

---

## Paleodemografía y biología de los homínidos del Pleistoceno Medio de Europa. El caso de la Sima de los Huesos de Atapuerca

*José María Bermúdez de Castro*

---

Arbor CLXI, 635-636 (Noviembre-Diciembre 1998), 215-234 pp.

*Las excavaciones sistemáticas realizadas hasta la campaña de 1997 en el yacimiento de la Sima de los Huesos (SH) de la Sierra de Atapuerca (Burgos) ha proporcionado un excepcional conjunto de más de 2000 restos fósiles humanos pertenecientes a un número mínimo (NMI) de 32 individuos. Las características del yacimiento de SH y el estudio tafonómico del registro sugieren un origen antrópico para la acumulación de los homínidos. Sin embargo, la discusión sobre el modelo que se ajusta a la distribución de mortalidad observada, catastrófico vs. atricional, está siendo muy fructífera para las investigaciones sobre ciertas características biológicas de la especie, Homo heidelbergensis, a la que pertenecen los homínidos de SH.*

---

### Introducción

Las excavaciones sistemáticas que se llevan a cabo desde 1984 en el yacimiento de la Sima de los Huesos (SH) de la Sierra de Atapuerca (Burgos) ha proporcionado un registro excepcional de homínidos del Pleistoceno Medio (Arsuaga *et al.*, 1997a). Los ya cerca de 2.500 restos fósiles humanos recuperados pertenecen a un número mínimo de más de 32 individuos, que vivieron y murieron hace en torno a 300.000

años (Bischoff *et al.*, 1997). La descripción más reciente de la cavidad (SH) y del yacimiento puede encontrarse en Arsuaga *et al.*, 1997b).

El estudio de la variabilidad de los diferentes elementos anatómicos de SH (cráneo, mandíbula, dientes, húmeros, radios, etc.) indica que todos los homínidos pertenecieron a la misma población (e.g. Arsuaga *et al.*, 1997c; Rosas, 1995, Bermúdez de Castro, 1993; Carretero *et al.*, 1997). Este hecho permite abordar numerosas cuestiones pendientes y plantear nuevas líneas de trabajo en el campo de la paleobiología de homínidos. Se trata, en efecto, de una oportunidad sin precedentes para progresar de manera efectiva en ciertas investigaciones, que hasta el momento habían apoyado sus conclusiones en datos de un registro muy limitado por la relativa escasez de restos fósiles recuperados en cada uno de los yacimientos y por la dispersión temporal y geográfica de los mismos.

Entre otros muchos aspectos, la paleodemografía ha sido objeto de gran interés en la investigaciones sobre los homínidos de SH (e.g. Bermúdez de Castro & Nicolás, 1997). Esta disciplina tropieza con numerosos problemas metodológicos, por lo que no resulta difícil entender que haya sido centro de un controvertido debate sobre la necesidad o no de dedicar esfuerzos a este tipo de estudios (Bocquet-Appel & Masset, 1982; Van Gerven & Armelagos, 1983; Buikstra & Konigsberg, 1985). El problema fundamental radica en la imposibilidad de disponer de muestras de homínidos representativas de sus respectivas poblaciones, que permitirían conocer aspectos tales como el patrón de mortalidad, la esperanza de vida o la longevidad, y que a su vez se podrían relacionar con ciertos parámetros del ciclo vital. Además, otro de los problemas básicos de los análisis paleodemográficos es la existencia de una preservación diferencial de los restos de ciertos individuos, como los neonatos, los infantiles o los seniles, durante los procesos biostratinómicos y fosildiagenéticos. Este factor, de difícil control, contribuye probablemente de manera importante a modificar los patrones de mortalidad que se obtienen en el análisis del registro fósil (Mackinley, 1971; Wolpoff, 1979; Trinkaus & Tompkins, 1990).

Por otro lado, la determinación de la edad de muerte y el sexo en restos esqueléticos presenta numerosas dificultades debido a que generalmente disponemos sólo de algunos elementos aislados representando a los individuos de la población. Además, la inexactitud de la mayoría de los métodos utilizados para estimar la edad de muerte de los individuos adultos ha sido uno de los argumentos de mayor peso para rechazar la validez de los resultados obtenidos en estudios paleodemográficos (Bocquet-Appel & Masset, 1982; Jackes, 1992).

A pesar de las dificultades mencionadas, y dadas las ventajas que ofrece el registro excepcional de homínidos de SH, se están llevando a cabo investigaciones para conocer la distribución de mortalidad de la muestra, que permite a su vez discutir acerca del tipo de muerte (atriconal vs. catastrófica) que originó la acumulación de SH, así como para contrastar la hipótesis nula que se ha propuesto (acumulación antrópica) para explicar un registro tan singular. En este trabajo se exponen los resultados obtenidos hasta el momento en dichas investigaciones, y las implicaciones que se derivan para el conocimiento de ciertos parámetros biológicos de la población humana del Pleistoceno Medio de Atapuerca.

### Material y métodos

Hasta la campaña de 1997 se han recuperado cerca de 2.500 restos humanos fósiles en SH. Para obtener el número mínimo de individuos (NMI) representados en este conjunto se tuvieron en cuenta los restos de maxilar y mandíbula y los dientes aislados, debido a la mayor abundancia de estos elementos anatómicos en el hipodigma de SH. El procedimiento y los criterios seguidos en la determinación del NMI se han explicado en varias publicaciones previas (e.g. Bermúdez de Castro & Nicolás, 1997), por lo que no insistiremos en ello. La estimación del sexo de las mandíbulas se debe a Rosas (1995), mientras que el análisis del tamaño de los dientes ofrece alguna información para ampliar el número de individuos con sexo asignado (Bermúdez de Castro & Nicolás, 1997). Tampoco queremos insistir en este tema, salvo indicar que el análisis de una muestra tan considerable facilita en gran medida el conocimiento de los patrones de dimorfismo sexual en la población estudiada, e incrementa notablemente la probabilidad de acierto en la estimación del sexo de los individuos.

