Dieta y adaptaciones ecológicas de las poblaciones humanas del Pleistoceno Medio y Superior

Beatriz Pinilla Pérez

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (**www.tdx.cat**) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (**www.tdx.cat**) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (**www.tdx.cat**) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

DIETA Y ADAPTACIONES ECOLÓGICAS DE LAS POBLACIONES HUMANAS DEL PLEISTOCENO MEDIO Y SUPERIOR

Memoria presentada por:

BEATRIZ PINILLA PÉREZ

Para optar al grado de

Doctor por la Universidad de Barcelona

Programa de Doctorado en *Biodiversidad* (2006-07)

Dirigida por el Dr. Alejandro Martínez Pérez-Pérez
Profesor Titular de Antropología Física
Departamento de Biología Animal
de la Universidad de Barcelona

Barcelona, 2012

DIETA Y ADAPTACIONES ECOLÓGICAS DE LAS POBLACIONES HUMANAS DEL PLEISTOCENO MEDIO Y SUPERIOR

Memoria presentada por:

BEATRIZ PINILLA PÉREZ

Para optar al grado de

Doctor por la Universidad de Barcelona

Programa de Doctorado en *Biodiversidad* (2006-07)

El Director | La Doctoranda

Dr. A. Martínez Pérez-Pérez | B. Pinilla Pérez

A mi madre Mª Ángeles Pérez Fernández,

(como dijo Jorge Guillén)

fuego del que soy chispa.

"Cuando emprendas tu viaje hacia Ítaca

debes rogar que el viaje sea largo,

lleno de peripecias, lleno de experiencias.

(…) Conserva siempre en tu alma la idea de Ítaca:

llegar allí, he aquí tu destino.

Mas no hagas con prisas tu camino;

mejor será que dure muchos años,

y que llegues, ya viejo, a la pequeña isla…"

Kavafis

AGRADECIMIENTOS

Tengo que agradecer a muchas personas haber llegado hasta aquí. En primer lugar, a mi director de tesis, Alejandro Pérez-Pérez el haberme ofrecido este tema que desde siempre me ha apasionado. También a los compañeros del grupo de investigación: Jordi, Laura, Ferran, Mohammad, Eva, Alba, Bea, Laia, Julia, Ares, Gaëlle, Kasia, Vanesa, Andrés, Maite, Nerea y Dámaris; del resto del departamento: Ester, Miquel, Clara, Daniel, Lourdes, Bárbara, Pedro, Araceli, Txomin, Mireia, Neus, Marta, Marc, Giorgios, Emili (1001), Robert, Magda, Albert, Nadia, Silvia, Mar, Claudia, Amando, Carme, Aniol, Ana, Mireya, Anna, Laura, Marta, Sandra, Carla, Laura (neandertalilla).

Gracias también a la gente de los Servicios Científico-Técnicos del Parque Científico de la Universidad de Barcelona, donde se han realizado la mayoría de las imágenes de microscopio electrónico e interferómetro y las fotografías digitales.

Algunos de los capítulos que se presentan en esta tesis han sido realizados gracias a la ayuda y comentarios de algunos compañeros. A Jordi Galbany en concreto le agradezco el hecho de que me lo enseñó todo sobre el método, sobre todo al principio, que es cuando más lo necesité. Además, su ayuda en el error de medición interno en microestriación ha sido muy importante. A Ferran Estebaranz tengo que agradecerle todo el apartado de interferometría que no podría haber hecho sin él. En morfometría geométrica hay muchísima gente que me ha ayudado: Ferran, junto con Nuria, fueron los primeros que me enseñaron el método y las discusiones posteriores con Gaëlle y Julia me han ayudado a mejorar (además de repasar la redacción de la descripción metodológica del anexo). Agradezco a Aida Gómez la ayuda, consejos y explicaciones referentes al método (el error de medición no hubiera sido posible sin ella) y a Kasia Gorka, haber colaborado en la medición del error, tanto en la obtención de segundas imágenes, como en el contaje de las mismas. A Marta y Mireia les agradezco su apoyo en la parte de estadística. El análisis de las superficies pulidas (*labrets*) no habría sido posible sin la ayuda de Ivana Jarosova y Miroslav Maixner. Finalmente, y no menos importante es la muestra y referencias bibliográficas que pude consultar y estudiar en la Universidad de Washington en Saint Louis del Prof. Erik Trinkaus. Mucha gente más ha colaborado con ideas, referencias bibliográficas, artículos, etc. por lo que también agradezco al Prof. Joao Zilhão, Gaelle Bello y al equipo de Combe Capelle 2010 (que ayudó a que el apartado de relación entre microestriación y edad mejorara

enormemente antes de presentar los resultados en el 17 Congreso de la EAA-2010).

En esta tesis se incluyen muchos homínidos fósiles, restos recuperados en excavaciones. Gracias a todos los directores que sacaron adelante los proyectos y a todos los participantes de las respectivas excavaciones, porque sin ellos no habría muestra ni estudio que se pudiera realizar. Gracias también a las instituciones que han facilitado la muestra que presento, a los encargados de las colecciones, por el trabajo que realizan y a los profesores Trinkaus, Ramírez Rozzi, Puech y a la Dra. El-Zaatari, que han aportado parte de la muestra que aquí se presenta.

Durante el tiempo de investigación he tenido la oportunidad de realizar estancias de investigación en el extranjero en las que he aprendido muchísimo, a nivel personal y profesional y jamás podré agradecérselo lo suficiente a los responsables de las mismas. En mi primera estancia tuve la grandísima suerte de estar con el Prof. E. Trinkaus ampliando la muestra gracias a su colección de moldes dentales, la bibliografía y aprendiendo muchísimo. Agradezco a Blaine Maily que me alojara en su casa y al Dr. Herman Potzer la organización de las reuniones de los jueves y dejarme exponer mi trabajo en ellas. En mi segunda estancia en el Max Plank con el Prof. J.J. Hublin tengo que agradecer a muchísima gente lo que aprendí. A Silke Streiber por organizarlo todo, al Dr. Kacza por facilitarme el uso del SEM de la Facultad de Veterinaria (University of Leipzig) y a toda la gente maravillosa que conocí allí. Mi última estancia fue en la Universidad de Bristol con la Dra. K. Robson-Brown. Tengo que agradecer al Prof. J Zilhão el haberme puesto en contacto con la Dra. Robson-Brown y a ésta todo lo que aprendí y haberme ofrecido la posibilidad de empezar un proyecto nuevo allí, que espero que tenga continuidad. Finalmente, muchísimas gracias también a Gisselle García por el acceso a la colección del Museo de Historia Natural de Nueva York, a Pierre-François Puech y al Prof. de Lumley por permitirme colaborar con ellos y acceder a las muestras de Le Prince y Cavillon.

También he tenido la suerte de poder participar en excavaciones arqueológicas en las que he aprendido y disfrutado muchísimo y estoy muy agradecida a los directores, responsables y compañeros. Gracias a la Dra. P García Arguelles, el Dr. J Nadal, la Dra. I Ollich, la Dra. A Serra, el Dr. JI Padilla, la Dra. C Ferrer, el Dr. D. García, el Dr. I Toro Moyano, la Dra. G Cuenca, el Dr. E Carbonell, el Dr. Bermúdez de Castro, el Dr. A González, el Dr. E Baquedano, el Dr. JL Arsuaga, el Dr. JJ Hublin, el Dr. A Boutakiout, el

Dr. P Nights, el Dr. M Lenoir, el Dr. S. McPherron, la Dra. A Gracia, el Dr. JM Carretero, el Dr. R Quam, la Dra. M Navazo, la Dra. M Lozano, la Dra. M Mosquera, la Dra. R Huguet… También tengo muchísimo que agradecer a los arqueólogos de SPAL, en especial al director, el Sr. Alberto López y los compañeros de la Diputación con los que fue un placer aprender. En las excavaciones he conocido a gente maravillosa a los que les agradezco todos los buenos momentos que hemos pasado, especialmente a Jacobo, Willy, Laia, Alexis, Carlotta, Chinche, Andrés, Alba, Joana, Hugo, Caroline, Segio, Belen, Clara, Mario, Virginia, Anna, David, Angela, Felipe, Davinia, Roser, Virginia, Elena, Andrea, Sandra, Juan, Marian, Irene, César, Crispi, Theo, Laura, Manuel, Marta, Maïlys, Gema, Nuria, Judit, Sergio, Kyle, Cosmin, Teresa, Bea, Amaya, Victor, Nohemí, Ana, Marian, Elena (a quien le debo una pancarta), Asier, Sofia, Iñaki, Gema, Gonzalo, Ivan, Berdi, Epi, Almudena, Lola, Eva (lo más plus, ¿o era Elena?), Sara, Juani, Alex, Dani, Chusa, Oscar, Gillian-Elephant, Jenny, Sandra, Sarah, Fei Peng, Ursula, Claudio, André, Daphne, Chase, Dawit, Sam, Felipe y Diego (tenemos una apuesta pendiente)… sé que me dejo a muchos y también que a muchos de los que estáis os debo mucho más que nombraros aquí. Gracias por tantos y tan buenos momentos.

De manera especial le debo unas líneas a Bárbara, por creer siempre en mí, por dejarme tantas veces tu casa, por ese chaleco transoceánico, por todo. Gracias a Marc (el más feo); a Shannon, Tamara, Maya, Philip, Teresa, Joseba y Karen, muchísimas gracias porque algunos de mis mejores momentos los he pasado con vosotros, por llamar a un nivel "BA", por traducir, por mi error con "*disgusting*", etc. porque sois investigadores maravillosos y ojalá hubiera más gente como vosotros. Gracias Karen Ruebens por todo el apoyo que me has dado, por todas las conversaciones, por estar ahí, por invitarme a dar una charla en Southampton (y por escucharla) a H. Farr por organizarla y a los Prof. J. McNaab y W. Davies por haber venido a escucharla.

No puedo ni quiero olvidarme de los profesores que hicieron que me enamorara de lo que luego decidí estudiar: Irene, Javier Alvajar, Aurora, Ramona, Dominic y sobretodo Jordi Serrallonga, el culpable de mi pasión por la evolución humana.

Muchas gracias sobre todo a los que me habéis aguantado, dejado que os moleste impunemente, apoyado y animado multitud de veces. La lista sería enorme pero no puedo olvidarme de Richard Jennings, Morphing, que me trajo una cabina de teléfonos de Londres, del PAP-GJB, de Grasshopper y todos nuestros planes, de Ana, a Clau (BabyC), Dam

(Pongo) y Laia, gracias por abrirme siempre vuestro despacho! Debo también muchísimas gracias a otra mucha gente que no está directamente relacionada con la evolución ni la antropología pero que siempre han estado ahí y lo más maravilloso es que confío en que sigan estando. Gracias a Alex, Albert, Borja, Cristina(s), Edu, Ori, Jaume, Alberto, Kilian, Marga, Marta, Olga, Ricardo, Sergio, Vero, Jose, a Oriol Dueñas, por todo y por tanto tiempo… y sobre todo gracias por los ánimos y el apoyo en todos los proyectos de mi loca vida en los que me he embarcado. Gracias a toda la gente de Galicia que tengo abandonada, pero siempre que voy me hacen sentir en casa: Edgar, Leti, Inma, Loli, Conce, Ricardo, Álvaro, Manolo, Marcos, Iria y Gema. Sobretodo muchísimas gracias a Carlos Fernández y a Esteban Álvarez Penín, por mil cosas pero sobretodo porque sé que siempre puedo contar con vosotros. Gracias a Francisco Barrientos porque siempre confió en mí, a Pilar, la vecina más maravillosa del mundo. Muchísimas gracias a Francesco por seguir tu Ola, por animarme a que yo siguiera la mía, porque incluso en el fin del mundo siempre estás ahí. Gracias mis chicos favoritos: Niko, Boli y Platón, porque nunca me falláis. Gracias a mi familia, y sobre todo a Raquel y Manolo Conde.

Gracias en fin, a todos los que os habéis cruzado por mi vida… Gracias por cruzaros por ella. Ojalá el mundo estuviera lleno de personas como vosotros y la gente tuviera la suerte de conoceros.

He dejado para el final a la persona más importante para mí y a la que dedico esta tesis: a mi madre y mi amiga que son la misma persona. Gracias por absolutamente todo, por apoyarme en todas mis decisiones, por animarme, por levantarme la moral, por despertarte conmigo por las mañanas, por ayudarme a preparar los exámenes, por leerte mis parrafadas e intentar que tuvieran un orden, por las llaves, por las ganas, por estar siempre ahí y escucharme y hablarme, por enseñarme a discutir y rebatir argumentos, por la morriña, por las poesías… por todos los buenos momentos y sobre todo por los malos. Porque, aunque sea un dicho, en este caso es verdad, sin ti no hubiera acabado la tesis. Gracias por no dejar que me derrumbara y animarme a seguir siempre adelante.

Esta investigación se ha realizado gracias a la ayuda ministerial FPU AP2006-01274 y dentro del marco de los proyectos de investigación CGL2007-60802/BTE y CGL2011-22999 dirigidos por el Prof. Pérez-Pérez.

Barcelona, 2012

ÍNDICE *pag.*

Agradecimientos

Índice

I. INTRODUCCIÓN **1**

1. CLIMA Y EVOLUCIÓN HUMANA 3
    1.1. El medio ambiente 3
    1.2. Reconstrucción Paleoambiental 4
        1.2.1. Periodización 4
        1.2.2. Isótopos de Oxigeno 6
        1.2.3. Polen 8
        1.2.4. Fauna 8
        1.2.5. Cronología 10
        1.2.6. Los ambientes del Pleistoceno 11
            a. Refugios 11
            b. Bosques 12
            c. Estepa, Taiga y Tundra 13

2. EL PLEISTOCENO 15
    2.1. El Pleistoceno Inferior 15
    2.2. El Pleistoceno Medio 18
        2.2.1. La variabilidad climática 18
            a. Pleistoceno Medio Antiguo 18
            b. Holstein-Hoxian 19
            c. Saaliense 20
        2.2.2. Los humanos del Pleistoceno Medio 21
            a. Origen 21
            b. Morfología 23
            c. Cultura y Tecnología 27
            d. La subsistencia en el Pleistoceno Medio 28
    2.3. El Pleistoceno Superior 31
        2.3.1. La variabilidad climática 32
            a. OIS 5 32
            b. OIS 4 34
            c. OIS 3 35
            d. OIS 2 39
        2.3.2. Los Neandertales 42
            a. Origen 42
            b. Morfología 45
            c. Cultura y Tecnología 50
            d. La subsistencia en el Paleolítico Medio 54
        2.3.3. Los humanos modernos 59
            a. Origen 59
            b. Morfología 61

c. Cultura y Tecnología 66
d. La subsistencia en el Paleolítico Superior 70
2.3.4. Neandertales y Humanos modernos 74
a. La revolución del Paleolítico Superior 74
b. Variación en los asentamientos 76
c. Reemplazo poblacional 77

3. PALEOECONOMÍA Y DIETA 87

3.1. Etnografía y dieta 88
3.2. Requerimientos metabólicos 91
3.3. Modelos de forrajeo óptimo (OFM) 94
3.4. Teoría de nichos 95
3.5. Restos vegetales 98
3.6. Zooarqueología 100
3.7. Análisis de isótopos estables y oligoelementos 105
3.8. Microestriación dental 110
3.9. Topografía del esmalte 114
3.10. Morfología, patologías y desgaste dental 116
3.10.1. Morfología dental 116
a. Tamaño dental 117
b. Anomalías funcionales 118
c. Oclusión dental 120
3.10.2. Patologías dentales 121
a. Reabsorción alveolar y pérdida de piezas dentales 122
b. Caries 122
c. Cálculo Dental 124
3.10.3. Desgaste dental 124
3.11. Técnicas de procesamiento 127
3.12. Los individuos infantiles 132
3.12.1. El desarrollo dental 133
3.12.2. Nutrición 135

II. OBJETIVOS **141**

4. OBJETIVOS 143

III. MATERIAL **149**

5. MATERIAL 151

5.1. Modern Hunter-Gatherers 155
5.1.1. Fueguians 156
a. Ona 156
b. Yamana 156
c. Tehuelches 157
5.1.2. Pigmies 157
5.1.3. Bushmen 157
5.1.4. Australians 158
5.1.5. Eskimos 158

a. British Columbia 159
b. Aleut 159
c. Point Hope 159
d Inuit 159
e.Chuckee 160
5.1.6. Maori 160
5.1.7. Hindus 160
5.2. Middle Pleistocene Individuals 161
5.2.1. Mauer (Germany) 161
5.2.2. La Caune de l'Arago (France) 162
5.2.3. Boxgrove (Great Britain) 163
5.2.4. Steinheim (Germany) 164
5.2.5. Montmaurin (France) 165
5.2.6. Pontnewydd (Great Britain) 166
5.2.7. Kabwe (Broken Hill, Rhodesia) 167
5.3. Middle Paleolithic Individuals 168
5.3.1. Central Europe 169
a. Subalyuk *169*
b. Ochoz *170*
c. Kulna *171*
d. Trou Chabeur *171*
5.3.2. Western Europe 172
a. La Quina 172
b. Montgaudier 173
c. La Roche-à-Pierrot (Saint Césaire) 173
d. Le Moustier 175
e. Malarnaud 175
f. El Sidrón *176*
5.3.3. Western Mediterranean 177
a. Figueira Brava 177
b. Gibraltar 178
c. Zafarraya 179
d. Sima de las Palomas (Cabezo Gordo) 180
e. Cova Foradá 180
f. Banyoles 181
5.3.4. Central Mediterranean 181
a. Archi 181
b. Grotta Breuil 182
c. Grotta Guattari 182
d. Saccopastore 183
e. Vindija 183
5.3.5. Eastern Mediterranean 184
a. Dederiyeh 184
b. Mont Carmel: Tabun and Skhûl 184
5.4. Upper Paleolithic Individuals 188
5.4.1. Czech Republic 189
a. Mladeč 189

b. Dolni Vestonice 189
c. Pavlov 191
d. Předmostí 191
5.4.2. Croatia 192
a. Vindija 192
5.4.3. France 193
a. Isturitz 193
b. St. Germain la Rivière 193
c. Lachaud 194
d. Solutre 194
e. Farincourt 194
f. Les Rois 194
g. Abri Pataud 195
h. Rond du Barry 196
i. Ranchot 197
j. Le Morin 197
k. Brassempouy 197
l. Bois-Ragot 198
5.4.4. Portugal 198
a. Caldeirao 198
b. Almonda 199
5.4.5. Italy 199
a. Grimaldi 199
5.4.6. Spain 201
a. Abric Agut 201
b. Tito Bustillo 201
c. Pirulejo 202
5.4.7. Eastern Plains 202
a. Sungir 202
5.4.8. South Africa 204
a.Cave of Hearths 204

IV. MÉTODOS **205**

6. ANTROPOLOGÍA DENTAL 207

6.1. Análisis macroscópico 208
6.1.1. Captación de imágenes digitales 208
6.1.2. Área Oclusal Total (AOT) 209
6.1.3. Desgaste Dental 212
a. Exposición de Dentina (DE) 215
b. Desgaste interproximal (DI, IW) 216
c. Altura de la corona 218
6.2. Análisis Microscópico 220
6.2.1. Microestiación cultural 221
6.2.2. Microestriación alimentaria 221
a. Microestriación bucal 221
b. Topografía tridimensional 226

6.3. Selección del Método microscópico 230
6.4. Error metodológico 233
6.4.1. Microestriación bucal 234
a. Error en la medición 234
b. Error en la micrografía 235
6.4.2. Área Oclusal Total (AOT) 237
6.4.3. Exposición de Dentina (DE) 238
6.4.4. Desgaste Interproximal (IW) 240
6.4.5. Altura de la corona (CH) 240
6.5. Selección de la Muestra 241
6.5.1. Preservación del esmalte para el análisis microscópico 241
6.5.2. Causas de exclusión de la muestra 245
a. No erupción 245
b. Concreciones 246
c. Erosión 247
d. Abrasión 248
e. Otras causas 248
6.5.3. Patologías y microestriación 250
a. Caries 250
b. Cálculo Dental y Periodontitis 254
6.5.4. Asimetría y variabilidad intra-individual…. 255
a. Lateralidad 256
b. Maxila 258
c. Pieza dental 260
d. Secuencia dental 262
6.5.5. Selección de un diente por individuo 265

V. RESULTADOS 267

7. HUNTER-GATHERERS BUCCAL MICROWEAR 269

7.1. Objective 269
7.2. Results 270
7.2.1. Teeth differences 270
7.2.2. Age-related variability 274
7.2.3. Sex-related differences 275
7.2.4. Inter-population variability of adult individuals 280

8. MIDDLE PLEISTOCENE BUCCAL MICROWEAR 283

8.1. Preservation 283
8.2. Results 286
8.2.1. Age-related variability 286
8.2.2. Sex-related variability 287
8.2.3. Intra-population variability of adult individuals 290
8.2.4. Climatic conditions and microwear patterns 295

9. MIDDLE PALEOLITHIC BUCCAL MICROWEAR 299

9.1. Preservation 299

9.2. Results 301
9.2.1. Age-related variability 302
9.2.2. Sex-related variability 303
9.2.3. Intra-population variability of adult individuals 306
9.2.4. Climatic conditions and microwear patterns 315
9.2.5. Variability in the Near East 317

10. UPPER PALEOLITHIC BUCCAL MICROWEAR 321

10.1. Preservation 321
10.2. Results 323
10.2.1. Age-related variability 323
10.2.2. Sex-related variability 326
10.2.3. Intra-population variability of adult individuals 328
a. Chronological variability 331
b. Geographic variability 333
c. Climatic conditions and microwear patterns 337
d. Technological variability 341

11. INTER-POPULATION VARIABILITY 347

11.1. Age-related variability 347
11.2. Sex-related variability 354
11.3. European Modern Humans variability 357
11.3.1. Chronology 357
11.3.2. Geography 361
11.3.3. OIS 364
11.3.4. Neandertals and AMH response to climate changes 371
11.3.5. Saint Césaire and Isturitz 373
11.4. Middle and Upper Pleistocene buccal microwear patterns 376
11.4.1. Modern hunter-gatherers and fossil remains 376
11.4.2. Geographic variability 379
a. Non-European fossil remains 379
b. European geographic variability 380
11.4.3. OIS variability 387

VI. DISCUSIÓN 395

12. DISCUSION 397

12.1. Selección del método 397
12.2. Porcentaje de error del método 398
12.3. Selección de la muestra 400
12.3.1. Preservación 400
12.3.2. Afección de patologías y alteraciones dentales 400
a. Patologías 400
b. Surcos subverticales 402
c. Labrets 403
12.3.3. Asimetría y variabilidad intra-individual en…. 404
12.4. La subsistencia en el Pleistoceno Medio y Superior 405
12.4.1. Los cazadores-recolectores: marco de…. 405

12.4.2. Los fósiles del Pleistoceno Medio y Superior 407
a. Individuos del Pleistoceno Medio 408
b. Individuos del Paleolítico Medio 409
c. Individuos del Paleolítico Medio en el Próximo…. 413
d. Individuos del Paleolítico Superior 414
e. La transición del Paleolítico Medio al Superior 417
12.4.3. Diferencias sexuales en la dieta 420
12.4.4. La influencia de la edad en la dieta y el patrón de… 422
12.4.5. Dietas preferentes y variación en el Pleistoceno… 425

VII. CONCLUSIONES 429

13. CONCLUSIONES 431

13.1. Conclusiones metodológicas 431
13.1.1. Selección del método 431
13.1.2. Porcentaje de error del método 431
a. Análisis microscópicos 431
b. Análisis macroscópicos 432
13.1.3. Selección de la muestra 433
a. Preservación 433
b. Afección de patologías y alteraciones dentales 433
c. Asimetría y variabilidad intra-individual en…. 436
13.2. Variabilidad intra-poblacional 436
13.2.1. Cazadores-recolectores 436
13.2.2. Fósiles del Pleistoceno Medio y Superior 436
13.3. Edad y dieta 439
13.4. Diferencias sexuales 440
13.5. Variabilidad inter-poblacional 441

VIII. BIBLIOGRAFÍA 447

IX. ANEXOS 595

14. STATISTICAL ANALYSES ANEXO 1 597

14.1. Variables 597
14.2. Statistics 597
14.2.1. Normality test 598
14.2.2. Correlation analysis 598
14.2.3. ANOVA test 599
14.2.4. Principal Components and Linear Discriminant… 599

15. LABRETS ANEXO 2 601

15.1. Introduction 601
15.2. Material 604
15.2.1. Buccal facets worn: Labrets incidence 604
15.2.2. Labrets' influence on microwear pattern…. 605
15.2.3. Labrets' influence on microwear pattern…. 614

15.3. Summary 617

16. SUBVERTICAL GROOVES ANEXO 3 621

16.1. Introduction 621
16.2. Material 623
16.3. Methods 625
16.3.1. Subvertical grooves characterization 625
16.3.2. Contact facet area measurement reliability 626
16.4. Aim of the chapter 628
16.5. SG presence in the Paleolithic 628
16.6. SG influence in the Paleolithic dietary reconstruction 639

17. BUCCAL MICROWEAR VARIABILITY IN CENTRAL EUROPE ANEXO 4 645

17.1. Introduction 645
17.2. Material and methods 646
17.2.1. Material 646
17.2.2. Methods 647
17.3. Results and Discussion 648
17.3.1. Preservation 648
17.3.2. Age-related variability 650
17.3.3. Inter- and Intra-population Variability 650
17.4. Conclusion 658

18. DENTAL SIZE ANEXO 5 661

18.1. Introduction 661
18.2. Material and Methods 662
18.3. Results 665
18.3.1. Hunter-gatherers TOA 665
18.3.2. Middle and Upper Pleistocene TOA 668
18.3.3. Sexual dimorphism 673
18.3.4. Sphericity 677
18.3.5. Dental size and Microwear patterns 678
a. Modern humans 679
b. Neandertals 679
c. Heidelbergensis 679
18.4. Conclusion 683

19. AGE-RELATED MACRO AND MICROWEAR PATTERNS ANEXO 6 685

19.1. Introduction 685
19.2. Material and Methods 688
19.3. Results and Discussion 689

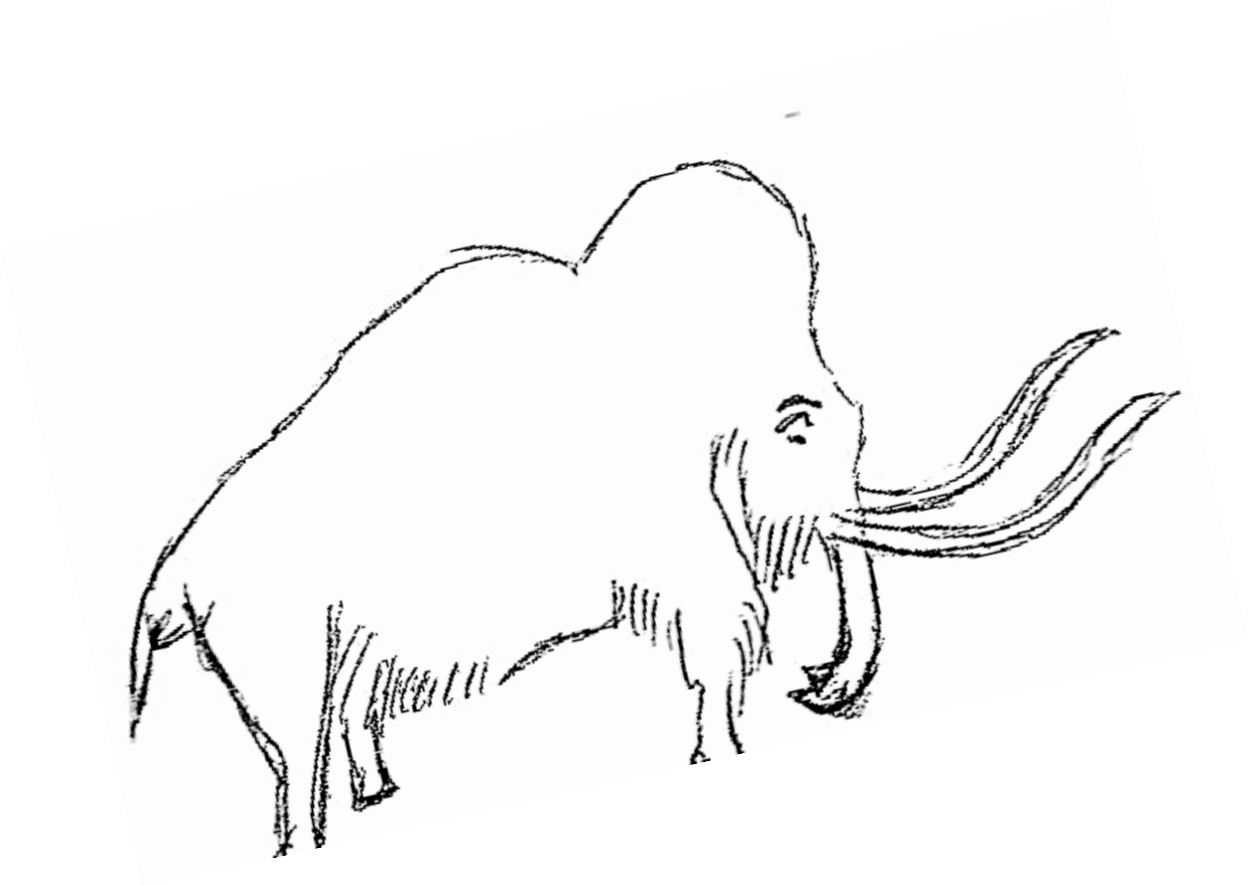
20. TOOTH SHAPE VARIABILITY ANEXO 7 701

20.1. Introduction 701
20.2. Material 703
20.3. Methods 708
20.3.1. Landmark definition 709
20.3.2. Tooth selection 713

20.3.3. Digitalization 714
20.3.4. Statistical analyses 715
20.4. Reliability 717
20.4.1. Inidvidual variation of the configuration 720
20.4.2. Error rates in GM 722
20.5. Objective 723
20.6. Results 724
20.6.1. Mandibular P_3-M_3 724
a. P_3 724
b. P_4 725
c. M_1 726
d. M_2 727
e. M_3 729
20.6.2. Maxilla P_3-M_3 730
a. P^3 730
b. P^4 731
c. M^1 733
d. M^2 734
e. M^3 735
20.7. Conclusion 725

Lista de Figuras y Tablas **739**

Abstract **761**



I. INTRODUCCIÓN

1. CLIMA Y EVOLUCIÓN HUMANA

"A link between climate change and human evolution during the Pleistocene has often been assumed but rarely tested".
Gamble *et al* 2004

El clima y la ecología son dos de las bases del conocimiento de la evolución humana (Foley 1994: 285; Campbell 1998). En la antigüedad Herodoto, Hipócrates o Aristóteles ya intentaron explicar las características de los diferentes pueblos en base a los diversos climas en los que vivían y a las actividades que realizaban (Tattersall & Schwartz 2001: 14-16). Lamark, Darwin y Wallace volverían a incidir en la importancia del ambiente y su efecto en la adaptación y evolución. En la segunda mitad del siglo XX, la importancia de los factores ambientales en la evolución humana, sobretodo en el continente Europeo, ha tenido un gran auge (Howell 1952; Gamble 1987; Lancaster 1968; Sánchez-Goñi 1991; Foley 1994: 285; Campbell 1994, 1998; Van Andel & Tzedakis 1996; Moran 2000: 8-9; Finlayson *et al* 2000; d'Errico & Sánchez-Goñi 2003; Van Andel & Davies 2003; Gamble *et al* 2004; Finlayson 2004, 2009; Sánchez-Goñi & d'Errico 2005; d'Errico *et al* 2006; Finlayson & Carrion 2007; Sepulchre *et al* 2007; Tzedakis *et al* 2007; Jennings *et al* 2011). A pesar de ello, la reciente publicación del *Committee on the Earth system Context for Hominin Evolution* (2010) indica que aún queda mucho trabajo por hacer.

1.1. El medio ambiente

Los recursos disponibles son altamente dependientes de las oscilaciones climáticas, ambientales y ecológicas del medio en el que nos encontremos. Estos cambios pueden provocar: 1) la migración en respuesta a la escasez de recursos (Ramos Muñoz 1999: 34-36, 371) ó 2) la generación de respuestas adaptativas, ya sean biológicas o culturales, ante la nueva situación (Gamble 1986, Ingold 1981; Burke 2004: 155). Así pues, la diversidad en fauna y particularmente en la flora de los ecosistemas determina el objeto de estudio: la economía del grupo humano en función de los recursos vegetales y las presas potencialmente disponibles (Hutchinson 1957, 1959; Bahn 1983; Finlayson 2004: 9).

No hay duda de que el econicho de los humanos modernos incluye la cultura y su gran capacidad para modelar el ambiente en función de nuestras necesidades (Ambrose 2001; Schutkowski 2006: 7). Antes de que la cultura adquiriera esta gran relevancia, los humanos dependían mucho más del medio natural y su éxito evolutivo se basaba principalmente, en la eficacia de sus adaptaciones biológicas. No sabemos exactamente cuándo y en qué medida la

cultura y la tecnología rompieron el binomio biología/ecología, pero podemos analizar la interacción entre los marcadores biológicos y los cambios ecológicos; cuanto mayor sea la influencia de la cultura sobre las adaptaciones, menor asociación cabe esperar que encontremos entre los marcadores biológicos y las condiciones del medio. La cultura jugaría así un doble papel en el proceso evolutivo: por una parte actuaría de interfaz (*buffer*) entre el hombre y la naturaleza y por otra pasaría a formar parte del ambiente humano (Greene 1970).

Los ecosistemas (Campbell 1994: 18-19; Moran 2000: 8-9) se tratan a efectos prácticos como si fueran unidades cerradas, aunque en realidad son abiertos y permeables, con límites difusos y vulnerables (Campbell 1994: 10; Finlayson 2009), siendo las zonas de transición las que presentan una mayor diversidad biológica (Kerr & Parker 1997), por lo que cualquier clasificación tipológica que se utilice para describirlos presenta problemas de definición y de amplitud (Lowe & Walker 1997: 9).

1.2. Reconstrucción Paleoambiental

Son muchos los sistemas que se han utilizado para reconstruir los climas del pasado. Entre los restos de los que se puede obtener información climática están tanto los de la flora, especialmente fitolitos, polen o esporas (Woillard 1978; Woillard & Mook 1982; Ball *et al* 1996; Peyron *et al* 1998; Allen *et al* 1999; Allen & Huntley 2000; Huntley *et al* 2003), como los de la fauna (Wahsburn & Lancaster 1973; Griggo 1996; Delpech 2003), incluidos insectos fósiles, ostrácodos o foraminíferos, los restos de carbones y otros sedimentos terrestres (Laville & Miskovski 1977: 21; Farrand 1982:25; Rutter *et al* 1991), marinos o de núcleos de hielo (Martinson *et al* 1987*)* y también los isótopos estables (OIS) de algunos elementos como el oxígeno (Emiliani 1955; Martinson *et al* 1987), que han permitido establecer cambios climáticos de primer y segundo orden (Heinrich 1988; Bond *et al* 1993; Dansgaard *et al* 1993; Van Andel 2003: 9-12; Sánchez-Goñi *et al* 2008). Una explicación detallada de cada uno de los métodos utilizados para estudiar el Cuaternario puede encontrarse en Lowe & Walker (1997) y en Bell & Walker (2005). A continuación se resumen los métodos más utilizados en la reconstrucción y clasificación climática de los ecosistemas prehistóricos.

1.2.1. Periodización

Ha habido muchos intentos de caracterizar los climas, tanto del Pleistoceno en general como del Würm en particular, en base a periodos cronológicos. Sin embargo es difícil seguir su evolución, porque no se han

unificado nomenclaturas ni cronologías (Mussi 2002: 15). Una de las primeras divisiones climáticas fue el esquema de clasificación elaborado en 1909 por Penck & Brückner, que recogía la información de las fluctuaciones de la temperatura en base a las cuatro grandes glaciaciones del Cuaternario europeo. Estos periodos glaciales fueron inicialmente definidos en Europa central a partir de las terrazas glaciares del rio Danubio y sus afluentes, a los que deben sus nombres: Günz, Mindel, Riss y Würm, aunque posteriormente se establecieron equivalencias en otras regiones (*Tabla 1*).

Antigüedad (aprox.)	América	Europa atlántica	Magreb	Europa mediterránea	Europa Central
10 000 años	Posglaciar	Flandriense	*Mellahiense*	*Versiliense*	Posglaciar
80 000 años	Wisconsin	Devensiense	Regresión	Regresión	Würm
140 000 años	Sangamoniense	Ipswichiense	*Ouljiense*	*Tirreniense II y III*	Riss-Würm
200 000 años	Illinois	Wolstoniense	Regresión	Regresión	Riss
450 000 años	Yarmouthiense	Hoxniense	*Anfatiense*	*Tirreniense I*	Mindel-Riss
580 000 años	Kansas	Angliense	Regresión	Regresión	Mindel
750 000 años	Aftoniense	Cromeriense	*Maarifiense*	*Siciliense*	Günz-Mindel
1 100 000 años	Nebraska	Beestoniense	Regresión	Regresión	Günz
1 400 000 años	Interglaciar	Ludhamiense	*Messaudiense*	*Calabriense*	Donau-Günz

Tabla 1. *Principales glaciaciones y periodos interglaciales (Gamble 1990).*

En 1968, Valoch delimitó los diferentes periodos del Würm (formalmente W1; W1/2=Göttweig=Podhramdem; W2; W2/3=Paudorf=Stillfried B y W3) y las oscilaciones del glacial superior (*Lateglacial*), utilizando el concepto de estadio/interestadio (*Tabla 2*), basado en cronologías aproximadas usadas dos años antes por Musil & Valoch (1966).

PERIODO		AÑOS aprox. (BP)
HOLOCENE		
LATE WÜRM	Upper Dryas	10.000
	Alleröd	
	Lower Dryas	
	Bölling	
	Lowest Dryas	
WÜRM	Upper Würm Stadial (W3)	
	Upper Würm Oscilation Stillfried B (W2/3)	27.000
	Middle Würm Stadial (W2)	
	Middle Würm Interstadial Podhradem (W1/2)	32.000-40.000
	Lower Würm Stadial (W1)	
	Early Würm Insterstadial (Brörup)	59.000
	Early Würm Stadial II	
	Early Würm Interstadial (Amersfoort)	64.000

	Early Würm Stadial I	
RISS/WÜRM	Eem Interglacial	> 70.000
RISS (SAALE)	Riss 2 (Warthe) Riss 1/2 (Treene) Riss 1 (Drenthe)	200.000
MIDDLE RISS (HOLSTEIN)		
MINDEL (ELSTER)	Mindel 2 Mindel 1/2 (Intermindel) Mindel 1	500.000
GÜNZ/MINDEL (CROMER)		
GÜNZ		900.000
VILLAFRANCHIAN (DONAU)		2-3.000.000

***Tabla 2**. Peridización de Valoch (1968), para centro-Europa en el Pleistoceno.*

En el año 2003, Van Andel *et al* dividieron la glaciación Würm, entre el OIS 5a y el OIS 1, según las fases climáticas de *Segundo Orden*, basadas en los registros de hielos marinos del GISP2 Greenland. De acuerdo con su periodización, en el OIS 4 aparecen una fase de transición (74-66 *Ka)* y el primer Máximo Glaciar (66-59 *Ka*); en el OIS 3 se incluyen tres fases: *Stable Warm Phase* (59-44 *Ka*), *Transitional Phase* (44-37 *Ka*) y *Early Cold Phase* (36-28 *Ka*) y en el OIS 2, sólo consideran el *Last Glacial Maximum* (27-16 *Ka*). El mismo año, Finlayson presentó la variabilidad climática en una escala de 50 *Ka* para todo el Pleistoceno, dividiendo los periodos según dos variables: frío–cálido y estable–inestable (*Tabla 3*).

Ka	850-800	800-750	750-700	700-650	650-600	600-550	550-500	500-450	450-400	400-350	350-300	300-250	250-200	200-150	150-100	100-50	50-0
Clima	WU	WS	CS	WS	CS	WS	WU	CS	WU	WU	WU	WU	WS	CS	CU	CS	CU

***Tabla 3.** Tabla de Finlayson (2003 en: Finlayson 2004: 61-62): C=frío; W=cálido; S=estable; U=inestable. En sombra gris eventos colonizadores; en recuadro destacado los eventos de extinción (que no tienen porqué representar la desaparición de la población aunque sí diezmarla).*

1.2.2. Isótopos de Oxigeno

El estudio del clima mediante el análisis de la concentración de los isótopos estables de oxígeno 16 (^{16}O) y oxígeno 18 (^{18}O), refleja el cambio global de la temperatura (Emiliani 1955). Su medición se realiza tanto en sondeos de hielo continental (OIS: *oxygen isotopic stage*), como en fondos marinos (MIS: *marine isotopic stage*), midiendo su concentración en el agua del hielo continental o en los carbonatos de los foraminíferos (animales marinos

unicelulares con un caparazón de carbonato cálcico), depositados en el fondo del mar. El ^{16}O es más abundante y más ligero que el ^{18}O, que es muy escaso. En períodos cálidos, el agua que se evapora del mar vuelve a él en forma de precipitaciones y por los aportes de los ríos. Sin embargo, en períodos climáticos fríos el ^{16}O queda atrapado en los hielos continentales, en los que la proporción entre $^{18}O/^{16}O$ disminuye. Las fluctuaciones del índice sirven para definir las fases isotópicas, que se numeran desde el OIS 1 actual hacia atrás (*Figura 1*). Los OIS impares definen períodos cálidos y los pares fríos. Esta técnica de periodización ofreció la posibilidad de analizar el Cuaternario desde un prisma diferente, con variaciones mucho más complejas que la división clásica de las cuatro glaciaciones alpinas (estadiales y sus interestadiales más cálidos). El estudio de los sedimentos marinos en muchas regiones oceánicas ha permitido comprobar que las alteraciones climáticas son similares en todas ellas, por lo que es posible definir una curva isotópica estándar (SPECMAP), que caracteriza la intensidad de los estadios glaciales e interglaciales a nivel global. La posibilidad de datar cronológicamente los niveles sedimentarios marinos permitió a su vez correlacionar los cambios del clima con momentos temporales concretos (Martinson *et al* 1987).

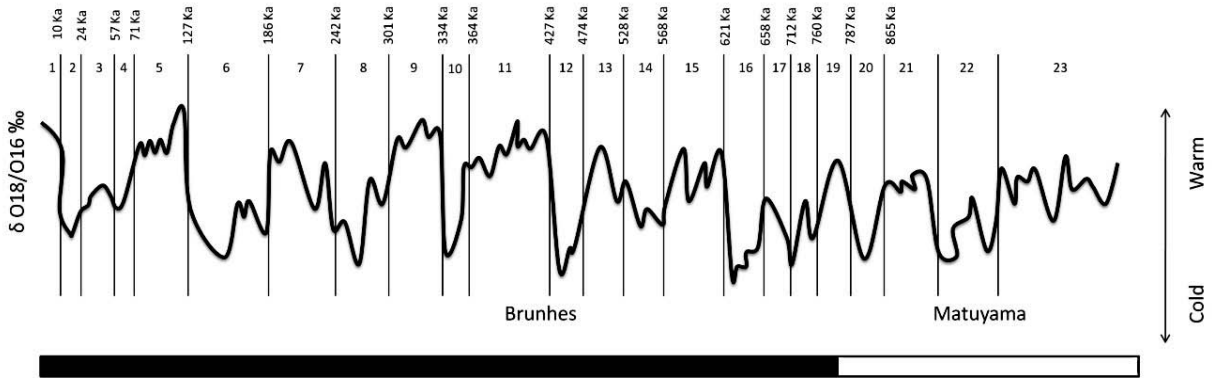


***Figura 1**. Curva isotópica del registro Pacífico V28-238 (Shacleton & Opdyke, 1973) y cronología estimada (Bassinot et al 1994). Los números 1 a 23 indican los periodos OIS.*

Los análisis de la proporción de isótopos en los hielos polares, realizados principalmente en Groenlandia y en la Antartida, ofrecen una fuente independiente de correlación con los isótopos marinos. Estos sondeos llegan a una antigüedad de 250 *Ka* y han permitido corroborar y perfeccionar los resultados de los isótopos marinos. A finales de los años 80 y principios de los 90 del siglo XX, se detectaron fluctuaciones (denominadas de 2º orden) dentro del periodo isotópico OIS 3 (Van Andel 2003: 9-12), que se correspondían con oscilaciones cálidas, Dansgaard/Oeschger (D/O) events (Dansgaard *et al* 1993), y frías, Heinrich events (Heinrich 1988). Los eventos Heinrich (HE) se establecieron en base a la descarga de icebergs procedentes del glaciar

Laurentino (en el Atlántico Norte) y caracterizan los últimos 60 *Ka* (OIS 3). Se trata de ciclos rápidos, de menos de un milenio (Maslin *et al* 2001), numerados del H1 al H6 cronológicamente: H1 (14,5 *Ka*), H2 (20,5 *Ka*), H3 (23,4 *Ka*), H4 (31,8 *Ka*), H5 (41,9 *Ka)* y H6 (64,2 *Ka)* (*Ka* según Watts *et al* 1996; algunos autores consideran el Younger Dryas como el último evento Heinrich, el H0). El final del Würm no significó el cese de estas oscilaciones; en el Holoceno también ocurrieron y son conocidas como eventos Bond (Bond 1993; Bond *et al* 2001). Lo más sorprendente de este periodo es que tanto las secuencias D/O como HE indican que el paso de estadio a interestadio se producía en muy poco tiempo, a veces décadas (Rahmstorf 2002; Hofreiter & Stewart 2009), aumentando la inestabilidad (*véase apartado 2.3*).

1.2.3. Polen

La recuperación de restos de flora (polen y esporas) de los diferentes estratos de un yacimiento permite conocer los porcentajes de plantas presentes en un medio además de ayudar a reconstruir el tipo de ambiente que existía en un momento determinado[1]. En Europa, los depósitos de La Grand Pile, en el noreste de Francia (Woillard & Mook 1982) y Monticchino, en Italia (Allen *et al* 1999; Allen & Huntley 2000), han sido básicos, ya que sus largas secuencias y la datación de los diferentes estratos de los yacimientos, han permitido reconstruir las oscilaciones del medio, poniendo de manifiesto a la vez, las diferencias en intesidad y duración respecto a los cambios observados a nivel global (Braüer *et al* 2007; Combourieu Nebout *et al* 2009). El OIS 3 ha sido especialmente bien caracterizado gracias al estudio de Huntley *et al* (2003).

1.2.4. Fauna

Algunos animales se asocian a un ambiente determinado (*Figuras 2 y 3*), bien por sus necesidades térmicas o por el tipo de recursos que consumen. Es importante recordar sin embargo, que la mayoría de las veces la macrofauna sólo permite diferenciar ecosistemas extremos: bosques en épocas cálidas y húmedas, y estepas en periodos fríos y áridos. Pero los picos de frío/árido y cálido/húmedo son sólo una pequeña parte del registro climático (Finlayson 2009: 113-114). Además, los períodos fríos no siempre fueron áridos, ni los cálidos fueron siempre húmedos (*Tabla 3*). La geografía o la orografía, entre otros factores locales, actuaron como moduladores de las condiciones climáticas en cada zona (Patou-Mathis 2000; Finlayson 2004: 12; Sánchez-Goñi

[1] Existen algunos problemas metodológicos asociados a los análisis polínicos, principalmente en cuanto a la distinción entre polen *local* y *regional* (Hesselman 1916 *cit. in:* Davis 2000; Prentice 1985; Sugita 1994; Magri 1999; Alfano *et al* 2003).

& Harrison 2010) y la mayor parte del tiempo se habría caracterizado por procesos de transición.

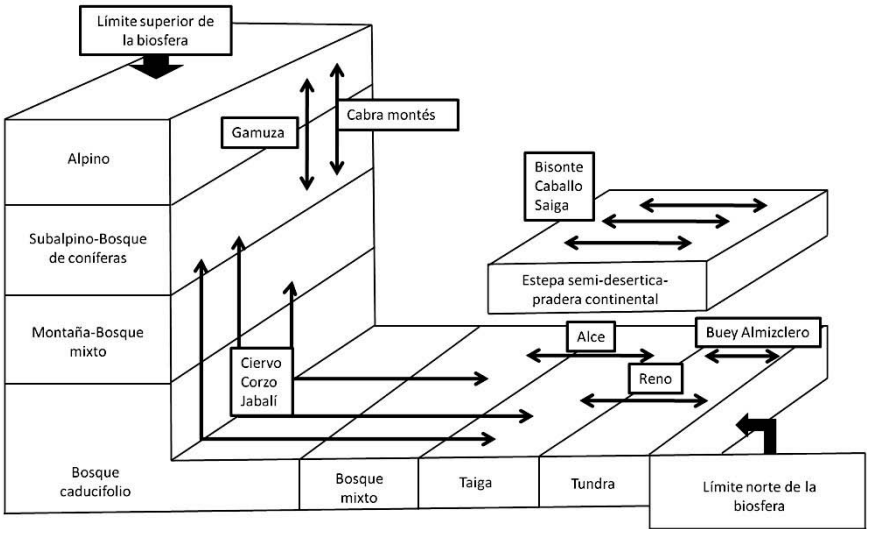


***Figura 2**. Esquema basado en Delpech (2000), donde se indica la presencia de fauna asociada a ambientes concretos.*

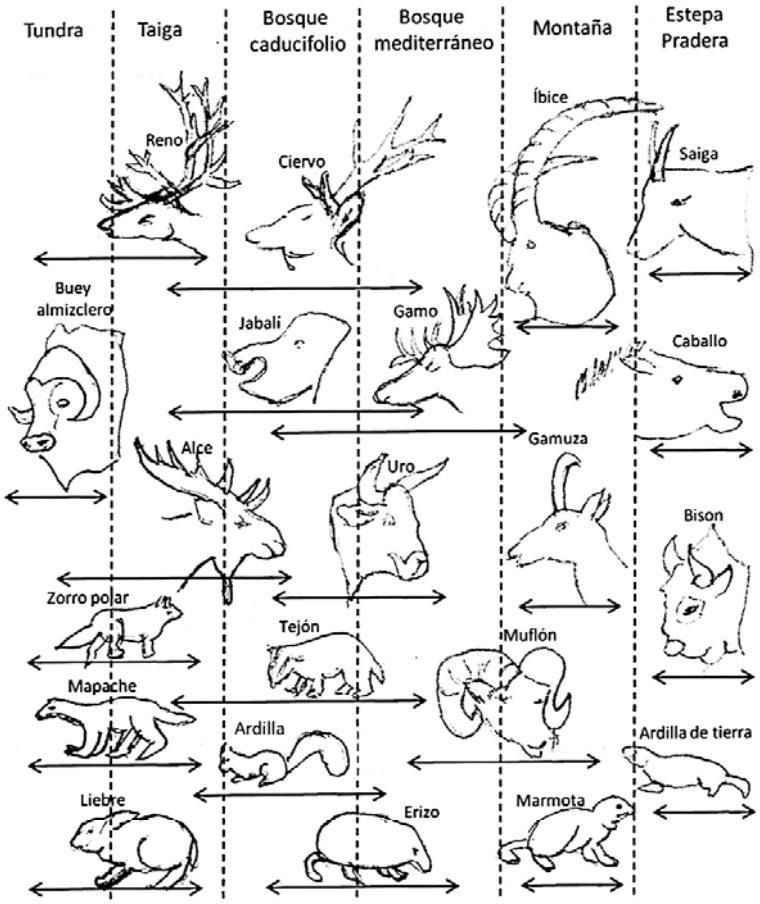


***Figura 3**. Distribución de algunas especies características de paleoambientes diferentes (Griggo 1996).*

En cambio, la microfauna es un indicador ambiental, e incluso cronológico, más fidedigno (Chaline & Alcalde 1983) debido a que los micromamíferos tienen un ritmo de crecimiento y una tasa de reproducción más rápidos que la megafauna y son muy sensibles a los cambios climáticos.

1.2.5. Cronología

Los yacimientos pueden datarse mediante técnicas relativas (Aitken 1990; Carbonell *et al* 1995, 2008; Bridgland & Schreve 2004; Parfitt *et al* 2005; Penkman 2005; Gibert 2006; Penkman *et al* 2008; Preece *et al* 2009; Scott & Gibert 2009) o absolutas (Edwards *et al* 1987; Valladas *et al* 1988; Grün & Schwarcz 2000; Nitychoruk *et al* 2005; Briant *et al* 2006; Candy & Schreve 2007; Pawley *et al* 2008). Para una descripción completa de las características y procedimiento de cada método de datación, véase Schwarcz (1997: 89-106), Wolpoff (1999: 10-27) y Klein (2009: 19-28).

El periodo entre 58 y 28 *Ka* también puede estudiarse mediante la datación de Carbono 14 (C^{14}) convencional o por espectrometría de masas con acelerador (EMA) (Gowlett & Hedges 1986; Bischoff *et al* 1989: 572; Schwarcz 1997: 98; Conard & Bolus 2008). Sin embargo, la concentración de carbono en las capas superiores de la atmósfera ha variado enormemente en diferentes periodos debido a las oscilaciones en la radiación solar, por lo que calibración no es lineal (*Figura 4*; véase: Laj *et al* 1996; Jöris *et al* 2003; Bard *et al* 2004; Hughen *et al* 2004; Reimer *et al* 2004, 2009; Weninger & Jöris 2002, 2008; Mellars 2006; Zilhão 2006b; Weninger *et al* 2007; Fedele *et al* 2008; Jöris & Street 2008; para los diferentes métodos y la problemática de los mismos).

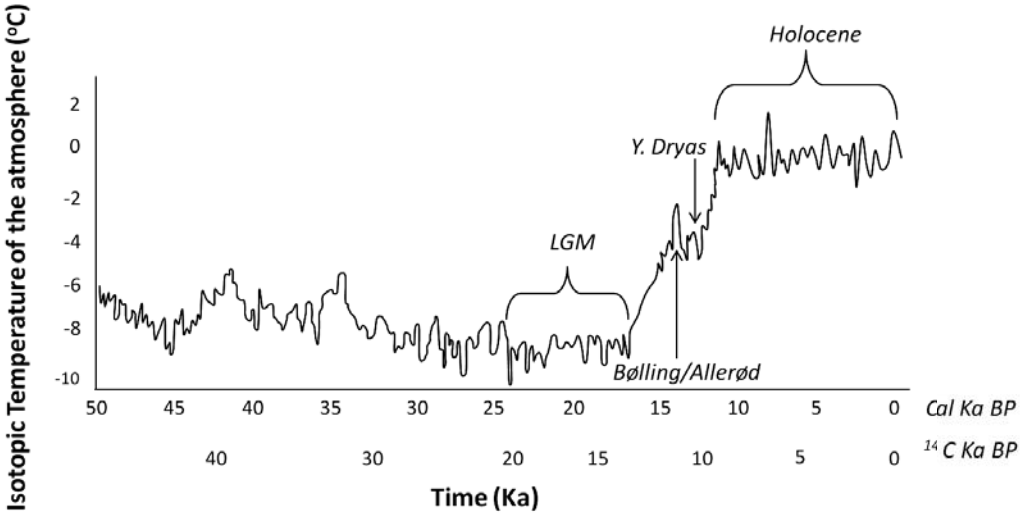


***Figura 4**. Oscilaciones de la temperatura atmosférica en los últimos 50 Ka con la variación de las dataciones calibradas y sin calibrar (Stewart & Líster 2001).*

1.2.6. Los ambientes del Plesitoceno

Aunque Europa es una península del continente Euroasiático, aloja una gran cantidad de ecosistemas que difieren notablemente en humedad y temperatura, con marcadas diferencias debido a la latitud (gradiente norte-sur) y a la longitud (este-oeste), por efecto de la influencia oceánica y la variación en el isoterma 0 (Mellars 1985: 274; Lowe & Walker 1997: 338; Peyron *et al* 1998; Gamble 2001; Barron *et al* 2003: 70-74; Musil 2003: 147-190; van Andel *et al* 2003: 11-12; Finlayson 2004: 18-37; Pavlov *et al* 2004). El cinturón del mediterráneo (*Mid-latitude belt*) habría sido ocupado de manera recurrente en momentos de frío intenso, ya que su baja latitud habría tenido un efecto amortiguador de los rigores de las glaciaciones y su cercanía al mar habría provocado un aumento de la humedad (Finlayson 2004: 15; Jennings *et al* 2011). Estas características habrían hecho de la zona un ambiente privilegiado, con una gran variedad de recursos disponibles y potencialmente explotados (Allen & Huntley 2000; Binford 2001: 193; Finlayson 2004: 78; Finlayson *et al* 2006; Zilhão 2006a; Tzedakis *et al* 2007; Bocherens 2009a; Dusseldorp 2009; Richards 2009), a diferencia de las planicies euroasiáticas (*Eurasian Plain*), caracterizadas por la estepa, la tundra y la taiga, cuya latitud habría condicionado la continuidad de los asentamientos (Kubiak 1988: 92; Auguste 1995; Finlayson 2004: 112; Kozlówski 2005; Aguirre 2008: 325; Müller *et al* 2011).

En el presente trabajo se han tenido en cuenta especialmente las definiciones de los ecosistemas (bosque, taiga, estepa y tundra) realizadas por Moomaw *et al* (2001), excepto en el caso de los refugios (Allen & Huntley 2000; Finlayson *et al* 2000, 2006; Willis *et al* 2000; Stewart & Lister 2001; Finlayson 2004, 2008; Willis & Van Andel 2004; Tzedakis *et al* 2007; Jennings *et al* 2011) y la *estepa de mamut* (Guthrie 1984, 1990, 2001; Kerr & Parker 1997; Gamble 2001: 138; Hoffecker 2002: 25; Stewart 2003: 126-127; Hofreiter & Stewart 2009).

a. Refugios

Las continuas oscilaciones del clima habrían provocado movimientos poblacionales de expansión (en periodos de bonanza) y contracción (en momentos de deterioro ambiental). La ocupación mucho más continua de algunas zonas (Finlayson 2004: 112) habría estado relacionada con su carácter de refugio, que en momentos de frío intenso se habría caracterizado por un clima más benigno que otros ecosistemas. Sin embargo, más que referirse a un ambiente templado, lo que define al refugio es la posibilidad de mantener en un área determinada una gran biomasa general a lo largo del tiempo, a escala

local y de manera semi-independiente de los cambios ambientales (*Figura 5*). Este fenómeno ecológico aparece por causas climáticas, geográficas y geológicas locales asociadas al mantenimiento de microclimas. La Península Ibérica, Italia y los Balcanes, por su posición mediterránea y sureña (Finlayson *et al* 2000; Finlayson 2004, 2008; Jennings *et al* 2011), pudieron haber actuado de refugio para las poblaciones humanas. De la misma manera, zonas situadas más al norte también podrían haber constituido refugios crípticos (Willis *et al* 2000; Stewart & Lister 2001; Willis & Van Andel 2004).

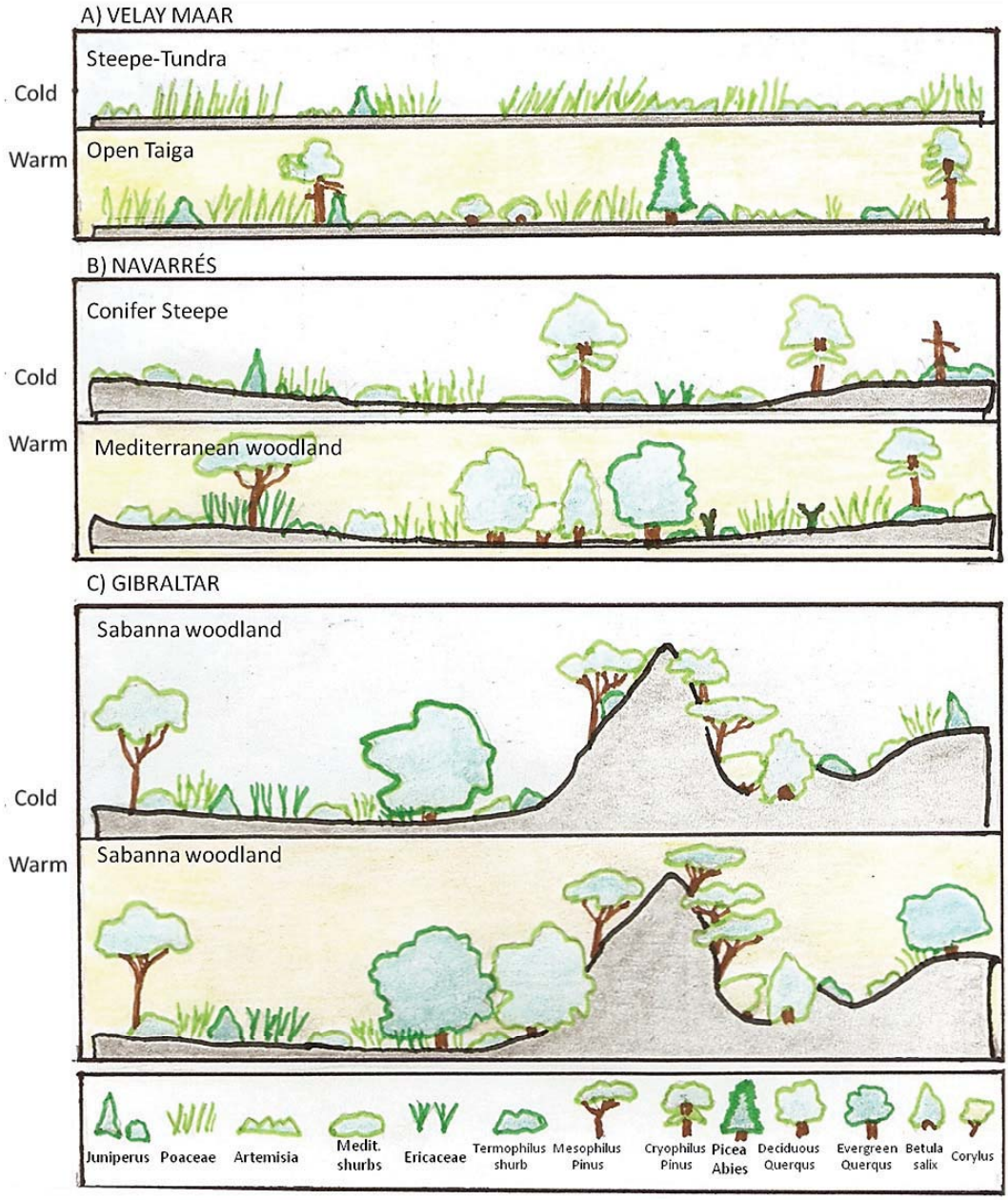


***Figura 5**. Esquema del carácter de un refugio (C. Gibraltar) ante un cambio climático (imagen basada en Finlaynson & Carrion 2007) con datos de (A) De Beaulieu et al (2006); (B) Carrion & van Geel (1999) y (C) Finlaynson & Carrion (2007).*

b. Bosques

El gradiente climático norte-sur del globo terráqueo favorece el aumento de la diversidad biológica en latitudes bajas y diversos estudios muestran que los humanos modernos estaríamos adaptados a las condiciones de zonas abiertas o bosques de galería de zonas ecuatoriales (Finlayson 2004: 16-40); mientras que las zonas de bosque frondoso habrían sido pobladas mas tardíamente, quizás porque, pese a su gran capacidad sustentadora, limitan la movilidad y visibilidad, lo que explicaría la escasez de yacimientos en latitudes bajas en el OIS 5 (Gamble 1993; Roebroeks & Speleers 2002).

Por lo tanto, el tipo de bosques que habrían estado poblados en el Pleistoceno europeo serían aquellos que presentan zonas suficientemente abiertas con praderas y ambientes arbustivos (matorrales), cuya analogía actual sería el ambiente de las zonas templadas del Mediterráneo. Se caracteriza por la escasez de árboles, que suelen aparecer agrupados en vertientes húmedas, cercanos a ríos o lagos, una gran cantidad de plantas herbáceas y un clima más cálido que la tundra o la taiga. La fauna más característica incluye gamos (*Dama dama*), uros (*Bos primigenius*), ciervos (*Cervus elaphus*), etc.

c. Estepa, Taiga y Tundra

A diferencia del cinturón mediterráneo, las grandes planicies orientales de Eurasia se caracterizarían por ambientes de estepa, tundra y taiga, con grandes extensiones de praderas y zonas abiertas. Las latitudes más elevadas habrían carecido de árboles, con una vegetación muy limitada basada en musgos y líquenes. El suelo de las regiones más boreales estaría helado a una gran profundidad (permafrost) y el clima sería muy riguroso. La fauna de esas regiones, adaptada al frío, consistiría principalmente en: renos (*Rangifer tarandus*), bueyes almizcleros (*Ovibus moschatus*), mamuts (*Mammuthus primigenius*), rinocerontes lanudos (*Coehdonta antiquitatis*), liebres árticas (*Lepus timidus*), etc. (*Figuras 6 y 7*).

***Figura 6**. Reconstrucción de un ambiente de estepa de mamut (Hofreiter & Stewart 2009).*

Aunque a efectos térmicos no habría mucha diferencia entre la tundra y estepa, ambos ambientes difieren a nivel ecológico. La estepa, que se encuentra siempre lejos del mar, tiende a ser más llana, árida y extensa, similar a un "desierto frío" en el que abundan los líquenes y donde la producción de biomasa vegetal es muy escasa. En cambio la tundra, que es un medio muy productivo estaría formada principalmente por plantas herbáceas y árboles como el pino, abedul o enebro, con un mayor grado de humedad que la estepa y donde el ascenso de la temperatura en verano y el deshielo formarían zonas pantanosas. Actualmente la tundra se encuentra en zonas boreales del hemisferio norte, mientras que la estepa se encuentra en zonas continentales a gran altitud.

Un caso particular de estepa es la denominada estepa de mamuts (*Figuras 6 y 7*) o herbácea, que apareció en Europa después del OIS 12. El primer investigador que centró su atención en este ecosistema fue Guthrie (1984, 1990, 2001). Se trata de un mosaico complejo de vegetación, situado en latitudes medias o altas, que propició el desarrollo de grandes herbívoros (Gamble 2001: 138; Hoffecker 2002: 25). Aunque la vegetación era escasa, en las latitudes más bajas de este ecotono existían zonas con matorrales y algunos árboles (sauce y abedul), pero su presencia no era continua y se intercala entre grandes extensiones de praderas abiertas. Lejos de ser un ambiente pobre, era muy diverso, rico y flexible, a diferencia de los hábitats del Holoceno, llamados "a rayas" (*Figura 7*) por ser ecosistemas lineales con poca diversidad ecológica (Guthrie 1984).

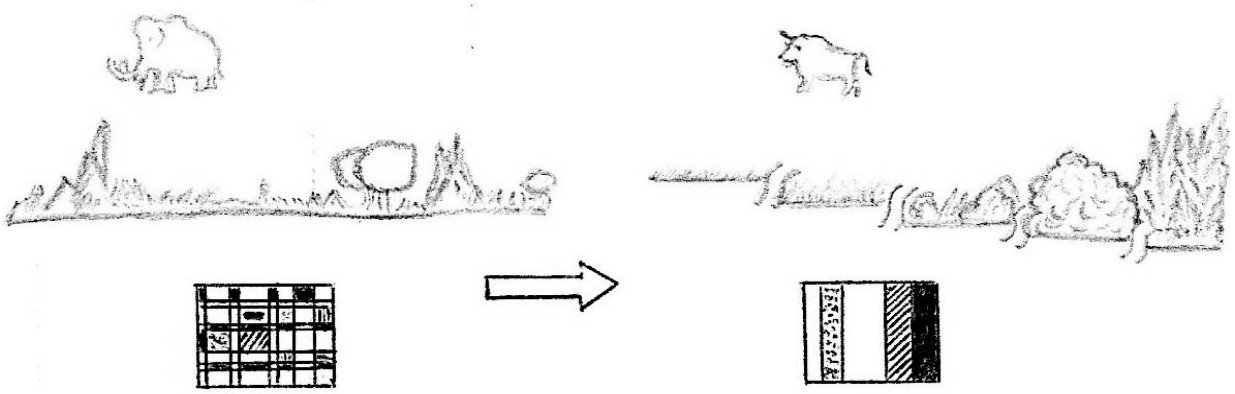


***Figura 7**. Diferencia entre ambientes de estepa de mamut y del holoceno basado en Guthrie (1984).*

2. EL PLEISTOCENO

"… there has been no attempt to examine human evolution data for possible evidence as to the influence of climatic factors on hominid distribution and development in the Pleistocene. The reasons for this are perhaps twofold: too few fossils and too much emphasis on morphological evidence with little attention to geography or climatology…".

Howell 1952: 387

El Pleistoceno es una época geológica que comenzó hace 2,59 millones de años (*ma*) al terminar el Plioceno y que finalizó hace unos 12 *Ka,* con el inicio del Holoceno. Hasta hace poco tiempo se consideraba que el Pleistoceno empezaba con el cambio de polaridad magnética Olduvai, aunque recientemente la *Comisión Internacional de Estratigrafía* atrasó su comienzo de 1,806 a 2,588 *ma,* con el objetivo de que incluyera todos los ciclos recientes de glaciación (2009 *International Commission on Stratigraphy*; www.stratigraphy.org). El Pleistoceno forma parte del Cuaternario, término que fue introducido por Desnoyers (1829). Posteriormente Lyell (1839) introdujo los términos Pleistoceno y Holoceno como subdivisiones del Cuaternario. La principal característica climatológica del Pleistoceno es el enfriamiento progresivo del planeta.

2.1. El Pleistoceno Inferior

Hace unos 2,5 *ma* comenzó un enfriamiento global con oscilaciones térmicas moderadas hasta hace 2 *ma* (Zagwijn 1992), seguido de un periodo que duró 100 *Ka* en el que el nivel de los océanos y la temperatura descendieron drásticamente (Kahlke *et al* 2010). En África meridional los episodios de frío se asocian con una mayor aridez (Aguirre 2008: 46-48), especialmente hace entre 1,7 y 1,5 *ma,* en el periodo denominado Eburon o Eburoniense. El descenso de las temperaturas causó la desaparición de la vegetación autóctona de manera generalizada durante la transición del Villafranquiense Medio al Superior (Grichuk 1997). Este continuo descenso, aunque con ciclos climáticos más definidos y regulares (Lisiecki & Raymo 2005), propició la migración de fauna africana al continente euroasiático, incluidos los humanos (Martínez-Navarro & Palmqvist 1995, 1996; Agustí & Antón 2002: 242-252; Ronen 2006; Aguirre 2008: 75; Agustí *et al* 2009). Las expansiones humanas pudieron ser consecuencia de pulsos de avance y retroceso en base a los movimientos de la fauna (Yiron ~2,4 *ma*; en Israel: Ronen 2006; Moncel

2010 y Dmanisi ~1,8 *ma*; en Georgia: Gabunia & Vekua 1995; Gabunia *et al* 2000; Gabunia & Lordkipanidze 2000; Ferring *et al* 2011). Entre 1,5 y 1,2 *ma,* en la fase Waal o Waaliense, las condiciones climáticas mejoraron notablemente, aumentando la temperatura, aunque no la humedad, lo que podría haber facilitado la ocupación temprana de Europa y la dispersión de *Homo* en las zonas del oeste (Agustí *et al* 2009). A partir de este momento, ocurrieron fuertes oscilaciones térmicas y de humedad en el Menapiense (1,3-1,07 *ma*), Baveliense (1,1-1 *ma*) y Lingue (1 *ma*-800 *Ka*) (*Figura 8*; Kahlke *et al* 2010).

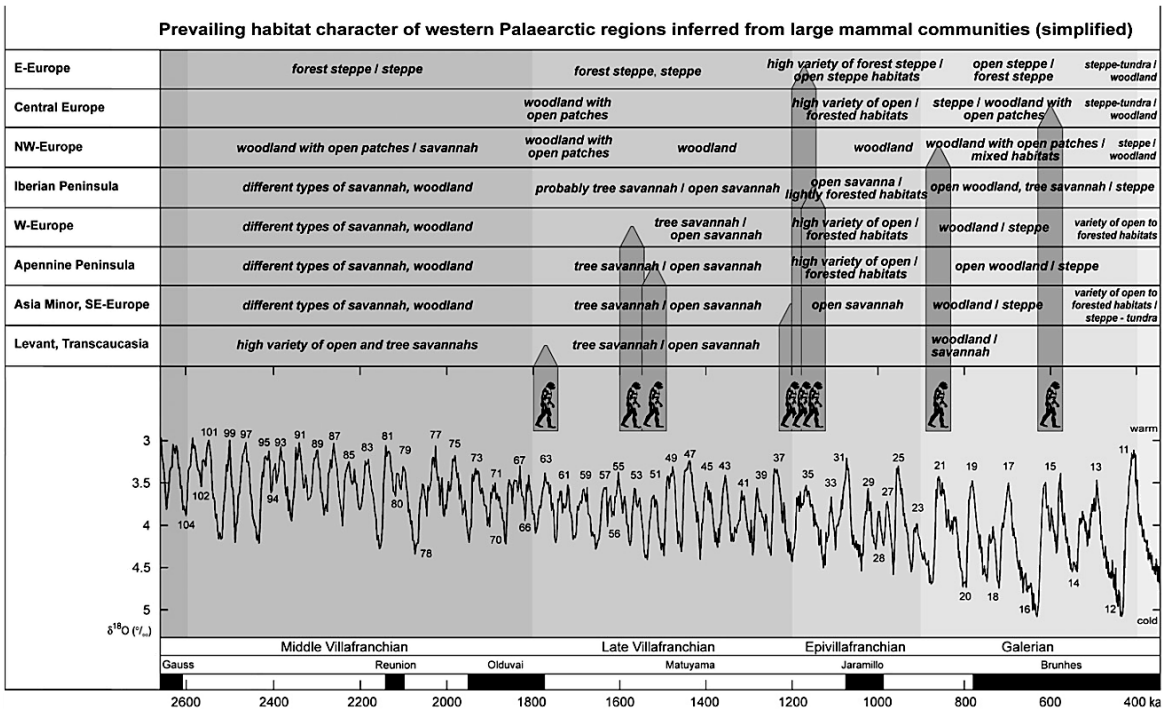


***Figura 8**. Fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (1,6 ma-400 Ka) y rasgos climáticos principales de diversas regiones en Europa indicando el tipo de hábitat en función de los macromamíferos encontrados (Imagen de Kahlke et al 2010; basado en Lisiecki & Raymo 2005).*

La ocupación de Europa por poblaciones de humanos durante el Pleistoceno Inferior es aún objeto de debate, especialmente cronológico. Existen dos posturas encontradas: los partidarios de la *cronología larga*, que apoyan que Europa fue ocupada antes del cambio de polaridad magnética Brhunes/Matuyama (Gibert & Pérez-Pérez 1989; Bonifay & Vandermeersh 1991; Gibert 1992; Carbonell *et al* 1995, 2007: 383; Huguet 2004: 238-251), hacia el OIS 35 (~1,2 *ma*) y los que consideran que Europa no se pobló de manera continua hasta el interglacial Cromiense IV (OIS 13; 0,5 *ma* aproximadamente) (Turner 1992; Raynal *et al* 1995; Roebroecks &

Kolfschoten 1995a,b; Dennell & Roebroeks 1996; Gamble 2001; Hublin 1998: 276; Roebroecks 2001).

Dada la presencia humana temprana en Dmanisi, la migración hacia el oeste de Europa podría haber seguido la ruta mediterránea, como sugiere la industria hallada en el sur de Italia, en los yacimientos de Cava dell'Erba y Pirro Nord, datados en 1,3-1,6 *ma* (Arzarello & Peretto 2010) y de Francia, cerca de Niza en el yacimiento de Vallonnet, datado en ~1 *ma* (de Lumley *et al* 1988). En estos lugares el medio sería abierto y árido, pero con zonas temporalmente húmedas (de Lumley 2007: 118). De similar cronología son los restos de fauna e industria hallados en la Península Ibérica en la cuenca de Guadix-Baza (Granada), ~1,3 y 1,2 *ma* (Gibert 2006), Cueva Victoria, Estrecho del Quípar y La Solana del Zamborino (Murcia) ~1,2 *ma* (Palmqvist *et al* 1996), ~900 *Ka* y ~760 *Ka* (Scott & Gibert 2009) respectivamente. Estrecho del Quípar y La Solana del Zamborino serían los yacimientos más antiguos con presencia de industria achelense y Cueva Negra del Estrecho del Quípar incluye además herramientas discoidales (Scott & Gibert 2009). En la Sierra de Atapuerca (Burgos), el yacimiento de la Sima del Elefante sugiere una ocupación humana datada en más de 1 *ma* (Parés *et al* 2006; Carbonell *et al* 2008), con restos de industria del modo tecnológico 1 (olduvayense) y un individuo de unos 20 años (Aguirre 2008: 100; Carbonell *et al* 2008). El medio ambiente habría estado caracterizado por bosques abiertos y praderas, con temperaturas cálidas y humedad estacional (Blain *et al* 2010), lo que encaja bien con la fase del Waal europea. En el estrato TD-6 (Gran Dolina), datado en ~900-950 *Ka* (Berger *et al* 2008), se encontraron varios restos humanos con caracteres anatómicos peculiares, como su relativa gracilidad y depresión del maxilar superior, con una topografía facial (ATD6-69) similar a Djebel Irhoud 1, Skhûl y Qafzeh, retención de rasgos juveniles (ATD6-58), dientes con relieves complejos y numerosas cúspides y premolares con raíces múltiples (Bermúdez de Castro *et al* 1997a; Bermúdez de Castro *et al* 2008; Gómez-Robles 2010; Martinon-Torres *et al* 2011), que llevaron a los investigadores a proponer una nueva especie: *Homo antecesor* (Bermúdez de Castro *et al* 1997a). En Italia, Francia y la Península Ibérica (Aguirre 2008: 103; Despriée *et al* 2006; Arzarello & Peretto 2010) existen otros yacimientos de cronología antigua, aunque sin asociación con restos humanos y con dudas en las dataciones que demuestran que hace 1 *ma,* grupos humanos habrían ocupado Europa meridional aprovechando los periodos de bonanza climática. Hasta hace poco, no había constancia de ocupación por encima de los 45ºN de latitud (de Lumley 2007: 124; Hublin & Roebroeks 2009); pero la reciente

publicación de la datación del yacimiento de Happisburgh 3, en Gran Bretaña (Parfitt *et al* 2010) demuestra la posibilidad de ocupación de zonas boreales en la transición del Pleistoceno Inferior a Medio hace más de 780 *Ka,* aunque en un entorno cálido del interglacial (OIS 21 u OIS 25), similar al de Pakefield hace 700 *Ka* (OIS 17). Hace 900 *Ka* (OIS 21) el nivel del mar y la temperatura aumentaron ligeramente (Aguirre 2008: 49-50), pero el paso del canal de la Mancha no estuvo cerrado en ninguno de estos momentos (Parfitt *et al* 2010), por lo que ambos yacimientos no implican continuidad en la zona en periodos fríos.

2.2. El Pleistoceno Medio

El cambio en la polaridad magnética Matuyama-Brunhes se utiliza como punto de corte entre el Pleistoceno Inferior y Medio (Bassinot *et al* 1994). Hace 787 *Ka*, en el OIS 19, comienza la época de Brunhes. Es entonces cuando ocurre una de las tres grandes explosiones volcánicas del Pleistoceno (junto con las de Toba y Campanian Ignimbrite), que pudo haber precipitado las condiciones glaciales (véase Giaccio *et al* 2006; Fedele *et al* 2008). El periodo que comprende la transición del Pleistoceno Inferior al Superior se caracterizó por un aumento de la duración de las oscilaciones, pasando de 41 a 100 *Ka* (Kahlke *et al* 2010), que en comparación con las condiciones climáticas de los últimos 400 *Ka*, se consideran moderadas (Finlayson 2009: 110). Exceptuando dos picos de máximo frío (OIS 12 y OIS 6), el clima del Pleistoceno Medio fue relativamente estable, sobre todo los primeros 300 *Ka* (Kahlke *et al* 2010), incluyendo algunos momentos más cálidos que en la actualidad (OIS 11 y OIS 9; Dennell *et al* 2010).

Cronológicamente el Pleistoceno Medio comprende 13 periodos isotópicos que transcurren entre hace ~787 y ~127 *Ka* (Cahen & Haesaerts 1984; Bassinot *et al* 1994; Gamble 2001: 128). Hubo tres grandes glaciaciones: Günz-Cromerian, (con 4 interglaciares); Mindel (Elster), subdividido en tres estadios, y Riss (Saale), también subdividido en tres estadiales; y 2 interglaciales: Günz/Mindel y Mindel/Riss (Holstein), que coinciden con las tres grandes divisiones del periodo (Hublin 2001; Dean *et al* 1998): *Pleistoceno Medio Antiguo*, *El Holstein-Hoxnian* y el *Saaliense*.

2.2.1. La variabilidad climática

a. Pleistoceno Medio Antiguo

El cambio de polaridad magnética coincidió con el aumento de la estacionalidad y de la aridez en el hemisferio norte (Kahlke *et al* 2010). El

ambiente continuó enfriándose paulatinamente[2] (Cuenca-Bescos & García 2007), hasta que en el OIS 16 (~650–620 *Ka*), durante el Mindel, ocurrió la primera gran glaciación de Europa (Head & Gibbard 2005: 13), que duró unos 350 *Ka* (dividida en dos fases interestadiales y tres frías: el Elster 1, 2 y 3). En este periodo la masa de hielo se expandió al sur hasta los 50ºN (Hoffecker 2002: 27). La recuperación del clima tras el Elster 1 fue rápida y no volvió a haber picos de frio tan intenso hasta el OIS 12. El otro periodo isotópico frio de Europa el OIS 14 se caracterizó por un ambiente de bosques abiertos similar a la sabana, como demuestra la presencia de fauna africana (García & Arsuaga 2011). El Mindel-Riss, a diferencia del Gunz-Mindel, tuvo un fuerte componente oceánico, aumentando la humedad (Carbonell *et al* 2007: 467). El periodo isotópico OIS 12, como ya hemos dicho, fue muy frío; algunos autores (Zeuner 1959: 80 *cit. in:* Gamble 2001: 130; Shackleton 1987; Courty *et al* 2007) sugieren que incluso más que el Máximo Glaciar del OIS 2 (*Last Glacial Maximum*, LGM)[3].

Este periodo incluye los restos fósiles de Mauer, Boxgrove o Tautavel[4], que se distinguen por la presencia de caracteres neandertales incipientes, combinados con la retención de características arcaicas propias de *H. erectus* (*s.l.*).

b. Holstein-Hoxian

El periodo del Hoxnian comenzó con un aumento de la temperatura y de la humedad en el OIS 11 (Forsström 2001; Dennell *et al* 2010). El OIS 9, el siguiente interglacial, duró tan sólo unos 30 *Ka*. De esta época son los fósiles de Swanscombe (*prob*. OIS 11; Stringer & Hublin 1999), y Bilzingsleben (280 *Ka*; Mania *et al* 1999 aunque ver: Schwarcz *et al* 1998; Schwartz & Tattersall 2002: 73; Haidle & Pawlik 2010). Steinheim está asociado a fauna de ambientes cálidos y sabanoides (Street *et al* 2006) y Reilingen, sin contexto claro, correspondería al mismo periodo que Steinheim por la similitud de sus faunas (Dean *et al* 1998). Las fases frías del periodo Holstein (OIS 10 y OIS 8) no presentan restos humanos, ni siquiera en latitudes sureñas (Gamble 2001: 132; Shea 2007: 220), aunque

[2] El primer periodo isotópico cálido (OIS 19) fue de corta duración: 27 *Ka* (50 *Ka* según Carbonell *et al* 2007: 467).

