

Morphological study of mandibular *Canis* remains from the El Portalón (Sierra de Atapuerca) Holocene site. Implications for the origin of the domestic dog in prehistory

Estudio morfológico de los restos mandibulares del género *Canis* en el yacimiento holoceno de El Portalón (Sierra de Atapuerca). Implicaciones en la aparición del perro en la prehistoria

Raquel BLÁZQUEZ-ORTA , Laura RODRÍGUEZ , Marián GALINDO-PELLICENA  y Nuria GARCÍA 

Abstract: El Portalón from Cueva Mayor is one of the most important Holocene archaeological sites on the Northern Plateau and is part of the karstic complex of the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). The Bronze Age constitutes a very important legacy in the central region of the Iberian Peninsula. This period covers most of the domestication processes of wild animals. One of the species proposed to have been domesticated in this context is the wolf (*Canis lupus*). It is essential to analyse the differences between dogs and wolves from a morphometric perspective due to the shortage of evincing of a specific haplotype in domestic animals (dogs). This work aims to analyse mandibular features on mandibles of genus *Canis* from the early–middle Bronze Age from the El Portalón site. Also, we compare these remains with current specimens of wolves and dogs to provide knowledge about the evolutionary process from the wild to the domestic form of the species *Canis lupus*. The results suggest that the mandibles from El Portalón are smaller in size than modern wolves, however, they keep primitives' traits in the mandibular ramus and in M_1 .

Resumen: El Portalón de Cueva Mayor es uno de los yacimientos arqueo-paleontológicos holocenos más importantes de la Meseta Norte y forma parte del complejo kárstico de la Sierra de Atapuerca (Burgos). La Edad del Bronce constituye un importante legado arqueo-paleontológico en la región central de la Península Ibérica. En este período se registran la mayor parte de los procesos de domesticación de fauna silvestre. Una de las especies propuestas para haber sido domesticada en este contexto es el lobo (*Canis lupus*). La falta de evidencias de un haplotipo específico en perros que permita distinguirlos a nivel molecular como ocurre con ganado bovino y caprino, hace imprescindible que el problema se aborde desde una perspectiva morfométrica. Por tanto, el objetivo de este trabajo es analizar características morfométricas en mandíbulas del género *Canis* del Bronce inicial–medio, y compararlas con perros y lobos modernos, con el objetivo de aportar conocimiento sobre el proceso de evolución de la forma silvestre a doméstica de la especie *Canis lupus*. Los resultados sugieren que las mandíbulas de El Portalón son más pequeñas en tamaño que la de los lobos modernos, sin embargo, conservan ciertas morfologías primitivas presentes en lobos en la rama mandibular y el M_1 .

Received: 2 December 2021

Accepted: 14 March 2022

Published online: 6 May 2022

Corresponding author:

Nuria García

nugarcia@ucm.es

Keywords:

Holocene
Morphology
Geometric Morphometry
Dog
Bronze Age

Palabras-clave:

Holoceno
Morfología
Morfometría geométrica
Perro
Edad del Bronce

INTRODUCCIÓN

El Portalón de Cueva Mayor (Sierra de Atapuerca, Burgos, España) es un yacimiento que muestra evidencias de ocupación humana desde el Paleolítico Superior hasta la Edad Media (Carretero *et al.*, 2008). Dentro de esta amplia secuencia, la relacionada con la Edad del Bronce constituye un importante legado arqueo-paleontológico para la región central de la Península. Los primeros estudios sobre la fauna de El Portalón están realizados por Galindo-Pellicena (2014) y Galindo-Pellicena *et al.* (2017, 2019, 2020) y el presente trabajo supone el primer estudio llevado a cabo en los restos de cánidos. En este período

se registran la mayor parte de los procesos de domesticación de fauna silvestre (Larson y Fuller, 2014; Grandal-d'Anglade *et al.*, 2019). En El Portalón se han realizado análisis de ADN mitocondrial en caballos de la Edad del Bronce, que han aportado datos de posibles eventos de domesticación (Lira *et al.*, 2010; Galindo-Pellicena, 2014; Galindo-Pellicena *et al.*, 2017). El rico contexto estratigráfico y la abundante información arqueo-paleontológica del yacimiento (Carretero *et al.*, 2008; Pérez-Romero *et al.*, 2015, 2016) son un marco idóneo para abordar el estudio de los distintos aspectos del proceso de domesticación del lobo (*Canis lupus*

Linnaeus, 1758), evento que se encuentra hoy más que nunca en un marco de debate internacional. Diversos análisis morfológicos y recientes estudios moleculares demuestran que el lobo es el ancestro del perro (Germonpré *et al.*, 2009, 2015). Restos esqueléticos hallados en yacimientos arqueológicos sitúan el origen del perro doméstico (*Canis lupus familiaris*) entre hace unos 12ka y 15ka (Morey, 2014; Morey y Jeger, 2015), justo antes del inicio del Holoceno (hace 11.784 años). Freedman *et al.* (2014) también proponen ese rango de edad (entre hace 11ka y 16ka) a partir de un análisis de secuencias genómicas. Sin embargo, otros estudios (Germonpré *et al.*, 2009, 2012; Ovodov *et al.*, 2011) remontan su origen incluso a cronologías anteriores a 30ka (Germonpré *et al.*, 2009; Boudadi-Maligne y Escarguel, 2014; Drake *et al.*, 2015). A pesar del avance en los estudios moleculares para distinguir entre perros y lobos no hay evidencias de un haplotipo específico en perros que permita distinguirlos a nivel molecular como ocurre con ganado bovino y caprino (Lindblad-Toh *et al.*, 2005; Druzhkova *et al.*, 2013; Thalmann *et al.*, 2013), lo que hace imprescindible que el problema se aborde desde otra perspectiva. En este trabajo, se estudia la variación de la forma de las mandíbulas del género *Canis* actuales a través de métodos morfométricos tradicionales y geométricos en dos dimensiones (2D). Con la Morfometría Tradicional (MT) se estudian cambios de tamaño y forma relacionados con el tamaño a partir de distintas medidas como longitudes y anchuras. El uso de Morfometría Geométrica (MG), permite visualizar diferencias entre formas complejas, localizando espacialmente la variación morfológica, a través de puntos de referencia denominados *landmarks* (Zelditch *et al.*, 2004) minimizando la importancia del tamaño al mover, escalar y rotar todos los especímenes. El objetivo de este trabajo se centra en una revisión y descripción del material mandibular de *Canis* correspondiente a la Edad del Bronce. Además, se estudia el cambio de la forma comparando estos restos holocenos con material actual. Las hemimandíbulas están prácticamente completas en su mayoría y en un buen estado de conservación. El material fósil es inédito y supone el primer estudio donde se describen y analizan en detalle dichas mandíbulas.

EL PORTALÓN DE CUEVA MAYOR

El Portalón es uno de los yacimientos arqueo-paleontológicos holocenos más importantes de la Meseta Norte. Constituye una de las entradas al sistema kárstico denominado Cueva Mayor-Cueva del Silo (Fig. 1) (Carretero *et al.*, 2008; Ortega *et al.*, 2008; Pérez-Romero *et al.*, 2015, 2016) que se desarrolla en el interior de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España), conocida por sus yacimientos pleistocenos (Bermúdez de Castro *et al.*, 2011, 2017; Arsuaga *et al.*, 2014, 2015) y por su amplio registro del Holoceno (Apellániz y Mena, 1987; Carretero *et al.*, 2008; Pérez-Romero *et al.*, 2015, 2016).

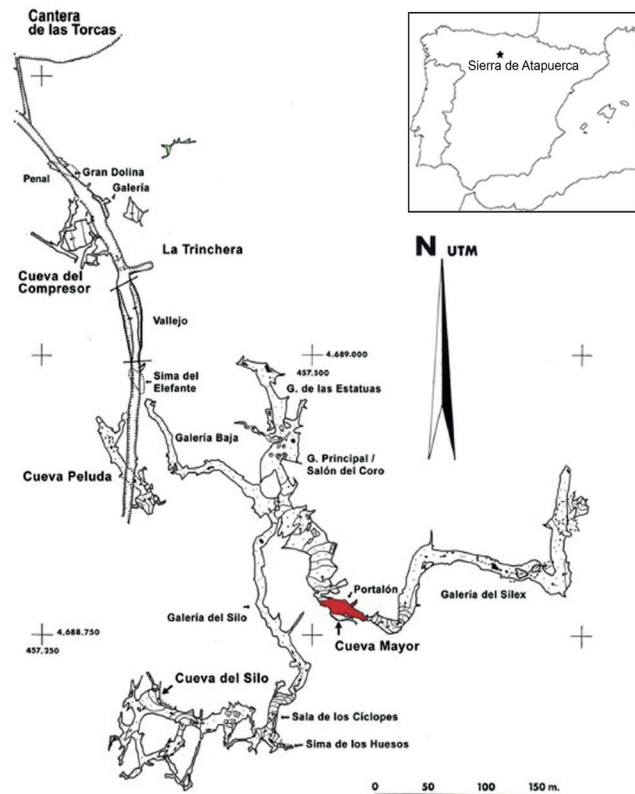


Figura 1. Localización de El Portalón de Cueva Mayor (Modificado de Galindo-Pellicena *et al.*, 2017). **Figure 1.** Location of the El Portalón from Cueva Mayor (Modified from Galindo-Pellicena *et al.*, 2017).

Aunque se realizan varias excavaciones en este yacimiento durante la década de los 70, es el equipo actual quien define una secuencia estratigráfica con una cronología, datada radiométricamente, de 30ka–1000 años BP (Carretero *et al.*, 2008). Esta secuencia está dividida en dos grandes unidades sedimentarias: una inferior (Pleistoceno Superior) y una superior (Holoceno). Esta última contiene abundantes depósitos que registran diferentes ocupaciones durante el Mesolítico, Neolítico, Calcolítico, Edad del Bronce, Edad del Hierro, época Romana y época Medieval. A su vez, subdividen la unidad inferior y superior en 11 niveles estratigráficos. Los niveles 3, 4 y 5 se corresponden con dataciones de la Edad del Bronce que se constituyen por sedimentos limo-arcillosos y arenosos grisáceos, con materia orgánica y carbones y, además, presencia de numerosos clastos en el nivel 4 (Carretero *et al.*, 2008; Pérez-Romero *et al.*, 2016). Las dataciones de radiocarbono de cada nivel fueron calculadas por el laboratorio Beta Analytic. El nivel 3 (dataciones de C^{14} de 3330 ± 70 a 3560 ± 50 BP, 1440–2030 cal BC) y el 4 (de 3490 ± 40 a 3680 ± 40 BP, 1910–2190 cal BC) pertenecen al Bronce medio, mientras que el nivel 5 (de 3630 ± 40 a 3760 ± 40 BP, 1890–2290 cal BC) se corresponde al Bronce inicial (Carretero *et al.*, 2008; Pérez-Romero *et al.*, 2016; Galindo-Pellicena *et al.*, 2017).