Por la incidencia que tiene en los resultados de este trabajo es en cambio muy conveniente detenerse en los procedimientos seguidos para estimar la edad de muerte de los individuos. En primates se ha observado una fuerte correlación positiva entre el tamaño del encéfalo y la duración del ciclo vital (Harvey & Clutton-Brock, 1985). De este modo, las predicciones sobre la duración del ciclo vital basadas en el tamaño del cerebro tienen una gran fiabilidad (Smith, 1991a). A este respecto, las capacidades encefálicas obtenidas por Arsuaga *et al.* (1993) para los cráneos 4 y 5 de SH son 1.390 y 1.125 centímetros cúbicos, respectivamente, mientras que el cráneo 6 supera ligeramente los 1.200

centímetros cúbicos (Arsuaga, comunicación personal). Además, otros cráneos del Pleistoceno Medio europeo tienen capacidades craneales dentro del rango que definen los cráneos 4 y 5 de SH (ver Aiello & Dean, 1990). En consecuencia, podemos proponer como hipótesis de trabajo que la duración del ciclo vital de los homínidos europeos del Pleistoceno Medio fue probablemente muy similar a la de las poblaciones humanas modernas (ver también Bogin & Smith, 1996). Puesto que la duración y el patrón de desarrollo de los dientes está altamente integrado en el ciclo vital de los mamíferos (Smith, 1991a), también debemos esperar un patrón de erupción y desarrollo dental muy similar en humanos modernos y en homínidos del Pleistoceno Medio.

Siguiendo el razonamiento anterior, la edad de muerte de los individuos infantiles y juveniles (con dentición incompleta) fue estimada siguiendo patrones de desarrollo dental basados en estudios de poblaciones modernas de origen europeo (Aiello & Dean, 1990; Johanson, 1971; en Hillson, 1986; Moorrees *et al.*, 1963, modificados por Smith, 1991b: tablas 9 y 10). Es un hecho bien conocido que las poblaciones africanas negras presentan ritmos acelerados de desarrollo y erupción dental con respecto a las poblaciones europeas o de origen europeo (e.g. Tompkins, 1996a). Por ese motivo, no se puede descartar que hayamos sobrestimado en alguna medida la edad de muerte de los individuos juveniles de SH. En este sentido, resultan muy interesantes los trabajos de Tompkins (1996b) sobre la determinación de la edad de muerte en homínidos del Pleistoceno Superior de Europa, Próximo Oriente y Norte de Africa.

Para estimar la edad de muerte de los individuos adultos de SH hemos seguido el procedimiento propuesto por Miles (1963). Este autor estima tasas de desgaste en ciertos dientes permanentes de los individuos juveniles, que luego aplica a los adultos. Se trata pues de un método que, a diferencia de otros procedimientos utilizados en la estimación de la edad de muerte de los adultos, se basa en datos intrínsecos a la población analizada. No obstante, algunos autores han señalado algunas limitaciones del método de Miles (Nowell, 1978; Wolpoff, 1979; Hillson, 1986). Nowell, por ejemplo, sugirió la necesidad de tener datos de un número mínimo de 20 individuos de entre 6 y 19 años de edad para establecer tasas de desgaste dental en un diente determinado. Aunque en el hipodigma de SH disponemos precisamente de 20 individuos fallecidos en ese rango de edad sus dentaduras están muy incompletas. Por este motivo, y por la dificultad que encontramos por el momento para cuantificar de manera adecuada la tasa de desgaste dental, consideramos que la aplicación del protocolo de Miles puede

ofrecer resultados fiables en los adultos más jóvenes. Por el contrario, encontramos cada vez más dificultades para estimar la edad de muerte cuanto mayor es el desgaste. Por ese motivo, hemos establecido clases de edad de cinco (26-30) y diez (31-40) años para los adultos de SH de edad más avanzada, expresando con ello nuestra incertidumbre para lograr por el momento resultados más precisos (ver también Milner *et al.*, 1989 y Trinkaus, 1995).

Con el objetivo de comparar el patrón de mortalidad de la muestra de homínidos de SH, se analizó una muestra de restos fósiles (originales y moldes) procedentes de diversos yacimientos del Pleistoceno Medio de Europa. En total se examinaron las dentaduras de 35 individuos. La lectura de la bibliografía pertinente permitió obtener los datos necesarios para ampliar la muestra hasta un total de 43 individuos. El yacimiento francés de la cueva de Arago en Tautavel, con un total de 23 individuos, aporta más del 50% de la información para configurar esta muestra europea. La identificación de estos individuos fue realizada por M.A. de Lumley.

Para estimar la edad de muerte de los individuos de la muestra europea hemos establecido la equivalencia entre el desgaste de sus dientes permanentes con el desgaste de los dientes de los individuos de SH. Este procedimiento asume un patrón y una tasa de desgaste uniformes en toda la población europea durante el Pleistoceno Medio. Esta asunción parece ser razonable, puesto que ciertos autores, como E. Trinkaus y M. Wolpoff, han notado una notable homogeneidad del desgaste de los dientes permanentes en la población neandertal de Europa y Próximo Oriente (Trinkaus & Tompkins, 1990). Además, los patrones de desgaste parecen estar bien correlacionados con la edad (Trinkaus & Thompson, 1987). Con respecto al yacimiento de la cueva de Arago, hemos comparado las edades de muerte obtenidas por M.A. de Lumley con nuestras propias estimaciones en los ejemplares originales (dientes permanentes). Nuestros resultados coinciden en buena medida con los de la citada investigadora. Consideramos que la edad de los individuos 1 y 4 de Arago es quizás algo superior a la estimada por M.A. de Lumley. El desgaste dental de estos individuos es equivalente al del individuo VII de SH, por lo que han sido incluidos en el intervalo de 26-30 años.

## Resultados

Los restos fósiles humanos de SH representan a un mínimo de 32 individuos (tabla 1). En esta tabla mostramos los resultados que

ofrece la determinación del sexo y de la edad de muerte de dichos individuos. Los criterios fijados para estimar el sexo se pudieron aplicar a un total de 19 individuos, de los que 9 fueron asignados al sexo masculino y 10 al sexo femenino. Por consiguiente, la muestra de homínidos de SH se caracteriza por una proporción entre sexos de 1:1.