[3] Sin embargo, mientras que en el Pleistoceno Inferior parece que el clima supuso una barrera sólo franqueable en épocas cálidas, en el OIS 12 se encuentran yacimientos en la zona Septentrional Occidental (Gamble 2001: 126), como Cagny la Garenne (Antoine & Tuffreau 1993: 246; Tuffreau *et al* 2008).

[4] Si se acepta la cronología de ~600 *Ka* propuesta por Bischoff *et al* (2007) para La Sima de los Huesos, tendría que incluirse en este grupo; aunque las características anatómicas de estos individuos son más modernas, muy similares a las de los neandertales (Arsuaga *et al* 1993, 1997a,b,c).

destaca el yacimiento de Orgac, en el valle del Ródano (Ardeche), excavado inicialmente por Combier y más recientemente por Moncel y Moigne. Sus niveles medios testimonian la presencia de la técnica levallois en la transición OIS 9-8, hace unos 300 *Ka* (Moncel *et al* 2011). En los picos de frío de los OIS 8 y 6 la masa de hielo habría llegado hasta los 49º N (Hoffecker 2002: 27), con un incremento de la fauna ártica, en especial de los lemmings de collar blanco (*Dicrostonyx*) y de los renos.

c. Saaliense

El Saaliense incluye los estadios OIS 7 y 6. Aun no se conocen lo suficiente, pero en los cambios ecológicos y climáticos que ocurrieron en esta época podría estar la clave de la aparición de los neandertales clásicos (Bruner & Manzi 2008), ya que la mayoría de los caracteres propios de esta especie, incluyendo algunas autapomorfías, ya están presentes en los restos fósiles de este periodo.

El OIS 7 se ha dividido en tres subestadios (a, b y c) (Gamble 2001: 222). El OIS 7c se caracteriza por un ascenso precipitado de la temperatura; es un periodo corto, de unos 10 *Ka* (Bassinot *et al* 1994). El 7b puede considerarse una "*corta edad del hielo*" (Andrews 1983), que comenzó hace 230 *Ka* y acabó hace 215±4 *Ka* (proporción ^{40}Argón/^{39}Argón en el yacimiento 8 de Ariendorf; van den Boggard *et al* 1989). El 7a debió tener unas condiciones climáticas templadas, ya que se han encontrado tortugas de estanque (*Emys orbicularis*) en el yacimiento de Neumark-Nord (Alemania Oriental), especie que necesita una temperatura de 17-18ºC para incubar y una dosis considerable de insolación sin humedad (Gamble 2001: 222-223). Sin embargo, en este momento, habría comenzado un paulatino descenso de la temperatura, que culminaría en el siguiente periodo glacial (Bassinot *et al* 1994).

El análisis de polvo del sondeo de hielo de Vostok indica que en el OIS 6 se produjeron vientos intensos y una gran actividad erosiva que duro unos 60 *Ka* (mucho más que la última expansión glaciar –LGM–, aunque en ningún momento llegó a alcanzar temperaturas tan bajas; Dansgaard *et al* 1993; Jouzel *et al* 1993: 411). Van Andel & Tzedakis (1996) han realizado un reconstrucción de los ambientes en el punto álgido de la glaciación de este OIS, que sugiere que en la Europa mediterránea se habrían formado grandes extensiones de estepa fría (aunque el sur de la península ibérica habría podido acoger bosques), mientras que en el espacio entre los casquetes polares de los Alpes y Escandinavia habría existido una flora de mosaico entre la tundra y la estepa fría con hierbas, juncos,

quenopodiáceas y asteráceas (*Figura 9*). El nivel del mar habría bajado hasta más de 100 *m* por debajo del actual, restringiéndose el paso de agua entre el Mar Rojo y el Golfo de Aden (véase Martinson *et al* 1987 para el análisis de la variación del nivel del mar en los últimos 200 *Ka*). El Levante se habría convertido en una zona semidesértica, aunque la zona del Monte Taurus podría haber albergado vegetación, al erigirse como refugio (Van Andel & Tzedakis 1996). Más al norte de los 45ºN el suelo habría estado dominado por permafrost. Los restos de los yacimientos franceses de Les Echets (Van Andel & Tzedakis 1996) y Grande Pile (Woillard 1978; Guiot *et al* 1992; Ponel 1995) indican un clima similar al de la tundra, casi 8ºC por debajo de la temperatura actual y una gran aridez con una media de precipitaciones de 300 mm^3 (en la actualidad 1080 mm^3).

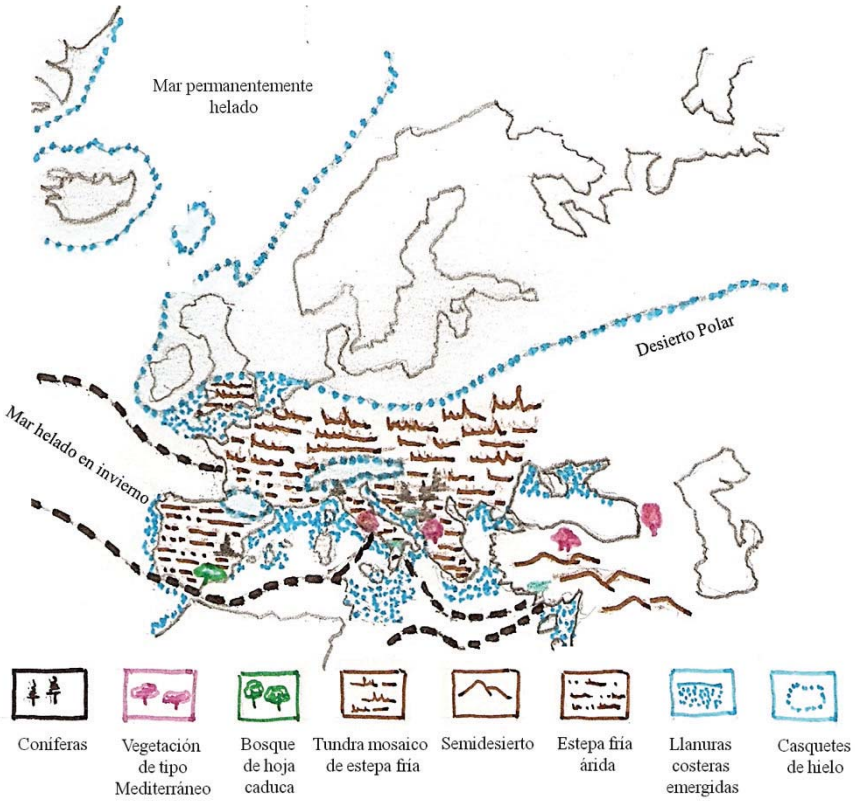


***Figura 9**. Reconstrucción del clima y el nivel del mar en el OIS 6 (imagen de Van Andel y Tzedakis 1996).*

2.2.2. Los humanos del Pleistoceno Medio

a. Origen

El origen de los humanos arcaicos de Europa no está claro (Condemi 2006; Rougier 2006: 54-55). Los últimos análisis apuntan hacia una discontinuidad en el registro europeo entre el Pleistoceno Inferior y el

Medio (Bermúdez de Castro *et al* 2003, 2004; aunque ver: Bermúdez de Castro *et al* 2011); así, aunque la mayoría de los restos de esta población se han encontrado en Europa, sus raíces deberían buscarse quizás en otro lugar. La idea de dispersiones múltiples desde África (Lahr 1994; Lahr & Foley 1994, 2001; Templeton 2002; Krause *et al* 2010 *vs* Martinon-Torres *et al* 2011), unida a la cronología corta para la ocupación de Europa (Roebroecks & van Kolfschoten 1995; Gamble 2001; Roebroecks 2001), llevarían a pensar en un origen africano (Carbonell *et al* 1999; Cameron *et al* 2004; Wood 2005: 93; Aguirre 2008: 224; Manzi 2011 aunque ver: Martinón-Torres *et al* 2007, 2011; Dennell *et al* 2010; Etler 2010).

El 21 de octubre de 1907, un trabajador descubrió una mandíbula humana (*Figura 10*) en el pueblo de Mauer, al sureste de Heidelberg (Alemania), cubierta con arena, a una profundidad de 24 *m*, en una zona que ya había aportado numerosos restos de fauna. La importancia del descubrimiento fue inmediatamente reconocida por Schoetensack, que lo presentó un año después como el holotipo de una nueva especie: *Homo heidelbergensis*. En ella destacaba la ausencia de mentón y su gran tamaño, especialmente la anchura de la rama ascendente, que contrastaba con el tamaño medio de la dentición y con la ausencia de caninos proyectados. La comparación con mandíbulas de gorilas y gibones y los estudios posteriores, no hicieron más que resaltar el carácter humano del fósil. En 1909, MacCurdy consideró que el resto era más antiguo que los ya descritos neandertales y desde el principio se asumió su carácter ancestral (Trinkaus & Shipman 1993: 173). Pocos años después de este descubrimiento se encontró el *hombre* de Piltdown, desconcertando a la comunidad científica y poniendo en duda la asociación de Mauer con nuestra especie, ya que las diferencias entre ambas mandíbulas eran notorias.

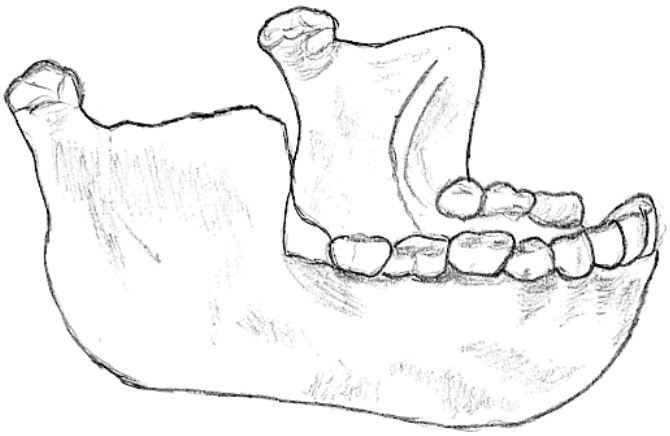


Figura 10. *Mandíbula de Mauer, holotipo de la especie Homo heidelbergensis.*

El 17 de junio de 1921 apareció en la mina de Kabwe (Broken Hill), al norte de Rhodesia, un cráneo y fragmentos postcraneales que en muchos aspectos recordaban a los neandertales (Woodward 1921; Trinkaus & Shipman 1993: 224; Jordan 1999: 34-35; Aguirre 2008), aunque en otros parecía más arcaico, lo que llevó a Woodward (1921) a considerar que pertenecería a una especie diferente de las conocidas hasta el momento: *Homo rhodesiensis*. El aumento de hallazgos favoreció la multiplicación de especies y subespecies en este grupo. Los cráneos de Steinheim an der Murr y Swanscombe fueron adscritos a *Homo steinheimensis* (Berckhemer 1933) y *Homo swanscombensis* (Kennard 1942) respectivamente. Este hecho no fue aislado ni fruto de la antigüedad de las descripciones. Adam (1989, 1996 *cit. in:* Dean *et al* 1998) propuso, siguiendo a Campbell (1964), que el cráneo de Reilingen debería ser considerado como *H. erectus reilingensis*. La idea de que los individuos similares a la mandíbula de Mauer eran en realidad *H. erectus* europeos ha sido defendida por algunos autores que prefieren llamar a estos especímenes: *Homo erectus heidelbergensis* (Wolpoff 1980; Kraatz 1985 *vs* Stringer 1984a; Rightmire 1990, 2001a,b; para la discusión véase: Day 1986: 72; Johanson & Blake 1996: 196) relegándolos al rango de subespecie. En los últimos años, en especial desde que en La Sima de los Huesos se han encontrado restos de esta especie (Arsuaga *et al* 1993, 1997a,b; Bischof *et al* 2007), la nomenclatura de *Homo heidelbergensis* ha vuelto a reavivarse. Sin embargo, queda por establecer su filogenia (Rougier 2006: 54-55), en concreto, qué papel juegan los restos de *Homo antecesor* (Bermúdez de Castro *et al* 1997a, 2003, 2004) y dónde hay que situar su origen. El escenario propuesto por Bermúdez de Castro *et al* (1997a) y Arsuaga *et al* (1997a,b) sugiere una evolución europea para los heidelbergensis, siendo sus coetáneos africanos una especie diferente (*Homo rhodesiensis*) originada desde el mismo ancestro: *Homo antecesor*. Rightmire (2001a,b) y Stringer (2002) consideran sin embargo que todo el *pool* africano y europeo pertenece a *H. heidelbergensis* y los sitúan como ancestros tanto de los neandertales como de los humanos modernos, a nivel de especie (Rightmire 1998; Tattersall & Schwartz 2000: 165; Mounier *et al* 2009, 2011) o de subespecie (Aguirre 2008).

b. Morfología

En general presentan un mosaico de caracteres morfológicos intermedios entre *H. erectus* y los neandertales (Carrión *et al* 2011). Por sus características similares con estos últimos, muchos investigadores les

han considerado "ante-neanderthales" o "pre-neandertales" (Howell 1957; de Lumley 1973; Dean *et al* 1998; Aguirre 2008).

Existen, principalmente, dos modelos que explican la variabilidad morfológica de este periodo en Europa. Por una parte, la teoría de la "adición" (*accretion model*), que considera que los neandertales clásicos habrían tenido su origen en la mitad del Pleistoceno Medio (hace unos 500 *Ka*, o quizás antes, según las nuevas dataciones de la Sima de los Huesos; Bischoff *et al* 2007). La premisa básica de este modelo es el aislamiento de Europa en el Pleistoceno Medio y Superior hasta hace 40 *Ka* (Dean *et al* 1998: 505; Hublin 2000: 163 *vs* Fogarty & Smith 1987; Hawks & Wolpoff 2001). Siguiendo esta teoría, los eventos fríos del último medio millón de años habrían aumentado el aislamiento de los humanos arcaicos europeos, desarrollando características exclusivas por adaptación al medio. El efecto fundador de una población pequeña sometida a fluctuaciones climáticas (especialmente el pico frío del OIS 12) habría ayudado a fijar los caracteres derivados, disminuyendo la variabilidad (Arsuaga *et al* 1997a,b; Dean *et al* 1998; Hublin 1998: 307). Existe una alternativa al modelo de la *accretion,* que implica la existencia de varios linajes en el Pleistoceno Medio europeo que explicasen la gran variabilidad que se encuentra en el registro (*Figura 11*).

Vallois (1949, 1958) consideró que algunos fósiles de este periodo pertenecerían a un *pool* de pre-sapiens, que incluiría Fontéchevade, mientras que otros serían pre-neandertales. Unos años después, Vlcek (1978) volvió a proponer que en Europa habrían convivido dos poblaciones: una representada por los fósiles de Bilzingsleben, Vértesöllös o Petralona y otra por los cráneos de Swanscombe y Steinheim. Esta idea se ha reavivado recientemente y no está claro que en Europa, en el Pleistoceno Medio, hubiera una sola población (Tattersall 2011 *vs* Fabri 2006). Manzi (2011) considera que habría 4 subespecies del grado heidelbergensis, cuyas diferencias estarían explicadas por diversificación alopátrida (Mallegni 2011):

1) *H. heidelbergensis heidelbergensis*: grupo arcaico cuyo paradigma es Mauer; sería el responsable de la primera expansión fuera de África y daría lugar en cada continente a las otras subespecies. Incluyen también los restos de Arago, Petralona, Bodo (Carretero *et al* 2009) y Ceprano (*vs* Mallegni 2011).

2) *H. heidelbergensis steinheimensis*: linaje europeo que dará lugar a los neandertales; el espécimen tipo sería el cráneo de Steinheim y se

incluirían en este grupo los fósiles de la Sima de los Huesos (Arsuaga *et al* 1997b); la cronología de éste yacimiento (Bischof *et al* 2007) sitúa a esta subespecie parcialmente coetánea con la anterior.

3) *H. heidelbergensis rhodesiensis*: linaje africano que precede a la aparición de los humanos modernos. Incluye como holotipo a Kabwe.

4) *H. heidelbergensis daliensis*: grupo asiático no-erectus con hipodigma en el cráneo de Dali, posiblemente incluyendo los restos de Denisova (Krause *et al* 2010).

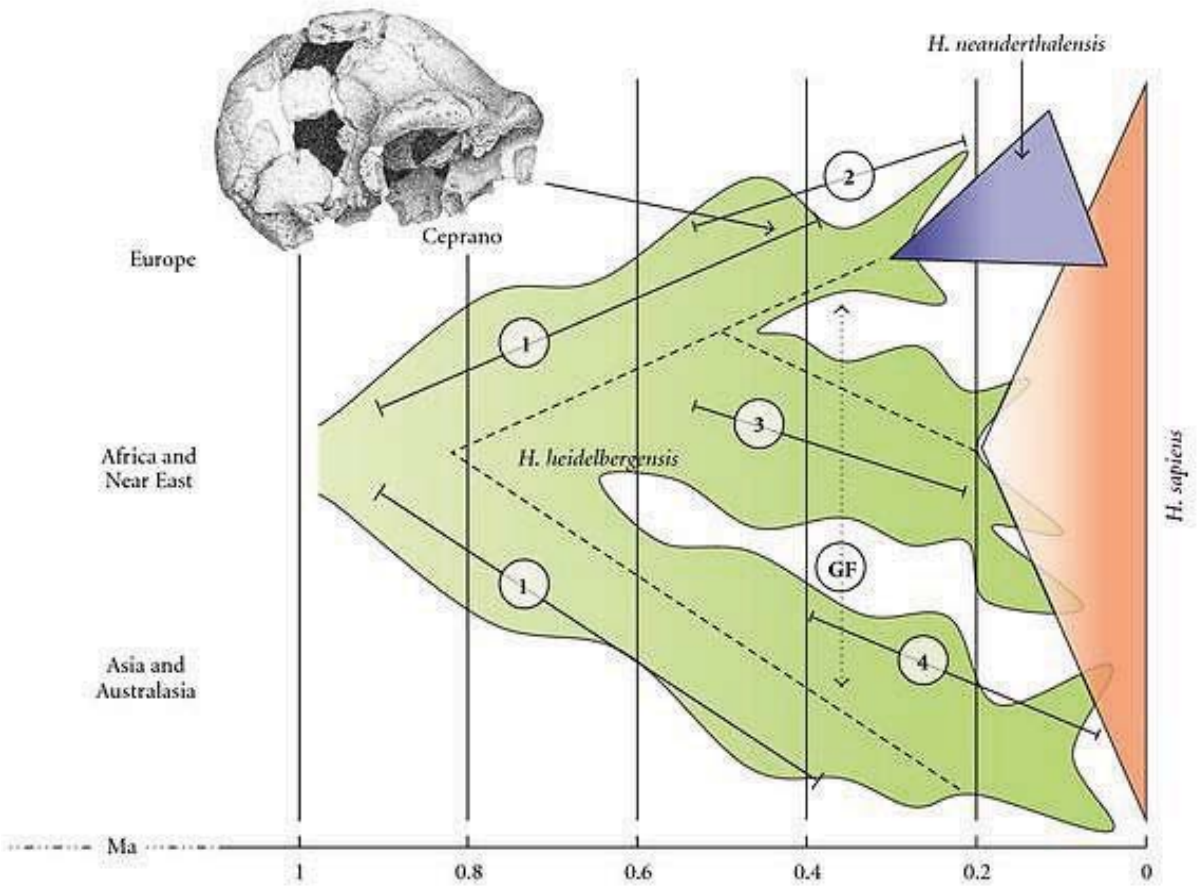


Figura 11. *Árbol evolutivo de las cuatro subespecies de H. heidelbergensis 1) H. h. heidelbergensis; 2) H. h. steinheimensis 3) H. h. rhodesiensis y 4) H. h. daliensis. Las líneas representan las principales trayectorias evolutivas y la flecha discontinua flujo génico (GF) entre los grupos. En este escenario Ceprano representaría uno de los individuos más antiguos del grupo 1, lo que explicaría su similitud con individuos africanos (Mallegni 2011). La diversificación alopátrida explicaría las diferencias morfológicas entre zonas geográficas.*

Esta hipótesis implica varios linajes conviviendo en Europa, como han propuesto también Tatersall (2011) y Mallegni (2011), pero éstos incluyen

en un mismo grupo a los individuos africanos de Kabwe y Bodo, a los asiáticos como Dali y a algunos de los europeos; mientras que Manzi (2011) sólo vería posible esta situación en *H. h. heidelbergensis,* aunque no descarta el flujo génico entre los grupos. Otra diferencia, quizás más relevante, es que Tattersall (2011) y Mallegni (2011) abogan por cambios a nivel de especie y no de subespecie (Manzi 2011).

Entre los caracteres más destacados de los humanos del Pleistoceno Medio están: una musculatura potente, robustez generalizada del esqueleto, cráneo bajo, frente huidiza, arcos supraciliares marcados (Arsuaga *et al* 1997a, 1999a,b; Arsuaga 2000; Carretero *et al* 2004, 2009; Rightmire 2008: 1704), capacidad craneal grande, ~1.390 *cc* el cráneo 4 de SH, ~1.100 *cc* el cráneo 5 de SH (Arsuaga *et al* 1997a; Carbonell 2007: 500; Rightmire 2008: 1705; Gracia *et al* 2009), etc.

Dentalmente los humanos euroasiáticos son diferentes de los africanos (Martinon-Torres *et al* 2007, 2011; *Figura 12*), lo que no coincidiría con múltiples expansiones africanas en Europa. En general la dentición de *H. heidelbergensis*, igual que el resto de su morfología, es de tipo neandertal (Bermúdez de Castro *et al* 2004; Gómez-Robles 2010), con dientes más modernos en tamaño que los de *H. erectus*. El registro más completo se encuentra en el grupo de la Sima de los Huesos; esta población tiene incisivos en pala, un rasgo típico neandertal (aunque también existe en los humanos modernos; Scott & Turner1996; y hasta el 50% de los individuos del Paleolítico Superior los presentan; Bailey 2006), premolares no molariformes y molares de tamaño decreciente del primero al segundo, tanto en largo (Ø MD) como en ancho (Ø BL), siendo esta una característica moderna (Bermúdez de Castro *et al* 2004; Aguirre 2008: 213; Gómez-Robles 2010). Sin embargo es interesante destacar que los análisis morfométricos de Bailey (2002a,b) y Gómez-Robles (2010), muestran que los dientes de Arago difieren de los del resto del grupo de *H. heidelbergensis*, siendo además de los más grandes del registro (Wolpoff 1982; Bermúdez de Castro *et al* 2004). Arago sería probablemente de las pocas poblaciones que podrían asociarse a un ambiente frío, por lo que quizás existió una presión selectiva en este grupo hacia determinadas formas dentales.

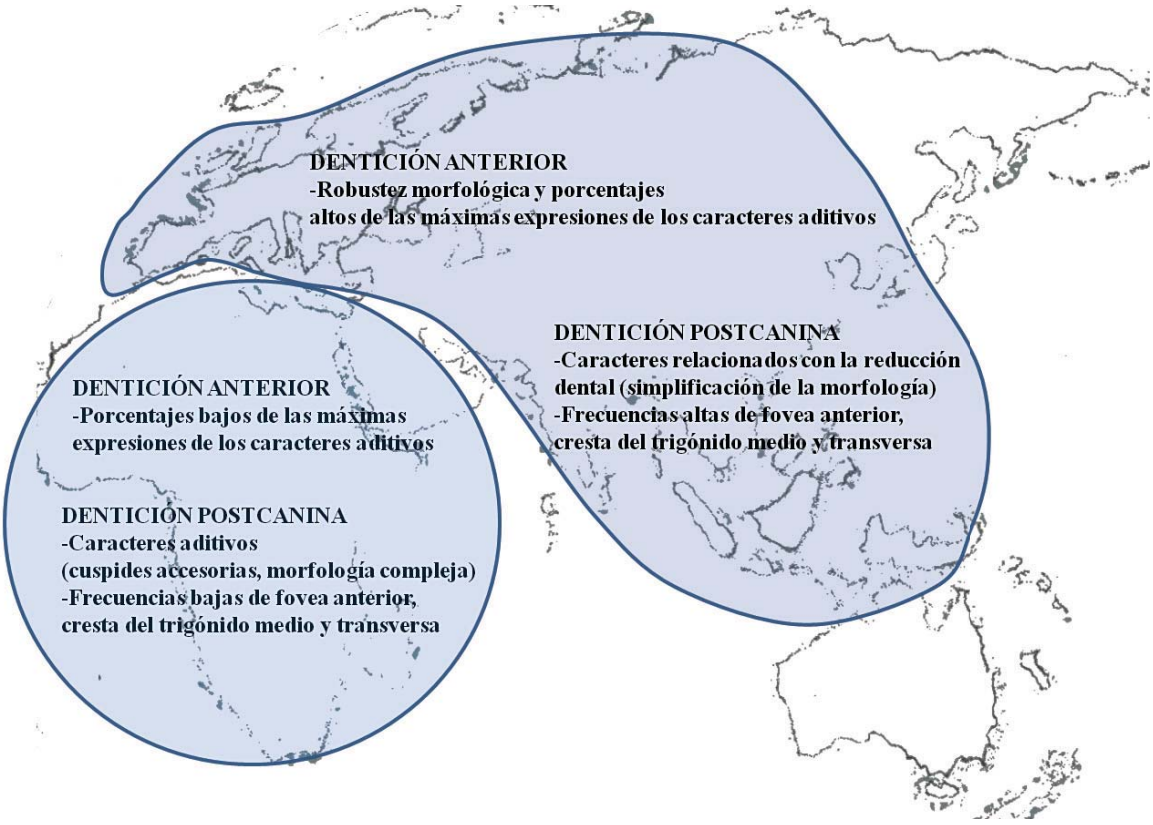


Figura 12. *Características dentales diferenciales en el Pleistoceno entre Eurasia y África (Martinón-Torres et al 2007).*

c. Cultura y Tecnología

Corresponden a los heidelbergensis las primeras evidencias del uso de lanzas (Thieme 1997; Roberts 1999: 938; Rieder 2003), así como piezas de hueso y marfil (Segre & Ascensi 1984; Anconetani *et al* 1995; Rosell *et al* 2011). La industria de este periodo es el achelense o modo 2, que apareció en África hace 1,5 *ma* (Scott & Gibert 2009 véase: Santonja & Pérez-González 2010), aunque podría haberse originado antes (Carbonell *et al* 2007: 485-488). Los humanos del Pleistoceno Medio europeo presentan una tecnología clasificada como achelense superior (*Later Acheulean*), en que las hachas de mano son más finas, simétricas y complejas que las anteriores (*Figura 13*). Sin embargo se han descrito diferencias regionales en Europa según la presencia o ausencia de bifaces y su factura (abbevillense: Delson *et al* 2000: 99; clactoniense: Breuil 1932; Ohel 1979; Ashton *et al* 1994; Roebroeks 1994; tayaciense: de Lumley *et al* 1979).

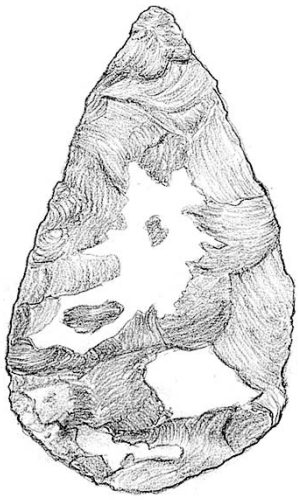


Figura 13. *Bifaz achelense (basado en: Depaepe 2009: 24).*

d. La subsistencia en el Pleistoceno Medio

"… hunting seems most likely indicated for small animals and rodents, particularly rabbits, which are common in such early European sites as Lazaret (Julien & Pillard, 1969) and the earlier Rissian levels of Combe Grenal".

Binford (1985: 319)

La caracterización de los humanos anteriores a los AMH como ineficientes cazadores cada vez está más en desuso tras los estudios de Chase (1986, 1987, 1988, 1999), Roebroeks (2001), Sorensen & Leonard (2001), Snodgrass & Leonard (2009) y el propio Binford (2007) que dice: "*I might even suggest that the less sophisticated the technology, the greater the necessary dependence upon a complete knowledge of prey behaviour for ensuring a steady food supply. With an AK47 you don't have to know so much!*" (p. 198). Foley (1992) y Foley & Lee (1996) han llamado la atención sobre el importante cambio de estrategias para la subsistencia se produjo en este momento en que los grupos (Aiello & Dunbar 1993; Dunbar 1996, 2007) y las necesidades metabólicas de los individuos habrían aumentado (Aiello & Wheeler 1995). El uso del fuego en la cocción (Shipman & Walker 1989; Aiello & Wheeler 1995; Wragham 2006; Carmody & Wragham 2009) podría haber incrementado el valor energético del alimento, aumentando así la energía extraída de los recursos. Geist (1978: 271) indicó los problemas que debió representar la entrada de humanos en zonas templadas de latitudes medias como es el caso de Europa, con una reducción de la productividad del ambiente y la aparición de la estacionalidad, acrecentando de la energía requerida para mantener la homeostasis (Otte 1996). La mejor estrategia que un omnívoro puede

seguir en estas condiciones es aumentar la caza (Binford 1981), siguiendo el ejemplo de los esquimales de Alaska (Milton 2000). Aunque en las sociedades cazadoras-recolectoras actuales hay una correlación clara entre latitud y temperatura y el tipo de dieta (Hoffecker 2002: 7), los ambientes en los que vivieron los humanos arcaicos no son análogos a los de los esquimales actuales, ya que los restos de caza encontrados en Europa se corresponden con todo tipo de medios, desde fríos y abiertos hasta templados y boscosos (Roebroeks *et al* 1992, ver sin embargo: Kuhn & Stiner 2006; Stiner & Kuhn 2009). Existe, en general, consenso al considerar que las poblaciones del Pleistoceno Medio habrían aumentado la cantidad de carne ingerida respecto a los humanos anteriores (Gamble 1995; Lahr & Foley 1998; Standfors & Buhn 2001 *vs* Hoffecker 2002: 36). Según Stiner (2002), la especialización en la caza de ungulados con una selección preferencial hacia los adultos-jóvenes habría comenzado hace 250 *Ka*, siendo ésta una de las características que distingue a los humanos de otros animales predadores. El uso de lanzas, aunque podría asumirse como un indicio de la caza, parece que tendría un uso eminentemente defensivo, mientras que el rol ofensivo estaría restringido a presas heridas o discapacitadas (Binford 2002).

Existen pocos estudios, a excepción de las aproximaciones etnográficas y zooarqueológicas, que investiguen la dieta de estas poblaciones y sus dinámicas. Los hallazgos en Orgac 3 (Ardeche), parecen indicar una relativa estabilidad del comportamiento de *H. heidelbergensis* entre los OIS 9 y 7 independientemente del clima (Moncel *et al* 2005, 2011). No hay estudios de isótopos estables en estas poblaciones, pero sí de microestriación, tanto oclusal como bucal. El-Zaatari (2007) incorporó en su análisis seis yacimientos del Pleistoceno Medio. Sus resultados indican que Mauer, Montmaurin y Arago, presentan un patrón menos complejo, lo que estaría relacionado con una mayor ingesta de carne, situándolos cerca de los fueguinos; mientras que La Sima de los Huesos, Steinheim y Pontnewydd muestran superficies más complejas, más parecidas a las de los indios Chumash de California. La reconstrucción paleoambiental de esta investigadora agrupa a los primeros tres yacimientos en ambientes de estepa y a los tres últimos en medios boscosos. Esta asociación es discutible pero, por el momento, ningún otro intento de caracterización ha tenido en cuenta este tipo de datos para el estudio de la dieta. Las conclusiones de Pérez-Pérez *et al* (2003) muestran un resultado más similar al de Moncel *et al* (2005, 2011), con una relativa homogeneidad del patrón de microestriación a lo largo del Pleistoceno Medio. Además, el análisis discriminante indicaba una clara separación

entre el Pleistoceno Medio y el Superior, excepto en los individuos del OIS 6 (La Chaise y Montmaurin, que aparecían más cerca de las cronologías más modernas) (*Figura 14*). El-Zaatari (2007), por el contrario, sugiere una gran similitud entre los patrones de los neandertales y los grupos anteriores de ambientes análogos.

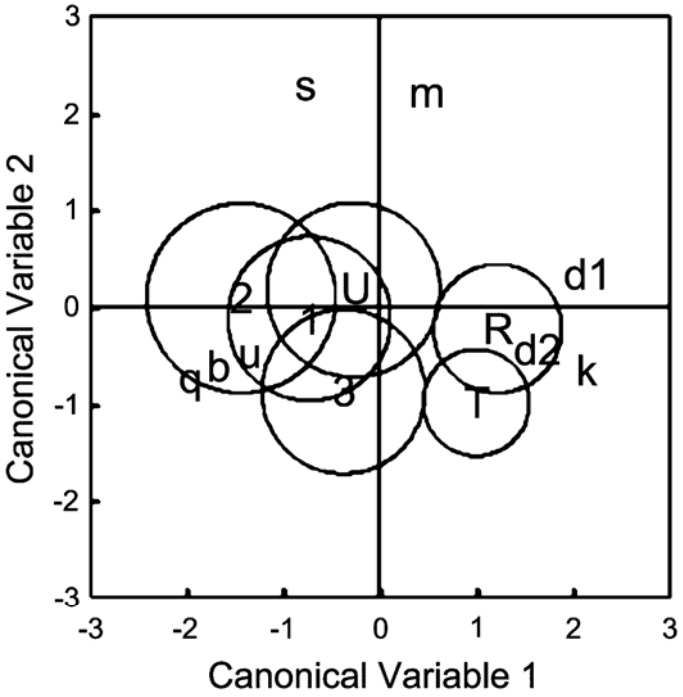


Figura 14. *Análisis Discriminante del patrón de microestriación dental del Pleistoceno Medio y Superior. Intervalos canónicos al 85% (Fig. 6 en Pérez-Pérez et al 2003; "R—Arago; T—Sima de los Huesos; U—Upper Paleolithic and Mesolithic; 1—Middle Paleolithic from the Near East and Spain; 2—Middle Paleolithic from France; 3—Middle Paleolithic Hortus; m—Montmaurin 1; k—Kabwe; s—La Chaise Suard; b—La Chaise Bourgeois; u—Skhûl 4; q—Qafzeh 9; d1—Gran Dolina TD6-7; d2—Gran Dolina TD6—10).*

En 1999, Pérez-Pérez *et al* publicaron el primer artículo de microestriación de una población fósil homogénea al analizar La Sima de los Huesos. Lejos de observar uniformidad en los datos, vieron una gran dispersión, con algunos individuos anómalos debido a la gran cantidad de estrías que presentaban (*high density*). Además, la densidad media observada en la Sima de los Huesos era muy superior a la de los cazadores-recolectores actuales, proponiendo que quizás, los patrones no serían comparables. Éste estudio fue el primero en abordar, por las características privilegiadas de la muestra, las posibles diferencias entre los sexos y la edad, mostrando que los individuos jóvenes (12-18 años) tenían menos estrías que los adultos y que los femeninos presentaban

también menos y más cortas que los masculinos, lo que podría indicar un acceso diferencial a los recursos. La interpretación final de la dieta de esta población fue limitada, ya que se situaban fuera del rango de variabilidad de las muestras de comparación, pudiendo tan sólo apuntar a un patrón muy abrasivo que, *a priori*, estaría reflejando una importante ingesta de vegetales. Aunque la "anomalía" del patrón se generalizó al resto del Pleistoceno Medio medio y antiguo al comprobar que Gran Dolina (OIS 21) y Arago (OIS 12) también mostraban una gran cantidad de estrías (Pérez-Pérez *et al* 2003).

Kabwe sólo ha sido analizado mediante la microestriación bucal. Puech (1978) concluyó que tenía un patrón que indicaba una predominancia del aporte vegetal; sin embargo, al compararlo con cazadores-recolectores actuales (Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 2003), KW1 quedaba fuera del rango de variabilidad, como ya ocurrió con los individuos de SH (Pérez-Pérez *et al* 1999), siendo las poblaciones del Pleistoceno Medio más similares entre sí que con el Pleistoceno Superior.

2.3. El Pleistoceno Superior

El Pleistoceno Superior comienza con un periodo muy cálido, incluso más que el actual: el Eemiense, hace unos 128 *Ka* (Gamble 2001: 223), y abarca la última parte de la secuencia glaciar antes de la llegada del Holoceno, la era más reciente del Cuaternario (aunque algunos autores sostienen que éste no es más que una fase interglaciar; Roberts 2009: 438), hace unos 10 *Ka*. Una de las características del periodo es la inestabilidad climática que no puede reducirse a OIS fríos y cálidos (Heinrich 1988; Behre 1989; Johnsen *et al* 1992; Dansgaard *et al* 1993; Lowe & Walker 1997: 334-340; Allen *et al* 1999; Broecker & Hemming 2001; d'Errico & Sánchez-Goñi 2003; van Andel 2003: 14; Wolf *et al* 2009; Hetherington & Reid 2010: 223).

Dos grupos de humanos ocuparon Europa en este periodo: los neandertales y los humanos modernos. El registro fósil actual indica que durante miles de años los neandertales fueron los únicos habitantes del continente (aunque ver: Krauser *et al* 2010). En el OIS 3, hace unos 50-40 *Ka,* los AMH entraron en escena[5] y los neandertales desaparecen del registro fósil, quedando al inicio del último máximo glaciar (OIS 2), sólo los humanos modernos.

[5] Su llegada a Europa es tardía respecto a la expansión hacia otras zonas fuera de África (Mellars 2006; Beyin 2011).

2.3.1. La variabilidad climática

a. OIS 5

El periodo isotópico 5 fue relativamente templado (Bassinot *et al* 1994; véanse artículos en: Siroko *et al* 2007). Se subdivide en 5 fases (a, b, c, d y e, siendo la "a" la más moderna y las letras impares más cálidas). El Eemiense (OIS 5e) fue el último periodo interglaciar antes del inicio del Würm y el periodo más cálido del OIS 5 (Shackleton 1967, 1987; Lowe & Walker 1997: 326; Shackleton *et al* 2002). Su duración es dudosa pero algunos autores sugieren entre 11 *Ka* (Shackleton 1969; Martinson *et al* 1987) y 13 *Ka* (Imbrie *et al* 1984; Kukla *et al* 1997), ocurriendo el evento entre hace 128-125 y 118-112 *Ka* (Forsström 2001; Gamble 2001: 223; Brauer 2007)[6]. En esta fase las zonas boscosas invadieron gran parte de Europa occidental, quedando reducido el bosque boreal al norte de Escandinavia. En la Europa continental se desarrollaron los bosques caducifolios (robles, carpes, acebos, avellanos, bojs, etc.) y en la mediterránea los esclerófilos (coscojas, aladiernas, etc.) con elementos caducos (encinas, robles, etc.). El casquete polar habría retrocedido mucho más al norte que en la actualidad (Van Andel & Tzedakis 1996), debido al deshielo, por lo que el nivel del mar aumentó drásticamente llegando a los 45 *m* (Forsström 2001) ó 12 *m* (Van Andel & Tzedakis 1996) por encima del nivel actual. Escandinavia constituía una isla (Van Andel & Tzedakis 1996; *Figura 15*) y hubo un aumento general de la temperatura de hasta 5ºC (Lowe & Walker 1997: 327). Sin embargo, lejos de ser un periodo estable, el Proyecto de Sondeo en Hielo de Groenlandia (GRIP) ha dividido el OIS 5e en cinco subestadios más, que demuestran una gran oscilación del volumen de los hielos. Su cronología no está muy clara y parece haber variado entre zonas. El OIS 5e1 habría durado solo unos 70 años y los dos subestadios fríos, OIS 5e2 y OIS 5e4, 2 y 6 *Ka* respectivamente[7]. En esta época se pueblan las llanuras de Rusia y Ucrania (Roebroeks & Speleers 2002), pero no el noroeste (Gamble 2001: 258-259; Ashton 2002) debido a que en las zonas más septentrionales se habría generado un ambiente de mosaico, con mejores condiciones para la subsistencia de los neandertales (Soffer 1989: 724, 1994), mientras que la Europa occidental del norte, con bosques caducifolios, habría dado densidades más bajas de especies de caza (ciervos, gamos o herbívoros

[6] Aunque pudo haber variaciones regionales (Van Andel & Tzedakis 1996). Por ejemplo, la correlación del registro V29-191 del mar del norte con el de polen de La Grande Pile indica que en el yacimiento la influencia del OIS 5e no se produjo hasta hace unos 107-109 *Ka* (Brauer 2007).

[7] Éstos habrían sido tan fríos como el OIS 5a y 5c (Gamble 2001: 223).

mayores como uros, bisontes, rinocerontes o elefantes), disminuyendo su predictibilidad.

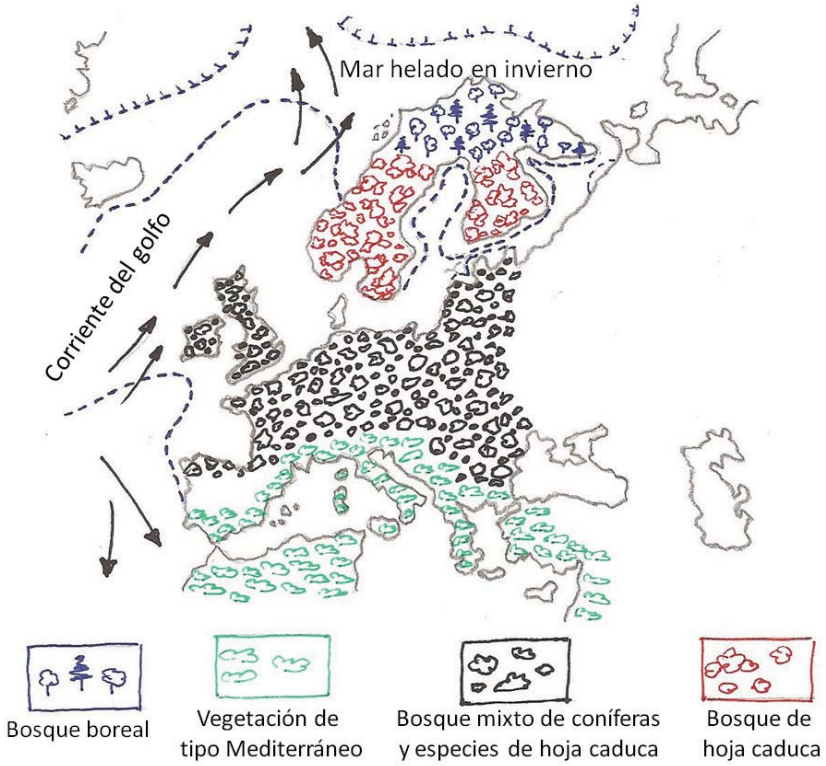


Figura 15. *Reconstrucción del clima y del nivel del mar en el OIS 5 (imagen de Van Andel y Tzedakis 1996).*

Con el final del Eemiense y el inicio del subestadio 5d comienza el Würm, en el que los glaciares aumentaron y el nivel del mar descendió unos 60 *m*, marcando el inicio de lo que se conoce como la *Edad del Hielo* (Shackleton 1987; Forsström 1989, 2001). A partir de este momento y hasta el OIS 5a, la tendencia general (no lineal) indica un descenso de la temperatura (Van Andel & Tzedakis 1996). El subestadio 5b se caracteriza por durar poco (unos 10 *Ka*) y producir grandes masas de hielo y amplias zonas de estepa (Müller *et al* 2003). En cambio, los estadios 5a y 5c fueron cálidos y largos (Guiot *et al* 1989; Van Andel & Tzedakis 1996). La reconstrucción de la vegetación (Frenzel 1973; Watts *et al* 1996) ofrece una distribución zonal de los árboles, aunque la proporción de polen arbóreo va disminuyendo según se avanza hacia el este (Shackelton 1987; Gamble 2001: 261; Van Andel 2003: 13). El final del OIS 5a incluye el interestadial Dürnten, en el que la cantidad de polen arbóreo está bien documentada, indicando un aumento de los taxones de coníferas (Müller *et al* 2003).

b. OIS 4

El final del OIS 5 estuvo marcado por la erupción del volcán Toba hace 73,5±2 *Ka* (en Sumatra, al suroeste de Asia; Sparks *et al* 2005; Petraglia & Allchin 2007). Esta erupción causó un "*breve*" invierno de frío y aridez[8]. En torno a 72 *Ka* (74 *Ka* según Van Andel *et al* 2003: 33) se inicia un descenso de la temperatura, del nivel del mar y del polen arbóreo. Hacia los 70 *Ka* se registra en el GRIP un momento de frío intenso; su duración fue corta y la recuperación rápida. El sondeo de Monticchio revela que las condiciones climáticas extremas prevalecieron menos tiempo y los casquetes polares fueron considerablemente menores que en el OIS 2 (van Andel & Tzedakis 1996; Gamble 2001: 215).

El periodo OIS 4 se caracteriza por la ausencia de interestadios significativos siendo bastante homogéneo (Müller *et al* 2003). Tan sólo en Francia y Alemania parece que se habría dado una fase templada (Ognon), caracterizada por la recuperación de las coníferas (Woillard 1978; van Andel & Tzedakis 1996). En el norte de Europa apenas hubo cubierta arbórea. De hecho, en ocasiones los registros de polen aparecen vacíos, ya que las cantidades serían tan bajas que no se han conservado trazas (Zagwijn 1992; Müller *et al* 2003). En la zona mediterránea el bosque se habría reducido considerablemente, aunque podrían haber quedado áreas de refugio (Watts *et al* 1996). Según Burjachs *et al* (1996), la Europa central presentaría estepas de artemisas y la atlántica y mediterránea, prados de gramíneas con presencia hasta El Padul (al sur de Granada), de rinocerontes y de mamuts lanudos árticos (*refs. en*: Aguirre 2008: 294). La reconstrucción climática de van Andel & Tzedakis (1996) demuestra que la estepa y la tundra fueron más frecuentes que en el OIS 6, aunque la masa de hielo fue menor y el nivel del mar más alto que al final del Saaliense (*Figura 16*), con una temperatura oceánica unos 10 ºC inferior a la actual (Sanchez-Goñi & d'Errico 2005).

Desde hace ~68 *Ka* los registros de flora y del GRIP revelan que la temperatura media decayó paulatinamente. En torno a 65 *Ka* el evento Heinrich 6 indica un enfriamento rápido con descenso de polen arbóreo y aumento del herbáceo. Entre hace 63 y 61 *Ka* se detecta un aumento de la temperatura de las aguas superficiales del océano y de la humedad ambiental (Sánchez-Goñi & d'Errico 2005), aunque no lo suficiente como para igualar los niveles del periodo OIS 5.

[8] Mucho más marcado en Asia, donde hasta hace 58 *Ka* el medio no volvió a tener la misma humedad (Ramawamy 1992; Williams *et al* 2009), pero que también afectó a Europa.

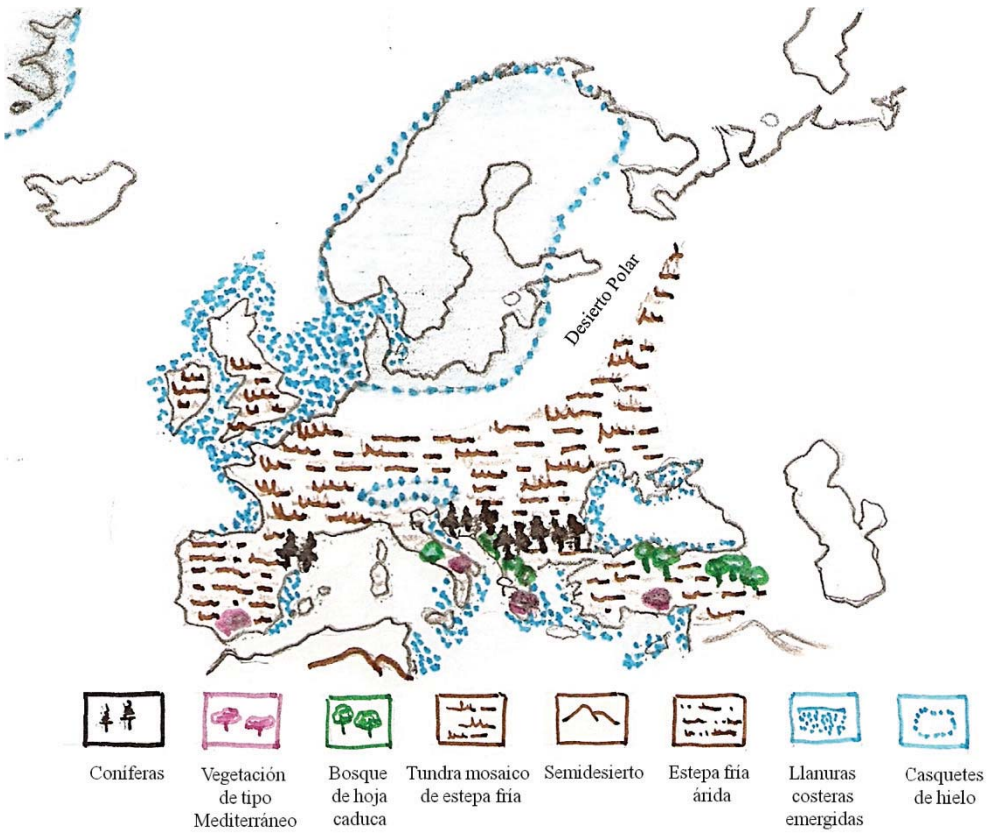


***Figura 16**. Reconstrucción del clima y el nivel del mar en el OIS 4 (imagen de van Andel y Tzedakis 1996).*

c. OIS 3

Hace unos 60 *Ka* empezó un periodo templado dentro del Würm: el OIS 3, muy estudiado en los últimos años (*Figura 17*; Finlayson *et al* 2000; Musil 2000; Fedele *et al* 2002, 2003, 2008; d'Erricco & Sánchez-Goñi 2003; Davies & Gollop 2003; Stewart *et al* 2003; van Andel & Davies 2003; Finlayson 2004, 2009; Stewart 2004, 2005; Sánchez-Goñi & d'Errico 2005; Sepulchre *et al* 2007; Tzedakis *et al* 2007; Clark *et al* 2009, etc.). Su interés radica tanto en el hecho de que es el último interestadio antes del Holoceno, como en que es en este momento cuando entraron los humanos modernos en Europa y los neandertales se extinguieron. Sin embargo, las variaciones de amplitud milenaria y la variabilidad y desviación de las dataciones hacen difíciles las asignaciones climáticas (Lowe & Walker 1997: 338; Barron *et al* 2003: 70-74; d'Errico & Sánchez-Goñi 2003; Musil 2003: 147-190; Van Andel *et al* 2003: 11-12; Martrat *et al* 2004; Sánchez-Goñi & d'Errico 2005; Jiménez-Espejo *et al* 2007; Clark *et al* 2009; Finlayson 2009: 124; Wolf *et al* 2009; Hetherington & Reid 2010). Pese a las divergencias en las periodizaciones, lo que queda patente es que en el interpleniglaciar hubo marcadas oscilaciones, con al menos 5

interstadios (Behre 1989): *Oerel* (58-54 *Ka*), *Glinde* (51-48 *Ka*), *Moershoofd* (46-44 *Ka*), *Hengelo* (39-36 *Ka)* y *Denekamp* (32-28 *Ka*). Todos tuvieron una corta duración, entre 2 y 4 *Ka*, pero han podido ser claramente identificados en el sondeo Summit de Groenlandia central (Dansgaard *et al* 1993). El registro de Lago Grande di Monticchino (Italia) demuestra que además, las oscilaciones habrían sido rápidas, sobre todo al final del OIS 3 (Finalynson & Carrion 2007), con continua alternancia de estepa a bosque e importantes variaciones regionales (Suc & Zagwijn 1983; Behre 1989: 33; Zagwijn 1992; Watts *et al* 1996; Sánchez-Goñi & Harrison 2010). Estos cambios habrían modificado el medio, incluso de una generación a la siguiente (Allen *et al* 1999), lo que contrasta con la relativa homogeneidad del OIS 4. Además, ninguno de estos interestadios fue climáticamente tan cálido como el OIS 5, variando la oscilación entre fresco-frío-glacial (Andersen & Mangerud 1989; Hublin 1998: 304; *Figura 18*).

Figura 17. *Reconstrucción del clima y del nivel del mar en el OIS 3 (imagen de Van Andel y Tzedakis 1996).*

A pesar del detallado conocimiento climático de este periodo, la asignación cronológica a los interestadios es compleja y diferentes autores

han propuesto diversas dataciones. Por ejemplo, el estadio *Hengelo* es uno de los más interesantes, ya que pudo ser con este aumento de las temperaturas cuando los humanos modernos entraron en Europa (Leroyer & Leroi-Gourhan 1983; Mellars 1992a, 1996: 418-419). Presenta importantes variaciones cronológicas: Leroi-Gourhan (1989) propuso 36-35 *Ka*; Lowe & Walker (1997: 337) retrasarían el momento a hace unos 39-36 *Ka*; y Mellars (1998: 497) abogó por una fecha anterior: hace ~41-38 *Ka.* Estas discrepancias, que pueden parecer ínfimas, son importantes ya que suponen cambios cronológicos de varios miles de años[9].

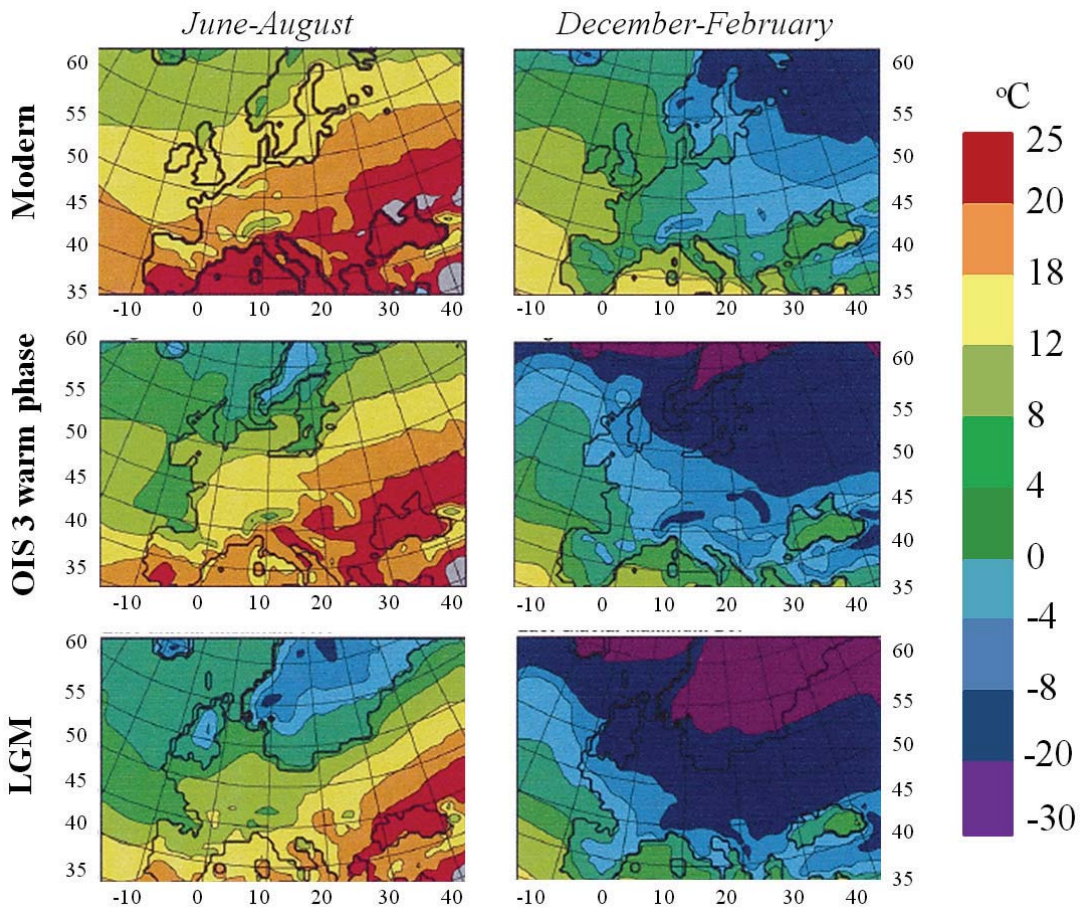


***Figura 18**. Temperaturas actuales y simuladas del Cuaternario en Europa durante el verano (Junio-Agosto; izquierda) y el invierno (Diciembre-Febrero; derecha). Arriba: Clima presente; centro (Stage 3 Warm Phase): Dansgaard-Oeschger (~40 ka). Abajo: LGM hace ~21 Ka (van Andel 2002).*

La división clásica del OIS 3 incluye tres subestadios (a,b,c). Los datos climáticos muestran un primer tramo (subestadio 3c) templado y árido (Léroi-Gourham 1988b: 100), que dura hasta hace 45 *Ka*, coincidiendo con

[9] Parte de las diferencias podrían explicarse por la ausencia de unificación de las técnicas de datación y de calibración de carbono 14 (van Andel *et al* 2003: 21-29; *véase apartado 1.2.5*).

el interestadial Moershoofd/Göttweig; quizás el único periodo realmente templado del OIS 3 (Gross 1996; Coope 2002; van Andel *et al* 2003: 11-33, "*Stable Warm Phase*").

Entre hace 45 y 35 *Ka* (subestadio 3b) se produce uno de los picos más fríos (Woillard 1978; Paterne *et al* 1986; Dansgaard *et al* 1993; d'Errico & Sánchez-Goñi 2003; van Andel 2003: 11; Sepulchre *et al* 2007; Fedele et al 2008), llegando el evento Heinrich 5 y Heinrich 4 a un clima similar al del OIS 4 (Allen *et al* 1999; Müller *et al* 2003, 2011; Sánchez-Goñi *et al* 2002). En los últimos años, el aumento de la precisión en la cronología ha permitido situar la erupción del *Campanian Ignimbrite* (CI) en ~40,012 *Ka* (Fedele *et al* 2002, 2003, 2007, 2008; Mason *et al* 2004; Sparks *et al* 2005). Esta erupción, de magnitud 7, habría sido similar a la del volcán Toba hace unos 70 *Ka* y al de California hace 770 *Ka* (Mason *et al* 2004) y podría haber retroalimentado el evento Heinrich, acentuando un periodo frío y árido de "*decenial if not centenial time span*" (Fedele *et al* 2003)[6]. El área afectada por cenizas habría sido de ~5Km^2, aunque habría influido más a la zona este y noreste de Europa (hasta el valle del Don; Hoffecker *et al* 2008), debido a que el viento soplaba en esa dirección (Fedele *et al* 2008). El norte de Europa habría quedado despoblado (Hoffecker 2002, 2004, 2005b; Stringer 2006; Zilhão 2006b) y en el mediterráneo se habría extendido la estepa fría y árida (Watts *et al* 1996, 2000; d'Errico & Sánchez-Goñi 2003; Sepulchre *et al* 2007). En la Península Ibérica los registros marinos también indican la extensión de la estepa en el norte, con un descenso de la temperatura de hasta 5ºC (Roucoux *et al* 2005; Sepulchre *et al* 2007), que habría podido producir una contracción en la población de hasta el 30% (Zilhão 2006b, c)[10]. Los datos continentales, sin embargo, relacionan el H4 con momentos de ambientes mixtos (El Esquilleu hace ~39-36 *Ka*), periodos interglaciales como Les Cottés (39-37 *Ka*) (Sánchez-Goñi & d'Errico 2005) y flora hipertermófila en los yacimientos murcianos de Sima de las Palomas y Perneras, que apuntan a que, si bien de manera general podría haber habido un descenso del polen arbóreo, existirían numerosos refugios locales (González-Sampériz *et al* 2010).

En este periodo, el límite del bosque con la estepa-tundra habría variado continuamente. Tres zonas eran especialmente sensibles a estos

[10] En el supuesto de que los humanos modernos hubieran entrado en Europa antes de hace 40 *Ka*, el cambio ambiental derivado del H4 y CI debería haberles afectado de manera similar a como influyó en los neandertales (Davies 2001; Zilhão 2006c; Golovanova *et al* 2010)[10], ya que gran parte del sustento de ambos grupos parece que habría sido similar (Stewart 2004; Bar-Oz & Adler 2005; Morin 2008, *ver refs. en el apartado 4*).

cambios: las montañas de Altaï, los Cárpatos y los Pirineos. En estos lugares los humanos habrían quedado arrinconados y es justamente aquí donde vemos que aparecen las industrias de transición (Finlayson & Carrion 2007). Si las dataciones se homogeneizaran y este periodo coincidiese con el post-H4, las novedades podrían ser una respuesta adaptativa ante un periodo de estrés ambiental (Fedele *et al* 2003, 2008).

Finalmente, en el subestadio 3a, entre hace 35,8 y 27 *Ka* (coincidente con *Early Cold Phase,* aunque ésta comienza 2*Ka* antes, ~37 *Ka*), domina un clima entre templado (interestadial Alensud ~35-29 *Ka*, Larsen *et al* 1987; Lowe & Walker 1997: 338; interestadial Denekamp ~32-28 *Ka*; Lowe & Walker 1997: 337; interestadial Arcy ~32-30 *Ka* e interestadial Kesselt ~28 *Ka* d'Errico & Sánchez Goñi 2003) y frío (Bard *et al* 1990; Davies & Gollop 2003: 131; Clark *et al* 2009). Barron *et al* (2003: 57) y Comborieu Nebout *et al* (2009) lo describen como clima "*gradually deteriorated*" extendiéndose la estepa y la vegetación de *Artemisa*, con porcentajes bajos de árboles deciduales y bosques templados.

d. OIS 2

El periodo isotópico 2 se caracteriza por un frío mucho más intenso que el OIS 4 *(Figura 16)*, llegando el nivel del mar a los 85 *m* (Bard *et al* 1990) o a los 120 *m* (Shackleton 1987, 1995; Bard *et al* 1990; Lowe & Walker 1997: 324; Lambeck *et al* 2002) por debajo del nivel actual. Los hielos habrían avanzado hacia el sur del continente, registrándose además, una fuerte actividad eólica (Hoffecker 1987: 269) a partir de hace 25 *Ka*[11] (Mussi 1990; Tzedakis 1993; Gamble 2001: 315); reduciéndose la cubierta arbórea y predominando la vegetación esteparia y seca, que se mantendría hasta hace 14,3 *Ka* (Watts *et al* 1996: 145; Comborieu Nebout *et al* 2009).

Hace ~20 *Ka* (22-18 *Ka*, Lowe & Walker 1997: 338) ocurre el evento más frío del Würm, conocido como Último Máximo Glacial (*LGM*) (Martrat *et al* 2004; Jalut *et al* 2005; Jiménez-Espejo *et al* 2007; Banks *et al* 2008; Clark *et al* 2009; Comborieu Nebout *et al* 2009; *Figura 19*), un periodo crítico para el Paleolítico Superior, tanto biológica como culturalmente (Holt & Formicola 2008), durante el que las especies esteparias llegaron a ocupar gran parte de la Península Ibérica (García & Arsuaga 2003).

[11] Hace ~23 *Ka* ocurrió el interestadial, el *Tursac* (Sánchez-Goñi & d'Errico 2005 véase también: Gamble 2001: 318), pero su influencia y amplitud habrían sido muy limitadas (Watts et al 1996).

Coincidiendo con este máximo glacial, se ha dividido el Paleolítico Superior en dos periodos: Paleolítico Superior Inicial (hasta hace 20 *Ka*) y Paleolítico Superior Final (hasta el inicio del Holoceno) (Frayer 1984; Gamble 1986; Klein 1989: 357; Richards 2009: 252; Villotte *et al* 2010).

El LGM acabó con el inicio del interestadial *Laugerie* (19,2 *Ka*) y el evento *Lascaux*, 2 *Ka* después (Burdukiewicz 1986: 59; Sánchez-Goñi & d'Errico 2005); aunque ninguno llegó a provocar un claro incremento de la temperatura y la tendencia general puede considerarse glacial, llegando a despoblarse gran parte de centroeuropa debido al riguroso clima (Wolpoff 1999: 718; Burroughs 2005: 93 aunque véase: Musil 2000: 69; Willis *et al* 2000; Willis & Whittaker 2000; Willis & van Andel 2004). Desde hace 18 *Ka*, las condiciones climáticas comenzaron a mejorar, pero se mantuvieron las oscilaciones con eventos cálidos y húmedos y períodos fríos y áridos (Burdukiewicz 1986: 59; Straus 1995; Peyron *et al* 1998, 2005; Barbaza 1999; Comborieu Nebout *et al* 2009). Una de las causas de este calentamiento fue el funcionamiento de la corriente del Golfo, que favoreció el paso de calor de las latitudes tropicales hasta el norte de Europa, provocando un aumento de los recursos de flora disponibles (Barbaza 1999), aunque la biomasa de grandes mamíferos se reduciría (Delpech 2003), lo que produciría un "*greatly expanded dietary breath*" (Villotte *et al* 2010).

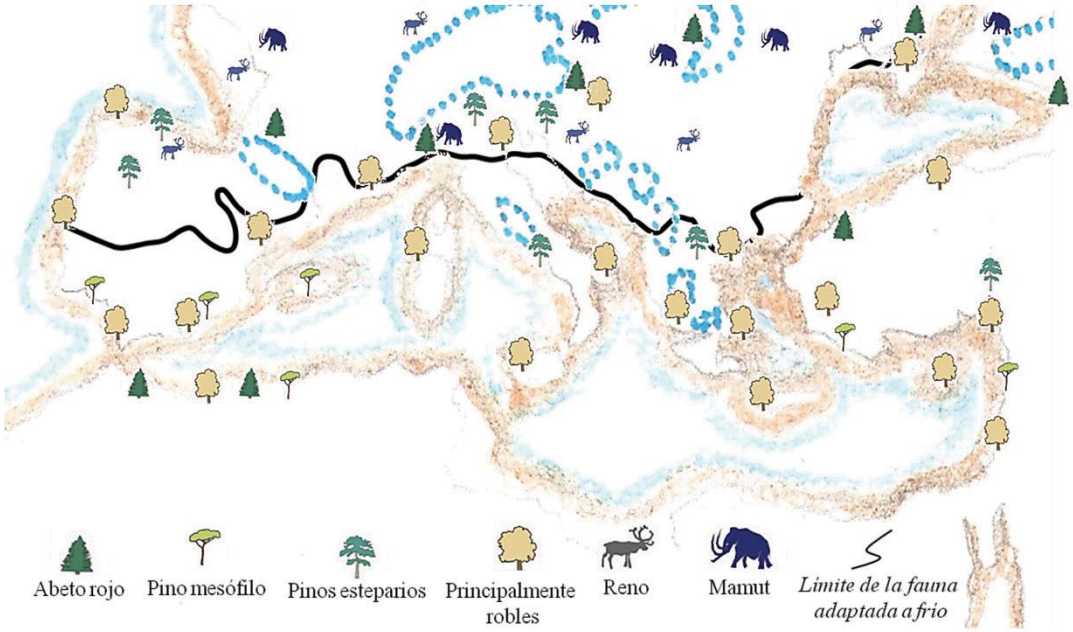


Figura 19. *Mapa de Europa en el LGM ~20 Ka. La línea azul discontinua indica la extensión de los hielos permanentes. Los bordes marrón y azul indican la línea de costa (Tattersall 1999). La línea negra delimita el límite de la fauna adaptada al frío. Fauna y flora más común (Finlayson & Carrion 2007).*

La tendencia al calentamiento se interrumpió abruptamente por tres fases de enfriamiento (Dryas primitivo, Dryas antiguo y Dryas reciente), que coinciden con avances de las capas de hielo (Berger 1990; Alley *et al* 1993; Strauss 1995; Lowe & Walker 1997: 339; Alley 2000; Björck *et al* 2002).

El Dryas primitivo (*Oldest Dryas*) tuvo lugar entre 18 y 15 *Ka,* aunque el inicio puede variar hasta 1 *Ka* y el final 0,5 *Ka* dependiendo de la zona (Alley *et al* 1993; Björck *et al* 2002; Sánchez-Goñi & d'Errico 2005; Comborieu Nebout *et al* 2009; Dormoy *et al* 2009). Alrededor de hace 15 *Ka*, los primeros signos de calentamiento y aumento de la humedad se hicieron notar (Lowe & Walker 1997: 343) en el interestadial *Angles-sur-l'Anglin* (15,7 *Ka*), y la oscilación *Pre-Bölling* (14,6-14 *Ka*). Las fluctuaciones continuaron en forma de microglaciaciones y microinterestadiales semi-anuales (Alley *et al* 1993; Sánchez-Goñi & d'Errico 2005; Dormoy *et al* 2009). Este calentamiento se detuvo nuevamente por el inicio del Dryas antiguo (*Older Dryas*). La datación es controvertida porque se supone que no duró más de 200 años, (14,2-14,1 *Ka*), aunque podría extenderse hasta hace 13,7 *Ka* (Alley *et al* 1993). Sería un pulso de frío y aridez muy rápido, que se constata por un avance de los glaciares en la zona norte, un descenso del nivel del mar y el desplazamiento de la tundra y de la línea de permafrost hacia zonas meridionales, aunque con marcadas diferencias regionales (Peyron *et al* 2005; Dormoy *et al* 2009). Tras este pico de frío tuvo lugar una fase de calentamiento cuyo máximo llega a tener temperaturas como las actuales, aunque mucho más húmedo (Björck *et al* 2002), derritiéndose grandes masas de hielo y aumentando así el nivel del mar. Es la oscilación Bølling, que duró también unos 200 años (13-12,8 *Ka*, Lowe & Walker 1997: 342-344). El Dryas reciente (*Younger Dryas*) es el último episodio de regreso al frío glacial del Würm (12,7-11,5 *Ka*, Alley *et al* 1993; 12,65-11,5 *Ka*, Björck *et al* 2002). Lo más sorprendente de este periodo es la rapidez con la que se retrocede a condiciones glaciales desde un clima muy parecido al actual. Se calcula que el cambio se produjo en unos 10 años (Lowe & Walker 1997) y se caracterizó por la extensión de la tundra hacia el sur (Burdukiewicz *in press*), el aumento de la nieve en las cordilleras y del polvo atmosférico procedente de los desiertos del interior de Asia, que provocó una mayor sequía en las regiones del interior del continente (Alley *et al* 1993; Björck *et al* 2002; Dormoy *et al* 2009; Burdukiewicz 2011). El final del Dryas reciente fue tan repentino como su inicio; en dos generaciones (40-50 años) se restableció la corriente del Golfo (oscilación Allerød ~11,8-11 *Ka*; Lowe & Walker 1997: 342), que dio paso de manera definitiva a la era postglacial: el Holoceno (Dansgaard *et*

al 1989; Alley *et al* 1993; Björck *et al* 2002), en el que la temperatura media de la tierra aumentó unos 7ºC (Alley *et al* 1993). El final del Dryas reciente y el inicio del Holoceno (con el primer estadio llamado pre-boreal) se vinculan con una nueva cultura, caracterizada principalmente por el cambio hacia una economía basada en la agricultura y la ganadería: el cultivo de la flora y la domesticación de la fauna (Ucko & Dimbledy 1969; Richerson *et al* 2001; Gupta 2004; Weisdorf 2005).

2.3.2. Los Neandertales

a. Origen

Los neandertales constituyen el grupo humano del Paleolítico mejor conocido y sin duda, el que más interés ha despertado, tanto por sus similitudes como por sus diferencias con los humanos modernos. La mayoría de los investigadores están de acuerdo en que serían los descendientes de *H. heidelbergensis* en Europa (Arsuaga *et al* 1993: 536; Gamble 2001: 203), siendo un grupo endémico de Europa Occidental (Hoffecker 2002) o del Próximo Oriente (Rae *et al* 2011)[12]. Su origen es muy controvertido debido a la aparición escalonada de sus características y a la variabilidad geográfica (Howell 1957; Smith 1984; Condemi 1989; Dean *et al* 1998; Hublin 1998: 306, 2009; Tattersall & Schwartz 2001: 176; Zilhão 2001: 9; Lewin 2005: 179; Rougier 2006: 51-67; Kuhn & Stiner 2006; Voisin 2006; Cela Conde & Ayala 2007: 274; Harvati 2007: 1719; Aguirre 2008: 234; Bruner & Manzi 2008; Dusseldorp 2009: 16; Herrera *et al* 2009; Endicott *et al* 2010; Rosas 2010; White & Pettitt 2011).

El primer especimen neandertal que se identificó y dio nombre al grupo, apareció en el valle alemán de Neander, cerca de Düsseldorf, en agosto de 1856[13]. Unos años después, William King (1864), anatomista irlandés, describió los restos alemanes, situándolos como el eslabón perdido entre los chimpancés y los humanos modernos, aunque con más semejanzas con los chimpancés (*cit. in*: Cela Conde & Ayala 2003: 407).

[12] Algunos autores consideran que en África también hubo neandertales, sobre todo en el norte, en la costa Mediterránea, donde los contactos podrían haber ocurrido recurrentemente (Aguirre 2008: 257; Ferentinos *et al in press*). Ennouchi (1962a,b, 1963, 1965, 1969a,b) consideró que los individuos de Jebel Irhoud pertenecerían al taxón *Homo sapiens neanderthalensis*. Esta atribución sugiere que habría características compartidas entre ambos grupos. Aguirre propone que los cráneos 1 y 2 de Jebel Irhoud no serían neandertales propiamente, sino el resultado del mestizaje con neandertales europeos o "con algún individuo similar a Kabwe" (Aguirre 2008: 257). Las principales diferencias entre los neandertales europeos y sus contemporáneos de otras zonas se centran en su mayor prognatismo mediofacial y en algunas características de la región masto-occipital (Trinkaus & Smith 1985: 326).

[13] Ya en 1830, en la cueva de Engis (Bélgica), y en 1848, en Gibraltar, se habían encontrado restos que más tarde se incluirían en el mismo grupo (Klein 1989: 264; Trinkaus & Shipman 1993: 89).

King fue el creador de la nueva especie: *Homo neanderthalensis* (Stringer & Gamble 1993: 13; *Figura 20*) aunque no todos aceptaron que fuera una especie extinta (Delisle 2006: 20). *El Origen de las especies*, publicado en 1856, aun era muy reciente y Darwin, pese a que debía tener noticia de los restos fósiles, no los menciona hasta 1871, cuando publica *The Descent of Man*. Incluso Dubois, que describió los fósiles de *Pithecanthropus erectus* en 1884, no incluyó a los neandertales como comparación, ya que los consideraba humanos actuales patológicos (Trinkaus & Shipman 1993: 137-151). A finales de los años 80 del siglo XIX apareció la primera monografía, basada en los restos belgas de Šipka, clasificándolos como *Homo primigenius*, nombre dado a los neandertales en Alemania (Trinkaus & Shipman 1993: 123; Jordan 1999: 21) y se hizo la primera descripción sistemática de su anatomía, basada en Spy (Bahn 2006: 10; Trinkaus & Shipman 1983: 123-128), lo que supuso el reconocimiento general del grupo (Carbonell *et al* 2007: 514). Desde entonces se han propuesto hasta 34 especies distintas y 6 géneros para clasificar a los neandertales (Cela Conde & Ayala 2003: 408).

***Figura 20**. Primera reconstrucción de un neandertal basada en: Hermann Schaaffhausen 1888 (Stringer & Gamble 2010: 37).*

En el año 1908 se descubrieron dos de los fósiles más famosos: Le Moustier y el "viejo" de la Chapelle-aux-Saints. Marcellin de Boule, que trabajaba en el Museo Nacional de Historia Natural de París, recibió los restos de La Chapelle y, junto con los de Spy y los recientemente descubiertos en La Ferrassie por Peyrony, Capitan y Monsieur Raveau en 1909-10 y reconstruyó la imagen quizás más famosa de los neandertales: semi erecto, encorvado, peludo, bruto y con los pies grandes, como los primates (Trinkaus & Shipman 1993: 190; Stringer & Gamble 1993: 16, 25; Sommer 2006). Los fraudes de *Eanthropus dawsoni* (Tattersall 1995: 49) o el caso "Moulin Quignon" (Trinkaus & Shipman 1993: 92), colaboraron con la idea de que, el ancestro de las poblaciones actuales debería ser mucho más moderno.

Gran parte de la historia de los neandertales se ha centrado en su papel respecto a los humanos modernos como rama paralela de la evolución (Howell 1952, 1957: 337; Vallois 1958; Stringer 1974, 1985, 1992a,b, 2002; Vandermeersh 1981, 1985, 1997; Stringer *et al* 1984; Jones & Rouhani 1986; Cann *et al* 1987; Stringer & Andrews 1988; Braüer 1989; Hublin 1989, 2007; Tattersall 1992, 1999, 2006; Braüer & Stringer 1997; Krings *et al* 1997, 1999, 2000; Klein 1999; Tattersall & Schwartz 1999; Ovchinnikov *et al* 2000; Caramelli *et al* 2003; Mellars 2004a, 2006; Green *et al* 2006) o parte de la evolución multiregional (Smith 1918; Hrdlička 1927; Weidenreich 1947; Coon 1957, 1962; Brace 1964, 1968, 1995, 1997; Brose & Wolpoff 1971; Smith 1976, 1982, 1991; Jelinek 1980; Thorne & Wolpoff 1981, 1992; Wolpoff *et al* 1988, 2000, 2001, 2004; Wolpoff 1989, 1998, 1999; Frayer *et al* 1993; Wolpoff & Caspari 1997: 28-44; Frayer 1997; Eswaran 2002; Currat & Excoffier 2004; Weaver & Roseman 2005a; Smith *et al* 2005; Zilhão 2006b, 2006c; Aguirre 2008; Green *et al* 2010; Yotova *et al* 2011); aunque las posturas se han ido acercando en los últimos años (Churchill & Smith 2000; Harvati *et al* 2004; Ahern *et al* 2005) derivando en estudios sobre su biología y variabilidad, más que en su filogenia y taxonomía.

Los últimos neandertales aparecen asociados a la zona del *mid-latitudinal belt* y sus refugios (Zilhão 1997, 2001, 2006a; Smith *et al* 1999; Finlayson *et al* 2000; Finlayson 2004: 154, 2008; Barroso & de Lumley 2006; Sepulchre *et al* 2007; Walker *et al* 2008; Semal *et al* 2009; Slimak *et al* 2011), quizás como consecuencia de la retracción asociada a dos momentos de estrés ambiental: uno en el H5 (~48 *Ka*: Finlayson & Carrión 2007; Müller *et al* 2011) y otro en el H4 (~40 *Ka;* Zilhão 2006c; Fedele *et al* 2008), ambos asociados a climas muy fríos y áridos (Müller *et al* 2011) que

habrían favorecido la fragmentación de las poblaciones (Lalueza Fox *et al* 2006; Fabre *et al* 2009 *vs* Krings *et al* 2000).

b. Morfología

Uno de los problemas a la hora de realizar una descripción de sus características morfológicas es que muchas de ellas aparecieron ya en el Pleistoceno Medio, con un alto grado de polimorfismo al inicio del linaje (Vandermeersch 1985: 309; Vandermeersch & Garralda 2011), mientras que otras lo hicieron progresivamente (Weaver 2010). Según Vandermeersh (1985: 307), las apomorfías de los neandertales serían tan sólo cuatro y estarían relacionadas con el cráneo:

1) *Gran capacidad craneal, con una bóveda grande y ancha, pero baja*. La media del volumen craneal es de 1.500 *cc* (1.305-1.689 *cc,* Holloway 1985: 319-324 presentando la máxima Amud 1 -1.740 *cc*- Jordan 1999: 51). Boule & Anthony (1911) indicaron que el *sulcus lunatus* estaría situado anteriormente en los neandertales; sin embargo, las áreas de Broca y Wernicke están dispuestas igual que en los AMH y muestran claras asimetrías cerebrales (Holloway 1981; Holloway 1985). La forma craneal también es distintiva: vista de perfil es larga y baja, al contrario que los AMH. Comparada con los homínidos anteriores se aprecia un cierta verticalización del frontal pese a que se les describe, por comparación con los AMH, con “frente huidiza”.

2) *Arquitectura peculiar del occipital*. El *torus occipitalis*, o *chignon*, es similar al de los *H. erectus* asiáticos, aunque en estos, el alargamiento es angulado y en los neandertales es redondeado. Está dividido en dos mitades por la fosa supra iniaca mediante una elongación transversa (Hublin 1978, 1980).

3) *Morfología distintiva de la zona del temporal, especialmente la altura y grosor del arco zigomático*. Las apófisis mastoides están poco desarrolladas y la cresta petro-timpánica no contacta con el proceso mastoideo (Wolpoff 1999).

4) *Arquitectura facial*. Las órbitas son grandes y redondeadas y la arquitectura facial presenta características distintivas (Rak 1986: 163 *vs* Rae *et al* 2011). Algunos investigadores explican la morfología mediofacial y nasal desde una perspectiva funcional: la apertura nasal ancha habría calentado el aire inhalado antes de su llegada a los pulmones (*refs. en*: Stringer & Gamble 1993); sin embargo esta asociación parece débil, siendo

más plausible la necesidad de humidificar el aire o por la regulación térmica debido a una vida muy activa (Franciscus & Trinkaus, 1988; Czarnetzki 1995; Franciscus 2003; Holton y Franciscus 2008; Noback *et al* 2011; Rae *et al* 2011). El prognatismo mediofacial, la pneumatización de los pómulos y el gran tamaño del foramen infraorbitario sí que podrían relacionarse con adaptaciones al frío, para aumentar la irrigación (Holton & Franciscus 2008, aunque ver: Rae *et al* 2011). Las explicaciones biomecánicas, se han basado primordialmente en relaciones funcionales de la mandíbula y la dentición con cargas de estrés muy altas; por ejemplo, por su uso como herramienta (Brace 1964; Heim 1976; Rak 1986; Trinkaus 1987; Demes 1987). En este sentido, Holton & Franciscus (2008) han mostrado una correlación significativa entre la apertura nasal y la anchura bicanina, que se explica por la dentición anterior grande; aunque, como recuerdan Rae *et al* (2011), correlación no significa causalidad y el modelo biomecánico de los neandertales sugiere que no habrían tenido una potencia masticatoria especialmente grande (O'Connor *et al* 2005). El torus supraorbitario, que también se ha considerado (en éste y otros homínidos) una respuesta a un estrés biomecánico intermitente (Russell 1985), no parece muy convincente (Stinger & Gamble 1993; Hublin 1998; Finlayson 2004: 83; Weaver *et al* 2007; Weaver 2010) apareciendo pronto en la ontogenia (Rak *et al* 1994). Recientemente, Rae *et al* (2011) han propuesto que no habría diferencias significativas en los senos frontales y maxilares entre neandertales y AMH, una vez modelizados respecto a su cráneo, concluyendo que la arquitectura facial de ambas poblaciones sería similar y por lo tanto, un rasgo heredado de las poblaciones ancestrales.