La mayor parte del abundante material recuperado en los niveles de la Edad del Bronce consiste en fragmentos de cerámica, industria lítica, ósea y metálica, restos de fauna doméstica y salvaje. Dicho material se asocia a actividades agrícolas, pastoreo, caza y adornos, lo que indica una intensa ocupación humana durante ese periodo (Pérez-Romero et al., 2016). La muestra faunística estudiada en Galindo-Pellicena et al. (2017) incluye al nivel inicial (5) de la Edad del Bronce y está constituida por unos 934 restos: *Ovis orientalis aries/Capra* (36,19%), *Bos primigenius taurus* (26,23%), *Equus* sp. (17,34%), *Sus scrofa domesticus* (8,99 %) y *Canis lupus familiaris* (3,64 %). Y, en el nivel medio identifica 835 restos: *Bos primigenius taurus* (37,01%), *Ovis orientalis aries/Capra* (31,38 %), *Equus* sp. (11,74%), *Canis lupus familiaris* (7,31%) y *Sus scrofa domesticus* (6,95%).

MATERIAL Y MÉTODOS

Material y descripción

La muestra estudiada está compuesta de 31 ejemplares, fósiles y actuales (Tab. 1). El material moderno comparativo está compuesto por 17 mandíbulas de lobo ibérico (*Canis l. signatus*) y 8 de perro (*Canis l. familiaris*). Este material está depositado en diferentes museos e instituciones: Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN, Madrid), Laboratorio de Evolución Humana (LEH) de la Universidad de Burgos (UBU), Facultad de Veterinaria de la Universidad Complutense de Madrid (UCM) y Museo de Anatomía Comparada de Vertebrados (MACV, UCM). La gran cantidad (y de extrema variabilidad) de razas de perro existentes en la actualidad no surgen en su mayoría hasta el siglo XVIII (Dunner y Cañón, 2014). Considerando además

Tabla 1. Lista de ejemplares utilizados (material actual y fósil) con su centro de procedencia y número de depósito.
Table 1. List of specimens used (modern and fossil material) in this study.

Taxón	Centro de procedencia	Número de depósito	Cronología
Material moderno			
<i>Canis lupus signatus</i>	LEH (UBU)	CI1	Moderno
		CI2	Moderno
		CI5	Moderno
		CI9	Moderno
		CI10	Moderno
	Reserva Regional de Caza de Riaño	L5	Moderno
	MACV (UCM)	MACV 5725	Moderno
	MNCN (Madrid)	MNCN-15152	Moderno
		MNCN-16163	Moderno
		MNCN-16165	Moderno
		MNCN-16179	Moderno
		MNCN-16190	Moderno
		MNCN-16198	Moderno
		MNCN-16218	Moderno
		MNCN-16241	Moderno
		MNCN-16242	Moderno
		MNCN-16243	Moderno
UCM-UV8		Moderno	
<i>Canis lupus familiaris</i>	Colección osteológica del Departamento de Anatomía y Embriología de la Facultad de Veterinaria (UCM)	UCM-UVm1	Moderno
		UCM-UVm2	Moderno
		UCM-UVm3	Moderno
		UCM-UVm4	Moderno
		UCM-UVm5	Moderno
		UCM-UVm6	Moderno
		MNCN (Madrid)	MNCN-16373
Material fósil			
<i>Canis lupus familiaris</i>	Museo Regional de Burgos	CMI-A6-48-4	Bronce medio (nivel 3/4)
		CMI-A8-51-1	Bronce medio (nivel 3/4)
		CMI-B6-88-1	Bronce inicial (nivel 5)
		CMI-C4-63-2	Bronce medio (nivel 3/4)
		CMI-D2-87	Bronce inicial (nivel 5)
		CMI-Y6-24-4	Bronce final (nivel 3/4)

que las primeras formas domésticas se asemejarían a los lobos (Germonpré et al., 2009, 2015), la muestra comparativa de perros modernos se ha seleccionado en base a la semejanza (en tamaño y forma) con su agriotipo, el lobo (*C. lupus*), el cuál sirve de referencia a la hora de seleccionar cada ejemplar de la muestra, excluyendo aquellas morfologías más aberrantes que se corresponden con las razas producto de raciogénesis reciente (Dunner y Cañón, 2014; Parker et al., 2017). El material fósil (Fig. 2) de El Portalón está depositado en el Museo Regional de Burgos. Son seis hemimandíbulas holocenas, de ejemplares adultos, que se han podido determinar como *Canis lupus*, procedentes de los niveles 3, 4 y 5 del Bronce de El Portalón (Cueva Mayor, Sierra de Atapuerca). Se conservan en buen estado, aunque falta parte de la dentición en alguna de ellas.

CMI-A6-48-4. Hemimandíbula derecha en buen estado de conservación con curvatura en la rama mandibular. Conserva la serie dental definitiva P_2-M_2 . No hay alvéolo del P_1 , parece que está reabsorbido. Los dientes muestran desgaste en las cúspides. El canino está fragmentado y el desgaste de la corona es apical (no mesial).

La parte sinfisoria está rota, observándose una posible patología ósea. La apófisis del proceso coronoides es puntiaguda y se orienta hacia aboral. El segundo premolar tiene dos cúspides accesorias, una anterior y otra posterior a la cúspide principal. El P_3 tiene dos cúspides accesorias, la segunda se une al cíngulo. El P_4 tiene también dos cúspides accesorias, más desarrolladas y la segunda también se une al cíngulo. Se observa un ligero solapamiento entre los dientes P_2-P_3 .

CMI-A8-51-1. Hemimandíbula izquierda con la región del proceso coronoides rota. Conserva la serie dental C- M_2 . La dentición presenta desgaste en sus cúspides. El P_1 es uniradiculado. El P_2 tiene dos cúspides accesorias posteriores al protocónido y ninguna cúspide accesorio anterior. El P_3 tampoco tiene ninguna cúspide anterior al protocónido y si dos posteriores, más desarrolladas que en el segundo premolar. La carniceira (M_1) presenta mucho desgaste en el paracónido y protocónido, pero se intuye un protocónido orientado verticalmente. El metacónido del M_1 es redondeado y vertical, posiblemente más bajo que el paracónido. La rama mandibular presenta una ligera curvatura.



Figura 2. Ejemplares fósiles de *C. lupus familiaris* de El Portalón. **A**, CMI-A6-48-4; **B**, CMI-A8-51-1; **C**, CMI-B6-88-1; **D**, CMI-C4-63-2; **E**, CMI-D2-87; **F**, CMI-Y6-24-4; escala = 2 cm.

Figure 2. Fossil specimens of *C. lupus familiaris* from the El Portalón site. **A**, CMI-A6-48-4; **B**, CMI-A8-51-1; **C**, CMI-B6-88-1; **D**, CMI-C4-63-2; **E**, CMI-D2-87; **F**, CMI-Y6-24-4; scale = bar 2 cm.

CMI-B6-88-1. Hemimandíbula derecha muy bien conservada. La dentición definitiva está prácticamente completa, conserva la serie dental I_2 -C y P_4 - M_2 . El canino está fragmentado longitudinalmente. No presenta desgaste en las cúspides. Hay ausencia de la cúspide accesoria anterior en los premolares. El P_4 presenta dos cúspides accesorias posteriores al protocónido. La primera cúspide accesoria en el P_4 está más desarrollada y la segunda cúspide accesoria, más pequeña, se une al cíngulo. En el M_1 el protocónido es redondeado, vertical y más alto que el paracónido, estando esta última ligeramente aplanada. El cuerpo mandibular es curvado y la región del proceso coronoides, en la rama ascendente, es plana.

CMI-C4-63-2. Hemimandíbula izquierda alargada; la rama mandibular horizontal es ligeramente curva. La rama ascendente está fragmentada en la parte del proceso coronoides. Sólo conserva el M_1 y el canino (roto longitudinalmente). El esmalte en M_1 está parcialmente ausente en la cara labial. El protocónido es alargado, vertical y redondeado. El paracónido es bajo y aplanado, el metacónido es redondeado y casi alcanza la misma altura que el paracónido. Se observa desgaste dental del M_1 .

CMI-D2-87. Fragmento de hemimandíbula izquierda (I_3 -alveolo de M_3). No conserva la rama ascendente. Preserva parte de la dentición definitiva: I_3 , C, P_2 , P_4 - M_2 . No se aprecia desgaste dental en la serie premolar-

molar. El canino está fragmentado longitudinalmente. Ninguno de los premolares conservados tiene cúspide accesoria anterior a la principal. El cuarto premolar y la carniceira presentan un patrón morfológico primitivo de *Canis*. El protocónido en el P_4 es redondeado, bajo y más robusto que el P_2 . Presenta dos cúspides accesorias posteriores al protocónido. La primera de ellas está bien desarrollada y la segunda, más pequeña, se une al cíngulo. El protocónido en M_1 es vertical y redondeado, más alto que el paracónido, el cuál es redondeado y ligeramente aplanado. El metacónido es redondeado y vertical y más bajo que el paracónido.

CMI-Y6-24-4. Hemimandíbula izquierda en buen estado de conservación, pero falta la mayor parte de la dentición. Sólo conserva la raíz del P_2 , el P_4 y M_2 . El protocónido del P_4 está fragmentado, tiene dos cúspides accesorias distales, la segunda de ellas unida al cíngulo. En el M_2 se observa desgaste dental. El proceso condilar y angular se disponen de modo casi paralelo.

Métodos

Solo las mandíbulas completas fueron consideradas para el análisis morfométrico (Fig. 2A–2C), excluyéndose aquellas que no conservan la rama ascendente (Fig. 2D–2E), así como la mandíbula que no preserva el M_1 (Fig. 2F), dada la relevancia de esta pieza en el análisis del género *Canis*.