TABLA 1. *Estimación del sexo y edad de muerte de los 32 individuos identificados en el hipodigma de Atapuerca-SH. M: masculino; F: femenino*

Individuo	Edad de muerte	Sexo <sup>1</sup>
IX	4-6	—
XXV	7-9	—
XVIII	9-11	M
XXXII	12-14	—
XXX	12-14	—
XX	14	M
XVI	14	—
XXIX	14	—
II	15	M
XIV	15	—
XI	15	F
XXIV	16	—
X	16	F
XXIII	17	F
III	18	F
XXVI	18	—
XIX	18	F
XXVIII	18	—
I	19	F
XV	19	F
XII	20	M
VI	22	F
VIII	22	M
XXII	25	M
XXVII	26-30	M
VII	26-30	M
XVII	26-30	—
XXXI	26-30	F
IV	26-30	F
XXI	31-40	M
V	31-470	—
XIII	31-40	—

<sup>1</sup> Basado en las evidencias mandibulares (Rosas, 1995) y dentales (Bermúdez de Castro & Nicolás, 1997). Se puede encontrar más información sobre los restos que identifican a cada individuo en Bermúdez de Castro & Nicolás (1997). No obstante, notaremos diferencias para las edades asignadas a los individuos XIII (también en el sexo), XV y XXIV. Esta diferencia se debe a una revisión de los materiales, que ha permitido mejorar la identificación de los individuos.

El periodo infantil (neonatos - <2 años) no está representado en la muestra de SH, mientras que sólo contamos con tres individuos fallecidos antes de los 10-11 años. Un 37% de los individuos murieron durante la adolescencia, y un 56% llegaron al menos a los 18 años. Sin embargo, es un hecho notable que cerca del 20% de los individuos de la muestra murieron entre los 18 y los 19 años, por los que sólo un 28% de los individuos vivieron durante la tercera década, y apenas tres individuos (9,3%) superaron los treinta años. La figura 1 muestra la distribución de mortalidad de la muestra de individuos de SH, en la que ciertamente resalta la alta proporción de individuos fallecidos entre los 12 y los 20 años.

La tabla 2 muestra los datos sobre el número de individuos del Pleistoceno Medio de Europa fallecidos en cada una de las clases de edad consideradas. En la misma tabla aparecen la misma información para la muestra de homínidos de SH. Notaremos la similitud entre esos números (en términos absolutos) para todas las clases de edad, excepto las que corresponden a los individuos infantiles y juveniles (clases 1-5 y 6-10). A pesar de estas diferencias, el test  $\chi^2$  (6 g.l.) para la comparación entre las dos distribuciones indica diferencias no significativas ( $0,5 > P > 0,3$ ). La figura 2 presenta la distribución de mortalidad de la muestra de homínidos del Pleistoceno Medio, cuyo perfil a partir de la clase de edad 11-15 es prácticamente idéntico al de la Sima de los Huesos de Atapuerca.

## Discusión

La pregunta que tratamos de responder a partir de los datos presentados es la siguiente: ¿la distribución de mortalidad observada en el registro de SH sugiere algún tipo de muerte catastrófica, o se trata de un caso de muerte atricional, en la que los individuos de la población mueren de una manera regular a lo largo del tiempo?

En términos relativos (comparando las diferentes clases de edad) la muestra de homínidos de SH se caracteriza por el escaso número de individuos infantiles y juveniles y por un exceso de adolescentes y de individuos muertos en el inicio de la fase adulta. Tanto si la distribución de mortalidad observada en la muestra de SH representa un caso de muerte atricional, como si se trata de una muerte catastrófica, el bajo porcentaje de restos de individuos infantiles y juveniles podría ser explicada por preservación tafonómica diferencial. Sin embargo, la presencia de dientes y restos óseos de varios individuos infantiles,

TABLA 2. Clases de edad asignadas a los individuos del Pleistoceno Medio de Europa cuyos restos se analizan en el presente estudio<sup>1</sup>. La edad de muerte de estos individuos ha sido estimada mediante la comparación de su desgaste dental con el de los dientes permanentes de los individuos de Atapuerca-SH. d: dientes aislados

Clases de edad	Pleistoceno Medio de Europa		Número total de individuos	Atapuerca-SH Total NI
		Ejemplares		
1-5	Arago 11 (d) Arago 12 (d) Arago 13 (d))	Lazaret (d) Verganne (d)	5	1
6-10	Arago 9 Arago 10 (d) Arago 15 (d) Arago 16 (d) Arago 17 (d)	Arago 18 (d) Pontnewydd, PN4, maxilar Pontnewydd, PN6 (d) Mollet 1 (d)	9	2
11-15	Arago 19 (d) Arago 20 (d) Arago 21 (d) Arago 22 (d) Arago 23 (d)	Pontnewydd, PN5 (d) Montmaurin C.G. 14B3S & C.G. 10B3T (d) La Chaise A. Suard 36 (d)	9	8
16-20	Arago 6 (d) Arago 7 (d) Arago 8 (d) Arago 13, mandíbula	Montmaurin mandíbula Montmaurin C.G. 2F3 (d) Montmaurin C.G. 2D3 (d)	8	10
21-25	Mauer, mandíbula Pinilla del Valle (d)	Lazaret II (d) Steinheim, cráneo	4	3
26-30	Arago 1 (d) Arago 4, maxilar Arago 5 (d)	Petralona, cráneo Pontnewydd 1 (d)	5	5
31-40	Arago 2 mandíbula Arago 14 (d)	Atapuerca AT76-T1H, mandíbula	3	3

<sup>1</sup> Los datos de los ejemplares de Arago, Lazaret, Mauer y Montmaurin (mandíbula) fueron obtenidos por el autor en los originales, mientras que el desgaste de los ejemplares de Petralona, Pontnewydd y Steinheim fue observado en moldes conservados en el Laboratorio de Antropología de la Universidad de Aix-en-Provence. Los datos sobre la edad de muerte de los individuos infantiles y juveniles de Lazaret y Arago fue obtenida por M.A. de Lumley (comunicación personal). La información de los restantes ejemplares ha sido obtenida de las referencias siguientes: Billy, 1982: dientes aislados de Montmaurin (Coupe-Gorge); Genet-Varcin (1975, 1976): dientes aislados de La Chaise (Abri Suard); Vandermeersch & Tillier (1983): Vergranne; Alférez (1985): Pinilla del Valle; Cortada & Maroto (1990): Mollet (mandíbula); Stringer (1984): Pontnewydd.



así como la recuperación de ciertos elementos muy frágiles del esqueleto postcranial de los adultos, como son las escápulas, sugiere que la preservación diferencial no debe ser considerada como la causa más importante de este sesgo en la muestra de SH.

También se puede argumentar que únicamente se ha excavado una parte (probablemente pequeña) del yacimiento de la Sima de los Huesos. Los restos humanos de dichos individuos se podrían localizar en la parte aún por explorar. Además, un análisis tafonómico reciente llevado a cabo por Andrews & Fernández-Jalvo (1997) en el registro de SH indica actividades carroñeras de ciertos carnívoros (cánidos y félidos) sobre los restos humanos. Estos autores consideran que tales animales podrían haber actuado como agentes secundarios de la acumulación y resituación de los restos humanos, y podrían haber sido responsables de la baja proporción de restos de individuos infantiles en el registro de fósiles humanos de SH.