Muchas de las características de este grupo han sido explicadas en base a adaptaciones ambientales en medios rigurosos (siguiendo las reglas biogeográficas de Bergmann y Allen para la conservación del calor corporal y protección del frío; Howell 1952; 1957: 337; Coon 1957, 1962; *p. ej.* las proporciones de las extremidades y la robustez general; Trinkaus 1981; Ruff 1994; Holliday 1995; Churchill 1998). Incluso el gran volumen cefálico de los neandertales podría no ser más que otra de estas adaptaciones, ya que hoy en día las mayores capacidades craneales se dan en individuos de latitudes altas (Holloway 1985: 321 aunque ver: Jordan 1999: 51). Sin embargo, su asociación con ambientes fríos comenzó a cuestionarse ya en los años 70 y 80 del siglo XX (Howell 1965; Laville 1973; Marquet 1988: 105; Condemi 1998). Aunque se conocen yacimientos en latitudes medias en el OIS 6 (*p. ej.* Acheheim, Ariendorf 2 ó La Cotte St-Brelade), la agrupación de éstos con condiciones glaciales no está clara (Kubiak 1988: 92; Hublin 1998: 305). La presencia en el Próximo Oriente

ha intentado explicarse como respuesta a la presión de un ambiente frío en Europa (Vandermeersh & Bar-Yosef 1988; Klein 1989: 284; Rak 1993; Bar-Yosef 1998a,b; Tchernov 1998: 77-90; Condemi 1992). Siguiendo esta teoría, algunos autores consideran que las poblaciones de neandertales y *H. sapiens* no habrían llegado a encontrarse, ya que habría existido "vicarismo ecogeográfico". El modelo asume la alternancia entre ambos grupos, con una distribución geográfica excluyente. La presencia de AMH en Próximo Oriente hace ~100 *Ka,* en los yacimientos de Qafzeh y Skhûl, podría ser una expansión norteña fracasada (Shea 2003a,b; Finlayson & Carrion 2007), quizás como consecuencia del aumento de la aridez en África. Esta teoría encaja bien con la idea de oleadas móviles y semi-continuas de las poblaciones (Templenton 1999; Finlayson 2004: 7; Finlayson & Carrión 2007). Según el modelo migratorio, ambos grupos humanos habrían seguido el desplazamiento de fauna hacia el norte o el sur de Europa en función de los cambios climáticos (Tchernov 1988, 1992a,b, 1998). Como *vicarios* sería extraño que ambas poblaciones se hubieran encontrado en algún momento y lugar a la vez. Los estudios de los hábitats preferenciales y rangos de tolerancia climática de los neandertales (Davies & Gollop 2003: 131-146) y su asociación a zonas de refugio en los picos de máximo frío (Willis & Whittaker 2000; Willis *et al* 2000; Stewart & Líster 2001; Finlayson 2004; Willis & van Andel 2004; Finlayson *et al* 2006; Finalynson & Carrion 2007; Sepulchre *et al* 2007; Golovanova *et al* 2010) apoyan la teoría del vicarismo entre neandertales y humanos modernos. Las migraciones hacia el norte sólo se habrían dado en eventos cálidos (Finlayson 2004; Müller *et al* 2011), quedando los neandertales asociados a ambientes templados y zonas de hábitat heterogéneo[14]. Así, algunas de las características morfológicas de los neandertales podrían estar relacionadas con el tipo de actividades que realizaban más que con el clima, como por ejemplo la hipertrófia muscular (Trinkaus 1981, 1983a,b) o la espalda ancha (Trinkaus 2005). La morfología de la pelvis (Rak & Arensburg 1987; Rak 1990), la longitud de la tibia respecto al femur (Porter 1999: 65-66) y la morfología del calcáneo (Raichlen *et al* 2011) corroboran una distinción en estos elementos respecto a los humanos modernos, que podría estar relacionada con la locomoción y estrategias de movilidad. Parece ser que los neandertales

[14] Recientemente, Slimak *et al* (2011) han publicado la presencia de neandertales en Rusia, cerca del círculo polar, hace ~28,5*Ka* (31-34 *Ka* Cal). Aunque es cierto que hoy en día estas latitudes se asocian a un clima muy riguroso, la conformación de los casquetes polares en la zona occidental europea llegó a latitudes más bajas que en el área continental del este de Europa, sugiriendo que la continuidad de los neandertales en las zonas del suroeste (Zilhão 2006a, Finlayson & Carrion 2007) podría haber ocurrido también en el noreste (*vs* Golovanova *et al* 2010; Balter 2011; Pinhasi *et al* 2011).

estarían especializados en la explotación de terrenos irregulares en paisajes intermedios y mixtos (Brues 1959; Trinkaus & Smith 1985: 331; Finlayson 2004: 84; Weaver & Steudal-Numbers 2005; Stewart 2005).

En lo referente al aparato mastiocatorio, algunos neandertales presentan caracteres derivados o "modernos" (Radovcic 1985: 310). En general, las mandíbulas carecen de mentón, aunque en algunos individuos se aprecia una prominencia mentoniana "incipiente" (Wolpoff 1999: 684-690; Quam *et al* 2011). Según Lieberman & McCarthy (1999) la ausencia de barbilla es el resultado de la reducción ontogénica temprana del tamaño del hueso esfenoides. Destaca igualmente la presencia de espacio retromolar entre el M3 y el inicio de la rama mandibular (Spencer & Demes 1993; Franciscus & Trinkaus 1995) y la morfología particular de la parte superior de la rama (proceso coronoide, proceso condilar y la muesca o depresión entre ellos; Rak *et al* 2002).

La morfología de la dentición ha sido desigualmente tratada. Mientras que el tamaño, el taurodontismo (Kupczik & Hublin 2010) y la distinción de los incisivos centrales maxilares han sido objeto de múltiples estudios, la variabilidad en forma y complejidad en el Pleistoceno Superior sólo ha tomado impulso en la última década (Patte 1959; Smith 1976; Smith 1977a,b, 1978; Smith 1989; Zubov 1992a,b; Crummett 1994; Stefan & Trinkaus 1998a,b; Tillier *et al* 1998; Bailey and Turner 1999; Tattersall & Schwartz 1999; Bailey 2000b, 2001, 2002a,b, 2004a,b, 2006a,b; Bailey & Linch 2005; Souday 2007; Martinón-Torres *et al* 2007; Gómez-Robles *et al* 2008; Gómez-Robles 2010). Los dientes de los neandertales son, en general, grandes; no especialmente la dentición postcanina (Boule & Vallois 1957 Klein 1989: 273), pero sí los incisivos y caninos (Brace 1964), que presentan además, un desgaste mucho mayor que los premolares y molares (Keith 1913; Trinkaus 1983a; Weaver 2010).

Bailey (2002a,b, 2004a,b, 2006a) observó que el 91,7% de los neandertales presentan incisivos en pala, lo que ya fue destacado en la serie de Krapina por Gorjanovic-Kramberger (1906; *cit. in:* Bailey 2006a; Crummett 1994), el 100% presenta tuberculos dentales y el 95,8% convexidad labial. Pese a que sólo un 4,3% presentan doble pala, el dato es significativo puesto que es un carácter ausente en poblaciones afroasiáticas y europeas. En el I^2 la frecuencia de dentición en pala aumenta al 100%; aunque este carácter es muy común también en los caninos (95%) no es taxonómicamnete relevante, presentando otras poblaciones porcentajes más elevados. Más definitorios son la ausencia de doble pala y los bajos porcentajes de cresta distal accesoria (tanto

mandibular como maxilar), unida a la alta proporción de cresta mesial (42,9%). Los tuberculos linguales también son típicos de los neandertales (84%). La dentición anterior mandibular es sin embargo, mucho menos diagnóstica que la maxilar (Bailey 2006a). Las diferencias en las frecuencias de estos caracteres dentales se han asociado históricamente con hábitos alimenticios y/o paramasticatorios. Por ejemplo, el biselado (*bevelling*) e inclinación posterior (*posterior tipping*) (Ungar *et al* 1997), la forma en pala (Hrdlička 1920) y el alto grado de desgaste (oclusal e interproximal) de la dentición anterior suele asociarse a usos culturales, como tercera mano (Siffre 1923; Coon 1962; Brace 1964; Howells 1975; Puech 1979; Trinkaus 1983a; Rak 1986; Demes 1987; Ungar *et al* 1997).

Según las descripciones de Bailey (2002a,b, 2004 a,b, 2006 a,b), Martinón-Torres (2006 *cit in:* Gómez-Robles 2010), Gómez-Robles *et al* (2008) y Gómez-Robles (2010), el P^3 de los neandertales presenta con mayor frecuencia que en los AMH crestas (mesial y distal; 63,2%) y cúspides accesorias (66,7%) y en el P_3 y P_4, cresta transversa (93,5%), siendo la cresta bucal del P^4 bifurcada (70%). El P^4 no sería muy informativo al ser similar en *H. heidelbergensis*, neandertales (Bérmúdez de Castro *et al* 1999b), y en los AMH (Gómez-Robles 2010), aunque tanto el P_3 (Gómez-Robles *et al* 2008) como el P_4 (Martinón-Torres 2006 *cit in:* Gómez-Robles 2010) presentarían una compresión central de las cúspides. Destaca la presencia de surco mesiolingual en el P_4 (8%; ausente en el resto de poblaciones, aunque la muestra de comparación no superaba los 12 individuos). Los tres molares maxilares muestran una mayor proporción del patrón oclusal de 5 cúspides que los AMH (M_1=63,6%; M_2=68,2%; M_3=35,3%), con presencia de cúspides accesorias (M_1=40%; M_2=100%; M_3=70%) y en ocasiones, cúspide de Carabelli (M_1=63,6%; M_2=50%) ligeramente comprimida hacia el interior (Bailey 2004a; Quam *et al* 2009). Ni el M_2, ni el M_3 presentan patrones de 4 cúspides y no es raro que tengan 6ª (50% en ambos molares) o 7ª (M_2=20%; M_3=40%). Tanto el M_1 (93,5%), como el M_2 (96,2%) o el M_3 (93,3%) muestran la cresta del trigónido medio (Bailey 2002a; Martinón-Torres 2006 *cit. in:* Gómez-Robles 2010; Gómez-Robles 2010) y también cresta distal (M_2=13,8%; M_3=10,5%). Destaca la ausencia o baja frecuencia, de *deflecting wrinkle* (M_1=3,8%; M_2=0%; M_3=6,7%), junto con la presencia de fóvea anterior (frecuencias superiores al 88,5%), siendo éste un carácter distintivo respecto a los AMH en el M_2 (88,5%) y M_3 (92,9%). A pesar de las diferencias en las frecuencias de los caracteres discretos entre neandertales y humanos modernos, no siempre es fácil adscribir un diente a uno u otro grupo (Gambier *et al* 2004), aunque en conjunto y sobre todo

si se dispone de más de una pieza dental, los dientes pueden ser muy informativos, alcanzando un porcentaje de clasificación correcta del 83%, similar a los valores conseguidos en las adscripciones sexuales mediante pelvis (Bailey 2006a).

c. Cultura y Tecnología

Los neandertales se asocian con el Paleolítico Medio (aunque ver: Gamble 1986; Debénath & Dibble 1994; Tuffreau & Antoine 1995; Clark & Willermet 1997; Carbonell *et al* 2007: 517), la industria musteriense (aunque se ha encontrado también asociada a AMH -Valladas *et al* 1988; Marks 1990: 56-80; Vermeersch *et al* 1998; Shea 2003a) y la técnica levallois (Bordes 1953, 1972, 1980, 1981), que consiste en preparar el núcleo para producir una superficie plana que permita la extracción de lascas seriadas. La idea es jerarquizar las superficies aumentando la precisión mediante el control de la morfología y el tamaño de las herramientas.

Aunque el musteriense es muy variable, presentando importantes diferencias regionales (Dibble & Mellars 1992; Roebrooks 2008), suele dividirse en 4 grandes variantes (Bordes 1953, 1972, 1981; Rolland 1981; Reynolds 1990: 262-275; Rolland & Dibble 1990; Dibble & Rolland 1992): 1) El charentiense (Mellars 1992b: 32-43), que se divide en dos facies: a) Tipo Quina (Turq 1989) asociado a ambientes fríos (Laville 1973; Rolland & Dibble 1990) y b) La Ferrassie (Gamble 2001: 250); 2) el Musteriense Típico (Mellars 1996); 3) el Musteriense de Denticulados (Mellars 1996) y 4) el Musteriense de Tradición Achelense (dividido en A y B) (Bordes 1955; Soressi 2002, 2004; Ruebens 2007). Las diferentes facies se basan principalmente en los porcentajes acumulados de los tipos de herramientas, especialmente de raederas (*Figura 21*) y en la presencia de la técnica levallois.

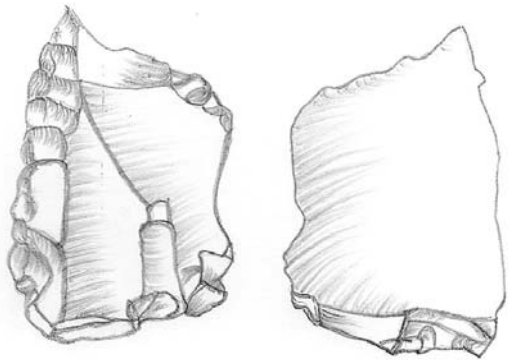


***Figura 21**. Raedera sobre lasca levallois. Basada en Ríos-Garaizar (2010).*

Esta variabilidad tecnológica ha sido explicada de distintas maneras, incluyendo: 1) "tribus" diferentes (Bordes 1953, 1972, 1981); 2) actividades especializadas en distintos campamentos (Binford & Binford 1966; Freeman 1966; aunque la asociación forma función es muy débil; véase: Keeley 1980; Kuhn 1998: 217; Delson *et al* 2000: 491 y 494; Calvo Trias 2002: 46; Márquez Mora 2004: 300-311; Hardy *et al* 2008); 3) secuencias cronológicas (Mellars 1969, 1973, 1986, 1992b, 1996), considerando la variabilidad como "culturas" (Mellars 1996: 355) o "tradiciones" (Turq 1989, 1992a,b), que no serían coetáneas (*vs* Bordes 1953, 1972, 1981), sino una evolución interna (Kuhn 1995) y 4) necesidades específicas según el clima (Laville 1973: 325; Lenoir 1974; Jelinek 1982), de forma que en los ambientes fríos (y especialmente secos), los artículos de primera necesidad habrían impuesto la localización de los campamentos, relegando la disponibilidad de materia prima a un segundo plano, determinando el tipo de herramientas realizadas en cada yacimiento según la intensidad de la reducción (Delpech 1976; Rolland 1981: 33-34, 1996: 129-145; Dennell 1983; Dibble 1984, 1987, 1988; Turq 1989; Rolland & Dibble 1990; Dibble & Rolland 1992; Ronen 1992; Foley & Lahr 1997; McBrearty & Brooks 2000). Así, el incremento de la distancia entre el yacimiento y la fuente de materia prima, sería proporcional a un descenso de las temperaturas, encontrando que en periodos fríos éstas son mayores (Delpech 1976; Denell 1983). Sin embargo, parece que esta premisa no siempre se cumple. En centro Europa se han encontrado desplazamientos de más de 250 *Km* (Roebroeks *et al* 1988; Féblot-Augustins 1993; Slimak & Giraud 2007), incluso en periodos interestadiales (Kulna 11; Valoch 1988); al oeste del continente, por el contrario, la materia prima suele estar disponible localmente en un radio de 5-6 *Km*, independientemente del tipo de clima (Gamble 2001: 251), como demuestran los resultados de Mellars (1996), siendo raros (5-20%) los que superan los 20 *Km* (Féblot-Augustins 1993: 214-215), que generalmente son piezas acabadas que formarían parte de su "kit personal" (Turq 1990; Kuhn 1995: 23-24).

Hacia el final del OIS 3 aparecen en Europa algunas industrias de transición (ver discusión en: Kuhn 2003: 61-69; Strauss 2005), como el chatelperroniense en Francia, el uluzziense en Italia y el szeletiense en centroeuropa (ver complejos de Europa del este en: Chabai 2003: 71-86). El descubrimiento de dos yacimientos chatelperronienses con fósiles claramente neandertales (St Césaire y Arcy-sûr-Cure), datados en ~35-37 *Ka* (Lévêque & Vandermeersch 1980; Hublin *et al* 1996, aunque podrían ser más antiguos, superando los 40 *Ka*; Zilhão *com*. *pers.*), generó un

intenso debate sobre los autores y el origen de estas industrias (Bordes 1981; *cit. in:* Zilhão 2001: 8; Pettit 1996; Bar-Yosef 1998b; Djindjian *et al* 2003; Bar-Yosef & Bordes 2010).

El chatelperroniense se encuentra en Francia y en la cornisa cantábrica ibérica (*Figura 22*), desde Grotte du Renne (en Arcy-sur-Cure) hasta el Pendo y Cueva Morin, en Cantabria (Strauss 1992: 73). El nombre de la industria proviene del yacimiento de Grotte des Fées à Châtelperron (Allier). La primera descripción la realizó H. Breuil en 1906, considerándolo el primer estadio del auriñaciense o del perigordiense regional (Peyrony 1933). Según Breuil, muestra más afinidades con el musteriense que con el auriñaciense, pese a presentar características propias del Paleolítico Superior, como el trabajo de hueso, arpones y astas, cuentas, ocre y colgantes (Harrold 1989; Zilhão 2001). Sus características principales son: la presencia de puntas o cuchillos de dorso curvo, el énfasis en la producción de láminas y el pequeño tamaño de sus conjuntos (Churchill & Smith 2000). Aceptada su asociación con los neandertales (véanse: Lévêque & Vandermeersch 1980; Gambier 1990/91; Wolpoff 1999; Churchill & Smith 2000; Bar-Yosef & Bordes 2010; Caron *et al* 2011), el debate derivó hacia su origen: 1) como consecuencia del contacto con humanos modernos (Hublin *et al* 1996; Mellars 1999, 2005; Gravina *et al* 2005; Mellars *et al* 2007a; Mellars & Gravina 2008) o 2) como evolución independiente (Bahn 1998; d'Errico *et al* 1998; Zilhão & d'Errico 1999; Zilhão 2001, 2006a, 2006b, 2007, 2011; Bordes 2006; Vanhaeren & d'Errico 2006; Zilhão *et al* 2006, 2008), quizás desde el musteriense de denticulados (Harrold 1989) o desde el MTA B (Churchill & Smith 2000). La ausencia de industrias de transición en el sur de la Península Ibérica sugiere que la transición no habría sido lenta sino drástica, en unos 3 *Ka* (Zilhão 2006c). Además, la teoría de la asimilación/aculturación, igual que la de la hibridación y parcialmente la de la competencia, implica necesariamente que ambas poblaciones se encontrasen. El nivel de detalle para saber si habría ocurrido o no, dista de alcanzarse con los rangos de error de las cronologías actuales (Zilhão 2001; Finlayson 2009).

La explicación del las industrias de transición y en concreto del chatelperroniense como evolución interna incluye, tanto la idea de un proceso lento de cambio (Kozlówski 1990: 435; Marks 1990: 74; Simek & Price 1990: 257; Straus 1990: 276; Barham 1998; d'Errico & Nowell 2000; Zilhão 2001: 54, 2011; Bar-Yosef 2002: 383; Zilhão *et al* 2006), como una respuesta a un ambiente deteriorado, que habría provocado el aumento de la innovación (Fedele *et al* 2008), siendo una respuesta adaptativa ante

el estrés climático "*which appear to reflect a new world conception*" (Farizy 1990: 324). Esta presión ambiental podría haberse incrementado por la presencia de los humanos modernos (Marquet 1988), asociando la industria con fauna representativa de ambientes fríos y abiertos (renos, caballos, bóvidos y rinocerontes lanudos; Backer 1994), en la que la competencia con los AMH habría obligado a los neandertales a refugiarse en zonas más desfavorecidas, como Charente (caso de Saint Césaire) o al sur, como Lot-et-Garonne. Otros autores han considerado que el medio de St. Césaire habría sido templado (Mellars 1996), caracterizado por bosques de abedules (Leroyer & Leroi-Gourhan 1993) con fauna típica de climas fríos (como los zorros árticos), pero también otra característica de ambientes boscosos y de corredor (como los zorros rojos o los lobos) (Lavaud-Girard 1987 *cit. in*: Backer 1994). Si la hipótesis de Marquet (1988) fuera correcta, o si la nueva tecnología derivara de la aculturación, debería verse algún cambio respecto al musteriense en el tipo de dieta. Farizy (1990: 324) consideró que no existía tal cambio respecto a los neandertales, ya que los animales cazados parecen ser similares. Los análisis de microestriación indican la explotación de recursos similares a los de los neandertales y diferentes de los de los humanos modernos (Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 2003; El-Zaatari 2007; Pinilla *et al* 2008; El-Zaatari *et al* 2011). Tan sólo los estudios de Balter & Simon (2006) apuntan hacia un cambio respecto al musteriense, al incluir St. Césaire un 30% de recursos acuáticos[15].

***Figura 22**. Distribución de las industrias de transición; el chatelperroniense está englobado en la elipse (imagen de Bar-Yosef & Bordes 2010).*

[15] Aunque la ausencia de éstos en los neandertales tampoco está clara.

El uluzziense (33 *Ka*) se distribuye en la zona de Uluzzo Bay (*Figura 22*), cerca de Lecce, al sur de Italia (Bietti 1997). El yacimiento en el que se encontraron por primera vez, Cave Cavallo, incluye dos dientes posiblemente humanos: uno considerado moderno y otro arcaico, lo que arroja más dudas que soluciones sobre los autores de la industria (Bietti 1997: 136). El uluzziense muestra similitudes con el chatelperroniense por su contenido de puntas/cuchillos de dorso en forma de media luna (Churchill & Smith 2000), pero las secuencias de reducción son típicas del Paleolítico Medio, con muchas lascas, plataformas bipolares, uso variable de la técnica levallois (Harrold 1989), baja incidencia de puntas laminares y muy pocos buriles, destacando el uso de materia prima local (Palma di Cesnola *cit. in*: Bietti 1997: 147).

El szeletiense (Allsworth-Jones 1986,1990: 160-242; Zilhão 2009) es la industria transicional de centro Europa (*Figura 22*). Recibe su nombre de la Cueva Szeleta, en las montañas Bükk, al noreste de Hungría. Contiene puntas de hojas bifaciales y puntas en hueso con formas musterienses, aunque similares a las Solutrenses, lo que llevó a denominarla inicialmente *"el prae-solutréen"* (Allsworth-Jones 1990: 161). La descripción clásica de esta tecnología es de Prosek, que consideró que "*Le szélétien s'est formé directement du Mustérien du Bassin Karpathique sous l'influence de l'Aurignacien*" (*cit. in*: Allsworth-Jones 1990: 161). Esta idea llevaría implícito el concepto de aculturación en la transición del Paleolítico Medio al Superior, que se ha propuesto para el chatelperroniense en el oeste de Europa (Hublin *et al* 1996). Kozlówski (2000), siguiendo las descripciones de los estratos de Kulna de Valoch (1988), considera que podría derivar de una evolución local del micoquiense. El szeletiense incluye una variante, de época y geografía similar: el bohuniciense o szeletiense de Moravia (Allsworth-Jones 1990: 163; Svoboda 2003: 123-131), que no parece derivar de una evolución local, sino que sería importado.

d. La subsistencia en el Paleolítico Medio

> "…(the structure of the jaw) *points to a dentition more employed for biting than chewing, and implies a vegetarian rather than carnivorous diet*".
>
> (Boule 1923: 212)

Las primeras referencias a la dieta de los neandertales surgieron del análisis de la dentición, mejor adaptada "*to bite than chewing*", sugiriendo un mayor aporte de vegetales (Boule 1923). En 1952 Howell propuso que

habrían tenido una economía eminentemente recolectora, cazando esporádicamente grandes herbívoros y constriñendo su área de actuación a zonas con altas densidades de plantas, frutos y bayas. Sin embargo, como ya hemos comentado, la visión general asociaba a los neandertales con ambientes fríos, por lo que se rechazó la idea de Howell (1952) y se consideró que habrían dependido básicamente de la caza de grandes ungulados (Nougier 1954; Weckler 1954; Brues 1959; Geist 1978). Una de sus características distintivas (aunque presente también en *H. heidelbergensis*) es el taurodontismo, que podría estar relacionado funcionalmente con tasas de desgaste oclusal muy grandes, que permitirían prolongar la vida útil del diente (Hillson 1996). El aumento de la frecuencia de dientes taurodontes entre los neandertales habría sido seleccionado positivamente si se dieran tasas altas de macrodesgaste causadas, al menos en la dentición postcanina, por dietas abrasivas. De hecho, la estructura piramidal de las raíces dentales en individuos asociados al consumo de vegetales (como Kebara 2 o St. Césaire) sería consistente con esta adaptación alimentaria (Kupczik & Hublin 2010). En comparación, las poblaciones actuales presentan una reducción de la longitud de la arcada dental (Rak 1986; Spencer & Demes 1993; Franciscus & Trinkaus 1995), resultado de una disminución de la longitud mesiodistal de la dentición postcanina (Rak 1986; Spencer & Demes 1993; Franciscus & Trinkaus 1995). Además, los molares de los neandertales quedan situados de forma que se favorece el aumento de la fuerza masticatoria, generando una mayor eficiencia en dietas muy abrasivas. El estudio de Kupczik & Hublin (2010) propone una migración de las fuerzas masticatorias hacia la adición del M2 al M1 (*vs* O'Connor *et al* 2005).

Las condiciones glaciales habrían provocado un incremento de la tasa metabólica basal (Sorensen & Leonard 2001; Steegmean *et al* 2002; Aiello & Wheeler 2003 *vs* White 2006) y una disminución de la biomasa en latitudes altas (Geist 1978) que se habría visto compensada por la caza a gran escala, como proponen los estudios de robustez postcraneal, inserciones musculares y traumatismos (Trinkaus 1981, 1983b,c; Berger & Trinkaus 1995 aunque ver: Bridges 1995). Las estimaciones metabólicas y los requerimientos de ingesta calórica al día (~4000/6000 *Kcal/día* para los hombres y 3000/5000 *Kcal/día* para las mujeres; Sorensen & Leonard 2001; Steegmean *et al* 2002; Aiello & Wheeler 2003) se encuentran muy por encima de los de poblaciones cazadoras modernas como los Inuit, aunque entran dentro del rango de variabilidad actual, pero no debido al medio, sino a la actividad (atletas y granjeros). Éstas necesidades podrían

incluso ser mayores, si los neandertales no hubieran dispuesto de métodos culturales que contribuyesen a un aislamiento del clima. Sin embargo, aunque no se hayan encontrado restos de ropa, parece que sí habrían controlado el fuego (Roebroeks & Villa 2011) y existen diversos métodos que no dejan registro (Harris 2004: 234) y adaptaciones fisiológicas (Brooke 1972 *cit. in:* Ulijaszek & Strickland 1993: 141; Trinkaus 1981: 208-213) que permitirían mantener requerimientos "normales" en condiciones extremas (Steegmann *et al* 2002). Recientemente, Froehle & Churchill (2009) han propuesto que estas variaciones deberían detectarse mediante el estudio del DNA. Dusseldorp (2009: 149) indica que el aumento del rango de movilidad (Harris 2004: 231), junto con la reducción del grupo son las dos respuestas básicas de una población en un ambiente de escasez (Delpech 1976; Dennell 1983; Gamble 2001), pudiendo mantener una dieta más o menos estable, aunque el incremento de la movilidad habría provocado un aumento de la tasa metabólica basal (TMB).

Los estudios de Mellars (1973), Richards *et al* (2001), Stiner *et al* (2002), Stewart (2005), Kuhn & Stiner (2006), O'Connell (2006), Richards & Trinkaus (2009a,b) o Stiner & Kuhn (2009) consideran que la *revolución de amplio espectro* se habría basado en la inclusión de fauna acuática, pequeños animales y vegetales, lo que confinaría a los neandertales a la caza de herbívoros medios (Stewart 2005). Los análisis isotópicos (Richards *et al* 2001; Bocherens & Drucker 2003; Bocherens *et al* 2005; Bocherens 2009a; Richards 2009; Trinkaus *et al* 2009) sitúan a los neandertales como eminentemente carnívoros, con valores de nitrógeno similares a los de hienas o lobos (Bocherens & Drucker 2003: 5-6; Bocherens *et al* 2005), aunque con una mayor importancia de los grandes herbívoros de la que se observa en éstos (Bocherens *et al* 2005: 80-81). El componente vegetal, por el contrario, habría sido escaso (Richards *et al* 2001; Kuhn & Stiner 2006) y la posibilidad de incorporación de recursos acuáticos estaría limitada a Saint Césaire (Balter & Simon 2006). Los yacimientos analizados permitirían afirmar que en todos los periodos isotópicos (desde OIS 5e ó 5c al OIS 3), zonas geográficas (Bélgica, Francia y Croacia) y ambientes (cálido y frío, abierto y boscoso) la dieta habría seguido estas premisas, siendo por lo tanto homogénea e independiente del medio y la cronología (Bocherens *et al* 2005). Sin embargo, la ausencia de análisis de yacimientos de zonas mediterráneas impide generalizar los resultados a todo el continente, siendo posible que los individuos de zonas sureñas o con ambientes más cálidos y húmedos (musteriense típico y de

denticulados) presentasen una dieta más diversa (Rolland & Dibble 1990; Mellars 1996; Barton *et al* 1999; Gamble 1999: 201-205; Antunes 2000; Pérez-Pérez *et al* 2003; El-Zaatari 2007; Stringer *et al* 2008; Richards 2009; Villa & Lenoir 2009; El-Zaatari *et al* 2011; Fiorenza *et al* 2011a). Esta mayor versatilidad de la dieta les habría reportado un mayor *fitness* a largo plazo (Hockett & Haws 2003, 2005) lo que explicaría cronologías más modernas en algunas zonas (Stewart & Lister 2001; Finlayson *et al* 2006).

Incluso los autores que están de acuerdo con un consumo mayoritario de carne consideran que las plantas "*might have provided small but significant component of the Neanderthal diet*" (Hoffecker 2002: 109) y hoy existen ya suficientes estudios que demuestran su consumo (Otte 1996; Cachel *et al* 1997; Albert *et al* 2000, 2003; Mandella *et al* 2002; Pérez-Pérez *et al* 2003; Rosen 2003; Lev *et al* 2005; El-Zaatari 2007; Jones 2009; Hardy 2010; Hardy & Moncel *et al* 2011; El-Zaatari *et al* 2011; Fiorenza *et al* 2011a; Henry *et al* 2011). Estas aproximaciones requieren análisis locales y la inclusión del factor climático en el debate (Burke 2000, 2004; Pérez-Pérez *et al* 2003; El-Zaatari 2007; El-Zaatari *et al* 2011; Fiorenza *et al* 2011a; *Figura 23*), tal como indica el título del artículo de Bar-Yosef (2004): *Eating what is there*. Además, el uso del fuego (Wragham 2007; Carmody & Wragham 2009; Roebroeks *et al* 2011) habría permitido tanto la reducción del estrés ambiental, como la extracción de muchas más calorías (Kuhn & Stiner 2006), además de la inclusión de mayor cantidad de vegetales en la dieta (Cachel *et al* 1997; Jones 2009; Blasco & Fernández Peris 2011; Hardy 2010; Hardy & Moncel *et al* 2011; Henry *et al* 2011).

La fauna pequeña también habría sido consumida por los neandertales, como demuestra el aumento constante de la cantidad de datos indicativos de este hecho (Palma di Cesnola 1965, 1969; Stiner 1993, 1994; Stiner *et al* 2000; Stiner & Tchernov 1998; Barton 2000: 212; Brown 2009 *cit. in:* Finlayson 2009; Villa & Lenoir 2009; Brown *et al* 2011; Peresani *et al* 2011; etc). Las referencias al consumo de peces y recursos acuáticos son bastante controvertidas (*véase*: Klein & Steele 2008), aunque existen evidencias en el penúltimo interglacial, en los yacimientos franceses de cueva Vaufrey (Dordogne) y Terra Amata (Niza), incluyendo restos de peces y lapas y ostras, respectivamente, que indican su ingesta por parte de estas poblaciones (Le Gall 1989; Carbonell *et al* 2007: 525). En épocas más recientes, los restos de Gibraltar (Stringer *et al* 2008), Figueira Brava (Antunes 2000), Cueva Millán (Roselló & Morales 2006) y

St. Césaire (Balter & Simon 2006) corroboran el consumo de recursos acuáticos. En Cueva Millan incluso se ha podido establecer que la trucha sería la especie más numerosa seguida por la anguila (Roselló & Morales 2006). En Taubach, Cova del Gegant y L'Arbreda también hay restos de peces, aunque no es seguro que su origen sea antrópico (Aguirre 2008: 301).

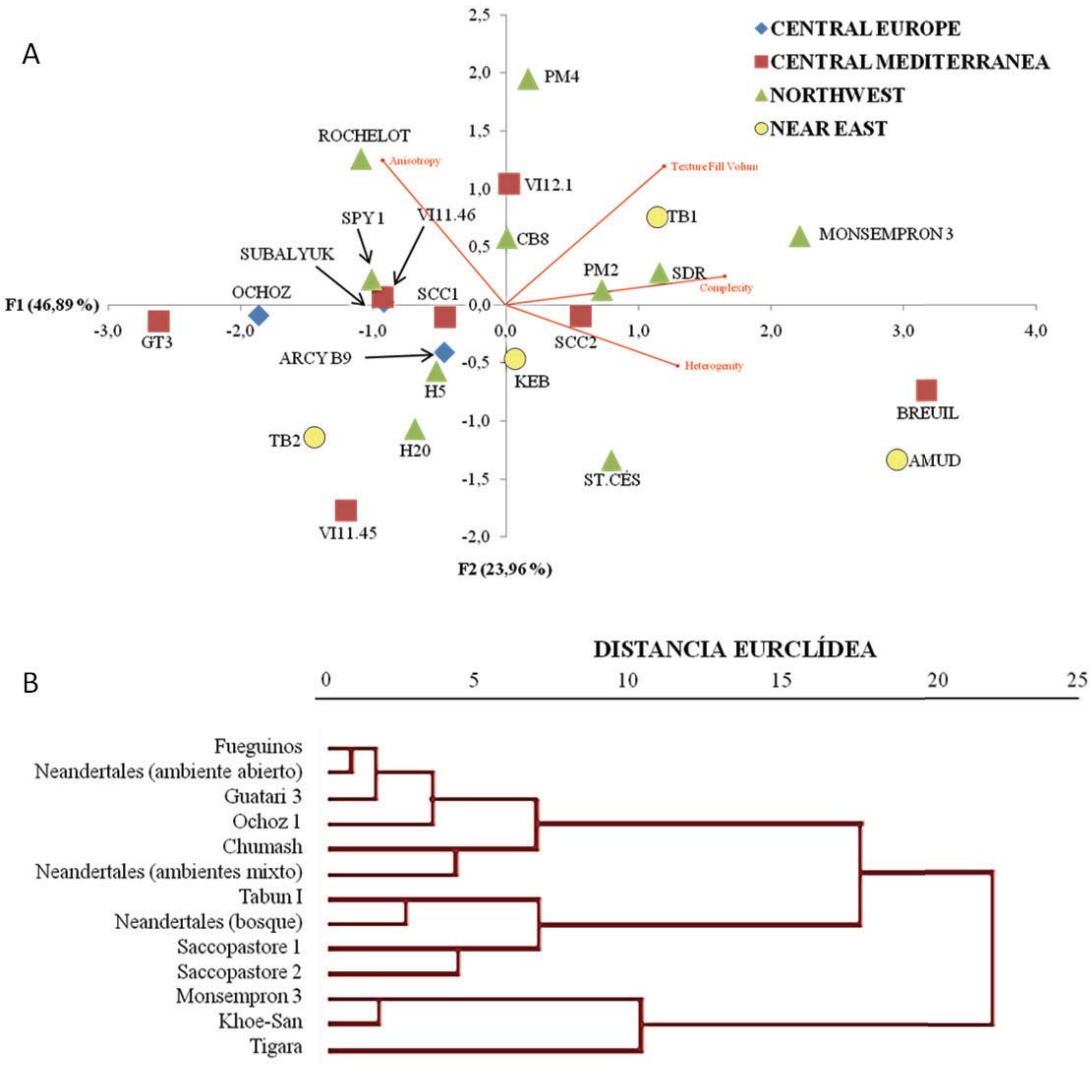


***Figura 23**. Análisis de Componentes Principales (A) y Dendograma con la distancia euclídea al cuadrado (B) a partir de variables de textura del esmalte dental realizado por El-Zaatari et al (2011). El ACP muestra que no hay una clara división geográfica, aunque se distingue bien el OIS 4 del 5. La discriminación por climas no fue significativa (Lambda de Wilk's =0,073) en este trabajo y la comparación de los neandertales con los cazadores-recolectores (B) indicó que los neandertales de ambientes abiertos se asocian con los fueguinos. La conclusión de los autores fue que los neandertales de ambientes abiertos consumirían proporcionalmente más carne que los de ambientes boscosos (datos de: El-Zaatari et al 2011).*

2.3.3. Los humanos modernos

a. Origen

El origen de los humanos modernos se sitúa en África hace unos 150-250 *Ka* (Stringer *et al* 1984; Cann *et al* 1987; Stringer & Andrews 1988; Braüer 1989; Lahr 1996, 1998; Delson *et al* 2000: 889; Mellars 2004a; Trinkaus 2005; Braüer 2007; Tillier 2007); bien en África del sur (Henn *et al* 2011), con los individuos de Florisbad ~260 *Ka* (Grün *et al* 1996), Singa ~150 *Ka* (McDermott *et al* 1996) y Klaises (Wood 2005: 104); bien en el este de África con los individuos de Omo Kibish ~195 *Ka* (Assefa *et al* 2000; McDougall *et al* 2005) y Herto ~160 *Ka* (Clark *et al* 2003; White *et al* 2003). Las primeras evidencias de humanos modernos fuera de África son las de Próximo Oriente, hace 100-90 *Ka* (Skhûl y Qafzeh; Vandermeersh 1981, 1985; Tchernov 1988; Schwartz *et al* 1988; McDermott *et al* 1993; Mercier *et al* 1993; Trinkaus 2005). Sin embargo, la ocupación de Europa por parte de estas poblaciones no ocurre hasta hace ~40 *Ka* (Hublin 1993; Bolus & Conard 2001; Vermeersch 2002; Shea 2003a,b; Trinkaus *et al* 2003b; Wild *et al* 2005; Trinkaus 2005; Banks *et al* 2008a; Hoffecker *et al* 2008; Hoffecker 2009; Müller *et al* 2011), coincidiendo con un momento interglacial, probablemente en el Hengelo (Leroyer & Leroi-Gourhan 1983; Mellars 1992a, 1996: 418-419, 2010; Churchill & Smith 2000), antes del evento H4 (Banks *et al* 2008a; Hoeffecker *et al* 2008; Hoeffecker 2009). La entrada en el Próximo Oriente podría haber ocurrido hace 51 *Ka* (Bar-Yosef 2002), en un momento de mejora ambiental del OIS 3 pre-H5 (Müller *et al* 2011). El Evento Heinrich 5 está asociado a ambientes muy áridos y fríos (Allen *et al* 1999; Sánchez-Goñi *et al* 2002; Müller *et al* 2003) que habrían relegado a los neandertales a zonas de refugio (Finlayson & Carrión 2007), facilitando la entrada de los humanos modernos en el continente. Con la recuperación de las temperaturas en el GIS 12, hace ~47 *Ka,* los AMH habrían ocupado las zonas del norte y este de Europa (Pavlov *et al* 2001; Svendsen & Pavlov 2003; Dolukhanov *et al* 2002; Hoffecker *et al* 2008; Hoffecker 2009, 2011; Müller *et al* 2011).

Parece probable que la migración de los humanos modernos hubiera seguido una tendencia este-oeste (Obermaier 1925: 124; Bolus & Conard 2001; Mellars 2004a, 2006; *Figura 24*), quizás con dos rutas: una más al norte por el corredor del Danubio y otra por la línea de costa Mediterránea (*véase*: Trinkaus 2005; *Figura 24*). De todas formas, los yacimientos asociados a este periodo inicial de entrada de los AMH en Europa son aún escasos y las dataciones no están unificadas, lo que

dificulta las comparaciones. En los últimos años algunos de los fósiles más representativos han sido re-datados en épocas mucho más recientes, lo que ha supuesto una conmoción en la comunidad científica por la reducción de la cantidad de fósiles europeos asignados al Paleolítico Superior incial: Cro-magnon podría ser Gravetiense de ~27 *Ka* (Gambier 2002), Combe Capelle sería mesolítico (Hoffmann *et al* 2011), Koneprusy-Zlatý tendría 12 *Ka* (Svoboda *et al* 2002), Grotte des Enfants 4, ~10 *Ka* (Binant 1991), Hahnöfersand sólo 7,5 *Ka* (Terberger & Street 2003), St. Prokop 1 entre 5 y 10 *Ka* (Svoboda *et al* 2004), Velika Pecina ~5 *Ka* (Smith *et al* 1999), Volgelherd ~4 *Ka* (Conard *et al* 2004) y Krems-Hundssteig ~3 *Ka* (Trinkaus & Pettitt 2000).

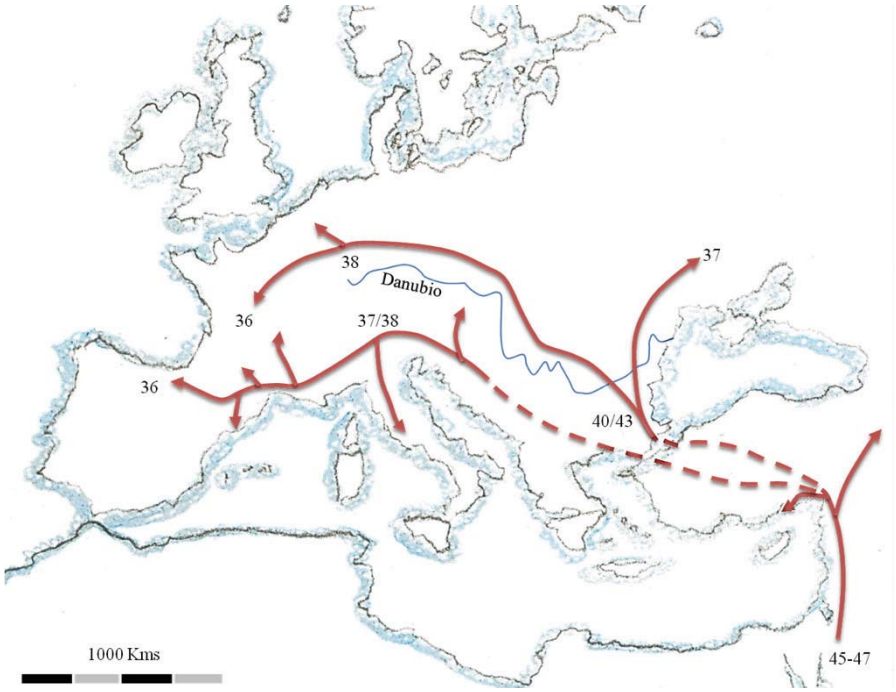


***Figura 24**. Rutas de entrada en Europa de los humanos modernos según Otte & Kozlówski (2003) y Mellars (2004a, 2006). Las fechas son calibradas (aunque véase Zilhão & d'Errico 1999, 2003a,b). (Basado en Mellars 2006).*

El primer esqueleto de un humano moderno que se encontró fue el de *Red Lady* (mujer roja), llamado así porque los restos estaban llenos de ocre rojo. Se descubrió en una cueva de Paviland, en la península de Gower, al oeste de Swansea (Gales), en 1822-1823 (Jacobi & Higham 2008). En ese momento no se le dio importancia, ya que de hecho, ni siquiera se habían encontrado los restos neandertales de Engis ni se había publicado el libro de Darwin. En 1868 trabajadores de una línea ferroviaria encontraron uno de los grandes yacimientos del valle del Vézère: la cueva de Cro-magnon, hoy detrás del "Hotel Crô-magnon" en Les Eyzies (Jordan 1999: 19). Los trabajadores localizaron varios individuos, industria,

colgantes de marfil y restos de fauna (*Figura 25*). El arqueólogo encargado de la descripción del material fue Louis Lartet, quien interpretó los hallazgos como un enterramiento (Trinkaus & Shipman 1993: 110). Las descripciones de Broca, Quatrefages, Hamy y Lartet de los restos de Cro-magnon, destacaban la presencia de mentón, la gran estatura (en torno a 1,8 *m*) y la gran capacidad craneal, unida a una forma redondeada, con la frente alta, ausencia de torus, órbitas bajas y rectangulares y nariz estrecha; todos ellos rasgos que no se encontraban en los neandertales. Así, los humanos modernos del Paleolítico Superior europeo se conocieron como los "Hombres de Cro-magnon", aunque actualmente la nomenclatura más utilizada es la de humanos modernos[16] (Brauer 1989: 123-154; Churchill & Smith 2000; Trinkaus 2005; Holt & Formicola 2008), aunque no carece de problemas (Howell 1998; Tillier 2007).

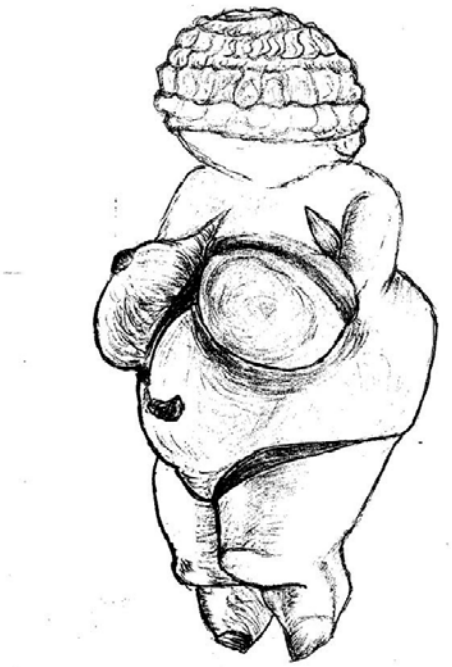


***Figura 25**. Venus de Willendorf (Austria). Las estatuillas antropomorfas en el Paleolítico Superior son, junto con el arte parietal, uno de los iconos culturales del periodo.*

b. Morfología

Trinkaus & Smith (1985) enumeraron cuatro características anatómicas que habrían variado muy poco entre los humanos del Paleolítico Medio y del Superior: 1) el volumen craneal y la morfología del

[16] El término AMH (*Anatomically Modern Humans*), aunque de uso extenso es redundante ya que los humanos modernos se definen por su anatomía moderna. En cualquier caso, el Paleolítico Superior no se asocia exclusivamente a los humanos modernos, ya que incluye las industrias transicionales, cuyos autores podrían ser los neandertales (Holt & Formicola 2008).

sulcus lunatus (Holloway 1981; Trinkaus 1983a), 2) la postura y aparato locomotor (Trinkaus 1983a), 3) la morfología articular de las extremidades superiores (Trinkaus 1983a) y 4) las dimensiones de la dentición postcanina y decidual[17] (Smith 1976, 1978; Brace 1979; Tillier 1979; Trinkaus 1983a). Por el contrario, se observa una disminución del tamaño en la dentición anterior, una menor frecuencia de incisivos en pala y un menor desgaste oclusal relativo de incisivos y caninos (Patte 1959; Brace 1979; Smith 1983).

La crítica a los multiregionalistas había sido siempre la ausencia de fósiles con caracteres intermedios, ya que los neandertales finales eran claramente neandertales y los AMH manifiestamente modernos (Bräuer & Broeg 1998; Bailey 2002a; Harvati 2003, 2009; Stringer *et al* 2003; Harvati *et al* 2004, 2007; Bräuer *et al* 2006; Harviati 2010 *vs* Smith 1982, 1991; Frayer *et al* 1993; Duarte *et al* 1999; Wolpoff *et al* 2000; Ahern *et al* 2002; Zilhão & Trinkaus 2002; Trinkaus *et al* 2003b; Trinkaus 2006; Soficaru *et al* 2007; Zilhão 2011). Los humanos modernos son relativamente más gráciles y presentan una reducción de la profundidad de las inserciones musculares (Trinkaus 1983b, 2005, 2006). Algunos sostienen que la pérdida de la robustez es una constante cronológica que tiene su continuidad en el Holoceno (Frayer 1984), relacionada con la disminución de los niveles habituales de estrés (Trinkaus 1997), quizás por la incorporación de los proyectiles en la caza de manera más o menos general (desde el auriñaciense: Bon 2006; gravetiense y sobretodo del solutrense; Churchill & Rodhes 2009; Rodhes & Churchill 2009; Villotte *et al* 2010), dependiendo cada vez más de la cultura y menos de la biología (Trinkaus & Smith 1985: 330). Los AMH del Paleolítico Superior muestran proporciones corporales propias de ambientes tropicales (probablemente africanos; Trinkaus 2005). Aunque hay individuos asociados a caracteres más robustos (Klein 1989: 349; Formicola & Holt 2007), no se aprecia en el registro ningún morfotipo que actualmente pudiera corresponderse con poblaciones cazadoras-recolectoras de climas fríos. De hecho, los individuos de Europa del este, asociados a ambientes de estepa (Sungir y Kostenki XIV), presentan índices braquiales por encima de la media de los pigmeos, egipcios y melanesios (Hoffecker 2002: Figura 5.8 p.157). Algunos autores consideran que esto se debería a la presencia de una cultura compleja y desarrollada (Hoffecker 2002: 193, 2005; Conard & Bolus 2003; Mellars 2006; Anikovitch *et al* 2007; Gilligan 2007), pero esta explicación no parece suficiente, ya que los esquimales actuales, con

[17] Aunque el tamaño no varió considerablemente, la dentición postcanina decidual redujo la complejidad oclusal (Smith 1978; Tillier 1979).

tecnología desarrollada y compleja, mantienen una morfología y fisiología adaptadas al frío. Sin embargo, Formicola & Giannecchini (1999), Pearson (2000) y Formicola & Holt (2007) apuntan a que, si bien los primeros AMH en Eurasia presentan este morfotipo tropical, los individuos posteriores (LUP) aumentaron la robustez corporal y el peso (5-10 *Kg*, Ruff *et al* 1997) asimilándose a los "*extant populations adapted to temperate zones*" (Holt & Formicola 2008: 78). Se han buscado explicaciones de este hecho en la reducción del flujo génico (Holt & Formicola 2008), aunque lo más más probable es que existiese una selección favorable hacia estos morfotipos; lo que sería razonable en momentos climáticos fríos (Tattersall & Schwartz 1999; Pearson 2000) en que, debido a la escasez de recursos, se habrían seleccionado aquellos que presentaran menores demandas metabólicas y nutricionales (Klein 1989: 330; Bogin 1999; Holt & Formicola 2008). Otros autores han relacionado las proporciones de las extremidades con los niveles de actividad (Wolpoff 1989). De hecho, parece que en el LGM la movilidad se redujo, lo que concuerda con los datos de la curvatura anterior femoral y el ángulo cuello-eje femoral (NSA) (Trinkaus 1993; Shackelford & Trinkaus 2002) y un menor grosor cortical y mayor circularidad en el eje medio del fémur (Holt 2003 *cit. in:* Holt & Formicola 2008). La precisión de los dedos es mayor en los AMH gracias a las proporciones de las falanges y la forma de las articulaciones del metacarpo. Aunque podría argüirse que esta característica propició las industrias del Paleolítico Superior, cabe recordar que esta morfología ya está presente en Qafzeh y Skhûl, que tienen la misma tecnología que los neandertales (Niewoehner 2001).

Sin embargo, algunos individuos pre-LGM presentan una retención de rasgos arcaicos (Wolpoff 1999; Trinkaus & Zilhão 2002; Trinkaus *et al* 2003b; Soficaru *et al* 2006, 2007), incluyendo el perfil temporal bajo, gran amplitud intra-orbital, arcadas dentales y tercer molar grandes o cuerpo mandibular robusto. Además, los humanos modernos del Paleolítico Superior presentan incisivos centrales maxilares en pala en un 50% de los casos y tubérculos dentales en un 58,3% (Bailey 2006a). Estos caracteres podrían ser tanto plesiomorfías (Stringer *et al* 1984), como adaptaciones funcionales (Tattersall & Schwartz 1999), pero han servido a algunos autores para proponer la posibilidad de hibridación con los neandertales debido a la presencia de caracteres "intermedios" en poblaciones auriñacienses y gravetienses/pavlovienses en Chequia (Mladeč y Předmostí 3; Wolpoff 1999: 767; Wolpoff *et al* 2000 y Turbon *et al* 1997), en Rumania (Pestara du Oase y Muerï; Trinkaus *et al* 2003b; Trinkaus 2005, 2007; Rougier *et al* 2007; Zilhão *et al* 2007: 258; Soficaru *et al* 2007;

Zilhão 2011 *vs* Harvati *et al* 2007) y Portugal (Lagar Velho; Duarte *et al* 1999; Zilhão & Trinkaus 2002), que hacen pensar en una contribución genética significativa (Trinkaus 2011). Aunque los individuos son claramente modernos en su morfología, presentan algunos rasgos que podrían definirse en mosaico, como la morfología del occipital, gran amplitud de la rama mandibular y del hueso zigomático, arcada dental ancha (probablemente asociada a una gran dentición anterior), complejidad oclusal del M3 y molares métricamente muy grandes.

La morfología de la cadera y de las extremidades de los humanos modernos se asocia precisamente con una adaptación a espacios abiertos y homogéneos, sin discontinuidades en el terreno (Brues 1959; Trinkaus & Smith 1985: 331; Porter 1999: 65-66; Finlayson 2004: 84; Weaver & Steudal-Numbers 2005; Stewart 2005; Trinkaus 2005; Raichlen *et al* 2011). En estos ambientes los humanos modernos habrían podido explotar el medio de manera muy eficiente, ya que la rigidez y acortamiento del calcáneo les habría favorecido con un aumento de la fuerza en la carrera (*endurance running* ER) (Raichlen *et al* 2011), lo que estaría relacionado con el aumento de las distancias recorridas para la obtención de materia prima (Gamble 1986). Faltaría comprobar sin embargo, si el calcáneo de *H. erectus* presentaba el aumento de la extensión del tobillo y el alargamiento de los calcáneos que presentaban los neandertales (Thorpe *et al* 1998) o por el contrario, la explotación de estepas y ambientes abiertos de sabana habría provocado que este cambio fuese una adaptación antigua al medio. La explotación de las llanuras europeas por parte de los AMH habría sido relativamente fácil, ya que no habrían tenido competencia (aunque véase: Krause *et al* 2007; Reich *et al* 2010) y las posibilidades de expansión serían enormes (Dolukhanov 1982, 2001; Gamble 1999; Dolukhanov *et al* 2002; Finlayson 2004). Así, en un primer momento, neandertales y AMH podrían haberse repartido nichos (Henry 1995). En la mayoría de los casos en los que existe una partición del nicho entre grandes mamíferos se dan diferencias en el tipo de recursos explotados por cada uno de ellos. Esta teoría se ha aplicado a la zona del Próximo Oriente, donde se ha propuesto que los neandertales se habrían especializado en la explotación de los bosques de la costa mediterránea, mientras que los humanos modernos lo habrían hecho en las estepas irano-turánidas, ambientes más cálidos y áridos, similares a las sabanas africanas. Sin embargo, los estudios de arqueozoología parecen indicar que, en cuanto a grandes mamíferos, las presas encontradas en los yacimientos de Skhûl y Qafzeh (asociados a humanos modernos) no se diferenciaban mucho de las de los depósitos de Tabun, Kebara, Amud y

Dederiyeh (asentamientos neandertales), siendo las propias de ambientes boscosos en ambos casos (Lieberman & Shea 1994; Kaufman 1999; Bar-Yosef 2000, 2004; Shea 2001)[18].

Parece que los AMH habrían respondido a las fluctuaciones del clima de manera similar a los neandertales (Davies & Gollop 2003; Banks *et al* 2008a): migrando hacia los refugios naturales del *mid-latitudinal belt*, como se aprecia en la densidad de ocupación del sur de la Península Ibérica (Finlayson 2004: 172-194), que habría aumentado en los periodos fríos, especialmente en el Solutrense. La ventaja morfológica de los humanos modernos, con un esqueleto postcraneal adaptado para recorrer largas distancias, pudo quizás facilitar la movilidad entre refugios, evitando el fraccionamiento y permitiendo una expansión más rápida cuando se diera una recuperación de las condiciones ambientales en el OIS 3 (Banks *et al* 2008a; Müller *et al* 2011) y tras el LGM (Semino *et al* 2000; Pereira *et al* 2005), en que las poblaciones contraídas en los refugios de la Península Ibérica y de Próximo Oriente habrían repoblado Europa, expandiéndose hacia el norte.

El volumen craneal medio de los AMH se reduce respecto a los neandertales. El cráneo es más redondeado, con una gran verticalización del frontal, mayor altura del eurion y cambios en la arquitectura del occipital (Smith 1983). El prognatismo mediofacial disminuye marcadamente y la cara se acorta; se atenúa el torus supraorbitario, que en ningún caso es continuo, sino dos arcos supraciliares con el característico trigónido supraorbital[19]; se reduce también la proyección nasal (Franciscus 2003); en la mayoría de casos desaparece el espacio retromolar (Klein 1989: 349) y las apófisis mastoides aumentan de volumen.

También se dieron cambios significativos en el aparato masticatorio; aunque muchos caracteres aparecieron progresivamente (sin aceleración según Frayer 1997: 220) a lo largo del Pleistoceno Superior. En general, estos cambios indican una reducción en las fuerzas necesarias para la masticación (Patte 1959; Brace 1979; Smith 1978, 1983; Trinkaus 1983a), disminuyendo la robustez mandibular, las inserciones musculares, la atrición, el tamaño en la dentición anterior y el prognatismo facial. En la

[18] De entre toda la fauna claramente consumida por los humanos, la que podría interpretarse como más propia de ambientes esteparios y áridos sería la de Dederiyeh (Shea 2003a).

[19] Por ejemplo: Ciclovina (Trinkaus 2005) y Mladeč 5 (Wolpoff 1999) así como los AMH del Paleolítico Medio del Próximo Oriente (AMH).

mandíbula, más grácil, aparece la protuberancia mentoniana[20] (Trinkaus 1983a). Esta novedad se asocia a un cambio en la orientación de la sínfisis, que se verticaliza (Stefan & Trinkaus 1998b) y se ha relacionado con la capacidad de habla, con la reducción de la dentición y la musculatura masticatoria (que resultaría de la hipofunción de una mandíbula deficiente; véase debate y crítica en: Arensburg *et al* 1990; Daegling 1993) o con cargas específicas ocurridas durante la masticación, actuando de refuerzo contra tensiones biomecánicas (Daegling 1993, 2001). Los estudios de Gröning *et al* (2011) utilizando análisis de elementos finitos (FEA), no desmienten que se deban a cambios en la dieta (como propusieron Ichim *et al* 2006a,b, 2007), aunque tampoco lo prueban, pero inciden en la función (masticatoria o no) adaptativa del mentón, relacionada con el acortamiento de la mandíbula, con la conservación de una gran anchura y con la posición más posterior de la dentición (Wolpoff 1999: 723; Schwartz & Tattersall 2000; Dobson & Trinkaus 2002).

c. Cultura y Tecnología

El Paleolítico Superior (UP) de Europa y Próximo Oriente se asocia generalmente a los humanos modernos. Sin embargo, la relación cultural con un morfotipo no es completamente adecuada, ya que las industrias transicionales formarían parte del periodo[21]. La variabilidad cronológica y regional del UP es muy grande, con tecnotipos locales (badegoulense, pontiense, etc.); aunque éstos se han considerado en la descripción del material, no se han incluido como factores, debido a la escasez de la muestra de cada uno de ellos. La industria se dividió analíticamente en 5 horizontes: auriñaciense, gravetiense, solutrense, epigravetiense y magdalaniense.

El auriñaciense es la primera industria asociada a los AMH (aunque véanse: Gambier 1997: 124-127; Garralda 1997: 160; Strauss 2003; Gambier *et al* 2004; Finlayson & Carrión 2007 *vs* Bailey & Hublin 2005; Bednarik 2009). Algunos de los yacimientos más representativos que incluyen tanto restos fósiles como industria son: 1) Isturitz, nivel IV, datado en ~37,180 ± 420 BP (*probl.* ~42 *Ka* Cal; Gambier 1990/91; Szmidt

[20] Aunque algunos neandertales ya la presentaban (Circeo 2, Wolpoff 1999: 675; La Ferrassie y La Quina 9, Wolpoff 1999: 682; véase: Ascenzi & Segre 1971; Wolpoff *et al* 1981; Smith 1984; Lieberman 1995; Rosas 1995; Lam *et al* 1996; Stefan & Trinkaus 1998a; Wolpoff 1999) e incluso quizás también *H. heidelbergensis* (Arago 2, Wolpoff 1999: 530), mientras que algunos AMH del Paleolítico Medio (Qafzeh 8, 9 y 11) carecen de barbilla (Schwartz & Tattersall 2000).

[21] Siguiendo a Holt & Formicola 2008, se han incluido en el apartado *3.2.2.c*

et al 2010); 2) Kostenki, cuyo nivel III en Kostenki 1 ~32-38 *Ka*, (27-32 *Ka* cal.), contiene restos descritos como AMH con industria coetánea, aunque no sería auriñaciense clásico sino una evolución local (Richards *et al* 2001; Anikovitch *et al* 2007; Hoffecker 2009); 3) Brassempouy (Grotte des Hyènes, galerie Dubalen y Grotte du Pape), con dientes aislados, dos fragmentos craneales y otros dos postcraneales datados en 30-34 *Ka* (Gambier *et al* 2004); 4) Mladeč, datado en ~31 *Ka* (26-32 *Ka*), uno de los más completos del auriñaciense (Wild *et al* 2005); 5) La Crouzade (30-31 *Ka*; Gambier & Sacchi 2008); 6) La Quina Aval, ~28-30 *Ka* (Dujardin 2003; Verna *et al* 2012) y 7) Les Rois, datado en 28-30 *Ka* (Ramirez-Rozzi *et al* 2009).

El origen del auriñaciense no está claro (Strauss 1993:212, 1996, 1997: 235-252, 2003; Otte 1994, 2007: 359-366; Cabrera Valdés & Bernaldo de Quiros 1996: 260; Cabrera Valdés *et al* 1997, 2006; Garralda 1997: 160; Smith *et al* 1999; Karavanić 2000; Semino *et al* 2000; Bon 2002; Djindjian *et al* 2003; Enloe 2003; Otte & Kozlówski 2003; Garralda & Vandermersh 2004: 196-203; Vega-Toscano 2005; Bordes 2006; Davies 2007; Sánchez Cortés 2007: 63, etc.). De aceptarse un origen en el este y la migración de las poblaciones de AMH hacia el oeste (Mellars 2004a, 2006), la ruta Mediterránea habría sido la más lenta, al no estar libre de humanos (Finlayson & Carrión 2007), lo que no explica las cronologías tan antiguas de esta tecnología en la cornisa cantábrica (véase debate en: Davies 2007; Bernaldo de Quirós & Maíllo-Fernández 2009). El auriñaciense clásico aparece hace unos 38-39 *Ka* (Willendorf II; Haesaerts & Teyssandier 2003) ó 36 *Ka* (Zilhão & d'Errico 1999, 2000, 2003b; Gamble 2001: 317; Otte & Kozlówski 2003). Algunos autores han descrito industrias pre-auriñacienses (Otte & Kozlówski 2003; Conard *et al* 2003: 165-176) y proto-auriñacienses (Kuhn 2002), con una cronología de 43-37 *Ka* la primera y 39-33 *Ka* la segunda, aunque su presencia es limitada. Una de las mejores y más completas descripciones de este periodo ha sido recogida por Blades (2002), Bon (2002), Zilhão & d'Errico (2003a) y Bar-Yosef & Zilhão (2006), en un intento de sintetizar las características principales de esta cultura. La esencia de la técnica de talla del Paleolítico Superior es la seriación laminar de la superficie del núcleo mediante lascado, para facilitar la extracción radial de las láminas (Ambrose 2001). El clima asociado al auriñaciense es frío, con praderas abiertas de tipo estepario (Delson *et al* 2000: 222-225; Blades 2002: 49-56), aunque en comparación con las industrias posteriores sería más adecuado considerar el clima como "medio" (Churchill & Smith 2000).

El gravetiense supone un "*hallmark* cultural y tecnológico" en los humanos modernos (Gamble 2001: 356; Finlayson 2009: 164). Cronológicamente dura unos 10 *Ka*, entre hace ~31 *Ka* (Prat *et al* 2011) y 22 *Ka* (Trinkaus 2005). Estas dataciones tan recientes estarían indicando un solapamiento entre individuos gravetienses y auriñacienses que pudieron (o no) haberse encontrado. El origen de la industria es dudoso (Otte 1990; Jochim 2002; Caramelli *et al* 2003; Davies & Gollop 2003; van Andel *et al* 2003: 31-52; Finlayson 2009: 164-165; Holt & Formicola 2008). En general se observa una mayor complejidad social y económica, evidencias de huesos como combustible y como base de "tiendas" o lugares de hábitat, figuras de arte mueble (incluyendo las venus), enterramientos elaborados con numerosos ornamentos y herramientas de diversos materiales, algunos procedentes de grandes distancias (Formicola 1989; Klein 1989: 315 Soffer 1994; Svoboda *et al* 1996: 145, 2000; Bosinski 2000; Hahn 2000; Delson *et al* 2000: 614; Gambier 2001; Gamble 2001; Milisauskas 2002: 76). El gravetiense se asocia con climas y ambientes muy fríos (Davies & Gollop, 2003; van Andel *et al* 2003: 45; Holt & Formicola 2008). Las principales presas que consumían eran renos, caballos y liebres; aunque también se ha documentado la caza de mamuts, parece que ésta habría sido una solución extrema en momentos de escasez de alimentos más accesibles (Svoboda *et al* 2005). El frío, más propicio para la conservación de los alimentos, podría haber favorecido el mantenimiento de excedentes (Soffer 1994; Delson *et al* 2000: 614). Adovasio *et al* (1996) destacaron el uso de fibras de las plantas, que habrían usado para hacer textiles, cestería o cordones hace 25-26 *Ka* en los yacimientos de Dolni Vestonice y Pavlov, aunque es difícil probarlo. Quizás construyeron también trampas con redes para cazar liebres y zorros, bastante comunes en los yacimientos gravetienses (Finlayson 2009: 253). Existen indicios de consumo de recursos acuáticos (Richards 2009a). También habrían utilizado morteros o muelas (de Beaune 1993, 2004), que facilitarían el procesamiento de los alimentos. Destaca en este horizonte la gran variabilidad regional, sobretodo en el tipo de puntas (Delson *et al* 2000: 614), que ha llevado a algunos autores a proponer complejos culturales paralelos: el perigordiense en Francia (auriñaciense V de Peyrony), el pavloviense en Moravia (Svoboda & Simán 1989; Svoboda *et al* 1994, 1996, 2000, 2005; Svoboda 2007a,b) o el streletskayense y el kostenki en Rusia. Debido a la importancia de la muestra centro europea de este periodo en la tesis, el pavloviense (variante regional del gravetiense) se ha considerado de manera separada, considerando tres subestadios, descritos por Svoboda *et al* (2000: 201-202): 1)

pavloviense/gravetiense Inicial (30-27 *Ka*); 2) pavloviense/gravetiense evolucionado (27-25 *Ka*) y 3) gravetiense/Kostenki superior (24-20 *Ka*, representado principalmente en Willendorf).

Con el deterioro de las temperaturas y la aparición del LGM surgen, con una cronología similar, dos complejos tecnológicos: el solutrense y el epigravetiense. Las limitaciones del medio habrían mantenido a ambos grupos en zonas sureñas, el solutrense al oeste y el epigravetiense en centro-europa. Según Banks *et al* (2008b), habría habido una división de nichos entre ambas poblaciones, ocupando los epigravetienses ambientes más fríos y abiertos. Una carcaterística común de ambas zonas es el aumento de la intensificación de la explotación de recursos marinos, como demuestran las acumulaciones de conchas de moluscos (Strauss 1995, 2003, 2005; Enloe 2003; Haws 2003; Morin 2008).

El solutrense se desarrolla entre hace 21 y 17 *Ka* (Delson *et al* 2000: 1347). Los autores de esta industria habrían explotado medios más templados y sobretodo más húmedos que los epigravetienses (véase Sánchez-Goñi 1991 para una revisión del ambiente en el solutrense; Banks *et al* 2008b). Su economía se habría basado en la caza de renos (o ciervos en áreas más sureñas y templadas), íbices y caballos junto con la explotación de recursos acuáticos, que habría aumentado con la generalización de los arpones (Bahn 1983; Zilhão 2001; Strauss 2003).

El epigravetiense se considera una continuación respecto al gravetiense en cuanto al tipo de herramientas (Mussi 2002: 238). Apareció hace unos 20 *Ka* y continuó hasta casi el holoceno (12-10 *Ka*) (Mussi 2002: 219, 288). Los autores de la cultura habrían estado adaptados a permafrost discontinuo y heladas estacionales (Banks *et al* 2008b).

El magdalaniense (*Figura 26*) se desarrolló desde hace 17 a 11,5 *Ka* (fechas sin calibrar; Strauss *et al* 2008) al final del OIS 2. Esta relacionado con la explosión demográfica de hace 16 *Ka* (Bocquet-Appel & Demars 2000), coincidiendo con la mejoría climática, que permitió que los AMH ocuparan nuevos territorios más al norte (Gamble *et al* 2004). Los magdalanienses han sido descritos como cazadores de renos (véase Enloe 2000: 116-120 para referencias); sin embargo Costamagno & Laroulandie (2003) indican que en los sitios en los que se observa una especie dominante, ésta suele ser el caballo. La especialización también habría sido relativa, observándose en muchos yacimientos una gran variabilidad

estacional (Strauss 1983, 1995; Strauss & Clark 1986; Costamagno 1999; Costamagno & Laroulandie 2003; Corchon & Mateos Cachorro 2003: 89-100; Cosgrove & Pike-Tay 2004; Morin 2008). Aunque se ha descrito una intensificación en la explotación de los recursos (Kozlówski 2005; Nakazawa *et al* 2009), algunos autores ven similitudes (debido a que por primera vez desde el auriñaciense se aprovechan medios más diversos) con los patrones de subsistencia y presas de los neandertales (Costamagno & Laroundine 2003; Finlayson 2004: 201).

Figura 26. *Buril "pico de loro" magdalaniense (Delson et al 2000: 829).*

El aziliense, con una cronología de entre 11 y 9 *Ka*, se considera una industria de transición con el mesolítico, aunque habría mantenido una gran parte del repertorio magdalaniense (Bailey & Spikins 2008).

d. La subsistencia en el Paleolíotico Superior

Los requerimientos energéticos de los humanos modernos podrían ser homólogos a los de los cazadores-recolectores actuales. Cuando entraron en Europa, el continente presentaba un clima fluctuante, pero más frío que en la actualidad, lo cual debió constituir un factor limitante para un morfotipo supuestamente adaptado a climas tropicales (*véase apartado 2.3.3.b*). Sin embargo, esas adaptaciones habrian permitido reducir las necesidades nutricionales (Klein 1989), convirtiéndonos en predadores generalistas (Marean 2007: 376). El cambio observado entre el EUP y el LUP en la robustez y estatura de los individuos podría estar

relacionado con patrones de movilidad (Klein 1989: 330; Wolpoff 1989; Trinkaus 1993; Shackelford & Trinkaus 2002; Holt 2003 *cit in:* Holt & Formicola 2008) y gastos metabólicos basales diferentes (Klein 1989: 330). Sin embargo, si bien un morfotipo más grácil pudo ser una adaptación por reducción de la demanda energética, el aumento de la movilidad podría haber provocado el efecto contrario (Dusseldorp 2009: 69).

La visión clásica de los AMH, derivada de los trabajos de Binford (1984, 1985, 1989, 1992), sugiere que constituirían grupos altamente organizados, con planificación colectiva, que los haría cazadores más eficientes, bien mediante la práctica de la caza *vs* el carroñeo (*véase apartado 3.6*), bien mediante el aumento del rango de presas incluyendo recursos infraexplotados o inexplotados por los humanos anteriores (Trinkaus 1986, 1989; Stiner 1994, 2001, 2002; Trinkaus & Hilton 1996; Stiner *et al* 1999, 2000; Stiner & Munro 2002; Kaplan *et al* 2000; Richards *et al* 2001; Uliljaszek 2002; Stewart 2004; Kuhn & Stiner 2006; Stiner & Kuhn 2009; *véanse apartados: 2.3.4.e; 3.6.y 3.7*) y la especialización. El consumo de vegetales por parte de los humanos modernos parece bastante factible. Además del incontestable control del fuego, han aparecido herramientas y utensilios relacionados con la explotación de este tipo de recursos (Soffer 1989; de Beaune 1993, 2004; Kuhn & Stiner 2006) en Dolni Vestonice, Klisoura y Ohalo (Mason *et al* 1994, de Baune 2004; Pipermo *et al* 2004). Este último yacimiento destaca por la presencia de evidencias claras de consumo de cereales salvajes (Weiss *et al* 2008). Recientemente, Revedin *et al* (2010) han descrito el uso de *grindstones* (muelas) en contextos gravetienses de hace unos 30 *Ka,* en los que se ha documentado la presencia de restos de almidón y harina que habrían sido utilizados con fines alimenticios.

Algunos de los cambios anatómicos de la región facial de los humanos modernos se han explicado como consecuencia de la reducción del estrés masticatorio (Spencer & Demes 1993). Sin embargo, los modelos de estrés biomecánico no han podido probar la relación entre la fuerza masticatoria y su impacto en la glabela, por lo que el desarrollo de los arcos superciliares no deberían explicarse en términos funcionales y podrían estar más relacionados con la integración de la forma del neurocráneo y la cara (Gunz & Harvati 2007 *vs* Polanski & Franciscus 2006). El punto de máxima fuerza masticatoria en los humanos modernos se encuentra en el M1 (Spencer & Demes 1993; Kupczik & Hublin 2010). En el Paleolítico Superior europeo este patrón ya está presente y los diferencia de los neandertales, que presentarían la fuerza masticatoria

máxima tanto en el M1 como en el M2, lo que reduciría la carga por unidad de superfície. La reducción dental y el aumento de la homogenidad en el desgaste entre la dentición anterior-posterior (Klein 1989:273), podría estar relacionada con cambios en la dieta; sin embargo, éstos habrían ocurrido a lo largo del Pleistoceno Superior siendo más brusco en el cambio EUP-LUP que de los neandertales a los AMH (Frayer 1978). La reducción del desgaste dental se ha relacionado con una disminución de los niveles de estrés y una tecnología más desarrollada (Brace 1962; Frayer 1978, 1984 aunque ver: Skinner 1997b)[22].

Los análisis de la microestriación dental (Lalueza *et al* 1996) indicaron una dieta más mixta en los humanos modernos que en los neandertales, que se situaban próximos a los cazadores-recolectores más carnívoros (*Figura 27a*). Pérez-Pérez *et al* (2003) correlacionaron satisfactoriamente la abrasividad de la dieta con los periodos isotópicos como marcadores climáticos en los neandertales, pero no así en los AMH, manteniéndose relativamente constante la densidad de estrías entre los periodos OIS 2 y OIS 1 y siendo la longitud de las estrías el indicador de variabilidad (*Figura 27b*).

Por su parte, los análisis de isótopos estables han mostrado un incremento en la diversidad de la dieta en el EUP respecto a los neandertales, destacando la importancia de los recursos acuáticos en el Paleolítico Superior, llegando a valores proteicos de en torno al 50% en Kostenki y entre 25-50% en Mal'ta, Dolni Vestonice o Brno (Richards *et al* 2001, 2005; Pettitt *et al* 2003; Richards & Trinkaus 2009a; Richards 2009). Sin embargo ocurren más transiciones en la dieta, sobre todo entre los primeros humanos modernos europeos y los gravetienses (Richards 2009; Richards & Trinkaus 2009a; Trinkaus *et al* 2009), así como entre el EUP y el LUP (Drucker & Gambier 2005; Richards *et al* 2005; Richards 2009; *véanse otras ref en:* Holt & Formicola 2008), siendo este último periodo más variable y presentando dos tendencias: hacia el aumento del consumo de herbívoros terrestres en las zonas de interior y de los registros acuáticos en las zonas de costa, lo cual coincide con los resultados arqueológicos y la generalización de los arpones (Strauss 2003, 2005).

El cambio del OIS 2 al OIS 1 coincide con el inicio del Mesolítico, por lo que se esperaría encontrar cambios en la dieta. Los análisis químicos (Francalacci 1989 *cit. in:* Holt & Formicola 2008) en muestras italianas

[22] Las condiciones de salud de las poblaciones del Paleolítico Superior habrían sido buenas (según los análisis de paleopatologías; Skinner 1996, 1997b; Holt & Formicola 2008), aunque se observa un aumento del estrés asociado al LUP que podría relacionarse con cambios en la dieta.

entre el LUP y el Neolítico indicaban que no habría habido un cambio en los porcentajes de carne/vegetales ingeridos, quizás porque simplemente se sustituyó el componente salvaje por el doméstico.

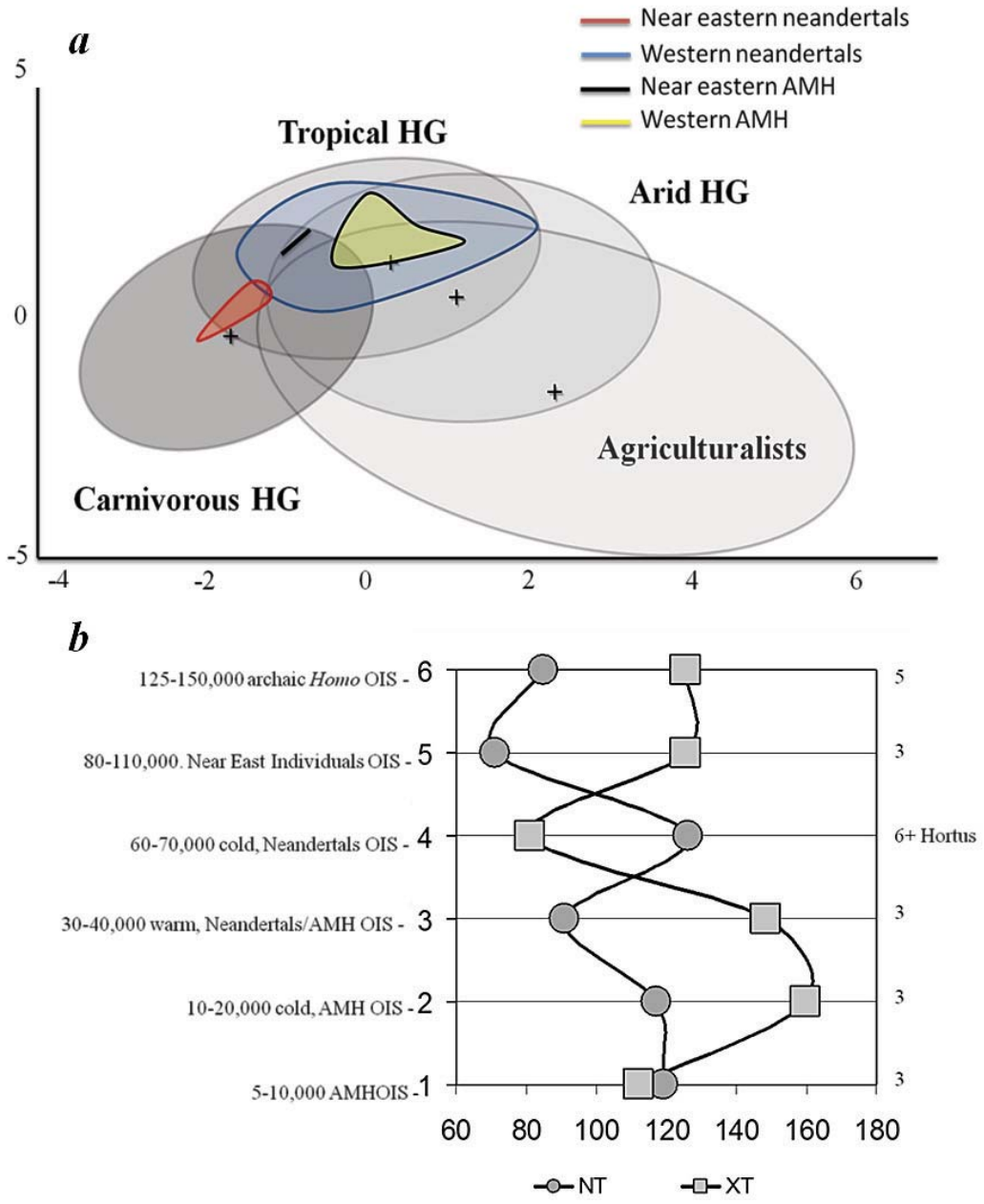


Figura 27. *Resultados de los análisis de microestriación dental a) y b) en que aparecen los valores de los neandertales y los humanos modernos (AMH). a) Análisis Dicriminante de las variables de microestriaciónsitua situando a los fósiles en el contexto de los cazadores recolectores, diferenciándose sólo los neandertales del Próximo Oriente (Lalueza et al 1996). b) densidad (NT) y longitud (XT) de las estrías vestibulares observadas por periodo isotópico, mostrando cambios en el que los periodos fríos presentan una mayor densidad de estrías que los cálidos (Pérez-Pérez et al 2003).*

2.3.4. Neandertales y Humanos modernos

"…the fact is that "non-Neandertal" does not mean "modern".

Wolpoff (1999: 751)

a. La revolución del Paleolítico Superior

El concepto de "revolución del Paleolítico Superior", propuesto por Gilman (1984) y desarrollado por Mellars y Stringer (1989) en *The human Revolution* ha tenido un fuerte impacto[23]. Muchos aspectos de este modelo se basan en la desaparición de un morfotipo (el neandertal) y la expansión de otro (los humanos modernos) y en las evidencias que indican numerosos cambios culturales entre el Paleolítico Medio y el Superior. El UP se define por el aumento de la tecnología laminar y la diversificación de la industria lítica, el trabajo generalizado de material orgánico y la proliferación de adornos y arte (Mellars 1989, 2004b; Bar-Yosef 2002). Sin embargo, muchas de estas características aparecen ya en el Paleolítico Medio (Zilhão & d'Errico 1999; Gamble & Roebroeks 1999; Zilhão 2001; 2011; Henshilwood *et al* 2002; Henshilwood & Marean 2003; Henshilwood 2004; Vanhaeren *et al* 2006b; Soressi & d'Errico 2007) y otras aparecen efectivamente en el Paleolítico Superior, pero no desde el primer momento de entrada de los humanos modernos en Europa, sino más tarde, como por ejemplo el uso de arpones (Strauss 2003, 2005). En los últimos años ha habido muchas críticas a este modelo desde diferentes vertientes. Por una parte, Bar-Yosef (1998b: 152), McBrearty & Brooks (2000), Klein (2000), Klein & Edgar (2002), Henshilwood *et al* (2002), d'Errico (2003), d'Errico *et al* (2005), Marean & Assefa 2005; Barker *et al* (2007), Bouzouggar *et al* (2007), d'Errico & Vanhaeren (2007) y McBrearty (2007) han criticado que esta revolución se defina para Europa; aunque el propio Mellars (1994: 58) aceptaba que su origen fuera extraeuropeo. En cualquier caso, cuando propusieron esta teoría, su sentido era el de explicar la "transición" del Paleolítico Medio al Superior y de ahí su asociación a un momento (hace 40 *Ka*) y lugar (Europa) determinados. Otras críticas más profundas se refieren al concepto mismo de revolución. Según Bar-Yosef (2002) una de las formas de identificarla "*is to compare the overall cultural-bahvioral and economic system before and after a given point in time*" (p. 364). Esto implicaría analizar el Paleolítico Medio y Superior como un todo con dos entidades relativamente homogéneos, eliminando la variación y cambio e ignorando los procesos internos

[23] El origen se remonta a los debates de los años 70 y principio de los 80 con los artículos de Mellars (1973) y Whitte (1982).

