DJ, Ferrell RJ, Hublin JJ. 2006. Modern human molar enamel thickness and enamel-dentine junction shape. *Arch Oral Biol.* 51(11): 974-95.
- Smith TM, Toussaint M, Reid DJ, Olejniczak AJ, Hublin JJ. 2007. Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proc Natl Acad Sci USA* 104(51): 20220-5.
- Smith TM, Olejniczak AJ, Reh S, Reid DJ, Hublin JJ. 2008. Brief communication: enamel thickness trends in the dental arcade of humans and chimpanzees. *Am J Phys Anthropol* 136: 237-41.
- Sofaer JA, Niswander JD, Maclean CJ, Workman PL. 1972. Population studies on southwestern Indian tribes. V. Tooth morphology as an indicator of biological distance. *Am J Phys Anthropol* 37: 357-366.
- Soares IJ, Goldberg F. 2002. *Endodoncia: técnicas y fundamentos*. Ed Panamericana.
- Solheim T. 1993. A new method for dental age estimation in adults. *Forensic Sci Int* 59: 137-47.
- Spoor C F, Zonneveld FW, Macho GA. 1993. Linear Measurements of Cortical Bone and Dental Enamel by Computed Tomography: Applications and Problems. *Am J Phys Anthropol* 91: 469-484.
- Spoor F, Jeffery N, Zonneveld F. 2000. Using diagnostic radiology in human evolutionary studies. *J Anat* 197: 61-76.
- Sprinz R. 1953. The linking tooth: a rare anomaly of a mandibular premolar. *British Dent J* 95: 108- 109.
- Stringer CB. 2003. Out of Ethiopia. *Nature.* 423: 692-694.
- Stringer CB, Hublin JJ. 1999. New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution. *J Hum Evol.* 37: 873-877.

- Stringer CB. 2002. Modern human origins: progress and prospects. *Philos Trans R Soc B*. 357: 563-579.
- Tafforeau P. 2004. Phylogenetic and functional aspects of tooth enamel microstructure and threedimensional structure of modern and fossil primate molars. Ph.D. dissertation. Université de Montpellier II.
- Tattersall I. 1997. Out of Africa againand again? *Sci Amer*. 276: 60-67.
- Taylor R. 1978. Variations in morphology of teeth. Springfield, IL: Charles C. Thomas Pub.
- Trinkaus E. 1978. Dental Remains from the Shanidar Adult Neanderthals. *J Hum Evol* 7: 369-382.
- Trinkaus E, Zilho J. 2002. Phylogenetic implications of Lagar Velho 1. En: Zilho J, Trinkaus E (eds), Portrait of the artist as a child: the Gravettian human skeleton from the abrigo do Lagar Velho and its archaeological context. Instituto Portugus de Arqueologia, Lisbon, *Trabalhos de Arqueologia* 22: 497-518.
- Trinkaus E, Milota S, Rodrigo R, Gherase M, Moldovan O. 2003. Early modern human cranial remains from the Pesteră cu Oase, Romania. *J Hum Evol* 45: 245-253.
- Tronstad L. 1993. Endodoncia clínica. Masson-Salvat, México.
- Tomes CS. 1923. A manual of dental anatomy: human and comparative. 8th ed. New York: MacMillan Co.
- Turner CG II. 1969. Microevolutionart interpretations from the dentition. *Am J Phys Anthropol* 30: 421-426.
- Turner CG II. 1986. Dendrochronological separation estimates for Pacific Rim populations. *Science* 23: 1140-1142.
- Turner CG II. 1989. Late Pleistocene and Holocene population history of East Asia based on dental variation. *Am J Phys Anthropol* 73: 305-321.

- Turner CG II. 1990. Major Features of Sundadonty and Sinodonty, including Suggestions about East Asian Microevolution, Population History, and Late Pleistocene Relationships with Australian Aboriginals. *Am Phys Anthropol* 82: 295-317.
- Turner CG II, 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 and Larsen C (eds.), *Advances in Dental Anthropology*. WileyLiss, New York.
- Ungar PS, Grine FE. 1991. Incisor size and wear in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. *J Hum Evol* 20: 313-340.
- Ungar PS. 1998. Dental allometry, morphology, and wear as evidence for diet in fossil primates. *Evol Anthropol* 6: 205-217.
- Uytterschaut HT, Wood BA. 1989. Dental morphology: characterization and identification of Australopithecines and *Homo habilis*. In: *Hominidae. Proceedings of the Second International Congress of Human Paleontology*. Milan: Editoriale jaca. p 183-188.
- Vandermeersch B, Trinkaus E. 1994. The postcranial remains of the Régordou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains. *J Hum Evol* 28: 439-476.
- Vertucci FJ. 2005. Root canal morphology and its relationship to endodontic procedures. *Endodontic topics* 10: 3-29.
- Walton R, Torabinejad M. 1996. *Principles and practice of endodontics*. 2nd ed. Philadelphia: WB Saunders Co.
- Weaver TD, Roseman CC, Stringer CB. 2007. Were Neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? *J Hum Evol* 53: 135-145.
- Weinberger A. 1954. The clinical significance of hypercementosis. *Oral Surg Oral Med Oral Pathol* 7: 79-87.

- Woelfel J, Scheid R. 2002. Dental anatomy: its relevance to dentistry. Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.
- Wolpoff MH. 1971. Metric trends in hominid dental evolution. Press of Case Western Reserve University, Cleveland.
- Wolpoff MH. 1979. The Krapina dental remains. *Am J Phys Anthropol* 50: 67-114.
- Wolpoff MH. 1982. The Arago dental sample in the context of hominid dental evolution. En: Lumley H de (Ed), *L'Homo erectus et la place de l'homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles*. Colloque International de Centre National de la Recherche Scientifique 1 Congrès International de Paleontologie Humaine. Louis-Jean Scientific and Literary, Nice.
- Wood BA, Uytterschaut H. 1987. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominins. III. Mandibular premolar crowns. *J Anat* 154: 121-156.
- Wood BA, Abbot SA, Uytterschaut H. 1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. IV. Mandibular postcanine root morphology. *J Anat* 156: 107-139.
- Woodward AS. 1921. A new cave man from Rhodesia, South Africa. *Nature* 108: 371-372.
- Wright T. 2007. The Molecular Control of and Clinical Variations in Root Formation. *Cells Tissues Organs* 186: 8693.
- Yaacob HB, Hamid JA. 1986. Pulpal calcification in primary teeth: a light microscopy study. *J Pedod* 10: 254-64.
- Yoshioka T, Villegas JC, Kobayashi C, Suda H. 2004. Radiographic evaluation of root canal multiplicity in mandibular first premolars. *J Endod* 30: 73-4.