En el caso de que la distribución de mortalidad observada en SH represente realmente un caso de muerte atricional, se pueden proponer otras dos hipótesis para explicar el bajo porcentaje de individuos infantiles y juveniles en la muestra de SH, a saber: 1- La mortalidad de los individuos infantiles y juveniles en las poblaciones europeas del Pleistoceno Medio pudo ser menor de lo que cabe suponer, cuando consideramos como un modelo de referencia a los grupos de cazadores-recolectores actuales (ver más adelante). ¿Sería descabellado suponer que los adultos de la población de Atapuerca daban una considerable protección a los niños?, ¿qué sabemos acerca de la morbilidad de los individuos infantiles y juveniles en el Pleistoceno Medio?; 2- Puesto que admitimos que la acumulación de SH tiene un origen antrópico, se puede especular con la posibilidad de que los neonatos y los niños fueran depositados en otro lugar. A este respecto, nada sabemos sobre los posibles ritos funerarios de este periodo. Tal vez ninguna de las hipótesis planteadas deba ser excluida, y considerar que el pequeño número de restos infantiles en el registro de SH es la suma de diversas circunstancias, algunas de las cuales posiblemente están aún por descubrir.

En lo que se refiere al número relativamente escaso de adultos fallecidos en la cuarta década y la aparente ausencia de muertos con una edad superior a los 40 años, no consideramos razonable proponer procesos fosildiagenéticos selectivos para explicar este aparente sesgo en el registro; es decir, no cabe esperar una preservación diferencial para los restos de los individuos fallecidos después de los 30 años.

Bermúdez de Castro (1995) considera que la distribución de mortalidad de los homínidos de SH presenta un perfil aparentemente catastrófico, en el que faltan muchos individuos infantiles. En dicha publicación se exponen también las dificultades para admitir la muerte simultánea de un grupo tan numeroso, que posiblemente aún deba incrementarse en futuras excavaciones y en el que falta un buen número de niños. ¿Que tipo de catástrofe pudo acabar con un grupo de quizás más de 50 individuos sin dejar algún tipo de evidencia geológica?

Bocquet-Appel y Arsuaga (en prensa) han abordado también el problema a partir de los datos publicados por Bermúdez de Castro (1995) sobre la distribución de mortalidad de los homínidos de SH. Para estos autores, la distribución observada sugiere igualmente algún tipo de muerte catastrófica, una hipótesis que contrastaron mediante la realización de seis pruebas estadísticas diferentes. Tres de las pruebas resultaron ser compatibles con dicha hipótesis, por lo que Bocquet-Appel y Arsuaga consideran que la distribución de mortalidad de SH no se debería ni a un momento más o menos prolongado de escasez de recursos, que produce distribuciones con un perfil próximo al atricional, ni a algún tipo de epidemia, en la que se observaría una mortalidad infantil y juvenil muy elevada. La solución apuntada por estos autores consiste en aceptar que una parte de la población, los individuos infantiles y los adultos de mayor edad fallecieron con anterioridad debido a una fuerte fluctuación ambiental, mientras que algunos de los supervivientes (los más resistentes) murieron posteriormente por la misma razón. De este modo se propone una muerte de tipo catastrófica, que diezma poco a poco a la población y que estructura las acumulaciones de homínidos en función de su edad. Esta hipótesis no sería incompatible con una acumulación de tipo antrópico, si el número de efectivos de la población era elevado y suficiente para evitar su desaparición total.

Durand *et al.* (e. p.) han abordado recientemente el problema desde un punto de vista diferente. Estos autores se plantean la viabilidad de la población del Pleistoceno Medio de Atapuerca, asumiendo que dicha población estaba en equilibrio y que en la muestra de homínidos de SH estamos observando una distribución de mortalidad atricional. La pregunta que se plantea es la siguiente: ¿qué valores deben tomar ciertos parámetros biológicos de la población para que la distribución de edades de muerte observada no sea un suceso improbable? o, expresado de otra manera, ¿habría sido posible obtener una distribución de mortalidad (atricional) como la observada a partir de una población en equilibrio?, y si es así, ¿qué parámetros biológicos caracterizaron a esa población?.

En el trabajo de Durand *et al.* (o. c.) se analizaron los siguientes parámetros: 1- duración esperada del periodo reproductor de las mujeres, 2- intervalo promedio esperado de nacimientos, 3- tasa de mujeres que sobreviven hasta el final del periodo reproductor, 4- tasa de mujeres que, habiendo sobrevivido hasta comenzar su periodo reproductor (i.e., tuvieron su primer hijo) murieron antes de finalizar ese periodo, y 5- tasa de mortalidad entre las niñas que no llegan al inicio de su periodo fértil. Se plantearon así una serie de ecuaciones que se podrían resolver con infinidad de soluciones. No obstante, podemos reducir considerablemente el rango de soluciones posibles fijando algunos de esos parámetros. Por ejemplo, el intervalo promedio de nacimientos de la población de Atapuerca podría estar en torno a los tres años, mientras que la edad para el primer alumbramiento podría situarse en torno a los 16 años, y la duración esperada del periodo reproductor no sería inferior a 24 años. Analicemos estos valores.

En el primer caso, el dato procede de la observación del registro fósil. Se trata de los resultados de un estudio de la prevalencia de hipoplasia del esmalte en la muestra de los dientes humanos de SH. La hipoplasia del esmalte se define como una deficiencia del espesor normal de esta sustancia, que se presenta generalmente como depresiones circulares, líneas o surcos que rodean la totalidad de la corona, y que resulta de una interrupción más o menos prolongada del proceso de amelogenénesis. La hipoplasia del esmalte se considera como un indicador muy fiable de estrés no-específico (malnutrición, enfermedad...) sufrido por los individuos durante su desarrollo (Sarnat & Schour, 1941; Pindborg, 1982; Goodman *et al.*, 1980). Así, la hipoplasia de esmalte formada durante los primeros años de vida ha sido considerada como una evidencia de los problemas de salud que suceden durante el periodo de destete (Cook, 1979; Corruccini *et al.*, 1985; Lanphear, 1990; Moggi-Cecchi *et al.*, 1994). Se han observado picos de frecuencia máxima de hipoplasia en todas las poblaciones estudiadas, y la edad a la que sucede este fenómeno es variable, al parecer en relación con el modo de vida de la población (cazadores-recolectores, agricultores, sociedades industrializadas, etc.). Si somos capaces de inferir el momento de destete de una población pretérita, seremos también capaces de conocer el intervalo entre nacimientos, puesto que la lactancia inhibe la ovulación (Frisch, 1977).