(Conard 2003: 8; Conard *et al* 2006: 305-341; Vanhaeren & d'Errico 2006a) de las sociedades al compararlas "*against an abstract standard of modernity*" (Zilhão 2011: 332). McBrearty (2007: 134) va más allá y se pregunta cuánto tiene que durar una revolución para que se la considere como tal. Es obvio que las sociedades de hace 100 *Ka* y 25 *Ka* eran diferentes (Zilhão 2011), pero una revolución que dura 75 *Ka* no sería viable para algunos autores (McBearty 2007). Surgió entonces la propuesta *gradualista* (Straus 1996; McBrearty & Brooks 2000), considerando que las grandes teorizaciones verían una revolución mientras que los estudios locales verían transiciones (Zilhão 2011). Las transformaciones se habrían iniciado tras el OIS 4 (Kozlówski 1990: 435; Bar-Yosef 2002), finalizando en el gravetiense (Simek & Price 1990: 257; Straus 1990: 276; Zilhão 2001: 10; Svoboda 2007a: 337) o aun después, bien entrado el LUP (Straus 1983: 73-111, 1990: 276-302, 2003: 16, 2010; Gamble 1986; Skinner 1997b; Zilhão 2001; Hoffecker 2002: 138-254; Finlayson 2004: 97; Holt & Formicola 2008), por lo que no existiría ningún momento de ruptura abrupta (Strauss 2003: 16; Costamagno 2006; Costamagno *et al* 2006).

El concepto de Mellars (1996) de transición se refiere a una serie de cambios estructurales que habrían afectado a todos los sistemas a la vez, pudiendo ser entre ellos interdependientes: 1) uso de tecnología laminar y microlítica de varios materiales y con un aumento de la diversificación geográfica y especialización (Mellars 1998; Pettitt 1999; Shea 2001, 2003b; Shea & Sisk 2010); 2) cambios en la movilidad y los asentamientos incluyendo una estructura más compleja y mayores distancias recorridas (*véase apartado 2.3.4.b*); 3) aumento demográfico, que habría generado una ventaja competitiva con los neandertales, relacionada con la división de tareas y aumento de la natalidad (*véase apartado 2.3.4.d*); 4) cambios en la dieta, incluyendo mayor variedad de recursos y/o una especialización e intensificación de la misma (*véase apartado 2.3.4.e*); 5) almacenaje y refinamiento de las técnicas de procesamiento, que permitiría explotar más recursos (sobre todo vegetales) y extraer más energía (*véase apartado 2.3.3.d*); 6) incremento de la intencionalidad (Binford 1989), relacionada con un aumento cognitivo (Mithen 1996), que podría resultar de alguna mutación (Klein 2000; Dunbar -2007: 96- indica sin embargo, que este incremento es progresivo desde *H. erectus* y concluye que los Neandertales habrían tenido niveles similares -e incluso superiores- a los

de los AMH) y 7) expansión del arte y del simbolismo, mediante elementos decorativos (White 1993, 1997) y enterramientos[24].

b. Variación en los asentamientos

Una de las características de los AMH sería, según el modelo de la Revolución del UP, el aumento en la estructuración de los asentamientos (Kolen 1999); siendo estos más complejos y mayores las distancias recorridas (Mellars 1989, 1996). Aunque morfológicamente es cierto que los AMH habrían estado adaptados a una movilidad diferente y que sus niveles de tolerancia habrían soportado más frío que los neandertales (*véanse 2.3.2.b y 2.3.3.b*), no se da un cambio cualitativo en los tipos de asentamiento (lugares preferenciales), excepto por la ausencia de yacimientos en las inmediaciones de los lagos (Gamble 2001: 321; Taborin 1993; Allsworth-Jones 1990: 196; Finlayson *et al* 2011). A nivel general desde el Paleolítico Inferior al Final, se observan dos tendencias en el registro europeo: 1) dentro de cada región existe una tendencia a aumentar la distancia recorrida en cronologías más modernas de manera gradual y 2) la zona oceánica (oeste de Europa) muestra en todos los periodos movilidades menores que en la zona continental (Gamble 2001: 345; Mellars 1996).

El análisis de las distancias recorridas en base al estudio de la localización de la materia prima indica un aumento de las mismas en el UP. Por ejemplo en Bacho Kiro el nivel auriñaciense (nivel 11) muestra que un 53% de las piezas de sílex procedían de lugares situados a más de 120 *Km*, mientras que en los niveles musterienses (nivel 13) sólo el 13% de la materia había sido transportado desde esa distancia; Gamble 2001: 344). Sin embargo, distancias largas se observaron ya en el Paleolítico Medio (Valoch 1988; Gamble 2001: 344; Slimak & Girauld 2007) y el cambio cualitativo no ocurrió hasta el gravetiense (Hans 1997 *cit. in:* Gamble 2001: 350; Gamble *et al* 2004; Holt & Formicola 2008), llegando en Kostenki a transferencias desde el mar Negro, a 500 *Km* y en yacimientos gravetienses del Rhin medio desde el Mediterráneo, a más de 700 *Km*. Una de las mejores opciones para explicar este comportamiento sería el nomadismo estacional, cambiando de campamento según la disposición de los recursos (Blades 1999). De hecho, ante el deterioro climático podría

[24] La mayoría de autores están de acuerdo en que los enterramientos neandertales son intencionales (Riel-Salvatore & Clark 2001), que los objetos decorativos aparecen con las industrias de transición, aceptando que "*symbolic thinking and modern behavior are not species specific features*" (Caron *et al* 2011) y que el comportamiento humano moderno no tiene porqué incluir el arte.

haber dos opciones: aumentar la movilidad del grupo o volverse residenciales, intensificando la explotación de recursos y especializándose (Hoffecker 2002: 8). La primera opción explicaría el aumento de las distancias recorridas desde hace 30 *Ka*, coincidiendo con el deterioro ambiental; y la segunda opción se dio claramente en el LGM, con continuidad en el magdalaniense (*véase apartado 2.3.3.c*). Entre los factores que podrían explicar esta heterogeneidad estaría el aumento del estrés (Strauss 1995), debido al incremento de la densidad de población y la intensificación en la explotación de recursos (Cachel 1997 *et al*; Strauss 1990; 2003; Enloe 1993; Holt & Formicola 2008). El aumento de la regionalidad y la contracción de las poblaciones deberían provocar un menor flujo génico que conllevara a un aumento de la diversificación de las poblaciones, como ocurrió al inicio del mesolítico. Sin embargo, Gambier (1989 *cit. in:* Holt & Formicola 2008) no observó ningún cambio regional en la morfología de los individuos del auriñaciense y el gravetiense de Europa central y del oeste, ni tampoco en el LUP (Holt & Formicola 2008).

Los AMH del EUP habrían ocupando hábitats que requieren un mayor radio de acción (Soffer 1985; Finlayson *et al* 2000; Finlayson 2004: 104; Stewart 2005; Weaver & Steudel-Numbers 2005: 220), al menos hasta el LGM, lo que refuerza el modelo de alta movilidad de Binford (1980). Este hecho explicaría la rápida recuperación tras las contracciones poblacionales, la gran sofisticación de los campamentos base y el aumento de las distancias recorridas. Los neandertales habrían realizado salidas más continuas pero más cortas, desde el campamento base (Patou-Mathis 2000; Finlayson 2004: 104-119), siendo residencialmente más móviles (Kolen 1999; Binford 2001: 239-241; Finlayson 2004: 116; Anwar *et al* 2007; Dusseldorp 2009: 70). Los estudios de isótopos de estroncio (Copeland *et al* 2011) aun no han sido muy utilizado en el Pleistoceno Superior Europeo, pero los primeros datos parecen coincidir con una movilidad residencial en los neandertales (~20 *Km* Richards *et al* 2008b).

c. Reemplazo poblacional

La desaparición del morfotipo neandertal del registro arqueológico europeo en el OIS 3 ha generado un intenso debate sobre el modo y tiempo en que ocurrió[25]. El reemplazo ha sido explicado mediante

[25] Debido a las características de la muestra de esta tesis, me centraré en el reemplazo poblacional en Europa en torno a hace 30-40 *Ka* aunque existen otras zonas que podrían haber sido foco de interacción entre dos grupos (Próximo Oriente, Asia o la propia África) así como otras cronologías. En Asia existen

múltiples modelos, entre los que destacan el estrés climático, la superioridad demográfica y la competencia[26].

- *Estrés Climático*

Algunos autores consideran que el clima glacial fue un factor determinante en la extinción de los neandertales, bien como parte de otras extinciones faunísticas (Stewart *et al* 2003: 221-231; Stewart 2005) o *per se* (Finlayson *et al* 2000; Stringer *et al* 2003; Finlayson 2004: 152; Finlayson & Carrion 2007; Jiménez-Espejo *et al* 2007). Así, el declive de los neandertales y el auge de los AMH serían dos hechos independientes, aunque asociados a las mismas variaciones climáticas. Tzedakis *et al* (2007) constataron que ninguno de los momentos fríos coincidía exactamente con la extinción de los neandertales y de hecho no parece que hubieran tenido ningún problema para adaptarse a un momento frío (ya que hay evidencias de que lo hicieron en el OIS 4); lo determinante habría sido más bien la alternancia continua y rápida de los ambientes, que redujo y segmentó las poblaciones (Finlayson 2004: 49,152; Lalueza Fox *et al* 2006; Fabre *et al* 2009). El clima sería entonces un factor clave, aunque no el único (Van Andel 2003: 11; Lahr & Foley 2003; Stringer *et al* 2003; Harvati 2007) y la causa final de la extinción variaría según la zona (Finlayson 2004: 79).

- *Hipótesis demográfica*

La hipótesis demográfica ha tomado auge con la ecología de la nutrición (Hockett & Haws 2003). Las bases de la hipótesis se remontan a finales de los años 80 del s. XX, cuando Zubrow (1989) obtuvo simulaciones que indicaban que un descenso de tan solo un 2% en la mortalidad pudo haber provocado el reemplazo de las poblaciones. Wobst (1976 *cit. in:* Hockett & Haws 2003) habia sugerido que los neandertales debieron tener ratios de fertilidad muy elevados, similares a las de los cazadores-recolectores de latitudes altas, que centran su dieta en la caza

abundancias referencias sobre este tema debido al solapamiento en la cronología entre varios grupos (Thorne & Wolpoff 1981, 1992; Wu 1990; Wu & Poirier 1995; Swisher *et al* 1996; Grün & Thorne 1997; Wolpoff & Caspari 1997: 28-44; Pope 1997: 269-282; Xinzhi 1997: 283-293; Wolpoff *et al* 2001; Brown *et al* 2004; Morwood *et al* 2005; Berger *et al* 2008; Yokoyama *et al* 2008 *vs* Indriati *et al* 2011). Igualmente, parte del interés que suscitan estos encuentros se basa en la idea de que pudieron ser dos especies diferentes las que se encontraran, pero el debate sería igualmente atractivo si se consideran los encuentros a nivel poblacional, entre diferentes grupos de *H. heidelbergensis* (Lahr & Foley 1994; Foley & Lahr 1997; Krauser *et al* 2010; Reich *et al* 2010; Manzi 2011; Tattersall 2011: 51 *vs* Fabri 2006; Goren-Inbar 2011: 89-100) y entre neandertales y AMH de tradiciones culturales diferentes (por ejemplo entre musterienses, del Auriñaciense al Gravetiense; del Solutrense al Magdalaniense).

[26] Podría añadirse también la hibridación.

de animales terrestres, con densidades de población de 0,005-0,5 personas/Km^2 (ó 0,003 según Cartmill & Smith 2009: 384), mientras que los AHM habrían tenido una densidad tres veces mayor, lo que los situaría más cerca de las poblaciones que basan su economía en recursos marinos (Hockett & Haws 2003). Los estudios de Trinkaus (1995, 2011) y Gambier (1997 *vs* Caspari & Lee 2004) sobre la mortalidad de los neandertales indican que sus patrones entran dentro de los rangos de variabilidad de los humanos modernos, pero con un gran número de muertes entre los jóvenes por lo que "…*they provide no support for a life history advantage among early modern humans*" (Trinkaus 2011: 1267). Así, las diferencias demográficas se deberían al aumento de la natalidad, pero esta es *paleontologically invisible* (Trinkaus 2011). Klein (1989: 330) propuso que parte de las causas de la expansión demográfica podrían explicarse por la gracilización anatómica de los AMH, ya que la disminución de la talla habría causado un menor requerimiento calórico. Kuhn & Stiner (2006) han propuesto que este aumento demográfico podría estar relacionado con la ocupación de un nivel trófico más bajo por parte de los AMH (Richards *et al* 2001; Bocherens *et al* 2005), relacionándolo con la amplitud de la dieta (*Dietary Breath*) en el UP. Ambas propuestas permitirían mantener un mayor tamaño poblacional por unidad de espacio utilizado. Este modelo también considera que el inicio de la división de labores por sexos ocurrió en el UP, permitiendo una disminución de las actividades de más riesgo a las mujeres y favoreciendo su supervivencia (Zubrow 1989; Soffer 1994; Steele 1994; Hockett & Haws 2003; Banks *et al* 2008a; Müller *et al* 2011).

La división de tareas por sexos y edad es un hecho universal en las sociedades cazadoras-recolectoras, basada en la relación axiomática de que el hombre caza mientras la mujer recolecta. Sin embargo, los ejemplos etnográficos muestran una gran permeabilidad en las actividades de cada sexo (véanse referencias en: Stiner & Kuhn 2009: 159). Los primeros trabajos que consideraron este tema en evolución humana, se remontan a los años 80 del s. XX. Isaac (1978) y Lovejoy (1981) propusieron que en los homimos del Plioceno Superior se habría dado una división sexual de los roles económicos. La mayoría de investigadores sin embargo, no creen que la división de tareas como la conocemos hoy en las sociedades cazadoras-recolectoras empezara tan pronto (Kuhn & Sarther 2000; Kuhn & Stiner 2006; McBrearty & Moniz 1991; O'Connell *et al* 1999, 2002a,b; Rose & Marshall 1996; Wragham *et al* 1999). Geist (1978: 271) indicó que la entrada de los homínidos durante el Pleistoceno Medio en zonas templadas de latitudes medias, como es el caso de Europa, habría

causado problemas adaptativos, en parte debido a cortas estaciones de crecimiento vegetal y a la ausencia de crecimiento en invierno; por lo que el aumento de la caza habría sido la estrategia más beneficiosa (Friedl 1978; Binford 1981; Milton 2000). Sin embargo, la caza de grandes animales habría supuesto la obtención de mucha más carne de la que un cazador puede consumir, por lo que Tooby & DeVore (1987: 224) propusieron que el inicio de la explotación de grandes herbívoros habría estado relacionada con el compartimiento de los alimentos dentro del grupo (Roebroecks 2001), al igual que el hecho de que la caza de estos animales en raras ocasiones podría ser llevada a cabo por un solo individuo (Geist 1978; Mussi 2007: 172; Dusseldorp 2009). Los datos zooarqueológicos de Stiner (2002) y Steele (2004: 314) indican que sería hace unos 250 *Ka* cuando se observa un cambio hacia la especialización en determinados tipos de presas, que diferencia a los humanos de otros animales predapores. Pero este cambio pudo darse ya antes según los datos del yacimiento de Isernia en el que la relación peso-del-predador/peso-de-la-presa llega al 2/1, mientras que en primates no humanos es de 1/4 (Mussi 2007: 172). Así, la división de tareas habría surgido con la entrada de las poblaciones humanas en latitudes altas (Washburn & Lancaster 1973; Friedl 1978; Brace & Ryan 1980; Toby & DeVore 1987; Kelly 1995: 262-270; Campbell 1998; Kaplan *et al* 2000; Waguespack *comment on*: Kuhn & Stiner 2006: 970; Roebroeks 2007; Mussi 2007). Recientemente, Kuhn & Stiner (2006), Stiner & Kuhn (2009:158) y Villotte *et al* (2010) han propuesto el inicio de este comportamiento en el Paleolítico Superior, lo que habría representado una ventaja demográfica de los humanos modernos (AMH) sobre las poblaciones autóctonas (Neandertales de Europa). Esto supone que los patrones observables en cazadores-recolectores actuales no serían válidos para las poblaciones anteriores al Paleolítico Superior (Pérez-Pérez *et al* 2003).

Algún grado de distinción en las actividades entre sexos se da en algunos grandes mamíferos, pero según Kuhn & Stiner (2006) no habría que buscar el inicio de la división de tareas en el dimorfismo sexual (Arsuaga 2000 para *H. heidelbergensis*; Ben-Itzhak *et al* 1988; Berger & Trinkaus 1995 para neandertales); lo que distinguiría a los cazadores-recolectores actuales es la cooperación y socialización de los recursos, que según Kuhn & Stiner (2006) se habría producido relativamente tarde en la evolución humana; siendo básica la amplitud de la dieta en las poblaciones ya que las mujeres y los niños tendrían "*mayores opciones de*

independencia económica" (p. 961). De ser así, la división del trabajo podría haber dejado algún registro en la microestriación.

Según Kuhn & Stiner (2006) y Stiner & Kuhn (2009), los neandertales carecerían de división sexual de roles. Esto no suponía un *handicap* en su medio habitual, pero sí cuando tuvieron que competir por el espacio y los recursos con otros grupos. Los AMH habrían desarrollado un fenotipo cultural que provocaría una respuesta adaptativa capaz de mantenerse en diferentes medios (Kuhn & Stiner 2006), mientras que la desventaja demográfica de los neandertales habría provocado su extinción, siguiendo el concepto de "*fitness landscape*". Ante un empeoramiento del clima la disminución de su población habría sido fatal, mientras que la socialización de los AMH habría permitido su supervivencia diferencial e incluso su expansión (Bocquet-Appel & Demars 2000, 2002; Stiner *et al* 2000; Stiner 2002; Bocquet-Appel *et al* 2005; Kuhn & Stiner 2006; Banks *et al* 2008a; Müller *et al* 2011). Los escenarios demográficos posibles entre los neandertales serían tres: 1) La preponderancia del consumo de carne entre los neandertales (Richards *et al* 2001; Bocherens *et al* 2005) no sostendría la división de labores, ya que entonces las mujeres no tendrían ningún papel en la subsistencia del grupo más allá de la reproducción. Dados los altos grados de desarrollo muscular y robustez de los huesos en ambos sexos no parecen que ese fuera el caso. 2) Las mujeres y niños eran económicamente independientes de los hombres. Estos recolectarían y cazarían pequeños animales que consumirían en el campo y por eso no hay constancia de su consumo en los yacimientos o campamento base. Aunque entre los *H. heidelbergensis* el dimorfismo sexual no habría sido muy distinto del actual (Arsuaga 2000), este escenario explicaría las diferencias en la dieta encontradas en los individuos de la Sima de los Huesos (Pérez-Pérez *et al* 2003) y 3) Mujeres y niños participaron más activamente en la caza de lo que se cree, aunque quizás sin exposición directa al peligro fulminante (Kuhn & Stiner 2006).

Según Klein (1989: 317), el tipo de explotación preferencial de las llanuras europeas por los AHM habría tenido consecuencias en la estructura social: aumento de la división de trabajo por sexos, campos centralizados con estructuras de movilidad circular, etc. Al separarse durante un tiempo algunos miembros del grupo para ocupar campos secundarios, habría sido necesario aumentar la sofisticación de los sistemas de comunicación y de identificación (Gamble 2001; Finlayson 2004: 161), lo que también explicaría la proliferación de adornos y objetos decorativos.

En el Paleolítico Superior el dimorfismo sexual parece que habría aumentado (Churchill 1994, 1996; Villotte *et al* 2010), manteniéndose la relación pese a la disminución general de la estatura en el LUP (Formicola & Giannecchini 1999; Pearson 2000; Formicola & Holt 2007), lo que ha llevado a proponer que la división de tareas como se conoce entre los cazadores-recolectores actuales ya estaría presente (Soffer 1994; Binford 1985; Horan *et al* 2005; Kuhn & Stiner 2006; Stiner & Kuhn 2009 *vs* Holt & Formicola 2008), pasando a ser una característica más de la "Revolución" del Paleolítico Superior. Este fenotipo cultural, habría aparecido en latitudes bajas (África), ya que es en éstas donde se presenta una mayor variedad de recursos y habría otorgado a las mujeres AMH una mayor independencia económica (Kuhn & Stiner 2006: 961), aumentando quizá la longevidad de los individuos (Caspari & Lee 2004), lo que llevaría a un aumento de la población, que habría favorecido su expansión fuera de África. Si bien en el EUP no se observan cambios significativos en los patrones de mortalidad (Trinkaus 1995, 2011; Gambier 1997 *vs* Caspari & Lee 2004) éstos pudieron haber ocurrido con el LUP, en el que la esperanza de vida podría haber aumentado hasta un 20%, llegando las mujeres a los 40 años y los hombres a los 50-60 (Klein 1989: 385).

Queda por responder por qué la división de tareas no puede estar relacionada con la primera expansión de *H. heidelbergensis* y (si se originó con los AMH y en África hace unos 200 *Ka*) por qué no fue suficiente para las poblaciones del Próximo Oriente (Soffer, *comment on* Kuhn & Stiner 2006: 967). Además, la asociación de la división de tareas con latitudes bajas no está clara ya que, si bien es cierto que tienden a presentar biotopos más diversos, también lo es que las mayores diferencias en los roles sexuales se dan actualmente en latitudes altas, donde la caza de grandes mamíferos tiene un papel importante en la economía (Tooby & DeVore 1987; Kelly 1995: 262-270; Kaplan *et al* 2000; Waguespack *comment on*: Kuhn & Stiner 2006: 970).

- *Competencia*

El principio de exclusión competitiva (MacArthur 1972: 21-58) supone que dos especies con una ecología trófica similar tienden a competir cuando sus rangos de distribución geográfica se solapan (Shea 2001, 2003b). Esta idea fue inicialmente sugerida por Boule (1911). La hipótesis se basa en la premisa de que, tanto si el clima redujo a las poblaciones y las fragmentó, como si la expansión de los humanos modernos fue consecuencia de tasas de crecimiento demográfico más

elevadas, la desaparición de los neandertales estaría relacionada en último término con la competencia con los humanos modernos (Shea 2001, 2003b; Mellars 2004b; Delson & Harvati 2006; Banks *et al* 2008a), cuya superioridad sería: cognitiva (Mithen 1996), tecnológica (Mellars 1989, 2004b; Pettitt 1999; Shea 2001; 2003b; Shea & Sisk 2010), demográfica (Bocquet-Appel & Demars 2000, 2002; Kuhn & Stiner 2006) o por una dieta más variada (Pike-Tay *et al* 1999; Richards *et al* 2003; Hockett & Haws 2005 *vs* Morin 2008). En Próximo Oriente hace 100 *Ka* la evidencia de ocupación de áreas muy similares, con solapamiento en la fauna consumida y el uso de la misma tecnología, ha llevado a proponer que, si se dio competencia, habría sido a favor de los neandertales, que conocían el medio (Roebroeks 2003; Binford 2007), desplazando a los humanos modernos e impidiendo su expansión en el Próximo Oriente y hacia Europa (Shea 2003b), lo que implicaría que la "superioridad" de los AMH en el Paleolítico Superior europeo se habría originado en algún momento después de hace 100 *Ka* y en África (Kuhn & Stiner 2006).

En el OIS 3 el registro arqueológico parece indicar similitud en cuanto a los nichos (aunque no idénticos; Hoffecker 2002: 178; Davies *et al* 2003) y la explotación de recursos (Otte 1990; Rigaud 1993; Lieberman & Shea 1994; Marean & Kim 1998; Bocherens *et al* 1999, 2005; Gaudzinski 1999; Patou-Mathis 2000; Hoffecker & Cleghorn 2000; Kuhn & Stiner 2001; Speth & Tchernov 2001; Aura *Tortosa et al* 2002; Grayson & Delpech 2002; Hoffecker 2002: 178; Kaufman 2002a; Enloe 2003; Munzell & Conard 2004; Steele 2004; Conard 2005: 306; Conard *et al* 2006: 325; Strauss 2005, 2010; Adler *et al* 2006; Adler & Bar-Oz 2009; Richards & Trinkaus 2009a; Trinkaus *et al* 2009; Peresani *et al* 2011 *vs* Mellars 1973: 261, 1989, 1993, 1996). Los análisis isotópicos en individuos neandertales y AMH (Richards *et al* 2000, 2001; Bocherens *et al* 2005) parecen indicar que habría habido un cambio sustancial en los recursos explotados, pero que éstos serían hacia un más amplio espectro de recursos potenciales, manteniendo una alta cantidad de proteínas ingeridas de los grandes mamíferos (Stewart 2004; Richards 2009; Trinkaus *et al* 2009), por lo que no se excluye la competencia (Drucker & Bocherens 2004; Bocherens & Drucker 2006).

Aunque Stiner & Kuhn en varios artículos se han posicionado a favor de una revolución en diversos aspectos con la entrada de los AMH, lo cierto es que la idea de un cambio dentro de los mismos neandertales está implícita en los resultados de Stiner (1994, 2002) y Stiner *et al* 2000. La incorporación de recursos acuáticos o marinos y de fauna pequeña, que

indican una dieta más amplia en algunos grupos de neandertales (*ver apartado 2.2.3.d*), explicaría por sí misma la supervivencia tardía en estas zonas (Hockett & Haws 2005) y confirmaría el solapamiento en las presas. En cualquier caso, la inclusión de recursos acuáticos en la dieta no se habría generalizado hasta el gravetiense (Zilhão 2001: 36; Richards *et al* 2003) o incluso después, hace 20 *Ka,* coincidiendo con la aparición de arpones (Strauss 1995, 2003, 2005, 2010; Richards *et al* 2000; Drucker & Gambier 2005; Morin 2008) y no se vería un aumento significativo hasta ~12 *Ka,* culminando en la "revolución acuática" de hace 8 *Ka* (Enghoff 1991; Coles 1992). El aumento de la explotación de fauna pequeña habría generado muchas ventajas (Stiner 1993, 1994, 2002; Stiner *et al* 2000; Stiner & Munro 2002; *véase apartado 3.6*). Dusseldorp (2009: 43) comenta las incongruencias de considerar a éstas presas "fáciles" ya que, aunque los huevos de avestruz se consideran dentro de los recursos "lentos", distan mucho de ser fáciles de conseguir y deberían calificarse dentro de la categoría de peligrosos. Además, mientras que es cierto que las tortugas serían lentas y fáciles de adquirir, esto no es cierto para otros reptiles de los que también hay constancia, como las lagartijas o las serpientes, que serían presas mucho más complejas de cazar. Por otra parte no se debería olvidar que la capacidad de obtener animales considerados por Stiner como "rápidos" y "difíciles", como pueden ser los lepóridos, se conocen ya en yacimientos muy antiguos (Blasco 2008), como Sima del Elefante (Huguet 2007), incluyendo aves (Blasco & Fernández Peris 2009, 2011; Peresani *et al* 2011) y castores (Dusseldorp 2009: 154). En cualquier caso, Costamagno & Laroulandie (2004) indican que el consumo de fauna pequeña no sería general y constante hasta el magdalaniense. La incorporación de una mayor variedad de recursos, sobretodo de los acuáticos y pequeñas presas, debería indicar una relajación del nomadismo (Henry 1985; Soffer 1985; Belfer-Cohen 1991; Price & Gebauer 1995), que no es evidente hasta el LGM, en que aparece claramente también la intensificación de los recursos (Haws 2003; *véanse apartados 2.3.3.b* y *2.3.4.b*).

Banks *et al* (2008a) sostienen que en ambientes deteriorados (OIS 3b-a), la competencia habría aumentado, al ser los recursos escasos. La respuesta ante el cambio del medio habría sido similar en ambas poblaciones (neandertales y AMH) (Davies *et al* 2003; Davies & Gollop 2003), pero habría sido diferente en la recuperación: más lenta en los neandertales (Müller *et al* 2011), permitiendo a los humanos modernos ocupar las zonas libres del norte de Europa "*before the sedentary Neanderthals were able to reoccupy this territory*" (Müller *et al* 2011). Las

altas tasas de natalidad de los AMH y la mayor facilidad para explotar ambientes abiertos entre refugios les habría facilitado la expansión una vez el clima hubo mejorado tras el H5 (Müller *et al* 2011) y el H4 (Banks *et al* 2008a). Las dudas del modelo aparecen cuando surge la pregunta de si existía suficiente población como para que ambos grupos llegaran a encontrarse (Harpending *et al* 1993; Mussi & Roebroecks 1996). En el Próximo Oriente el ambiente ocupado ha sido definido como "*narrow*" (Shea 2003a), pero en Europa, aun asumiendo una localización preferencial similar (Davies *et al* 2003), existía mucho más espacio disponible. Además, la competencia sólo habría sido posible si ambas poblaciones hubieran tenido densidades demográficas elevadas y el medio hubiera actuado como factor limitante de los recursos (Finlayson 2004: 78; Stewart 2004). La opción de densidades de población altas al final del OIS 3 en Europa no parece plausible (Harpending *et al* 1993; Mussi & Roebroecks 1996; Zilhão 2006a). La competición, por tanto, al igual que la hibridación (Zilhão & Trinkaus 2002; Zilhão 2006b,c), si ocurrieron, habrían sido casos concretos y locales (Finlayson 2004: 79).

El concepto mismo de "competencia" es complejo, puesto que se asocia a un enfrentamiento (directo o indirecto) entre humanos; sin embargo la premisa básica para establecer "competencia" pasa por la aceptación de una coexistencia en la mismo área (Gravina *et al* 2005; Mellars *et al* 2007a; Mellars & Gravina 2008; Zilhão *et al* 2006, 2008; Zilhão 2011) y de ocasiones de encuentro (Vandermeersh & Bar-Yosef 1988; Rak 1993; Bar-Yosef 1998b; Tchernov 1998). Ninguna de estas dos premisas ha sido probada (Zilhão 2011) y de hecho es muy difícil que se llegue a hacer (Finlayson 2009); pero sí que puede medirse la posibilidad de competencia en caso de que ambas poblaciones tuvieran un mismo abanico de recursos preferenciales (Bar-Oz & Adler 2006; Adler & Bar-Oz 2009). En cualquier caso, este dato tampoco informaría *per se* de la competencia, ya que habría que analizar la carga del medio, que quizás podría mantener a ambas poblaciones (Stewart 2004) y descartar que el cambio responda a un factor climático.

3. PALEOECONOMÍA Y DIETA

El registro fósil sitúa a los primeros representantes de nuestro género (*Homo*) en torno a hace 2,5 *ma* y la primera evidencia de agricultura que encontramos tiene tan sólo unos 12 *Ka*. En el 99% de nuestra historia evolutiva, la alimentación se ha basado en la caza y la recolección, lo que implica que este tipo de economía supone la adaptación humana más persistente y exitosa (Carlstein 1982; Lee & Devore 1987: 3).

La paleoeconomía fue definida por Bailey (1982: 5) como la "*explotación y organización de los recursos usados en el mantenimiento de las sociedades y poblaciones humanas del pasado*". Díez (1992: 35) ofrece una definición más sencilla, considerándola un sistema de producción y reproducción de los grupos humanos pretéritos, yendo mucho más allá de la dieta en sí misma para incluir todos los procesos causales y derivados de ésta. La antropología de la nutrición es, siguiendo la definición de Ulijaszek & Strickland (1993: 1), el estudio de la dieta de los humanos desde una perspectiva evolutiva, enfatizando el concepto de adaptación (Stinson 1992). Es importante distinguir entre nutrición, como concepto claramente biológico y la alimentación, que incluye predominantemente aspectos sociales (Johnston 1987).

A lo largo de la historia del estudio de la evolución humana ha habido una tendencia a considerar que nuestros ancestros cambiaron gradualmente de una dieta basada en recursos vegetales a una dependiente en gran medida de la carne (Dusseldorf 2009: 9), sin olvidar que los homínidos serían omnívoros. Este hecho se ha relacionado con cambios morfológicos, sobretodo del cerebro y de la historia vital (Isaac 1978; Aiello & Wheeler 1995; Kaplan *et al* 2000; Kaplan & Robson 2002; Milton 2002; Kuhn & Stiner 2006 etc.).

En lo que se refiere al origen y evolución de la especie humana, estudiar su dieta es básico para mejorar el conocimiento sobre los procesos de adaptación biológica, comportamental y cultural, ya que nutrientes y agua son los dos recursos más limitantes en cualquier especie. Entre los primates la dieta es el mayor factor diversificador y explica en gran medida, las variaciones etológicas y ecológicas de los hominoideos actuales (Fleagle 1999). Numerosas especies coexisten en un mismo hábitat gracias a que explotan recursos distintos o hacen un uso diferencial de ellos (Galbany *et al* 2009). La reconstrucción de la dieta y los hábitos alimenticios de homínidos fósiles puede ayudarnos a comprender

el comportamiento evolutivo y la economía de las poblaciones (Kaplan & Hill 1992; Finlayson 2004: 94), pero no es una tarea fácil (Lee-Thorp & Sponheimer 2006). Para inferir la dieta de los homínidos pueden utilizarse diversos métodos (Pérez-Pérez 2004b: 281): los indirectos, como la zooarqueología, palinología o industria y los directos, como los análisis de isótopos estables ^{15}N y ^{13}C, los oligoelementos (especialmente Sr y Zn) o la microestriación dental. Cada metodología ofrece ventajas e inconvenientes por lo que "*ideally, they should form a complementary suite*" (Lee-Thorp & Sponheimer 2006: 132).

3.1. Etnografía y dieta

"*Comemos y digerimos toda clase de cosas, desde secreciones rancias de glándulas mamarias a hongos o rocas (o si se prefieren los eufemismos, queso, champiñones y sal)*".

Harris 2004: 11

La etnografía es una de las primeras aproximaciones que se realizó sobre la alimentación humana en el pasado y es marco de comparación en los estudios del comportamiento nutricional. Los primates constituyen un modelo natural para los australopitecinos, quizás aplicable también a los primeros *Homo*, pero a partir de *Homo ergaster* la comparación es, seguramente, más adecuada con modelos actuales de humanos modernos (HG) (Binford 2007). Aunque no pueden considerarse completamente análogos (Bonte & Izard 1996: 150; O'Connell 2006; Ramírez Goicoechea 2009: 56-60; Adler & Bar-Oz 2009; Speth 2010: 7), los HG "… *provide the most relevant data available on a range of traits for comparison of human behaviour with that of other species with the aim of identifying derived traits*" (Marlowe 2005).

Binford (1980) describió la subsistencia de los cazadores-recolectores como un conjunto de estrategias de organización y obtención de recursos que varían entre la caza (los cazadores se mueven hacia la presa) y la recolección (los recolectores llevan los recursos hacia la localización de los consumidores), como dos puntos extremos de un continuo, en el que los grupos se sitúan según las características del medio, como la variabilidad estacional o la distribución espacial de los recursos (Kelly 1995).

En los medios en que la estacionalidad es muy marcada y los recursos vegetales disminuyen (o incluso están ausentes), en invierno o en la estación seca los grupos humanos deben organizarse en torno al consumo básico de recursos animales o bien almacenar los vegetales (Binford 1980:

15). En los medios tropicales, donde los recursos son escasos pero ubicuos, la restricción estacional es mínima y los grupos presentan un alto grado de movilidad debido a la sobreexplotación (Enloe 1991).

Los cazadores-recolectores actuales presentan, en general una dieta mixta (Lee 1968: 42), con una importancia muy relevante de los vegetales (Mulvaney & Golson 1971; Lee & DeVore 1976). Lee (1968) estimó que en un ambiente donde existe una abundancia significativa de estos recursos, el gasto generado por la caza es cinco veces mayor que el de la recolección (Bourlière 1964: 336 *cit. in:* Lee 1968: 93), por lo que concluye que "…*in a cold area it makes a sense to eat a lot of meat; but in a hot area, the reverse is true*" (Lee 1968: 42) y propone que la importancia de los vegetales en las sociedades de HG habrían jugado "*a similar role*" en la dieta de los grupos del pasado (Lee & Devore 1987: 7). Igualmente, Binford (2007: 191) consideró que en el oeste europeo, en los periodos interglaciales, los humanos no habrían dependido más de un 50% de la caza de animales terrestres.

Los neandertales se han comparado tradicionalmente con poblaciones esquimales como los inuit o los fueguinos, ya que estos habitan en zonas muy frías. Sin embargo, ya Howell (1952) indicaba que muchos de los neandertales llamados "clásicos" habitaron ambientes de clima más templado. Este autor los comparaba con los nativos norteamericanos de la zona norte entre las grandes cascadas y las montañas rocosas (*p. ej.* los Shoshoni); el clima de estos grupos era bastante severo y aun así, las poblaciones basaban su subsistencia en la recolección más que en la caza, por lo que consideró que los neandertales también podrían haber basado su economía en el consumo de plantas, frutas, semillas y pequeños (y ocasionalmente grandes) mamíferos.

En las zonas templadas, donde el medio soporta 12 meses de crecimiento (ausencia de estacionalidad), parece que sólo un 35% de calorías procederían de la carne (Eaton & Konner 1985; Eaton *et al* 1988; Harris 2004: 51) y tan sólo un grupo de los analizados por Binford (2007: 187) presenta una dieta eminentemente carnívora: los Yukis[27] (*Figura 28*). Los grupos estrictamente carnívoros son raros y están limitados a latitudes altas y de interior, en ambientes áridos y fríos y con una productividad primaria baja (Lee 1968: 42; Whittaker 1975: 193-200; Harrison *et al* 1977: 403; Lee 1987: 42; Hoffecker 2002: 7; Binford 2007: 187; *Tabla 4*). En esos mismos ambientes, las poblaciones que viven cerca del mar tienden a

[27] Esta población es un caso anómalo. Las referencias de los estudios sobre la dieta y economía del grupo pueden escontrarse en: Binford (2007: 190).

explotar preferentemente la pesca (Lalueza 1991: 24-25; Cordain *et al* 2000a,b; Marlowe 2005). Estos grupos se caracterizan por una localización preferente en el límite subpolar, por debajo de los 12,5ºC de ET y con una productividad del suelo por debajo de 3 puntos (*Figura 28*).

Grados desde el Ecuador	Recolección	Caza	Pesca	Total
<60	0	6	2	8
50-59	0	1	9	10
40-49	4	3	5	12
30-39	9	0	0	9
20-29	7	0	1	8
10-19	5	0	1	6
0-9	4	1	0	5
TOTAL	**29**	**11**	**18**	**58**

Tabla 4. *Recurso primario de subsistencia según la latitud en 58 poblaciones de cazadores-recolectores actuales (Lee 1968: 43).*

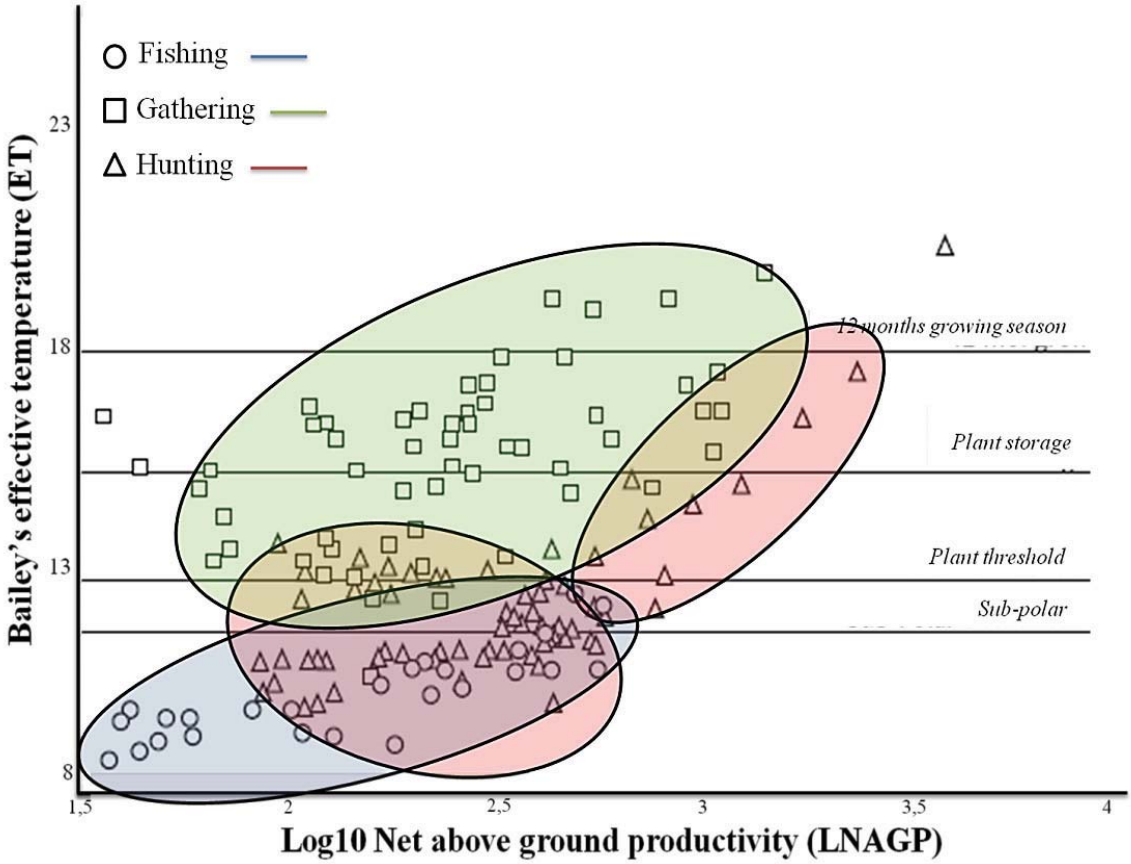


Imagen 28. *Distribución global de la temperatura efectiva (ET) según los valores de productividad del suelo en g/m^2 producido anualmente (NAGP). Los puntos representan poblaciones de cazadores recolectores post-pleistocenicas con densidades menores de 9,09 personas/km^2 segmentadas según el tipo primario de subsistencia practicada. En: Binford 2007: 187.*

3.2. Requerimientos metabólicos

"In any attempt to reconstruct paleodiet, it is necessary to test the findings of different lines of research agains the nutritional needs".

Hardy 2010: 666

El alimento humano proporciona energía para el mantenimiento de las necesidades físicas, la actividad, el crecimiento y la reproducción (Ulijaszek 1992). Los primates explotamos un amplio abanico de recursos que el medio ofrece; sin embargo no comemos cualquier cosa que encontramos. Cada especie se concentra en un determinado tipo de recursos según la energía requerida y conseguida, constreñimientos del sistema digestivo, etc.

Con muy pocas excepciones (Hill 1988; Eaton *et al* 1997; Hockett & Haws 2003) la reconstrucción de la dieta en el Paleolítico según los requerimientos metabólicos, se ha centrado en el consumo de grasas, proteínas y calorías (Shipman & Walker 1989; Speth 1989; Leonard & Robertson 1994; Aiello & Wheeler 1995; Cachel 1997; Milton 1999; Foley 2001: 305-331; Richards *et al* 2001, 2003, 2005; Sorensen & Leonard 2001; Speth & Tchernov 2001: 52-72; Stanford & Bunn 2001; Stiner 2002; Aiello 2007: 17-28; Leonard *et al* 2007: 29-46; Snodgrass & Leonard 2009) o en el *input* entre las calorías extraídas y gastadas (Stiner *et al* 1999; Stiner & Munro 2002.).

El clima frío (Kelly 1995; Aiello & Wheeler 1995, 2003; Otte 1996; Steegmean *et al* 2002: 577; Aiello 2007: 17-28)[28], la movilidad y el grado de actividad física "*mechanical loading*" (véase: Binford 1980; Trinkaus 1989: 55 Anwar *et al* 2007) estarían muy relacionados con la energía requerida para mantener la homeostasis ya que el aumento de éstos (reducción en el caso del clima) conlleva mayores gastos y requiere unos aportes calóricos más elevados (Sorensen & Leonard 2001, Leonard *et al* 2007).

Los estudios de Sorensen & Leonard (2001), Aiello & Key (2002), Froehle & Churchill (2009) y de Snodgrass & Leonard (2009) apuntan a

[28] Además de que algunas características morfológicas podrían ser adaptaciones a determinados ambientes (*véanse apartados 2.3.2.b y 2.3.3.b*), podrían haberse dado respuestas fisiológicas como por ejemplo reducir la temperatura corporal para reducir la tasa metabólica basal, que repercutiría en una disminución del gasto energético, como ocurre entre los habitantes de áreas que presentan temperaturas muy bajas por la noche como en el desierto del Kalahari o en Australia (Brooke 1972 *cit in:* Ulijaszek & Strickland 1993: 141).

niveles muy altos de *Kcal* ingeridas al día entre los neandertales: 4000/6000 para los hombres y 3000/5000 para las mujeres, similares a los de los atletas y granjeros actuales. Estas aproximaciones concuerdan con lo que se esperaría de la fauna que ocupa ambientes más fríos (Sorensen & Leonard 2001; Steegmean *et al* 2002; Aiello & Wheeler 2003), aunque están muy por encima de los niveles encontrados en poblaciones cazadoras actuales como los Inuit. Según Aiello & Key (2002) los requerimientos metabólicos de las mujeres neandertales durante la gestación y lactancia habrían sido de 2750-3020 *Kcal*. Esto es un 20% más que en *H. erectus* y un 10% más que en los humanos modernos del Paleolítico Superior. El trabajo de Froehle & Churchill (2009) fue el primero en comparar a los neandertales con los AMH. Estos autores analizaron la diferencia entre ambos grupos, añadiendo variables como el clima en el que habitaron, sugiriendo que los neandertales necesitarían una media de 25-30% *Kcal* más al día. Es interesante comprobar que, aunque los autores se centran en el cambio neandertal-AMH indican que "*diverse diets re-ocurred across many regions of Europe by at least Gravettian*" (Froehle & Churchill 2009: 31).

La carne, el pescado, las aves o la leche contienen un 10-14% de su peso en proteínas; en cambio el contenido calórico de los cereales y legumbres, una vez cocinados, es sólo del 2,5-10% (las legumbres ofrecen porcentajes mayores crudos, pero no se pueden digerir sin cocinar). Los tubérculos (patatas, frutas y hortalizas) rara vez superan el 3%. Los frutos secos (y la soja) son los únicos alimentos de origen vegetal que aportan tantas proteínas como la carne, el pescado o la leche (Harris 2004). La dieta ideal sería aquella que aporte todos los nutrientes esenciales de la máxima diversidad de fuentes (Hockett & Haws 2003). Algunos alimentos son más ricos en determinados nutrientes (calóricos o no) y por lo tanto su consumo producirá una mayor "eficiencia" energética[29]. Este *fitness*

[29] Los músculos de los mamíferos terrestres generan un máximo *input* (por unidad de peso ingerida) de proteínas thiamina y riboflavina; los órganos de éstos, proporcionan sobretodo grasas, niacina, ácido fólico y vitamina A. El marisco aporta vitamina B12 y hierro en mayores cantidades que otros alimentos. Las aves, además de una alta proporción de vitamina B6, contienen muchas grasas y proteínas por unidad de peso. El pescado tiene elevadas proporciones de potasio, calcio, vitaminas D y A, riboflavina y thiamina, además de proteínas. Finalmente, los vegetales contienen carbohidratos, y tienen la máxima proporción de vitamina C y E y la segunda más alta de calcio y potasio (ver los tipos de alimentos incluidos en cada grupo en la Tabla 1 en Hockett & Haws 2003: 212). El valor calórico puede estimarse a partir de la masa corporal del animal, aunque no es una ley universal; por ejemplo, las aves ofrecen casi el doble de calorías por 100 *g* que los mamíferos (Hockett & Haws 2003: 212). En los mamíferos terrestres, sin embargo, se mantiene la relación masa corporal-valor calórico, aunque se ha visto que también es dependiente de la edad del individuo (Edwards 2010); no sólo por el hecho de que los mamíferos más grandes contienen más carne sino porque la carne de un animal más grande tiende a presentar más materia grasa (Rabinovich & Hovers 2004: 301).

mayor tendrá influencia en la reproducción y longevidad y repercutirá, en último término, en la densidad demográfica que podrá sustentarse en un medio determinado. Las poblaciones del Paleolítico no podrían haber sobrevivido sin una dieta variada: "*A diet consisting of relatively equal combination of terrestrial mammals, birds, shellfish, fish and plant food would have lead to healthier individuals than would a diet based solely or primarily on one type of animal food*" (Hockett & Haws 2003: 212); así la "dieta variada" sería la condición "primitiva", mientras que las dietas especializadas serían adaptaciones derivadas (p. 211).

Cachel (1997), Jones (2009) y Hardy (2010), han puesto de manifiesto la incongruencia y los problemas de asumir una dieta eminentemente carnívora entre los neandertales. Es cierto que la carne (incluyendo todas las partes comestibles) proporciona una gran cantidad de micronutrientes (Hockett & Haws 2003); además el hierro de la carne se absorbe mucho mejor que el de las plantas[30]. Sin embargo, una dieta eminentemente carnívora multiplica los costes energéticos en un 9-18% para satisfacer las funciones metabólicas (Lee & DeVore 1987: 7). Además, el consumo exclusivo de carne puede provocar el fenómeno de "*rabbit starvation*", conocido en el ártico y resumido por Mann (2000, 2007) como la condición en la que los individuos "*ate successively bigger meals of lean meat while simultaneously experiencing the symptoms of starvation, stomach distensión, restlessness and diarrea occurring after 2-3 weeks, if a source of carbohidrate was not obtained*" (Mann 2000: 77). La explicación más sencilla es fisiológica, ya que existe una capacidad finita del hígado de producir encimas para la síntesis de la urea; si se excede, se produce hiperammonemia e hiperaminoacidemia (Cordain *et al* 2000a,b). Una dieta alta en contenido cárnico tiene que estar equilibrada con grasas o carbohidratos. Este hecho puede darse con mayor facilidad en sociedades con animales domesticados, pero no con animales salvajes (Cordain *et al* 2000; Mann 2000). Según Hardy (2010) parte de la grasa de los animales podría conseguirse mediante una explotación de las zonas más grasosas de las carcasas, como hacen los esquimales (Jones 2009), pero la arqueología no demuestra tal tipo de procesamiento (Hardy 2010). Otra solución puede ser ingerir recursos acuáticos (Barton *et al* 1999; Antunes 2000; Erlandson 2001; Balter & Simon 2006). En cualquier caso, el calcio también podría verse reducido, provocando pérdidas de masa ósea si no se ingieren vegetales, muy ricos también en determinados micronutrientes (*p. ej*. vitamina C).

[30] Y la vitamina B12 aparece en cantidades muy bajas en las plantas.

3.3. Modelos de forrajeo óptimo (OFM)

"Neanderthals must have succesfully applied refined strategies, using knowledge of the landscape and the animal species to ambush and kill these dangerous species of prey".

Dusseldorp 2009: 159

La teoría del forrajeo óptimo investiga cómo los animales maximizan la relación entre la estrategia de alimentación y los costes de obtención (Harris 2004: 211) para explicar el comportamiento a nivel evolutivo. Estos modelos se han aplicado a un amplio espectro de ámbitos, desde el comportamiento de los insectos al de los cazadores-recolectores (Dusseldorp 2009: 11, 2011), simplificando los factores determinantes en las elecciones del forrajeo, de forma que puedan ser modelizados (Winterhalder & Alden Smith 2006; Shennan 2002). Uno de sus principales *handicaps* en los estudios de evolución humana reside en el hecho de que es necesario conocer el paisaje y ambiente en el que se sitúa el objeto de estudio. Los OFMs predicen la especie explotada por un predador en unas condiciones ambientales determinadas y qué especies se evitarán, siguiendo las ideas de la ecología evolutiva de MacArthur & Pianka (1966). Que una especie sea explotada depende de muchos factores, como el valor nutricional de la misma y los costes de obtención (incluyendo peligrosidad, tiempo invertido en la tecnología necesaria para la caza, etc.) (Whinterhalder 2001). Una de las críticas que ha recibido esta aproximación es que el OFM asume *a priori* que existe una tendencia, optimizada por selección natural entre los cazadores-recolectores, para ser lo más eficientes posible. Aunque no hay acuerdo sobre cómo se transmiten los comportamientos de forrajeo óptimo (Ingold 2000: 30; Dusseldorp 2009: 55-56), se supone que estos grupos pueden maximizar su comportamiento económico aun sin saberlo. Según Todd (2000: 941), no escogen deliberadamente entre el número infinito de posibles acciones, pero acaban decidiendo heurísticamente la más racional (ver: Harris 2004).

Recientemente, Dusseldorp (2009; 2011) ha analizado la amplitud de la dieta (*Diet Breath Model*) en los neandertales. Sus resultados indican que las poblaciones asociadas a momentos interglaciales cazaron de manera preferente animales solitarios, que serían más fáciles de obtener (aunque incluyeron animales tan peligrosos como los osos); con el aumento de la rigurosidad del clima y de los ambientes más abiertos aumentaría la caza cooperativa (Kuhn & Stiner 2006; Stiner & Kuhn 2009)

y primarían las especies grupales, sobretodo de ungulados. Aunque el tipo de alimento no variaría (grandes herbívoros); sí que lo harían las estrategias de caza y la dinámica interna de los grupos de cazadores (Dusseldorp 2009), aumentando su población en los periodos fríos en sistemas de fusión más continuos.

3.4. Teoría de nichos

"Even if experiments suggest that the Schöningen throwing spears were superb hunting weapons … the most important "tool" must have been an extensive knowledge of a wide range of animal behavior".
Roebroeks 2003: 107

En los últimos años ha cobrado una gran importancia el concepto de nicho y las implicaciones que tienen las áreas preferenciales de ocupación (Davies *et al* 2003; van Andel 2003; Banks *et al* 2008a,b). El desconocimiento del medio es *a priori* un hándicap importante en las sociedades a la hora de colonizar nuevos hábitats (Roebroecks 2003; Rockman & Steele 2003). Las causas de las migraciones pueden estar provocadas por diferentes procesos: presión demográfica, cambio climático, etc. (Foley 1992). Si se tratara de un seguimiento de fauna migratoria (Tchernov 1992a,b; Martínez-Navarro & Palmqvist 1995, 1996; Agusti & Antón 2002: 242-252; Agusti *et al* 2009), el choque con el ambiente no sería tan grande, ya que no puede considerarse completamente un "*new environment*". En el registro arqueológico no es raro encontrar numerosos ejemplos de repetición cíclica de los asentamientos (*p. ej.* el valle del Dordogne; Mellars 1996). Este conocimiento es consecuencia de la acumulación cultural y de la transmisión (Rockman 2003: 3-24; Roebroeks 2003: 99-115; Otte 2012). Finlayson (2009: 18-62) habla de grupos conservadores e innovadores como estrategias que determinarán el éxito de los humanos. Los conservadores serían aquellos que mantienen un rango concreto de expansión. Se concentran en "*core*" areas y podrían considerarse totalmente adaptados a un tipo de ambiente, hasta el punto de la especialización. En contextos estables estos grupos son dominantes. En entornos benignos para ellos pueden llegar a expandirse y ocupar otras áreas; sin embargo, su capacidad de respuesta a un cambio es muy limitada. En vez de la innovación, optan por la migración hacia zonas en que su medio se mantenga. En casos de fluctuaciones rápidas o aislamiento de su centro es muy probable que el grupo se extinga. Los innovadores viven en el margen, en la periferia del rango geográfico. En estas zonas las condiciones no son ideales, pero son suficientemente

buenas para permitirles sobrevivir. En algunas áreas son capaces de persistir porque existe un grupo que habita las zonas más benignas y que continuamente se expande hacia estos hábitats marginales. Estas poblaciones se conocen como degradadas al depender de inmigrantes para mantenerse. Sin embargo, su capacidad de respuesta al cambio es mayor.

La teoría de nichos está muy relacionada con los estudios de los modelos de forrajeo óptimo y la ecología nutricional (requerimientos energéticos). Se diferencia de éstos en la visión más global que ofrece, combinando evidencias directas e indirectas. El nicho es un concepto ecológico que delimita un marco de condiciones ambientales en las que el crecimiento es positivo (Nogués-Bravo 2009). Algunas de las aproximaciones que se han realizado reducen la dimensión del concepto a nivel poblacional (Banks *et al* 2006; Banks *et al* 2008a). Estas teorías implican una serie de asunciones *a priori*: por una parte, la estabilidad de las poblaciones (pre-adaptaciones) con poca posibilidad de innovación –las innovaciones o cambios de nicho producirían la extinción real o virtual del grupo provocando su transformación– y por otra, una misma zona podría dar pie a diversos ambientes en diferentes momentos, que resultarían igualmente en la extinción del grupo.

En poblaciones prehistóricas, Banks *et al* (2008a,b) han aplicado la teoría a la transición neandertal-AMH y a los epigravetienses-solutrenses. La modelación de los nichos se basa en el estudio de la disposición espacial de yacimientos datados radiométricamente, de manera similar a como se estudian los tamaños poblacionales y la kinética (Bocquet-Apel & Demars 2000; Bocquet-Apel *et al* 2005). A estos datos se añade información ecológica y geográfica (latitud y longitud), mediante la modelización computacional de diversidad biológica, para predecir los "rangos" de cada especie (o población). Los resultados obtenidos para la transición neandertal-AMH indican una retracción de los neandertales desde el pre-Hengelo 4 (~43,3-40,2 *Ka* Cal) hasta el GI8 (~38,6-36,5 *Ka* Cal) (*Figura 29*). Según diversos autores este hecho puede deberse a dos causas: la reducción del nicho por presiones climáticas y la competencia con los AMH. La primera hipótesis enlazaría con las teorías de Finlayson *et al* (2000); Finlayson (2004); Steward *et al* (2003); Steward (2004, 2005); Zilhão (2006c) y Sepulchre *et al* (2007), entre otros e implica que los neandertales mantendrían el mismo tipo de recursos explotados, de forma que ante un cambio climático migrarían, como otras faunas, manteniendo un kit básico de alimentación a lo largo del tiempo (Patou-

Mathis 2000; Bocherens *et al* 2005; Bocherens 2009a). El problema que Banks *et al* (2008a) ven en esta hipótesis es que parece que habría una transición climática en este periodo hacia un ambiente más cálido y húmedo que, en condiciones "normales", implicaría una expansión del área de distribución. Lo observado en el registro (Banks *et al* 2008a: fig. 2) contrasta con la predicción, ya que los neandertales del GI8 están constreñidos geográficamente (aunque ver: Morin 2008). La evidencia de los nichos similares (Banks *et al* 2008a; Holt & Formicola 2008), así como del tipo de recursos explotados, también muy similar (Grayson *et al* 2001; Barron *et al* 2003; Grayson & Delpech 2003; ver ref en: Morin 2008, etc.) lleva a los autores a considerar más plausible la hipótesis de la competencia.

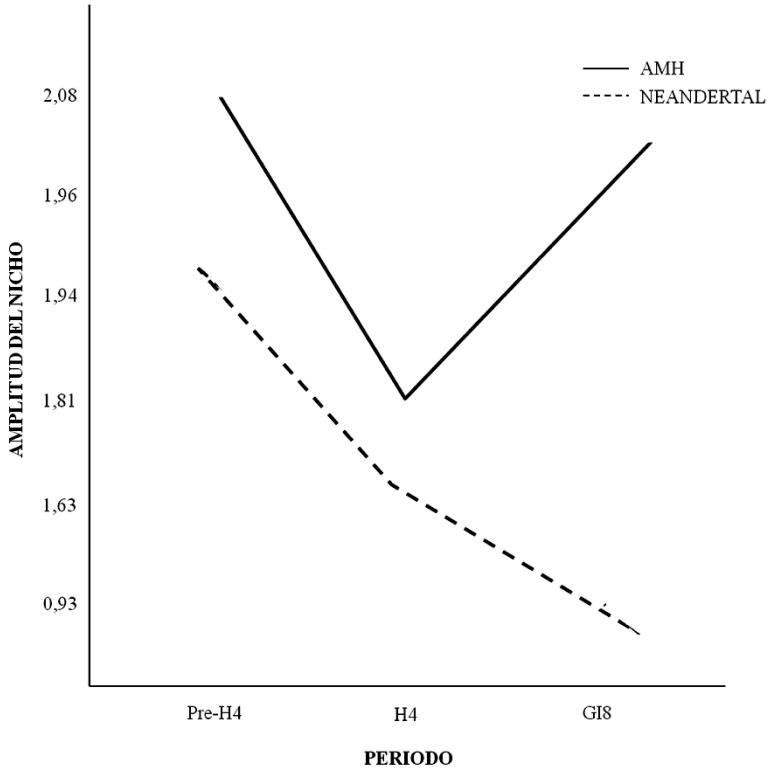


***Figura 29**. Retracción del nicho en los neandertales tras el GI8 y ampliación del mismo en los AMH. El H4 habría afectado a las dos poblaciones de manera similar pero los neandertales no se recuperaron (Banks et al 2008a).*

El trabajo realizado por Banks *et al* (2008b) comparando solutrenses y epigravetienses indica una partición de nichos, con solapamiento geográfico mínimo, siendo el hábitat preferente de los solutrenses más fresco y húmedo, asociado a permafrost continuo; mientras que los epigravetienses habrían estado más adaptados a heladas estacionales con permaforst discontinuo.

3.5. Restos vegetales

> "*Neanderthals were certainly not vegetarians* (…) *This paper does attemp to move us beyond the* "and they also ate plants" (…) *As long as we continue to focus on questions of meat-eating and meat adquisition, we will be exploring an incomplete prehistoric world*".
>
> Hardy 2010: 674

En general, hay una escasez importante de restos fosilizados de plantas que puedan ser indicativos de los recursos consumidos por las poblaciones humanas. Aunque es cierto que las nuevas excavaciones, bajo condiciones controladas y en determinados medios (secos), pueden recuperarse restos vegetales preservados (Albert *et al* 2000; Goren-Inbar *et al* 2002; Mandella *et al* 2002; Weiss *et al* 2004), la cantidad de estudios disponibles es escaso (Jones 2009; Hardy 2010); además muchos de los recursos pueden consumirse directamente, enteros y sin procesamiento, por lo que es difícil que se encuentren en el registro arqueológico.

La evidencia directa más antigua de consumo de plantas proviene de Gesner Benot Ya'aqov, en Israel, hace 800-700 *Ka* (Goren-Inbar *et al* 2000), donde encontraron restos de frutos secos (Goren-Inbar *et al* 2002). Mediante técnicas de flotación se han localizado semillas de frutos carbonizados en Kebara (Bar-Yosef *et al* 1992; Bar-Yosef 2004; Lev *et al* 2005), entre los que se identificaron 48 taxones de legumbres (el vegetal más común), además de bellotas y pistachos. En Amud también se han encontrado semillas de herbáceas y otras plantas no herbáceas (Madella *et al* 2002: 716). Fuera de Israel, pero en Próximo Oriente, destaca el yacimiento de Douara, en Siria, donde se localizaron restos carbonizados de plantas, aunque su participación en la dieta es dudosa (Akazawa 1987 *cit. in:* Hardy 2010). En Europa occidental hay menos evidencias, aunque destacan los restos carbonizados que se han encontrado en Gorham's Cave, incluyendo aceitunas salvajes y piñones (Barton *et al* 1999).

Un método indirecto de evidencia de vegetales se basa en el estudio del uso y desgaste de la industria (Anderson-Gerfaud 1990). Los análisis de residuos evidencian la explotación de granos de almidón y otras plantas en Buran Kaya III, en Crimera y en La Quina, en Francia (en éste último no ha sido posible la identificación del tipo de plantas). El problema es que el uso de estos recursos no implica su consumo, ya que podrían haber sido utilizados únicamente como material para el enmangue de útiles (Hardy *et al* 2001; Hardy 2004). Chernysh (1982) describió dos posibles piedras de

moler con marcas de uso indicativas del procesamiento de plantas en Moldova I, y Paunescu (1988, 1989 *cit. in:* Hardy 2010) encontró herramientas similares al oeste de Ucrania, en la zona del Dniester. En Gorham's Cave, Barton *et al* (1999) sugirieron que algunos cantos de playa (*beach coobles*) presentaban marcas de percusión que podrían haber tenido algún papel en el procesamiento de plantas. Sandgathe & Hayden (2003), basándose en la evidencia etnográfica, propusieron que las costillas de mamut modificadas encontradas en Salzgitter-Lebenstadt (Alemania) podrían haber sido utilizadas como peladores de corteza (*bark peelers*), debajo de la cual, en algunas plantas se encuentra el floema (*pholem*), la capa más interna, muy rica en glucosa y azúcares, cuyo consumo es muy común en algunas sociedades cazadoras-recolectoras.

Jones (2009) y Hardy (2010) han realizado un estudio exhaustivo de las plantas comestibles (algunas de ellas sin necesidad de procesamiento) que pudieron estar presentes en Europa, entre los periodos OIS 3 y OIS 6, en base a las reconstrucciones paleoambientales de Van Andel & Tzedakis (1996) y Huntley *et al* (2003) y según los tipos de ambientes (incluyendo los de estepa ártica y zonas boreales). Algunas de las plantas detectadas precisan algún tipo de procesamiento (pelarlas o cocinarlas) y las evidencias de cocción de vegetales (Henry *et al* 2011) y los restos en herramientas (Hardy *et al* 2001; Hardy 2004) no excluyen esta posibilidad (Jones 2009). La cocción, aunque sólo habría sido necesaria en algunos casos (raíces sobretodo), habría aumentado la cantidad de energía obtenida de muchos vegetales, por lo que podría haberse generalizado. Los USOs –*Undergrounf Storage Organs*– (tubérculos, raíces, bulbos, rizomas, etc.) contienen una cantidad importante de energía, azúcar, minerales (si se consumen con piel) y carbohidratos; además estarían disponibles precisamente en las estaciones con condiciones climáticas más rigurosas: en otoño e invierno. Aunque podrían haber quedado cubiertos por la nieve, su localización sólo requeriría conocimiento del medio.

Recientemente, Henry *et al* (2011) han publicado el hallazgo de fitolitos y granos de almidón en el cálculo dental de neandertales de Shanidar y Spy. Este hecho es una de las pocas evidencias directas de consumo de vegetales en Europa occidental. Algunos restos indican el consumo de dátiles de palmeras (*Phoenix sp.*), legumbres y semillas herbáceas (*Triticeae*), algunas de las cuales muestran alteraciones típicas de la cocción.

3.6. Zooarqueología

"Los nuevos datos del paleolítico euroasiático indican que el uso de recursos por parte de los musterienses fue más complejo internamente y geográficamente más diverso de lo que se creía".

Stiner 1993: 74

La zooarqueología estudia los restos de huesos de la fauna en yacimientos prehistóricos. Existen varias definiciones de "zooarqueología" (Díez 1992: 18), pero todas coinciden en su énfasis multidisciplinar en el estudio de la fauna, con el objetivo de extraer conclusiones sobre los humanos responsables de la acumulación. La zooarqueología no sólo analiza qué especies (incluyendo información sobre qué partes anatómicas de las mismas) y qué tratamiento recibieron (Rabinovich & Hovers 2004), incluyendo la presencia de marcas o indicios de haber sido consumidas por los humanos, sino también las proporciones y el sexo y edad de los animales cazados (Stiner 1992; 1994; Villa *et al* 2004; Costamagno 2006: 87). Además de estudiar el potencial consumo de los restos hallados, también analiza la evidencia de fauna modificada para usos no-alimentarios (Patou-Mathis 2000; Krönneck *et al* 2004; Morin & Laroulandie 2012). Aunque la zooarqueología es uno de los métodos más directos y más desarrollados científicamente en el análisis de la dieta, la gran abundancia de restos animales respecto a las plantas ha provocado generalmente un sesgo hacia los primeros (Burke 2004) y en concreto hacia la megafauna. En el caso de los yacimientos excavados en épocas antiguas, los propios arqueólogos pueden haber favorecido la conservación de determinados restos (identificables o completos) que hay que tener en cuenta (Mussi 1999: 65-66).

Los primeros estudios consideraban que la caza sería una actividad compleja, que sólo podrían haber desarrollado los humanos modernos (Binford 1984; Kaplan *et al* 2000), o sólo éstos de manera efectiva (Trinkaus 1986, 1989; Stiner 1994, 2001; Trinkaus & Hilton 1996; Stiner *et al* 1999, 2000; Kaplan *et al* 2000; Richards *et al* 2001; Stiner & Munro 2002 Ulijaszek 2002; Kuhn & Stiner 2006; Stiner & Kuhn 2009), lo que relegaría a los neandertales y a los humanos arcaicos (*H. heidelbergensis*) al estatus de carroñeros (Binford 1984, 1985, 1989, 1992; ver debate en: Steele 2002): 1) sin capacidad de planificación a largo plazo ni a gran escala; la caza, si se dió, habría sido de especies pequeñas (Binford 1984, 1989); 2) ocurriría de manera oportunista y no como un fenómeno generalizado (Clark & Lindly 1989); 3) no tendrían en cuenta las fluctuaciones

climáticas, ni la estacionalidad/abundancia de las manadas (Soffer 1989) y 4) sería generalista y sin una estrategia especializada (Mellars 1973). En cambio, investigadores como Geist (1978); Tooby & DeVore (1987), Chase (1989) o Gaudzinski & Roebroeks (2000) catalogan a los humanos arcaicos como cazadores especializados y capaces (Dusseldorp 2009: 35). Chase fue el gran opositor a la teoría de Binford (Chase 1986, 1987, 1988, 1989; Marean & Assefa 1999), defendiendo la caza entre homínidos anteriores a los AMH. La hipótesis de Tooby & DeVore (1987: 221) se basa en la idea de que no sólo tenían que lidiar con otros carnívoros y carroñeros, que ya de *per se* es peligroso, sino que también con insectos y microorganismos que se asientan, ocupan y consumen los cadáveres y hacen que las carcasas sean inviables en muchos casos, obligando a los carroñeros que existen hoy en día a tener un sistema digestivo especializado, que les permita el consumo de este tipo de alimento. Actualmente este debate parece cerrado y de manera general, se considera a los neandertales cazadores (Auguste 1995; Marean & Kim 1998; Speth & Tchernov 1998; Marean & Assefa 1999; Gaudzinski & Roebroecks 2000; Sorensen & Leonard 2001: 491-492; Steele 2004; Villa *et al* 2005; Adler *et al* 2006; Costamagno *et al* 2006; Binford 2007: 185-222), aunque obviamente no habrían desaprovechado presas ya muertas (Costamagno 2006: 85) o débiles (Binford 2007: 212). El debate giró entonces hacia la posible especialización de los neandertales (Chase 1989; Gaudzinski 1992; Auguste 1995; Mellars 1996, 2004b; Patou-Mathis 2000). Una de las conclusiones que permiten observar los estudios zooarqueológicos es la predominancia de una especie determinada sobre las demás. Ésta (o un grupo de ellas) se considera "primaria" cuando su número supera al menos en dos veces el número de restos de la siguiente mejor representada (secundarias). Stiner (1992) y Carbonell *et al* (2007: 526), creen que puede hablarse de especialización cuando existe una intencionalidad/direccionalidad de la caza y una selección de las presas en el entorno, no mediada por constricciones ambientales. Muchos son los estudios indican que las condiciones climáticas serían el principal factor que explicaría la sobrerepresentación de determinada fauna en el registro en el Paleolítico Medio y Superior (Chase 1989; Stiner 1994; Grayson & Delpech 1998; Klein 1999: 453; Grayson *et al* 2001; Gaudzinski 2004 *vs* Patou-Mathis 2000). Recientemente, Costamagno (2006: 86-87) ha visto que si se entiende por caza especializada la aparición en el registro de muchos restos pertenecientes a pocas especies, esto también se dio en el Paleolítico Medio en yacimientos franceses como La Borde, Jonzac y Les Pradelles, en Salzgitter y Lebenstedt en Alemania y Il'Skaya en el Cáucaso.

En cualquier caso, como recuerda Klein (1989), en ocasiones es difícil distinguir si la preferencia de una especie es consecuencia de la especialización humana, del medio o de ambas. La especialización también puede considerarse como la selección de un tipo de presas independientemente de la especie. Entre los carnívoros, sólo los leones atacan a animales adultos en plenas condiciones físicas. Las presas de los carnívoros comunes[31] son individuos débiles: jóvenes o viejos (Stiner 1994; Binford 2007). En el yacimiento de La Borde (Stiner 1994), en Wallertheim B1 y Il`skaya (Gaudzinski 1992) y en Biache (Auguste 1992: 61 *cit. in:* Dusseldorp 2009 *vs* Binford 2007: 203-204; Dusseldorp 2009, 2011), el patrón de caza de los neandertales parece repetirse: cazaban una o dos especies solamente y los ejemplares eran en su mayoría adultos femeninos.

La etnografía ha demostrado que, en muchos casos, los huesos de animales grandes requieren mucho más procesamiento que el de los pequeños, que normalmente son ingeridos en su totalidad (Fernández-Jalvo *et al* 1999), por lo que no se encontrarán (o será menos probable) restos arqueológicos. Además, la microestructura ósea de algunos vertebrados no mamíferos es diferente, lo cual puede influir en la identificación de las trazas de explotación[32]. En general, el consumo de animales pequeños se ha clasificado en dos tipos (Stiner 1994, 1999, 2003; Stiner *et al 1999,* 2000; Stiner & Munro 2002; Stiner & Kuhn 2006, 2009): lentos y rápidos. Los primeros habrían sido ya explotados por homínidos antiguos, situándose a medio camino entre la caza y la recolección y siendo fáciles de conseguir, como son los moluscos marinos, tortugas, lagartijas y otros reptiles y huevos de avestruz (Palma di Cesnola 1965, 1969; Klein & Scott 1986; Stiner 1993, 1994; Stiner & Tchernov 1998; Barton 2000: 212; Stiner *et al* 2000;); los segundos habrían sido incorporados en el Paleolítico Superior como parte de la *Broad Spectrum Revolution* (Richards *et al* 2001; Bocherens *et al* 2005; Steward 2005; Bocherens & Drucker 2006; Kuhn & Stiner 2006; Richards 2009; Stiner & Kuhn 2009) y requieren un mayor coste de obtención. Su ventaja radica en que tienen una tasa de regeneración mayor y por lo tanto su explotación

[31] Como pueden ser la hiena o el lobo.

[32] Los huesos de pájaros, por ejemplo, raramente conservan marcas de corte, lo que se atribuye a su particular estructura que causa su ruptura más fácilmente que modificaciones en la superficie (Livingston 1989). Aun así, existen evidencias que remontan a los neandertales la explotación de aves (Peresani *et al* 2011). También se observa un sesgo contra la preservación de los huesos de peces, que son menos densos y por lo tanto más fácilmente destruidos por procesos tafonómicos (Whitbridge 2001: 19); algunos además, acumulan grasa en las vertebras causando su destrucción por los ácidos acumulados una vez mueren los individuos.

puede ser más intensiva, aunque ésta idea es contraria a la de Binford (1984, 1985: 319): "(…) *it is my impression that hunting seems most likely indicated for small animals and rodents, particularly rabbits, which are common in such early European sites as Lazaret (Julien & Pillard, 1969) and the earlier Rissian levels of Combe Grenal*", quien defiende la mayor ineficacia de los neandertales (*véase apartado 2.3.4.d*).

Existen muchos estudios locales y generales sobre la explotación de los recursos faunísticos durante el Pleistoceno Superior. En el nordoeste de Europa los de Conard & Prindiville (2000), Gaudzinski-Windheuser (2000), Hahn (2000), Krönneck *et al* (2004), Patou-Mathis (2004), Münzel & Conard (2004), Hoffecker (2009) o Gaudzinski-Windheuser & Roebroeks (2011). En Francia los de Mellars (1996), Boyle (2000), Djindjian (2000), Valensi (2000), Grayson & Delpech (2002, 2003) o Steele (2002; 2004). En la Península Ibérica los de Strauss & Clark (1986), Altuna (1989), Blasco (1997), Antunes (2000), Finlayson *et al* (2001), Aura-Tortosa *et al* (2002), Hockett & Haws (2002), Bicho *et al* (2003), Haws (2003), Stiner (2003) o Blasco & Fernández Peris 2009, 2011. En Grecia el de Perlès (2000). En Italia los de Stiner (1992, 1994) o Mussi (2002). En Europa del este los de Musil (1994, 2003) o Svoboda *et al* (1996, 2000). En el Próximo Oriente los de Bar-Yosef (2004), Bar-Oz & Adler 2005; Stiner (2005), Adler *et al* (2006) o Adler & Bar-Oz (2009). En general, estos análisis apuntan hacia una variación según el clima (entre el OIS 5e y el resto de OIS) y la geografía en la que las zonas sureñas y el Eemiense presentan una fauna de tamaño mediano (ciervo, ibex, etc.), mientras que más al norte domina la megafauna (caballo, reno, alce) asociada a ambientes más fríos. Los estudios de Gaudzinski-Windheuser (2004, 2009); Steward (2004) o Valensi & Psathi (2004) resaltan la influencia del clima y el ambiente en el tipo de recursos disponibles y explotados (Bar-Yosef 2004) a lo largo del OIS 6-3, variando el uso del espacio de manera estacional. Fiore *et al* (2004) y Koenneck *et al* (2004) concluyeron que la caza sería oportunista, selectiva en algunos casos, pero no especializada (Farizy & David 1989: 59 *vs* Krönneck *et al* 2004; Munzell & Conard 2004), igual que ocurre en los AMH (Grayson & Delpech 2002; Strauss 2010), al menos hasta el LUP (Strauss 2003, 2005; Cosgrove & Pike-Tay 2004), en que los grupos humanos habrían respondido de manera fluctuante de acuerdo a los cambios climáticos. Patou-Mathis (2000; 2004) y Steele (2004) sin embargo, no observan un patrón cronológico claro aunque tampoco una clara correlación con el clima. Las posibles contradicciones entre los resultados de los investigadores podrían ser quizás, resultado de dinámicas diferentes en distintas áreas, en que las variaciones

cronológicas o climáticas no siempre se habrían dado en la misma dirección.

Los datos ofrecidos para el momento de transición del Paleolítico Medio al Superior son confusos. Por una parte encontramos un grupo de científicos que proponen un cambio sustancial en las estrategias, incluyendo el Paleolítico Superior una mayor amplitud de la dieta. Entre las presas se encontrarían peces (que no se han documentado en el auriñaciense; Strauss 2003, 2010), pájaros y un conjunto de animales pequeños más móviles (Stiner *et al* 2000; Steward 2004 *vs* Blasco 1997; Barton *et al* 1999; Antunes 2000; Fiore *et al* 2004; Stringer *et al* 2008; Finlayson 2009; Gaudzinski-Windheuser & Niven 2009; Brown *et al* 2011; Peresani *et al* 2011; etc.). Sin embargo, muchos estudios locales, como por ejemplo los de Münzell & Conard (2004) en el suroeste de Alemania, Steele (2004) en Francia, Strauss (2005) en la Península Ibérica, Adler *et al* (2006), Adler & Bar-Oz (2009) en el Caucaso, Peresani *et al* (2011) en Italia, etc., apuntan a una continuidad, tanto en los asentamientos y su estacionalidad como en la fauna explotada, aunque ven variación en la estructura de los mismos y una mayor intensidad en el Paleolítico Superior. Los análisis de Marean & Kim (1998), Kauffman (2001, 2002a), Speth & Tchernov (2001), Grayson & Delpech (2002), Conard (2005: 306), Conard *et al* (2006: 325) y Adler & Bar-Oz (2009) indican que, si bien se puede ver una "transición" en muchos aspectos, no así en la subsistencia, ya que ambas poblaciones se habrían basado en el mismo tipo de recursos.

La evidencia de una "*dieta más amplia*" para los AMH que proponen algunos investigadores (Richards *et al* 2001, 2003, 2005; Drucker & Bocherens 2004; Steward 2004; Bocherens *et al* 2005; Bocherens & Drucker 2006; Kuhn & Stiner 2006; Gaudzinski-Windheuser & Niven 2009; Hoffecker 2009; Richards 2009; Stiner & Kuhn 2009) no excluye *a priori* la competencia con los neandertales ya que, aunque incluyeran más variedad, bien podrían solaparse en algunas (Bocherens & Drucker 2006). Sin embargo, asumir esa premisa no parece fácil (Steward 2004: 187) puesto que, ante la posibilidad de acceso a muchas otras presas, parece "obstinado" centrarse en aquellas por las que hay que competir, aumentando el esfuerzo necesario en su consecución, reduciéndose la relación energía requerida/energía conseguida, lo que no sería adaptativo, menos aun para los AMH que no conocerían el terreno y tendrían más dificultades (Roebroecks 2003; Finlayson 2004), lo que llevaría a

preguntarse, en caso de encuentro y aculturación (industrias de transición), en qué sentido ocurrió.

3.7. Análisis de isótopos estables y oligoelementos

"There are high-protein plant foods in Europe that Neanderthals and early modern humans could have consumed, such as hazelnuts that would have been visible in the isotopic analyses, but they are simply not seen".

Richards & Trinkaus 2009: 4

La dieta de nuestros antepasados se ha analizado en numerosas ocasiones mediante la concentración de elementos traza, sobretodo en colecciones arqueológicas (aunque recientemente también en fósiles) y especialmente mediante el estudio de isótopos estables en huesos y dientes (Schwarcz & Schoeninger 1991; Pérez-Pérez & Lalueza 1992; Bocherens *et al* 1995; Fizet *et al* 1995; Schoeninger 1995; Ambrose 1998; Bocherens *et al* 1999, 2005; Schoeller 1999; García-Guixé & Subirà 2001; Richards *et al* 2000, 2001, 2003, 2008a,b,c; Bocherens & Drucker 2003; Drucker & Gambier 2005; García-Guixé *et al* 2006; Richards 2007, 2009; Bocherens 2009; García *et al* 2009; Trinkaus *et al* 2009). Estos análisis químicos aportan información sobre la concentración de los elementos en los tejidos de los consumidores situándolos en los diferentes niveles de la cadena trófica (Schwarcz & Schoeninger 1991).

Aunque las bases teóricas de estas técnicas (oligoelementos e isótopos estables) difieren, en ambas es necesario: 1) entender la distribución del elemento analizado en el medio y 2) que la diagénesis[33] no oscurezca la señal. En muchas ocasiones los materiales no están bien preservados (Delson *et al* 2000: 1050), por lixiviación (lavado mineral de los huesos) o por pérdida del colágeno óseo, en el caso de los isótopos estables (Ambrose 1998; Bocherens & Drucker 2003: 6). En ambos casos es necesario compararlos con la fauna asociada (Bocherens *et al* 1999; Bocherens & Drucker 2003; Richards 2007: 224), lo que no siempre es posible. Los cambios climáticos podrían haber alterado las concentraciones absolutas de los elementos (aunque no las relativas), por lo que la fauna a comparar debe ser contemporánea. Además, estos análisis deben asociarse con dataciones radiocarbónicas, lo cual convierte a la técnica en larga y costosa. A pesar de ello, se han publicado

[33] Proceso de "compactación" o consolidación que, por la filtración de agua, puede provocar la cristalización, cementación, litificación, deshidratación, etc. de los materiales analizados.

recientemente artículos comparando la composición isotópica de fauna a lo largo del tiempo, lo que ha permitido constatar que no existen diferencias significativas en la composición de nitrógeno, excepto en momentos de grandes cambios climáticos, como la transición Pleistoceno-Holoceno (Richards 2007). Otro de los grandes problemas de estas metodologías es que la comparación con fauna requiriere el conocimiento de los alimentos consumidos por cada uno de los animales. La dieta de la fauna se ha estimado en base a la morfología o comparaciones con poblaciones actuales, lo que no carece de problemas[34]. El colágeno indica la dieta del individuo (lo que previene de generalizaciones, mientras no se disponga de series amplias) en los últimos 10-20 años de vida, siendo más o menos estable (Richards 2007: 224), lo que supone una de sus mejores bazas, ya que no explican lo que el individuo debió o pudo comer, sino lo que de manera efectiva ingirió. El esmalte dental se ha utilizado en algunas ocasiones (Richards *et al* 2008b) y ofrece resultados similares, aunque la dieta que refleja se limita al periodo de formación de la dentina, en torno a la primera adolescencia o el final de la infancia (Sealy *et al* 1995; Balasse *et al* 2001; Richards *et al* 2002; Price 2005; Humphrey *et al* 2007: 303-319)[35].