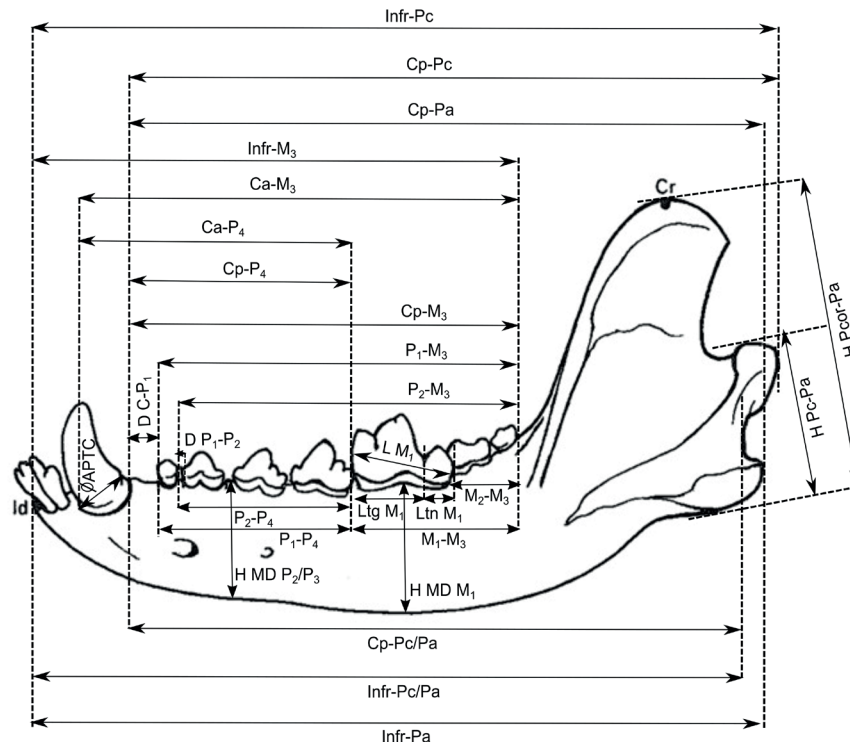


Figura 3. Dibujo que muestra las variables tomadas en las hemimandíbulas de *Canis* (modificado de Von den Driesch, 1976). Las variables ØTC y W MD M_1 no aparecen en el dibujo. Para más detalles de qué significa cada variable, ver Tabla 2.

Figure 3. Drawing showing the variables measured in the hemimandibles of *Canis* (modified from Von den Driesch, 1976). The variables ØTC and W MD M_1 are not shown in the drawing. For more details of each variable, see Table 2.

Tabla 2. Descripción de las variables tomadas en las hemimandíbulas. Según Von den Driesch (1976).**Table 2.** Description of the variables measured in the hemimandibles. According to Von den Driesch (1976).

Variabes	Descripción
Infr-Pc	Longitud total: Longitud desde el infradental (Infr) al proceso condilar (Pc)
Infr-Pa	Longitud desde infradental al proceso angular (Pa)
Infr-Pc/Pa	Longitud desde infradental hasta la indentación entre el proceso condilar y el proceso angular (Pc/Pa)
Infr-M ₃	Longitud: Infradental - tercer molar (M ₃)
ØAPTC	Diámetro anteroposterior del canino (C)
ØTC	Diámetro transversal del canino (C)
D C-P ₁	Diastema (D): canino - primer premolar (P ₁)
D P ₁ -P ₂	Diastema (D): primer premolar (P ₁) - segundo premolar (P ₂)
Ca-P ₄	Longitud: canino (borde anterior - Ca) - cuarto premolar (P ₄)
Cp-P ₄	Longitud: canino (borde posterior - Cp) - cuarto premolar (P ₄)
Ca-M ₃	Longitud: canino (borde anterior - Ca) - tercer molar posterior (M ₃)
Cp-M ₃	Longitud: canino (borde posterior - Cp) - tercer molar posterior (M ₃)
Cp-Pc	Longitud: canino (borde posterior - Cp) - Proceso condilar
Cp-Pc/Pa	Longitud: canino (borde posterior - Cp) - Indentación entre el proceso condilar y el proceso angular
Cp-Pa	Longitud: canino (borde posterior - Cp) - Proceso angular
P ₁ -P ₄	Longitud de la serie premolar, P ₁ -P ₄ , a lo largo de los alveolos
P ₂ -P ₄	Longitud de la serie premolar, P ₂ -P ₄ , a lo largo de los alveolos
P ₁ -M ₃	Longitud de la serie dental, P ₁ -M ₃ , a lo largo de los alveolos
P ₂ -M ₃	Longitud de la serie dental, P ₂ -M ₃ , a lo largo de los alveolos
L M ₁	Longitud M ₁
Ltg M ₁	Longitud trigónido M ₁
Ltn M ₁	Longitud talónido M ₁
M ₁ -M ₃	Longitud de la serie molar, M ₁ -M ₃ , a lo largo de los alveolos
M ₂ -M ₃	Longitud de la serie molar, M ₂ -M ₃ , a lo largo de los alveolos
H MD P ₂ /P ₃	Altura de la mandíbula a la altura entre P ₂ y P ₃
H MD M ₁	Altura del cuerpo de la mandíbula (a la altura del M ₁)
H Pcor-Pa	Altura de la rama ascendente: Proceso coronoides (Pcor) - punto basal del proceso angular
H Pc-Pa	Altura mandibular: Proceso condilar - punto basal del proceso angular
W MD M ₁	Anchura mandíbula debajo de la carnífera (M ₁)

Morfometría tradicional. Siguiendo las medidas de Von den Driesch (1976) se realizan 29 mediciones (Fig. 3; Tab. 2; valores de medidas en Tabla Suplementaria 1) en todas las mandíbulas, usando un calibre digital con un error de medida de 0,01 mm. Debido a la gran cantidad de medidas y para minimizar la dimensionalidad de los datos, se lleva a cabo un Análisis Factorial por el método de Componentes Principales con el software STATISTICA (versión 12.5). Los factores son nuevas variables creadas por aquellas medidas con correlaciones más altas y que expliquen la mayor cantidad de varianza (Jolliffe, 2005). Se comparan los valores de los factores que expliquen más del 85% de la varianza. El M₁ es un elemento importante que frecuentemente es utilizado para discriminar entre el perro y su agrotipo, el lobo (Clutton-Brock, 1962; Daza-Perea, 2019). A partir de esta premisa se realiza un contraste de hipótesis mediante un análisis *t-student* para analizar una posible diferencia significativa en la longitud del M₁ entre los ejemplares modernos de perros y lobos y los fósiles de El Portalón. Previamente se comprueba la normalidad y la homocedasticidad de las varianzas en los distintos grupos y se elige el tipo de *t-student* más adecuado. Además, se llevan a cabo dos análisis bivariantes entre la muestra moderna y los fósiles de El Portalón para observar las relaciones entre el tamaño

de M₁ (anchura y longitud) y, la longitud de la mandíbula (Infr–Pc) con respecto a la longitud de M₁.

Morfometría geométrica (2D). Se realizaron fotografías en vista lateral labial sobre las que se digitalizaron 32 *landmarks* con el programa *tpsDig2* (versión 2.30; Rohlf, 2017) (Fig. 4; Tab. 3), en posiciones de interés para capturar la variación morfológica en las mandíbulas de acuerdo con trabajos previos (Germonpré *et al.*, 2015).

Los *landmarks* son puntos anatómicos, morfológicamente homólogos, que son fácilmente reconocibles en cada uno de los especímenes (Zelditch *et al.*, 2004). Bookstein (1991) define tres tipos de *landmarks*: tipo I (yuxtaposiciones discretas de tejido, como puntos de contacto entre huesos y los puntos craneométricos clásicos), tipo II (puntos de máxima curvatura) y tipo III (puntos extremos). Aquí, los *landmarks* digitalizados son de tipo I y II (Tab. 3).

Con la finalidad de detectar y analizar el cambio en la forma entre los ejemplares modernos entre ellos y con los fósiles de El Portalón, se procede a la superposición por el método de *Procrustes*, mediante el software *MorphoJ* (versión 1.06d; Klingenberg, 2011). La superposición *Procrustes* (Rohlf y Marcus, 1993) consiste en trasladar, escalar y rotar todas las configuraciones

landmarks quedándose sólo la información geométrica (Zelditch *et al.*, 2004), es decir, excluye la diferencia de tamaños, localización y orientación entre los distintos ejemplares, transformando los *landmarks* originales en *Procrustes*, que serán los nuevos puntos cuya configu-

ración es la comparada entre los individuos de los distintos grupos. Con el fin de reducir la dimensionalidad de los datos y representarlos de una forma sencilla, al igual que en el caso de la MT, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Para visibilizar el

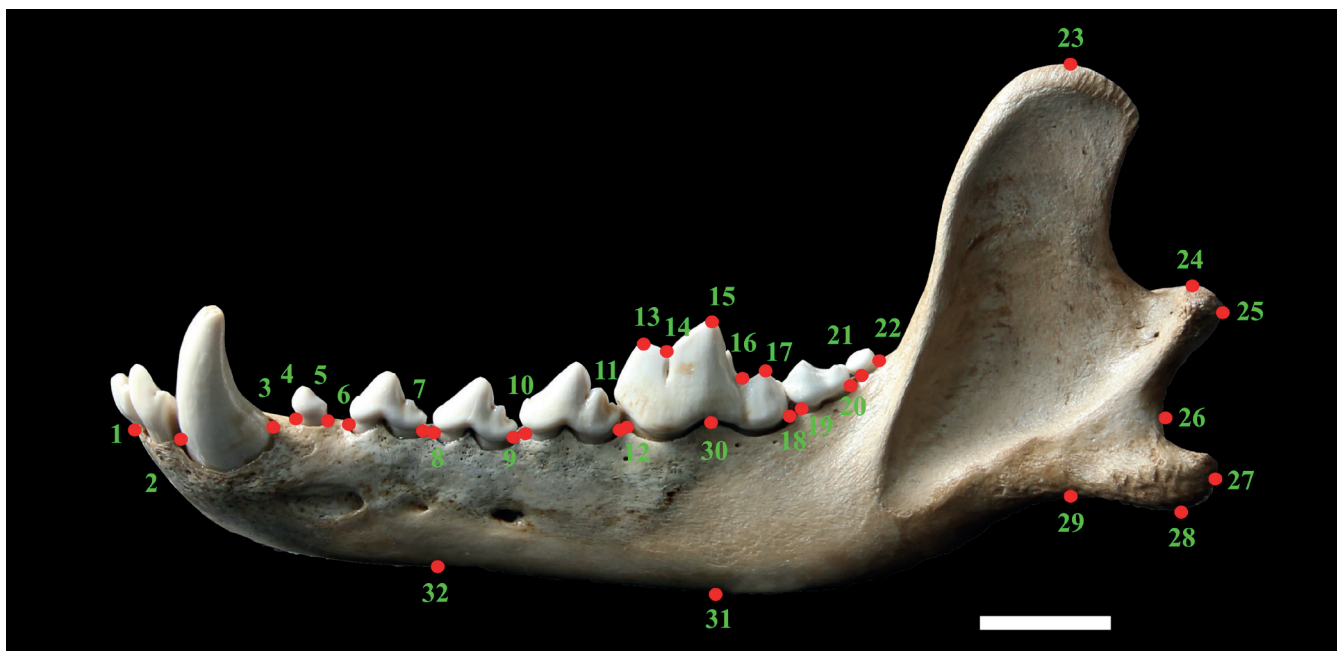


Figura 4. Localización de los *landmarks* en una hemimandíbula izquierda de *Canis lupus signatus*; escala = 2 cm.