Algunos autores han estudiado la prevalencia de esmalte en grupos humanos en los que se conoce por fuentes históricas diversas el momento del destete. Es el caso de Blakey *et al.* (1994), que analizaron una muestra de esclavos negros de Maryland y Virginia, cuyo destete (obli-

gado por las circunstancias de su esclavitud) sucedía entre los 9 y los 12 meses. Sin embargo, la mayor parte de los casos de hipoplasia observado por estos autores sucede entre 1,5 y 4,5 años. La validez del método quedaría de este modo cuestionada. Katzenberg et al. (1996), por otro lado, ha comentado las limitaciones que tiene el análisis de la hipoplasia del esmalte para inferir el periodo de destete en las poblaciones humanas. El problema más serio reside en la gran dificultad e incluso imposibilidad para observar hipoplasia de esmalte en los primeros meses de vida del individuo. Los dientes permanentes, incisivos y primer molar, en los que podría detectarse problemas de estrés en los primeros seis meses de vida, suelen presentar un cierto desgaste que elimina la posible evidencia de hipoplasia. Además, la propia estructura del esmalte de la zona cuspal (ver Bromage & Dean, 1985 y Beynon, 1986) impide generalmente detectar signos de hipoplasia, cuando el episodio de estrés que lo ha originado no ha sido de fuerte intensidad.

La crítica expuesta por Blakey et al. (o.c.) puede matizarse, aunque no refutarse en su totalidad. En efecto, todos los trabajos que el autor conoce sobre este aspecto biológico de las poblaciones pretéritas han empleado el mismo método para establecer la cronología de las hipoplasias de esmalte. Este método se basa en las investigaciones sobre desarrollo dental de Massler *et al* (1941), corregido por (Swardstedt, 1966) y presentado en (Rose *et al*, 1985). En nuestra opinión el tiempo de formación de los caninos y el primer molar permanente admitido por Massler *et al* (o.c.) es erróneo, como demuestran numerosos trabajos posteriores (ver revisiones de Smith, 1991b y Macho & Wood, 1995). Los tiempos de desarrollo de estos dientes parecen ser considerablemente más cortos, por lo que la cronología de los eventos de hipoplasia observados en estos dientes debe situarse en edades más tempranas. De este modo, no existiría un desajuste tan evidente entre los datos históricos sobre el periodo de destete y el pico máximo de frecuencia de la hipoplasia del esmalte de ciertos grupos humanos, como el estudiado por Blakey *et al* (o.c.).

Por otro lado, la inmunidad pasiva que proporciona una madre sana a sus hijos durante la gestación, que suele durar entre seis meses y un año de vida extrauterina (Newman, 1995), y la inmunidad que proporciona la lactancia (Newman, o.c.) es generalmente suficiente para evitar infecciones. Además, una lactancia normal es incompatible con una malnutrición. Por consiguiente, no deberíamos esperar una prevalencia elevada de hipoplasia de esmalte entre los doce meses y los dos años que podría durar la lactancia como mínimo en una población

de cazadores recolectores. La disminución de la inmunidad pasiva (el niño adquiere su propia inmunidad hacia los dos años), y la mayor movilidad del niño permite el contacto frecuente con focos de infección. Teniendo en cuenta que el destete no es un evento, sino un proceso más o menos largo, el incremento en la frecuencia de eventos de hipoplasia en los niños de las poblaciones estudiadas debe ser paralelo a la disminución progresiva de la lactancia y la mayor independencia de la madre. El pico máximo de frecuencia de hipoplasia, por otro lado, debe coincidir con un momento en el que se ha producido ya el destete completo y el niño, con su propio sistema inmunitario, se enfrenta a los problemas que puede generar su nueva dieta y a las posibles infecciones que pueda contraer.

En la muestra de dientes de SH hemos observado, en términos comparativos, una baja prevalencia de hipoplasia de esmalte (Bermúdez de Castro & Pérez, 1995). La frecuencia de hipoplasia se incrementa hacia los dos años, y alcanza un máximo en torno a los tres años. Si nuestra interpretación es correcta, la ovulación subsiguiente a una lactancia en las mujeres del Pleistoceno Medio de Atapuerca sucedería antes de transcurridos tres años desde el parto anterior. En consecuencia, un intervalo promedio de nacimientos en torno a los tres años parece un dato razonable a considerar en el sistema de ecuaciones de Durand *et al* (o.c.). Como valores de referencia, conviene recordar que se han citado intervalos entre nacimientos de 3, 4 y hasta 5 años para ciertos pueblos de cazadores-recolectores actuales (Bogin, 1991; Howell, 1979; Lee, 1972).

Hemos comentado con anterioridad que podemos asumir un ciclo vital para los homínidos del Pleistoceno Medio de Atapuerca similar al de las poblaciones modernas. En estas poblaciones el periodo reproductor de las mujeres suele experimentar un fuerte declive hacia los 40 años, edad en la que se produce una disminución muy notable de la fertilidad (Howell, 1979). Por otro lado, la edad promedio de menarquia cubre un rango de entre 12 y 18 años, de acuerdo con la lista de 116 poblaciones publicadas por Eveleth & Tanner (1990). Esta considerable variación interpoblacional depende básicamente de factores genéticos, climáticos y socioeconómicos, aunque la edad promedio de menarquia en la mayoría de las poblaciones estudiadas se sitúa en torno a los 13 años. Un 82,7 % de las poblaciones citadas por Eveleth y Tanner tienen promedios de entre 12 y 13,8 años. Teniendo en cuenta estos datos y que la nubilidad (inicio de la fertilidad) suele ocurrir de uno a tres años después de la menarquia, tanto en chimpancés (Goodall, 1983) como en poblaciones modernas (Lancaster & Lancaster,

1983), podemos asumir que las mujeres del Pleistoceno Medio de Atapuerca podían dar a luz por primera vez en torno a los 16 años. Esto supondría un periodo reproductor de una duración en torno a 24 años. Obviamente, estas variables biológicas de la población tomarían dichos valores cuando la disponibilidad de recursos en el medio fuera óptima.