El análisis de oligoelementos, en especial el índice Sr/Ca también se puede utilizar para reconstruir el nivel trófico de los animales. Existe una preferencia metabólica por el calcio en los huesos respecto al estroncio; así, en cada escalón de la cadena trófica la proporción entre ambos, se reduce. Esta metodología tiene importantes limitaciones, ya que algunos tipos de plantas presentan una gran variabilidad de Sr, por lo que algunos animales, pese a ser herbívoros, aparecerían como carnívoros (Hillson 2005). También hay que tener en cuenta que el nivel de Sr de las plantas es altamente dependiente del sustrato geológico en el que están; así, animales migratorios presentaran valores que no se corresponderán realmente con el consumo de plantas, sino con los diferentes suelos en los que éstas crecieron (Wood & Strait 2004: 125-126).

La concentración de los isótopos ^{13}C, ^{12}C, ^{15}N y ^{14}N del colágeno de los huesos se ha aplicado con éxito a poblaciones prehistóricas (Hatch & Novak 2003; García-Guixé *et al* 2006), a *A. robustus* y *A. africanus*

[34] Existe un debate intenso sobre la dieta de los osos de las cavernas, que presentan concentraciones de ^{13}N muy bajos. Estos resultados han sido interpretados como una variación fisiológica inusual debida a la hibernación o a una dieta vegetariana (*refs. en*: Richards 2007: 224).

[35] Quizás el uso de varios dientes de un individuo juvenil o la comparación con el colágeno óseo, puedan ayudar a entender la variación de dieta (si la hubiera) con la llegada de la edad adulta y a establecer si en diferentes poblaciones se observa un cambio similar.

(Sponheimer & Lee-Thorp 2003; Sponheimer *et al* 2005; ref en: Lee-Thorp & Sponheimer 2006) y ha tenido un fuerte impacto en los neandertales y AMH (Richards *et al* 2000; 2001; Bocherens & Drucker 2003; Bocherens *et al* 2005; Bocherens & Drucker 2006; Richards 2007; Bocherens 2009a; Richards 2009). Las concentraciones de ^{13}C y ^{12}C permiten establecer si el componente básico de la dieta eran las plantas C_4 o C_3, que utilizan diferentes procesos para fijar el carbono del CO_2 presente en la atmósfera. Las plantas tropicales y los cereales actuales son de tipo C_3, mientras que las de zonas templadas y bosques son de tipo C_4 (Lee-Thorp & Sponheimer 2006). Estos análisis permiten saber de qué ambientes se extrajeron los recursos vegetales. Las plantas árticas contienen menor cantidad de ^{13}C que las de zonas templadas (Bocherens & Drucker 2003; Bocherens 2009a: 243), lo que ha abierto el debate de la movilidad de los neandertales y las reconstrucciones paleoambientales, además de sobre los usos del territorio y ambientes preferenciales. En general, en Europa los herbívoros presentan valores de ^{13}C de –20‰, mientras que los carnívoros presentan valores del –19‰ (Bocherens & Drucker 2003). El ^{13}C es también interesante porque permite discriminar dietas de procedencia marina o terrestre, al presentar los animales marinos valores de ^{13}C más elevados, en torno al –12‰ (Richards *et al* 2001). El ^{15}N indica el nivel trófico del individuo: cada escalón en la cadena supone un incremento de 2-4‰ entre la presa y el depredador (Richards *et al* 2001). Las plantas C_3 presentan valores del 3‰, los herbívoros que se alimentan de éstas entre 4-6‰ y los carnívoros, de entre 9-10‰ (Bocherens & Drucker 2003). Además, permite diferenciar las dietas terrestres de las marinas, ya que éstas producen valores entre 10-20‰ en vez de 4-10‰. Analizadas en conjunto, la concentración de ^{15}N y ^{13}C permiten inferir si un individuo era herbívoro, carnívoro u omnívoro y si las proteínas consumidas procedían de recursos terrestres, marinos o una combinación de ambos (*Figura 30*).

Los homínidos del Pleistoceno Superior han sido un foco reciente de atención de los estudios de ^{13}C y ^{15}N. El primer análisis lo realizaron Bocherens *et al* (1991) en un neandertal de Marillac (Francia) de hace 40 *Ka*. La metodología que utilizaron podría ser discutible, pero estudios posteriores en el mismo yacimiento corroboraron la tendencia hacia una dieta eminentemente carnívora (Fizet *et al* 1995). Desde entonces, los trabajos publicados han indicado de forma consistente valores muy altos de $\partial^{15}N$, por encima de los que presentan los herbívoros e incluso los carnívoros. La conclusión de estos investigadores es que la fuente primaria de proteínas de los neandertales fueron los grandes herbívoros (Bocherens *et al* 2005). Una de las limitaciones de estos análisis es que

hasta ahora los datos disponibles proceden de los periodos OIS 3 y 5c, por lo que sólo están representados momentos de bonanza climática[36] y sólo individuos del centro y oeste de Europa. Tan sólo se han podido obtener datos de 17 neandertales. De estos, los dos individuos de Les Pradelles presentan problemas de composición química (Bocherens *et al* 2005); los de Vindija, publicados por Richards *et al* (2000), también han sido cuestionados (Higham *et al* 2006a,b) y sólo uno de ellos ha podido ser analizado (aunque no comparado con la fauna asociada). Las mismas dudas se aplican al individuo de Scladina (nivel 3) publicado por Bocherens *et al* (2001). Otro de los resultados (Jonzac; Richards *et al* 2008b), aunque no debería ofrecer problemas de comparación y ha arrojado los mismos resultados, se obtuvo de la dentina y no del colágeno de los huesos (lo que ha llevado a Bocherens 2009a, a no incluirlo en su comparación). Finalmente, el individuo infantil de Engis 2, debido a su edad, podría presentar un patrón distorsionado de isótopos (Bocherens *et al* 2005).

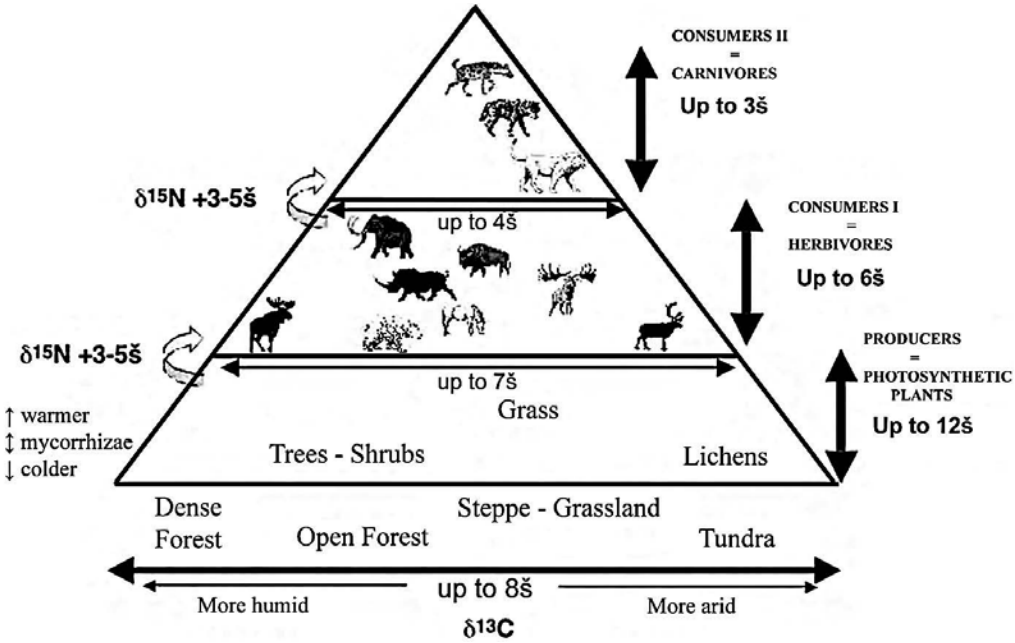


***Figura 30**. Variaciones en $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en los niveles tróficos de Pleistoceno Superior europeo (Bocherens 2009a: 243).*

En cualquier caso, los altos niveles de nitrógeno constantemente obtenidos sugieren una dieta altamente carnívora (Bocherens & Drucker 2003; Drucker & Bocherens 2004; Bocherens *et al* 2005). Esta afirmación ha sido en algunas ocasiones más drástica que en otras, variando entre: "*Neanderthals behaving as top-level carnivores, obtaining almost all of*

[36] Es cierto, sin embargo, que dentro de los interglaciales hubo picos fríos y los humanos analizados están asociados a ambientes diferentes.

their dietary protein from animal sources" (Richards *et al* 2000) o "*without excluding a complement of plant food in the diet*" (Bocherens 2009a: 249), hasta "*Vegetable foods may well have been part of Middle Paleolithic diets in Eurasia, but these were more like salads, snacks, and desserts*" (Kuhn & Stiner 2006: 957). Uno de los problemas de la metodología a la hora de inferir la dieta es que tan sólo tiene en cuenta el origen de las proteínas y como Hardy (2010) recuerda, existen alimentos vegetales ricos en nutrientes, pero pobres en proteínas. Además, los datos indican unos valores muy altos, mayores que los de otros carnívoros, lo que requeriría una explicación del tipo de presas que habrían consumido para obtener esos niveles[37].

La comparación entre neandertales y los AMH que se han analizado parecía indicar que había una diferencia sustancial en los niveles de ^{15}N entre ambos grupos (Richards *et al* 2001), siendo ligeramente mayor en el Paleolítico Superior, quizá debido al consumo de animales de agua dulce, lo que indicaría, según algunos autores, un aumento en la amplitud de la dieta de los AMH. Aunque es cierto que niveles elevados de nitrógeno pueden indicar un consumo preferente de peces, este tipo de dieta presenta valores muy variables. En el 2006, Lee-Thorp & Sponheimer consideraron que no habría diferencias significativas entre ambos periodos. Con el aumento de muestras del Paleolítico Superior inicial con individuos de Oase, Muierii, Ciclovina y Kostenki 8, se confirmó que no se observa un cambio sustancial en la posición de los individuos de ambos grupos (Richards 2009)[38].

La amplitud de la dieta de los AMH (Richards *et al* 2001, 2003, 2005; Drucker & Bocherens 2004; Stewart 2004; Bocherens *et al* 2005; Bocherens & Drucker 2006; Kuhn & Stiner 2006; Gaudzinski-Windheuser & Niven 2009; Hoffecker 2009; Richards 2009; Stiner & Kuhn 2009) habría colocado a los neandertales "…*at a disadvantage in the competition with*

[37] Lee-Thorp & Sponheimer (2006) propusieron un exceso de consumo de proteínas por encima de sus requerimientos.

[38] Además, la muestra de neandertales deriva de Europa central y del oeste, mientras que la de los AMH del auriñaciense provienen de Europa del este, por lo que las diferencias que se observan pudieran también ser regionales. Richards & Trinkaus (2009a) publicaron las conclusiones de la dieta de Oase, destacando el consumo de recursos acuáticos debido a la combinación de altos valores en ^{13}C y ^{15}N. Richards (2009) publicó una recopilación de los datos de AMH, que incluye 36 individuos de 20 yacimientos (2 del Paleolítico Superior inicial, 14 gravetienses y 20 post LGM) que mostró que los individuos más antiguos cronológicamente presentaban los valores de nitrógeno y carbono más altos (Richards & Trinkaus 2009a). En el gravetiense los individuos que vivían cerca del mar presentaban también valores muy altos, especialmente de carbono, aunque se considera que en el Paleolítico Superior la principal fuente de proteínas habrían sido los grandes herbívoros, como en el Paleolítico Medio.

modern humans at the "transition" between middle and upper Paleolithic in Europe" (Bocherens & Drucker 2006; Bocherens 2009a: 247). Recientemente, Trinkaus *et al* (2009) son más cautos al hablar de "*the modest shift in* $\partial^{15}N$ *values between the Neandertal and Middle Upper Paleolithic…"* (p. 8), además de considerar que las publicaciones relativas al consumo de recursos marinos por los neandertales (de manera constante: Barton *et al* 1999; Antunes 2000; Finlayson *et al* 2001; Stringer *et al* 2008; Villa & Lenoir 2009 o esporádica: Klein & Steele 2008) "*…suggest that any dietary contrasts may be more subtle than originally suggested and/or more regionally variable*" (Trinkaus *et al* 2009: 8).

3.8. Microestriación dental

> "*Estudiar les traces microscòpiques que els aliments, i altres partícules abrassives, produeixen sobre l'esmalt ens pot ajudar a entendre quins van ser els processos de preparació i quins aliments es van consumir*".
>
> Galbany 2006: 28

El microdesgaste dental es el conjunto de alteraciones físicas y microscópicas de la superficie del esmalte dental, que resultan de la interacción entre partículas presentes en los alimentos ingeridos y el propio esmalte durante la masticación del alimento (Galbany 2006). La microestriación alimentaria es un proceso multifactorial que considera, tanto la dieta *per se* como el procesamiento previo del alimento.

En numerosas publicaciones (Puech 1976, 1978, 1979, 1980a,b, 1981, 1982, 1984, 1986; Walker *et al* 1978; Ryan 1979; Puech & Pant 1980; Puech et al 1980, 1981, 1982, 1983a,b, 1986, 1989; Fine & Craig 1981; Gordon 1982; Puech & Albertini 1984; Grine 1986; Kay 1987; Grine & Kay 1988; Teaford & Runestad 1992; Lalueza & Pérez-Pérez 1993; Lalueza *et al* 1993a,b,c, 1996; Pérez-Pérez *et al* 1994, 1999, 2003; Teaford 1994; Ungar 1995; Ungar & Teadord 1996; Danielson & Reinhard 1998; Ungar 1998; Domínguez-Rodrigo *et al* 2001; Gügel *et al* 2001; Galbany *et al* 2002; Godfrey *et al* 2004; Martínez *et al* 2004; Pérez-Pérez *et al* 2004; Romero *et al* 2004; Galbany 2006; Alroussan & Pérez-Pérez 2008; Alroussan 2009; Estebaranz *et al* 2009; Martínez 2010; Estebaranz 2011) ha quedado demostrado que se puede interpretar la dieta de nuestros antepasados a partir del estudio de las trazas microscópicas que dejan estas partículas en el esmalte. Con el análisis del patrón observado puede determinarse la adaptación a periodos o espacios climáticos fluctuantes (Pérez-Pérez *et al* 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2006; Martínez 2010; Estebaranz 2011). Las

primeras publicaciones que utilizaron técnicas de microestriación dental datan de los años 50 del s. XX. Butler (1952) y Mills (1955) usaron la orientación de las estrías microscópicas en las facetas de los molares de primates para inferir la biomecánica mandibular. A finales de los años 50 y principios de los 60 se desarrolló el estudio cualitativo de los patrones de microestriación (Baker *et al* 1959; Dahlberg & Kinzey 1962), gracias a la evolución del microscopio electrónico de barrido (SEM) y a la mejora en las técnicas de obtención de moldes de alta resolución (Puech *et al* 1989). A finales de los años 70, los trabajos de Ryan (1979) y Puech (1980) establecieron que la fuerza masticatoria (dependiente del tipo de alimento ingerido) produce un patrón característico según orientaciones preferentes. Quedaba pues establecida la relación entre la ingesta de partículas abrasivas y las estrías. Sin embargo, su proceso de formación y *turnover* siguen sin estar claros, por lo que los trabajos en esta línea de investigación continúan.

El estudio de Gordon (1984b) apuntó a la necesidad de analizar muestras amplias, que permitieran comparaciones entre grupos (Teaford & Walker 1984) y propuso el uso de métodos estadísticos que cuantificaran los patrones. De hecho, una de las diferencias con los análisis de isótopos es que la microestriación no indica la dieta de un individuo sino su tendencia respecto al grupo. A partir de los años 90 los estudios en este campo se han centrado en la caracterización y comparación de la microestriación en primates con dietas conocidas, con el fin de reconstruir las de especies y poblaciones pasadas (ver: Galbany 2006; Estebaranz *et al* 2009; Martínez 2010; Estebaranz 2011), además de un enfoque más orientado hacia los procesos de transición intra- e inter-poblacionales (Pérez-Pérez *et al* 2003; Alroussan 2009).

Existen dos escuelas principales en el análisis de las estrías dentales: la oclusal y la bucal, ambas con una dilatada historia (véase: Pérez-Pérez 2004; Galbany 2006, Al-Rousan 2009; Martínez 2010; Estebaranz 2011, para un resumen de la evolución de cada una de ellas). La faceta lingual de la corona dental se ha utilizado en algunas ocasiones (Grippo 2004), aunque los movimientos de la propia lengua parece que modificarían el patrón (Fine & Craig 1981), produciendo estrías curvadas (Puech & Pant 1980), por lo que esta línea no ha tenido continuidad. La metodología básica es muy similar en ambas aproximaciones (oclusal y bucal), aunque existen diferencias importantes. En la cara oclusal los investigadores tienen que considerar dos tipos de estructuras: las estrías y los agujeros (Teaford & Walker 1984; Pérez-Pérez *et al* 1994; Rafferty *et al* 2002; Grine

et al 2002; Carnieri & Mallegni 2003; Mahoney 2006a,c). La diferencia entre ambas es la morfología: redondeada en los agujeros, que son muy complejos por su variabilidad en forma y tamaño, y porque se solapan entre si en gran medida; mientras que las estrías no "ocultan" otras estrías, aunque pueden cruzarse. Además, cada tipo de estructura está relacionada con un proceso diferente: los agujeros se producen cuando las partículas se comprimen entre los dientes (Gügel *et al* 2001), mientras que las estrías son debidas al arrastre de éstas durante la masticación (Mahoney 2006a,c). Un problema añadido en el análisis de las zonas oclusales es que la microestriación debe ocurrir, por definición, en el esmalte. Las propiedades de la dentina son diferentes, aunque zonas con dentina expuesta pueden presentar estrías. Por eso, la microestriación oclusal sólo puede analizarse en individuos sin exposición de dentina en la zona a estudiar. Este hecho excluye de la muestra a muchos individuos, en especial en materiales fósiles donde la muestra es más escasa (Minozzi *et al* 2003; Al-Shorman & Khalil 2006). Además, existe una gran variabilidad en los patrones de microestriación oclusal, dependiendo de la faceta analizada (*refs. en*: Hillson 2002), por lo que se tiende a homogeneizar a la faceta 9 del primero y segundo molar, relacionada con los procesos de compresión y trituración del alimento (Teaford & Walker 1984; Teaford & Runestad 1992; King *et al* 1999; Mahoney 2006b).

En los años 80 y principios de los 90, Teaford & Oyen (1989b) y Teaford & Tylenda (1991) realizaron estudios experimentales mediante dietas controladas, concluyendo que el cambio del patrón oclusal era muy rápido, produciendo el "*Last Supper Phenomenon*" (Grine 1986; Teaford 1991) y que éste era más acelerado en los humanos actuales que en los primates, independientemente de la abrasividad de la dieta inducida. Estos resultados contrastan con los obtenidos en la faceta bucal de los dientes (Romero 2005; Romero *et al* 2009), en que se observa una tasa lenta de *turnover* del patrón característico (Pérez-Pérez *et al* 1994, 1999, 2003; Lalueza *et al* 1996), dependiente de la abrasividad de la dieta ingerida (Romero *et al* 2004), al combinarse la formación de nuevas estrías con la "desaparición" de otras. Sin embargo, esta misma característica permite estudiar patrones de estacionalidad y movilidad mediante el microdesgaste oclusal (Rivals *et al* 2009; Merceron *et al* 2010). En el análisis de la microestriación vestibular se evita el contacto diente-diente, que podría causar estrías en la cara oclusal (Maas 1991; Teaford & Runestad 1992; Kaidonis 1999 *vs* Rensberger 1978). El contacto interdental (exceptuando casos concretos, como el bruxismo) sería en

cualquier caso, un reflejo de la fuerza de masticación necesaria, estando por lo tanto, relacionado con la dieta (Lucas & Peters 2000).

La cuantificación de los patrones comenzó mediante el uso de "rejillas" o cuadrículas superpuestas a las imágenes y un contaje de 0 a 2 para cada cuadrado, en que el 0 implicaba la ausencia de elementos y el 2 más de 5 elementos. El salto cualitativo en el contaje de estrías se produjo con el desarrollo del programa *Microwear* de Peter Ungar (Ungar & Grine 1991; Ungar 1995), que en las versiones 3.0 y 4.0 permite calcular, además del número y anchura de los elementos, su dimensión y orientación.

El pionero en el uso de la microestriación vestibular fue Pierre-François Puech, odontólogo francés que sugirió que la longitud y orientación de las estrías en esta superficie variaba según el tipo de dieta. Sus conclusiones a lo largo de varios estudios demostraron que estrías largas y verticales eran características de un alto consumo de carne, mientras que las largas y horizontales serían típicas de dietas más centradas en el consumo de vegetales. De esta forma, el ratio entre longitudes de las estrías horizontales (XH) respecto a las verticales (XV) informaría sobre la dieta, siendo inferior en las poblaciones eminentemente carnívoras (Puech 1976; 1979; Puech & Pant 1980; Puech *et al* 1980,1981 1983a,b, 1986; Puech & Albertini 1984). En 1981 Fine & Craig aplicaron la técnica a la discriminación de poblaciones esquimales, hindús y aborígenes australianos, aunque la muestra era escasa. A principios de los años 90 se estandarizó el protocolo de análisis con la tesis de Pérez-Pérez (1990). Lalueza *et al* (1996) vieron que la discriminación entre grupos de cazadores con diferentes dietas podía establecerse en base a la proporción de la densidad de estrías en las orientaciones horizontal y vertical (NH/NV) y de cada una de ellas respecto al total (NT), siendo las longitudes menos informativas (Pérez-Pérez *et al* 1994).

En el Pleistoceno Medio y Superior no se ha utilizado la microestriación oclusal para la caracterización de las dietas de los homínidos, tan sólo la topografía del esmalte (*véase apartado 3.9*). En cambio, la concordancia entre la dieta, factores ecológicos y microestriación bucal ha sido descrita en diferentes estudios (Lalueza *et al* 1996; Galbany *et al* 2002; Pérez-Pérez *et al* 1999; Pérez-Pérez *et al* 2003). Después de haberse mostrado eficaz la correlación entre patrones de microestriación y hábitos alimentarios en cazadores-recolectores actuales (Lalueza *et al* 1996), su aplicación a homínidos del Pleistoceno europeo, de diferentes lugares y cronologías, ha ofrecido información sobre las adaptaciones alimentarias en relación con las condiciones climáticas

fluctuantes y la disponibilidad de recursos, tanto inter- como intra-poblacional (Pérez-Pérez *et al* 1999, 2003; Pinilla *et al* 2008).

Era de esperar que entre cazadores-recolectores y humanos del Pleistoceno no hubiera diferencias significativas, ya que la economía se presupone similar. Sin embargo, se observó que los grupos actuales presentaban un patrón menos abrasivo (Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 2003). Los mismos investigadores destacaron la distancia entre poblaciones estrictamente cazadoras (Inuit y lapones) y los neandertales, que habían sido clasificados como muy carnívoros mediante los análisis de isótopos estables (Richards *et al* 2000, 2001), lo que llevó a Pérez-Pérez *et al* (2003) a concluir que el estudio de poblaciones del pasado requiere la elaboración de modelos propios para reconstruir la dieta. Bar-Yosef (2004), en su revisión de la transición del Paleolítico Medio al Superior, recalcó también la necesidad de establecer patrones individuales para las diferentes especies. Los resultados de estas aproximaciones parecen indicar que el patrón de microestriación de *H. heidelbergensis* sería muy abrasivo y diferente al de poblaciones del Pleistoceno Superior (Pérez-Pérez 1999, 2003). Los neandertales presentan una gran variabilidad, que estaría relacionada con los cambios ambientales de los periodos isotópicos (Pérez-Pérez *et al* 2003; Pinilla *et al* 2008) y las diferencias geográficas (Pinilla *et al* 2008). En general se sitúan más cerca de los grupos de cazadores carnívoros (Lalueza *et al* 1996), mientras que los humanos modernos presentan menores variaciones según los OIS (Pérez-Pérez *et al* (2003), quedando más cerca de las poblaciones recolectoras de ambientes áridos (Lalueza *et al* 1996).

3.9. Topografía del esmalte

"The use of semiautomatic methods to quantify microwear features does not guarantee low inter-observer error affecting dental microwear results".

Estebaranz *et al* 2007: 392

El error asociado a las mediciones semiautomáticas de la microestriación (Grine *et al* 2002; Ungar *et al* 2003; Galbany *et al* 2005b; Kaiser & Brinkmann 2006; Teaford 2007: 235-268) ha provocado un creciente interés por métodos automáticos de obtención de datos. Ungar *et al* (2003) y Scott *et al* (2005) desarrollaron una metodología basada en el análisis fractal para medir la rugosidad del esmalte dental en la superficie oclusal mediante el Microscopio Confocal de Barrido (Boyde &

Fortelius 1991; Boyde & Jones 1995; Ungar *et al* 2003). Este método permite cuantificar de manera objetiva el microdesgaste y obtener imágenes en 3D del relieve del esmalte. Los primeros resultados han mostrado una correlación positiva entre el patrón de microestriación y de microrugosidad en varias especies de bóvidos con dietas diferentes (Ungar *et al* 2003). El primer trabajo que se realizó con esta técnica para establecer la dieta de homínidos fósiles fue el de Scott *et al* (2005), del mismo grupo de investigación, observando diferencias en la abrasividad de la dieta entre las especies sudafricanas de *Paranthropus robustus* y *Australopithecus africanus*.

Recientemente, Lee (2006) correlacionó ambos métodos (topografía del esmalte y microestriación dental), en los homínidos asiáticos de las especies *H. erectus* y *H. sapiens*. El resultado ha sido una mejor discriminación a nivel específico con el método que utiliza el microscopio interferométrico que con el SEM. El análisis de la microestriación parece indicar que los *H. erectus* asiáticos caen dentro de la variabilidad de los *H. sapiens*, mientras que la topografía separa mejor las especies. Sin embargo, los métodos utilizados por Lee (2006) no son totalmente comparables ya que, aunque ambos se aplicaron a superficies vestibulares, se encontraron *pits* (agujeros) lo que es poco frecuente y la medida de rugosidad que utiliza es de la superficie completa (S), en vez de en un transecto (R) (ver: Kaiser & Brinkmann 2006). La descripción hecha por Lee sugiere que los homínidos fósiles analizados (una muestra muy escasa) podrían estar afectados por erosión *post-mortem* en gran medida, lo que estaría afectando a los valores de rugosidad observados (Galbany 2006; Estebaranz *et al* 2009).

En el Pleistoceno europeo tan sólo existen datos de microrugosidad de El-Zaatari (2007) y El-Zaatari *et al* (2011), que indican dieta mixta muy variable según el ambiente (ecológico y geográfico) de los individuos, lo que concuerda con los estudios de microestriación bucal (Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 1999, 2003; Pinilla *et al* 2008). En el caso de la microtopografía oclusal los homínidos fósiles presentan complejidades comparables a los de los cazadores-recolectores (*vs* Pérez-Pérez *et al* 2003). Además, el cambio que observa El-Zaatari (2007) sería en la dirección contraria al descrito en las facetas bucales, presentando una mayor abrasividad los individuos de ambientes más cálidos y boscosos que los de ambientes más abiertos y fríos (el-Zaatari *et al* 2011).

3.10. Morfología, patologías y desgaste dental

"The detailed description of occlusal relief and wear patterns of molars provides information about food ingestion and mastication".
Ulhaas 2007: 369

3.10.1. Morfología dental

El ciclo de masticación consta de dos movimientos (*strokes*) básicos (Hiiemae 1978). El primero es de compresión, durante el que la boca se cierra y se produce la oclusión dental; el segundo es de fuerza masticatoria, durante el que ocurre el movimiento lateral de la mandíbula, que permite la rotura de los alimentos y su trituración (Hillson 2002). La masticación es un proceso esencial en el procesamiento de los alimentos. Aunque algunos reptiles son capaces de ingerir animales enteros sin masticar (como las serpientes), los humanos requerimos una preparación previa en la boca. Esto ha favorecido evolutivamente las adaptaciones particulares de los sistemas digestivo y masticatorio. El trabajo de masticación recae de manera preponderante sobre la dentición posterior: premolares y molares (Ash & Nelson 2004: 472). Además de desmenuzar las piezas de comida en unidades menores, facilitando la digestión, la masticación destruye la estructura celular de las plantas y libera proteínas, grasas y carbohidratos de los alimentos (Campbell 1998: 279).

La función de los dientes es procesar el alimento, por lo que la morfología dental podría depender de las necesidades masticatorias, en función de sus propiedades, como por ejemplo la dureza (Brace & Molnar 1967; Brace & Mahler 1971; Brose & Wolpoff 1971; Wolpoff 1971b; Brace 1972; Smith 1976; Ungar 1998). El argumento sobre el que descansa la metodología es que ciertas formas dentales son más eficaces para procesar determinados tipos de alimentos (Teaford 1994; Ungar 1998). Aunque el tamaño y la forma dental se consideran bajo control genético (Alvesalo 1970; Alvesalo & Tigerstedt 1974), la variación debida a causas ambientales no está clara (Goose 1967; Townsend & Brown 1978; Bernal *et al* 2010). Sin embargo, la mayoría de los científicos aceptan que el tamaño dental refleja en algún grado diferencias adaptativas (Perzigian 1984; Hillson 2002: 79) a lo largo de un linaje (Smith 1976).

Hasta los años 80 del s. XX los dientes de los homínidos del Pleistoceno se habían utilizado muy poco para establecer filogenias, debido a la consideración de que apenas existían diferencias en la dentición postcanina (Boule & Vallois 1957). El análisis detallado de los cambios morfológicos ha mostrado que puede ser útil para establecer un

fenotipo diferencial entre poblaciones (Crummett 1995; Bailey 2000, 2002a,b, 2004a,b, 2006a,b; Bailey & Linch 2005), ya que aunque existe una cierta superposición (Bailey 2004a,b, Gambier *et al* 2004), la aparición conjunta de varios caracteres discretos permite establecer diferencias interpoblacionales (Bailey 2002a,b, 2004a,b, 2006a,b; Bailey & Linch 2005). En homínidos antiguos la forma y tamaño de los molares y premolares está constreñida, al menos en parte, por el procesamiento de los alimentos (Robinson 1963; Wolpoff 1973), aunque con la evolución cultural se externalizó, relajándose la presión selectiva sobre los dientes (Lucas *et al* 2009). Sin embargo, el uso de la forma como indicador de la dieta (binomio forma-función) parece débil (Grine *et al* 2006), ya que no refleja la adaptación del individuo, sino una presión selectiva a lo largo de muchas generaciones (Brace 1967; Smith 1976; Lee-Thorp & Sponheimer 2006). Como recuerda Teaford (1994), "*if some people have more occlusal relief on their molars than do other people, it probably says nothing about the amount of leaves those people eat*". Así, muchos investigadores en antropología dental dejaron el estudio de la forma por el del tamaño y desgaste, como fuente informativa de la dieta.

a. Tamaño dental

La dentición postcanina en el Pleistoceno Medio y Superior europeo ha sido considerada estable métricamente (Trinkaus 2004), aunque muy variable intra-grupalmente (Smith 1977a,b; Manzi & Passarello 1995; Trinkaus 2004). Sin embargo, los análisis realizados se basan en que, una vez realizada la corrección alométrica (Lee-Thorp & Sponheimer 2006), las diferencias podrían deberse a especializaciones alimentarias (Kay 1975; Skinner 1997b; Trinkaus 2004). Los estudios de los años 60 y 70 (Brace 1967; Greene 1970) confluyeron en la idea de una reducción generalizada del tamaño dental a lo largo del Pleistoceno Superior, culminando en el Neolítico, sin que se dieran cambios especialmente marcados entre neandertales y AMH (Brace & Mahler 1971; Frayer 1977; Brace *et al* 1987). Una mayor área de oclusión podría ser beneficiosa en contextos de gran desgaste, ya que el aumento de la superficie favorecería un desgate relativo más lento (Robinson 1963; Brace 1967: 814; Trinkaus 1983a; Larsen 1985). Los datos analizados sobre el tamaño dental muestran correlaciones muy altas entre las medidas de los diferentes dientes permanentes, así como entre éstos y los deciduales. De la misma manera, es lógico que haya una muy alta correlación entre la dentición maxilar y mandibular, ya que la funcionalidad de la oclusión no permite una gran flexibilidad en la variación independiente de cada parte. Podría

considerarse, por lo tanto, que la dentición está fuertemente integrada en el conjunto del aparato masticatorio (*refs. en*: Hillson 2005: 264). Lucas *et al* (2009) han retomado la idea de que dientes más grandes se desgastan a un ritmo menor, explicando parcialmente la ventaja selectiva que supone en la dentición anterior cuando esta funciona como tercera mano (Brace & Molnar 1967; Brace 1972; Bax & Ungar 1999).

La dentición de los neandertales se asoció inicialmente a dietas vegetarianas (Boule 1923). De hecho, la longitud de la arcada dental y la presencia de espacio retromolar (Rak 1986; Spencer & Demes 1993; Franciscus & Trinkaus 1995), resultado de una disminución de la longitud mesiodistal de la dentición postcanina (Franciscus & Trinkaus 1995) o de un movimiento de los molares hacia la zona anterior (Kupczik & Hublin 2010), unida a una posición posterior de los incisivos (Rak 1986), se han asociado a un aumento de la fuerza masticatoria, permitiendo una mayor eficiencia en las dietas muy abrasivas (Spencer & Demes 1993; Rak & Hylander 2009 *vs* O'Connor *et al* 2005).

b. Anomalías funcionales

El interés de las anomalías dentales funcionales reside en su posible asociación con presiones selectivas que favorecieran una dentición muy robusta, en general asociada a cargas de atrición elevadas. Entre las que afectaron a los individuos del Pleistoceno Medio y Superior destacan el taurodontismo, el esmalte dental fino y los surcos subverticales[39].

El taurodontismo fue definido por A. Keith entre 1911 y 1913 en referencia a la dentición de La Cote Saint Brelade, como un agrandamiento de la cavidad pulpar de los molares. Algunos autores utilizan el término para referirse a la fusión de las raíces (Quam *et al* 2001). Se considera como un rasgo propio (autopomorfo) del grupo neandertal, aunque también lo presentan poblaciones actuales. Una de las causas del taurodontismo es la desviación durante los procesos de invaginación de los dientes, que puede causar también diferentes morfologías de las raíces (Wright 2007). En los molares taurodontes, la invaginación del proceso interadicular se retrasa o interrumpe y por lo tanto la división de las raíces se desplaza hacia el ápex, resultando una cavidad pulpar alargada (Keith 1913; Witkop 1988). Etiológicamente se ha explicado como una adaptación a una fuerte atrición oclusal (Coon 1962; Blumberg *et al* 1971) que alargaría la duración de la vida del diente. Esta

[39] Véase Anexo 3, apartado 16 para un análisis detallado de los surcos subverticales

afectación permite la deposición de dentina secundaria en las paredes de la zona pulpar. Además, la posición de la bifurcación (o trifurcación) de los molares más apicalmente, preserva la zona de exposición de patologías ambientales previniendo la periodontitis (Kovacs 1967; Blumberg *et al* 1971).

En los humanos actuales, la presencia de taurodontismo, se considera como anomalía propia de una variabilidad genética asociada a variaciones cromosómicas (Witkop 1988; Constant & Grine 2001). En la segunda mitad del s. XX se estableció que el binomio presencia/ausencia no era suficiente para describir el carácter y se propuso un estudio métrico que lo considerara como niveles de valor de una gradación en cyno-, hypo-, meso- e hyper- (Blumberg *et al* 1971; Constant & Grine 2001). Los molares hypertaurodontes también se conocen como "piramidales" debido a la forma que presentan. Un estudio comparativo de este tipo no ha sido realizado en los neandertales (a excepción de la serie de Shanidar que realizó Trinkaus 1983a). Pese a ser considerado un carácter autopomórfico de esta población, presente en muchos individuos, algunos no incluyen esta característica como por ejemplo Amud 1, La Ferrassie 1 y 2, Saccopastore 1 y 2, Saint Césaire, Shanidar 1 y 3 o Tabun C2. Kupczik & Hublin (2010) han realizado uno de los estudios más interesantes en el análisis de microCT de raíces de dientes de poblaciones del Pleistoceno Superior y han visto que entre los humanos modernos, el componente de dentina decrece de M1 a M3 (Kupczik & Hublin 2008), resultado de un acortamiento de la raíz y de una reducción del área base de la corona. Los neandertales muestran el patrón inverso, con un aumento mesiodistal del volumen de dentina y del tamaño de la raíz, pero no en el área del plano cervical.

El menor grosor del esmalte en los neandertales (*Figura 31*; Smith 1991; Zilberman *et al* 1992; Zilberman and Smith 1992a,b; Molnar *et al* 1993; Ramirez Rozzi 1993; Smith & Zilberman 1994; Olejniczak *et al* 2008a), aunque se ha asociado a desórdenes minerales del metabolismo (Molnar *et al* 1993) o a una aceleración de la velocidad de crecimiento (Ramirez Rozzi 1993; Ramirez Rozzi 1996; Ramirez Rozzi & Bermúdez de Castro 2004 *versus* Skinner 1997b; Williams *et al* 2002: 412; Guatelli-Steinberg *et al* 2005; Machiarelli *et al* 2006; Guatelli & Reid 2008; Reid *et al* 2008), parece que se explicaría porque, teniendo volúmenes de esmalte similares, en los neandertales el centro de dentina es más grande y así el esmalte tiene más espacio sobre el que situarse (Olejniczak *et al* 2008a). En cualquier caso, esmaltes más gruesos estarían relacionados con dietas

más abrasivas ya que supondrían una ventaja selectiva a largo plazo, especialmente determinadas configuraciones de grosor a lo largo de las cúspides dentales, lo que podría ser un mecanismo favorecido por la biomecánica (Olejniczak *et al* 2008b).

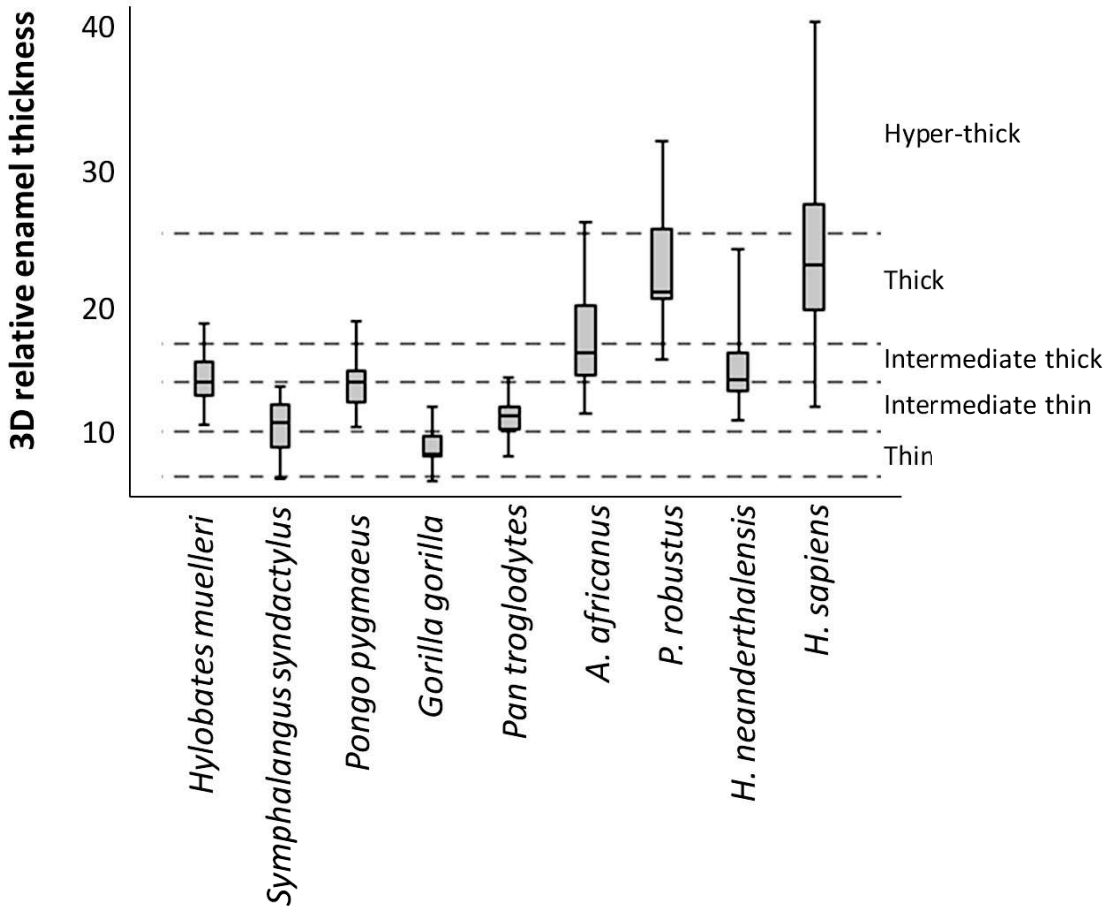


***Figura 31**. Grosor del esmalte dental en varios primates y fósiles de A. africanus, P. robustus y H. neanderthalensis (Olejniczak et al 2008b).*

c. Oclusión dental

El término oclusión hace referencia a la capacidad de la dentición mandibular y maxilar de encajar. Ésta puede darse con diferentes tipos de contacto (Hellman *cit. in:* Ash & Nelson 2004: 458), pero en todos los casos y a lo largo de todos los grados de desgaste, ésta debe ser funcional. La maloclusión es rara en el Pleistoceno y podría estar relacionada con la reducción dental, ya que los dientes más pequeños tienden a estar asociados a denticiones anómalas (Hillson 2005: 283). Sin embargo Trinkaus (2004: 393) considera que el elevado desgate que se observa en los homínidos habría reducido su funcionalidad antes de la quinta década

de vida del individuo. Existen dos mecanismos compensatorios[40] del desgaste oclusal en la dentición postcanina: la migración mesial y la erupción continua. La migración mesial de los dientes mantiene su funcionalidad, evitando la aparición de espacios interdentales, manteniendo el contacto interproximal (Kaifu 2000). Begg (1954), tras analizar la dentición de los aborígenes australianos, concluyó que ésta sería la adaptación original de los humanos modernos (sin pasar por la oclusión de ángulo de clase 1). La dentina secundaria es la que continúa depositándose (a un ritmo menor que durante la formación del diente) a lo largo de las paredes de la cavidad pulpar. Es un proceso asociado a la edad y en ocasiones ha sido utilizado como indicador de ésta (Solheim 1992). El concepto de erupción continua fue propuesto por Gottlieb en 1927. Recientemente, Kaidonis (2000) y Kaifu *et al* (2003), la han documentado (métrica e histológicamente) en poblaciones recientes con poco o ningún desgaste y consideran que es una adaptación que permitiría mantener la oclusión dental a largo plazo, para compensar anticipadamente tasas grandes de desgaste.

3.10.2. Patologías dentales

"There is a current lack of systematic survey of most Middle and Upper Paleolithic hominids for skeletal and dental lesions".

Prof. AM Tillier (17th EAA Congress 2010)

Las paleopatologías orales pueden ser indicativas de las condiciones de vida de las poblaciones pasadas (Ungar *et al* 2001; Gracia *et al* 2009; Martinón-Torres *et al* 2011). A diferencia de lo que ocurre en las poblaciones modernas, con dietas blandas y refinadas, las patologías orales son raras en el Pleistoceno, exceptuando el desgaste oclusal y la atrición interproximal muy elevada que presentan algunos fósiles y las hipoplasias, relacionadas con momentos de estrés nutricional (*véase apartado 3.12*). Las anomalías ortodónticas también son escasas, quedando reducidas a casos de rotación de los premolares descritos en la serie de Krapina (Rougier *et al* 2006).

En 1989, Lukacs propuso una clasificación de las patologías orales en cuatro grandes grupos según su etiología: las degenerativas, las

[40] Además del que afecta a la dentición anterior: la inclinación lingual (*lingual tipping*) o *beveling* (biselado). En los neandertales se ha asociado con un severo desgaste oclusal, gran tamaño, tubérculos linguales masivos y la forma en pala pronunciada (Ungar *et al* 1997), considerándolo característico de una dieta muy abrasiva (Martin 1923; Siffre 1923; Puech 1979).

producidas directa o indirectamente por un microorganismo patógeno, las del desarrollo y las genéticas o heredables. Algunas de ellas estarían relacionadas con el tipo de dieta, como por ejemplo caries o hipoplasias; otras, aunque no serían causa directa podrían haber afectado (infecciones, pérdidas de piezas dentales, etc.).

a. Reabsorción alveolar y pérdida de piezas dentales

Además de los traumatismos o extracciones culturales, los dientes pueden perderse en vida como resultado de periodontitis o grandes caries, que pueden provocar un proceso inflamatorio que desprenda el diente. La reabsorción alveolar ocurrirá como consecuencia de la pérdida dental si pasa el tiempo necesario para que el hueso se reconstruya. Por las características propias de este tipo de patología (ausencia del diente) no hemos podido realizar ningún estudio. Sería interesante, sin embargo, observar en los casos en los que se dio esta patología si existe lateralidad por infrautilización de ese lado en la masticación. En el Paleolítico Medio, a pesar del fuerte desgaste oclusal, la cantidad de piezas dentales perdidas ante-mortem parece que sería escasa (Heim 1976; Trinkaus 1983a, 1985).

b. Caries

Las caries resultan de la compleja interacción de dieta, saliva, la formación de placa y bacterias bucales (principalmente *Streptococcus mutans* y *Lactobacillus* spp.) (Hillson 2008). Éstas, producen ácido láctico a través de la fermentación de carbohidratos (azúcar, fructosa y glucosa) (Hillson 2008). Los azúcares, concretamente, están presentes en alimentos disponibles en ambientes tropicales y subtropicales, lo que explica la baja pero constante presencia de caries en primates no humanos, que habitan estas zonas (chimpancés (12.7%), gorilas (2.7%), orangutanes (4.1%) y gibones (0.9%) (Schultz 1956). Larsen (1997a) notó que el porcentaje de presencia de caries aumenta según las sociedades pasan de una economía de caza y recolección a una de agricultura, ya que en esta segunda, hay un aumento de los carbohidratos refinados ingeridos. Los datos coinciden con los de Turner veinte años antes (1979), al estimar que los grupos de cazadores-recolectores presentan entre el 0 y el 5,3% (los de economía mixta entre el 0,44 y el 10%) y los pueblos agricultores entre un 2,3 y un 26,9%. Debido a las condiciones necesarias para la formación de la caries, sorprende su presencia en los homínidos Euroasiáticos del Pleistoceno Medio y Superior (Frayer 1989). Sin embargo, los casos descritos pertenecen a individuos de la zona Mediterránea, una región donde se

encuentran más fácilmente carbohidratos naturales, mientras que no se ha descrito ningún fosil con caries en el norte de Europa antes del Paleolítico Superior. La importancia de la glucosa y sacarosa en la etiología de la caries podría también relacionarse con el consumo de miel, un recurso natural muy rico en glúcidos y proteínas. Lalueza (1991: 79; Lalueza *et al* 1993c: 139), indica que también influyen en la presencia de caries: el selenio (que puede encontrarse en cereales, carne, pescado, huevos, etc.), el magnesio (que está en semillas y frutos secos) o el cadmio (presente en algunas plantas y peces, moluscos y crustáceos). Por lo tanto, no habría un único tipo de dieta asociada a las caries, ya que las dietas muy abrasivas tenderían a ser menos cariogénicas ya que estimulan la producción de saliva (Lalueza 1991: 79; Larsen 1997a; Eshed *et al* 2006)

Tan sólo se han descrito caries en seis individuos neandertales (<0,5%): Banyoles, Kebara 27, Aubésier 5 y 12 y Sima de las Palomas 25 y 59 (Lalueza *et al* 1993c; Tillier *et al* 1995; Trinkaus *et al* 2000; Lebel & Trinkaus 2002b; Walker *et al* 2011). A estos casos, podría añadirse el homínido de Carihuela, descrito como *Homo sapiens fossilis* por García Sánchez, presenta caries en 2 de los 5 molares preservados (aunque hay dudas de su asociación con los neandertales, parece que pertenecería a un estrato musteriense; Garralda 1997: 152). Según Tillier *et al* 1995, el elevado porcentaje de individuos con una alta abrasión oclusal *antemortem* podría haber causado la desaparición de trazos de caries y reducir por lo tanto, la frecuencia; aunque también es cierto que poblaciones con un desgaste dental moderado presentan menos caries, ya que una vez eliminados los espacios intercuspidales, se elimina una zona potencial de acumulación de bacterias (Lalueza 1991: 79). Fuera de Europa destaca el maxilar de Kabwe 1 (Carter 1928), tanto por la cantidad de caries que presenta como por ser el homínido más antiguo con esta patología. La anormalidad en la dentición aparece también en los sapiens arcaicos de Skhûl 2 y Qafzeh 3 (Trinkaus & Pinilla 2009). El último de estos individuos presenta dos caries (I2 maxilar & M1 mandibular).

Entre los fósiles del Paleolítico Superior se han descrito tres casos de posibles caries en individuos centroeuropeos asociados al pavloviense: Pavlov I LM_3 (Trinkaus *et al* 2006: 453), DV15 LM_1 (Trinkaus *et al* 2006: 423) y DV3 RM_3 (Trinkaus *et al* 2006: 431). Sin embargo, los mismos autores consideran que Pavlov I y DV15 son "*possible*" y DV3 es "*unnprobable*", por lo que la asociación no está clara.

c. Cálculo Dental

También se conoce como sarro o placa dental y consiste en la acumulación de sales de calcio y fósforo sobre la superficie del diente formando una capa mineralizada de bacterias. Se distinguen generalmente dos tipos según su localización supragingival (por encima de la línea de la encía) o infragingival (por debajo de esta línea). Los depósitos de cálculo en los fósiles son muy comunes, aunque no existe ningún estudio de su incidencia. Recientemente, el depósito en neandertales ha permitido descubrir gránulos de almidón, que corroboran el consumo de vegetales en esta población (Henry *et al* 2011). Si la placa bacteriana se instala en gran cantidad produce una irritación en las encías que puede provocar periodontitis, una infección que afecta al hueso.

Hillson (2005: 289-290) considera que existe una relación entre la presencia de cálculo dental con la dieta, viéndose favorecida su incidencia por el consumo de carbohidratos. Otros autores sin embargo, relacionaron y cuantificaron el cálculo dental con una dieta preferentemente cárnica (Green *et al* 2005); de ser así, debería encontrarse una menor densidad de estrías.

3.10.3. Desgaste dental

El desgaste progresivo de las caras oclusales de los dientes tiende a favorecer un desgaste con inclinación oclusal variable, formándose lo que se conoce como *curva de Spee*, con planos de desgaste más inclinados hacia el área distal (Tobias 1980; Campbell 1998: 280). La *esfera de Monson* describe este plano en los molares mandibulares, en los que las superficies oclusales se inclinan hacia la zona lingual y en los maxilares, hacia la bucal (Osborn 1982). En dientes muy desgastados puede verse como el plano helicoidal del primer molar sigue la curva reversa de Monson. El tipo de desgaste de los molares (que ocurre primero en las cúspides linguales de la dentición superior y en las bucales de la inferior) permite ver la variación de las curvas del plano (Smith 1986). La subsistencia y la forma de la arcada dental habrían variado el tipo y grado de curva resultante. Cada uno de los dientes molares seguiría un ciclo particular (ver: Hillson 2002: 237-239). Además de la mayor rapidez de desgaste del M1 (respecto al resto de la serie) en alcanzar la Curva reversa de Monson, Macho & Berner (1994) vieron que el esmalte dental de este diente era más fino que en el segundo y tercer molar, lo que aceleraría el

grado 3 del plano de oclusión. La variación en el grosor del esmalte en las coronas demuestra que los dientes están muy bien adaptados a la resistencia del desgaste; es decir que "*are basically formed to be wear-resistant*" (Kaifu *et al* 2003). Aunque la acción de los alimentos en la superficie del diente no es anatómicamente específica, es decir que no está distintivamente localizado, sino que ocurre en toda la superficie (Kaidonis 2008), los estudios del mapeado de las facetas de oclusión postcaninas (su localización y orientación) indican variaciones en la masticación que podrían relacionarse con dietas diferentes (Crompton & Hiiemae 1969; Crompton 1971; Hershkovitz 1971). La limitación más importante de este tipo de análisis es que requiere facetas desgastadas, pero sólo ligeramente (Teaford 1988). Uno de los puntos más interesantes de estos trabajos es que no está limitado por el tamaño del diente (ver: Fiorenza *et al* 2011a) y por lo que sugieren trabajos posteriores (Fiorenza et al 2011b), tampoco por el tamaño de las cúspides. Smith (1984) demostró que el desarrollo de la curva reversa de Monson era más marcada entre los agricultores que en los cazadores-recolectores, encontrando diferencias de unos 10º en el ángulo del desgaste oclusal. Recientemente, Fiorenza *et al* (2011a,b) han retomado el estudio del plano de desgaste modificando ligeramente la metodología. Realizaron el estudio mediante copias de la faceta oclusal (OFA), comparando las fases I y II de la masticación, para describir los movimientos básicos de los dientes en el espacio tridimensional. Este método también se ha utilizado en la reconstrucción de la dieta de australopitecinos y parantropinos (Ulhaas *et al* 2007). La hipótesis se basa en que si las poblaciones tenían estrategias de subsistencia diferentes, las facetas oclusales deberían representar una división taxonómica. Éste no es el caso, sino que hay un gran solapamiento en la muestra (Fiorenza *et al* 2011a). El patrón de desgaste (*Figura 32*) presenta además una gran heterogeneidad, incluso en individuos de una misma población o un mismo hábitat (Qafzeh y Krapina). Sin embargo, existe una tendencia de los neandertales asociados a estepas y bosques de coníferas a presentar valores similares al de los cazadores-recolectores eminentemente carnívoros (sin distinguir la explotación de animales terrestres o recursos marinos). Los individuos asociados a bosques caducifolios en Europa occidental muestran un patrón similar al de los individuos del Próximo Oriente, indicando la explotación de una variedad más amplia de recursos. En el OIS 3 los dos grupos analizados (neandertales N=4 y AMH N=5) muestran un patrón muy similar y centrado en la explotación de recursos cárnicos. Si bien es cierto que hay un gran solapamiento en la muestra entre poblaciones, es

sorprendente que la variabilidad de los AMH de Qafzeh sea mayor que la de los neandertales del Próximo Oriente de diferentes yacimientos. En conjunto, estos dos grupos aparecen, junto con Krapina (cuya dispersión podría explicarse por la procedencia de los individuos de niveles y cronologías diferentes; Smith 1976), fuera del rango de variabilidad de los humanos modernos, con valores muy altos para la fase lingual I.

El trabajo presenta una metodología clara y replicable, aunque también algunos problemas, en particular que la muestra es pequeña (tan sólo se analizaron 42 cazadores-recolectores, 19 neandertales y 12 AMH). La escasez de la muestra se explica en parte, por la selección de aquellos individuos con un desgaste homogéneo (estadios 2 y 3) y por la pre-selección de dientes maxilares, ya que podría haber diferencias en los planos debido a la maxila, aunque no se ha homogeneizado el diente (M^1 y M^2). Este hecho quizás carezca de importancia puesto que Kupzick & Hublin (2010) hablan de un aumento del área de presión masticatoria incluyendo el M2 en los neandertales, aunque habría que comprobar su influencia.

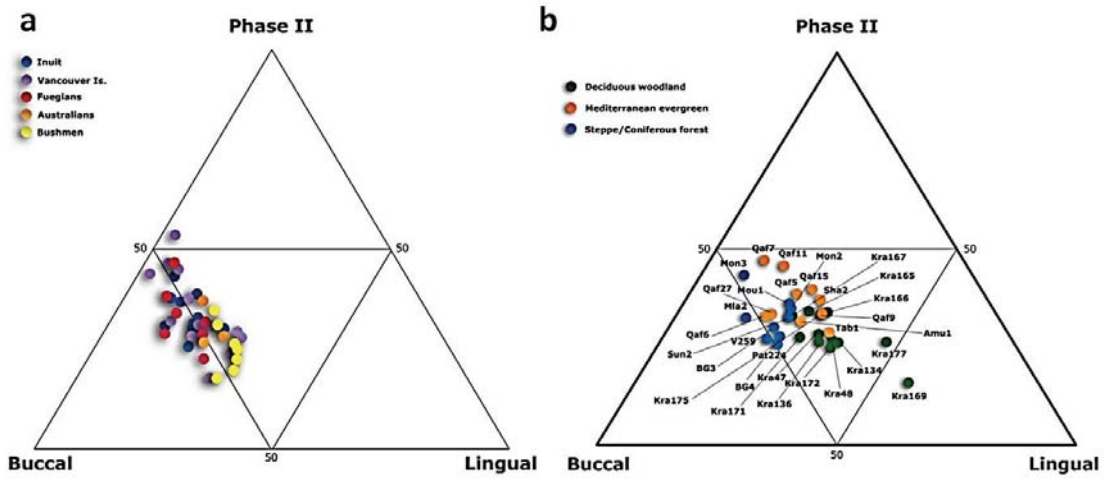


Figura 32. *Diagrama de la proporción de las variables del desgaste relativo de las facetas oclusales (fase bucal I, fase lingual I y fase II) en a) cazadores-recolectores actuales y b) fósiles (Fiorenza et al 2011a). Los vértices del triángulo representan el 100%. Los cazadores modernos se dividen en: poblaciones eminentemente carnívoras (Inuit, Vancouver y Fueginos), poblaciones de dietas mixtas (bosquimanos) y aborígenes australianos. Los fósiles se han agrupado en: bosques deciduales (verde), bosques perennes mediterráneos (naranja) y bosque de coníferas/estepa (azul). Leyenda de los fósiles: Amu: Amud; BG: Barma Grande; Kra: Krapina; Mla: Mladečˇ; Mon: Monsempron; Mou: Le Moustier; Pat: Abri Pataud; Qaf: Qafzeh; Sha: Shanidar; Sun: Sungir; Tab: Tabun; V: Vindija.*

3.11. Técnicas de procesamiento

"Cooking and food processing techniques that developed during the Palaeolithic must have reduced the period of oral processing."

Lucas *et al* 2009: 32

Hay pocas evidencias claras de las técnicas de procesamiento de los alimentos en el pasado. La morfología facial y dental permite inferir la biomecánica masticatoria (ver: Kupczik & Hublin 2010) y los niveles de atrición y desgaste, conocer el comportamiento (preparación de pieles, etc.) de los homínidos (Brace 1962; Antón 1996).

Algunos de los alimentos consumidos no serían digestibles sin ser cocinados y preparados previamente (sobretodo diversos tipos de recursos vegetales o algunos insectos; Wragham *et al* 1999; Hardy 2010). Los chimpancés utilizan varios métodos no térmicos, como la masticación de carne con determinadas hojas sin valor nutricional aparente, probablemente para acelerar su digestión (Goodall 1986). Los cazadores-recolectores recurren a métodos más elaborados, tanto térmicos como no-térmicos. Este último incluye por ejemplo, el almacenamiento de carne y pescado, la molienda de semillas, enterrar frutos en la arena para ablandarlos, hacer una masa comestible mezclando semillas trituradas y agua, el secado de carne para provocar la deshidratación o el golpeado de tubérculos, futas y carne (*refs. en*: Carmody & Wragham 2009). También podría haberse dado la maceración (que requiere relativamente poco trabajo), la inmersión en grasas animales, el salado (que podría practicarse en salinas naturales), la congelación, facilitada por las bajas temperaturas (Leigh 1925), el ahumado (Patou-Mathis 2000) o el uso de determinadas plantas (especies) que ayudan a la conservación a la vez que mantienen alejada a otra fauna perniciosa (insectos y carnívoros).

Algunos de estos métodos podrían haber sido utilizados por los neandertales y los AMH en el Paleolítico Superior. El secado de carne se ha descrito para el yacimiento del Abric Romaní (España) (Vaquero *et al* 2001: 168-169); en Grotte XVI (Francia) se ha propuesto el ahumado de pescado (Wong 2000) y en Douara (Siria), Kebara (Isreael) y Gorham's Cave (Gibraltar) hay evidencias de haber braseado verduras (*cit. in*: Dusseldorp 2009: 51). El secado de carne en concreto parece que no sería muy complejo; Kelly (2001: 16) ha demostrado que 48 horas son suficientes para preservarla en buen estado durante varios días. Este método, además, provoca una reducción del peso de la carne de hasta el 60%, facilitando su traslado. Los humanos del Pleistoceno europeo

cazaron grandes animales (de manera consistente o esporádicamente), por lo que el gasto energético derivado de su obtención sólo se vería compensado si el grupo fuera tan grande como para consumir el total de la carne o si existieran métodos que permitieran el mantenimiento de ésta en buenas condiciones. El posible desollamiento de grasa ha sido asumido como método utilizado en el Paleolítico Superior para hacer frente a lo impredecible de los recursos en momentos muy fríos (Enloe 2003) o como respuesta a presiones demográficas que provocarían la intensificación de la obtención de recursos (Stiner *et al* 2000). Recientemente, Nakazawa *et al* (2009) han analizado esta práctica con relación al uso de los hogares y las implicaciones del comportamiento en El Miron (Cantabria, España), concluyendo que el hervido fue una práctica importante en la economía del Paleolítico Superior (aunque su análisis se centró concretamente en el Paleolítico Superior final). El salado de los alimentos también pudo ser importante. Durante una gran parte de la historia de los neandertales (según cuando consideremos su origen), el nivel del mar estuvo por debajo del actual (Lambeck & Chappell 2001). Pudieron haber existido salinas naturales de las que hoy en día no queden retos debido al aumento del nivel del mar en el Holoceno. Este método sin embargo, requiere más tiempo e implicaría un aumento del sedentarismo, ya que el salado mantendría alejados a los carroñeros sin que se precise la vigilancia constante de la salina.

Soffer (1989) y Hoffecker (2002) sugirieron, en base al hallazgo de agujeros antrópicos en el Paleolítico Superior, que habrían servido para el almacenamiento de alimentos, cuya conservación estaría facilitada por las bajas temperaturas de las llanuras centroeuropeas. Igualmente, en yacimientos del Paleolítico Superior de Moravia (Pavlov I y Dolni Vestonice) se han encontrado impresiones de fibra, que permiten hablar de cestería (Adovasio *et al* 1996) indicando un cambio sustancial en el gravetiense (Revedin *et al* 2010). Piedras de moler (*grinding stones*), piedras para amasar (*mulling stones*), molinillos (*grinders*) y morteros (*pestles*) son muy comunes después del LUP, pero se han documentado casos en contextos achelenses (Goren-Inbar *et al* 2002), en el Paleolítico Medio, tanto europeo (Chernysh 1982, 1987; Paunescu 1988, 1989; de Beaune 1993, 2003, 2004; Bar-Yosef 2000) como africano (McBearty & Brooks 2000), en el chatelperrnoniense (de Beaune 2003) y en el Paleolítico Superior inicial (de Beaune 1993; Kuhn & Stiner 2006; Revedin *et al* 2010; *Figura 33*). Kuhn & Stiner (2006) dudan de algunas de las asociaciones y consideran que, en caso de existir con anterioridad a la

entrada de los AMH en Europa, estarían muy localizados y en ningún caso podría hablarse de su uso generalizado.

La cocción habría reducido las necesidades de fuerza masticatoria en los neandertales (Brace 1997: 23; Lucas *et al* 2009) y facilitado la digestión, ya que así las cadenas proteínicas se rompen sin necesidad de que lo tenga que hacer el organismo tras la deglución, aumentando el contenido proteico de algunos alimentos y reduciendo las toxinas (Aiello & Wheeler 1995: 210; Carmody & Wragham 2009). Stahl (1984) realizó un trabajo sobre la dieta en condiciones previas al uso del fuego y concluyó que los vegetales no debieron ser muy importantes, ya que muchas plantas contienen componentes secundarios que son potencialmente tóxicos para los humanos, incapaces de transformar las toxinas o la celulosa si no son procesadas previamente. La conclusión del trabajo de Stahl (1984) fue que, mientras los humanos no dispusieron del fuego como técnica de procesamiento de los alimentos, habrían dependido de proteínas y calorías de origen animal (*vs* Cachel 1997; Jones 2009 y Hardy 2010). El hervido sobre piedra (*stone boiling*), una técnica utilizada para extraer la grasa del hueso (Stiner 2002, 2003), también podría haber tenido sus orígenes en el Paleolítico (véase Skinner 1997b).

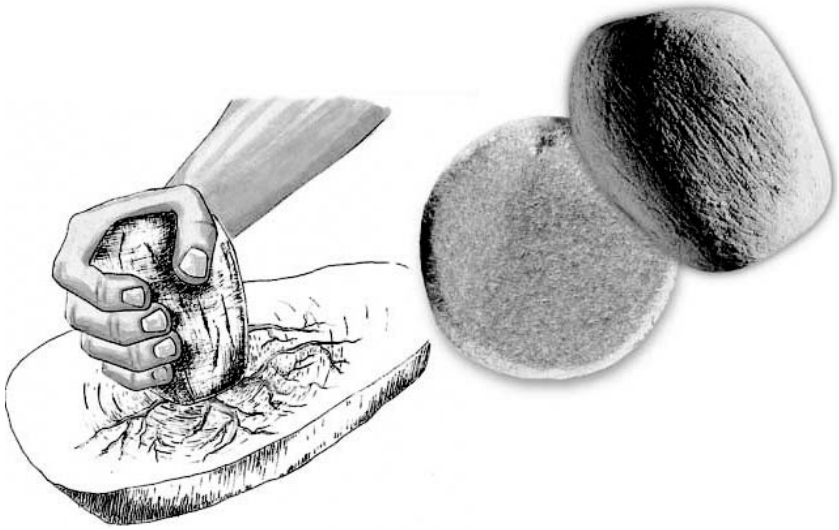


***Figura 33**. Percusión difusa para la muela de vegetales. A la izquierda, adoquín (cobble) probablemente utilizado como muela, encontrado en los nievels gravetienses de Isturitz (6,5 cm de diámetro); a la derecha adoquín volcánico probablemente usado como afilador en los niveles musterienses de Petit Abri de Laussel (7,5 cm de largo) (de Beaune 2004).*

Algunos autores sugieren que el fuego se utilizó en momentos muy tempranos de la evolución humana, habiendo indicios de hogueras hace

1,6 *ma* en Koobi Fora (Bellomo 1994), aunque la evidencia no está plenamente aceptada (James 1989). Uno de los problemas del registro arqueológico es determinar la intencionalidad de los fuegos. Éste sólo es evidente si existen hogares claramente delimitados (Carbonell *et al* 2006: 490; Goldberg *et al* 2011), aunque la mayoría de las veces se encuentran pruebas indirectas de su uso (industria o huesos quemados)[41]. El análisis microestratigráfico en Wonderwerk Cave (Sudáfrica) ofrece el primer registro de hogueras hace 1 *ma* (Berna *et al* 2012). En Israel (Gesher-Benot-Ya'aqov) hay indicios de hogares de hace 0,8 *ma* (Goren-Inbar *et al* 2004; Alperson-Afil 2008) que indican un uso "*organizado y sistemático*" (Carbonell *et al* 2006: 491). Según Campbell (1998: 312) el control de éste debió haber sido un proceso complejo con diversas fases: 1) uso esporádico cuando el medio lo permitía (aprovechamiento del fuego natural), 2) control (mantenimiento y conservación de la fuente de energía) y 3) creación (capacidad de "crear" fuego aun cuando éste no esté presente, lo que evita su carga al no ser necesario transportarlo).

En Europa (véase una revisión en: Roebroeks & Villa 2011; Sandgathe *et al* 2011) los yacimientos con evidencias más antiguas de fuego son los de Schöningen y Bilzingsleben, de hace unos 450 *Ka* (Mania *et al* 1999; Rieder 2001) y Terra Amata, (de Lumley 2007: 217) y Beeches Pit (Gowlett *et al* 2005; Gowlett 2006; Preece *et al* 2006), de hace unos 400 *Ka*[42]. Destaca sin embargo, la ausencia de evidencia de fuego en yacimientos excavados recientemente y con secuencias largas como son Gran Dolina (TD10-TD11) y Arago (Roebroecks & Villa 2011). Sólo desde hace 250 *Ka* se detecta un aumento de carbón, sílex quemado y hogueras, evidencias incontestables de control del fuego (Roebroecks & Villa 2011; Goldberg *et al* 2011). Este hecho ha llevado a Aiello & Wheeler (1995) a proponer que el fuego habría sido la fuerza que habría propiciado la expansión del cerebro humano (Wragham *et al* 1999).

Existen evidencias de hogueras bien delimitadas en yacimientos del Paleolítico Medio de la Península Ibérica, aunque no son consistentes en su localización (Mellars 1996; Tattersall & Schwartz 2000: 210 *vs* Meignen *et al* 1998: 231; Moncel *et al* 2005: 1299; Golberg *et al* 2011) (*p. ej.* Abric Romaní, Vaquero *et al* 2001 o l'Esquilleu, Cabanes *et al* 2010), Francia (*p.*

[41] En Swartkrans, Sterkfontein y Kromdai (Sudáfrica), Gadeb y Middle Awash (Etiopía) y en Chesowanja (Kenia) se han hallado huesos calcinados y piedras y sedimentos alterados térmicamente de una antigüedad de en torno a 1 *ma*; sin embargo, es imposible saber si el fuego fue natural o intencional (Carbonell *et al* 2007).

[42] Dos casos (Vértesöllös y Menez-Dregan), con cronologías de hace 400 *Ka* el primero y entre 380-465 *Ka* el segundo (Monnier *et al* 1994), parece que podrían ser más modernos (Carbonell *et al* 2006: 494).

ej. Pech de l'Azé IV y Roc de Masal -*Figura 34*- Goldberg *et al* 2011; Sandgathe *et al* 2011), Italia (*p. ej.* Riparo del Molare; Boscato & Rochitelli 2008, *cit. in:* Goldberg *et al* 2011) y el Próximo Oriente (*p. ej.* Kebara & Hayonim; Meignen *et al* 2007; Berna & Goldberg 2008). Sin embargo el fuego, como la cultura material, depende de la transmisión y el registro europeo muestra un control de éste bastante discontinuo (Ohnuma *et al* 1997; Dusseldorp 2009: 51; Sandgathe *et al* 2011), desapareciendo del registro en momentos fríos, como por ejemplo en yacimientos al aire libre del norte de Francia (Locht 2005)[43].

***Figura 34**. Estructura de combustión en el nivel 7 de Roc de Marsal (Sandgathe et al 2011).*

Las evidencias de enmangue con resina de abedul (*birch pitch*) datadas en 250 *Ka* (Mazza *et al* 2006) indican un gran control del fuego, ya que es necesario mantenerlo a 340-400ºC durante un periodo de tiempo largo. La temperatura es básica, porque si no es continua o supera los 400 ºC el mango se destruye (Koller-Baumer & Mania 2001: 393).

El uso del fuego se ha asociado a la entrada de los humanos modernos (AMH) hace 50 *Ka* en el sureste asiático y hace 45 *Ka* en Australia, cuando aumentan los indicios de combustión de biomasa y presencia de carbones (Turney *et al* 2001; Beaufort *et al* 2003). Sin embargo, en Europa occidental (Francia y Peninsula Ibérica) Daniau *et al* (2010) no observan un aumento significativo de estos restos, concluyendo

[43] En Inglaterra la ausencia de árboles, incluso en momentos templados del OIS 3 (GIS 12; Atkinson *et al* 1987; Coope 2002), ha llevado a cuestionar cómo hicieron frente los neandertales a la rigurosidad del clima (White 2006). En ocasiones podrían haber utilizado hueso como combustible (Patou-Mathis 2000). Este hecho no tiene porqué estar relacionado con la escasez de madera ya que, aunque las propiedades del hueso provocan que el fuego dure más tiempo (Moncel *et al* 2004: 279), necesita alcanzar temperaturas más elevadas que el combustible vegetal para arder (White 2006: 561-562), por lo que quizás no pudo ser usado como sustituto en ambientes abiertos.

que en torno a la entrada de los AMH en Europa (con un margen 70 a 10 *Ka*) no hubo un incremento en la proporción de carbón en los registros marinos. Según estos autores esto no implica que los neandertales y AMH no utilizaran el fuego, sino que su impacto no sería tan pronunciado como en el sureste asiático (ver: Johnson *et al* 1999; Miller *et al* 1999).

3.12. Los individuos infantiles

Siguiendo a Bogin & Smith (1996; Bogin 1997, 1998), la infancia es el periodo del ciclo de vida humano entre los 3-7 años, cuando el individuo ya no es amamantado pero aun depende de los adultos para su alimentación (Bogin 1997: 64). La erupción del primer molar permanente (en torno a los 6-7 años en los humanos actuales) marca el inicio de la juventud, que finaliza con la pubertad, que Bogin sitúa entre los 10-12 años. A esa edad, la dentición decidual debería haber sido reemplazada en su totalidad. En esta tesis, por motivos funcionales, se consideró "infantil" a todos aquellos individuos que presentaban dentición decidual y cuando sea posible, también se establecieron rangos de edad.

El estudio de los individuos infantiles se ha reducido normalmente a la estimación de la edad, (muy bien establecida gracias a la erupción dental y a la edad de fusión de diferentes huesos) y a análisis demográficos de mortalidad, crecimiento o morbilidad (Lewis 2009: 38). Igual que ocurre en los adultos (Brace & Ryan 1980), los individuos infantiles también presentan un marcado dimorfismo sexual en el tamaño de la dentición, siendo más grandes en los niños que en las niñas (Black 1978)[44].

En el Pleistoceno, los estudios de crecimiento y desarrollo son escasos. La mayor parte de las investigaciones se han centrado en el desarrollo dental (erupción, hipoplasias, etc.), aunque existen algunos estudios del crecimiento craneal y del esqueleto postcraneal. Minungh-Purvis, en su tesis doctoral (*cit. in*: Williams *et al* 2002: 407) indicó que los neandertales crecían a un ritmo diferente del de los humanos modernos, pero ese también era el caso de los AMH en el Paleolítico Medio y Superior, siendo más similares entre ellos que con los humanos actuales. En 2002, Williams *et al*, indicaron que los neandertales infantiles y adultos presentan mayores diferencias entre ellos que los AMH infantiles y adultos (p. 434), mostrando una mayor alometría, sobre todo en la calota

[44] Black consiguió discriminar el sexo del individuo en base al tamaño oclusal de la corona en un 75% de los casos.

y mandíbula (p. 453), por lo que los AMH representarían mejor la idea de neotenia; primero, por presentar menores alometrías y segundo, y más importante, porque los adultos son más similares a los infantiles. Estos autores notaron además, que la variación entre los AMH y los neandertales en la tasa de cambio es mayor que entre los bonobos y los chimpancés, infiriendo historias ontogénicas muy diferentes entre ellos y siendo craniofacialmente diferentes desde la infancia (Rak 1994; Tattersall 1999: 12; Ponce de León & Zollikofer 2001; Ponce de León *et al* 2008; Tillier 2011).

Nelson & Thompson (2002) comprobaron que los neandertales presentan un mayor grado de robustez a la misma edad que los AMH. Este aumento podría explicarse por el estrés biomecánico (Tompkins & Trinkaus 1987) o por un crecimiento más rápido en general, que provocase la hipertrofia (Smith 1991 *vs* Thompson & Nelson 2000). La diferencia en los individuos infantiles podría deberse también al grado y tipo de actividad, ya que si bien es cierto que los neandertales son más robustos que los koisanidos, también los esquimales lo son, lo que sugiere que la robustez postcraneal no puede explicarse solo ontogenética, sino también ambientalmente (Nelson & Thompson 2002: 458-459).

3.12.1. El desarrollo dental

Históricamente se diferencia entre erupción y emergencia dental. Aunque muchas veces se asimilan (y así lo haré en esta tesis) son procesos diferentes. La emergencia se refiere a la aparición gingival del diente, mientras que la erupción es un proceso continuo de “acoplamiento” y “remodelamiento”, incluso después de que el diente llegue al plano oclusal. Éste no erupciona en un momento determinado, sino que, según el autor, el establecimiento varía entre la aparición en la superficie del hueso, la emergencia gingival o la llegada al plano oclusal (Hillson 2002).

El desarrollo dental (mineralización y erupción) es quizá el proceso del crecimiento menos afectado ambientalmente (Acheson 1959; Price 2005). La mineralización comienza en la zona oclusal, iniciándose en la corona y concluyendo en la raíz del diente; de hecho cuando éste emerge la raíz no está aun completamente cerrada. Existen múltiples tablas de las secuencias de erupción dental. Las más conocidas y utilizadas son las de Logan & Kronfeld (1933) y Ubelaker (1989) (véase: Hillson 1998; de Salvia *et al* 2004; Brkic *et al* 2006; Lewis 2009). La dentición decidual inicia la mineralización en torno a las quince semanas de gestación, comenzando con los incisivos centrales superiores y finalizando con la emergencia

cuando el individuo cumple ~3 años. La mineralización de la dentición permanente comienza en torno al nacimiento y finaliza con la emergencia del M3, en torno a los 17 años (Schuer & Black 2000). Existen algunas diferencias entre los sexos, siendo las mujeres 1-6 meses más precoces que los hombres, sobre todo en el canino, llegando las diferencias hasta los 11 meses (Demirjian & Levesque 1980) y entre las poblaciones[45] (Harris & McKee 1990; Hillson 1996: 181; Tomkins 1996a,b; de Salvia *et al* 2003; Harris 2006; Reid & Dean 2006; Blankenship *et al* 2007; Halcrow *et al* 2007).

En general, las poblaciones humanas actuales experimentan un cierto retraso en la erupción de la dentición posterior (molares) respecto al desarrollo de los incisivos, comparados con otros primates (Dean & Wood 1981). El estudio de la erupción dental y el establecimiento de su desarrollo en neandertales ha generado un intenso debate (véanse: Wolpoff 1979; Bromage & Dean 1985; Dean *et al* 1986; Bromage 1987; Stringer *et al* 1990; Ramirez Rozzi 1993; Ramirez Rozzi 1996; Churchill 1998; Skinner 1997a,b; Bermúdez de Catsro *et al* 1999a; Thompson & Nelson 2000; Bermúdez de Castro & Rosas 2001; Granat & Heim 2003; Ramirez Rozzi & Bermúdez de Castro 2004; Aiello 2007: 21; Smith *et al* 2007; Bayle *et al* 2010). En el año 2004 Ramírez Rozzi & Bermúdez de Castro publicaban que los neandertales habrían tenido una mayor velocidad de crecimiento que los humanos modernos de en torno al 15%, siendo anatómicamente adultos a los 15 años, en vez de a los 18-20 años. Además, el crecimiento del esmalte dental después de la formación de la mitad superior del diente sería más lento, lo que podría estar relacionado con las diferencias observadas en su grosor (Smith, 1991; Zilberman *et al* 1992; Zilberman and Smith 1992a,b; Molnar *et al* 1993; Ramirez Rozzi 1993; Smith & Zilberman 1994; Olejniczak *et al* 2008a). El patrón actual de desarrollo parece que sería antiguo, ya que lo presentan los humanos modernos de hace 160 *Ka* del norte de África (Smith *et al* 2007) y los antecesor de Atapuerca hace ~800 *Ka* (Bermúdez de Castro *et al* 2010). Habría entonces que explicar porqué los neandertales presentan esta aceleración del crecimiento (*Figura 35*). Se ha propuesto que la endogamia de la especie, tras episodios continuos de cuello de botella y contracción a lo largo del Würm, habría reducido la variabilidad genética (Krings *et al* 2000; Lalueza *et al* 2006 *vs* Fabre *et al* 2009). Sin embargo,

[45] A diferencia de los caucásicos, parece que la edad de erupción del M3 se daría a los 13 años en población india (Shourie 1946), en africanos del este (Chagula 1960), en australianos (Brown (1978) y en nigerianos (Otuyemi 1997). Entre la población negra y blanca de EEUU se han documentado diferencias de hasta 5,6 años en la erupción del M_3, estando retrasada en los caucasoides (Gran *et al* 1965 *cit. in:* Schmeling 2003).

esta velocidad de desarrollo entra dentro del rango de variabilidad de los grupos actuales, por lo que muchos autores consideran que no habría habido diferencias significativas (Skinner 1997b; Dean *et al* 2001; Williams *et al* 2002: 412; Guatelli-Steinberg *et al* 2005, 2007; Machiarelli *et al* 2006; Guatelli & Reid 2008; Reid *et al* 2008).

Figura 35. *Imagen de la dentición de Archi (2,5 años) y radiografía (Granat & Heim 2003), que según los estándares actuales de crecimiento indican que el individuo italiano tendría unos 5 años de edad (Ascenzi & Segre 1971).*

3.12.2. Nutrición

La nutrición de los individuos infantiles es diferente de la de los adultos por los altos requerimientos energéticos de su cerebro (Gibbons 1998), su sistema digestivo pequeño y la dentición decidual (Chierici & Vigi 1991; Lewis 2009: 4). Si la velocidad de crecimiento de los niños neandertales fue mayor que la de los AMH (Churchill 1998; Ramirez Rozzi & Bermúdez de Castro 2004; Smith *et al* 2007; Ponce de León *et al* 2008 *vs*

Guatelli-Steinberg *et al* 2005, 2007), cabría esperar una demanda energética mayor en los primeros, ya que su tasa metabólica sería más elevada. Según Aiello (2007: 21) el crecimiento más lento podría haber sido una adaptación de los AMH, favorecida por la reducción del gasto energético que supone.

La leche materna contiene más de 100 constituyentes esenciales para el crecimiento, inmunología y desarrollo del bebé (Lewis 2009: 98). Sin embargo, independientemente de la edad del destete, después de los 2-3 años sería insuficiente para el crecimiento del cerebro si no se acompaña de suplementos alimenticios (Gibbons 1998; Kennedy 2005; Lewis 2009: 100). Existen casos documentados tanto de cambio brusco, cese completo del amamantamiento, como casos de cese gradual (*ver ref. en*: Lewis 2009: 116-117; Humphrey 2010). Aiello *et al* (1991) publicaron uno de los primeros trabajos sobre el destete en homininos en base a las tasas de desgaste oclusal de la dentición decidual en grandes simios, concluyendo que los *Paranthropus* y *Australopithecus africanus* habrían tenido un destete temprano que podría relacionarse con un aumento de la tasa reproductiva. Molleson & Jones (1992) demostraron que durante el mesolítico, en Abyu-Hureya (Siria), la microestriación de un individuo de 4-5 años indicaba que consumía comida pre-masticada siendo por tanto más blanda la dieta que la de un adulto.