Figure 4. Position of the landmarks on the left mandible of *Canis lupus signatus*; scale = bar 2 cm.

Tabla 3. Posición y tipo de *landmarks* colocados en las mandíbulas. Definiciones de acuerdo con Von den Driesch (1976).

Table 3. Position and type of landmarks placed on mandibles. Definitions according to Von den Driesch (1976).

Landmark	Posición	Tipo
1	Infradental [punto medio más prominente del borde oral del alveolo de los incisivos]	I
2-3	Alveolo del canino (puntos oral y aboral)	I
4-5	Alveolo del primer premolar (P_1) (puntos oral y aboral)	I
6-7	Alveolo del segundo premolar (P_2) (puntos oral y aboral)	I
8-9	Alveolo del tercer premolar (P_3) (puntos oral y aboral)	I
10-11	Alveolo del cuarto premolar (P_4) (puntos oral y aboral)	I
12-18	Alveolo de la carnífera (M_1) (puntos oral y aboral)	I
13	Vértice paracónido (M_1)	I
14	Valle entre paracónido y protocónido (M_1)	I
15	Vértice protocónido (M_1)	I
16	Valle entre protocónido y talónido (M_1)	I
17	Punto más alto en talónido (M_1)	I
19-20	Alveolo del segundo molar (M_2) (puntos oral y aboral)	I
21-22	Alveolo del tercer molar (M_3) (puntos oral y aboral)	I
23	Coronion [punto más alto del proceso coronoides]	I
24	Punto más alto del proceso condilar	II
25	Punto medio del proceso condilar	II
26	Punto entre el proceso condilar y el proceso angular	II
27	Punto medio del proceso angular	II
28	Punto basal del proceso angular	II
29	Punto basal de la rama ascendente de la mandíbula	II
30	Punto medio de la base de M_1	II
31	Borde basal del cuerpo de la mandíbula (debajo de M_1)	II
32	Borde basal del cuerpo de la mandíbula (debajo de P_2 - P_3)	II

cambio de forma que sucede en los extremos de los componentes, se utilizan gráficos de estructura alámbrica (*wireframe*).

RESULTADOS

Morfometría tradicional

En la Tabla 4 se aportan los estadísticos básicos de las muestras de comparativa y los datos brutos de las tres mandíbulas fósiles que fueron consideradas para el análisis morfométrico (Fig. 2A–2C). El análisis de *t-student* (Tab. 5) de las longitudes de M_1 entre los ejemplares de lobos modernos y perros de El Portalón (Tab. 5A) y entre los ejemplares de lobos y perros

modernos (Tab. 5B) demuestra que hay diferencias significativas entre esos grupos. Sin embargo, al analizar la muestra de perros modernos y la de los fósiles de El Portalón (Tab. 5C) se observa que no hay diferencias significativas entre la longitud de M_1 de ambos grupos. En la Figura 5 se proporcionan dos análisis bivariantes: uno entre la longitud y anchura de M_1 (Fig. 5A) y otro entre la longitud de la mandíbula (Infr–Pc) y la longitud de M_1 (Fig. 5B). En la Figura 5A hay una clara diferencia entre el tamaño de M_1 entre los tres grupos, con M_1 más grandes en los lobos y un menor tamaño en los fósiles de El Portalón. En la Figura 5B los ejemplares modernos tienen mayor longitud de la mandíbula que los fósiles de El Portalón, pero aun así se observa que los lobos tienen carnicerías más grandes.

Tabla 4. Estadísticos básicos (media, mínima, máxima y desviación estándar) de cada variable medida en los lobos y perros modernos y en los fósiles de El Portalón. **Min.**, mínima; **Max.**, máxima; **D. est.**, desviación estándar.

Table 4. Basic statistics (mean, minimum, maximum and standard deviation) for each variable measured in modern and fossil specimens. **Min.**, minimum; **Max.**, maximum; **D. est.**, standard deviation.

Variable	Lobos modernos (n=17)				Perros modernos (n=8)				Perros El Portalón (n=3)			
	Media	Min.	Max.	D. est.	Media	Min.	Max.	D. est.	Media	Min.	Max.	D. est.
Infr-Pc	173,02	162,25	189,36	7,62	164,79	139,94	187,17	15,68	123,45	108,37	134,11	13,43
Infr-Pa	172,56	161,79	186,25	6,32	162,43	138,66	182,44	14,90	123,04	108,35	132,57	12,91
Infr-Pc/Pa	163,50	155,12	176,40	6,03	154,94	134,48	173,26	13,24	118,76	105,11	127,21	11,93
Infr- M_3	117,64	110,64	124,24	3,92	109,68	97,18	121,11	8,05	87,37	79,13	91,68	7,14
ØAPTC	13,46	11,65	16,92	1,18	12,34	10,47	13,96	1,10	8,49	7,11	9,45	1,23
ØTC	9,69	8,04	11,74	0,78	7,87	6,78	10,48	1,17	6,63	6,00	7,10	0,57
D C- P_1	5,90	2,72	8,01	1,60	6,89	4,70	8,25	1,19	3,56	2,69	4,54	0,93
D P_1 - P_2	1,17	0,55	2,29	0,51	1,78	0,81	2,50	0,51	1,22	0,73	1,75	0,51
Ca- P_4	67,71	62,86	73,49	3,38	64,84	55,75	73,02	5,74	49,86	44,21	53,60	4,98
Cp- P_4	53,44	49,51	58,33	2,50	51,86	43,15	57,69	4,94	40,42	36,20	42,88	3,67
Ca- M_3	109,26	102,02	116,08	4,33	102,37	89,04	112,86	8,37	82,02	74,17	86,63	6,84
Cp- M_3	95,90	90,45	100,43	3,21	89,71	78,55	97,65	6,55	72,18	65,68	75,62	5,63
Cp-Pc	149,36	140,52	161,47	6,65	144,45	120,43	164,56	14,81	111,36	105,88	116,33	5,24
Cp-Pc/Pa	141,40	133,91	152,61	5,30	134,85	115,62	150,30	11,91	102,84	90,09	109,96	11,07
Cp-Pa	149,59	138,47	166,91	6,76	142,60	119,36	160,42	14,03	110,79	102,20	116,71	7,61
P_1 - P_4	47,98	42,65	52,79	2,51	45,81	39,76	50,38	3,95	36,61	33,15	38,79	3,03
P_2 - P_4	41,96	38,69	45,09	1,81	39,91	34,56	43,63	3,22	31,50	29,47	32,88	1,80
P_1 - M_3	90,54	85,24	98,09	2,89	82,30	74,03	90,59	6,49	68,01	62,12	71,35	5,11
P_2 - M_3	83,30	77,73	87,51	2,70	77,41	68,64	84,64	5,28	64,03	58,99	67,40	4,45
L M_1	27,26	25,25	29,16	1,03	22,27	20,67	24,06	1,18	20,50	18,18	22,05	2,04
Ltg M_1	19,33	16,78	20,76	0,97	15,75	15,02	16,82	0,59	14,26	11,96	16,18	2,14
Ltn M_1	7,58	6,53	8,85	0,64	6,06	5,52	6,78	0,42	5,65	5,63	5,67	0,02
M_1 - M_3	43,12	40,29	47,06	1,58	38,66	35,92	41,71	1,85	33,15	30,61	35,25	2,35
M_2 - M_3	15,81	13,70	19,08	1,36	16,51	14,23	17,65	1,13	13,14	12,72	13,66	0,48
H MD P_2 / P_3	23,07	20,59	25,50	1,19	21,35	16,89	23,21	2,19	17,21	14,11	19,17	2,72
H MD M_1	28,91	26,22	31,35	1,40	27,90	20,47	34,55	4,59	22,61	17,26	26,01	4,69
H Pcor-Pa	71,43	64,21	83,32	4,78	67,90	51,63	78,89	8,83	48,58	40,55	53,59	7,02
H Pc-Pa	33,95	30,38	39,90	2,93	31,78	24,54	36,70	4,14	25,14	19,89	28,77	4,65
W MD M_1	13,64	12,27	16,46	1,05	11,92	9,54	14,82	1,67	10,69	9,28	11,56	1,23

Tabla 5. *T-student* de la longitud de M_1 de la muestra. **A**, lobos modernos vs perros de El Portalón; **B**, lobos modernos vs perros modernos; **C**, perros modernos vs perros de El Portalón. **D. est.**, desviación estándar.

Table 5. *Student's t-test* of M_1 length in the sample. **A**, modern wolves vs dogs from the El Portalón; **B**, modern wolves vs modern dogs; **C**, modern dogs vs dogs from the El Portalón. **D. est.**, standard deviation.

A. Variable LM_1	Media lobo (n=17)	Media Perros El Portalón (n=3)	valor-t	p	D. est. Lobo	D. est. El Portalón	Levene, F	p Levene
	27,26	20,50	9,08	0,00	1,03	2,04	3,59	0,07
B. Variable LM_1	Media lobo (n=17)	Media perro (n=8)	valor-t	p	D. est. Lobo	D. est. Perro	Levene, F	p Levene
	27,26	22,27	10,76	0,00	1,03	1,18	0,36	0,56
C. Variable LM_1	Media perro (n=8)	Media Perros El Portalón (n=3)	valor-t	p	D. est. Perro	D. est. El Portalón	Levene, F	p Levene
	22,27	20,50	1,84	0,10	1,18	2,04	1,89	0,20

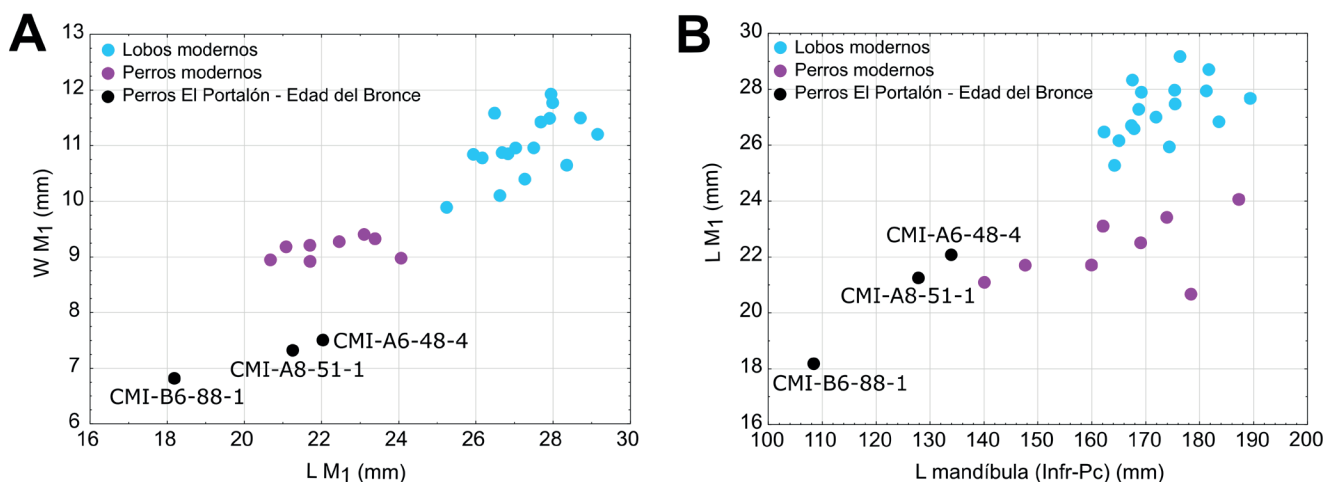


Figura 5. Análisis bivariente. **A**, Longitud (L) M_1 vs Anchura (W) M_1 ; **B**, Longitud (L) mandíbula (Infr-Pc) vs Longitud (L) M_1 . **Figure 5.** Bivariate analyses. **A**, M_1 length (L) vs M_1 width (W); **B**, mandible length (Infr-Pc) vs M_1 length (L).