Si aceptamos que el primer parto ocurría en promedio a los 16 años, los resultados del sistema de ecuaciones de Durand *et al* (o.c.) indican que en la población de Atapuerca al menos un 24,6 % de las mujeres llegaban hasta el final del periodo reproductor; es decir, alcanzaban los 40 años. En este caso, la población soportaría una mortalidad máxima del 26,4% para las niñas que no llegaban a iniciar su periodo reproductor.

Ciertamente, un porcentaje del 26% de mortalidad prereproductora en la población del Pleistoceno Medio de Atapuerca es bajo en comparación con el observado en diversas poblaciones de cazadores-recolectores recientes. Así, los bosquimanos (Dobe !Kung) pierden cerca de un 40% de los individuos de la población antes de cumplir los 10 años (Howell, 1979), los Hadza pierden cerca del 50% de ese mismo grupo de edad (Blurton Jones *et al*, 1992), mientras que la cifra alcanza el 60% en los Ache (Hill & Hurtado: en Trinkaus, 1995). Para la muestra de homínidos del Pleistoceno Medio de Europa la proporción de individuos muertos antes de los 11 años es del 25,5%, cifra similar a la obtenida en las ecuaciones de Durand *et al* (o.c.). Podríamos aceptar una mortalidad prereproductora algo más elevada para el Pleistoceno Medio, pero considero que estas cifras deben servir sólo como una referencia y no como un modelo, puesto que estamos hablando de poblaciones sometidas a la presión de las sociedades modernas, viviendo en hábitats reducto. En cualquier caso, estamos tratando de especies distintas (*H. heidelbergensis* vs. *H. sapiens*), cuya biología pudo ser similar en muchos aspectos, pero no necesariamente idéntica.

Por otra parte, cerca del 50% de los bosquimanos supera los 40 años, mientras que el porcentaje es mucho más bajo en los Hadza (23,2%) y en los Ache (19,4%). Estas últimas cifras no son muy diferentes de las estimadas por Durand *et al* (o.c.) para la población de Atapuerca. Así, el contraste más fuerte entre esta última población y los cazadores-recolectores recientes reside en que la mortalidad entre los adolescentes y los adultos muy jóvenes sería mucho menos elevada en estos últimos.

En definitiva, si aceptamos que la distribución de mortalidad observada en SH representa un caso de muerte atricial, debemos aceptar que existe un sesgo significativo en la muestra tanto para los individuos

infantiles y juveniles como para los adultos. En el primer caso existen, como ya hemos mencionado, numerosas explicaciones todas ellas convincentes y en algunos casos contrastables, mientras que la ausencia en el registro tanto de Atapuerca como de otros yacimientos europeos del Pleistoceno Medio de un número más elevado de adultos de la cuarta y tal vez de la quinta década resulta muy complicado de explicar. En este caso resulta sencillo caer en el terreno de lo especulativo (e.g. Trinkaus, 1995).

Sin duda cabe una mejora notable en los métodos de determinación de la edad de muerte. No descartamos que ese dato se haya infraestimado en los individuos más “viejos” de las muestras analizadas, aunque el incremento de la edad de muerte de unos pocos individuos no resolvería la contradicción. Podríamos aceptar que la distribución de SH responde a un fenómeno de tipo catastrófico, como el propuesto por Bocquet-Appel y Arsuaga (o.c.). Sin embargo, no podemos obviar los datos obtenidos en otros yacimiento del Pleistoceno Medio de Europa. Del mismo modo que en varios de estos sitios se han registrado numerosos restos de individuos infantiles y juveniles, se debería haber localizado un porcentaje considerablemente más alto de restos de individuos fallecidos después de los 30 y aún de los 40 años.

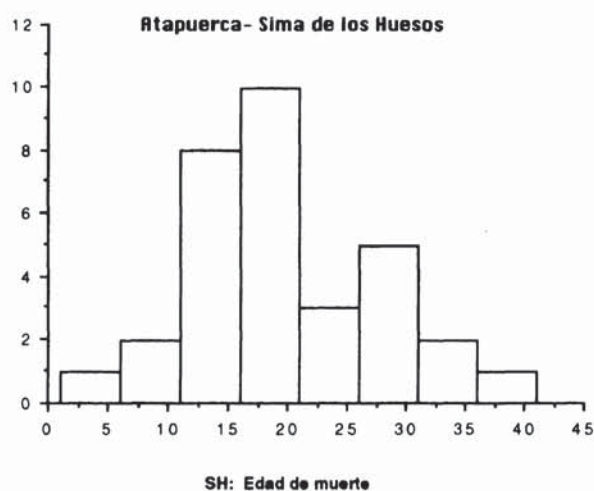
Este hecho, ciertamente notable, impide considerar “sobreseído” el caso de la Sima de los Huesos. Caben nuevas investigaciones, en particular para precisar la edad de muerte de los individuos. También deben producirse nuevos hallazgos de homínidos en otros yacimientos de la Sierra de Atapuerca, que ayuden a resolver el problema paleodemográfico planteado.

### **Agradecimientos**

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a todos los compañeros del Equipo Investigador de Atapuerca, sin cuyo esfuerzo hubiera sido imposible realizar el hallazgo de los materiales que aquí se describen. Las investigaciones de todos ellos han sido necesarias para llegar a las conclusiones de este trabajo. Las excavaciones de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca son financiadas por la Consejería de Cultura y Bienestar Social de la Junta de Castilla y León. Las investigaciones reciben soporte económico de la Dirección General de Enseñanza Superior del M.E.C., Proyecto N° PB96-1026-C03-02 y de ese mismo organismo a través de Acciones especiales (APC1997-0092) y de las Unidades Asociadas de Paleoantropología (UCM), Microver-

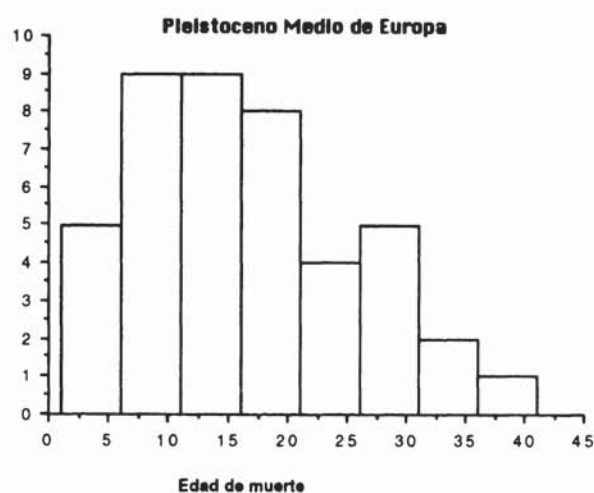
tebrados (Universidad de Zaragoza) y Prehistoria (URV de Tarragona) del Consejo Superior de Investigaciones Científicas a través del Departamento de Paleobiología del Museo Nacional de Ciencias Naturales.