Quizás el marcador nutricional mejor estudiado en los individuos infantiles son las hipoplasias, también conocidas como displasias o distrofias del esmalte (Hillson 2002: 165). Son uno de los métodos de análisis de malnutrición o nutrición deficiente que, a diferencia de las líneas de Harris, no se eliminan una vez superado el periodo de crisis. Pueden aparecer en forma de líneas o de agujeros (Lewis 2009: 105). La edad de formación de las hipoplasias se calcula desde la línea amelo-cementaria y son luego convertidas a edad cronológica para saber cuándo pasó el periodo de crisis del individuo (Goodman & Rose 1991: 289). Suelen ocurrir en todos los dientes que se estén formando (aunque obviamente, debido al patrón de erupción y germinación, ocurre a alturas diferentes en cada pieza dental). La frecuencia y edad a la que ocurren se ha relacionado con las prácticas del destete, aunque no todos los investigadores están de acuerdo (*ver debate en:* Lewis 2009: 107). Entre los humanos actuales, su presencia varía según los autores entre el 3,1% y el 15,3%. El 60% de las hipoplasias están asociadas a los 10 primeros meses de vida, el 30% entre el 11º y el 34º y el 2% entre el 35º y el 80º. Se han descrito hipoplasias en primates fósiles (Skinner *et al* 1995),

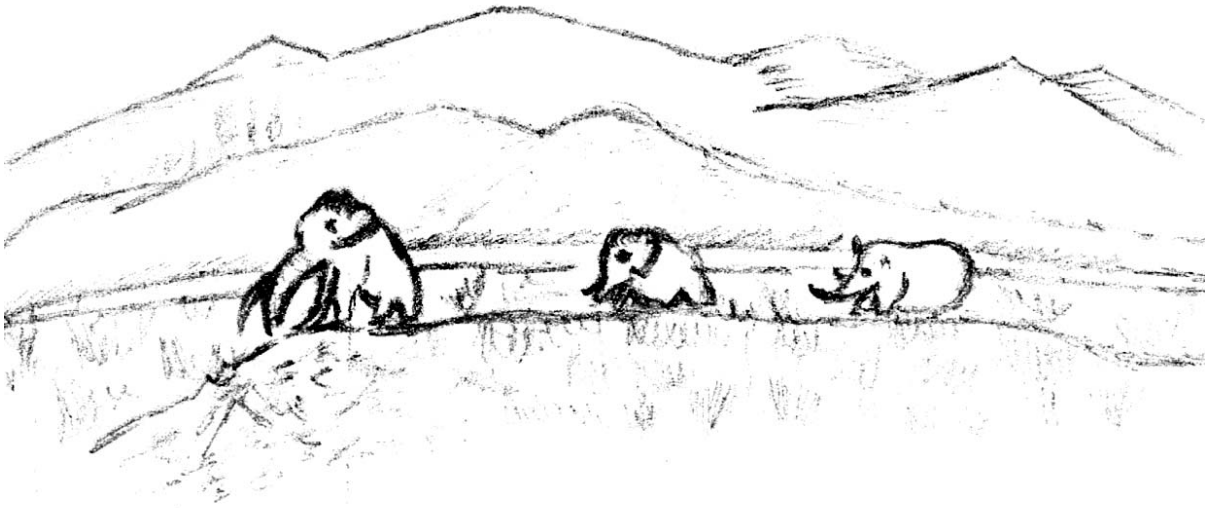
Australopithecus bahrelghazali (Brunet *et al* 2001), *Parathropus robustus* de Swartkrans (17,1%) y *Australopithecus africanus* de Sterkfontein (8,4%) (White 1978). En humanos del Pleistoceno Medio y Superior se observa un alto grado de hipoplasias dentales. Siete estudios han tratado esta patología en las poblaciones de estos periodos: Molnar & Molnar (1985), Oglivie *et al* (1989), Skinner (1996), Hutchinson *et al* (1997), Pérez & Gracia (1998), Cunha *et al* (2004) y Guatelli-Steinberg *et al* (2004). Los primeros trabajos (Molnar & Molnar 1985; Oglivie *et al* 1989) y estudios recientes en la población de El Sidrón (S. García-Vargas *com. pers.*) sugirieren que los neandertales habrían sufrido altos niveles de estrés en la infancia y adolescencia. Oglivie *et al* (1989), tras analizar 669 dientes, concluyeron que el 36% presentaban hipoplasias, elevando el porcentaje al analizar la incidencia por individuo al 75%. Otros estudios indican que los índices de frecuencia no difieren demasiado de los que se observan en poblaciones de humanos modernos del Paleolítico Superior y actuales (Skinner 1996; Hutchinson *et al* 1997; Guatelli-Steinberg *et al* 2004), siendo similares (incluso inferiores en los neandertales) a los episodios de estrés que aparecen en poblaciones de clima frío como los Inuit (Hutchinson *et al* 1997). Parece sin embargo, que los momentos de máximo estrés serían diferentes en las dos poblaciones. Según Skinner (1996), los AMH presentan la mayoría de los casos de hipoplasia en edades muy tempranas (6 meses), mientras que la tendencia de los neandertales es a presentar estrés en épocas posteriores (3,5 años), conclusión similar a la de Guatelli-Steinberg *et al* (2004). En la población de Sima de los Huesos el 80% se produjeron en individuos menores de 7 años. Pérez & Gracia (1998: 333-360) indicaron que la frecuencia de hipoplasias en la población de Sima de los Huesos era de un 11,9%, muy por debajo del porcentaje de los neandertales. Cunha *et al* (2004) revisaron la muestra de Sima de los Huesos, reduciendo la frecuencia hasta el 4,6%, en la parte más baja del rango de variabilidad de las poblaciones actuales.

En 1996 (Lalueza *et al*) analizaron el patrón de microestriación del individuo infantil de Gibraltar, que indicaba una dieta eminentemente carnívora, con poca abrasividad (Lalueza *et al* 1996). Recientemente, dos artículos (El-Zaatari & Hublin 2009 y Gamza 2010) han demostrado que no hay diferencias significativas en los patrones de microestriación oclusal entre los individuos juveniles con dentición decidual y adultos con dentición permanente, por lo que podían ser analizados conjuntamente. En cambio, el único estudio que analiza la microestriación de la faceta vestibular llegó a conclusiones contrarias, proponiendo un patrón

diferente en los dientes deciduales y los permanentes (Pérez-Pérez *et al* 1994). De los resultados de este último artículo se infería que el patrón de microestriación, aunque estable en los individuos adultos, no podía ser directamente comparado con los infantiles. Los dientes con una edad funcional menor presentaban muy pocas estrías, mientras que el patrón adulto aparecía hacia los 14 años. Hay que tener en cuenta que en este estudio no se analizaron los M2, por lo que el mínimo tiempo de exposición del diente funcionalmente sería de 6-8 años. En los dientes deciduales, entre 5-12 años, los individuos presentaban tantas (o más) estrías que los individuos adultos con dentición permanente; sin embargo no parece que siguieran una dieta adulta, concluyendo en el artículo que los patrones infantiles debían considerarse de manera separada. Diversos análisis del desgaste oclusal indican que la tasa de atrición de la dentición decidual sería más rápida que la de los permanentes (Johansson *et al* 2001), por lo que el aumento de la densidad de estrías podría estar relacionada con propiedades diferentes del esmalte. Los distintos patrones de microestriación entre jóvenes y adultos ya habían sido destacados por Bullington (1987, 1991), aunque el mismo autor indicaba la dificultad de inferir el momento del destete con la microestriación, en parte como es obvio, porque este puede no ser drástico.

Los estudios del desgaste oclusal en el Pleistoceno Superior europeo, se reducen al artículo de Skinner (1997b), en el que comparó los grados de desgaste dental con la edad funcional del diente (N=403 dientes correspondientes a 82 individuos) en individuos infantiles y juveniles del Paleolítico Medio y Superior (incluyendo algunos individuos mesolíticos). Sus resultados indican que las tasas de desgaste de los dientes deciduales de las dos poblaciones (neandertales y AMH) no difieren significativamente, aunque los neandertales presentarían una tasa ligeramente mayor en la dentición decidual anterior y menor en la postcanina a la misma edad (Skinner 1997b), mientras que en los dientes permanentes, los neandertales presentan tasas de desgaste mayores. La conclusión del autor es que no hubo diferencias en el desarrollo, ni en la dieta de los individuos infantiles entre las dos poblaciones. Sin embargo, si se asumiesen diferencias en el desarrollo, estos resultados indicarían una dieta menos abrasiva (más blanda) en los AMH, que podría estar relacionada con el consumo de suplementos alimentarios (sopas o purés), lo cual es consistente con las ideas de que tales procesamientos aparecieron en este momento, pero no con la introducción de técnicas de conservación (salado, almacenaje, ahumado), que habrían provocado el efecto contrario.

En el caso de los isótopos, la posibilidad de un destete tardío influye demasiado en los resultados, por lo que hasta la fecha no se han analizado de manera concluyente (Bocherens 2009a; Richards 2009: 251-257). En algunas poblaciones se ha visto que las concentraciones de los isótopos del nitrógeno y oxigeno de un recién nacido son similares a los niveles de la madre; sin embargo, al ser alimentado con leche materna, su posición en la cadena trófica aumenta (Fogel *et al* 1989; Bocherens *et al* 1999). Al cesar el amamantamiento, los valores de nitrógeno del individuo caen hasta situarse en niveles similares a los del resto de adultos del grupo. Puesto que el colágeno óseo es el material más utilizado para estos análisis y requiere un tiempo de adaptación para adquirir su nivel real después del destete, no hay consenso sobre el momento en el que estos análisis reflejan lo que el individuo habría realmente ingerido (Larsen 1997a: 285; Lewis 2009: 115-118).



II. OBJETIVOS

4. OBJETIVOS

"A hypothesis is one of those probabilities or possibilities on the edge of theory, which may or may not explain a set of facts or observations"

Howells (1997:6)

El trabajo que se presenta en esta Tesis consiste en el análisis de los patrones de subsistencia de las poblaciones humanas durante el Pleistoceno Medio y Superior. El objetivo es caracterizar las poblaciones de *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* utilizando la línea de investigación iniciada por Pérez-Pérez (1990), mediante el estudio del patrón de microestriación de las superficies vestibulares de la dentición postcanina, ampliando y contrastando los resultados preliminares obtenidos por Lalueza *et al* (1996) y Pérez-Pérez *et al* (1999, 2003) con el fin de describir en detalle los posibles cambios y transformaciones en la dieta de esas poblaciones y conocer la variabilidad intra- e inter-poblacional de sus patrones de microestriación dental. Tesis doctorales previas de microestriación dental vestibular se han realizado en primates cercopitecoideos y hominoideos (Galbany 2006), homínidos Plio-Pleistocénicos de África del este y del sur (Martínez 2010, Estebaranz 2011), poblaciones neolíticas de Próximo Oriente y Europa (Alrousan 2009) y calcolíticas y de la Edad del Bronce de la Península Ibérica (Romero 2005). Sin embargo, no se ha realizado aún un estudio sistemático y amplio del patrón de microestriación dental bucal en poblaciones paleolíticas europeas.

La investigación propuesta pretende contrastar tres hipótesis principales sobre la utilidad del patrón de microestriación dental en la caracterización de la dieta de las poblaciones humanas del Pleistoceno de Europa:

1) Los patrones de microestriación vestibular de la dentición son buenos indicadores de los cambios en la dieta y en los modelos de subsistencia debido a su interdependencia con los cambios ecológicos y ambientales que afecten a la disponibilidad de recursos, siendo la dieta altamente dependiente del clima, independientemente de los modelos culturales y tecnológicos de las poblaciones humanas.

2) Los cambios climáticos y ecológicos de Europa durante Pleistoceno Medio y Superior se dieron en las distintas poblaciones humanas en la misma dirección, forma y *tempo* en todos los periodos.

3) La evolución de la dieta a lo largo del Pleistoceno Medio y Superior presenta, una secuencia cronológica independientemente del clima.

Estos tres grandes objetivos se abordaron desde el estudio del patrón de microestriación bucal de la dentición como indicador específico de la influencia del medio en la supervivencia diferencial de las poblaciones humanas. De esta forma, la variabilidad intra- e inter-poblacional de dicho patrón se utilizó como indicador de la similitud o disimilitud de los modelos de subsistencia, analizando los factores que pudieron incidir sobre ellos y sus causas.

Con el fin de estandarizar los análisis y controlar los factores causantes de la diversificación del patrón de microestriación, se tuvo un especial cuidado en la caracterización de los materiales de estudio, en particular en lo que se refiere a las preservación y diagnóstico de los dientes analizados, por lo que se definieron los siguientes objetivos metodológicos previos a los análisis:

a. Comparar los datos obtenidos mediante microestriación bucal y la microrugosidad derivada del análisis de rugosidad mediante interferometría de luz blanca, con el objetivo de analizar los patrones de manera automatizada (*Apartado 6.3*).

b. Validar la replicabilidad de los resultados mediante la repetición de las mediciones de las variables informativas de todos los métodos utilizados en los análisis (*Apartado 6.4*).

c. Caracterizar la preservación de las áreas bucales de la dentición disponible con el fin de asegurar que la muestra finalmente analizada estuviera en las mejores condiciones, posibilitando la interpretación de los resultados (*Apartado 6.5.1, 6.5.2, 8.1, 9.1 y 10.1*).

d. Obtener un diagnóstico preciso de la lateralidad, maxilar, pieza dental y patologías orales de la dentición, factores básicos para la correcta interpretación de los patrones alimentarios de microestriación dental (*Apartado 6.5.3, 6.5.4 y Anexos 2-15 y 3-16*).

e. Definir un criterio fiable de selección de la muestra representativa de la población que elimine la sobre-representación de los individuos con más de un diente disponible (*Apartado 6.5.5*).

f. Establecer un marco de comparación con poblaciones humanas cazadoras-recolectoras que permita la contrastación de las hipótesis planteadas (*Apartado 7*).

Objetivos específicos

La investigación se planteó, por tanto, en base a objetivos concretos, que se presentan en forma de capítulos sucesivos en el apartado de resultados de esta tesis doctoral:

1. Comprobar si los patrones de microestriación bucal de las poblaciones de cazadores-recolectores actuales pueden ser utilizados como modelos de comparación con los fósiles del Pleistoceno Medio y Superior de Europa estudiados (*Apartado 7 y 11*).

2. Comprobar la validez del uso de la proporción relativa de la densidad (Lalueza *et al* 1996) y la longitud (Puech 1978; Puech & Pant 1980) de las estrías bucales, tanto en los cazadores-recolectores como en los fósiles (*Apartado 7*).

3. Comprobar si existe un cambio cronológico y/o ecogeográfico en los patrones de microestriación de cada una de las poblaciones analizadas mediante el uso de los periodos OIS, como indicadores climáticos globales, y de las reconstrucciones paleoambientales locales (*Apartado 8, 9, 10*).

4. Determinar si la alta abrasividad observada en los individuos de la Sima de los Huesos y Arago (Pérez-Pérez et al 1999, 2003) constituye un caso aislado o si, por el contrario, responde a un patrón "normal" del Pleistoceno Medio europeo (*Apartado 8*).

5. Comprobar si los neandertales presentan un patrón de microestriación homogéneo y uniforme a lo largo del tiempo, o bien fluctuante en función de los cambios ambientales (*Apartado 9 y 11*).

6. Comprobar si los individuos del Próximo Oriente presentan en el Paleolítico Medio un patrón de microestriación similar al de las poblaciones europeas contemporáneas (*Apartado 9.2.3 y 9.2.5*).

7. Determinar si existieron diferencias en la dieta, o en su procesamiento, entre los neandertales y los humanos modernos de Próximo Oriente (*Apartado 9.2.3 y 9.2.5*).

8. Caracterizar a los individuos del Paleolítico Superior, comprobando si se dio algún cambio en los patrones de microestriación entre las poblaciones del Paleolítico Superior inicial (EUP) y final (LUP) y entre los diferentes sistemas culturales (aurignaciense, gravetiense-

pavloviense, solutrense, epigravetiense y magdalaniense) (*Apartado 10.2.3*).

9. Determinar si el Paleolítico Superior Final supuso un aumento de las diferencias entre las poblaciones derivado de la intensificación de la producción de recursos y de la reducción de la movilidad poblacional (*Apartado 10.2.3 y 11.4.1*).

10. Comprobar si entre el Paleolítico Medio y Superior europeo se dieron diferencias en la dieta o en el procesamiento de recursos (*Apartado 11.3 y 11.4*).

11. Determinar si en el OIS3 se dieron diferencias en los patrones de microestriación de los neandertales y humanos modernos (*Apartado 11.3.3*).

12. Comprobar si la tecnología lítica chatelperroniense (industria transicional) supone algún cambio en la dieta o el procesamiento de los alimentos respecto al musteriense y si es similar al patrón de los neandertales o al de los humanos modernos del Paleolítico Superior inicial (*Apartado 11.3.5*).

13. Analizar la dirección de cambio preferencial del patrón de microestriación ante una variación en el medio en las tres poblaciones consideradas (*H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*) (*Apartado 11.3.3 y 11.4.3*).

14. Determinar si existen diferencias en el patrón de microestriación según la edad del individuo o la edad dental y establecer una edad en la que éste se estabilice (*Apartado 8.2.1, 9.2.1, 10.2.1 y 11.1*).

15. Analizar las posibles diferencias entre sexos en el Pleistoceno Medio y Superior, su posible variación en cada uno de los periodos analizados y determinar si los individuos masculinos y femeninos responden en el mismo sentido ante un cambio ambiental en cada uno de los periodos (*Apartado 7.2.2, 8.2.2, 9.2.2, 10.2.2 y 11.2*).

Objetivos secundarios

Se incluyen algunos trabajos con objetivos particulares y secundarios respecto al grueso de la tesis doctoral que se presentan en los Anexos e incluyen: a) un análisis detallado de la variabilidad de microestriación en centro-Europa y b) análisis de tamaño y forma además del desgaste dental focalizando la atención en la variabilidad intra- e inter-poblacional.

16. Caracterizar el cambio alimentario entre musteriense, aurignaciense y pavloviense en centro Europa y comparar el patrón de microestriación entre los neandertales y humanos modernos en el yacimiento de Vindija (*Anexo 4 Apartado 17*).

17. Caracterizar la variación en el Pleistoceno Medio y Superior del tamaño de la dentición postcanina y establecer si existen diferencias y si éstas pueden ser una respuesta adaptativa a una determinada dieta preferencial (*Anexo 5 Apartado 18*).

18. Comprobar si alguna de las metodologías del análisis del desgaste dental (exposición de dentina, desgaste interproximal, altura de la corona) está relacionada con la edad, con la dieta o con ambas (*Anexo 6 Apartado 19*).

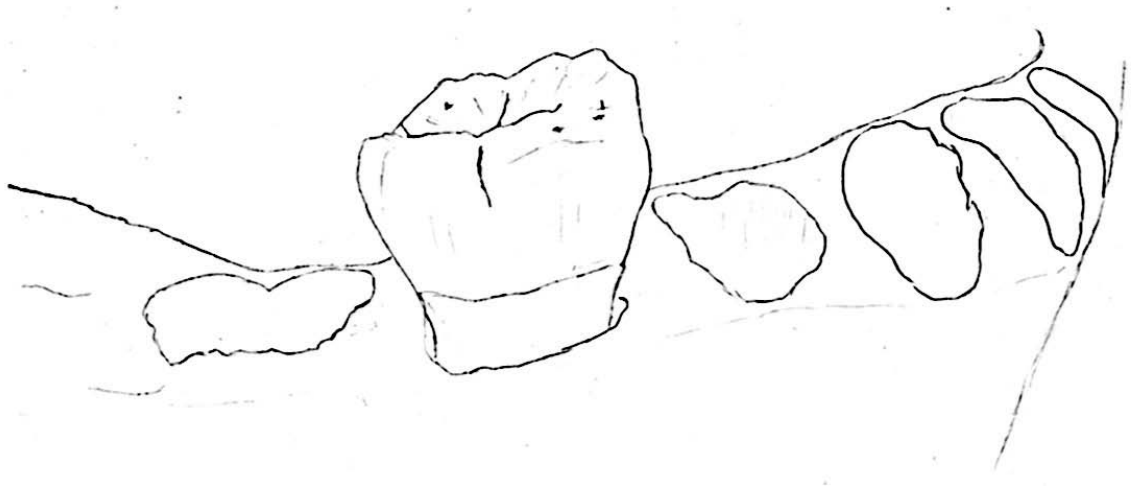
19. Analizar la variabilidad en la forma de la corona dental y relacionar estos cambios con factores cronológicos, geográficos y climáticos; con el objetivo de examinar si la forma de la dentición postcanina sigue una dirección determinada en el periodo y entre las poblaciones (*Anexo 7 Apartado 20*).

Estructura de la tesis

La presente tesis se ha dividido en 5 grandes apartados: *I) Introducción*, *II) Material, III) Métodos*, *III) Resultados y IV) Discusión*: En el apartado de *Introducción* se incluyen tres capítulos que describen el estado actual de conocimiento de los factores climáticos y ambientales del periodo estudiado, así como la descripción de las características de los fósiles que se analizan y las diferentes aproximaciones realizadas a la dieta de las poblaciones del pasado. En el apartado de *Material* se describe la muestra utilizada, incluyendo la información relativa a los factores analizados (cronología, medio ambiente, edad y sexo del fósil), etc. así como el origen de los moldes. En el apartado de *Métodos*, se explica la metodología utilizada para la obtención de los datos así como los análisis previos relativos a: 1) la selección metodológica (medición automática y semiautomática), 2) el error intra-observador y 3) la selección de la muestra (preservación del material, causas de exclusión en los análisis, lateralidad y diferencias inter-dentales, influencia de las patologías y selección de un diente por individuo. El apartado de *Resultados* incluye 4 capítulos que corresponden con los análisis de microestriación intra-poblacionales de cada grupo analizado: a) cazadores-recolectores actuales (que actúan como muestra de comparación), b) Individuos del Pleistoceno Medio, c) Individuos del Paleolítico Medio y d) Individuos del Paleolítico

Superior; además de los análisis de microestriación inter-grupales con especial interés en: a) la influencia de la edad, b) las diferencias sexuales en los patrones de microestriación, c) la transición del Paleolítico Medio al Superior, especialmente en el OIS 3 y d) las tendencias del conjunto de la muestra en base a los factores cronológicos y climáticos. Cada capítulo incluye su propia discusión para contextualizar los resultados, sin embargo la discusión general se incluye en el apartado de *Discusión*.

Se han incluido 7 anexos que contienen información complementaria correspondiente con estudios metodológicos concretos y resultados secundarios, además de los métodos estadísticos utilizados en la tesis. El *Anexo 1* resume la metodología seguida en los análisis estadísticos de toda la tesis doctoral, excepto los casos particulares que puedan darse, en cuyo caso se describe la estadística en el propio capítulo. Los *Anexos 2 y 3* analizan los labrets (discos labiales) y los surcos subverticales. El objetivo de estos dos apartados es doble: 1) por una parte caracterizar su incidencia en las poblaciones consideradas y 2) por otra parte, caracterizar su influencia en los patrones de microestriación de la muestra del Pleistoceno Medo y Superior, ya que estas dos alteraciones, que ocurren en la dentición postcanina, podrían estar relacionadas con la biomecánica masticatoria (*Surcos subverticales*) o alterar el patrón de microestriación (*Labrets*). El *Anexo 4* supone una ampliación de los resultados presentados en los apartados 10 y 11, centrando la atención en un área determinada (centro-Europa), especialmente bien caracterizada y con muestra suficiente para estudiar las dinámicas locales de los patrones de microestriación. El *Anexo 5* contiene dos apartados: a) el análisis de tamaño dental a lo largo del Pleistoceno Medio y Superior y b) un análisis de la relación entre tamaño de la dentición postcanina y la variabilidad climática y de las variables de microestriación (especialmente la densidad de estrías), con el fin de determinar si la diversidad observada puede responder a adaptaciones alimentarias. El *Anexo 6*, analiza la relación entre los resultados de los diferentes métodos de desgaste dental considerados (v*éase apartado 6.1.3*) y de microestriación, junto con la edad individual y dental. Finalmente, el *Anexo 7*, incluye el análisis de morfometría geométrica, con el objetivo de analizar la variabilidad de la forma de la dentición postcanina en el Pleistoceno Medio y Superior, con especial interés por las dinámicas internas de cada población con el fin de conocer si puede establecerse alguna relación en el binomio forma (morfometría geométrica)/función (microestriación).



III. MATERIAL

5. MATERIAL

All samples analyzed are ascribed to three groups: *Homo heidelbergensis* (archaic humans), *Homo neanderthalensis* (neandertals) and *Homo sapiens* (anatomically modern humans, AMH). The final sample for microwear analysis includes 665 teeth belonging to 186 fossil individuals. The final well-preserved sample, in which scratches have been successfully analyzed, is 296 teeth (*Table 5*).

POPULATION	N	IND.	PRESERVED	SITES
Late Upper Paleolithic	117	24	37	St. Germain, Lachaud, Farincourt, Solutre, Pataud, Round du Bary, Ranchod, Mourin, Bois Ragot, Grotte des Enfants, Caldeirao, Almonda, Abric Agut, Tito Bustillo, Pirulejo
Early Upper Paleolithic	221	49	103	Les Rois, Isturitz, Brassempouy, Grotte des Enfants, Barma Grande, Vindija, Mladeč, Pavlov, Předmostí, Dolni Vestonice, Sungir
AMH Middle Paleolithic	32	4	2	Skhûl
AMH Africa	20	9	9	Border Cave, Cave of Hearths, El-Aliya
Middle Paleolithic	203	67	98	Dederiyeh, Tabun, Saccopastore, Guattari, Grotte Breuil, Archi, Vindija, Banyoles, Cova Foradá, Sima de las Palomas, Zafarraya, Figueira Brava, El Sidrón, Devil's Tower, Forbes Quarry, Malarnaud, Le Moustier, Saint Césaire, Montgaudier, La Quina, Engis, Kulna, Ochoz, Subalyuk
Middle Pleistocene	65	31	41	Mauer, Arago, Boxgrove, Steinheim, La Niche, Coupe-Gorge, Pontnewydd
Middle Pleistocene Africa	7	2	6	Kabwe
TOTAL	**665**	**186**	**296**	

***Table 5**. Teeth (N) and individuals (Ind.) from the Pleistocene analyzed.*

The best represented group in the fossils is the Early Upper Paleolithic (EUP), which includes 221 teeth (33.23%; 34.7% of the preserved sample) followed by the Middle Paleolithic, which includes 203 teeth (30.52%; 33.10% of the preserved sample). On the other hand, some groups are under-represented: AMH from the Middle Paleolithic is confined to Skhûl site including only one individual (Skhûl 5, presenting all teeth: N=32, 4.81%; but only 2 teeth preserved 0.67% of the preserved teeth) and the Middle Pleistocene from Africa, including only Kabwe 1 and Kabwe 2 (1.05%; 2.02% of the preserved teeth).

109 modern hunter-gatherers (HG) individuals were used as a comparative sample. One-tooth-per-individual was pre-selected divided into 96 adults and 13 infants (*Table 6*).

Population	Adults	Infants
Bushmen	10	
Maori	10	
Australians	10	4 (2)
Hindus	7	
Pigmies	11	
Fueguians (Ona, Tehuelques, Yámana)	18	
Eskimos (Amanak, Aleut, Kwakiutl, Pond's Inlet, Fort Rupert, Eburne, Smith Sound, North Star Bay, Chuckee,)	30	17 (11)
TOTAL	**96**	

Table 6*. Teeth and adult individuals and infants analyzed. Infants include all teeth available with microwear preserved (number of individuals in brackets). Infant Eskimos include: Aleutians (N=4 individuals); Eburne, Chuckee, Kwakiutl, Point Hope, Smith Sound and North Star Bay populations (N=13 individuals).*

Preservation at hunter-gatherers was not analyzed since teeth were pre-selected. Infants include all teeth available as the objective was to obtain a comparative sample to fossil infants. However, the quantity of individuals showing well-preserved surfaces is too scarce and age-at-death data has not been obtained[46].

All the materials are hosted at the Anthropology section (Animal Biology Department) of the University of Barcelona (Galbany *et al* 2004a). Most of the material was acquired in 2003 thanks to a Leakey Foundation granted to Prof. Pérez-Pérez. The origin of the fossil remains including the supplier and hosting institution is specified in Table 7. Hunter-gatherers were obtained mostly at the American Natural History Museum (ANHM, New York) in 2008. Some Fueguians molds were given by Dr. El-Zaatari (obtained at the Anthropology Museum, Univ. of Rome) and Pigmies included belong to Prof. Ramírez Rozzi, who casted them *in vivo* in 2007.

[46] In the case of the adults, within an individual only one tooth was studied but on infants, if an individual presented more than one teeth, all of them were micrographed with the initial purpose of performing functional-tooth-age analyses.

SUPPLIER	REPOSTORY	INDIVIDUALS
Prof. Trinkaus	Provided by Trinkaus	Sungir 1 to 3
Dra. El-Zaatari	(provided by El-Zaatari) Termeszettudomanyi Museum, Embertani Tar, Budapest	Subalyuk 1
	(provided by El-Zaatari) Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Universita' di Roma "La Sapienza", Rome, Italie	Saccopastore, Guattari
	(provided by El-Zaatari) Museo Preistorico dei Balzi Rossi, Ventimiglia, Italie	Barma Grande
	(provided by El-Zaatari) Instituto Italiano di Paleontologia Umana, Universita degli Studi di Roma, Italie	Archi
	(provided by El-Zaatari) Instituto di Antropologia, Universita degli Studi di Roma, Italie	Grotta Breuil
	Musée d'Anthropologie Préhistorique, Monte Carlo, Monaco	Grotte des Enfants
Prof. Walker	Departamento de Antropología Física, Universidad de Mucia, España	Sima de las Palomas, Cova Negra
Dra. Subirà		Cova Foradá
Dr. Maroto		Mollet, Banyoles, Agut
Dr. Barroso		Zafarraya
Dr. Cortés		El Pirulejo
Dr. Egocheaga	Área de Antropología, Dpto. Biología de Organismos y Sistemas Universidad de Oviedo, España	El Sidron, Tito Bustillo
Prof. De Lumley	Musée de Tautavel	Arago
Prof. De Lumley	Institut de Paleontologie Humaine, Paris France	Isturitz, Les Rois, Lachaud, St. Germain, Solutre, Rochereil, Farincourt, Gramat, Montclus
Dra. Gambier	Institut du Quaternaire, Fac Geologie Université Bourdeaux I France	Montgaudier, Brassempouy, Bois Ragot, Ranchot, Le Morin
Dr. Heim	Musée de l'Homme de Paris, France	La Niche, Coupe Gorge, La Quina, Malarnaud, Pataud, Round du Bary
Prof. Vandermeersch	Laboratoire d'Anthropologie, Université de Bordeaux I France	St Césaire
Dr. Poty	Institut de Paleontologie Animale et Humaine, Liège Bruxelles	Engis
	Geologisch-Paläontologisch Institut der Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg Germany	Mauer
	Geol-palaontologische Abteilung, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart	Steinheim
A. Kovacica	Institute of Quaternary Paleontology and Geology, Croatian Academy of Sciences and Arts	Vindija
Prof. Zilhão	Instituto Portugues de Arqueologia, Lisboa Portugal	Cisterna, Caldeirao
Prof. Telles Antunes	Academia das Ciencias de Lisboa, Portugal	Figueira Brava

SUPPLIER	REPOSTORY	INDIVIDUALS
A. Hoffman	Museum vor-und Frühgeschichte, Berlin Germany	Le Moustier
Prof. Stringer	British Museum Natural History, London, GB	Boxgrove, Broken Hill, Tabun I, Devil's Tower, Forbes Quarry
E. Walker	Dept. Archaeology and Numismatics, National Museums & Galleries of Wales, Cardiff GB	Pontnewydd
	Peabody Museum, Boston EUA	Tabun séries, Skhûl, El-Aliya
Dr. Docklalova	Anthropos Institute, Moravian Museum, Brno Czech Republic	Dolni Vestonice III, Predmosti, Kulna, Ochoz
Prof. Svoboda	Institute of Archaeology, Academy of Sciences of the Czech Republic, Brno, Czech Republic	Dolni Vestonice, Pavlov
Prof. Teschler-Nicola	Dept. Archaeological Biology and Anthropology, Natural History Museum Vienna Austria	Mladec
	Department of Anatomy and Human Biology, University of the Witwatersrand Medical School, Johanesbourg, South Africa	Border Cave, Cave of Hearths

Table 7. *Material used in this dissertation for microwear analysis hosted at the Biology Faculty (U. Barcelona). Repository indicates if molds were obtained directly at the hosting institution or were provided by a researcher (indicated in brackets).*

5.1. Modern Hunter-Gatherers

Modern hunter-gatherers (HG) included in the analysis represent a wide range of environments and diets which might be useful as a comparison to fossil Pleistocene remains (*Figure 36*).

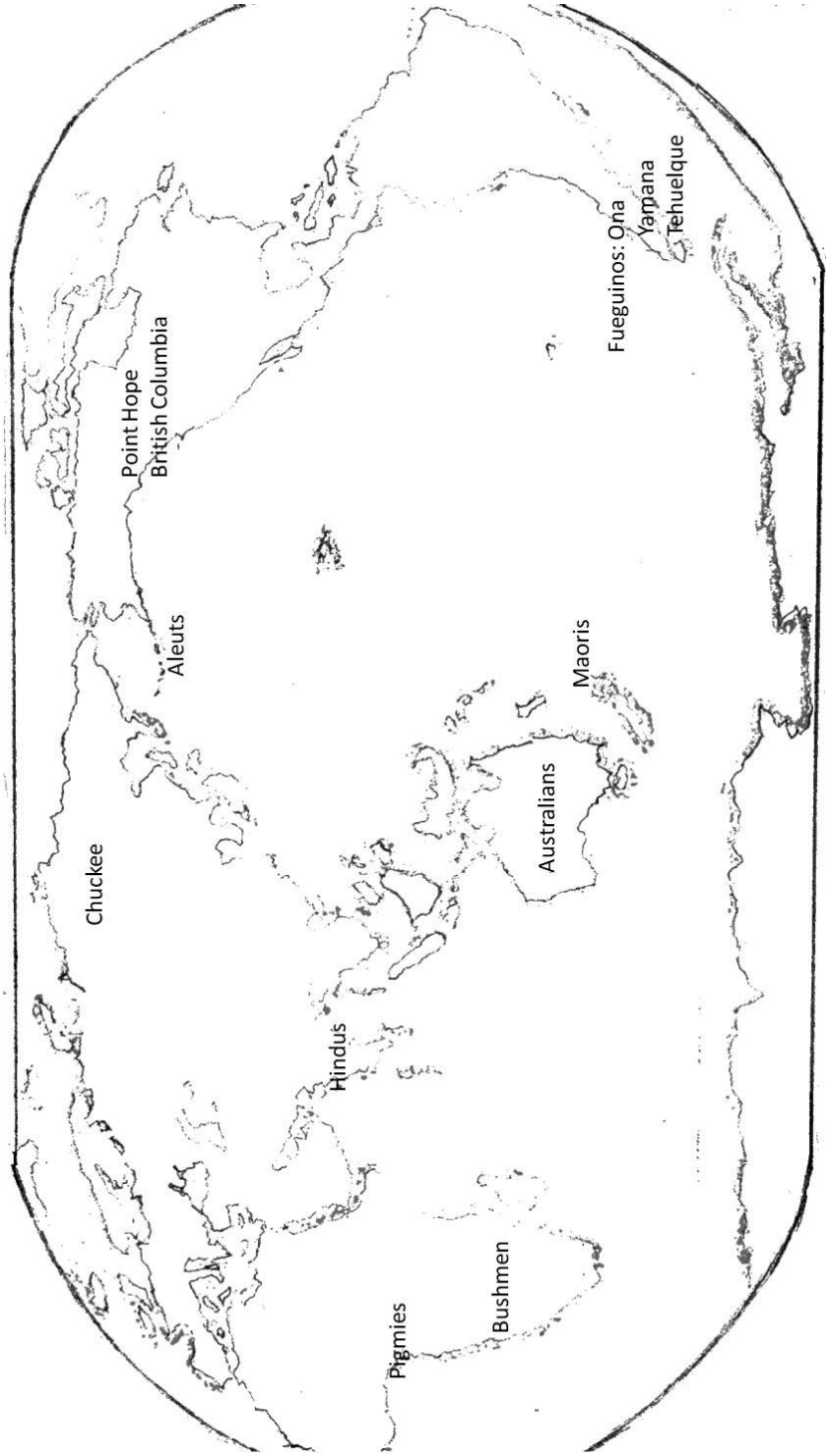


***Figure 36**. Analyzed populations' locality.*

5.1.1. Fueguians

Locality: Fueguians are located in the southern area of South America. The individuals included in the analysis belong to Onas (western area) and Yamana (Beagle Channel). Only the Tehuelques are from the northern area of Patagonia.

Climate and Environment: Cold and humid next to the Andes and drier in the steppe. Mean temperature vary between -12 to 10 degrees however, it feels colder due to wind chill. Environment can be described as open woodland in northern areas and tundra on the south (McEwan *et al* 1997: 18; El-Zaatari 2007).

Subsistence: Fishing and hunting.

Dietary analysis: Results from buccal microwear on Fueguians were published by Lalueza *et al* (1996). Fueguians tended to cluster closer to other carnivorous groups (Eskimos) mainly because of the high density of vertical scratches in the index (vertical/horizontal scratches). Isotopes showed differences on diet between Selkman and Onas (who would not have relied on fish) and Yamana (whose diet would have been based on fish and terrestrial mammals such as guanaco) (Yesner *et al* 2003). The oclusal surface topography performed by El-Zaatari (2007) also showed a similarity between Fueguians and other cold environments' inhabitants.

a. Ona

Band society occupying the southern area of Patagonia. Their diet is mainly based on terrestrial mammal hunting, specially guanaco, birds and cururos while vegetables are minimal except for wild fruits (calafate and chaura).

b. Yamana

Band society located in the Beagle channel and nearby islands (Isla Navarino, etc.). The alakauf populations, located between the Almirantazgo and Magdalena Channel up to the Gran Madre Dios archipelago, are canoans with a way of life similar to the Yamana and therefore they were lumped together in the sample. In both cases, most of the diet is based on marine seafood and fish hunted with harpoons (sea wolf, whale, otter, spider crab, sea urchin, etc). As canoans, most of their life occurs in their canoes although at night, it is not abnormal that they

camp in the beach. Inland, they also consume guanaco, birds, eggs, mushrooms and berries (Vidal 1999: 114-118).

c. Tehuelches

Inland population located in Guer Aike, near Río Gallegos river, in Patagonia. Their diet would have relied on hunting terrestrial mammals, mainly guanacos, greater rhea, huemul (south Andean deer), mara, etc.

5.1.2. Pigmies

Locality: Central Africa. The sample analyzed is confined to Baka pigmies inhabiting the southeast of Cameroon.

Climate and Environment: Rainforest.

Subsistence: Mainly gatherers.

Dietary analysis: Results from buccal microwear are being developed by Dr. Romero. The first results were published in the AAPA (2010) showing a low density of scratches which would be indicative of a low abrasive diet (except on the BaBongo population, which might be related to their contact with the Bantus). Mbutis, were described by Lee (1968: 46) as mainly gatherers (60%) representing the hunting only 30% and fishing 10% of the caloric input (see also: Cavalli-Sforza 1986: 151; Reader 1988; Campbell 1994: 43; Bahuchet 1999: 190-194; Dounias 2001 and Devin: http://www.pygmies.org/).

5.1.3. Bushmen

Locality: Kalahari desert, South Africa (Hiernaux 1975: 100).

Climate and Environment: arid.

Subsistence: Mixed diet, mainly gatherers.

Dietary analysis: Koisan is the name of two ethnic groups in South Africa who mainly differ on their economy: the khoi or Hottentots (shepherds) and the san or Bushmen (hunter-gatherers). Bushmen diet is based on hunting (~33%) of antelopes and gathering (~67%) of fruits, seeds and tubers (Lee 1968: 30-43; Campbell 1994: 151-170; Biesele & Royal-/o/oo 1999: 206). In the northwestern of the Kalahari a population known as “River Bushmen” has incorporate the fishing to their subsistence (Lalueza 1991: 41).

5.1.4. Australians

Locality: Australia. The sample analyzed come from southern and western areas.

Climate and Environment: mesotermic (Lalueza *et al* 1996) being the seasonality very important (Campbell 1994: 80-81). The most limiting factor is the aridity due to the raining and the zinc and copper soil composition.

Subsistence: Mainly gatherers.

Dietary analysis: Ethnographic descriptions point to a subsistence based on gathering, which represents between 60-70% and 80% of the intaken food while fishing varies between 0-10% depending on distance to aquatic resources and meat represents around 30%. Those percentages are quite independent of the environment, varying the specific resources but not the dietary composition (Cleland & Johnston 1933; Sweeney 1947; Meggit 1964 all three *cit in*: Yengoyan 1968: 186; see also: Murdock 1967; Lee 1968: 46; Yengoyan 1968: 185-199; Lalueza 1991: 43). In arid areas, together with fruits and seeds, populations consume honey, larvae, insects, eggs, etc. and hunt small lizards, rabbits and marsupials. Microwear was analyzed by Lalueza *et al* (1996) showing that Australians appeared close to Bushmen, probably due to the similar composition of the diet.

5.1.5. Eskimos

Individuals considered as Eskimos[47] are divided into five main groups: those from British Columbia, from Point Hope, Aleutians, Inuits and Chuckees. Generally speaking these populations inhabit cold environments and base their economy on hunting and fishing (Laughlin 1968). The buccal microwear analysis showed that all the Eskimos (from America: Inuit and British Columbia inhabitants; together with and Lapp people from northern Europe) presented a similar pattern, with much more vertical scratches than horizontal's (Lalueza *et al* 1996).

[47] Eskimos will be separated or lumped together depending on the objective of each chapter and the sample composition.

a. British Columbia

British Columbia is located in the western area of Canada. Populations included in this group correspond mainly to Eburne (N=11). The environment is considered tundra, characterized by cold climate although it gets milder due to the oceanic influence and boreal forests that dominate the landscape. Ethnography shows that diet is mainly based on fishing although hunting might represent as much as 30-40% and vegetables (tubers, berries, seaweeds, etc.) vary between 10-20% (Larsen & Rainey 1948; Lee 1968: 48).

b. Aleut

Aleut people inhabit the Aleut islands, in the northern Pacific. Their environment is artic although, the oceanic influence, as happens in the British Columbia coast, temperate the cold, becoming a tundra landscape with scarce vegetation. Sample included in the analysis correspond to 10 individuals from the Shemya, Attu and Amaknak islands. Their subsistence is based on fishing, including fresh and dried fish as well as seafood and marine mammals hunting, relying mainly on the sea as a source of subsistence (Hrdlička 1945; Laughlin 1963). The occlusal topography analysis showed a low abrassivity although some abrasive particles "bigger" (*lit. cit.*) than those from Point Hope and Arikara populations (El-Zaatari 2008).

c. Point Hope

Point Hope is located within Alaska, northern from British Columbia. Two main populations inhabit the area: the Taremiut and the Nuunamiut. The Taremiut are characteristic of the tundra depending mainly on marine mammals (whales, seals and walrus) while Nuunamiut inhabit in the inlands depending on terrestrial mammals (caribous and to a lesser extent elks, beaver, etc.). However, they normally exchange resources. Fresh water fish represents around 10% of the diet and vegetables a percentage as low as 5% including berries, waterweeds, lichens, etc. (Campbell 1994: 145).

d. Inuit

Inuits, from Pond Inlet (Baffin Bay) are located in northern Canada). The climate of this area is different from the western coast being much colder (average mean -11 degrees) and completely artic. The populations

inhabiting this area are some of the few populations that do not include vegetables in their diet (Balikci 1968: 78-82; Burch & Csonka 1999).

e. Chuckee

Chuckees are Eskimos from Siberia who inhabit tundra landscape. Unfortunately sample is confined to only one infant individual. Their subsistence and way of life was described by Schweitzer (1999: 137-141). Their diet consists primarily on terrestrial (elks) or marine mammals depending on distance to the sea. To a lesser extent, they consume fresh water fish, birds and eggs and berries and stems.

5.1.6. Maori

Locality: New Zeeland.

Climate and Environment: mild-cold depending on the latitude. The southern islands are more influenced by the Antarctic current while northern areas present subtropical flora.

Subsistence: Primarily fishing.

Dietary analysis: Although they are not strictly hunter-gatherers (Murdock 1968: 17), their inclusion is justified due to their diet based on fishing and marine resources[48]. They present a high degree of oclusal wear (Kieser *et al* 2001a,b) including some abrasive particles in their diet as berries, fern roots, sweet potatoes, etc (Houghton 1978).

5.1.7. Hindus

Locality: India. The provenience of the analyzed sample has not been verified. At the AMHM, the only reference is that samples come from the Von Luschan collection (García *p. com*.).

Climate and Environment: mild.

Subsistence: vegetables.

Dietary analysis: Some populations in India are vegetarians mainly due to religious reasons (Harris 2004). Some Hindus were used as comparison simple in Lalueza *et al* (1996) analysis. Their microwear

[48] Because of their subsistence, some researchers have included the Maori people as comparison to Paleolithic groups.

pattern included much more scratches, which is consistent to an abrasive diet but also much more horizontal scratches' percentage.

5.2. Middle Pleistocene Individuals

The human Middle Pleistocene fossil remains analyzed include 6 European sites (Mauer, Arago, Boxgrove, Steinheim, Montmaurin, Pontnewydd; *Figure 37*) and 1 from Africa (Kabwe).

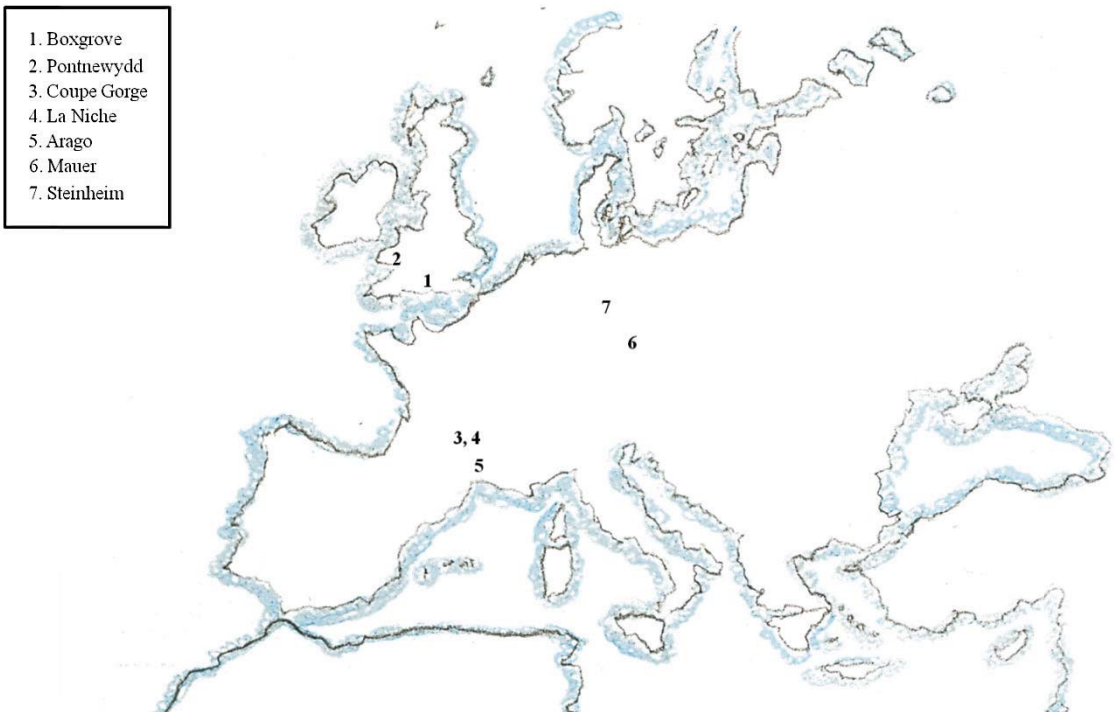


***Figure 37**. European Middle Pleistocene material analyzed in this thesis.*

5.2.1. Mauer (Germany)

The Mauer mandible (*Figure 38*) was discovered in 1908 near Heidelberg (Germany). Schoetensack (1908) described and assigned it to a new species: *Homo heidelbergensis*. It has been attributed to an 18-25 year old (Kraatz 1992) male (Condemi & Koenigswald 1997), initially placed in the Early Middle Pleistocene, since it was found in the "*lower sands*" of the deposits according to Schoetensak. Palaeomagnetic analyses showed normal (Bruhnes) polarity being thus, considered younger than 780 *Ka* (Hambach 1996). Stratigraphically, it is older than OIS 13 (Zöller 1997) and micro-faunal analyses suggested OIS 13 or, more likely, OIS 15, in a warm stage (Wagner *et al* 2010a). Recent ERS dating has yielded an age of 609±40 *Ka* (Wagner *et al* 2010b).

***Figure 38**. Middle Pleistocene teeth from Mauer: RI_2-RM_3.*

According to the faunal association, paleoenvironmental conditions would have been warm and humid, since cold species are completely missing and water would not have frozen permanently in winter (Kahlke *et al* 2010), although the presence of bison and horses also indicate open landscapes, woodlands would have dominated (Wagner *et al* 2010a). The microwear analysis performed by Puech (1982) showed prevalence of horizontal scratches, which was associated to a mainly vegetarian diet.

5.2.2. La Caune de l'Arago (France)

A large number of both human and faunal fossil remains have been unearthed from the French site of *La Caune de l'Arago*. The lower stalagmitic floor (lying on the bedrock) was dated between 630±100-760±80 *Ka* (Yokoyama *et al* 1982). The human remains analyzed in this study come from levels C to G. Layers D, E, F and G (the *middle stalagmitic level*, MSL), correspond to the Old Upper Mindel; layer C (*upper stalagmitic level* USL) corresponds approximately to the middle Upper Mindel or the beginning of the Riss period (de Lumley & de Lumley 1971). Sterile levels separate all these periods. The first analyses (Yokoyama *et al* 1982; de Lumley *et al* 1984) gave ages around 415 to 490 *Ka* for MSL and around 120-350 *Ka* for USL. Layer G might date to 455 *Ka* (Yokoyama & Nguyen 1981) and levels F and E to around 430±85 *Ka* (Yokoyama & Falguères 1985) being all of them accumulated during interglacials (Falguères *et al* 2004), which in southern France were humid and temperate (which is in accordance to Moigne *et al* 2006 faunal analyses). However, according to de Lumley & de Lumley (1979), levels G to D would have been cold and dry, while level C effectively corresponds to a warmer and more humid environment. Pollen analyses indicated that complexes II

and lower part of III (likely corresponding to layer G) present a higher proportion of arboreal than herbaceous pollen while the other assemblages (III, IV and V) showed marked oscillations (Renault-Miskovsky 1981).

Puech (1976) analyzed the microwear pattern of Arago XXI, finding a great proportion of vertical scratches which he correlated with a mainly carnivorous diet. However, the analysis of a larger sample by Pérez-Pérez *et al* (2003) concluded that the teeth from Arago individuals presented a highly abrasive pattern related to the consumption of abrasive foods (most likely plant foods, but perhaps also meat with significant amounts of gritty abrasive particles). The samples included in this analysis are Ind 1, Ind 3, Ind 5, Ind 6, Ind 7, Ind 8, Ind 9 and Ind 15 (the same that were analyzed by Pérez-Pérez *et al* 2003). Individual 1 is the most ancient (level G, ~455 *Ka*, (Yokoyama & Nguyen 1981) while individuals 3, 7 and 9 (from layer F) and individuals 8 and 15 (from layer E), are somehow more recent, around 430 *Ka* (Yokoyama & Falguères 1985). Individual 6, from layer D, can be ~15 *Ka* younger. All those individuals are, however placed in the Midel glacial (OIS 12). Only Individual 5 is much more recent, from layer C, belonging to the Riss glacial, around 200 *Ka*, which could correspond to OIS 7(maybe a). Individuals 15 and 9 are infants being 8-9† and 10† years old respectively. Individuals 3 (16 years old; Wolpoff 1999: 530), 8† (15-28 years old) and 6† (18-20 y.o.) are adolescents. Individual 1† is 20-25 y.o. and individuals 5 and 7 are 25-30 y.o. (Pérez-Pérez *et al* 2003)[49]. The only sexed individual is Ind. 3 which is considered a male (Wolpoff 1999: 530).

5.2.3. Boxgrove (Great Britain)

Only two incisors (*Figure 39*) are available from this site (LI_1, RI_1) and, thus, microwear analyses were not performed. The teeth were found on level 4 and their age is thought to be ~500 *Ka*, (OIS 13), being the first north European site containing hand-axes (Parfitt *et al* 2005). Both incisors could be from the same individual (Hillson *et al* 2010). Occlusal wear on Boxgrove 1 (B1) is consistent with the fourth decade of life (Streeter *et al* 2001; Hillson *et al* 2010). Faunal remains (both from macro and micro mammals) are in agreement with warm climatic conditions. Recent paleoecological studies suggest that summer temperatures would have been similar to present-day ones, although winters would have been slightly cooler than nowadays temperatures (Roberts & Parfitt 1999; Holmes *et al* 2010).

[49] †Individuals with this symbol mean Museum Reference; therefore, this data has not been found published.

***Figure 39**. Middle Pleistocene teeth from Boxgrove: LI_1, RI_1.*

5.2.4. Steinheim (Germany)

The Steinheim skull (*Figure 40*) has been attributed to a 20-25 years-old female. It was found in 1933 in a gravel pit, associated to layer 7 (biostratigraphically thought to date to the late Holstein) ~250-300 *Ka* (OIS 9, Mildel-Riss interglacial; Street *et al* 2006)[50] with no cultural context associated. The faunal record is in agreement with warm climatic conditions (Schwartz & Tattersall 2002: 347), although these authors have proposed a younger date, around 225 *Ka* at OIS 7. In this PhD, Street *et al* (2006) chronology has been followed, considering the fossil to belong to the late Holstein (Mindel-Riss) interglacial (~275 *Ka*, OIS 9).

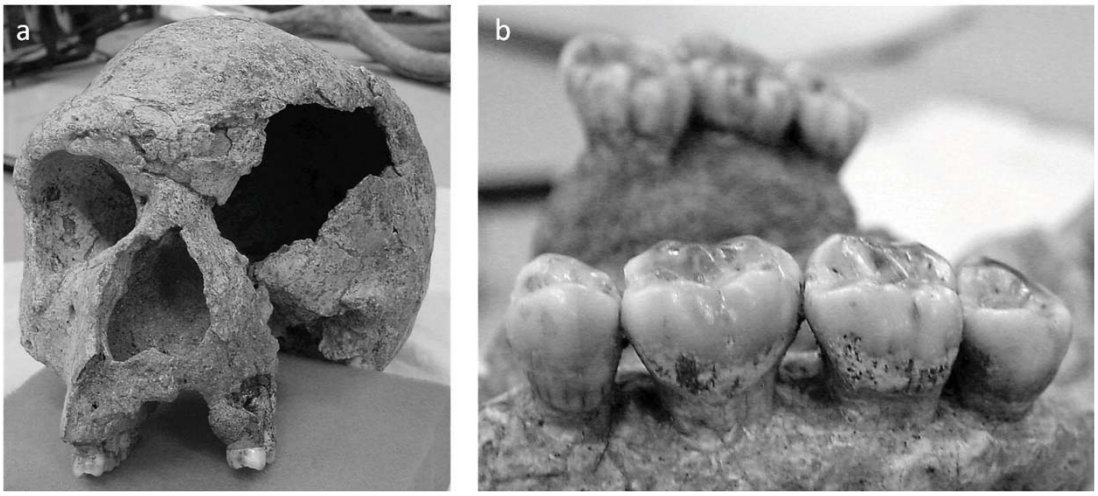


***Figure 40**. Middle Pleistocene skull (left) and teeth (right) from Steinheim: LP^4-M^3, RM^{1-3}.*

[50] Delson *et al* (2000: 1371) consider that Steinheim could date back to ~350 *Ka*. This would have isotopic implications since OIS 10 was a cold period.

5.2.5. Montmaurin (France)

Montmaurin consists on a group of cave in a karstic system opening to a limestone massif located in Haute-Garonne (France). The most important site is La Niche, where a complete mandible (MM-1) lacking the anterior teeth and premolar series, but retaining all six molars (*Figure 41)* was unearthed. Although unworn, both M3 teeth have completely emerged and, thus, an adult age was assigned (Vallois 1956; Billy & Vallois 1977). Some additional remains were found at La Niche, including postcranial bones and isolated teeth (not available for this study).

MM1-La Niche has raised some discussion regarding its chronology: it was first described as belonging to the Mindel-Riss interglacial (Vallois 1956), maybe contemporary to Swanscombe and Steinheim ~250-300 *Ka* (Kurtén 1962). However, Meroc (1963) placed it in the Gunz-Mindel interglacial and Billy and Vallois (1977), in a detailed study of the mandible, considered it a bit older, in the Mindel-Riss (~450-290 Ka), following Girard (1973) study (*cit in*: Billy & Vallois 1977). More recently, Tavoso *et al* (1990) considered the individual even younger than Kurtén (1962), around the Riss III (which would make Coupe Gorge individuals – see following paragraph– and La Niche contemporaneous) or even in the last interglacial (Eemien). However, the most recent literature includes Montmaurin mandible MM-1 at around 400 *Ka* (Mounier *et al* 2009; Dennell *et al* 2010). Associated fauna suggests interstadial conditions (Schwartz & Tattersall 2002: 281), and pollen remains analyses showed wooden environments with oak and hazelnut trees along with shrubs (Renault-Miskovsky & Girard 1998). Some researchers consider this individual to be the first representative of the neandertals (Tattersall & Schwartz 2000: 176).

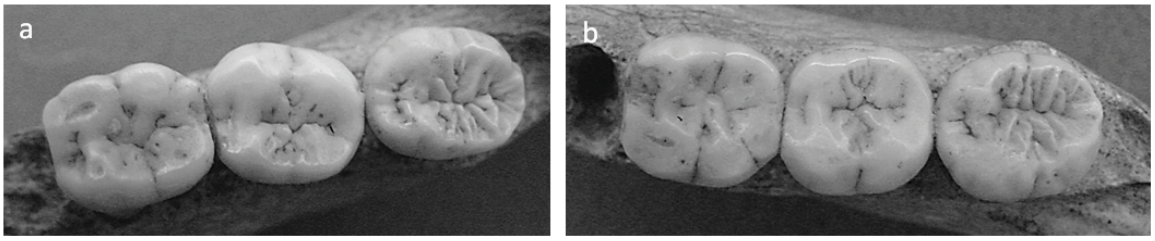


***Figure 41**. Teeth from Montmaurin–La Niche (MM-1) a) RM_{1-3} and b) LM_{1-3}.*

The other Montmaurin site with human remains is Coupe-Gorge. A maxillary fragment of an adult female (specimen MM-4; Billy 1985) containing both upper right premolars, (*Figure 42a*, *ref.* CG6B3 n.14188;

the canine n.10314 was described to fit perfectly with this series) was recovered. Specimen MM-2 comprises three isolated teeth: LC^1 (CG2F3), LP^3 (CBB3), and RM_3 (*Figure 42b*, *ref.* CG2D3 n.2671)[51]. The chronology of Montmaurin–Coupe-Gorge is dubious. Stratigraphy of MM-4 suggests a date around Riss I (Meroc 1963), though new dates indicated Riss III (Billy 1985). Stratigraphy of MM-2, collected below Bed 3, is poorly known. however, MM-2 teeth are thought to come from lower levels (Oakley *et al* 1971: 147). For analytical purposes, both individuals would be placed at the same chronology and environment although caution concerning this association should be kept. The associated technology included flint and quartzite flakes (Meroc 1963).

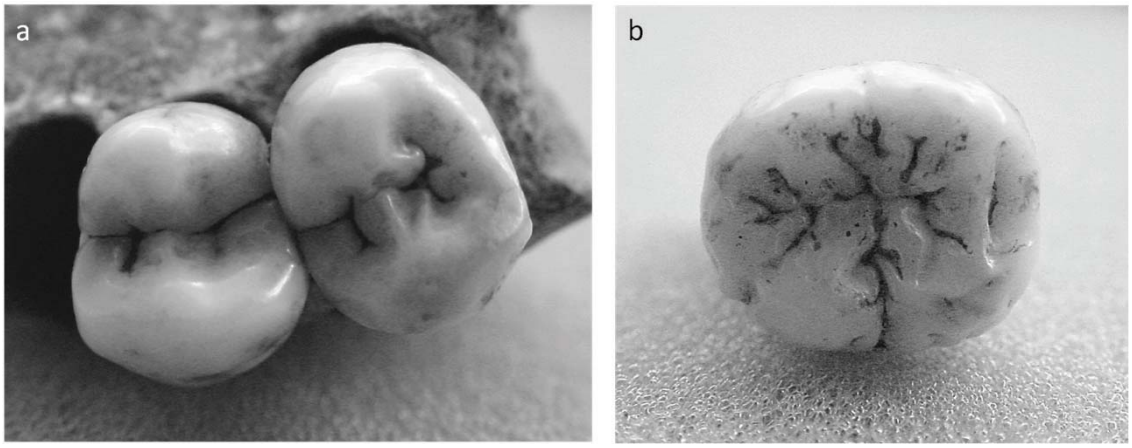


***Figure 42**. Teeth from Montmaurin–Coupe-Gorge: a) MM-4 RP^{3-4} ref. CG6B3 n.14188; b) MM-2 RM_3 ref. CG2D3 n.2671.*

5.2.6. Pontnewydd (Great Britain)

Pontnewydd cave is located in western England. The site has yielded numerous teeth, mostly isolated, coming mainly from levels V-VI in the Lower Breccia (White *et al* 2006; White & Pettitt 2011). TL and U-series dating indicate an age around 220 *Ka* (Aldhouse-Green 1995), fitting well with faunal correlation into the OIS 7 (Green & Walker 1991:31; Schreve 1997; White *et al* 2006; Stringer & Gamble 2010: 102). Technology associated corresponds to handaxes and Levallois flakes (Green 1984; Aldhouse-Green 1995) made from local raw volcanic material. Stringer made the anatomical description of the teeth (*Figure 43*) from Pontnewydd specimens (in: Green 1984: 159-170). Specimen PN-2 has been re-dated by termoluminiscence in 7.4 *Ka* (Aldhouse-Green *et al*

[51] A third individual (MM-3) was recovered from Coupe Gorge site. It is a 4-5 years old mandible (symphysis fragment) associated to *Micoquian* technology of Würm I (Meroc 1963).

1996). One of the most significant specimens is PN-4, a maxillary fragment with a deciduous Lm^2 and a permanent LM^1 (*Figure 43a*) of an 8 years old individual. Specimens PN-6, aged 8-12 years old, PN-17 and PN-21 (unerupted teeth) would also be juveniles.

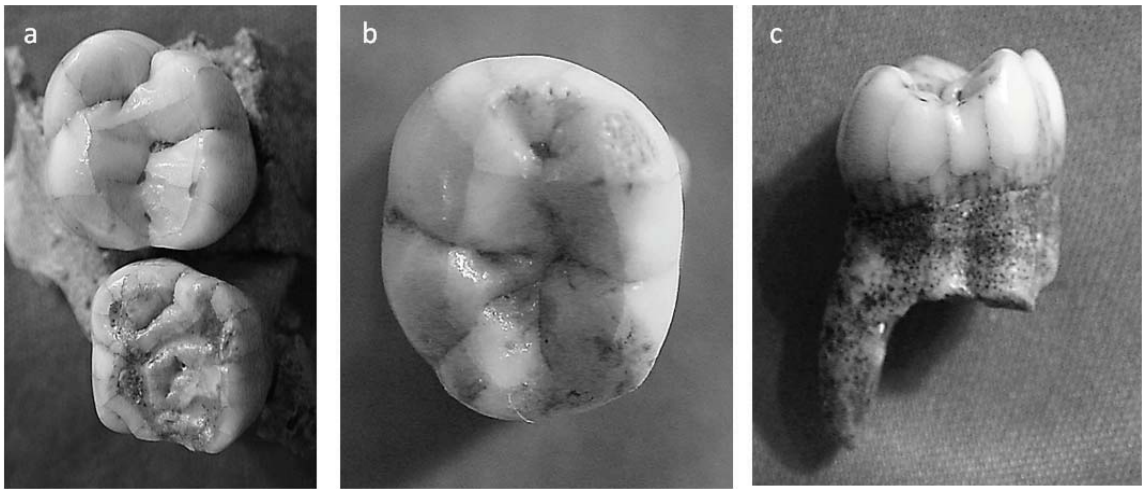


***Figure 43**. Middle Pleistocene teeth from Pontnewydd: a) PN-4, Rm^2-M^1; b) PN-11, LM_1; c) PN-12, LM^1.*

5.2.7. Kabwe (Broken Hill, Rhodesia)

Kabwe (Zambia) is the only non-European Middle Pleistocene site included in the analysis. The best-known individual from this site is Kabwe-1 (BH-1, Rhodesia man), a complete cranium. A broken maxilla (Kabwe 2; BH-2), a parietal bone and some postcranial remains (including one humerus, one sacrum, two ilia, three femora and two tibiae) were also found the site, together with artifacts and fauna, but their affinities and stratigraphic relationships with the cranium are unclear (Rightmire 1990: 222; Delson *et al* 2000: 375). The remains have been dated around 200 *Ka* by Lewin (2005: 197) and between 200-125 *Ka* by Henke (2007: 25). Although not clearly associated with the bones, the lithic materials found at the site were attributed to the MSA technology (Acheulean horizon). BH-1 consists of an adult male skull with teeth showing numerous carious lesions (Clark *et al* 1947; *Figure 44*); BH-2 consists of an adult female maxilla (Schwartz & Tattersall, 2002: 109, 111). Hopwood (1928) analyses of the faunal record indicated that most species are present nowadays in sub-Saharan Africa, which may be indicative of a tropical or subtropical environment (*cit. in:* Cooke 2004: 97). Puech *et al* (1980) studied the buccal microwear of Kabwe, only finding well-preserved enamel surfaces in the RM^1. Results indicated a comparable pattern to that of Hortus

teeth, with a diet relying mostly on plant foods. Lalueza *et al* (1996) and Pérez-Pérez *et al* (2003) included BH1 in their analyses finding a highly abrasive diet far from European specimens' microwear pattern. In this PhD, BH1 and BH2 were analyzed; for analytical purposes, although association is unclear both individuals are considered from the same chronology.

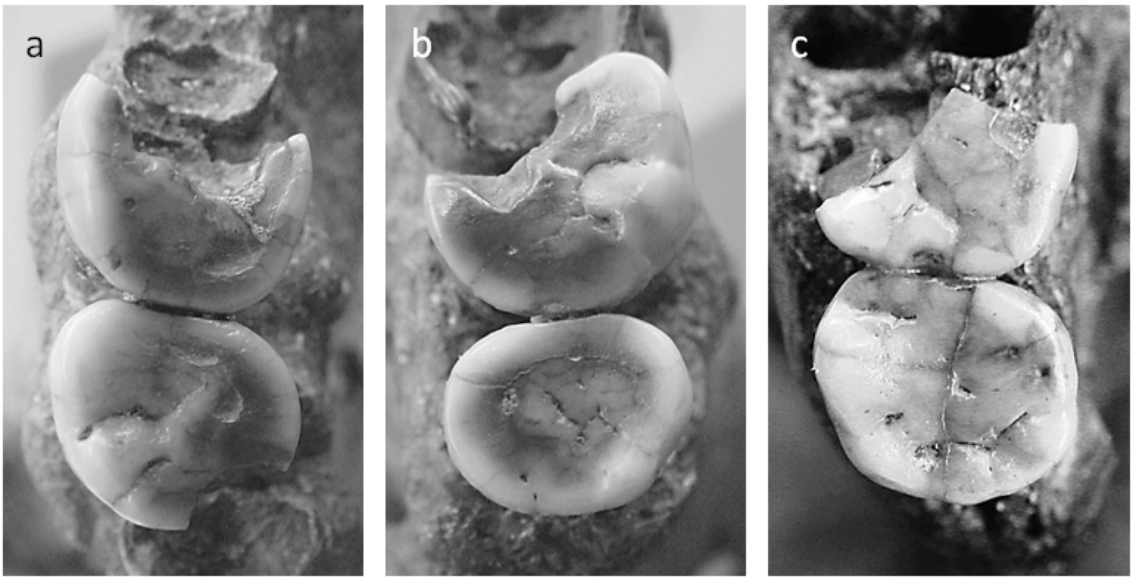


***Figure 44**. Middle Pleistocene teeth from Kabwe (Rhodesia); BH-1: a) RM^{1-2}, b) LM^{2-3}; BH-2: c) RM^{2-3}.*

5.3. Middle Paleolithic Individuals

The dental samples included in the microwear analysis come from European and Near East archaeological sites (*Figure 45*). All the analyzed specimens span the isotopic periods OIS 3, 4 and 5. Human remains include the so-called early neandertals and classic neandertals (Dean *et al* 1998). The samples were grouped into five geographic areas: 1) central Europe (including Moravia, Hungary and Belgium), 2) western Europe (including western and south France, and northern Iberia -Sidrón-), 3) western Mediterranean (including Iberian sites), 4) central Mediterranean (including the Italian sites and Croatia), and 5) eastern Mediterranean (including Israel and Syria).

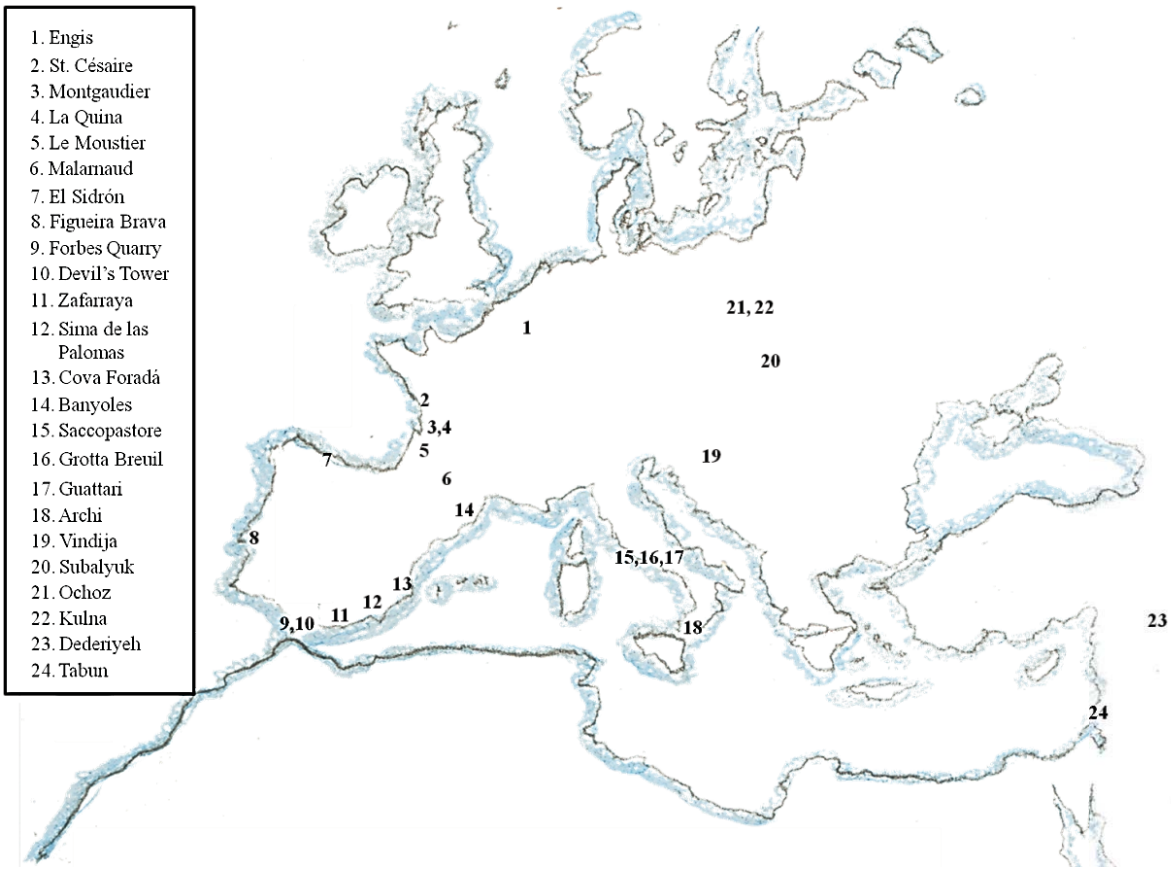


***Figure 45**. European Middle Paleolithic material analyzed in this thesis.*

5.3.1. Central Europe

a. Subalyuk

Hungary is not particularly rich in Middle Paleolithic sites. The Carpanthian basin was occupied in waves occurring mainly during warm periods. Subalyuk cave, also known as Mussolini cave, was excavated in 1932 (Bartucz *et al* 1940). The cave contained 14 layers (earlier descriptions considered 18 levels), being layers 3 and 11 rich in La Quina mousterian (Svoboda 2005). Subalyuk 1, an old female (Jelinek 1969), was thought to come from layer 11 (Svoboda 2005). Age-at-death was first supposed to be 30-40 years old (Szabó 1935: 204), but Tillier (1996) have suggested a younger age, around 25-35 years old. Faunal records suggested an Early Glacial or maybe Late Interglacial chronology. Following Svoboda *et al* (1996: 47-48) and Svoboda (2005) I will consider Subalyuk remains to be part of the first Würm stages on PKII, on the Early Glacial Period at the OIS 4 Transitional Phase (Van Andel *et al* 2003: 33) ~64-70 *Ka*, despite different authors have consider it to be, either somewhat older, at the Last Interglacial (Jelinek *et al* 1969), or even younger, at the Lower Würm Stadial (Smith 1982; Simán 2003: 83). Both

macro (Mottl 1938 *cit. in*: Bartucz *et al* 1940: 229-340) and microfauna (Schwartz & Tattersall 2002: 325) analyses indicated cold-arid environment. However, Svovoda *et al* (1996: 22-24) considered that climate, although indicative of deterioration, was not as cold as later periods, with landscape reconstruction that could fit well with coniferous forests (Svovoda *et al* 1996: 79).

b. Ochoz

Ochoz (also known as Svedove Stolu) is a cave in Moravia that yielded in 1905 a neandertal mandible fragment (*Figure 46*). However, the mandible, with almost all teeth preserved (from LM_3 to RM_2) was not found in context. Posterior revisions agreed with its mousterian provenance (Smith 1982; Svoboda 2005), within level IV-11 (Klima 1962: 33). The mandible was ascribed to a male (Frayer *et al* 2006: 185-272), ~25 years old (Williams 2006). Pollen descriptions by Opravil (1976) included mainly *Pinus* species, some of them deciduous and other resistant to cold environments. Faunal remains analysis also agrees that the individual comes from a cold, even if not extreme, environment (Klima *et al* 1962: 224; Svoboda *et al* 1996: 22, 79, 88). Although, Jelinek *et al* (1969) placed the fossil in the Göttweig WI/II Late Interglacial event (Riss/Würm), Svoboda *et al* (1996: 88; according to comparisons with Šipka), consider it to belong to the Pleniglacial (OIS 4) probably in the warm phase at the beginning of the early Würm Stadial (well on EWSI or in the Amersfoort interstadial).

***Figure 46**. Middle Pleistocene specimen A-17-089 from Ochoz.*

c. Kulna

The occupation of Kulna cave is documented from the Riss glaciations to the Holocene. In this study a fragmented maxilla coming from level 7a (KU-1) is included. This right maxillary fragment (*Figure 47*), with RC^1-M^1, was found *in situ* and the archaeological level was dated to 50±5 *Ka* (Rink *et al* 1996). Although the first descriptions by Jelinek (1966) indicated an age of 14-15 years old, Frayer *et al* (2006) considered that the maxilla belonged to an adult male despite occlusal wear is almost absent.

***Figure 47**. Middle Pleistocene specimen from Kulna 1 (RC^1-M^1).*

Layer 7a, where the human maxilla was found, belongs to the Kulna Interstadial (Brørup phase, according to Svoboda *et al* 1996: 215; at the stable warm phase according to Van Andel *et al* 2003: 33; Musil 2003: 171), in which woodlands extended and moist increased. Charcoal remains, also point to a coniferous forest environment (Sroubrek *et al* 2001) and flora and pollen analyses by Opravil (1988) indicated warm climate, similar to present day. Lithic remains have been ascribed to mousterian of miccoquian tradition (Boeda 1995).

d. Trou Chabeur

The site of Trou Caheur, in Schmerling cave, has yielded some neandertal remains. The chronological position of the fossil remains was dubious until recently. The Engis 1 specimen come from a Neolithic burial (not included in this analysis), while Engis 2, an infant individual (*Figure*

48), date to the transition from the Middle to the Upper Paleolithic, between 26,820±340 *BP* (Toussaint & Pirson 2006) and 30,460±210 *BP* (Bocherens *et al* 2001).

***Figure 48**. Middle Pleistocene specimen Engis II from True Chabeur. From left to right: Rc^1, Ri^1, Li^2c^1 (upper row); RM^1, Rm^2, Rm^1 (central row); RM_1, Rm_2, Rm_1 (bottom row).*

Engis 2 age-at-death has been subject to debate too: Fraipon (1936) initially considered it to be 7 years while recent analyses went for younger ages, being 5-6 (Tillier 1983), 4-6 (Toussaint & Pirson 2006) or 3.5 years old (Stringer *et al* 1990; Skinner 1996). Faunal remains (Fraipon 1936; Bocherens *et al* 2001) suggested a mild climate that could fit well with the idea of "cryptic" refugees in central Europe (Stewart & Lister 2001). The stable isotopes analyses of Engis 2 (Bocherens *et al* 2001) suggested weaning influence on $\delta^{15}N$ signature, since its trophic position was higher than expected.

5.3.2. Western Europe

a. La Quina

La Quina rock-shelter is known since 1872. The only human remain included in this study is La Quina 5 (*Figure 49*), found in 1911 by Martin, in level B-3 in the *station amont* (L/Q, following Debénath 1975). It has been described as an adult, not older than 30 years old, female (Martin 1923; Heim 1976; Trinkaus 1980; Verna 2006). Old radiocarbon dates offered a chronology between 31,100±400 and 34,100±700 *BP* (Vogel & Waterbolk

1967), although recent analyses consider OIS 4 period, ~65 *Ka* more reliable (see discussion in: Mellars 1996; Delson *et al* 2000: 765). According to Mellars (1996), the paleoreconstruction derived from Combe Grenal sequences would place LQ-5 in a cold and dry environment (macrofauna and pollen data), similar to Renault-Miskovsky (1998) description of steppic vegetation, but with a steady increase of arboreal moist dependent pollens along level 3, highlighting the existence of patches of coniferous and even deciduous trees.

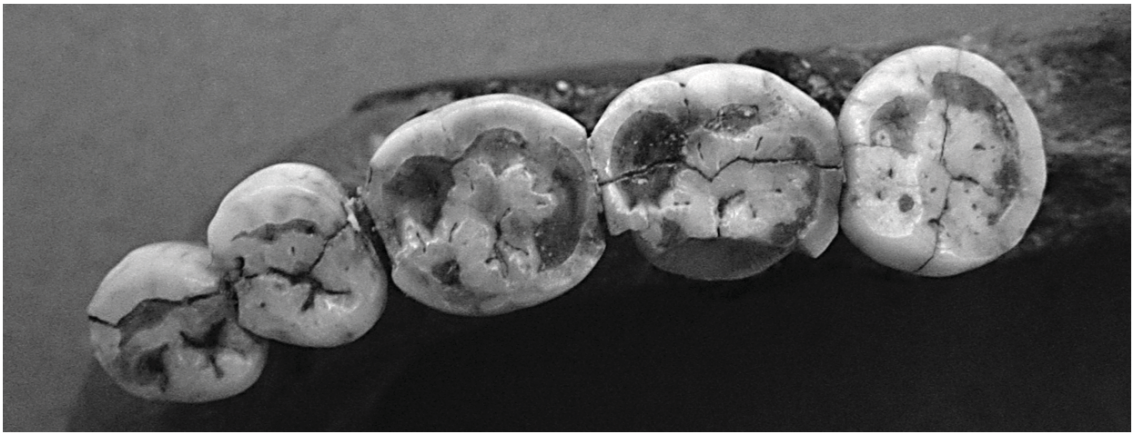


Figure 49*. Middle Pleistocene specimen La Quina H5 RP^3-M^3.*

b. Montgaudier

Montgaudier cave consists on several rock shelters. In 1974, Duport found a partial mandible at the *Grand Porche* layer 3 (MG-5). The lithic description by Duport (1974) suggested "pre-mousterian" technology, without a more precise typological description. Chronology has not been properly determined because of the geological complexity of the cave and layers. Most of the studies place the human remains at the beginning of the Würm-Riss III interval, ~130 *Ka* (Mann & Vandermeersch 1997), at OIS 5e, a warm and moist phase which is in agreement with the absence of cold-adapted macro-faunal species (Duport 1974).

c. La Roche-à-Pierrot (Saint Césaire)

This site yielded in 1979 a young neandertal man (Lévêque & Vandermeersch 1980; Zollikofer *et al* 2002) of around 36 years old (Wolpoff 1999: 689), known as Saint Césaire 1 (*Figure 50*) and three additional isolated teeth: Saint Césaire 2 (LM^2, LP^3) and Saint Césaire 3 (RC^1).

***Figure 50**. Middle Pleistocene specimen Saint Césaire 1 from La Roche-à-Pierrot: mandible (RI_2-LM_3).*

Stratigraphy was uncertain for some time (Bordes 1981), but Morin *et al* (2005) reconstructed the sequence confirming the association of level $E_{jop\ sup}$, with chatelperronian industries along with the human remain (*see chapter 2.3.2.c*). Chronology, performed by termoluminiscence (TL), confirmed the recent age of the sample, 36.5±2.7 *Ka* (Mercier *et al* 1991), although it might be slightly older (Zilhão *p. com*). The presence of macro-faunal remains (mammoths, reindeer, artic fox and wooly rhinoceros) and microfauna's data indicative of open and arctic environments, led some researchers to point towards an environmental description of cold and dry climate (Marquet 1988: 109; Delson *et al* 2000: 363). Pollen remains (Leroyer & Leroi-Gourhan 1993: 59-70) also indicated cold climatic conditions, with *Betula* (birch) forests. On the other hand, Mellars (1996) considered the area a refugee, actually, the presence of deer and bison would be associated to mild conditions, which is in agreement with faunal remains, including both cold-adapted species together with mildly inhabitants (bovid, red fox, etc.; Lavaud-Girard 1987; Backer 1994). Zooarchaeological results performed by Farizy (1990: 324) indicated that there was no change from the Middle Paleolithic (mousterian) in the exploited resources; therefore, if there was a change by acculturation or by the environmental stress, it was not represented in the diet. Dietary reconstructions using Sr/Ca and Ba/Ca ratios (Balter *et al* 2002) and carbon and nitrogen isotopes (Bocherens *et al* 2005) indicated a highly dependence on meat (mainly herbivores). This asseveration has been questioned by Balter & Simon (2006) considering that fish was also important in St. Césaire dietary habits. The individual was included in buccal microwear analyses performed by Lalueza *et al* (1996), Pérez-Pérez *et al* (2003) and Pinilla *et al* (2008). In none of them special interest was paid to the individual position as it falled within middle Paleolithic OIS 3

range of variation (99% probability in LDA P=0.36; Pinilla *et al* 2008). The closer modern hunter-gatherers were mixed diet groups from arid environments (probability 56.38%; Lalueza *et al* 1996). Results from El-Zaatari (2007) and El-Zaatari *et al* (2011) using microtopography showed no differences between St. Césaire and the Middle Paleolithic diet, and the pattern of the chatelperronian individual was closer to coniferous forest than to steppe landscape inhabitants (El-Zaatari 2007: 158).

d. Le Moustier

Near Les Eyzies, in the Vézère valley, Le Moustier rock-shelter yielded an individual that Klaatsch & Hauser (1909) described as *Homo mousteriensis*. The individual (*Figure 51*) was lost during the II World War and rediscovered in 1966. Frayer *et al* (2006) considered it to be 13 years old while Ullrich (2005) went for a 15 years old male. Laville *et al* (1980: 201-211) described climate as cold and dry dominated by steppic landscape. Technology associated was described as typical mousterian (Laville *et al* 1980).