Tabla 6. Valores propios y porcentaje acumulado de varianza de cada factor.

Table 6. Eigenvalues and cumulative percentage variance of each factor.

Factor	Eigenvalue	% Varianza total	Eigenvalue acumulativo	% Acumulativo
1	22,45	77,42	22,45	77,42
2	2,56	8,82	25,01	86,24

Los dos factores extraídos mediante el Análisis Factorial presentan el 86,24% de la varianza (Tab. 6). En la Tabla 7 se proporcionan los datos referentes al ACP (cargas de cada variable por factor y % de varianza explicada) y en la Figura 6, el gráfico de dispersión de puntos obtenido con los dos factores. Las variables que tienen más carga en el Factor 1 son aquellas relacionadas con el tamaño (longitudes y alturas de la mandíbula), es decir, este factor está relacionado con el tamaño porque todas las variables cargan en el Factor 1 de manera significativa. Por consiguiente, se interpretan los valores positivos del Factor 1 (Fig. 6)

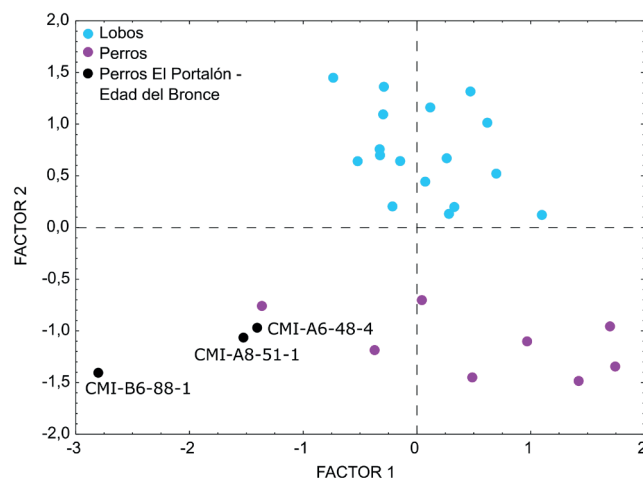


Figura 6. Gráfica de dispersión de puntos que analiza las variables de la mandíbula de *Canis*: Factor 1 (tamaño de la mandíbula) vs Factor 2 (longitud de la serie molar y M_1). Para más detalles de qué expresa cada factor, ver Tabla 7.

Figure 6. Scatterplot that analyses the mandible variables of *Canis*: Factor 1 (mandible size) vs Factor 2 (molar series and M_1 lengths). For more details of each factor, see Table 7.

Tabla 7. Carga de cada factor extraído con respecto a las variables mandibulares medidas y porcentaje de varianza explicada.

Table 7. Loading of each extracted factor concerning mandibular variables and percentage of variance explained.

Variable	Factor 1	Factor 2
Infr-Pc	0,85	0,51
Infr-Pa	0,83	0,54
Infr-Pc/Pa	0,83	0,54
Infr-M ₃	0,78	0,61
ØAPTC	0,66	0,63
ØTC	0,37	0,79
D C-P ₁	0,65	-0,03
D P ₁ -P ₂	0,59	-0,52
Ca-P ₄	0,86	0,47
Cp-P ₄	0,90	0,40
Ca-M ₃	0,81	0,58
Cp-M ₃	0,79	0,59
Cp-Pc	0,88	0,43
Cp-Pc/Pa	0,86	0,50
Cp-Pa	0,86	0,48
P ₁ -P ₄	0,83	0,45
P ₂ -P ₄	0,78	0,50
P ₁ -M ₃	0,69	0,69
P ₂ -M ₃	0,74	0,64
L M ₁	0,28	0,93
Ltg M ₁	0,30	0,90
Ltn M ₁	0,13	0,92
M ₁ -M ₃	0,50	0,79
M ₂ -M ₃	0,60	0,06
H MD P ₂ /P ₃	0,72	0,60
H MD M ₁	0,82	0,33
H Pcor-Pa	0,88	0,42
H Pc-Pa	0,77	0,42
W MD M ₁	0,48	0,63
Varianza Explicada	15,06	9,95
Porcentaje total	0,52	0,34

como mandíbulas grandes y alargadas (por ejemplo, Infr-Pc), que presentan una mayor longitud de la serie dental (por ejemplo, Ca-P₄, Cp-P₄), mayor altura de la rama mandibular (H Pcor-Pa y H Pc-Pa) y el cuerpo mandibular (H MD M₁). En el Factor 2 las variables más importantes son aquellas relacionadas con la longitud de la serie molar (M₁-M₃) y el M₁ (L M₁, Ltg M₁, Ltn M₁) y el diámetro transversal del canino (ØTC). Es decir, los valores positivos en el Factor 2 (Fig. 6) expresan mayor longitud de la serie molar (inducida por una mayor longitud de M₁) y un mayor diámetro transversal del canino.

La mayoría de los perros modernos se encuentran en valores positivos del Factor 1 (Fig. 6), indicando que

tienen mandíbulas grandes y alargadas, como gran parte de los lobos modernos. Además, se encuentran en valores negativos del Factor 2 evidenciando una menor longitud de la serie molar (inducida por un menor tamaño de M₁) y un menor diámetro transversal del canino. Al contrario de lo que ocurre con los lobos modernos, en valores positivos del Factor 2, que se caracterizan por una mayor longitud de la serie molar. Cabe destacar que la muestra de perros modernos escogida para este trabajo se hizo con base a un tamaño similar a la de los lobos. Aun así, se evidencia la diferencia en el tamaño de la carnífera entre perros y lobos modernos (Tab. 5; Fig. 5). Los cánidos de El Portalón, localizados en valores negativos de ambos factores, se caracterizan por tener mandíbulas pequeñas y, al igual que los perros modernos, un menor tamaño de M₁ y la serie molar.

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

En la Tabla 8 se proporcionan los datos referentes al ACP (valores propios, % de varianza explicado por cada componente y % acumulativo). Se eligieron los cuatro primeros Componentes Principales (CP) porque son los que explican la mayor varianza (78,28%). En la Figura 7 se muestran los *wireframe* de los cuatro primeros CP en sus extremos negativos (-) y positivos (+). El primer componente principal (CP1, 44,40% de varianza explicada) representa un cambio desde (-) mandíbulas más cortas, con una menor longitud de la serie molar (inducida por un menor tamaño de M₁) y un mayor tamaño de la rama mandibular a (+) mandíbulas ligeramente más alargadas, con un mayor tamaño de M₁, una longitud de la serie molar ligeramente mayor y una rama mandibular más pequeña. La zona negativa del segundo componente principal (CP2, 18,85% de varianza explicada) describe mandíbulas con un cuerpo mandibular más curvado y un proceso angular menos robusto. El principal cambio que se observa en las mandíbulas del tercer componente principal (CP3, 8,81% de varianza explicada) se sitúa en la apófisis coronoidea (orientada hacia aboral en extremos positivos) y en la altura del paracónido y protocónido de M₁ (cúspides más bajas en extremos positivos de este componente). La zona positiva del cuarto componente principal (CP4, 6,21% de varianza explicada) describe mandíbulas con una menor altura de la rama mandibular, mayor altura del cuerpo mandibular y M₁ más bajos.

En la Figura 8 se muestran los ACP de los cuatro primeros componentes principales. En el primero (Fig. 8A) se muestra el ACP de los dos primeros componentes (CP1 y CP2, 63,25% de varianza explicada). En el morfoespacio definido por el CP1 y el CP2 se puede observar una distribución de los perros modernos más amplia, debido a su heterogeneidad, con respecto a los lobos modernos, que aparecen más agrupados. En el CP1, la mayoría de los lobos modernos se concentran en valores positivos del eje

de este componente, al igual que los fósiles de El Portalón. En el CP2 la mayoría de los lobos modernos se sitúan en valores positivos, junto con el fósil CMI-A8-51-1 y dos de los perros modernos. En valores negativos del eje de este componente se encuentran los otros dos fósiles, la mayoría de los perros modernos y algunos de los lobos modernos. En el segundo gráfico (Fig. 8B) se muestra el ACP de los CP2 y CP3 (72,07% de varianza explicada). En el CP3 los lobos y perros modernos se encuentran mezclados, sin una aparente diferenciación de grupos, mientras que los fósiles de El Portalón se sitúan en valores positivos de este componente. En el tercer gráfico (Fig. 8C) se

muestra el ACP de los CP1 y CP4 (78,28% de varianza explicada). En el CP4 no hay diferenciación de grupos entre los ejemplares modernos. Los fósiles CMI-A6-48-4 y CMI-A8-51-1 se sitúan en valores positivos del CP4.