FIGURA 1



Distribución de edades de muerte en la muestra de homínidos de la Sima de los Huesos de la Sierra de Atapuerca (ver tabla 1).

FIGURA 2



Distribución de edades de muerte en la muestra de homínidos de diversos yacimientos europeos del Pleistoceno Medio (ver tabla 2).



**Bibliografía**

- AIELLO, L. & DEAN, C. (1990): An Introduction to Human Evolutionary Anatomy. Academic Press. London.
- ALFEREZ, F. (1985): Dos molares humanos procedentes del yacimiento del Pleistoceno Medio de Pinilla del valle (Madrid). *Trabajos de Antropología* **19**, 303.
- ANDREWS, P. & FERNÁNDEZ-JALVO, Y. (1997): Surface modifications of the Sima de los Huesos fossil humans. *J. Hum. Evol.* **33**, 191-217.
- ARSUAGA, J.L., BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. & CARBONELL, E. Eds. (1997a): The Sima de los Huesos hominid site. *J. Hum. Evol.* **33** (special issue).
- ARSUAGA, J.L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A., CARRETERO, J.M. & 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, J.L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A., CARRETERO, J.M., LORENZO, C., GARCÍA, N. & ORTEGA, A.I. (1997b): Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *J. Hum. Evol.* **33**, 109-127.
- ARSUAGA, J.L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A. & LORENZO, C. (1997c): The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain): A comparative study. *J. Hum. Evol.* **33**, 219-281.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1993): The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations. *J. Hum. Evol.* **24**, 339-371.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1995). Los homínidos de la Sima de los Huesos del karst de la Sierra de Atapuerca: número mínimo de individuos, edad de muerte y sexo. En: J.M. Bermúdez de Castro, E. Carbonell & J.L. Arsuaga (eds.) *Evolución Humana en Europa y los Yacimientos de la Sierra de Atapuerca*, pp. 263-281. Actas, Junta de Castilla y León.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. & PÉREZ, P.J. (1995): Enamel hypoplasia in the Middle Pleistocene hominids from Atapuerca (Spain). *Am. J. Phys. Anthropol.* **96**, 310-314.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. & NICOLÁS, M.E. (1997): Palaeodemography of the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominid sample. *J. Hum. Evol.* **33**, 333-355.
- BEYNON, A.D. (1986): Tooth growth and structure in living and fossil hominids. En: E. Cruwys & R.A. Foley (eds.), *Teeth and Anthropology*, Oxford: B.A.R. Int. Series **291**, 23-30.
- BILLY, G. (1982): Les dents humaines de la Grotte du Coupe-Gorge a Montmaurin. *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* **9**, 211-225.
- BISCHOFF, J.L., FITZPATRICK, J.A., LEÓN, L., ARSUAGA, J.L., FALGUERES, C., BAHAIN, J.J. & 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.
- BLAKEY, M.L., LESLIE, T.E. & REIDY, J.P. (1994): Frequency and chronological distribution of dental enamel hypoplasia in enslaved African Americans: a test of the weaning hypothesis. *Am. J. Phys. Anthropol.* **95**, 371-383.
- BLURTON JONES, N.G., SMITH, L.C., O'CONNELL, J.F., HAWKES, K. & KAMUZORA, C.L. (1992): Demography of the Hadza, an increasing and high density population of savanna foragers. *Am. J. Phys. Anthropol.* **89**, 159-181.

- BOCQUET-APPEL, J.P. & MASSET, C. (1982): Farewell to paleodemography. *J. Hum. Evol.* **11**, 321-333.
- BOCQUET-APPEL, J.P. & ARSUAGA, J.L. (en prensa): A re-analysis of the age distributions for two large Pleistocene hominid samples (Atapuerca/Sima de los Huesos and Krapina). *J. Archaeol. Sci.*
- BOGIN, B. (1991): Patterns of Human Growth. *Cambridge University Press*.
- BOGIN, B. & SMITH, B.H. (1996): Evolution of the human cycle. *Am. J. Hum. Biol.* **8**, 703-716.
- BROMAGE, T.G. & DEAN, M.C. (1985): Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids. *Nature* **317**, 525-527.
- BUIKSTRA, J.E. & KONIGSBERG, L.W. (1985): Paleodemography: critiques and controversies. *American Anthropologist* **87**, 316-333.
- CARRETERO, J.M., ARSUAGA, J.L. & LORENZO, C. (1997): Clavicles, scapulae and humeri from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J. Hum. Evol.* **33**, 357-408.
- COOK, D.C. (1979): Subsistence base and health in prehistoric Illinois valley: Evidence from the human skeleton. *Med. Anthropol.* **4**, 109-124.
- CORRUCCINI, R.S., HANDLER, J.S. & JACOBI, K.P. (1985): Chronological distribution of enamel hypoplasias and weaning in a Caribbean slave population. *Human Biology* **57**, 699-711.
- CORTADA, T. & MAROTO, J. (1990): La dent humana paleolítica de la Cova de Mollet I (Serinyà). *Quaderns d'Estudis Comarcals de Banyoles* **1988-1989**, 135-148.
- DURAND, A.I., IPIÑA, S.L. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (en prensa): Some parameters of the life history pattern in the Atapuerca-SH hominids as studied from a probabilistic standpoint. *J. Theoretical Sci.*
- EVELETH, P.B. & TANNER, J.M. (1990): *Worldwide Variation in Human Growth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FRISCH, R.E. (1977): Population, food intake, and fertility. *Science*, **199**, 22-30.
- GENET-VARCIN, E. (1975): Etude de dents humaines isolées provenant de la Chaise de Vouthon (Charente). *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* **2**, 277-286.
- GENET-VARCIN, E. (1976): Etude de dents humaines isolées provenant de la Chaise de Vouthon (Charente). *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* **3**, 243-259.
- GOODALL, J. (1983): Population dynamics during a 15-year period in one community of free-living chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **61**, 1-60.
- GOODMAN, A.H., ARMELAGOS, G.J. & ROSE, J.C. (1980): Enamel hypoplasias as indicators of stress in three prehistoric populations from Illinois. *Hum. Biol.* **52**, 515-528.
- HARVEY, P.H. & CLUTTON-BROCK, T.H. (1985): Life-history variation in primates. *Evolution* **39**, 559-581.
- HILLSON, S. (1986): *Teeth*. Cambridge University Press.
- HOWELL, N. (1979): *Demography of the Dobe !Kung*. New York Academic Press.
- JACKES, M. (1992): Paleodemography: problems and techniques. En S.R. Saunders & M.A. Katzenberg (eds.) *Skeletal Biology of Past Peoples: Research Methods*, pp. 189-224. Wiley-Liss. New York.