***Figure 51**. Middle Paleolithic mandible from Le Moustier.*

e. Malarnaud

In southeastern France, at Ariège, Malarnaud cave yielded in 1888 a human mandible (*Figure 52*) which is thought to be from a 12-14 years old (Tillier *et al* 1998) female (Wolpoff 1999: 660). Malarnaud is the only case of hypodontia in the European Middle Paleolithic (Tillier *et al* 1998).

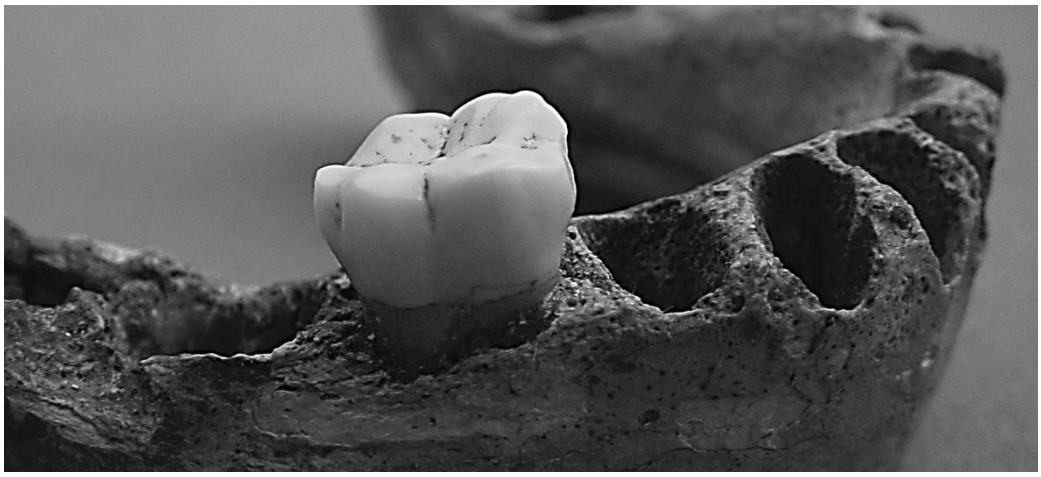


***Figure 52**. Middle Paleolithic specimen from Malarnaud (RM_1).*

No clear dates are available for this specimen. Tillier *et al* (1998) considered a probable date ~80-50 *Ka*. However, Wolpoff (1999: 660) placed the individual at the Riss/Würm boundary; which fits with the faunal association (Heim & Gramat 1995) at similar ages than Saccopastore, around OIS 5e[52]. No industry reported.

f. El Sidrón

El Sidrón cave, in Asturias (north Spain), has provided more than 1700 skeletal remains (Rosas *et al* 2006). Pollen sequences have shown that El Sidrón had landscapes similar to southwestern French sites, which justifies its inclusion in the Western European area (González-Sampériz *et al* 2010). Dating of the site has been consistently established around 39-45 *Ka* (de Torres *et al* 2010).

The human remains analyzed included mandible 1 (SDR-007, *Figure 53*, SDR-008) and 2 (SDR-005, SDR-006) and some isolated permanent teeth (SDR-012, SDR-013, SDR-015). Both mandibles have been attributed to males with similar wear stages (4; Rosas & Aguirre 1999). Associated fauna indicated a mild and forested environment (Lalueza-Fox *et al* 2005; d'Errico & Sánchez Goñi 2003; Genty *et al* 2005), with a temperate climate around 44-40 *Ka* (except for a cold peak at ~43.7 *Ka*). El-Zaatari considered El Sidrón as having a coniferous-deciduous forest (2007: 69). Although the

[52] The interval for the individual chronology is therefore between OIS 5 and OIS 3. Within this time span, the most safely would be to place the mandible in the OIS 4 (~71-57 Ka); however, there is no mammal remains associated with cold temperatures (Griggo 1991; Heim & Gramat 1995). For analytical purposes, Malarnaud will be considered from OIS 4 at a middle climate (which corresponds to the first half of the period).

best-represented tree was the pine (Roucoux *et al* 2005), steppic pollen was also present, varying between 20-30% (d'Errico & Sánchez Goñi 2003).

***Figure 53**. Middle Paleolithic specimen from El Sidrón (SDR-007, LI_2, c_1, LP_3-M_3).*

5.3.3. Western Mediterranean

The Iberian Peninsula might be considered a geographic homogeneous entity within Europe, but distinct environmental differences can be highlighted. Since the main focus was the climatic variability of the European populations, the Portuguese sites, despite their Atlantic influence, have been described as "Mediterranean termophilus", similar to sites on eastern coastal Iberia (González-Sampériz *et al* 2010), and they will be considered along with the Mediterranean sites.

a. Figueira Brava

Figueira Brava (FB) is a coastal cave in Portugal that yielded in 1987 a LP^4 (*Figure 54*). Radiocarbon dates on mollusc shells and Uranium-Thorium on a cervid tooth from Bed 2 placed the human tooth between 30,93±0,7 and 30,56±10,7 *Ka* becoming around 37 Ka after calibration (Antunes 1990/91; Antunes & Santinho Cunha 1992; Zilhão 1997: 36; Zilhão 2006a). The morphology of the tooth is clearly within the neandertals range of variation (Antunes *et al* 2000). Climate has not been properly described but at the northern Area Longa (Gómez-Orellana *et al* 2007), and in sites surrounding Figueira Brava (González-Sampériz *et al* 2010), pollen sequences have indicated that, at around 37 *Ka*, termophilus species were dominant, with an increased presence of *Betula* (birches). Cold-adapted macrofaunal remains seem to have disappeared from the Iberian record between 31-26 *Ka* (Álvarez-Lao & García 2011), and especially so in the

Portuguese Extremadura, where climatic conditions would have been temperate, although colder than today (Zilhão 2000: 338). Overall climatic conditions would have varied between thermo- and meso-mediterranean areas (González-Sampériz *et al* 2010), with open landscapes but no indication of cold-adapted fauna (Zilhão 2000). Dietary analyses, from zooarchaeological evidence, have suggested a significant exploitation of marine mammals (Antunes 2000).

***Figure 54**. Middle Paleolithic specimen from Figueira Brava (LP[4]).*

b. Gibraltar

In the XIXth century, two human skulls were found at Gibraltar: GB-1 (Forbes' Quarry; *Figure 55a*) and GB-2 (Devil's Tower; *Figure 55b* and *55c*). GB-1 was roughly dated to 45-70 *Ka* (Oakley 1964). Context of the discovery is largely unknown for GB-1. For GB-2, an "upper mousterian" context was attributed (Garrod *et al* 1928) and a 50 *Ka* date was assumed (Level 4; Garrod *et al* 1928) by association with level A3 from Vanguard's Cave (Oakley *et al* 1971; Schwartz & Tattersall 2002). Forbes Quarry individual is thought to be an adult female cranium lacking the mandible (Hrdlička 1930) and Devil's Tower was classified as a male (Oakley *et al* 1971) child. Its age has been subject to an intense debate: Tillier (1982), Skinner & Sperber (1982) and Skinner (1997a) proposed an age around 5 years old, while Dean *et al* (1986), Stringer & Dean (1997) and Ponce de Leon & Zollikofer (2001) considered a younger age, around 3 years old.

Faunal remains from Devil's Tower were described by Garrod *et al* (1928: 92-109), indicating the absence of typical cold-adapted fauna. The Late Pleistocene sequence on southern Iberia showed a great biodiversity with mosaic landscapes. OIS 4-3 (Carrion *et al* 2008) at Gorham's Cave (Gibraltar) was characterized by successive shifts from coniferous to

Mediterranean forests. The southern edge of Iberia might have acted as a refugee or "*tree reservoir*" (Finlayson & Carrion 2007), as shown by the continuous pollen sequences even in the Lateglacial period (González-Sampériz *et al* 2010). The buccal dental microwear pattern of the neandertal child from GB-2 was studied by Lalueza & Pérez-Pérez (1993). The individual showed a more abrasive diet than modern hunter-gatherers, although the proportion of horizontal and vertical scratches of GB-2 was similar to those of the carnivorous groups (Eskimos and Fueguians).

***Figure 55**. Middle Paleolithic specimens GB-1, Forbes' Quarry (left, LI^2-P^4, M^3), and GB-2 Devil's Tower b) Rm^{1-2} and c) RM_1 from Gibraltar.*

c. Zafarraya

Zafarraya is a rock-shelter in southeast Spain. It is best known because of the neandertal mandible; however, more human remains, mostly isolated teeth, both neandertal and AMH, were recovered in the excavations. The best description of the site and individuals is the Zafarraya monograph (Barroso & de Lumley 2006). In this dissertation, 5 isolated teeth were analyzed: Z-12, Z-16, Z-20, Z-23 and Z-24. Only Z-16 and Z-20 are postcanine; Z-20 is definitively a decidual tooth (Rm_1) with no occlusal wear. Although Zafarraya mandible was dated between 33.4-27 *Ka* (Hublin *et al* 1995), the mousterian level provided a uranium chronology of 53,360±4556 *Ka* (Barroso *et al* 2006: 1153), at the beginning of OIS 3. Pollen remains from trees (González-Sampériz *et al* 2010) indicated stable climatic conditions, with minor changes on the vegetation and fauna along the Pleistocene, which suggest a refugee ecosystem with mosaic characteristics (Lebreton *et al* 2006); charcoal remains analyzed by Vernet & Terral (2006) showed a change from mousterian dry and cool conditions to Upper Paleolithic warmer with an increase of termophilus species (see: Barroso *et al* 2006: 1127-1166; d'Errico & Sánchez Goñi 2003; Genty *et al* 2005).

d. Sima de las Palomas (Cabezo Gordo)

Sima de las Palomas is a karstic system in Murcia (eastern Iberia) from which a great amount of fossil remains have been recovered (*Figure 56*). The sample included in this study consists of 25 specimens (9 represented only by anterior teeth). SP-1 is the oldest individual, dated to ~50,000–60,000 cal *BP* (Walker *et al* 2008), while SP-49, SP-59 and SP-80 are among the most recent remains ~40 *Ka* (Walker *et al* 2008) but all of them fall within the OIS-3 period.

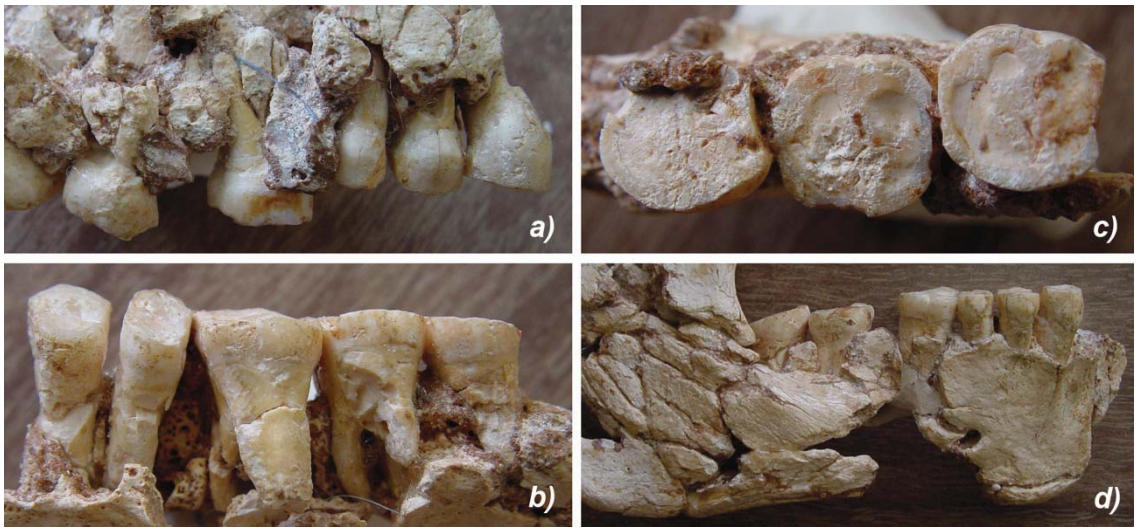


***Figure 56**. Middle Paleolithic specimens SP-1: a) RC^1-M^3, b) LP^3-M^3; and SP-1: c) LM_{1-3}, d) RC_1-M_3; from Sima de las Palomas (Cabezo Gordo).*

The SP remains were described by Walker *et al* (2008) –subsequent papers have focused on specific anatomical parts–. Technology was simply described as "Middle Paleolithic". Paleoenvironmental reconstructions from the upper sediment pollen showed temperate conditions (Carrión *et al* 2003; González-Sampériz *et al* 2010), probably associated with GIS-9, before the Heindrich event 4 at ~40 *Ka* (Sepulchre *et al* 2007). However, the variety of levels containing remains, although relatively close to each other, might be associated to climatic variations from ~60 *Ka* to ~34 *Ka* within OIS 3 (dates from Walker *et al* 2008; 2010).

e. Cova Foradá

Cova Foradá is a karstic system in Alicante, eastern Iberia, roughly dated in the Middle Paleolithic. Specimen CF-1 is a partial maxilla with two teeth, LP^3 and LM^1, from horizon A, with unclear stratigraphic units. It was

ascribed to an adult female (Subirà *et al* 2003). Landscape reconstructions in the Iberian Levant pointed to a continuous presence of arboreal species, with evergreen trees coexisting with steppe formations and coniferous woodlands (González-Sampériz *et al* 2011), even during OIS 4.

f. Banyoles

An adult female mandible (de Lumley 1973) was found in 1887 near the town of Banyoles, north-east Spain. A monograph was compiled by Maroto (1993). Chronology has been continuously subject to debate; Grün *et al* (2006) seem to have settle de dating in 66 *Ka* based on ESR dating. There is no stratigraphy or associated context. However, according to its chronology, Banyoles would correspond to OIS 4. During this time period, in northeastern Iberia about 40-60% of the pollen found corresponds to trees, mainly pines, with the continuous presence of wooden taxa (see ref. in: González-Sampériz *et al* 2010).

One of the most impressive features of the individual is the intense dental occlusal wear that has been related to a highly abrasive diet (Cortada 1993). Puech & Puech (1993) studied the microwear signatures of Banyoles' teeth confirming the highly abrasive diet, which they considered to be mainly based on dried fish. Lalueza *et al* (1993a,b) re-examined the microwear confirming Puech & Puech (1993) results on abrassivity, placing the specimen close to Bushmen, Australian aborigines and Andamanese populations.

5.3.4. Central Mediterranean

a. Archi

Archi is one of the few open-air Middle Paleolithic sites. A mandibular body, described by Mallegni & Trinkaus (1997), was found when constructing a road in 1970 (Ascenzi & Segre 1971). The A-1 individual would be around 3 years old, with unerupted permanent molars, and no occlusal wear on deciduous molars. It comes from unit C3, assigned to the early Last Glacial, ~60 *Ka* (Mallegni & Trinkaus 1997) at the end of the OIS 4 or the beginning of OIS 3. Mussi (2002) described paleoenvironmental context of the site as cold and steppic with few trees, mainly birch and pines, and pachyderms that are indicative of global cold temperatures; this picture would be consistent with a date to the end of OIS 4, rather than the more temperate climate of the beginning of OIS 3. No lithic material is clearly associated.

b. Grotta Breuil

The archaeological site of Grotta Breuil is known since 1930s. It is located at the Circeo area, in Latium (Italy). Human remains were found during the 80s. Stratigraphy is complex and cave collapses have somewhat disturbed it. However, the complete framework has been well delimited by the bottom layer in section 4 (post neotyrrhenian ~60 *Ka*) and ESR dating on the upper archaeological deposits which indicated ~36,6±2,7 *Ka* (Schwarz *et al* 1991 *cit. in*: Manzi & Passarello 1995). GBr-2 and GBr-3 are the only isolated human dental remains found at the site. The probable chronology of GBr-2 (and also GBr-3) would be 45-35 *Ka*, at the late OIS 3 Würm II (Manzi & Passarello 1995). According to Bietti (1997: 135) GBr-2 probably belonged to layer 4-6 while GBr-3 was discovered in layer 11. GBr-2 is a permanent molar with high occlusal wear and GBr-3 is a third molar with unfused roots, which suggests an age of around 13-14 years old (Manzi & Passarello 1995). Associated technology is described as pontinian (Bietti *et al* 1991), a local mousterian variant. Zooarchaeological analyses showed no small game (Stiner *et al* 2000), being the individual's diet based mainly on ungulates, as well as tortoises, lagomorphs and shellfish. Paleoclimatic evidences from micro and macro mammals points to a temperate phase within OIS 3 (Kotsakis 1991; Montuire & Marcolini 2002).

c. Grotta Guattari

The small cave of Grotta Guattari, also at Circeo is well known because of the Circeo 1 cranium found in 1939, and Guattari 2 (GT-2), found the same year (Mallegni 1991, 1995). GT-1 consists of a mandible with a third *in situ* molar that could belong to Circeo 1 individual. It was described as a male around 35-40 years old (Sergi 1954; Mallegni 1991). In 1950 a mandible fragment with most of the teeth preserved was found on the breccias out of the cave: Guattari 3 (GT-3) (Sergi & Ascenzi 1956). The individual is considered a male around 25 years old (Mallegni 1991). According to Grün & Stringer (1991a,b) most probable dates for Guattari 1 and 2 would be around 50 *Ka* (OIS 3), while Guattari 3 would be older, between 60-74 *Ka* (OIS 4). Paleonvironmental reconstructions from macrofauna indicated a cold period that could be related to the Würm II (see: Mussi 2002 for discussion). Technology is mainly pontian, with few levallois and some retouches similar to La Quina variant (Mussi 2002).

d. Saccopastore

Saccopastore is an open-air site in the suburbs of Rome. In 1929 Giovannini found the first human remains: Saccopastore 1 (S-1). A female ~30 years old (Sergi 1948), and in 1935 Blanc and Breuil found the second individual, Saccopastore 2 (S-2), an adult male (Sergi 1948). Stratigraphy is poorly documented. Invertebrates from level 3b were consistent with an intense cold period and a probable age of 80 *Ka* was proposed. However, individuals do not belong to this level: S-1 would belong to level 2a and S-2 to level 3a surrounding level 3b. Moreover, Blanc and Sergi emphasized since the beginning the possible secondary deposition of those remains. Blanc (1957) suggested a Riss-Würm chronology based on typical interglacial mammalian fauna ~120-130 *Ka*, in the Eemien OIS-5e (Condemi 1992; Bruner & Manzi 2008). Palinology also pointed to a warm environment with oak and pine forests (Mussi 2002). However, Condemi (1992) was cautious with the climatic reconstructions and suggested a not so warm environment; as sustained Manzi *et al* (2001), who considered stage OIS-5c more probable. Technology was described by Blanc (1939 *cit. in*: 1957) as pontian, directly associated with S-2.

e. Vindija

Vindija cave, in Croatia, has yielded numerous neandertal fossils. In this analysis only permanent postcanine teeth were considered, so 5 individuals were included (*Figure 57*): Vi-206 (old # Vi-11.39; *Figure 57a*), Vi-231 (old # Vi-11.45 and Vi-76-231-G3A; *Figure 57b*), Vi-226 (old # Vi-11.40a; *Figure 57c*), Vi-259 (old # Vi-11.46; *Figure 57d*) and Vi-229 (old # Vi-12.1; referred as Vi-299 by Malez *et al* 1984 on the first description; *Figure 57e*).

Wolpoff *et al* (1981) extensively described the neandertal remains. Vi-206 is a female around 15 years old; Vi-231 is a male between 23-26 years old; Vi-226 is a 19 years old female; Vi-259 and Vi-229, are not sexed and the age is described simply as adult. Except Vi-229 (old # Vi-299), not clearly associated with stratigraphy, all other individuals come from layer G3, around 42 *Ka* (Smith *et al* 1985; Krings *et al* 2000; Wild *et al* 2001), associated with the Lower Würm Stadial (Valoch 1968) after the 47-45 *Ka* cold event (Musil 2003: 170) on the Transitional Phase (Van Andel *et al* 2003: 33). Lithic assemblages have been described as late mousterian (Karavanić 1995). Although layer G3, where human remains come from, was first described as having a cold and dry climate (Malez *et al* 1984, *cit. in*: Miracle *et al* 2010), recent re-evaluations of the site considered the

environment was stable and mildly, with warm-adapted flora (Genty *et al* 2005) and temperate-adapted fauna (Musil 2003: 173; Miracle *et al* 2010; Frayer *et al* 2010).

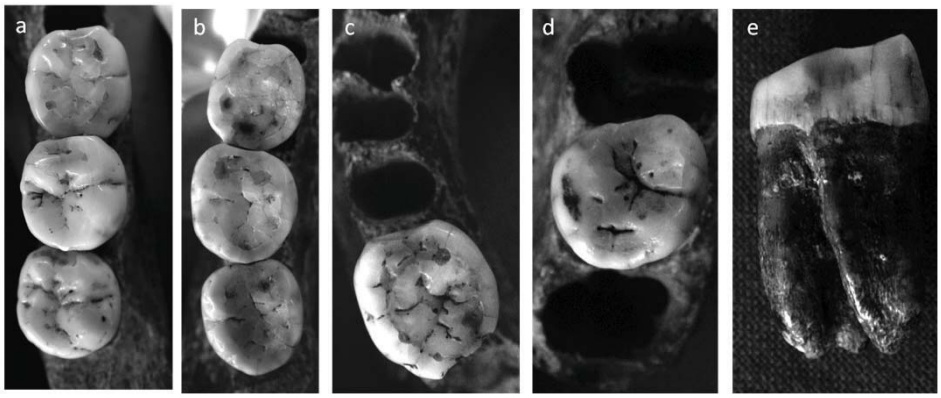


***Figure 57**. Middle Paleolithic specimens from Vindija: a) Vi-206 (RM_{1-3}), b) Vi-231 (LM_{1-3}), c) Vi-226 (LM_1), d) Vi-259 (LM^2), e) Vi-229 (RM^2).*

5.3.5. Eastern Mediterranean

a. Dederiyeh

Excavations at Dederiyeh Cave, or Dydariyah, northern Syria, started in the late 80s and since then, a long Middle Paleolithic sequence has been identified. Two infant skeletons were recovered from layers 11 and 3 (Akazawa *et al* 1995; Akazawa & Muhesen 2003). Technology, despite not fully described (Shea 2003a), was undubtly Middle Paleolithic, similar to "Tabun B-type" mousterian industry (Akazawa *et al* 1995; Akazawa *et al* 1999; Dodo *et al* 2002: 323). Dederiyeh 1 (D-1) is thought to be between 2 (Dodo *et al* 2003) and 1.7 (Sasaki *et al* 2003) years old, and a similar age was assigned to Dederiyeh 2 (D-2). Layer 3 might have formed around 48-54 *Ka* (Akazawa 2003); chronology on layer 11 has not been published yet. In 2003, Griggo (*cit. in*: Akazawa 2003 website) reported faunal remains from the site: in the lower levels, associated with D-1, the most abundant species are *Ovis* and *Capra*; while level 3 also included *Cervus*, *Dama* and *Bos*. This diversity points to a warmer and more humid phase for D-2.

b. Mont Carmel: Tabun and Skhûl

The remains of two caves in Mont Carmel, Israel, are analyzed: Skhûl, whose human remains are thought to belong to modern humans, and Tabun, associated to neandertals.

The remains from Tabun were discovered between 1929 and 1934, providing the first large record of Middle Paleolithic humans. Moreover, Tabun yielded a complete stratigraphy since the Early Paleolithic, with a technological succession named after the site. Although it is a key Middle Paleolithic site, chronology has been widely debated and is still subject to question mainly because of the discrepancies between dating methods but also concerning the exact position of Tabun 1 (*Figure 58*) in layer B/C.

Figure 58*. Middle Paleolithic mandible of Tabun 1 from Mont Carmel.*

The skeleton was definitively found at layer C but Garrod (who directed the excavations) expressed her doubts, and thought it might be intrusive from layer B (Bar Yosef & Callander 1999). Later, when Jelinek was directing the excavations, he even proposed that the skeleton might come from layer D (Jelinek *et al* 1973). Grün & Stringer (1991a,b) analyzed the dates of the layers concluding that most of layer B falls within OIS 5 (around 100 *Ka*), while layer C dates were somewhat older than 125 *Ka* (OIS 6). U-series dates (McDermott *et al* 1993) suggested 100 *Ka* for layer C, while TL dates (Mercier *et al* 1995b) indicated 171±17 *Ka*. Older layers (D and E) might be over 200 *Ka*. Schwarcz *et al* (1998) analyzed Uranium gamma-ray spectrometry directly on the mandible and proposed an age between 34-70 *Ka* that has been generally rejected (see: Millard & Pike 1999) and there is a wide agreement that Tabun 1 might be as old as Tabun 2 (Grün & Stringer 2000), around 122±16 *Ka* (Grün & Stringer 2000). Those discrepancies on dating are important as OIS assignation depends on its variation (between OIS 6 and OIS 4) which is important for movements and colonization of the area by humans and neandertals

(Keith 1937; McCown & Keith 1939; Vandermeersh 1981, 1985; Tchernov 1988, 1992a, 1998; Vandermeersh & Bar-Yosef 1988; Stringer *et al* 1989; Wolpoff 1989, 1996: 586-608; Marks 1990: 56-80; Bar-Yosef O & Vandermeersch 1991; Hovers 2001; Bar-Yosef *et al* 1992; Rak 1993, 1998; Rak *et al* 1994, 2002; Bar-Yosef 1998b, 2002; Hublin 2000; Kramer *et al* 2001; Shea 2003a,b). Some other remains have been found in layers B and Chimney II (Jelinek *et al* 1973). Tabun series I (TB-I) come from layer B (HPM N7 453). All teeth might belong to the same individual, which is thought to be young because the roots of the second premolar are not fully formed. Tabun series II (TB-II) represent various individuals (at least two). All the teeth were reported from Chimney II, except an incisor coming from layer B (HPM N7 7455). The upper molar could be deciduous and the lower molar has open roots. Tabun series III (TB-III) come from layer B (HMP N7 456). The only molar in this series could be deciduous or permanent and is greatly worn[53].

Skhûl is only some meters away from Tabun. All human remains in this site come from layer B, which is highly brecciated. The lithic industry is unquestionably mousterian while there is general agreement that the fossils belong to AMH. Similarly to what happens at Tabun, the chronology is highly inconsistent. U-series provided a chronology between 46-88 *Ka* and 66-102 *Ka* (McDermott *et al* 1993). ESR dates (Stringer *et al* 1989) placed the individuals between 81±14 to 101±12 *Ka*. TL, however, went for older dates, around 119±18 *Ka* (Mercier & Valladas 2003)[54]. In addition, some authors (Ronen 1976 *cit. in:* Wolpoff 1999: 602) doubt about the coetanity of the individuals, being Skhûl 3 and 6 to 10 more ancient than Skhûl 1, 4 and 5. McCown & Keith (1939) described the individuals from Skhûl. The sample analyzed here included only adult individuals: SK-2 (female), SK-5 (male), SK-6 (male) and SK-7 (female), all being older than 30 years according to their dental wear.

The climatic variation observed in Europe during the Pleistocene was represented in the Near East with arid-humid events more than cold/warm oscillations. During the Pleistocene, climate was more humid than nowadays most of the time (Horowitz & Gat 1984; Horowitz 1992; Bartov *et al* 2002; Shea 2003a); during the Pleistocene, three phases were described: Early Middle Paleolithic (EMP), Middle Middle Paleolithic

[53] We will follow Grün & Stringer (2000) 122 *Ka* dating for Tabun 1, and the 60 *Ka* date given by Jelinek *et al* (1973) and Wolpoff (1999: 595) for layers B and Chimney.

[54] Skhûl chronology will be considered ~81-101 *Ka* (90 *Ka*) following ESR dates used also by Verna (2006: 85) although last analyses by Grün *et al* (2005) went for an age around 100-130.

(MMP) and Late Middle Paleolithic (LMP). The EMP (250-128 *Ka*) includes most of OIS 7 and 6 showing a decrease in humidity associated to the cold OIS 6 (Cheddadi & Rossignol-Strick 1995). The MMP (130-100 *Ka*) roughly corresponds to OIS 5 and is characterized by a great instability derived from oscillations within this isotopic stage (Bar-Yosef & Goldberg 1988: 15; Schild *et al* 1992; Cheddadi & Rossignol-Strick 1995). At 122 *Ka*, there is a hyperarid event lasting ~15 Ka (Bar-Yosef & Goldberg 1988: 15; Frumkin *et al* 2000; Hallin 2004: 11; Brauer *et al* 2007; Finlayson 2009: 69). The accepted chronology of Tabun would place the individual at this event, corresponding to the Eemien. Recently, Fiorenza *et al* (2011a) described the environmental conditions at Tabun as Mediterranean evergreen, similar to those at Qafzeh around 115 *Ka*. Overall temperature and humidity would have increase during OIS 5c (around Skhûl's dating; from 115 *Ka* on), although with marked cold-arid events (Cheddadi & Rossignol-Strick 1995); and during OIS 5c and OIS 5a vegetation would have been a mixture of Mediterranean woodlands and deciduous forests. Finally, the LMP (71-47 *Ka*) is characterized by dry and cold conditions clearly observed in the faunal migration from continental Europe (Horowitz 1987; Bar-Yosef & Goldberg 1988: 15; Tchernov 1998; Bartov *et al* 2002: 18-19).

According to archaeological analysis, both populations in the area would have had comparable subsistence strategies, settlement patterns and similar behaviors including the use of the same technology (Bar-Yosef 1992, 1995, 2000, 2004; Bar-Yosef & Vandermeersch 1993; Shea 2001, 2003a,b; Speth & Tchernov 2001, 2003; Kaufman 2002a,b; Adler *et al* 2006). Schoeninger (1982) performed a Sr/Ca analysis on Skhûl 9, Qafzeh 4 and Tabun C1 showing no differences on the diet of the two populations. However, buccal microwear analyses (Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 2003) showed that neandertals (Amud 1, Tabun 1 and Tabun 2) presented less scratches' density and less horizontal scratches than modern humans (Qafzeh 5 and 9 and Skhûl 4), suggesting that neandertals would have consumed higher quantities of meat. The closest group to Tabun was the Inuits[55]. El-Zaatari (2007) occlusal topography showed that Skhûl 7 and Tabun 1 appeared closer to wooden environments while Tabun 2 was closer to steppe landscapes. However, both Tabun individuals were placed within mixed diet modern hunter-gatherers. Recently, Fiorenza *et al* (2011a; *Figure 32*) analyzed wear facets on modern humans from Qafzeh (Q5, Q6, Q7, Q9, Q11, Q15 and Q27) and neandertals from Tabun (TB1), Shanidar (Sh2) and Amud (A1). Both groups were considered to belong to

[55] Although only Tabun 1 presented a carnivore pattern with more than 90% of probability (91.41%; Lalueza *et al* 1996).

Mediterranean woodlands; however, TB1 was classified closer to closer forest inhabitants, like those from Krapina, while Qafzeh individuals were highly variable[56].

5.4. Upper Paleolithic Individuals

The UP sample analyzed included 378 teeth corresponding to 78 individuals. This sample spans from OIS 3 to OIS 2 (Early and Upper Paleolithic), excluding the Holocene[57]. The samples come from 24 sites from Czech Republic, France, Portugal, Italy, Croatia and Spain (*Figure 59*). Only one individual from South Africa was included: Cave of Hearths 5.

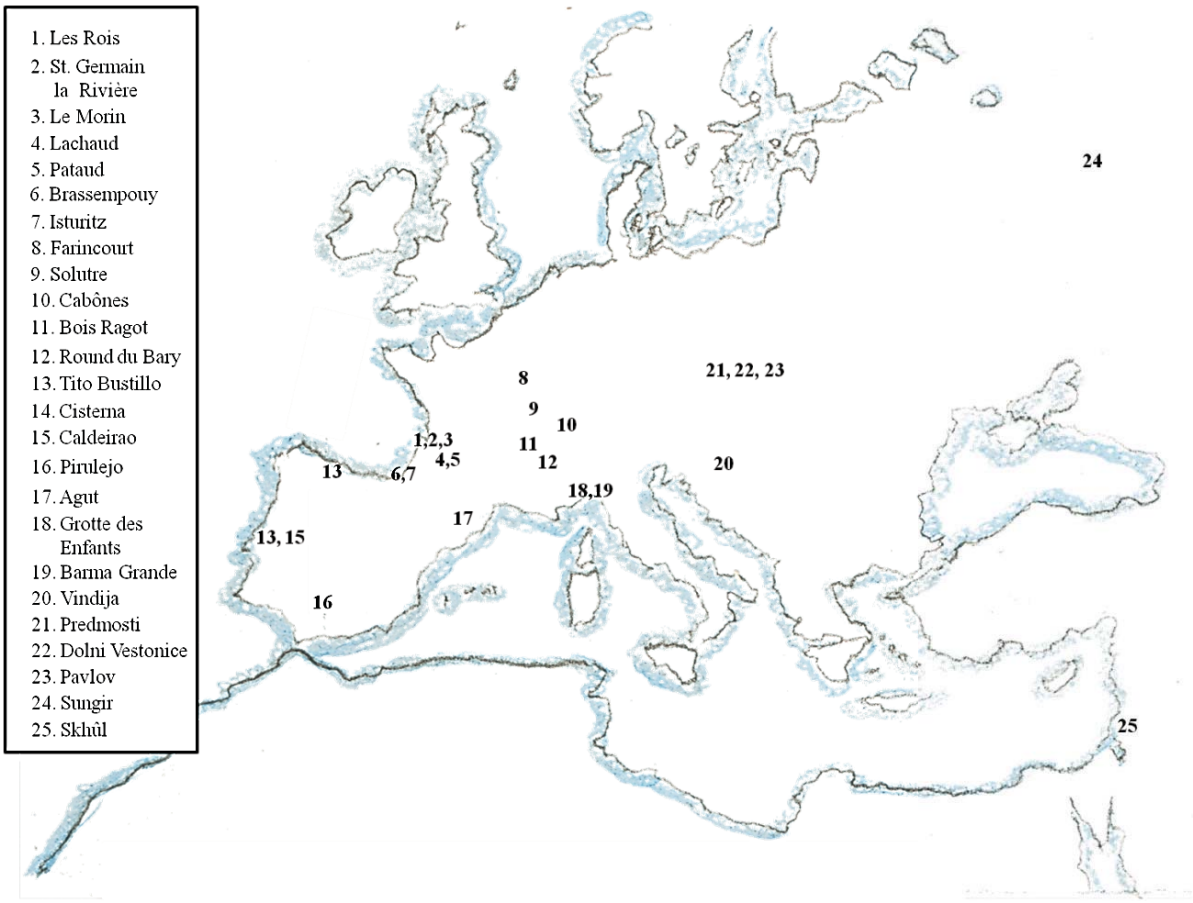


***Figure 59**. European Middle Paleolithic material analyzed in this thesis.*

[56] Buccal microwear analyses and oclusal topography considered Tabun individuals to be from OIS 6 while for analytical purposes in this dissertation, the chronology followed will be 122 Ka, which places the individual TB1 at the OIS 5e in a warm and dry semi-dessertic environment. Doubts concerning its association will be considered in the discussion.

[57] As explained in the Introduction, transitional industries are also considered makers of the Upper Paleolithic, but they are included in the Middle Paleolithic.

5.4.1. Czech Republic

a. Mladeč

Mladeč cave (Tresín Hills) includes modern human remains in association with aurignacian levels (Churchill & Smith 2000). All the individuals analyzed come from the main cave (Mladeč I) and date to 31,190±400-390 (unncalibrated years BP; Wild *et al* 2005; Teschler-Nicola 2006). Mladeč 1, the most complete cranium, was a 16-17 years-old female (Wolpoff *et al* 2006), and Mladeč 2 was a female not older than 16 years old (Frayer *et al* 2006). Only 4 teeth represented Mladeč 8, a 35 years-old male (*Figure 60*). Mladeč 9a and 9b, two permanent teeth (C and P3, respectively), were directly dated to 31,500+420-400 years (Wild *et al* 2005). Finally, Mladeč 10 was an isolated maxillary M3 from an adult individual. The environmental reconstruction, based on faunal remains, indicated landscape deterioration (Svoboda 2006) with cold and dry conditions (Pacher 2006). However, Churchill & Smith (2000) associate the human remains to the warm interpleniglacial (the Denekamp interstadial) between the Göttweig/Podharem interstadial (Smith 1982) and the middle Würm stadial.

***Figure 60**. Dental remains from Mladeč 8 Ind. 5457, LM_{1-2}.*

b. Dolni Vestonice

This open-air site, at Moravia, is well known because of a triple human burial recovered, as well as the mammoth remains. Its lithic technology has been classified as pavlovian (Trinkaus & Svoboda 2006: 6-8). Humans from Dolni Vestonice inhabited an environment described as tundrous by some authors (Kovanda 1991; Svobodova 1991) although others consider the individuals could belong to the Paudorf interstadial/oscillation (Oackley *et al* 1971) with deciduous trees and warm species in a wooden landscape (Mason *et al* 1994).

DV-I site contained human remains associated to both early and evolved pavlovian lithics, while humans from DV-II were associated only with evolved pavlovian tools. DV-I, the first excavated area, includes specimens DVIII, DV-31, DV-32 and DV-37. DVIII was a 36-45 year-old female (Trinkaus & Jelinek 1997) presenting the complete dentition. It was found on the upper part of the site with a chronology of 25,950+630/–580 (Trinkaus & Jelinek 1997). DV-31, DV-32 and DV-37 were recovered by Klima in 1974 and no direct dates are available for these remains but they come from the lower layers, dated around 27-29 *Ka* (Trinkaus & Svoboda 2006: 11). DV-31 consists on three teeth, from which we have only analyzed a RM_3 belonging to a 21-25 years old individual. DV-32 was an isolated molar, probably a M_3, also from a 21-25 individual. DV-37 was an isolated LM_2 from a 16-20 years old individual (descriptions available in Trinkaus *et al* 2006: 419-458).

The area of Dolni Vestonice II is much better documented with continuous occupational layers. From this area are: the triple burial (DV-13, DV-14 and DV-15) and DV-16. These individuals have been dated to 26,640±110 years (GrN 14831) (Trinkaus & Svoboda 2006: 11). DV-13 was a 21-25 years old male with 26 teeth. DV-14 was a male around 16-20 years old with the complete dentition. DV-15 was probably a male around 21-25 years old with 30 teeth, all *in situ* except for LI_1 and LI_2, which were lost *post-mortem* (*Figure 61b*). Finally, DV-16 (*Figure 61a*), described by Svoboda (1988), was a male of more than 45 years old, dated to 25,570±280 years (Moncel & Svoboda 1998).

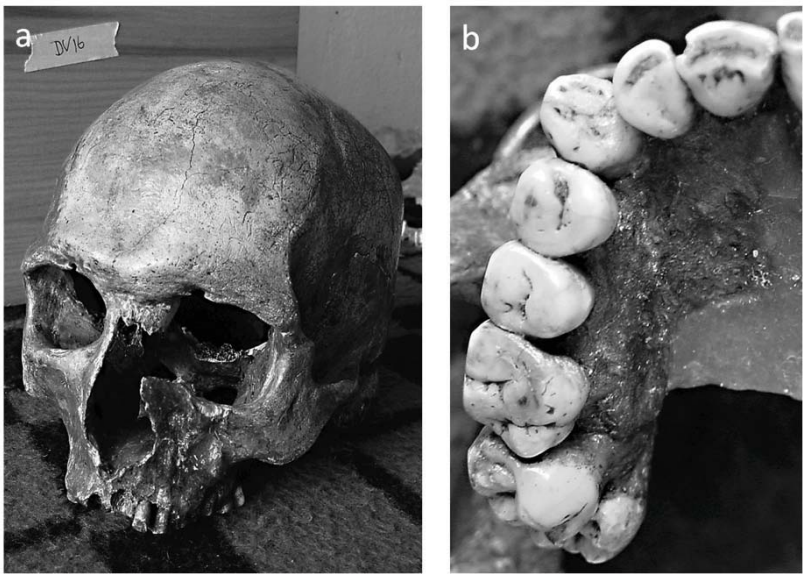


***Figure 61**. Dental remains from Dolni Vestonice; a) DV-16, skull, b) DV-15, right maxilla.*

c. Pavlov

This site is well known for giving the name of the pavlovian lithic industry. The individuals analyzed come from the Pavlov I area. The dating is 26,170±450 years (GrN 2039) for the first three individuals and ~25-27 *Ka* for the evolved pavlovian complex (Trinkaus & Svoboda 2006); PV-1 was a 36-45 years old male (*Figure 62*), PV-2 a complete maxilla of a 26-35 years old individual and PV3 a mandible from a 26-35 years old individual. It has not been completely discarded that PV-3 and PV-2 were the same individual. PV-20 and PV-28 are two isolated teeth (LM^3 and LM_3). Environmental conditions at Pavlov have been described as cold and dry (Svoboda *et al* 1994; Kovanda 1991), forested steppe (Damblon 1997).

***Figure 62**. Dental remains from Pavlov I (right maxilla).*

d. Předmostí

On this open-air site in Moravia, dated ~27-29 *Ka* (Allsworth-Jones 1986; Vlcek 1991; Svoboda 2007a, 2008), lithic industry was represented by evolved pavlovian (Svoboda 2007a, 2008). Minimum number of individuals recovered was 20 (Smith 1982). The remains analyzed here included two specimens from Skalka Ib: PD-26 (A17 088), an adult female with the mandibular right premolar and molar series (Veleminska & Bruzek 2008; *Figure 63*), and PD-30, a specimen that is supposed to come from the Předmostí fossil collections because of a note included by Ullrich in 1996, in which he described the individual as an adult without sex assignment (Veleminska & Bruzek 2008). It consists on a mandible with 5

postcanine teeth: RM_{1-2} and LM_{1-3}. The Předmostí individuals are chronologically included within the pavlovian individuals from Dolni Vestonice and Pavlov, probably in the Paudorf interstadial. Both malacofauna and macrofauna indicated cold-adapted species (Kovanda 1991; Svoboda 2008), although pollen analyses suggested mild conditions with extended forests (Sovodoba *et al* 1994).

***Figure 63**. Dental remains from Předmostí A17 088 (RM_{1-3}).*

5.4.2. Croatia

a. Vindija

The Vindija site is best known for its Neanderthal remains. However, some individuals younger than 27 *Ka* (Wolpoff *et al* 1981, Ahern *et al* 2004), coming from the End of Würm III (Smith *et al* 1982), were found: Vi-022, Vi-232 (Vi-21.20), Vi-22.4 and Vi-22.7. Although chronology is not detailed, layer E has been dated ~18.5ka (Wild *et al* 2001) which would place individuals from layer D and D/E between 27 and 22 *Ka*. The AMH from Vindija have not been as extensively described as Neanderthals. Vi-232 is an infant individual with decidual dentition coming from the upper levels D/E (*Figure 64b*). Vi-22.4 and Vi-22.7 (*Figure 64c*) are adult isolated teeth corresponding to layer D. Vi-022 is a more problematic individual as, it doesn't appear in the literature but might come from the upper Paleolithic remains (F. Smith *p.com*; *Figure 64a*). While layer D has been considered gravettian (Karavanić 1995; Wolpoff *et al* 1981) or even epigravettian (Ahern *et al* 2004; Jankovic *et al* 2006) the transitional layer D/E has not been properly analyzed (this affects individual Vi-232). Environment would be cold and dry (Svoboda *et al* 1994; Kovanda 1991) and the vegetation is reconstructed as an open steppe with woodland refugee (Jankovic *et al* 2006) emphasizing the refugee character around the LGM (Miracle *et al* 2010).

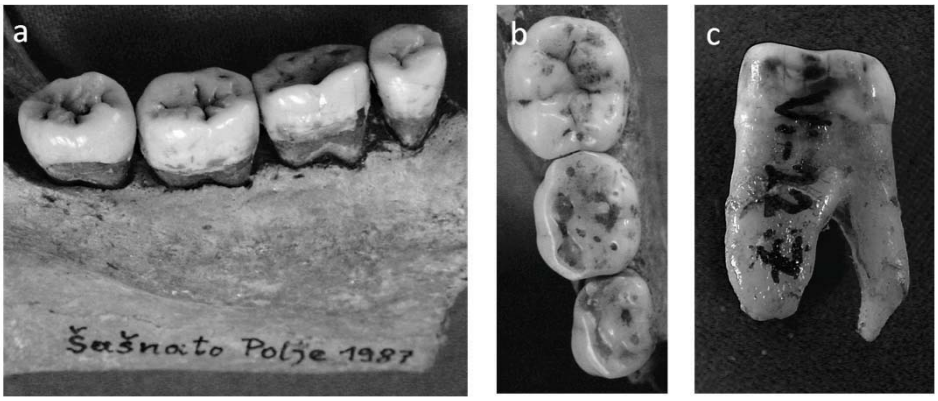


***Figure 64**. Dental remains from Vindija: a) VI022 (LP_4, LM_{1-3}), b) VI014 (Vi-21-20, Rm_{1-2}, RM_1), c) VI021 (Vi-22.7, LM^1).*

5.4.3. France

a. Isturitz

Fossil remains from the Isturitz cave (southwest France) has not yet been properly described. The teeth analyzed included specimens IV 1950-10-2 (an isolated mandibular molar) and III 1937 1950-4-1 (a right mandibular series and LM_{1-2}). Szmidt *et al* (2010) published ^{14}C dates on the proto-aurignacian and older aurignacian levels from level C4c4 (38-36 *Ka*). However, museum references indicate that the specimens studied came from the "*aurignacian superior Couche IV*", perhaps from the Göttweigg interglacial. The most complete description of the human remains was published by Gambier in 1990/1991. Faunal remains were not conclusive, including bears and deers, indicative of forested landscapes, as well as reindeer, adapted to cold environments and horse, mostly associate to open steppes (Bouchud 1952 *cit. in*: de Saint-Périer & de Saint-Périer 1952: 71-74, 184-185, 162-164).

b. St. Germain la Rivière

St. Germain la Rivière is a rock shelter site in the Dordogne basin. The specimens analyzed correspond to individuals B3 to B7. Skinner (1997b), studying infant dental wear, indicated the presence of 2 individuals (B3 ~ 7 years old and B5-7 ~5 years old). We have not found further references describing these fossils. They seem to have been unearthed from level III, dated between 17 and 14 *Ka*, (Drucker & Henri-Gambier 2005; 15,780±200 according to Richards 2009) and magdalenian, but poorly defined (Oakley *et al* 1971: 174). If this dating was correct, the specimens would have lived during the oldest Dryas/Heindrich 1 period,

characterized by re-cooling conditions after the LGM which fits with the most abundant faunal remains indicating steppe-tundra landscape (Oakley *et al* 1971: 174). Drucker & Henri-Gambier (2005) analyzed the isotopic values of the bones of St. Germ 1 and suggested that their main food resource would have been large herbivores, while river fish (salmon) would have played little if any role.

c. Lachaud

The individuals analyzed from this rock shelter, also in the Dordogne basin, correspond to Lachaud 3 (mandible B, an 18 years old female) and Lachaud 5 (mandible A, a 15 years old female). Ferembach (1957) made the description of the human fossils, whose chronology is only indicated as Würm III/IV. The site included solutrean to magdalenian technologies. Bouchud (1952) analysis of micromammals considered that a dulcification of the conditions occurred between these cultural phases. The analyses of the faunal remains in layer 2b, in which the fossils were found, suggested fauna adapted to cold and open environments (Cheynier 1951).

d. Solutre

Only one individual was analyzed from this cave in the northeast of France: Solutre 1956-49, a 5-year-old infant (Skinner 1997b). Although the site is famous for naming a cultural technotype, the association of the fossil remains with any stratum is unclear[58].

e. Farincourt

This cave in northeast France includes three specimens: Farincourt 1 (1960-7), an adult female, and Farincourt 3, a juvenile ~11 years old (Skinner 1997b), probably in association to Farincourt 2. Chronologically, the individuals come from a Preboreal (Würm IV, ~10-9 *Ka*) layer, although Farincourt 2 could date back to the Oldest Dryas. Faunal remains included cold adapted species, such as bison and reindeer (Joffroi & Mouton 1946).

f. Les Rois

The fossil remains from Les Rois, a rock shelter in central-east France, were first described by Mouton & Joffroy (1958). We analyzed specimens Les Rois 1 (mandible A), corresponding to a 10 years old individual, and

[58] Actually, it probably belongs to the Holocene.

Les Rois 2 (mandible B) corresponding to an 11 years old infant (Skinner 1997b). The site had one of the richest aurignacian sequences (Michel *et al* 2008; Ramírez Rozzi *et al* 2009) dated between 30.4 and 27.3 *Ka* BP (Ramírez Rozzi *et al* 2009). Faunal remains indicated that the oldest aurignacian levels would have been associated with cold and dry climatic conditions that shifted to mild conditions till the LGM (Huntley & Allen 2003: 79). Faunal remains from layer B2 suggested mixed environments, including both bear and deer, indicative of forested landscapes, and reindeer, typical of tundras (Bouchud 1958 *cit. in*: Mouton & Joffroy 1958: 25-29).

g. Abri Pataud

Various fossil remains were found in the Abri Pataud rock shelter (Dordogne). The specimen included in this microwear study was AP-1 (*Figure 65*), a 14-15 years old female described by Billy (1975). It came from Level 2(f), dated to 22±0.6 *Ka* (OxA-162) (Bricker & Mellars 1987). Movius (1975) and El Mansouri *et al* (1996) defined the lithic technology found at this level as proto-magdalenian. However, Gambier (2002) and Villotte *et al* (2010) classified Level 2 as gravettian.

***Figure 65**. Dental remains from Abri Pataud LP_3, LM_{1-3}, RP_3, RM_{1-3}.*

Sedimentologically (Farrand 1975) the climate is described as cold, though somewhat moist, and pollen analyses drew a scenario including both stepparious landscapes and wooded areas with pine and birches. This mixed environment could have constituted a refugee in the Dordogne basin during the LGM (Donner 1975). Fellag (1998) reanalyzed the pollen sequences from the site and indicated that since level 2 was sterile on

seeds she could only analyze level 3/2, which indicated opened, but rich, environments, both on quantity and variety of species. Faunal analyses by Bouchud (1975) showed a clear dominance of reindeer throughtout the different levels, whatever the climate or associated lithics, concluding that a reindeer hunting specialization was probably present, proposing that human hunting strategies were not constrained by environmental conditions or climatic fluctuations. In the upper levels of Abri Pataud (perigordian and magdalenian) fish (salmon), amphibian and bird bones were found although the carbon isotopic analysis by Richards (2009), including 4 specimens dated around ~18 *Ka* showed low ∂C^{13} values, indicating low percentages of marine resources in the diet of humans in this period.

h. Rond du Barry

An adult male skull was found in the Rond du Barry cave at Polignac (Haute-Loire). The site showed a long deposit sequence from mousterian to magdalenian levels. The specimen, RB-8 (*Figure 66*), was described by Gambier & Houët (1993) and belongs to a secondary sepulture (de Bayle des Hermes & Heim 1989). The chronology of the layer in which it was found (F2) was dated to 17,100±450 BP (Heim 1992), corresponding to the badegoulian technotype, a transitional industry between solutrean and magdalenian (Rosendhal *et al* 2003) at the beginning of the Oldest Dryas.

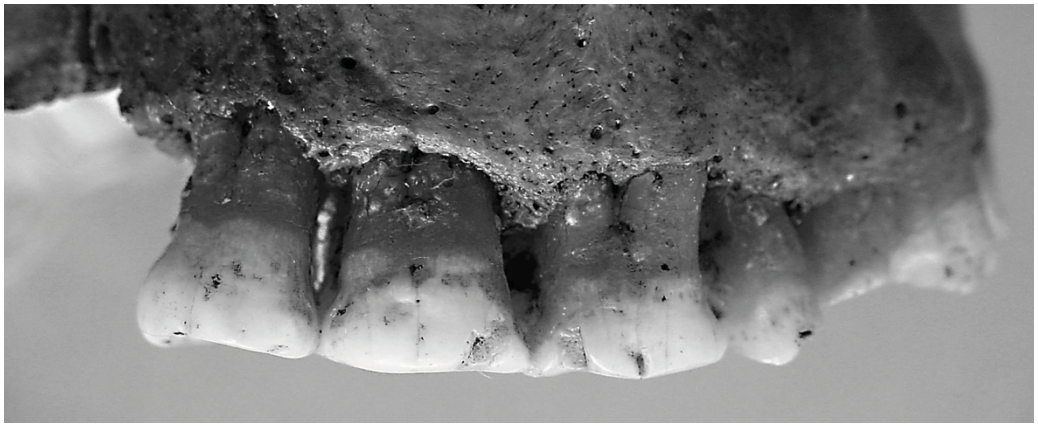


***Figure 66**. Dental remains from Rond du Barry (RP^{3-4}, M^{1-3}).*

Faunal remains from the site included cold adapted species, such as mammoth and reindeer and other indicative of open environments, such as horses (the most abundant) and bison, as well as species from forested environments, such as boar, deer and chamois, indicative of mountain

landscapes (Costamagno 1999, *cit. in*: Gaudzinski-Windheuser & Niven, 2009: 103).

i. Ranchot

The site, known as Abri des Cabônes and located in the Jura region (southeast France), has been poorly described. Recent dates indicated 12,565±50 *Ka* (Stuart & Lister 2011). Faunal analyses have shown cold climatic conditions, with reindeer being dominant, along with artic fox and hares. However, some mild and warm species have also been found (deer and wild boar), probably corresponding to the Allerød interstadial (Serge & d'Errico 1993). Technology, analyzed by Serge & d'Errico (1993), is characteristic of the final magdalenian, with some azilian points (~10%).

j. Le Morin

This rock-shelter near Bordeaux was described by Sonneville Bordes & Deffarge (1974) and Deffarge *et al* (1975). Their descriptions focused on the lithic material (magdalenian VI) and not on the associated fossil remains (layer A IV). Chronology was established, by technological *debitage*, around 12,150±240 (Jöris 2002), corresponding to the end of the LGM, in a cold moment represented by the Younger Dryas. Laroulandie (2004) reported bird hunting at the site. The individual analyzed was MO-2, an infant individual with the RP_{3-4} and the RM_3 unerupted, and the Rm_2-M_1, functional. Faunal remains from the site included reindeer, horse and deer, indicating an open-cold environment, though with forests' patches (Delpech 1967 *cit. in*: Oakley *et al* 1971: 148).

k. Brassempouy

Brassempouy, a rock-shelter in the southeast of France (Landes), includes three different sites (Gambier *et al* 2004). The studied specimens come from Grotte des Hyènes and Galerie Dubalen, all from aurignacian levels; although important remains are also found at chatelperronian strata. Chronology of the aurignacian levels ranged from 30 to 34 *Ka.* The specimens from Grotte des Hyènes were BR-93/262 (adult), BR-94/2206 (adult), BR-90/1046 (adult), BR-94/2879 (infant around 1-4 months, of which we only have the unerupted Lm^1) and BR-96/884 (10 years old individual); from Galerie Dubalen only one individual is analyzed: BR-96/441, a 10 years old infant. No paleoenvironmental descriptions were available, so climatic information was based on records around 30-34 *Ka*.

l. Bois-Ragot

This cave in Vienne is known by its magdalenian-azilian technological complex and its faunal remains (Chollet & Dujardin 2005). The human remains, described by Henry-Gambier (2005), only included a decidual molar from an infant. Chronology was assessed from technology to around 13-10 *Ka* (layers 5 and 6), encompassing the magdalenian-azilien to Holocene transitions. The paleoclimatic analysis by Griggo (1996) documented the transition through faunal remains, from the cold and dry Younger Dryas to temperate and humid conditions of the Holocene. The most abundant faunal remain represented in layer 5 was the caribou, followed by hare and harfang, representing a tundra/artic environment (Griggo 1996). Laroulandie (2000) analyzed bird-hunting behaviors of these azilien people.

5.4.4. Portugal

a. Caldeirao

This cave, 140 *Km* north of Lisboa, has yielded some human remains associated with levels E to H. The specimens analyzed are CA-1 (layer Fc), an adult individual with LM^{2}-^{3}, CA-2 (layer H), an infant individual ~10-12 years old including the Lm_2, CA-5 (layer Fa), a 8 years old individual represented by a RI_2, CA-6 (layer Fa), an isolated RI_2, and CA-11 (Layer Eb), an infant individual between 2 and 6 years old (towards the older age) represented by a Rm_2. Layers F and H are roughly dated between 19-21 *Ka* (at the LGM) being CA-1 (layer Fc) dated at 18,840 ± 200 Ka (Trinkaus *et al* 2001). CA-11, from level Eb is the most recent human remain, dated around 14-10 *Ka* and being the only magdalenian, while the rest of the individuals are associated to the solutrean culture (Trinkaus *et al* 2001). The chronology of CA-11 was too wide to delimitate its climatic period. Within these 4 thousand years there were two interstadials (Allerød & Bølling) and two stadials (Older and Younger Dryas). In some areas, the Older Dryas has not been reported, assuming a continuous Allerød-Bölling interstadial with cold pulses.

Portugal was heavily influenced by polar fronts during the solutrean period. During the LGM, the Portuguese environment, north of Cabreira, Estrela, Gerês and Peneda mountains, would have been represented by a tundra with pine and alder forests, thicker in river valleys at lower altitudes and extensive sand dunes deposited by cold and salty winds coming northwest along the coast (Ferreira Bicho 1994). Faunal species

represented since the LGM onwards indicated cold environment, while on the magdalenian phase conditions tended to ameliorate (Ferreira Bicho 1994) presenting moreover a more humid climate (Simon 2002). Recent analyses on Iberian paleoclimatology by González Sampériz *et al* (2010) proposed that Caldeirao environment would have been associated with open mountain-type habitats, although termophilus species have been reported too, indicating that some groups could have survived in sunlit slopes.

b. Almonda

This karstic cave has yielded some Middle Pleistocene human remains but the individuals analyzed in this study are AMH coming from layer 3 (sublevel 3a) at AMD-1 (Galeria da Cisterna) and correspond to Cisterna 1, 2 and 3. The analyses of the fossil remains (Trinkaus *et al in prep*) considered each tooth to represent a different individual: one infant around 8-10 years old (Cisterna 1), one infant around 2 years old (Cisterna 3), and an older one, a juvenile or young adult (Cisterna 2). Cisterna 1 consists on a fragment of right maxilla with the decidual molar series and the first permanent molar. Cisterna 2 and 3 were isolated teeth, including anterior teeth, premolars and decidual molars. Layer 3 corresponded to magdalenian deposits around 13 *Ka.* Level 2 is thought to represent the end of Dryas III, while level 4 reflects the warm Bølling-Allerød oscillation (around 14.5 *Ka* BP). Therefore, level 3 could be placed between the cold Young Dryas and the warm Bølling-Allerød. Climatic reconstructions indicated cold environments, and faunal remains (dominated by ibex) coincided with open landscapes. It has to be noted that horses were not abundant and polar species were absent, while wild boar and red deer were well represented. Therefore, a taiga landscape (cold but not too much compared with other European areas) could be assumed[59].

5.4.5. Italy

a. Grimaldi

From Grimaldi caves, at Balzi Rossi in the Mediterranean coast of Italy, some specimens from Barma Grande and Grotte des Enfants (or Grotta dei Fanciulli) were analyzed. These two sites include multiple burials (tripe in Barma Grande and double in Grotte des Enfants). A total

[59] In Cabeço de Porto Marinho, a magdalenian site in the Portuguese Extremadura, charcoal assemblages showed dominance of evergreen species and very few deciduous trees: only two taxa (González-Sampériz *et al* 2010).

of 12 individuals, 6 from each site have been recovered. Barma Grande lacks a good stratigraphical context; however, BG-6 was dated on 24,800±800 *Ka* (Formicola *et al* 2004), being the last burial event at the site. This date confirmed that all six individuals came from a gravettian period (Teschler-Nicola & Trinkaus 2001; Mussi 2002) and not from aurignacian levels as previously though. Nevertheless, Banks *et al* (2008b) have ascribed the site to the epigravettian period, dating it around 17 *Ka*, which is in agreement with dates on faunal remains ~19 *Ka*[60] (Bisson *et al* 1996). The specimens analyzed from Barma Grande were BG-2, an adult male (Churchill & Formicola 1997), BG-3, a 12-13 years old female and BG-4, a 14-15 years old male (Formicola 1989, although he expressed doubts on this two individuals sexual adscription). Those individuals correspond to the triple burial. Finally, BG-5, found some meters inside the cave (Formicola *et al* 2004), was an adult male (Churchill & Formicola 1997)[61]. Associated faunal remains were similar to those of contemporaneous sites in the area (Castiglione, Vico, etc): *Ursus spelaeus, Cervus elaphus, Bos primigenius* and *Capra primigenia* (Oakley *et al* 1971: 242). Environmental reconstructions indicated open coniferous forests, with less than 20% of pollens (Follieri *et al* 1998).

Grotte des Enfants was dated ~24-23 *Ka* (Mussi 2002: 235), not older than 28 *Ka* (Delson *et al* 2000: 616), in a gravettian context (Teschler-Nicola & Trinkaus 2001), preceding the Tursac temperate oscillation. The double burial, including GdE-1 and GdE-2, are thought to come from layer N, around 12 *Ka* (Delson *et al* 2000: 616). However, the stratigraphy of the other remains has not been clearly defined (Mussi 2002: 226). The fossil specimen GdE-3 could come from level I (belonging to layer H) and GdE-4 from level H (belonging to layer G). Oackley *et al* (1971) and Henry-Gambier (2001: 16) considered that GdE-3 to come from burial II, in layer B, being therefore Mesolithic while Delson *et al* (2000) considered the earliest burial (GdE-3) to come from the lower part of level E and GdE-4 from level F (being this last individual an intrusive burial dated to 10.25 *Ka;* Binant 1991). This chronology situates GdE-4 in a pre-boreal (Holocene) context. For analytical purposes, Grotte des Enfants 3 would be considered gravettian, ~23-24 *Ka*, at the end of OIS 3 in a cold landscape (Mussi 2002), and Grotte des Enfants 4 would be considered pre-boreal, just before the oncoming Holocene.

[60] The most recent dates obtained offered a chronology as young as 14 *Ka*.

[61] Some isolated teeth have also been found in Barma Grande although no descriptions are available, so we kept the museum reference assuming they came from the same context as the rest of Barma Grande individuals.

5.4.6. Spain

a. Abric Agut

The human remains from this rock-shelter in Catalonia, northeast Spain, were first considered Neanderthals (de Lumley 1973). Later revisions considered them anatomically moderns, spanning from 13,633±527 year BP, at the basal level, to 7,731±370 years BP, at the top (Vaquero *et al* 2002). Campillo *et al* (1999) re-analyzed the teeth, classifying them as LP_4, LM_1, RM_2, and RM_3. Faunal remains from level 4.7 included *Cervidae, Caprinae, Leporidae* and tortoises. Sedimentological analyses indicated a cold climate at the beginning of the sequence and a later increase in humidity and amelioration of climatic conditions, which corresponds with the lack of cold adapted fauna. According to González-Sampériz *et al* (2010) the area would have been savannah-steppe like after the LGM, although some sites would have constituted refugees in lowlands. On the occupational layers, high quantities of pinewoods were used as a combustion material (Aullé 2002). Teeth were recovered from the base of the level and, therefore, chronology would be around 13 *Ka*. The cold climatic reconstruction could correspond to Younger Dryas (12,800-11,500).

b. Tito Bustillo

The excavations at Tito Bustillo, a cave in Asturias[62], northwest of Spain, have yielded two individuals represented by two isolated teeth: a decidual LI^1 without oclusal wear and a permanent LP^4 (Garralda 1976). Both specimens (*Figure 67*) come from level Ic, the living floor in which hearths, numerous artifacts and faunal remains were found. It was dated ~11,500-12,500 *Ka* (Ceer & Kopper 1974; Moure Romanillo & Cano-Herrera 1979). This chronology matches with the upper magdalenian (magdalenian V-VI) associated technology. Climate is considered cold, corresponding to the Younger Dryas (Moure Romanillo & Cano-Herrera 1979). According to González-Sampériz *et al* (2010), during this period the cantabrian coastline saw a steppe expansion. The faunal remains studied by Altuna (1976) showed the significance of deer, followed by horse, chamois, roe deer, reindeer and aurochs. It was notable the presence of two *Phoca* and mollusks. Fresh water fish were painted in the cave, which suggested an intensive exploitation of these resources (Adán *et al* 2009).

[62] The individual will be considered from Mediterranean environment in the AMH analyses although, to be consequent with El Sidrón adscription to Northwestern, when analyzing the complete sample size (Chapter 11), it will be considered also from the Northwestern European sites.

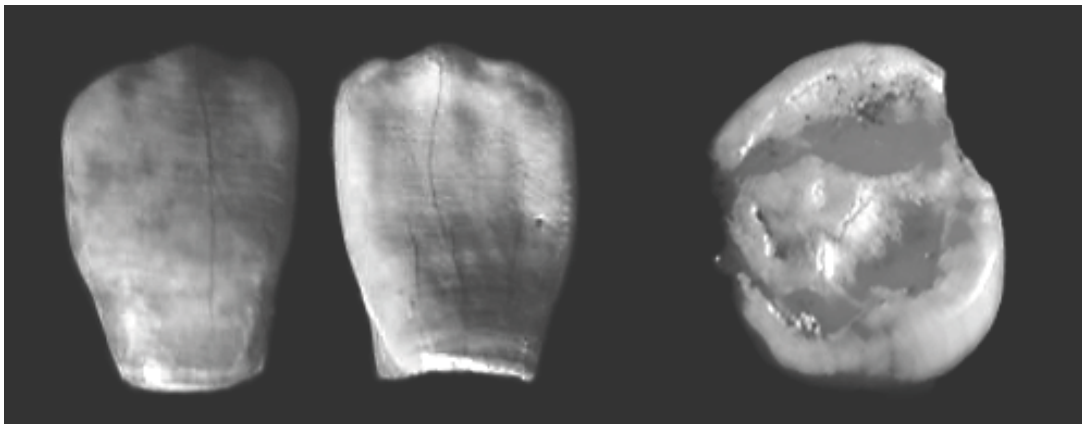


***Figure 67**. Dental remains from Tito Bustillo (left, LI^1, vestibular and lingual views; right, LP^4, occlusal view).*

c. Pirulejo

Pirulejo is a cave site in Córdoba, south of Iberia, widely described in 2008 by Cortés Sánchez. The human remains come from level 4b and were dated around 12,500-13,500 years BP (Cortés Sánchez 2008), and included a parietal bone fragment, a canine, a deciduous molar and three premolars. These remains could represent two individuals. We have analyzed two specimens representing the two individuals: a deciduous Rm_1 and LP_4. Faunal analyses highlighted the importance of the rabbit, followed by ungulates (deer), and wild boar (Riquelme Cantal 2008). Palinology (López Sáez *et al* 2008) indicated an increase of trees coinciding with the Allerød oscillation; in which level 4b is placed. The environment would have been river valley woodland with birches, willows, holm oaks and elms. The climate could be best described as warm and humid.

5.4.7. Eastern Plains

a. Sungir

Surgir is an Upper Paleolithic site in the eastern plains of Europe, in Rusia (~200 Km east of Moscow). The specimens studied included the postcanine dentition (N=19) of Sunghir 1 (SUN1), Sunghir 2(SUN2) and Sunghir 3 (SUN3), dated to the OIS 3/2 transition, in the Bryansk period (Velichko *et al* 2009). Grave 1 included burial SUN1 (22,900 *Ka*, Pettitt & Bader 2000; 19,200 *Ka*, Kuzmin *et al* 2004; grave 1), an adult male around 55-65 years old (Kuzmin *et al* 2004) with all teeth lacking carious or lesions, dental calculus absent and dental attrition uniformly distributed, even in the front teeth. Due to the heavy attrition, crown heights were

low, and the presence of enamel hypoplasias was difficult to detect. Nevertheless, on the preserved parts of the tooth crowns, hypoplasia was absent (Buzhilova 2005). Grave 2 included SUN2 and SUN3 burials. SUN2 (24,000 *Ka*, Pettitt & Bader 2000; 26,200-27,200 *Ka*, Kuzmin *et al* 2004) was an adolescent (12-14 years old) male (Mednikova *et al* 2000) with no caries or dental calculus (Buzhilova 2005). SUN3 (24,000 *Ka*, Pettitt & Bader 2000; 26,200-27,200 *Ka*, Kuzmin *et al* 2004) was a young (9-10 years old) female (Mednikova *et al* 2000) without dental caries but with dental calculus on the last maxillary left molar; the masticatory surfaces of its deciduous molars showed extensive occlusal attrition, which probably indicates early consumption of coarse-fiber and firm foodstuffs (Buzhilova 2005).

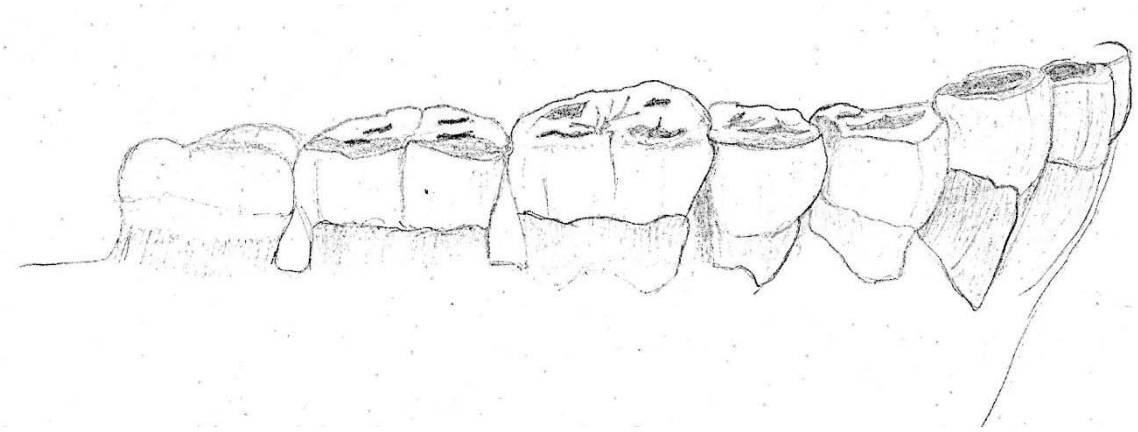
Easter Plains were occupied by AMH as early as 45 *Ka*, along the Don River at Kostenki (Hoffecker 2009: 91). Overall climatic conditions in northeast Europe during the UP oscillations were warmer compared to the western localities (Van Andel 2003: 10; Barron *et al* 2003: 70-75; Huntley & Allen 2003: 96-98; Aiello & Wheeler 2003: 164-166; Hoffecker 2009). Moreover, just before the end of the LGM, around 20-27 *Ka* (Davies & Gollop 2003: 140), there was an increase in population densities in the periglacial areas (Dolukhanov *et al* 2001; Hoffecker 2009: 95). Markova *et al* (2002) reconstructed the paleoenvironments of the region during the Bryansk period and concluded that the climate was moderate-cool. Soil processes and faunal remains (including artic species: reindeer, mammoth, horse and artic fox) indicated cold environments (Bader 1978: 183 *cit. in*: Kuzmin 2008; Velichko & Zelikson 2005; see also: Buzhilova 2005; Velichko & Zelikson 2005; Hoffecker 2009: 94) similar to modern steppe soils of the sharply continental regions of Eastern Transbaikal and Mongolia (Gugalinskaya & Alifanov 1998). However, these zooarqueological associations should be considered cautiously because there were also saïga antelope, brown bear and capercaillie (Soukatchev *et al* 1966 *cit. in*: Kozlówski & Bandi 1984) indicative of cool but not too cold landscapes. Pollen analyses have suggested a vegetation similar to the taiga in Western Siberia (Gurtovaya 1981, 1985 *cit in*: Velichko & Zelikson 2005) or to forest-tundra, with pollen spores of artic and hypoartic species. Forests were formed by pine/birch accumulations/islands penetrating southward to 56-57º N (Sunghir is located at 56.13º N) (Markova *et al* 2002).

5.5.7. South Africa

a. Cave of Hearths[63]

Cave of Hearths is a cave located in Makapansgat (Transvaal). The mandible analyzed (CH005), including *in situ* M_{2-3}, was found in layer A3 (Clark 1964) which corresponds to Late Pleistocene (Mason 1962). The individual belongs to a 12 years old infant (Tobias 1971), even though both molars present moderate wear. Chronology of the site is dubious. Oakley *et al* (1977) dated the overlaying Middle Stone Age layer on 16,811 +- 960 BP (C-926) although the age of layer A3 might be ~55 Ka (Tobias 1971). Climate was described as humid and warm (Bond 1963) and faunal association included horses, *Homoioceras baini* (an extinct bovid also present in Broken Hill, Florisband, etc.) and *Alcelaphus helmei* (an extinct antelope also present in Florisband, where it was first described).

[63] This individual has only been used in the age-related analysis and the micorwear-macrowear.



IV. MÉTODOS

6. ANTROPOLOGÍA DENTAL

El aparato masticatorio es el más documentado en evolución humana (Campbell 1998: 279). Los dientes constituyen uno de los materiales mejor preservados en el registro fósil debido a su dureza (ya que están compuestos principalmente por materia inorgánica) y a su elevada mineralización (mayor que en los huesos) (Boyde 1989; Cate 1998; Eisenmann 1998; Smith & Tafforeau 2008). La dureza del esmalte en la dentición permanente es muy variable según la zona de la corona dental que se considere (*Figura 68*); siendo más grueso y resistente en las cúspides de los dientes, decreciendo su dureza hacia la línea amelocementaria (Boyde 1989; Cuy et al 2002; Mann & Dickinson 2006) y siendo más fina el área labial. La dureza del esmalte en la escala de Mohs es de *ca*. 4-5 *GPa*, mientras que en la dentina es muy inferior (*ca*. 0.5 *GPa*), lo que explica en parte, que una vez perdido el esmalte en la zona oclusal del diente, el de la dentina se produce a una velocidad superior (Galbany *et al* 2010).

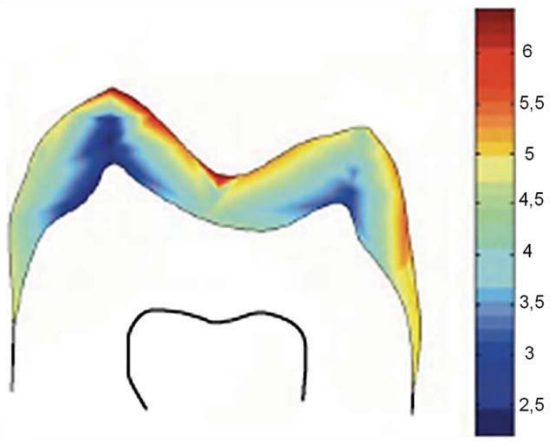


Figura 68*. Variación de la dureza (escala de color de 2,5 a 6) y grosor del esmalte de la dentición de humanos actuales (Mann & Dickinson 2006).*

Una vez formado el esmalte de la corona, éste está estructuralmente completo y presenta todas las características de un diente maduro, pero su mineralización es tan sólo del 30% en relación con el ya erupcionado (Berkovitz et al 1995: 262). El proceso por el que se modifica hasta su forma definitiva constituye la fase denominada de maduración, en la que los

cristales crecen en grosor, reduciéndose el espacio intercristalino y la matriz orgánica desaparece progresivamente hasta ser inferior al 1%[64].

Este capítulo se ha dividido en dos apartados descriptivos referentes al método utilizado para: 1) los análisis del desgaste oclusal y tamaño dental y 2) los análisis de microestriación. El último apartado describe el procedimiento de 1) selección metodológica, 2) error de cada método utilizado en los análisis de esta tesis y 3) selección de la muestra (preservación del material, influencia de patologías, lateralidad y diferencias interdentales y selección del método de representación individual).

6.1. Análisis macroscópico

6.1.1. Captación de imágenes digitales

Las coronas dentales de los moldes fueron fotografiadas en su cara oclusal con el fin de analizar algunas variables de interés: Área Oclusal Total (AOT), área de Exposición de Dentina (ED), Esfericidad (E) y Desgaste Interproximal (DI)[65]. Las caras vestibular y lingual fueron fotografiadas con el objetivo de analizar la altura de la corona (CH).

Algunos investigadores utilizan la posición anatómica del diente para fotografiar la superficie oclusal (Gómez-Robles *et al* 2007, 2008). En el presente trabajo, la muestra se compone de moldes dentales, que en la mayoría de los casos, tan sólo contienen la corona y no siempre fue posible orientarlos respecto a la línea amelocementaria, por lo que se primó que la corona dental quedara perpendicular al foco de la cámara, tratando cada diente como si estuviera aislado[66], siguiendo la metodología propuesta por Suwa *et al* (1994, 1996), Pérez *et al* (2006) y Grine *et al* (2009: 49-64).

La variación en la inclinación de la muestra obliga a la captación de una imagen por diente (incluso en los casos en los que la muestra contiene más de uno; *vs* Deter 2009). La *Figura 69* muestra la variación de la inclinación oclusal debido a este factor. Cada uno de los moldes realizados fue fotografiado

[64] Durante esta fase, la mineralización dental sigue un patrón que va desde las cúspides hasta la unión entre el esmalte y la dentina (Demirjian et al 1973). La secuencia de calcificación de las coronas es bastante estable y predecible y está muy bien estudiada (*ver ref. en*: Scott & Turner 1997: 79). Las cúspides dentales se calcifican antes que los valles de la corona; la cúspide mesio-bucal es la primera en hacerlo, apoyando la idea de que *paracono* y *protocónido* son homólogos en la dentición primitiva. La secuencia se completa antes en las cúspides mesiales, siendo el *hypocono* y el *hypoconúlido* las últimas en calcificarse.

[65] El procedimiento se empleó también para los análisis de morfometría geométrica bidimensional (Anexo 2).

[66] Bailey (2002a), Souday (2008) y Gómez-Robles (2010) han descrito detalladamente el procedimiento utilizado, tanto para dientes *in situ* como en muestras aisladas, incluyendo la distorsión del objeto tridimensional al ser tratado como bidimensional (Souday 2008: 97-100).

utilizando una cámara digital Nikon® D1H en el laboratorio de la *Unidad de Tratamiento de Imágenes y Soporte Informático* del *Servicio Científico Técnico* de la Universitat de Barcelona (PCB-UB). La cámara se colocó verticalmente sobre un trípode y se niveló horizontalmente. En todas las imágenes se añadió una escala milimétrica para la posterior calibración de las medidas. La escala se elevó hasta la altura del plano oclusal de la corona para evitar una distorsión debido a la altura del diente. De esta manera, se obtuvieron imágenes de la cara oclusal de cada pieza dental con una resolución de 3.000 x 2.008 píxeles. Los dientes de interés fueron luego recortados y rotados para que el eje mesio-distal quedara paralelo a la base de la fotografía (eje x) y para el análisis de morfometría geométrica (*véase Anexo 7; apartado 20*) se obtuvo una imagen especular, para que todos los dientes representaran el lado izquierdo, en caso de no disponer de éste.

***Figura 69**. Variación en la orientación de la muestra según captemos la imagen del primer molar RM^1 (izquierda) o del segundo molar RM^2 (derecha) de Farincourt 1960-7.*

6.1.2. Área Oclusal Total (AOT)

El tamaño (odontometría) es quizás uno de los aspectos más estudiados en antropología dental. Los dientes, por sus características físicas particulares (son objetos complejos, variables en forma, redondeados y sin superficies lisas ni ángulos rectos), son difíciles de medir (Hillson 2005: 260). Las medidas más comunes que se suelen obtener de las coronas de los dientes son los diámetros mesio-distal (MD) y buco-lingual (BL) máximos (Wolpoff 1971a). El diámetro MD se define como la distancia máxima entre zonas de contacto interdental mesial y distal del diente y el diámetro BL se define como la anchura máxima de la corona perpendicular al diámetro MD (Hillson 2005: 260). Aunque los diámetros MD y BL suelen utilizarse para calcular índices (MD x BL) de tamaño del diente (Hillson 2002: 72), estas medidas son insuficientes para describir la superficie real (no rectangular) de la cara oclusal y la relación entre cúspides y contorno, por lo que algunos autores han optado por medir estas dimensiones en la zona cervical con el *Hillson-*

FitzGerald caliper, un calibre especialmente diseñado a tal efecto (Hillson *et al* 2005; Fitzgerald & Hillson 2008: 364). El uso de planímetros se conoce desde los años 50 en los estudios de Goose o Moorrees, aunque fueron poco utilizados (Scott & Turner 1988). La medición del área oclusal real del diente (o la cuantificación de su perímetro) se inicia en los años 90 del s. XX cuando Strait ideó una nueva metodología para medir la distancia de varios segmentos lineales (entre 15 y 30), con los que formaba el contorno dental. De esta manera iniciaba la medición del perímetro real del diente.

Los datos relativos al tamaño dental que se presentan, se obtuvieron mediante dos programas informáticos automáticos. La mayoría de la muestra se analizó en el Servicio de Tratamiento de imágenes de la Universitat de Barcelona (PCB-UB) mediante el software *Imat,* desarrollado por esta unidad. En este *software* específico se marcó el perímetro oclusal del diente de forma manual mediante la unión de segmentos lineales pequeños, sin precisar un número mínimo ni máximo (*Figura 70a*). Al cerrar el segmento lineal el programa cuantifica automáticamente los valores del perímetro marcado (PER, expresado en *mm*), el área oclusal total (AOT, expresada en mm^2), el diámetro máximo ($Ø_{max}$ en *mm*), no siempre coincidente con el diámetro MD, y el diámetro máximo perpendicular a $Ø_{max}$ ($Ø_{per \cdot max}$ en *mm*), no necesariamente equivalente al diámetro BL, el radio medio (RM, en *mm*) y la esfericidad del diente (expresada en forma de índice de 0 a 1, en el que 0 indica ausencia de esfericidad y 1 la esfera perfecta). Este método ha sido descrito y empleado en varios artículos (Skinner 1996; Estebaranz *et al* 2004; Galbany *et al* 2006; Deter 2009; Al-Rousan 2009). Otros programas, además de *Imat*, permiten obtener las mismas medidas, como el *software* Sigma Scan Pro5 (SPSS Inc.), que ha sido utilizado por Deter (2009) y Alrousan (2009). En esta tesis también se obtuvieron datos mediante el programa *ImageJ* 1.43u (Wayne Rasband; National Institutes of Health, USA), con resultados prácticamente idénticos. La metodología requiere dibujar el perímetro, tanto del diente como de las áreas de exposición de dentina, mediante segmentos pequeños, por ejemplo con *PhotoShop* (Acrobat), manteniendo la escala, el área oclusal y las áreas de exposición de dentina en capas o imágenes separadas (*Figura 70b*), de forma que sea posible medir los tres elementos independientemente. La exposición de dentina se calcula como el porcentaje entre la suma de las áreas de exposición (ED) y el área oclusal total (AOT).