Si analizamos en detalle (Fig. 8) los tres ejemplares de estudio, observamos las siguientes morfologías mandibulares:

A. El ejemplar CMI-A6-48-4 se caracteriza por una forma de la mandíbula ligeramente alargada, con menor tamaño y altura de la rama mandibular y una mayor longitud de la serie molar (inducida por una mayor longitud de M_1), tiene un cuerpo man-

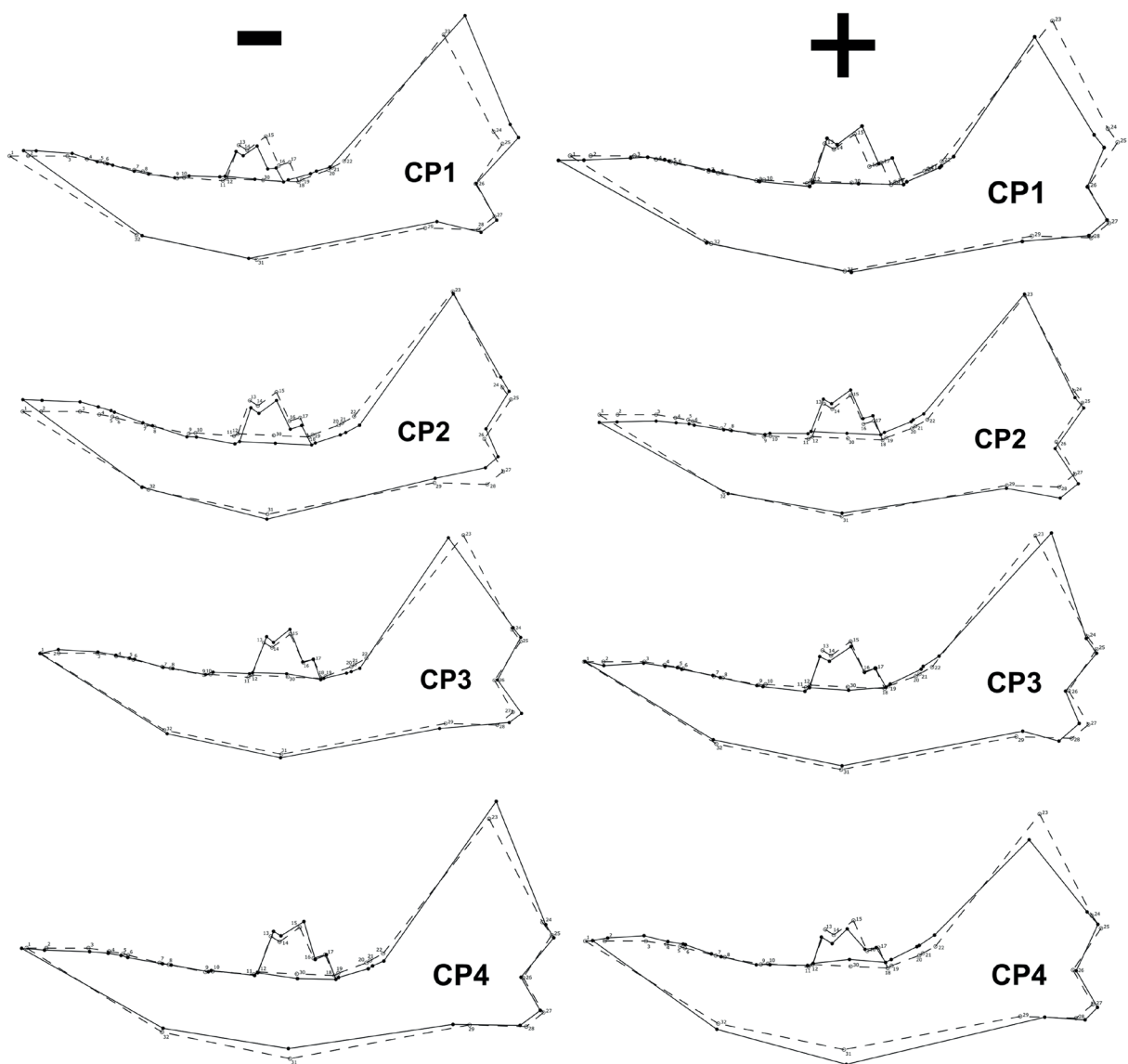


Figura 7. Wireframes de los cuatro primeros componentes principales (CP). En el lado izquierdo se encuentran los wireframe de los extremos negativos (-) de cada CP y en el lado derecho los del extremo positivo (+). La línea discontinua se corresponde con las mandíbulas promedio y la línea continua se corresponde a la tendencia que toma la forma de la mandíbula en cada CP que se analiza.

Figure 7. Wireframes of the first four Principal Components (PC). On the left side are the wireframes of the negative (-) end of each PC and on the right side are the wireframes of the positive (+) end. The broken line corresponds to the average mandibles and the continuous line corresponds to the trend of the mandible shape in each PC.

dibular más curvado en la zona sinfisoria y con mayor altura en la zona de M_1 , una apófisis angular menos robusta y menor altura del paracónido y protocónido de M_1 . La apófisis coronoidea está orientada hacia aboral.

- B. El ejemplar CMI-A8-51-1 se caracteriza por una forma de la mandíbula ligeramente alargada, con menor altura y tamaño de la rama mandibular y una mayor longitud de la serie molar (inducida por una mayor longitud de M_1). Tiene una forma de la mandíbula más recta en la zona sinfisoria y mayor altura del cuerpo mandibular en la zona de la serie molar. La apófisis coronoidea está orientada

hacia aboral, y tiene un M_1 con menor altura del protocónido y del paracónido.

- C. El ejemplar CMI-B6-88-1 se caracteriza por una forma de la mandíbula ligeramente alargada, con mayor altura y tamaño de la rama mandibular y una mayor longitud de la serie molar (inducida por una mayor longitud de M_1). Además, su cuerpo mandibular es más curvado en la zona sinfisoria y con mayor altura en la zona de la serie molar, con una apófisis angular menos robusta. La apófisis coronoidea está orientada hacia aboral, y tiene un M_1 con menor altura del protocónido y del paracónido.

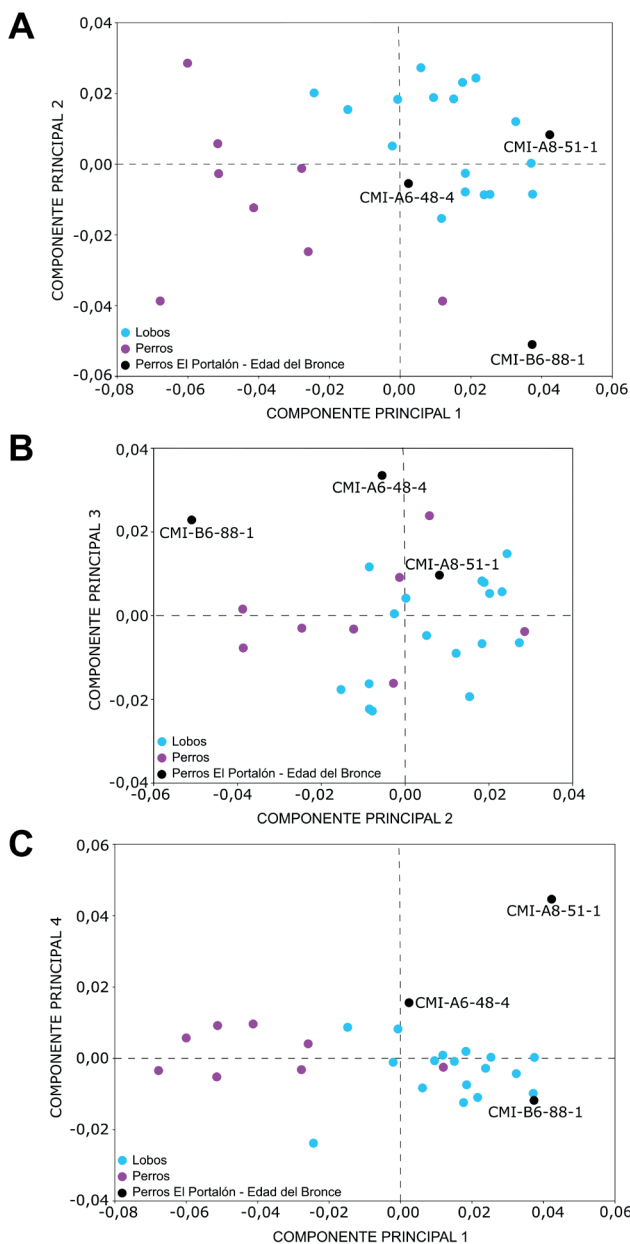


Figura 8. Análisis de Componentes Principales. **A**, CP1 vs CP2; **B**, CP2 vs CP3; **C**, CP1 vs CP4.
Figure 8. Principal Component Analysis (PCA). **A**, PC1 vs PC2; **B**, PC2 vs PC3; **C**, PC1 vs PC4.

Tabla 8. Valores propios, porcentaje de varianza explicado por cada componente y porcentaje acumulativo de los cuatro primeros Componentes Principales (CP) del Análisis de Componentes Principales (ACP).

Table 8. Eigenvalues, the percentage of variance explained by each of the first four Principal Components (PC) of the Principal Component Analysis (PCA).

CP	Eigenvalues	% Varianza	% Acumulativo
1	0,00099144	44,40	44,40
2	0,00042098	18,85	63,26
3	0,00019682	8,81	72,07
4	0,00013869	6,21	78,28

DISCUSIÓN

Considerando que a perros y lobos se les presume un gran parecido morfológico dado que pertenecen a la especie *Canis lupus*, hay que centrar las diferencias observadas en los análisis osteométricos (MT) y morfológicos (MG) en regiones muy concretas. En los análisis de morfometría tradicional el tamaño como factor, está siempre presente y aunque se intente relativizar en algunos de ellos, nunca es totalmente posible. De hecho, el tamaño en sí mismo es una variable muy importante para tener en cuenta en el estudio de las especies, ya que está relacionada con la biología de la especie (Damuth y MacFadden, 1990). Esto es de especial relevancia en la neolitización–proceso en el que se observa un descenso de talla entre hace 10.000–6.300 BC– en varios animales, y que es interpretado como parte del proceso de domesticación en regiones mediterráneas (Zeder, 2006) y, en concreto, en El Portalón (Galindo-Pellicena et al., 2019, 2020).

A partir del gráfico de dispersión (Fig. 6) de la MT se puede observar que los ejemplares modernos (perros y lobos) tienen un tamaño de la mandíbula similar (más grandes y alargadas), lo que es esperable porque se escogieron perros de tamaño y forma similar a los lobos. A pesar de ello se evidencia una diferencia en la longitud de la serie molar entre ambos grupos, siendo mayor en los lobos. Este mayor tamaño de la serie

molar se debe a una mayor longitud del M_1 (Fig. 5; Tab. 5), y por esta razón es uno de los elementos más diagnósticos que se usa para discriminar entre perros y lobos (Clutton-Brock, 1962; Daza-Perea, 2019). Cuando analizamos las variables métricas se observa que las mandíbulas de los cánidos de El Portalón (Fig. 6) tienen un menor tamaño que los ejemplares modernos (tanto de perro como de lobo) y, una menor longitud de la serie molar y del M_1 , que los aproxima a los perros modernos.

Por otro lado, la MG sitúa los fósiles junto a los lobos en el CP1 (Fig. 8), indicando que en este componente en particular se aproximan a formas lobunas, con morfologías similares del M_1 , sobre todo en el protocónido, cúspide cuyo papel es principal en este molar. La MT a través del análisis factorial de la mandíbula completa y los análisis de *t-student* y bivariantes del M_1 permiten clasificar taxonómicamente a estos fósiles como perros. El análisis complementario a través de la MG muestra los rasgos lobunos que aún conservan estos fósiles (en la región de la rama mandibular y el M_1) durante la Edad del Bronce inicial-medio.