- KATZENBERG, M.A., HERRING, A. & SAUNDERS, S.R. (1996): Weaning and infant mortality: evaluating the skeletal evidence. *Yrbk. Phys. Anthropol.* **39**, 177-199.
- LANCASTER, J.B. & LANCASTER, C.S. (1983): Parental investment: The hominid adaptation. En: D.J. Ortner (ed.) *How Human Adapts*, pp. 33-65. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- LANPHEAR, K.M. (1990): Frequency and distribution of enamel hypoplasias in an historic skeletal sample. *Am. J. Phys. Anthropol.* **81**, 35-44.
- LEE, R.B. (1972): !Kung spatial organization: An ecological and historical perspective. *Human Ecology* **1**, 125-147.
- LYMAN, R.L. (1994): *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press.
- MACHO, G.A. & WOOD, B.A. (1995): The role of time and timing in hominid dental evolution. *Evolutionary Anthropology* **4**, 17-31.
- MASSLER, M., SCHOUR, I. & PONCHER, H.G. (1941): Developmental pattern of the child as reflected in the calcification pattern of the teeth. *Am. J. Dis. Child.* **62**, 33-67.
- MCKINLEY, K. (1971): Survivorship in gracile and robust australopithecines: A demographic comparison and a proposed birth model. *Am. J. Phys. Anthropol.* **34**, 417-426.
- MILES, A.E.W. (1963): The dentition in the assessment of individual age in skeletal material. En: Brothwell, D.R. (ed.), *Dental Anthropology* pp. 191-209. Pergamon Press, Oxford.
- MILNER, G.R., HUMPF, D.A. & HARPENDING, H.C. (1989): Pattern matching of age-at-death distributions in paleodemographic analysis. *Am. J. Phys. Anthropol.* **80**, 49-58.
- MOGGI-CECCHI, J., PACCIANI, E. & PINTO-CISTERNAS, J. (1994): Enamel hypoplasia and age at weaning in 19th century Florence, Italy. *Am. J. Phys. Anthropol.* **93**, 299-306.
- MOORREES, C.F.A., FANNING, E.A. & HUNT, E.E. (1963): Age variation of formation stages for ten permanent teeth. *J. Dent. Res.* **42**, 1490-1502.
- NEWMAN, J. (1995): How breast milk protects newborns. *Scientific American* **273**, 58-61.
- NOWELL, G.W. (1978): An evaluation of the Miles method of ageing using the Tepe Hissar dental sample. *Am. J. Phys. Anthropol.* **49**, 271-276.
- PINDBORG, J.J. (1982): Aetiology of developmental dental defects not related to fluorosis. *Int. Dent. J.* **32**, 123-134.
- ROSAS, A. (1995): Seventeen new mandibular specimens from the Atapuerca/Ibeas Middle Pleistocene Hominids sample (1985-1992). *J. Hum. Evol.* **28**, 533-559.
- ROSE, J.C., CONDON, K.W. & GOODMAN A.H. (1985): Diet and dentition: developmental disturbances. En: R.I. Gilbert Jr. & Mielke J.H. (eds.) *The Analysis of Prehistoric Diets*, pp. 281-305, Studies in Archaeology, Academic Press, Inc.
- SARNAT, B.G. & SCHOUR, I. (1941): Enamel hypoplasia (chronologic enamel aplasia) in relation to systemic disease: A chronologic, morphologic, and etiologic classification. *J. Am. Dent. Assoc.* **28**, 1989-2000.
- SMITH, B.H. (1991a): Dental development and the evolution of life history in hominidae. *Am. J. Phys. Anthropol.* **86**, 157-174.
- SMITH, B.H. (1991b): Standards of human tooth formation and dental age assessment. En: M.A. Keley & C.S. Larsen (eds.) *Advances in Dental Anthropology*, pp. 143-168, Wiley Liss, Inc.

- STRINGER, C.B. (1984): The hominid finds. En: Green, H.S. (ed.), Pontnewydd Cave. A Lower Palaeolithic Hominid Site in Wales. The First Report., pp. 1-227. National Museum of Wales Quaternary Studies, Monographs.
- SWÄRDSTEDT, T. (1966): Odontological aspects of a medieval population in the province of Jamtland/Mid-Sweden. Tryckerier-Stockholm, Tiden-Barnängen AB.
- TOMPKINS, R.L. (1996a): Human population variability in relative dental development. *Am. J. Phys. Anthropol.* **99**, 79-102.
- TOMPKINS, R.L. (1996b): Relative dental development of Upper Pleistocene hominids compared to human population variation. *Am. J. Phys. Anthropol.* **99**, 103-118.
- TRINKAUS, E. (1995): Neanderthal mortality patterns. *J. Archaeol. Sci.* **22**, 121-142.
- TRINKAUS, E. & TOMPKINS, R.L. (1990): The Neanderthal life cycle: the possibility, probability, and perceptibility of contrasts with recent humans. En: De Rousseau, C.J. (ed.) *Primate Life History and Evolution*, pp. 153-180. Wiley-Liss, Inc., New York.
- TRINKAUS, E. & THOMPSON, D.D. (1987): Femoral diaphyseal histomorphometric age determinations for the Shanidar 3, 4, 5 and 6 Neandertals and Neandertal longevity. *Am. J. Phys. Anthropol.* **72**, 123-129.
- VANDERMEERSCH, B. & TILLIER, M.M. (1983): La dent humaine de Vergranne. *Annales Scientifiques de l'Université de Franche-Besançon. Géologie* **5**, 27-29.
- VAN GERVEN, D.P. & ARMELAGOS, G.J. (1983): Farewell to paleo-demography?. Rumors of its death have been greatly exaggerated. *J. Hum. Evol.* **12**, 353-360.
- WOLPOFF, M.H. (1979): The Krapina dental remains. *Am. J. Phys. Anthropol.* **50**, 67-114.