El menor tamaño de la mandíbula de los fósiles de El Portalón, con respecto a los ejemplares modernos, coincide con la talla pequeña-media de los perros de esta época (De Grossi Mazzorin y Tagliacozzo, 1997, 2000; Sanchis y Sarrión, 2004). Se han realizado diversos estudios sobre los perros de esta cronología en otros yacimientos europeos (De Grossi Mazzorin y Tagliacozzo, 1997, 2000; Catagnano, 2016; Daza-Perea, 2019). De Grossi Mazzorin y Tagliacozzo (2000) analizaron cráneos y mandíbulas de perros con edades comprendidas entre el Neolítico (4990 ± 40 a 6270 ± 40 BP, en Carretero et al., 2008) y el periodo Romano, de varios yacimientos italianos. A través de análisis métricos, estos autores sugirieron la presencia de varios tipos de perros, con mandíbulas de longitud similar, pero con morfologías diferentes. Comparando los resultados de las mandíbulas con los análisis craneales concluyeron que los perros de la Edad del Bronce tendrían un tamaño variable de tallas desde pequeñas hasta medianas y grandes (De Grossi Mazzorin y Tagliacozzo, 2000).

En este trabajo se ha realizado un primer análisis incluyendo las mandíbulas más completas de El Portalón, ya que proporcionan toda la información relevante sobre la morfología mandibular de los perros del Bronce. El hallazgo de mandíbulas completas en los yacimientos es inusual, por esa razón es importante identificar aquellas regiones anatómicas que sean más informativas para estudiar la variabilidad de la forma durante el proceso de domesticación. En futuros análisis ampliaremos la muestra de El Portalón con mandíbulas incompletas para detectar diferencias entre perros y lobos. Este trabajo futuro se realizará con técnicas morfométricas en 3D, localizando los *landmarks* en zonas más específicas. Además, es necesario ampliar la muestra de ejemplares modernos

para un mejor conocimiento de la variabilidad del género *Canis*.

CONCLUSIONES

Con la Morfometría Tradicional se estudian cambios de tamaño y forma relacionados con el tamaño a partir de distintas medidas como longitudes y anchuras.

El objetivo de combinar dos técnicas morfométricas es conseguir un análisis más exhaustivo de diferencias morfológicas entre perros y lobos. Usando el método tradicional se estudian los cambios de tamaño a partir de distintas medidas como longitudes, alturas y anchuras, mientras que con la morfometría geométrica se analizan exclusivamente los rasgos morfológicos de la mandíbula. El análisis tradicional llevado a cabo ha permitido clasificar taxonómicamente a los fósiles de El Portalón como perros debido a su menor tamaño con respecto a los ejemplares modernos y con proporciones de la serie molar y del M_1 similar a los perros actuales. Sin embargo, estos fósiles aún conservan ciertas morfologías lobunas en la rama mandibular y en el M_1 . En concreto, el M_1 de los tres perros de El Portalón presenta un tamaño similar al M_1 de los perros modernos, pero aún conserva un protocónido (cúspide principal) similar a sus antepasados los lobos.

Información suplementaria. Tabla suplementaria 1. El material suplementario de este trabajo está accesible desde la página web de la *Spanish Journal of Palaeontology* (<https://sepaleontologia.es/spanish-journal-palaeontology/>) asociado al correspondiente trabajo. La información suministrada por los autores no ha sido revisada o formateada sustancialmente.

Contribución de los autores. RBO y NG analizaron los datos de MT y MG. LR ayudó a analizar los datos de MG. RBO escribió el manuscrito e hizo las figuras y tablas. NG y LR revisaron el manuscrito y su versión final. MGP trabajó en la identificación de los restos de perro de la colección de El Portalón y en la cronología de los niveles arqueológicos de El Portalón.

Conflicto de intereses. Declaramos que no tenemos conflicto de intereses.

Financiación. Este trabajo ha sido financiado por la Sociedad Española de Paleontología (SEP), a través de la convocatoria de Ayudas a Jóvenes Investigadores (AJISEP-2020-14072) y por el Ministerio de Economía y Competitividad, España (Proyecto: PGC2018-093925-B-C33).

Datos del autor/es. Raquel Blázquez-Orta¹, Laura Rodríguez^{2,3}, Marián Galindo-Pellicena^{4,5,6} y Nuria García^{1,4}. ¹Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología. Grupo Ecosistemas Cuaternarios, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. Jose Antonio Novais, 12, 28040 Madrid, España; rborta@ucm.es; nugarcia@ucm.es; ²Área de Antropología. Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental. Edificio Facultad de Ciencias Biológicas y Ambientales. Universidad de León; lrodg@unileon.es; ³Laboratorio de Evolución Humana, Departamento de Historia, Geografía y Comunicación, Universidad de Burgos, Plaza de Misael Bañuelos s/n, 09001 Burgos, España; ⁴Centro Mixto UCM-ISCIII de Evolución y Comportamiento Humanos. C/ Monforte

de Lemos 5, pab 14, 28029 Madrid, España; ⁵Museo Arqueológico Regional. Pz de Las Bernardas s/n, 28801 Alcalá de Henares, Madrid; mangeles.galindo@fgua.es; ⁶Fundación General de la Universidad de Alcalá de Henares. C/Imagen 3, 28801 Alcalá de Henares, Madrid.

Agradecimientos. Agradecemos a las instituciones y personal que nos han facilitado el material para este trabajo: al laboratorio de Evolución Humana (LEH) de la Universidad de Burgos (UBU), a la Facultad de Veterinaria (UCM) y a los conservadores Mariano Padilla Cano (MACV) y Ángel Luis Garvía Rodríguez (MNCN). También a Marta Negro, del Museo de Burgos, por proveer el acceso a los materiales fósiles de El Portalón de Cueva Mayor. Queremos también darle las gracias a R.S. Feranec por revisar y contribuir a mejorar el manuscrito en inglés. Asimismo, agradecemos los comentarios de los revisores, el Dr. Ignacio De Gaspar Simón, el Dr. Diego Jaime Álvarez Lao y un revisor anónimo, que han contribuido a mejorar el manuscrito final.

REFERENCIAS

- Apellániz, J. M., & Mena, S. D. (1987). Estudios sobre Atapuerca (Burgos) II: Los materiales de superficie del santuario de la Galería del Sílex. *Cuadernos de Arqueología de Deusto*, 10, 5–278.
- Arsuaga, J. L., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., García-González, R., Bonmati, A., Quam, R. M., Pantoja-Pérez, A., Martínez, I., Aranburu, A., Gracia-Tellez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcazar de Velasco, A., Cuenca-Bescos, G., Bermúdez de Castro, J. M., & Carbonell, E. (2015). Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *PNAS*, 112(37), 11524–11529. doi: [10.1073/pnas.1514828112](https://doi.org/10.1073/pnas.1514828112)
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Arnold, L. J., Aranburu, A., Gracia-Tellez, A., Sharp, W. D., Quam, R., Falgueres, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Pares, J. M., Carretero, J. M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martínón-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescos, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C., Rodríguez, L., Ortega-Martínez, A. I., García, R., Bonmati, A., Bermúdez de Castro, J. M., & Carbonell, E. (2014). Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 344(6190), 1358–1363. doi: [10.1126/science.1253958](https://doi.org/10.1126/science.1253958)
- Bermúdez de Castro, J. M., Martínón-Torres, M., Gómez-Robles, A., Margvelashvili, A., Arsuaga, J. L., Carretero, J. M., Martínez, I., & Sarmiento, S. (2011). The Gran Dolina-TD6 Human Fossil Remains and the Origin of Neanderthals. En S. Condemi, & G. C. Weniger (Eds.), *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe: One Hundred Fifty Years of Neanderthal Study. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology* (pp. 67–75). Springer. doi: [10.1007/978-94-007-0492-3_6](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0492-3_6)
- Bermúdez de Castro, J. M., Martínón-Torres, M., Martín-Francés, L., Modesto-Mata, M., Martínez de Pinillos, M., García, C., & Carbonell, E. (2017). *Homo antecessor*: The state of the art eighteen years later. *Quaternary International*, 433(Part A), 22–31. doi: [10.1016/j.quaint.2015.03.049](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.03.049)
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press.
- Boudadi-Maligne, M., & Escarguel, G. (2014). A biometric re-evaluation of recent claims for Early Upper Palaeolithic wolf domestication in Eurasia. *Journal of Archaeological Science*, 45, 80–89. doi: [10.1016/j.jas.2014.02.006](https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.02.006)
- Carretero, J. M., Ortega, A. I., Juez, L., Pérez-González, A., Arsuaga, J. L., Pérez-Martínez, R., & Ortega, M. C. (2008). A Late Pleistocene-Early Holocene archaeological sequence of Portalón de Cueva Mayor (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Munibe Antropología-Arkeología*, 59, 67–80.
- Catagnano, V. (2016). *Aproximación morfométrica y paleogenética al estudio de la variabilidad de Canis I. familiaris en la Península Ibérica desde el neolítico hasta época romana y su contextualización en el ámbito del mediterráneo occidental*. (Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona). Disponible en <https://ddd.uab.cat/record/174983>
- Clutton-Brock, J. (1962). Near Eastern Canids and the Affinities of the Natufian Dogs. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, 76(1–4), 326–333.
- Damuth, J., & MacFadden, B. J. (1990). *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press.
- Daza-Perea, A. (2019). *Estudio arqueozoológico del perro en la Prehistoria reciente de la Península Ibérica: caracterización de la especie y sus depósitos en contextos arqueológicos del Calcolítico y la Edad del Bronce (finales del IV-II milenio AC)*. (Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid). Disponible en <https://repositorio.uam.es/handle/10486/690366>
- De Grossi Mazzorin, J., & Tagliacozzo, A. (1997). Dog remains in Italy from the Neolithic to the Roman period. *Anthropozoologica*, 25, 429–440.
- De Grossi Mazzorin, J., & Tagliacozzo, A. (2000). Morphological and osteological changes in the dog from the Neolithic to the Roman period in Italy. En S. J. Crockford (Ed.), *ICAZ. Dogs Through Time: An Archaeological Perspective, BAR International Series*, 889, 141–161.
- Drake, A. G., Coquerelle, M., & Colombeau, G. (2015). 3D morphometric analysis of fossil canid skulls contradicts the suggested domestication of dogs during the late Paleolithic. *Scientific reports*, 5(8299), 1–8. doi: [10.1038/srep08299](https://doi.org/10.1038/srep08299)
- Druzhkova, A. S., Thalmann, O., Trifonov, V. A., Leonard, J. A., Vorobieva, N. V., Ovodov, N. D., Graphodatsky, A. S., & Wayne, R. K. (2013). Ancient DNA Analysis Affirms the Canid from Altai as a Primitive Dog. *PLoS ONE*, 8(3). doi: [10.1371/journal.pone.0057754](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057754)
- Dunner, S., & Cañón, J. (2014). Origen y diversidad de la especie canina. *Canis et Felis*, 130, 18–26.
- Freedman, A. H., Gronau, I., Schweizer, R. M., Ortega-Del Vecchyo, D., Han, E., Silva, P. M., Galaverni, M., Fan, Z., Marx, P., Lorente-Galdos, B., Beale, H., Ramírez, O., Hormozdiari, F., Alkan, C., Vilá, C., Squire, K., Geffen, E., Kusak, J., Boyko, A. R., Parker, H. G., Lee, C., Tadisotla, V., Siepel, A., Bustamante, C. D., Harkins, T. T., Nelson, S. F., Ostrander, E. A., Marques-Nonet, T., Wayne, R. K., & Novembre, J. (2014). Genome sequencing highlights the dynamic early history of dogs. *PLoS Genetics*, 10(1). doi: [10.1371/journal.pgen.1004016](https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004016)
- Galindo-Pellicena, M. A. (2014). *Estudio de la macrofauna de los niveles holocenos del yacimiento de El Portalón (Sierra de Atapuerca, Burgos)*. (Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid). Disponible en <https://eprints.ucm.es/id/eprint/30172/>

- Galindo-Pellicena, M. A., Arsuaga, J. L., & Carretero, J. M. (2019). Pig management in the Chalcolithic and Bronze Age periods at the El Portalón site: Integration in the Iberia context. *Quaternary International*, 515, 138–149. doi: [10.1016/j.quaint.2019.02.041](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.02.041)
- Galindo-Pellicena, M. A., Arsuaga, J. L., Pérez-Romero, A., Iriarte, E., De Gaspar, I., & Carretero, J. M. (2020). Metrical analysis of bovine remains from the Neolithic to the Bronze Age at the El Portalón site (Atapuerca, Burgos) in the Iberian context. *Quaternary International*, 566–567, 211–223. doi: [10.1016/j.quaint.2020.06.001](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.06.001)
- Galindo-Pellicena, M. A., Pérez-Romero, A., Francés-Negro, M., Álvarez, A., Iriarte, E., Arsuaga, J. L., & Carretero, J. M. (2017). The equids from the Bronze Age levels of the El Portalón site (Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternary International*, 433, 124–141. doi: [10.1016/j.quaint.2015.11.120](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.120)
- Germonpré, M., Lázníčková-Galetová, M., & Sablin, M. V. (2012). Palaeolithic dog skulls at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic. *Journal of Archaeological Science*, 39(1), 184–202. doi: [10.1016/j.jas.2011.09.022](https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.09.022)
- Germonpré, M., Lázníčková-Galetová, M., Losey, R. J., Räikkönen, J., & Sablin, M. V. (2015). Large canids at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic: The mandible. *Quaternary International*, 359–360, 261–279. doi: [10.1016/j.quaint.2014.07.012](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.07.012)
- Germonpré, M., Sablin, M. V., Stevens, R. E., Hedges, R. E. M., Hofreiter, M., Stiller, M., & Després, V. R. (2009). Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: osteometry, ancient DNA and stable isotopes. *Journal of Archaeological Science*, 36(2), 473–490. doi: [10.1016/j.jas.2008.09.033](https://doi.org/10.1016/j.jas.2008.09.033)
- Grandal-d'Anglade, A., Albizuri, S., Nieto, A., Majó, T., Agustí, B., Alonso, N., Antolín, F., López, J. B., Moya, A., Rodríguez, A., & Palomo, A. (2019). Dogs and foxes in Early-Middle Bronze Age funerary structures in the northeast of the Iberian Peninsula: human control of canid diet at the sites of Can Roqueta (Barcelona) and Minferri (Lleida). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 11, 3949–3978. doi: [10.1007/s12520-019-0078-z](https://doi.org/10.1007/s12520-019-0078-z)
- Jolliffe, I. (2005). Principal Component Analysis. En B. S. Everitt, & D. C. Howell (Eds.), *Encyclopedia of Statistics in Behavioral Science*. Wiley. doi: [10.1002/0470013192.bsa501](https://doi.org/10.1002/0470013192.bsa501)
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353–357. doi: [10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x](https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x)
- Larson, G., & Fuller, D. Q. (2014). The evolution of animal domestication. *Annual Review Ecology Evolution Systematics*, 66(1), 115–136. doi: [10.1146/annurev-ecolsys-120213-091620](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091620)
- Lindblad-Toh, K., Wade, C. M., Mikkelsen, T. S., Karlsson, E. K., Jaffe, D. B., Kamal, M., Clamp, M., Chang, J. L., Kulbokas III, E. J., Zody, M. C., Mauceli, E., Xie, X., Breen, M., Wayne, R. K., Ostrander, E. A., Ponting, C. P., Galibert, F., Smith, D. R., deJong, P. J., Kirkness, E., Alvarez, P., Biagi, T., Brockman, W., Butler, J., Chin, C.-W., Cook, A., Cuff, J., Daly, M. J., DeCaprio, D., Gnerre, S., Grabherr, M., Kellis, M., Kleber, M., Bardeleben, C., Goodstadt, L., Heger, A., Hitte, C., Kim, L., Koepfli, K.-P., Parker, H. G., Pollinger, J. P., Searle, S. M. J., Sutter, N. B., Thomas, R., Webber, C., Broad Institute Genome Sequencing Platform, & Lander, E. S. (2005). Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature*, 438(7069), 803–819. doi: [10.1038/nature04338](https://doi.org/10.1038/nature04338)
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae* (Vol. 1, No. part 1, p. 532). Laurentii Salvii.
- Lira, J., Linderholm, A., Olaria, C., Brandström Durling, M., Thomas, P., Gilbert, M., Ellegren, H., Willerslev, E., Lidén, K., Arsuaga, J. L., & Götherström, A. (2010). Ancient DNA reveals traces of Iberia Neolithic and Bronze Age lineages in modern Iberian horses. *Molecular Ecology*, 19(1), 64–78; doi: [10.1111/j.1365-294X.2009.04430.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04430.x)
- Morey, D. F. (2014). In search of Paleolithic dogs: a quest with mixed results. *Journal of Archaeological Science*, 52, 300–307. doi: [10.1016/j.jas.2014.08.015](https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.08.015)
- Morey, D. F., & Jeger, R. (2015). Paleolithic dogs: Why sustained domestication then? *Journal of Archaeological Science Reports*, 3, 420–428. doi: [10.1016/j.jasrep.2015.06.031](https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2015.06.031)
- Ortega, A. I., Juez, L., Carretero, J. M., Ortega, M. C., Arsuaga, J. L., & Pérez-González, A. (2008). El Neolítico en la nueva secuencia estratigráfica del yacimiento del Portalón de Cueva Mayor (Sierra de Atapuerca, Burgos). En M. S. Hernández-Pérez, J. A. Soler-Díaz, & J. A. López-Padilla (Eds.), IV Congreso del Neolítico Peninsular. *Museo Arqueológico de Alicante*, 1, 221–229.
- Ovodov, N. D., Crockford, S. J., Kuzmin, Y. V., Highman, T. F. G., Hodgins, G. W. L., & Van der Plicht, J. (2011). A 33,000-Year-Old Incipient Dog from Altai Mountains of Siberia: Evidence of the Earliest Domestication Disrupted by the Last Glacial Maximum. *PLoS ONE* 6(7), 1–7. doi: [10.1371/journal.pone.0022821](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022821)
- Parker, H. G., Dreger, D. L., Rimbault, M., Davis, B. W., Mullen, A. B., Carpintero-Ramírez, G., & Ostrander, E. A. (2017). Genomic analyses reveal the influence of geographic origin, migration, and hybridization on modern dog breed development. *Cell reports*, 19, 697–708. doi: [10.1016/j.celrep.2017.03.079](https://doi.org/10.1016/j.celrep.2017.03.079)
- Pérez-Romero, A., Alday, A., Iriarte, E., Francés-Negro, M., Galindo-Pellicena, M. A., Álvarez, A., Juez, L., Arsuaga, J. L., & Carretero, J. M. (2016). La cerámica de la Edad del Bronce en el yacimiento de El Portalón de Cueva Mayor (Sierra de Atapuerca, Burgos, España). *Munibe Antropología-Arkeología*, 67, 105–126. doi: [10.21630/maa.2016.67.06](https://doi.org/10.21630/maa.2016.67.06)
- Pérez-Romero, A., Carretero, J. M., Alday, A., Galindo-Pellicena, M. A., Adán, G., Juez, L., & Arsuaga, J. L. (2015). La gestión del utillaje óseo de la Edad del Bronce en el yacimiento de El Portalón de Cueva Mayor, Sierra de Atapuerca, Burgos. *Complutum*, 26(1), 113–131. doi: [10.5209/rev_CMPL.2015.v26.n1.49343](https://doi.org/10.5209/rev_CMPL.2015.v26.n1.49343)
- Rohlf, F. J. (2017). tpsDig2. Version 2.30. *Ecology & Evolution and Anthropology*, Stony Brook University. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(4), 129–132. doi: [10.1016/0169-5347\(93\)90024-J](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-J)
- Sanchis, A., & Sarrión, I. (2004). Restos de cánidos (*Canis familiaris* ssp.) en yacimientos valencianos de la Edad del Bronce. *Archivo de Prehistoria levantina*, XXV, 161–198.
- Thalmann, O., Shapiro, B., Cui, P., Schuenemann, V. J., Sawyer, S. K., Greenfield, D. L., Germonpré, M. B., Sablin, M. V., López-Giráldez, F., Domingo-Roura, X., Napierala, H., Uerpman, H.-P., Loponte, D. M., Acosta, A. A., Giemsch, L., Schmitz, R. W., Worthington, B., Buikstra, J. E., Druzhkova, A., Graphodatsky, A. S.,

- Ovodov, N. D., Wahlberg, N., Freedman, A. H., Schweizer, R. M., Koepfli, K. P., Leonard, J. A., Meyer, M., Krause, J., Pääbo, S., Green, R. E., & Wayne, R. K. (2013). Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs. *Science*, 342(6160), 871–874. doi: [10.1126/science.1243650](https://doi.org/10.1126/science.1243650)
- Von den Driesch, A. (1976). *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites: as developed by the Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin of the University of Munich (Vol. 1)*. Peabody Museum Press.
- Zeder, M. A. (2006). Central questions in the domestication of plants and animals. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 15(3), 105–117. doi: [10.1002/evan.20101](https://doi.org/10.1002/evan.20101)
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press.