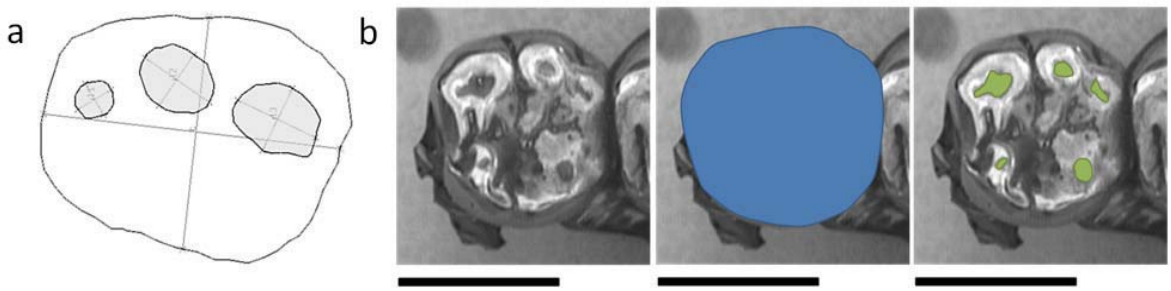


***Figura 70**. a) Imagen derivada del análisis del área y perímetro oclusales. Además del perímetro (PER), área oclusal total (AOT) y los diámetros máximo ($Ø_{max}$) y perpendicular máximo ($Ø_{per\cdot max}$), también se midieron las áreas de exposición de dentina (en gris en la imagen), sumando todas las áreas para obtener en área total de exposición de dentina (ED). Individuo de La Quina V, primer molar inferior izquierdo: LM_1. b) Obtención del área oclusal total (azul, centro) y área de exposición de dentina (verde, derecha) mediante Photoshop e ImageJ. RM_1 VI-11.39 (206) de Vindija.*

6.1.3. Desgaste Dental

"Abrasion can occur as a result of overzealous toothbrushing, improper use of dental floss and toothpicks, or detrimental oral habits such as chewing tobacco; biting on hard objects such as pens, pencils or pipe stems; opening hair pins with teeth; and biting fingernails".
Grippo *et al* (2004)

El concepto de desgaste dental se utiliza generalmente para describir la pérdida de material duro (esmalte) cuando no tiene como causa las caries (Pickles 2006). Esta descripción deja abierta la puerta a causas tanto químicas como mecánicas, tanto de origen intrínseco como extrínseco, incluyendo factores como la dieta y otras actividades diarias (Deter 2009). Aunque el desgaste dental es un proceso multifactorial (Johansson *et al* 2001; Grippo *et al* 2004; Pickles 2006: 86), los mecanismos que lo causan se dividen en dos tipos (Grippo et al 2004): procesos químicos (erosión-corrosión, abfracción) y procesos físicos (abrasión, atrición)[67].

1) **Erosión**: a veces denominada corrosión[68] o desgaste tribo-químico (Pickles 2006); se produce por alteraciones químicas no bacteriológicas, ya sea por causas intrínsecas (ácido estomacal) o extrínsecas (consumo de productos ácidos, como las frutas) (Asher & Read 1987).

[67] Los procesos aquí descritos se caracterizan por ser procesos normales que ocurren en vida del individuo. En el apartado X se incluyen procesos tafonómicos que impiden el análisis de determinadas muestras y por lo tanto, las definiciones no son comparables.

[68] Grippo et al 2004 consideran *erosión* un término inapropiado para designar lo que ellos consideran *corrosión*. Sin embargo, en la mayoría de la literatura se utiliza preferentemente el término erosión.

2) **Abrasión**: se define como la pérdida de materia (esmalte en el caso de los dientes) por causas mecánicas, debido a la acción repetida de partículas extrañas, en particular durante la masticación en la cavidad oral, que entran en contacto con los dientes (Grippo et al 2004). Algunas de las causas típicas que la producen son: a) Masticación de partículas abrasivas[69]; b) Procesamiento de los alimentos; c) Uso de objetos de higiene bucal o d) Causas ocupacionales o culturales (*véase apartado 6.2.1*).

Entre los objetos de higiene dental que pueden haber afectado a la dentición en el Pleistoceno, destacan los *tooth-picks* o 'palillos prehistóricos' que pueden dejar marcas en las zonas interproximales de los dientes a la altura de la línea amelo-cementaria[70]. Normalmente forman una depresión que va de la zona bucal a la lingual en la zona cervical con estrías finas y paralelas (*Figura 71*). El diámetro del surco varía entre 1 y 4 mm (Lalueza & Pérez-Pérez 1994). La bibliografía sobre el uso de palillos en la prehistoria es abundante (Ubelaker *et al* 1969; Molnar & Ward 1976; Schulz 1977; Pérez *et al* 1982; Bermúdez de Castro & Arsuaga 1983a,b; Frayer & Russell 1987; Eckhardt & Piermarini 1988; Lucas & Pastor 1988; Brown & Molnar 1990; Formicola 1991; Frayer 1991; Lalueza *et al* 1993a,c; Bermudez de Castro *et al* 1997b; Ungar *et al* 2001). El primer individuo en el que se describió fue en La Quina 5 (Siffre 1911) y el más antiguo, uno del nivel G de la formación Shungura perteneciente al género Homo y datado en 1,9 *ma* (Boaz & Howell 1977). También se ha descrito en una mandíbula de Konso Gardula, en Etiopía (Asfaw *et al* 1993) y en OH60, en Olduvai, en un individuo *Homo erectus* (Ungar *et al* 2001). Durante del Pleistoceno Medio destacan varios especímenes de Zhoukoudian (Weidenreich 1937 *cit. in:* Bermúdez de Castro *et al* 1997b), un segundo maxilar superior aislado de Rabat (Senyürek 1940 *cit. in:* Bermúdez de Castro *et al* 1997b), la mandíbula 3 de Thigenif[71], varios dientes de la Sima de los Huesos (Bermúdez de Castro *et al* 1997b), etc. En el Paleolítico Medio europeo destacan el primer y segundo molar de La Quina 5 (Siffre 1911; Martin 1923), el primer molar superior de La Ferrassie 2, un tercer molar maxilar de La Chapelle-aux-Saints (Bermúdez de Castro & Pérez 1986), el segundo molar izquierdo de Banyoles[72] (Lalueza *et al* 1993c: 124; Lalueza & Pérez-Pérez 1994c) y 14 dientes de Krapina (Frayer & Ruseell 1987).

[69] El análisis de la microestriación bucal del esmalte dental puede considerarse un análisis de la microabrasión de la cara bucal puesto que se debe a causas mecánicas de tipo alimentario. Moss (1998) lo llama sin embargo, erosión por demasticación.

[70] Existen diferentes posibles causas de estos surcos. Recientemente, Bouchneb & Maureille (2004) han realizado experimentos en dientes humanos observando la morfología y características de los surcos según el material utilizado.

[71] En el caso de Thigenif, destaca el hecho de que tan sólo el lado izquierdo presenta estos surcos mientras que en el derecho no hay ningún indicio. Lo mismo ocurre con La Quina y La Ferrassie.

[72] Curiosamente no afecta al M_3.

Estas anomalías han sido también descritas en el Paleolítico Superior (Formicola 1988; Frayer & Russell 1987; Frayer 1991) en el mesolítico (Bermúdez de Castro & Pérez 1986; Frayer & Russell 1987) y en el neolítico (Patte 1941). Sólo en un caso se ha descrito en dientes deciduales, en la cara distal del Lm_2 de Hortus II (de Lumley 1973). En cualquier caso, este tipo de marcas no influyen en el análisis del patrón de microestriación dental.

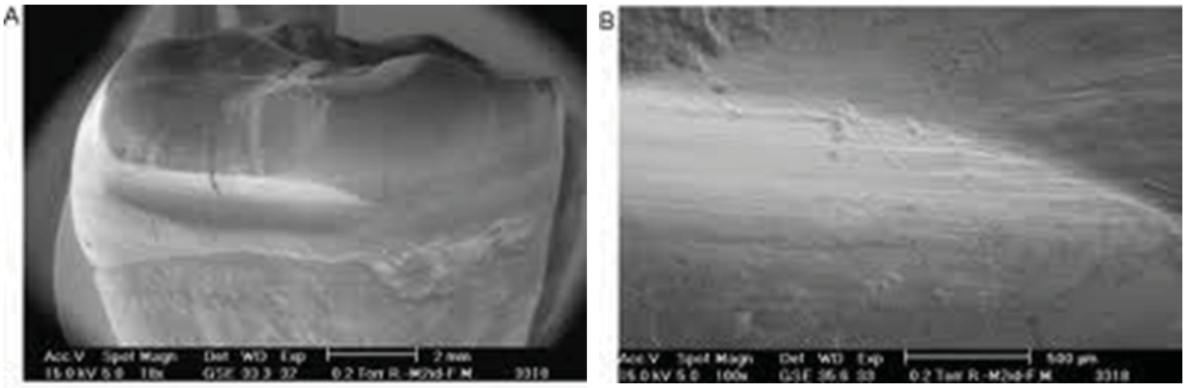


***Figura 71**. Imagen en ESEM del diente de Rochelot con presencia de surcos interproximales. La imagen B muestra un detalle del surco, donde se observan estrías paralelas y largas (Imagen de: d'Incau et al 2012).*

3) **Atrición**: es la pérdida de esmalte, también por causas mecánicas, pero como resultado del contacto directo entre dientes sin sustancias extrínsecas que alteren o afecten a su formación (*p. ej.* el bruxismo nervioso[73]). En las superficies bucales de los dientes no se da contacto interdental (*tooth-to-tooth contact*) y por tanto no hay atrición, sólo abrasión producida por partículas incorporadas al alimento (Pérez-Pérez *et al* 1994).

4) **Abfracción[74]**: Se define como la pérdida de esmalte por causa mecánica, favorecida por causas químicas generalmente bacterianas, localizada en el margen cervical del diente y debido a un impacto. La abfracción podría ser considerada una combinación de erosión y abrasión en la zona cervical. Se manifiesta en forma de fisuras o descascarillamientos (Duckworth 2006).

En general, el macrodesgaste del diente (según la nomenclatura de Larsen 1997a) ocurre por el uso, tanto masticatorio como paramasticatorio, de la dentición (Gray 1962; Molnar 1972; Hillson 1979, 1996; Hinton 1981; Osborn 1982; Smith 1984; Saitou 1987; *cit. in:* Kaifu *et al* 2003; Molnar &

[73] afecta especialmente a incisivos, aunque también se produce por el contacto entre facetas oclusales por la propia biomecánica del ciclo masticatorio (según Ash & Nelson 2004: 427 ocurre en un 80-90% de los ciclos masticatorios).
[74] Grippo *et al* (2004) lo consideran un desgaste erosivo.

Molnar 1990; Kaidonis *et al* 1998; Hughes *et al* 2000; Kieser *et al* 2001a; Walker & Thornton 2002), progresando éste de forma exponencial (Galbany *et al* 2010). Algunas sustancias ingeridas contienen ácidos que provocan la corrosión o desmineralización del diente, como por ejemplo el consumo de bebidas cítricas, gaseosas o caramelos ácidos (Smith & Knight 1984; Grenby *et al* 1990), afectando igualmente al desgaste dental. El macrodesgaste empieza en el mismo momento en que el diente emerge y la atrición se inicia cuando se establece el contacto oclusal (Barrett *et al* 1998), utilizándose tradicionalmente para estimar la edad de muerte de los individuos de colecciones prehistóricas y arqueológicas (Molnar 1971; Grauer 1991; Hillson 1998; Meindl & Russell 1998; véase Rösing & Kvaal 1998, para una revisión de la estimación de la edad en poblaciones humanas prehistóricas y Galbany *et al* 2010, para una revisión de las estimaciones de edad en mamíferos).

La comparación de cazadores recolectores con grupos agrícolas (Deter 2009) ha mostrado que los primeros (independientemente del tipo de dieta) presentan mayores niveles de atrición en la dentición anterior (relacionada con el uso de los dientes como herramienta) y menores en la posterior (relacionado con una dieta y unos métodos de procesamiento de los alimentos menos abrasivos). Dentro de los cazadores-recolectores se han observado diferencias en el desgaste dental según el tipo de dieta preferente (eminentemente carnívoros *vs* dietas mixtas) (Kaifu *et al* 2003; Deter 2009). Sin embargo, Scott & Turner (1988) observaron que los esquimales, que centran su dieta en la carne (un alimento poco abrasivo), tienen un desgaste muy pronunciado, debido a que con ésta también consumen hielo y en menor medida otras partículas abrasivas, por lo que el desgaste "*no siempre distingue grupos con diferentes medios de subsistencia*" (p. 110)[75].

No obstante, el carácter multifactorial del desgaste impide correlacionarlo directamente con la edad y dieta (Lubell *et al* 1994; Jackes & Lubell 1999). Otros factores juegan un papel importante en su formación: la fuerza de masticación (Brothwell 1989), contacto interdental (Grippo *et al*

[75] Igualmente, las diferencias sexuales descritas en las tasas de desgaste (Larsen 1997a, *aunque ver* Jackes 2000: 448) podrían relacionarse con el mayor tamaño general de los individuos masculinos (Scott & Turner 1988), que generarían mayores fuerzas oclusales durante la masticación (Lucas *et al* 2009). Sin embargo, cada población debe considerarse en su propio contexto, ya que el tamaño dental no muestra siempre diferencias significativas entre los sexos (Molnar 1971; Kieser *et al* 1985; Lovejoy 1985) y en algunos casos son las mujeres quienes tienen dientes más grandes (Molnar *et al* 1983; Richards 1984).

2004) o infecciones y otras patologías (Skinner 1996, 1997b; Grippo *et al* 2004)[76].

La atrición puede medirse mediante el análisis de la pérdida de esmalte dental, tanto oclusal (por exposición de la dentina) como interproximal (interdental), o midiendo la altura de la corona[77]. Se ha demostrado que las tasas de desgaste (la velocidad con que se pierde el esmalte) son mayores en poblaciones prehistóricas (cazadoras-recolectoras o agrícolas), que en las sociedades modernas (véase Kaifu *et al* 2003 para referencias), tanto en superficies oclusales como interproximales (Wolpoff 1971b). Las áreas de contacto interdental permiten el anclaje de la dentición; cada diente se apoya en dos puntos (mesial y distal) para evitar el desplazamiento, excepto el último molar (M3 ó M2 en su defecto), que se mantiene estable debido a la angulación de su corona respecto a la raíz. Además, el contacto interdental funcional impide que el alimento se empaquete entre los dientes, lo que podría ser causa de gingivitis o periodontitis (Ash & Nelson 2004: 121).

a. Exposición de Dentina (DE)

No hay un consenso claro sobre cómo cuantificar el desgaste oclusal de los dientes. La primera escala ordinal para medirlo fue la de Brocca, que incluía cinco niveles (Scott & Turner 1988). También se han utilizado planímetros (Molnar *et al* 1983; Richards 1984), aunque con poca continuidad. Las técnicas más utilizadas se basan en clasificaciones discretas de la atrición y la exposición de dentina, como las desarrolladas por Murphy (1959a,b), Brothwell (1963), Molnar (1971), Scott (1979) o Smith (1984). Molnar (1971), Hall (1976) y Smith (1984) iniciaron una nueva metodología que no se centraba tanto en el desgaste *per se*, sino que medía la inclinación del plano de desgaste y la relacionaba con los hábitos alimentarios. En 1988, Scott & Turner propusieron comparar el área media de series dentales (M1-M2, M2-M3 y M1-M3) como habían hecho ya Murphy (1959b) y Lavelle (1970). En 1996, Skinner utilizó como método de medición del área de exposición de dentina, el mismo sistema usado para cuantificar el área oclusal de la corona: delimitar cada zona de exposición y sumar sus áreas. Esta metodología fue utilizada posteriormente por Deter (2009) y es la que se ha usado en esta tesis para calcular el porcentaje de exposición de dentina respecto al área total de la corona dental (porcentaje relativo). Es importante

[76] Igualmente, quizás la diferencia en el grosor del esmalte entre los neandertales y humanos modernos (Olejniczak *et al* 2008a) podría ser la causa de las diferencias en la velocidad de formación del desgaste macroscópico (Johansson *et al* 2001).

[77] La pérdida de esmalte dental tiene un claro efecto sobre las dimensiones de la corona.

notar que el desgaste por atrición se inicia sin exposición de dentina, por lo que se clasifica como desgaste 0 (*Figura 72*).

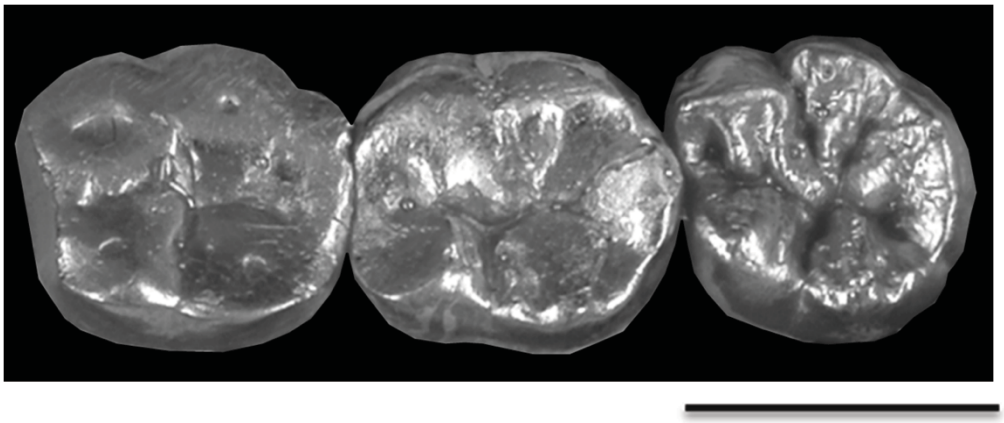


***Figura 72**. Dentición de Lachaud 3: RM_1 con exposición de dentina (izquierda), LM_2 con desgaste oclusal pero sin dentina expuesta (centro) y RM_3 sin desgaste.*

El desgaste oclusal depende en gran medida de la secuencia de erupción dental, que es bastante estable (Molnar & Molnar 1990; Molleson & Cohen 1990; Richards & Miller 1991; Deter 2009). En general, los dientes que erupcionan antes presentan mayor desgaste que los que lo hacen más tarde (Hillson 2005: 219). Esta secuencia se mantiene en cada serie dental, pero no entre ellas[78]. La dentición anterior en humanos del Pleistoceno Superior y en cazadores-recolectores muestra tasas de desgaste mayores que los molares, mientras que los premolares presentan tasas similares, o incluso superiores (Smith 1977a,b). Tan sólo los humanos del interglacial Mindel-Riss tienen una secuencia de desgaste entre series dentales similar a la secuencia de erupción. Además, la atrición se inicia antes en la mandíbula que en la maxila y se desgastan antes las cúspides bucales de la dentición mandibular y las linguales de la maxilar (Hillson 2002; Mahoney 2005: 22; *Figura 73*).

b. Desgaste interproximal (DI, IW)

Muchos investigadores ignoran el desgaste interproximal en la medición de la forma y tamaño del diente (Smith 1977b; Wood & Engleman 1988b; Bailey 2002a, 2004b; Gómez-Robles *et al* 2007, 2008, 2011; Gómez-Robles 2010) debido a que la pérdida de esmalte lo deforma. En general, las

[78] Se ha descrito sin embargo, un caso en el Pleistoceno en que el desgaste del M2 es mayor que el del M1, lo cual contradice la teoría de que el desgaste es dependiente de la edad funcional (ya que el M2 emerge siempre después que el M1). Ningún individuo del Pleistoceno Medio ni Superior Europeo presenta esta anormalidad aunque desgastes similares ocurren en un 19% de los neandertales (N=3) y un 13% (N=4) de los AMH del UP (Walker *et al* 2011).

mediciones realizadas en esta tesis también evitan el desgaste interproximal, excepto cuando hemos tratado deliberadamente de cuantificarlo. El interés de esta medida viene dado por su relación con la fuerza masticatoria, siendo por lo tanto dependiente del tipo de pieza dental (Wolpoff 1971a,b; Smith 1976).

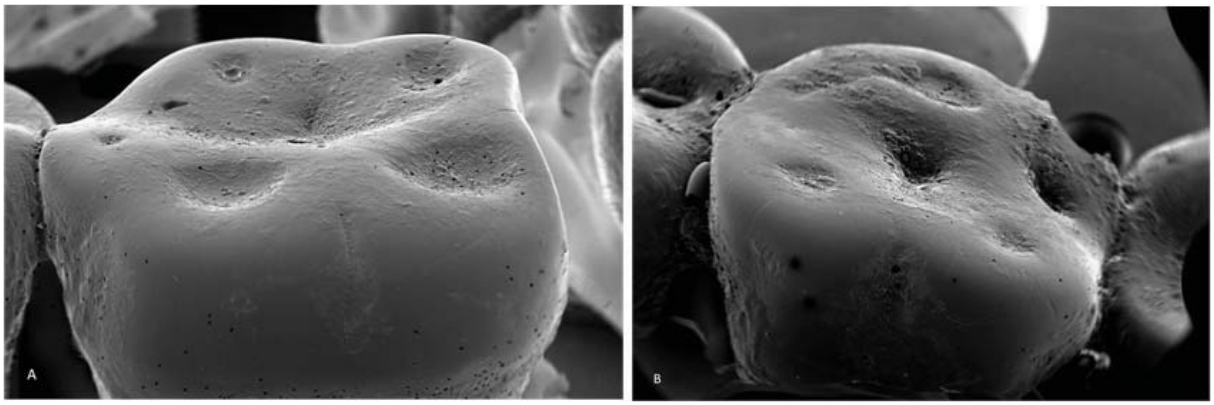


Figura 73. *RM_1 (A) y RM^1 (B) de Arene Candile (Génova, Italia); orientación: A) cara bucal en primer plano y mesial a la derecha; B) cara bucal en primer plano y mesial a la izquierda. Las mayores áreas de exposición de dentina se observan en la zona bucal en el diente mandibular (A) y en la zona lingual en el maxilar (B).*

Begg (1954) fue uno de los primeros en estudiar la variación del desgaste interproximal, indicando que en los Aborígenes Australianos el diámetro mesio-distal se reducía, tanto en valor absoluto como porcentual. La medición de dientes erupcionados y sin erupcionar mostró que el diámetro MD de la dentición mandibular variaba desde un 5,2% en el P_4 hasta un 17,7% en el M_1, apareciendo las máximas diferencias entre dientes mandibulares y no según la maxila. Smith (1976) mostró que en la dentición de los Neandertales de Krapina las mínimas diferencias se daban en la dentición anterior (I^1) y las máximas en la postcanina (M^1), variando entre un 2% y un 8%, lo que implica que la utilización de la dentición anterior, que presenta un mayor desgaste oclusal, no supone un mayor desgaste interproximal.

El IW puede medirse estimando la tasa de reducción del diámetro mesio-distal (Begg 1954; Wolpoff 1971b) o dividiendo el área de desgate interproximal entre el oclusal (Hinton 1982). En la presente tesis doctoral, el IW se midió restando el diámetro MD real (contando el interproximal) y el reconstruido (evitándolo). El mismo método puede aplicarse a las áreas, con o sin desgaste interproximal (*Figura 74*).

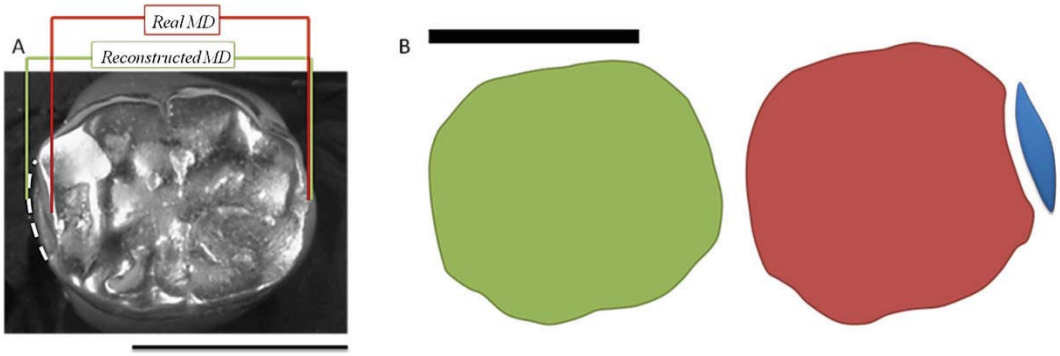


***Figura 74**. Medición del desgate interproximal a partir A) del diámetro MD reconstruido (verde) y real (rojo), y B) de la medición del área reconstruida (verde) y real (rojo), con la medición del área hipotéticamente reconstruida (azul); imágenes a escalas distintas (diente molar de Malarnaud).*

c. Altura de la corona

El origen de la medición de la altura de las coronas se encuentra en el trabajo de Spinage (1972), que analizó las tasas de desgaste oclusal de las cebras mediante la inferencia de la altura sin desgastar respecto a la real desgastada, mostrando que la pérdida de altura de la corona era exponencial con la edad. En los años 90 del s. XX, comenzó a utilizarse en los análisis de restos humanos (Mays *et al* 1995; Walker *et al* 1991; Jackes 1992), aunque la cantidad de tiempo requerido para su estudio (Jackes 2000: 447) y las críticas de la metodología en los análisis de la edad, relegaron pronto este tipo de análisis (*ver refs. en:* Hillson 2005: 218 y Benazzi *et al* 2008). Los resultados obtenidos de la correlación entre la altura de la corona, el desgaste dental y la edad son contradictorios. Mientras que Molleson & Cohen (1990) destacaron la ausencia de correlación entre el desgaste oclusal y la altura de la corona, incluso en el mismo tipo de diente (*p. ej.* mandíbula/maxila o derecha/izquierda), Mays *et al* (1995) encontró una regresión lineal ($P<0.0001$) en el M_1 al comparar la altura de la corona, el desgaste oclusal y la edad, además de una correlación positiva entre los valores de desgaste del mismo diente en mandíbula y maxila, aunque la regresión era exponencial entre dientes sucesivos de la serie molar (M1-M2-M3). La relación no lineal de las tasas de desgaste en la dentición postcanina ha sido resaltada en numerosas ocasiones (Richards & Miller 1991), indicando la posibilidad de que el M1 se desgastara más rápidamente que el M2 (incluso corrigiendo la edad funcional) y que la trayectoria diferencial (la comparación entre los dos dientes en diferentes estadios de desgaste) se alterara con el tiempo (Constandse-Westermann 1997). La explicación de este comportamiento en la tasa de atrición del M1 podría ser que la fuerza masticatoria en individuos

infantiles y adolescentes no tiene el efecto tamponador (*buffering*) del M2 ya que el primer molar definitivo (M1) está funcionalmente asociado a un diente decidual (el m2), lo que provoca que el efecto de *buffering* sea inferior que el que ocurre cuando el segundo molar (M2) entra en oclusión (Jackes 2000: 449). La primera correlación positiva entre la altura de la corona y la dieta la encontraron Teaford & Oyen (1989a), siendo el desgaste significativamente (P=0,001) más rápido en primates con dietas abrasivas que en los que tenían dietas más blandas.

En esta tesis la altura de las coronas dentales se midió a partir de imágenes digitales. Su captación se realizó de la misma forma que para la cara oclusal (*véase apartado 6.1.1*), colocando las facetas bucal y lingual perpendiculares al foco de la cámara, y tan sólo se analizaron los dientes en los que la corona completa, desde la línea amelo-cementaria hasta el borde oclusal, podía delimitarse claramente (*Figura 75*).

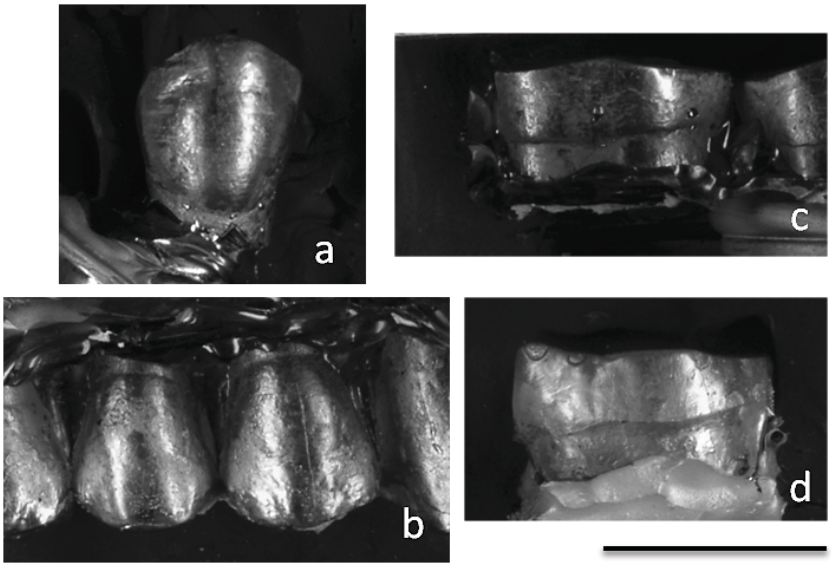


***Figura 75**. Dientes analizados para la medición de la altura de las coronas en los que la línea amelocementaria está bien delimitada. a) St. Césaire; b) Kulna; c) Ochoz; d) Cave of Hearths 5.*

Mays *et al* (1995) propusieron un sistema para estimar la altura de la corona basado en la cuantificación de dos alturas (una mesial y otra distal) en la zona bucal de los molares mandibulares y en la lingual en los maxilares. En algunos dientes la curvatura de Spee puede causar un desgaste diferencial entre vestibular y lingual, por lo que Martínez *et al* (2004) eliminaron parte de la muestra de que disponían. En esta tesis los casos extremos han sido igualmente eliminados, pero hemos adoptado la metodología de Skinner

(1996), midiendo la altura de la corona desde la línea amelocementaria hasta las cúspides mesial y distal en los molares y hasta la cúspide central en los premolares. Este procedimiento se realizó en las facetas bucal y lingual de los dientes (Skinner no efectúa la medida lingual en los premolares) (*Figura 76*). La altura de la corona (ALT) se obtuvo dividiendo la suma de las alturas medidas entre el número de mediciones realizadas. En los dientes rotos, en los que sólo se disponía de una de las medidas, la altura de la corona se cuantificó también, para aumentar la muestra. Al igual que Skinner (1996), hemos considerado el producto de la altura dental corregida (ALT) y el tamaño oclusal, ALT x MD x BL, como estimación del volumen dental.

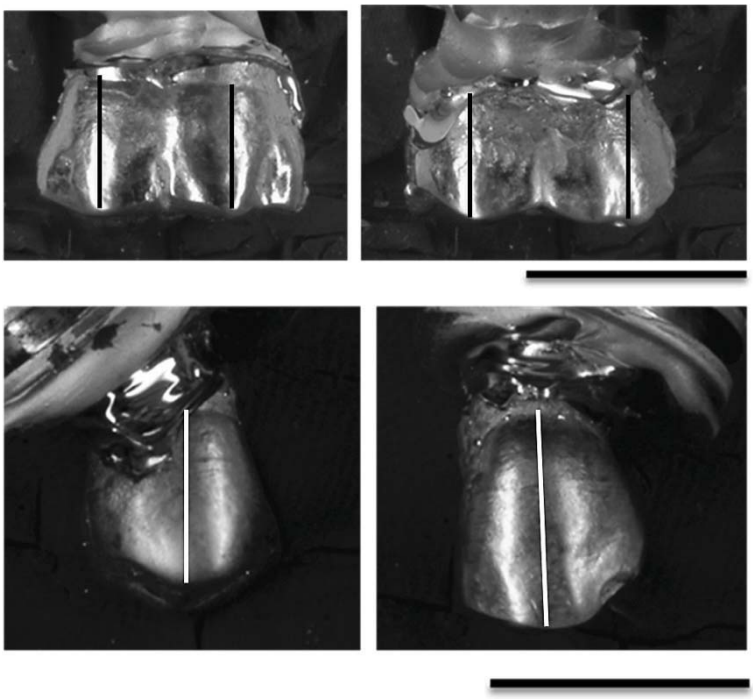


Figura 76*. Mediciones de la altura de las coronas en molares (arriba; Malarnaud) y premolares (abajo; St. Césaire).*

6.2. Análisis Microscópico

El microdesgaste dental se define, a diferencia del macrodesgaste, por su carácter microscópico. La microestriación depende en parte de los ciclos de oclusión mandibular durante la masticación, pudiendo observarse tanto en superficies oclusales como laterales (bucales o linguales) del diente (*véase apartado 3.8*). En esta tesis hemos analizado exclusivamente las microestriaciones bucales, que se producen por abrasión durante la masticación de los alimentos, aunque también puede deberse, especialmente en dentición anterior, a procesos culturales paramasticatorios.

6.2.1. Microestiación cultural

Algunas prácticas culturales pueden provocar un aumento del desgaste y la formación de microdesgaste por el uso de los dientes como herramienta (*cut marks*) o como "tercera mano" y por la realización de actividades repetitivas, como frotar o friccionar objetos contra la zona labial del diente (*p. ej.* el uso de palillos y pipas, que pueden causar agujeros o surcos en el esmalte, o discos labiales -*lip disks*- Larsen 1985, 1997a; Milner & Larsen 1991). Generalmente este tipo de desgaste se produce en la dentición anterior, provocando lo que se conoce como "microestrías culturales", claramente diferenciables de las estrías producidas por la dieta (Brace 1967: 814; Molnar et al 1972; Puech 1979, 1982; Larsen 1985; Bermúdez de Castro et al 1988; Lalueza 1992; Lalueza & Frayer 1997; Bax & Ungar 1999; Lozano 2001, 2005; Lozano *et al* 2004, 2008; *Figura 77*). En esta tesis no se ha analizado ningún diente anterior.

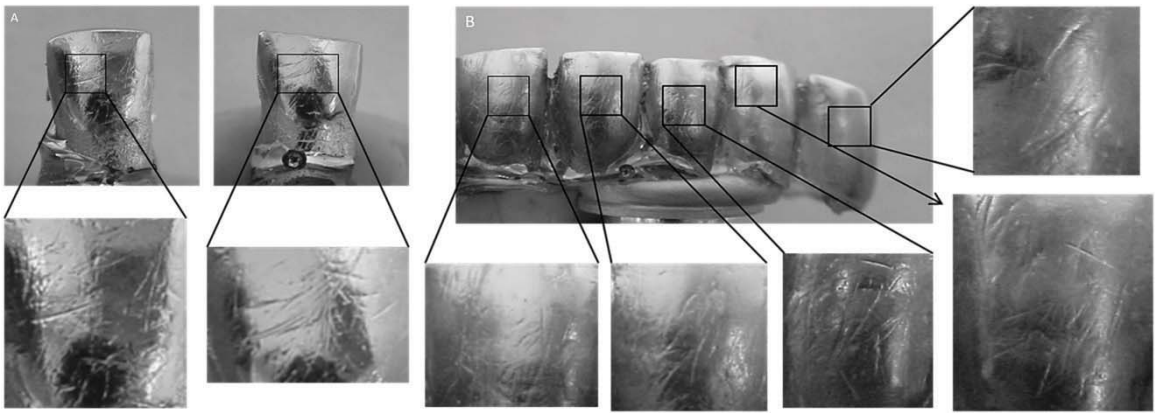


Figura 77*. Estrías culturales en la dentición anterior de a) Boxgrove y b) Mauer.*

6.2.2. Microestriación alimentaria

a. Microestriación bucal

Las microestriaciones bucales pueden estar causadas por partículas intrínsecas o extrínsecas (Puech 1983a). Las primeras son las que se encuentran dentro de los alimentos ingeridos, especialmente los fitolitos, que son sustancias silíceas, que componen los tejidos de algunos vegetales (intra y extracelularmente), sobretodo en hojas, semillas y tallos (Piperno 1988; Piperno & Ciochon 1990; Lalueza & Pérez-Pérez 1994b). Su dureza en la escala Mohs (1824, *cit. in:* Alrousan 2009) es variable, pero oscila entre 5,5-7, por lo que puede rallar el esmalte dental generando microestrías (Baker *et al* 1959; Mass 1991; Lalueza & Pérez-Pérez 1994b; Pérez-Pérez *et al* 1994, 2003; Gügel

2001)[79]. Las segundas son "contaminantes" de los alimentos que se ingieren con éstos: polvo, arena, ceniza, etc. y pueden igualmente causar estrías similares a las alimentarias (Peters 1982; Scott & Turner 1988; Teaford & Lytle 1996; Mahoney 2006c; Alrousan & Pérez-Pérez 2008).

El patrón de microestriación se describe mediante 15 variables métricas (*Tabla 8*), observables en un área de 0,56 mm^2 de esmalte del tercio medio de la corona dental (Pérez-Pérez 1990). De éstas, 12 resumen la densidad (N) y longitud media (X) de las estrías para cada una de las orientaciones posibles (vertical, horizontal, mesiodital y distomesial), además de la variabilidad en la longitud (desviación estándar; S). Las tres últimas son variables "de resumen" y se refieren a la densidad total de estrías, la longitud media y la desviación de longitudes, independientemente de la orientación de las mismas.

NH	Número de microestrías horizontales
XH	Longitud media de las estrías horizontales
SH	Desviación típica de la longitud de las estrías horizontales
NV	Número de microestrías verticales
XV	Longitud media de las estrías verticales
SV	Desviación típica de la longitud de las estrías verticales
NMD	Número de microestrías mesio-distales
XMD	Longitud media de las estrías mesio-distales
SMD	Desviación típica de la longitud de las estrías mesio-distales
NDM	Número de microestrías disto-mesiales
XDM	Longitud media de las estrías disto-mesiales
SDM	Desviación típica de la longitud de las estrías disto-mesiales
NT	Número total de microestrías
XT	Longitud media de las estrías totales
ST	Desviación típica de la longitud de las estrías totales

***Tabla 8**. Variables cuantitativas de microestriación.*

La estandarización del procedimiento de adquisición de estas variables se compone de 6 pasos sucesivos: selección de la muestra, limpieza del/los diente/s, adquisición del molde negativo y réplica positiva, micrografía en el SEM, tratamiento de la imagen y contaje de las estrías, y procesamiento de los datos de microestriación (Alrousan 2009).

1) *Selección de la muestra*: dadas las limitaciones he seleccionado cualquier diente postcanino bien preservado, incluyendo también el diente

[79] Sanson *et al* (2007) han comprobado que algunos fitolitos de dureza inferior a 5, bajo determinadas circunstancias, podrían igualmente provocar estrías.

más distal (M3) (ver la problemática de este diente en: Pérez-Pérez *et al* 1994; Alroussan 2009).

2) *Limpieza de los dientes y* 3) *obtención del molde*: la mayor parte de la muestra analizada fue conseguida gracias a una beca de la *Leackey Foundation* del año 2003, otorgada al director de esta tesis para la obtención de replicas dentales de alta calidad. El procedimiento de adquisición de los negativos y su positivado fue el mismo que el descrito en otros estudios de microestriación bucal (Galbany & Pérez-Pérez 2004; Galbany *et al* 2004b; Galbany 2006; Alroussan 2009). La silicona utilizada fue de la marca *President Jet Regular Body* (Coltène), un material ampliamente usado en la obtención de réplicas dentales (Andritsakis & Vlamis 1986; Ungar 1996), ya que no sólo reproduce los caracteres con una alta resolución (una fracción de micra; Teaford & Oyen 1989a), sino que también la mantiene durante años (Beynon 1987). Los moldes positivos se obtuvieron con resinas *Epo-Tek 301* y *Feroca* de dos componentes; una vez mezclados, se centrifugó durante 2 minutos a 10000 *rpm* para eliminar burbujas de aire (Galbany *et al* 2004b; Lozano 2005; Alroussan 2009). El tiempo necesario para el secado completo es de ~48 horas para la resina *Epotek* (Galbany *et al* 2004b). Todas las muestras se montaron en un soporte (*stub*) de aluminio y se metalizaron con una capa de oro de 15-30 *nm* (Balzers SCD 004 *Sputter Coater*). En todas las muestras se aplicó un puente de plata coloidal (Electrodag 1415M-Acheson Colloiden) entre la corona metalizada y la base de aluminio.

4) *Micrografía en el SEM*: antes de proceder al análisis de las superficies en el microscopio electrónico, las muestras se observaron bajo una lupa binocular a 30X aumentos, con el fin de seleccionar la zona mejor preservada del esmalte y eliminar aquellas que estuvieran en mal estado. Para eliminar motas de polvo, que provocarían un aumento de la carga electroestática y dificultarían la observación de las superficies, las muestras fueron tratadas con aire comprimido. En el SEM se siguió la metodología estandarizada de obtención de imágenes (Pérez-Pérez 1990, Pérez-Pérez *et al* 1994, 2003; Lalueza *et al* 1996; Galbany *et al* 2004b, 2005a, 2009; Estebaranz *et al* 2009; Martínez 2010; Estebaranz 2011). Se utilizaron dos microscopios, siempre con electrones secundarios, 10-15 *KW* de carga, 20-35 *mm* de distancia de trabajo (WD) y 100X aumentos: Hitachi S3000N (SSTT-IUA), obteniendo imágenes de 1.280 x 960 píxeles de resolución y Leica 360 (PCB-UB), consiguiendo micrografías de 1024 x 1024 píxeles (*Figura 78*).

5) *Tratamiento de la imagen*: la imagen digital obtenida se procesó con *Adobe Photoshop CS*, recortando un área estandarizada de 0,56 mm^2

equivalente a 748,33 micras (*µm*). Para resaltar la identificación de las estrías se aplicó un filtro de paso alto de 50 píxeles (*high pass*), con el fin de eliminar gradaciones en la iluminación y se expandieron automáticamente los niveles de gris que maximizaran el contraste (*Figura 78*).

6) *Contaje de estrías*: la cuantificación del patrón de microestríación en la cara bucal ofrece la ventaja de que sólo se observan estrías, que se definen como objetos lineales al menos 4 veces más largos que anchos (relación 1:4) y sin discontinuidades (Teaford & Walker 1984; Pérez-Pérez *et al* 1994; Grine *et al* 2002). Éstas se midieron con el programa *Sigma Scan Pro 5* (SPSS), marcando manualmente su inicio y fin, obteniéndose su longitud (*µm*) y orientación (*Figura 79*) automáticamente. En facetas oclusales la anchura se ha correlacionado con la dieta (Teaford 1991; Ungar 1992), aunque otros autores no han visto ninguna relación significativa (Maas 1991; Teaford & Runestad 1992). En la cara bucal del diente la anchura de las estrías varía poco, la mayoría entre 1 y 5 *µm*, siendo por lo tanto poco informativas (Lalueza 1991: 14; Pérez-Pérez *et al* 1994).

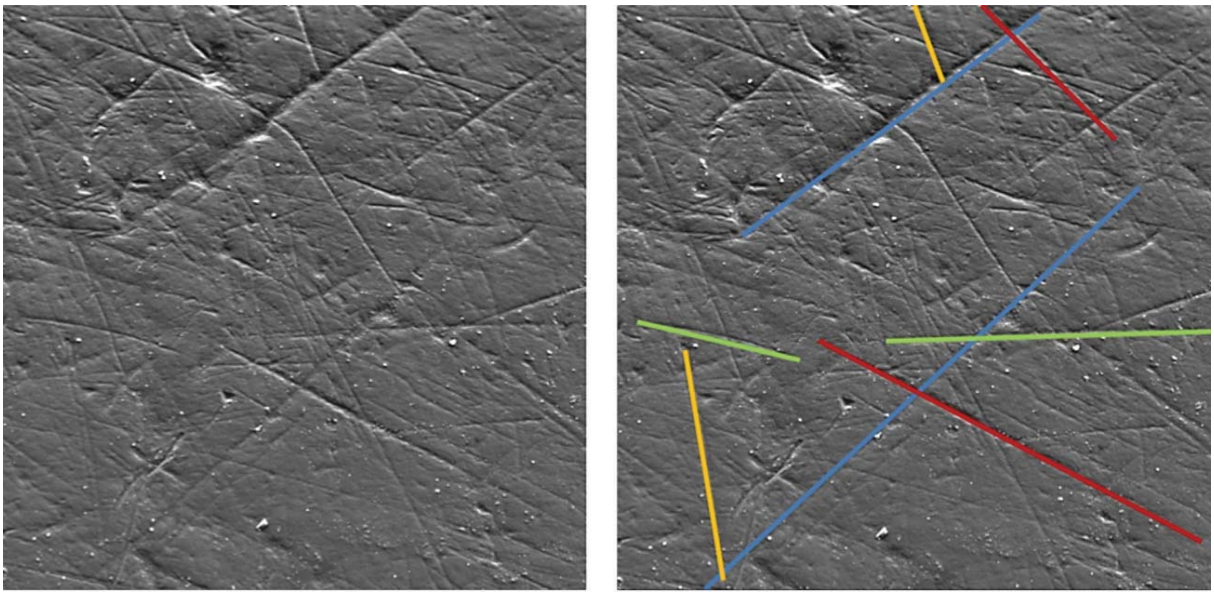


***Figura 79**. Contaje de estrías bucales con Sigma Scan 5. La estrías verdes son horizontales, las amarillas verticales y las azules y rojas serían mesio-distales o disto-mesiales dependiendo de la maxila y lado de la pieza dental.*

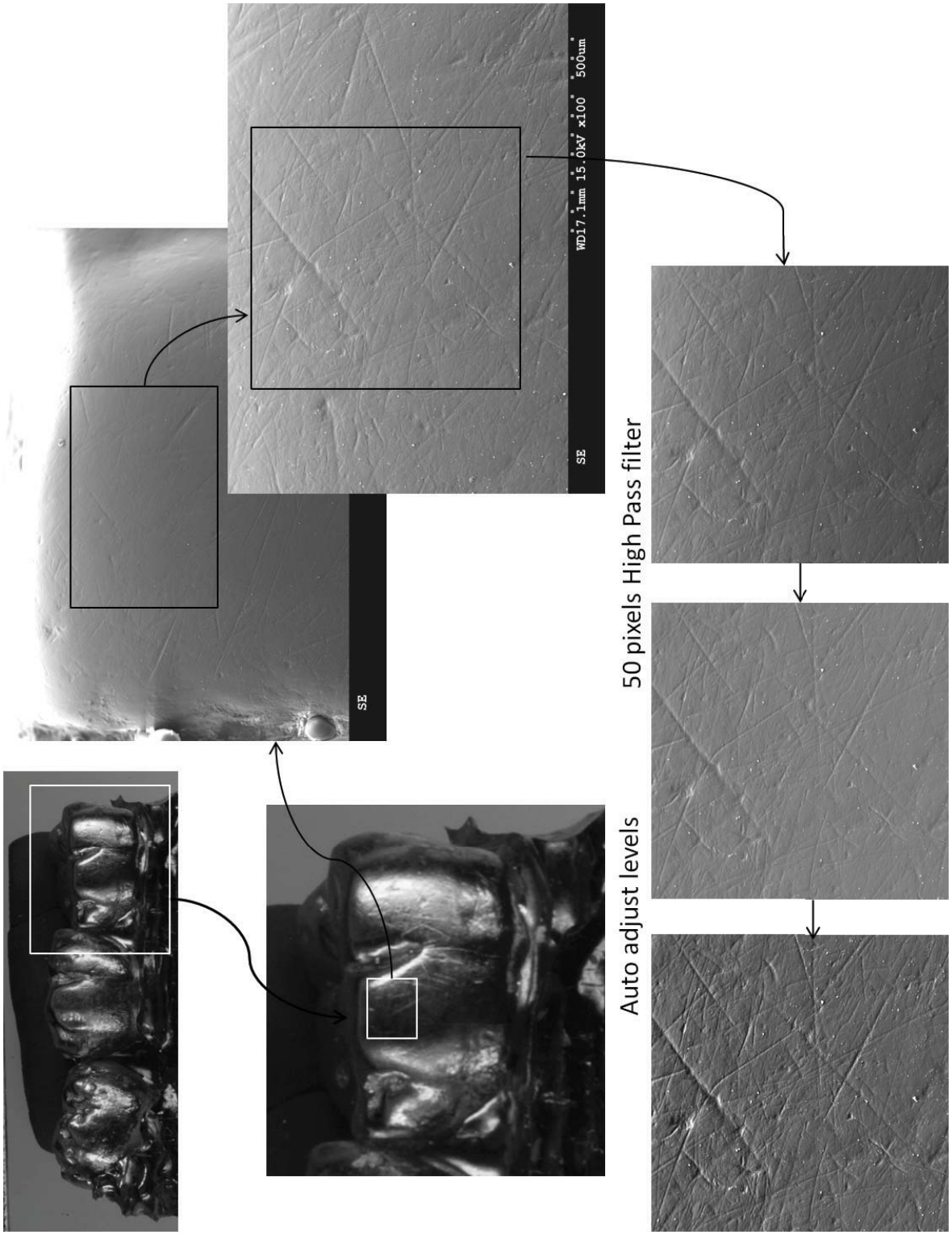


***Figura 78**. Procedimiento de análisis de la microestriación bucal. El proceso estandarizado incluye la selección de la muestra mediante observación con lupa binocular, selección del área a analizar en el SEM, captación de la imagen y tratamiento digital de la imagen SEM con Abode Photoshop CS, incluyendo el recorte de la imagen, eliminación de la iluminación diferencial (efecto de la curvatura) y aumento del contraste (expansión automática de los niveles de gris).*

6) *Procesamiento de los datos de microestriación*: el *set* de 15 variables del patrón de microestriación se obtiene de la transformación de la inclinación (el programa *SigmaScan* proporciona la pendiente de las estrías) en un valor de ángulo de 0º a 180º, que se dividirá en 4 categorías discretas: horizontal (0-22º y 158-180º, H), vertical (67-112º, V), mesiodistal (112-157º, MD) y distomesial (22-67º, DM), teniendo en cuenta la posición anatómica del diente[80]. Estas categorías discretas de 45º fueron definidas por Puech & Pant (1980) y Puech (1982) y desarrolladas por Pérez-Pérez (1990). Para cada orientación, así como para el total de estrías, se determinó su densidad, longitud media y la desviación estándar de la longitud.

b. Topografía tridimensional

Una de las limitaciones del análisis de la microestriación dental es que es una metodología manual y lenta, sujeta en gran parte al error interno del observador (Grine *et al* 2002; Ungar *et al* 2003; Galbany *et al* 2005; Kaiser & Brinkmann 2006; Teaford 2007: 235-268). Existen diversas técnicas de análisis automático de imágenes de superficies 3D para cuantificar la rugosidad del esmalte dental (véase: Hagen & Walker http://itb.biologie.hu-berlin.de/~hagen/papers/microwear.pdf). Estos nuevos métodos representan numéricamente el relieve vertical (z) de la superficie analizada como coordenadas cartesianas (x, y, z) tridimensionales. Los primeros análisis topográficos en 3D en la dentición tenían como objetivo el análisis de la morfología y el macrodesgaste dental (Mayhall & Kageyama 1997; Reed 1997; Zuccotti et al 1998; Jernvall & Selänne 1999; Ungar & Williamson 2000; Kaiser & Katterwe 2001; Dennis et al 2004; Ungar 2004). Solounias & Semprebon (2002) desarrollaron un análisis de baja resolución con un microscopio de fibra óptica a 35 aumentos, cuantificando agujeros y estrías automáticamente y agrupándolos en dos categorías: fina *vs* gruesa. Las siguientes investigaciones (Semprebon *et al* 2004) demostraron que este tipo de análisis presentaba un error interobservador menor que la microestriación clásica (Grine *et al* 2002). Sin embargo, según Teaford (2007: 358), un campo de visión tan amplio con tan pocos aumentos permitiría clasificar grandes grupos de dietas, pero no cambios sutiles. Además, el mismo autor es cauto con la fiabilidad del método, ya que no encontraron diferencias significativas entre facetas oclusales.

Algunos autores han barajado la posibilidad de contrastar los resultados del SEM con el análisis automático de la textura de las superficies oclusales

[80] La posición del diente (maxila, mandíbula, derecha, izquierda) determina si la estría discurre de mesio-oclusal a disto-cervical (estrías MD) o de disto-oclusal a mesio-cervical (estrías DM).

mediante el uso de un microscopio confocal, que introduce el análisis fractal en la cuantificación de los elementos. Esta metodología ofrece resultados tan buenos como los de la cuantificación manual, siendo más rápida la obtención de datos y estando menos afectado por el error intraobservador (Scott *et al* 2005, 2006). Además, las imágenes que se obtienen son tridimensionales, lo que permite eliminar el problema de orientación perpendicular al eje del SEM, para evitar la curvatura (Pérez-Pérez *et al* 1994). Una ventaja adicional del uso del microscopio confocal es que no necesita preparación inicial de los especímenes (montaje en soportes, metalización, etc.). Sin embargo, el área seleccionada es inicialmente pequeña (276×204 µm), aunque esto se puede evitar analizando zonas contiguas (*stiching*). El software más utilizado en superficies oclusales *Solarmap Universal* (Solarius Development Inc., Sunnyvale, CA), permite fotosimulaciones, nivelación y eliminación de defectos en la imagen, que se analiza con el programa *Toothfrax and SFrax*, de *Surfract Inc*. (www.surfract.com), que ofrece de manera automática valores de topografía del esmalte siguiendo los principios de la geometría fractal (El-Zaatari 2007, El-Zaatari *et al* 2011). Estos análisis se basan en la premisa de que la rugosidad de la superficie cambiará su valor según la escala de medición, por lo que si de manera sistemática se varía manualmente la escala (y por tanto, el tamaño de la imagen) y se representan gráficamente los cambios en el área relativa, se obtendrá una medida de la complejidad de la superficie. De la misma manera, si la orientación del perfil se cambia constantemente, se obtienen medidas de la anisotropía (variación) de la imagen. En el área bucal se ha intentado automatizar el análisis de la rugosidad mediante el uso del microscopio interferométrico Veeco NT 1100 del área de Nanotecnología del PCB-UB, que ofrece de manera automática imágenes tridimensionales en las que se pueden analizar parámetros de rugosidad causados por el microdesgaste dental (Kaiser & Brinkmann 2006; Estebaranz *et al* 2009; Purnell *et al* 2012). Las muestras, a diferencia de lo que ocurre con el microscopio confocal, sí que deben ser metalizadas, ya que la luz emitida no se refleja correctamente en la silicona Feropur. El funcionamiento del interferómetro fue descrito por Robinson *et al* (1991) y se basa en la interacción de dos haces de luz que, al coincidir en la misma fase, se refuerzan. El principal obstáculo de la técnica es que se requiere que ambos haces de luz impacten en la superficie, por lo que el grado de perpendicularidad debe ser grande, permitiendo pocas variaciones de la pendiente. Para este análisis estandarizamos el proceso siguiendo a Estebaranz *et al* (2009). Una vez captada la topografía de la zona de interés debe corregirse su curvatura (característica del esmalte dental) con las funciones *tilt* y *cylinder* del microscopio. Este filtro es necesario, ya que el

valor de rugosidad resultante depende de la inclinación y la curvatura de la muestra. Aunque Estebaranz *et al* (2009) utilizaron una magnificación de 50X, en esta tesis hemos conseguido una mayor amplitud del área de trabajo reduciendo los aumentos a 24,9X. Se seleccionó el tipo de mediciones en modo VSI, para controlar los movimientos del eje z y se utilizó la máxima resolución en las imágenes (*full*), automatizando el foco fino. La imagen resultante, con una resolución de 736 x 480 píxeles y con un tamaño de 198 x 248 *µm*, se trató con el *software* propio del microscopio (Vecco), aumentando la claridad y el contraste y eliminando el ruido de fondo mediante la representación de un histograma de las medidas de altura (z). Finalmente, se aplicó un filtro de suavidad (*smoothing*) siguiendo las indicaciones del manual de Vecco (*Figura 80*). El análisis de la rugosidad por este procedimiento permite obtener diversas variables (Power & Tullis 1991; Brown *et al* 1993) de las que se seleccionaron 7, representativas de la rugosidad del esmalte (*Tabla 9*).

RP	Perfil de pico máximo	Desde la media de la superficie hasta el pico máximo de la imagen
RV	Perfil de valle máximo	Desde la media de la superficie hasta el valle máximo de la imagen
RT	Perfil pico-valle	Desde el pico máximo hasta el valle máximo. Distancia máxima observable en la imagen.
RQ	Raíz cuadrada de la rugosidad total	Según la media de la superficie micrografiada
RKU	Distribución de los puntos sobre y debajo de la línea media.	Media de la agudeza del perfil sobre la línea media. Superficies muy lisas tiene valor <3; las muy desiguales valor >3 y desigualdad al azar =3
RSK	Oblicuidad	Medida de la simetría del perfil sobre la línea media. Valores negativos indican el predominio de valles, mientras que positivo indica picos. Un valor = 0, indica una distribución azarosa.
RA	Media de la rugosidad total	Según la media de la superficie micrografiada

***Tabla 9**. Variables de la rugosidad derivadas del análisis interferométrico.*

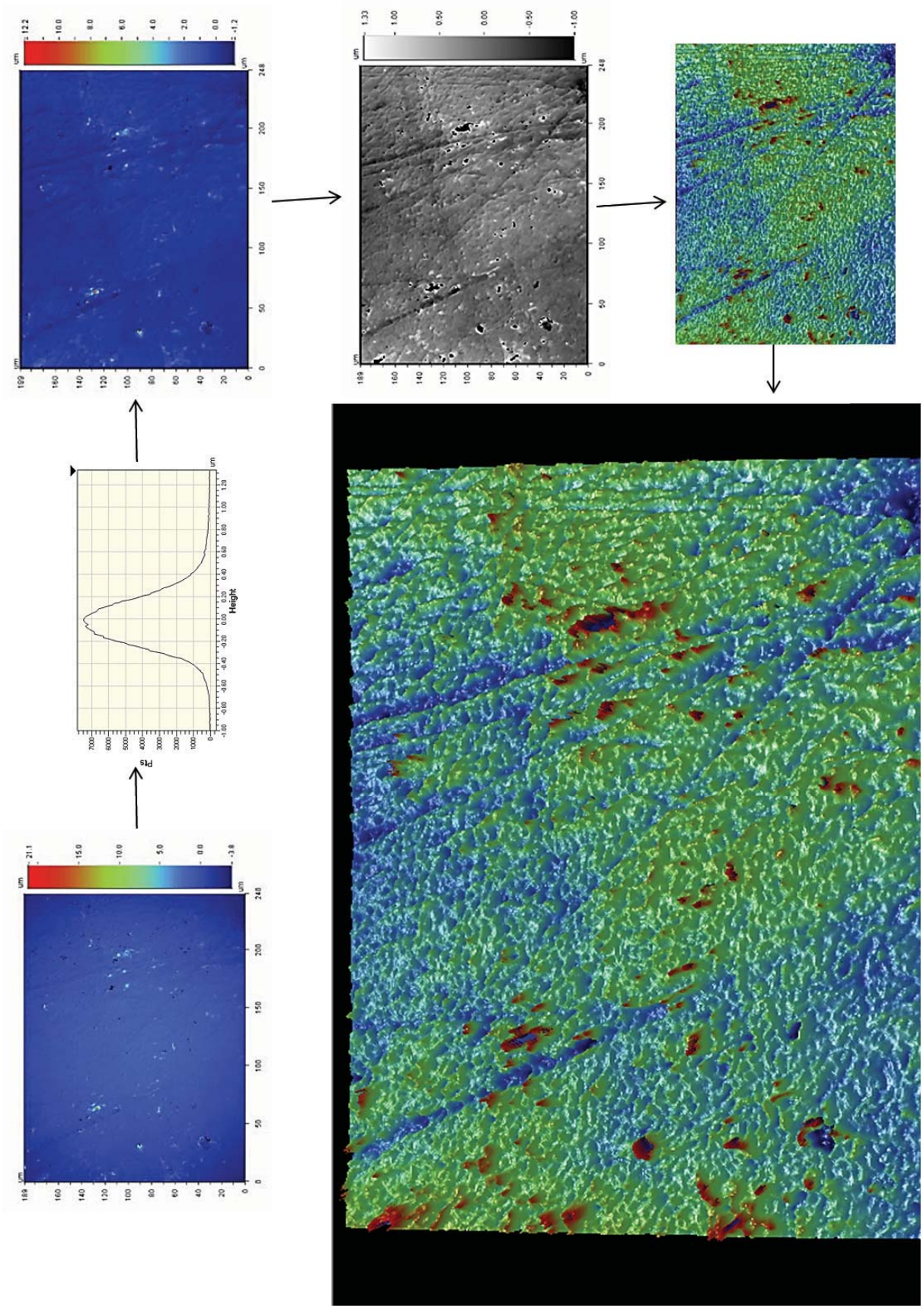


Figura 80. *Procedimiento de obtención de la imagen tridimensional con el microscopio interferométrico Veeco y aplicación de filtros.*

6.3. Selección del Método microscópico

La mejora de las tecnologías en los últimos años parece que ofrecía la posibilidad de analizar el microdesgaste dental de forma automática, eliminando el error inter-observador asociado a los contajes semiautomáticos de estrías. Sin embargo, el análisis de la correlación entre ambos métodos en el área bucal, con el objetivo de verificar que el contaje automático tridimensional de la superficie de esmalte puede ser utilizada para caracterizar los cambios alimentarios, no se ha efectuado (véase: Estebaranz *et al* 2009)[81]. Para testar la hipótesis de que la rugosidad del esmalte estaba correlacionada con la microestriación se realizó un análisis preliminar en 50 individuos (44 adultos correspondientes a los grupos de *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis, H. sapiens* del Paleolítico Superior y del mesolítico; *Tabla 10*). Todas las variables de microestriación y de rugosidad siguen una distribución normal (K-S test), por lo que se aplicaron tests paramétricos.

POPULATION	INDIVIDUAL	SITE	RV	RT	RSK	RKU	RP	RQ	RA
HOL	UB-138	El Wad	-581,23	1286,74	0,05	3,66	705,51	150,51	117,41
HOL	UB-139	El Wad	-1219,5	1962,31	-0,72	3,87	742,81	297,56	230,35
HOL	UB-140	El Wad	-1181,26	1938,31	-1,02	6,27	757,05	183,86	136,8
HOL	UB-145	El Wad	-798,58	1476,81	-0,05	3,22	678,23	224,56	175,91
HOL	UB-147	El Wad	-747,19	1351,75	-0,4	3,94	604,56	157,79	125,22
HOL	UB-173	Kebara	-1437,12	2859,59	-0,27	3,62	1422,47	385,49	298,08
HOL	UB-175.2	Kebara	-1073,82	1852,25	-0,55	3,18	778,43	311,8	240,2
HOL	UB-176.2	Kebara	-1001,81	2330,02	0,78	5,82	1328,21	246,94	183,94
HOL	UB-177.5	Kebara	-1204,01	2112,12	0,02	4,27	908,11	242,01	185,09
HOL	UB-178.2	Kebara	-757,68	1432,96	-0,03	2,92	675,28	218,64	172,2
HOL	Volgeherd	Volgeherd	-1615,77	2791	-0,07	2,76	1175,23	447,12	362,34
HOL	GdE4	Grotte des Enfants	-1003,23	1775,06	-0,48	3,57	771,83	242,92	189,68
AMH UP	Morin	Morin	-5185,79	8856,97	-0,29	2,42	3671,18	1757,33	1447,62
AMH UP	BG2	Barma Grande	-2211,78	3540,38	-0,69	3,04	1328,6	614,68	496,44
AMH UP	BG3	Barma Grande	-2354,9	4259,55	-0,22	2,67	1904,65	789,4	618,38
AMH UP	AP1	Abri Pataud	-1511,65	3709,35	0,8	5,52	2197,7	444,43	329,12
AMH UP	VI- 022 Polje 1987	Vindija	-2550,06	4075,03	-0,64	4,72	1524,96	469,55	360,17
AMH UP	VI-21.20 (232)	Vindija	-1968,27	3453,19	-0,22	2,76	1484,92	529,92	424,11
AMH UP	PRED XXX	Predmostí	-2775,81	4371,06	-0,51	4,86	1595,25	524,07	395,13
AMH UP	PRED XXVI	Predmostí	-3013,45	5192,9	-0,51	3,46	2179,45	801,2	615,46
NEA	GB2	Grotta Breuil	-1271,32	2628,07	-0,12	3,02	1356,76	430,81	334,99
NEA	GT3	Guattari	-1801,91	3524,4	0,15	3,1	1722,49	576,39	444,96
NEA	KU	Külna	-1508,74	2855,85	-0,27	2,64	1347,1	457,29	371,22
NEA	LQ V	La Quina	-2492,41	4098,84	-0,23	3,32	1606,43	568,07	451,63
NEA	LM	Le Moustier	-1699,23	4212,41	0,82	4,37	2513,18	538,09	415,42
NEA	MAL	Malarnaud	-2130,39	5131,19	0,51	4,3	3000,8	634,19	498,4
NEA	MG5	Mont Gaudier	-3043,75	5522,85	-0,34	4,09	2479,1	767,01	573,65
NEA	OC	Ochoz	-2068,08	5918,7	1,37	7,78	3850,62	689,91	489,28

[81] En el momento en que esta tesis se deposita ha aparecido un nuevo artículo (Purnell *et al* 2012) realizando esta comparación metodológica. Los resultados obtenidos por estos investigadores indican un alto grado de correlación positiva entre los valores de rugosidad y la densidad de estrías. En todos los casos, el aumento de la densidad provoca un aumento de la rugosidad; además, las disposición de los individuos en un ACP, distingue dietas diferentes mejor que las variables clásicas de microestriación. De todas formas, ni método de microestriación por SEM ni el método de análisis de la rugosidad son exactamente iguales, por lo que podrían ser la causa de que los resultados obtenidos por estos investigadores y en este trabajo no sean similares.

NEA	PN11	Pontnewydd	-2000,11	4013,05	-0,51	3,55	2012,95	599,29	463,82
NEA	ST-CÉS	Saint Césaire	-3394,43	5970,55	-0,07	3,55	2576,12	757,33	594,64
NEA	SDR-015	Sidrón	-2105,84	3471,89	-0,53	3,65	1366,05	479,58	374,45
NEA	MAND2	Sidrón	-1652,69	3584,19	0,37	3,89	1931,49	477,93	364,73
NEA	SP1	Sima de las Palomas	-3550,17	6796,1	-0,04	2,74	3245,94	1160,8	937,06
NEA	S1	Subalyuk	-1963,2	2640,34	-1,67	9,1	677,14	300,54	214,3
NEA	TB-1C	Tabun	-1148,43	2077,12	0,19	3,19	928,69	291,85	232,49
NEA	VI-11.45 (231)	Vindija	-1420,49	3746,85	0,85	5,64	2326,36	429,25	318,01
NEA	VI-11.40a (226)	Vindija	-2168,2	3538,28	-0,28	2,7	1370,08	560,74	461,71
NEA	11.39 (206)	Vindija	-1961,72	3128,51	-0,89	3,57	1166,8	593,79	461,08
NEA	12.1 (299)*	Vindija	-1006,08	1802,57	-0,41	3,15	796,49	293,59	232,62
HEI	A13 (Ind. 3)	Tautavel	-2538,63	3978,82	-0,87	4,28	1440,19	546,96	419,7
HEI	A40 (Ind. 5)	Tautavel	-1074,5	2107,5	0,03	3,02	1033	321,85	254,01
HEI	AT-1759	Sima de los Huesos	-3056,31	5466,7	-0,03	2,17	2410,39	1107,89	927,71
HEI	AT-576	Sima de los Huesos	-1591,66	3122,12	0,01	4,33	1530,46	409,88	306,05
HEI	AT-561	Sima de los Huesos	-2868,8	4880,91	-0,3	3,88	2012,11	645,87	504,77
HEI	AT-817*	Sima de los Huesos	-2255,22	4402,2	0,2	2,36	2146,98	795,93	654,96
HEI	AT-3178*	Sima de los Huesos	-993,58	2057,02	0,61	3,89	1063,45	289,72	220,66
HEI	AT-270*	Sima de los Huesos	-1049,37	1822,99	-0,57	3,19	773,62	319,57	252,41
HEI	AT-317?*	Sima de los Huesos	-829,75	1827,09	0,08	3,39	997,34	244,4	190,57
HEI	AT-20*	Sima de los Huesos	-672,01	1272,57	0,01	3,08	600,56	203,77	161,62
HEI	MAUER	Mauer	-3354,2	4758,18	-1,11	5,48	1403,98	622,63	469,5

***Tabla 10**. Muestra analizada en los valores de rugosidad del esmalte y microestriación bucal. Todos los dientes corresponden a M_1 excepto los marcados con el símbolo *. El análisis ANOVA no mostró diferencias significativas según el tipo de diente.*

Los análisis por edades confirmaron la tendencia (aunque no significativa) de los individuos infantiles de presentar mayores rugosidades en todas las variables excepto en RKU, que analiza la distribución de los puntos en torno a la línea media; es decir, la heterogeneidad de los valores respecto al eje z, como si la superficie fuese un objeto bidimensional en vez de en tridimensional (*Tabla 11*). Esta característica de los individuos infantiles con dientes deciduales o permanentes ya fue destacada por Travan *et al* (2008: 369-380), sugiriendo un patrón diferente de rugosidad del esmalte que podría estar relacionado con la edad funcional del diente (como propusieron Pérez-Pérez *et al* 1994 en los análisis de microestriación bucal) o con las propiedades diferenciales del esmalte de dientes deciduales (*véase apartado 3.12*).

		RT	RSK	RKU	RP	RQ	RA
JUVENILE (6)	Min	1852,25	-0,72	2,42	742,81	297,56	230,35
	Mean	4084,53	-0,40	3,32	1763,15	674,85	535,67
	Max	8856,97	-0,22	4,09	3671,18	1757,33	1447,62
ADULT (44)	Min	1272,57	-1,67	2,17	600,56	150,51	117,41
	Mean	3329,05	-0,13	3,93	1535,05	479,67	374,68
	Max	6796,10	1,37	9,10	3850,62	1160,80	937,06

***Tabla 11**. Valores medios y variación (mínimo y máximo) de los individuos adultos y juveniles de la muestra.*

Como ya resaltaron Estebaranz *et al* (2009), la mayoría de las variables de rugosidad están altamente correlacionadas entre sí (*Tabla 12*).

		RV	RT	RSK	RKU	RP	RQ	RA
RV	R		-0,939	0,198	0,059	-0,722	-0,910	-0,897
	P		0,000	0,169	0,684	0,000	0,000	0,000
RT	R	-0,939		0,105	-0,002	0,917	0,932	0,911
	P	0,000		0,470	0,989	0,000	0,000	0,000
RSK	R	0,198	0,105		-0,004	0,438	0,021	0,012
	P	0,169	0,470		0,976	0,001	0,886	0,937
RKU	R	0,059	-0,002	-0,004		0,064	-0,249	-0,291
	P	0,684	0,989	0,976		0,657	0,082	0,040
RP	R	-0,722	0,917	0,438	0,064		0,812	0,786
	P	0,000	0,000	0,001	0,657		0,000	0,000
RQ	R	-0,910	0,932	0,021	-0,249	0,812		0,998
	P	0,000	0,000	0,886	0,082	0,000		0,000
RA	R	-0,897	0,911	0,012	-0,291	0,786	0,998	
	P	0,000	0,000	0,937	0,040	0,000	0,000	

Tabla 12. *Correlaciones significativas entre las variables de microrugosidad (en gris).*

El análisis *r de Pearson* se utilizó para analizar la correlación entre las variables de ambos métodos (*Figura 81*). Los resultados indicaron que tan sólo tres variables de rugosidad estaban correlacionadas con variables de microestriación y en ningún caso con la densidad total de estrías (NT). Rsk está correlacionada con la longitud de estrías horizontales (XH; r=-0,327 P=0,021) y totales (XT; r=-0,303 P=0,032) y RQ está correlacionado con la densidad de estrías distomesiales (NDM r=0,281 P=0,048). Tampoco los componentes principales de cada una de las metodologías mostró correlaciones significativas, así como el análisis de las correlaciones cúbicas, cuadráticas ni exponenciales, por lo que parece que ambos análisis no explican exactamente lo mismo y que una mayor abrasividad de la dieta no implica una mayor rugosidad, siendo ambas variables más o menos independientes. Algunas de las posibles causas de esta des-asociación podrían encontrarse en el tamaño del área analizada, mucho más pequeña en los análisis de rugosidad (198 x 248 *µm*) que el área de microestriación en SEM (748 *µm*), aunque los aumentos son considerablemente menores (25 *vs* 100). La importancia de los aumentos en los análisis de microestriación ya fue debatida por varios autores (Gordon 1982, 1988; Puech *et al* 1983b; Pérez-Pérez *et al* 1994). Las diferencias observadas entre los métodos podrían ser debidas al tamaño del área o a otros factores metodológicos, pero en cualquier caso, los resultados obtenidos indican la conveniencia de continuar con los análisis de microestriación semiautomáticos.

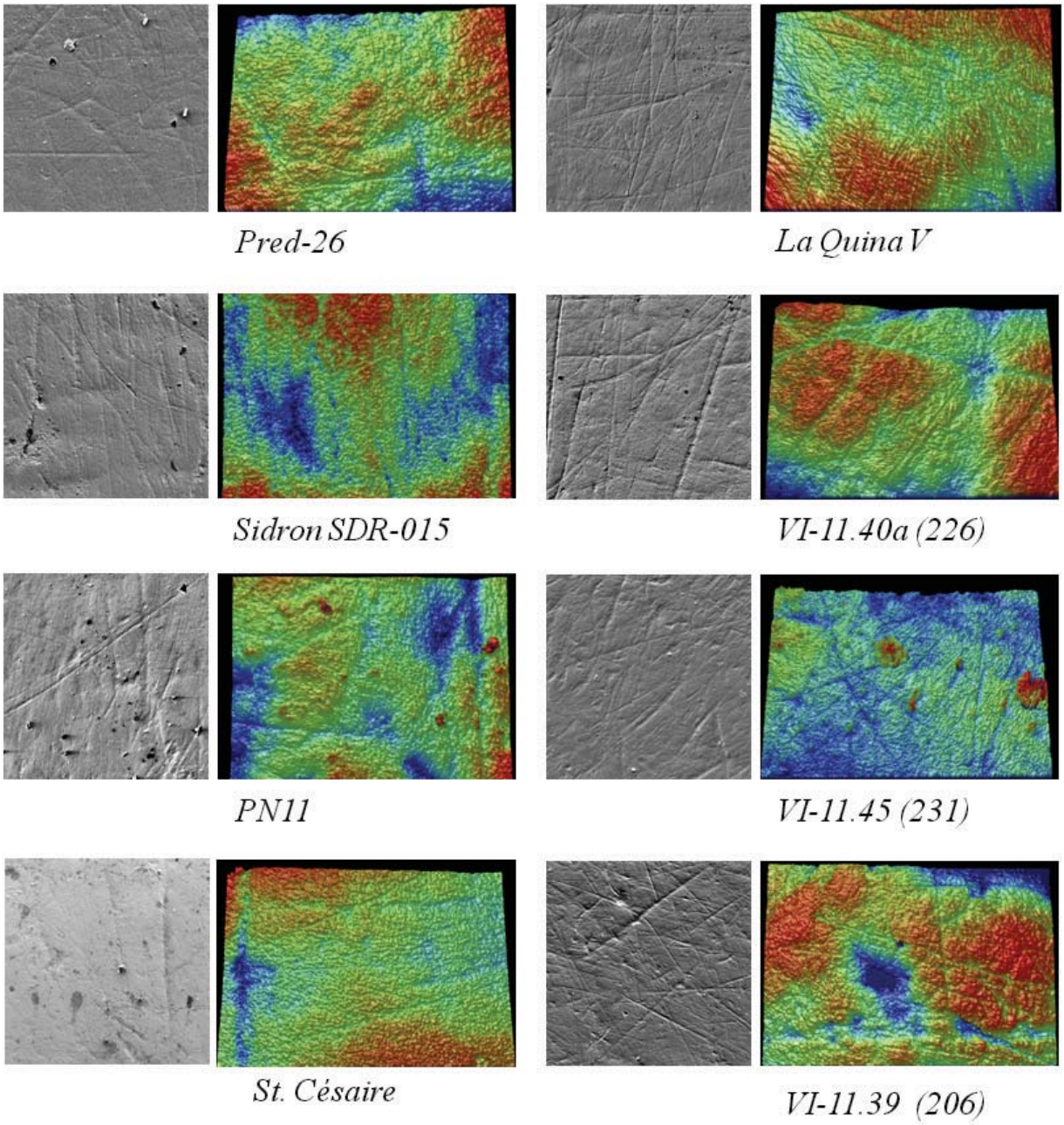


***Figura 81**. Imágenes de microestriación y rugosidad en el mismo diente de diferentes individuos y yacimientos analizados en la comparación metodológica.*

6.4. Error metodológico

Cada uno de los métodos utilizados ha sido testado mediante la replicación (tanto en la medición como en la adquisición de las imágenes). Para minimizar los errores, todos los datos fueron obtenidos por el mismo investigador (BP). Los individuos seleccionados para este apartado se eligieron en base a los diferentes problemas que pueden presentar, de forma que se cubriera el máximo nivel de error esperable (diferentes estadios de desgaste oclusal e interproximal, diferentes piezas dentales, etc.).

En todos los análisis se obtuvieron porcentajes de error (PE)[82] computados mediante la sustracción (en valores absolutos) de cada medición menos el promedio de mediciones por 100, entre cada medición: PE= (N_1-Promedio)*100/N_1. El valor resultante es el porcentaje de error (o desviación) de cada individuo respecto a la media. El promedio de los valores de cada medición resulta en el PE individual. El promedio de los PE para cada método se consideró que corresponde con el error metodológico. En algunos casos se cuantificó la significación de las diferencias mediante ANOVAs y se compararon los resultados de diversas mediciones con una muestra más amplia en PCAs, con el fin de visualizar si la medición repetida afecta a la posición del individuo en una muestra dada.

6.4.1. Microestriación bucal

Los patrones de microestriación fueron obtenidos mediante procedimientos semiautomáticos (*véase apartado 6.3*) en los que existe un error metodológico (MAPD; véase: Grine *et al* 2002; Galbany *et al* 2005b) computado en dos análisis diferentes, que pretendían cuantificarlo: 1) en la medición de las estrías y 2) en la selección del área.

a. Error en la medición

Se analizaron 3 imágenes (correspondientes a tres dientes diferentes), 4 veces cada imagen, en días diferentes (distancia de 7 días entre el primer y segundo y segundo y tercer contaje y tras 9 meses el cuarto contaje). Cada diente se asoció a una descripción cualitativa de la densidad de estrías, de forma que la imagen n.1 presentaba una densidad baja, la imagen n.2 una densidad media y la imagen n.3, una densidad alta. El análisis de Componentes Principales de las 12 mediciones demuestra una distribución similar en cada individuo, independientemente del día en que se realizó la medición (*Figura 82*).

El error de medición (*Tabla 13*), computado mediante el MAPD, indica que la máxima variabilidad en la densidad de estrías varía entre 9 y 5,8 (media de 6,88), lo que entra dentro del rango de error obtenido por otros investigadores en microestriación bucal (Galbany *et al* 2005b) y oclusal (Grine *et al* 2002). La longitud total de estrías (XT) varía entre un 1,69-4,02 (media 3,03), ocurriendo el mínimo error en la desviación estándar de la longitud

[82] En los análisis de microestriación, los artículos publicados sobre esta temática utilizan los valores MAPD, por lo que en esta tesis, se siguió esa metodología (véase: Grine *et al* 2002; Galbany *et al* 2005b).

(ST), entre 1,64-2,91[83]. La diferencia en el aumento del error no parece que esté relacionada con la descripción cualitativa de densidad de estrías (*Tabla 13*).

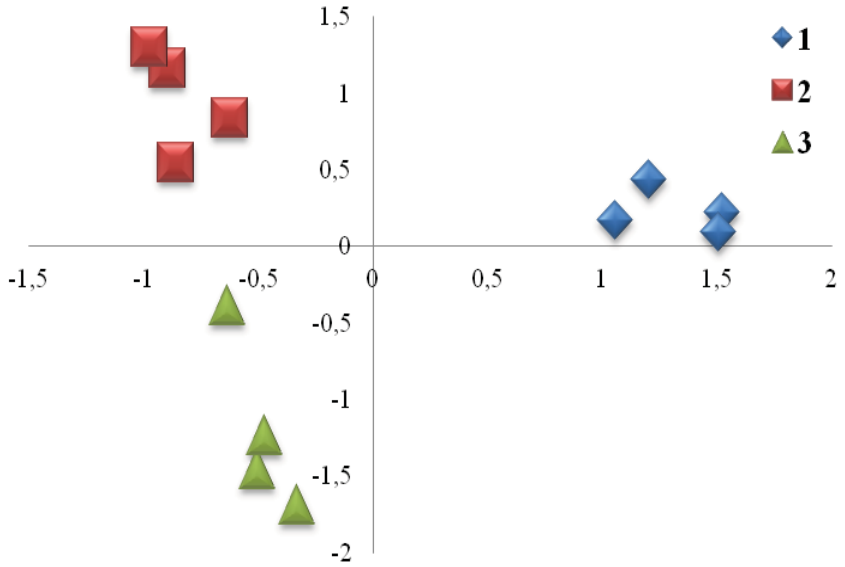


***Figura 82**. ACP de las 4 mediciones realizadas en los 3 individuos (cada color representa un individuo).*

INDIVIDUO	DENSIDAD (media)	MAX, DIFF	MIN, DIFF	ERROR (MAPD)
INDIV 1	MEDIA (371)	11,44 (NT)	1,32 (XT)	3,08-1,17
INDIV 2	ALTA (577)	21,6 (NT)	1,08 (ST)	3,74-1,14
INDIV 3	BAJA (295)	17,9 (NT)	0,9 (ST)	6,06-1,08

***Tabla 13**. Densidad de estrías de cada individuo (media) incluyendo la variable más sensible en cada caso y el porcentaje de error de la misma, donde se observa que no hay una tendencia clara a que la densidad de estrías favorezca el aumento o descenso del error para ninguna de las variables de resumen.*

b. Error en la micrografía

Se realizaron 2 micrografías por diente y posteriores contajes en 19 dientes (un total de 38 imágenes). El área para micrografiar en el SEM se selecciona *a priori* mediante el análisis con lupa binocular, sin embargo, la localización de la micrografía final puede variar ligeramente al tratarse de áreas pequeñas (*Figura 83*). De manera general se estandariza la selección del área, considerando el segundo tercio de la corona dental en su faceta bucal, eliminando la zona cervical y los bordes oclusales. En ese tercio medio

[83] Es importante resaltar que los máximos errores de medición no ocurren en las variables de resumen sino en las de las diferentes orientaciones, lo que podría deberse a la inclinación en la medición ya que, si en el mismo número de estrías, la inclinación en el contaje varía ligeramente podría entrar en una categoría diferente.

seleccionado de manera preferente, se prima la zona central en los premolares o molares que presenten una sola cúspide (*p. ej.* algunos M3), la cúspide mesial en los molares con dos cúspides bucales y la central si el molar presenta más de dos.

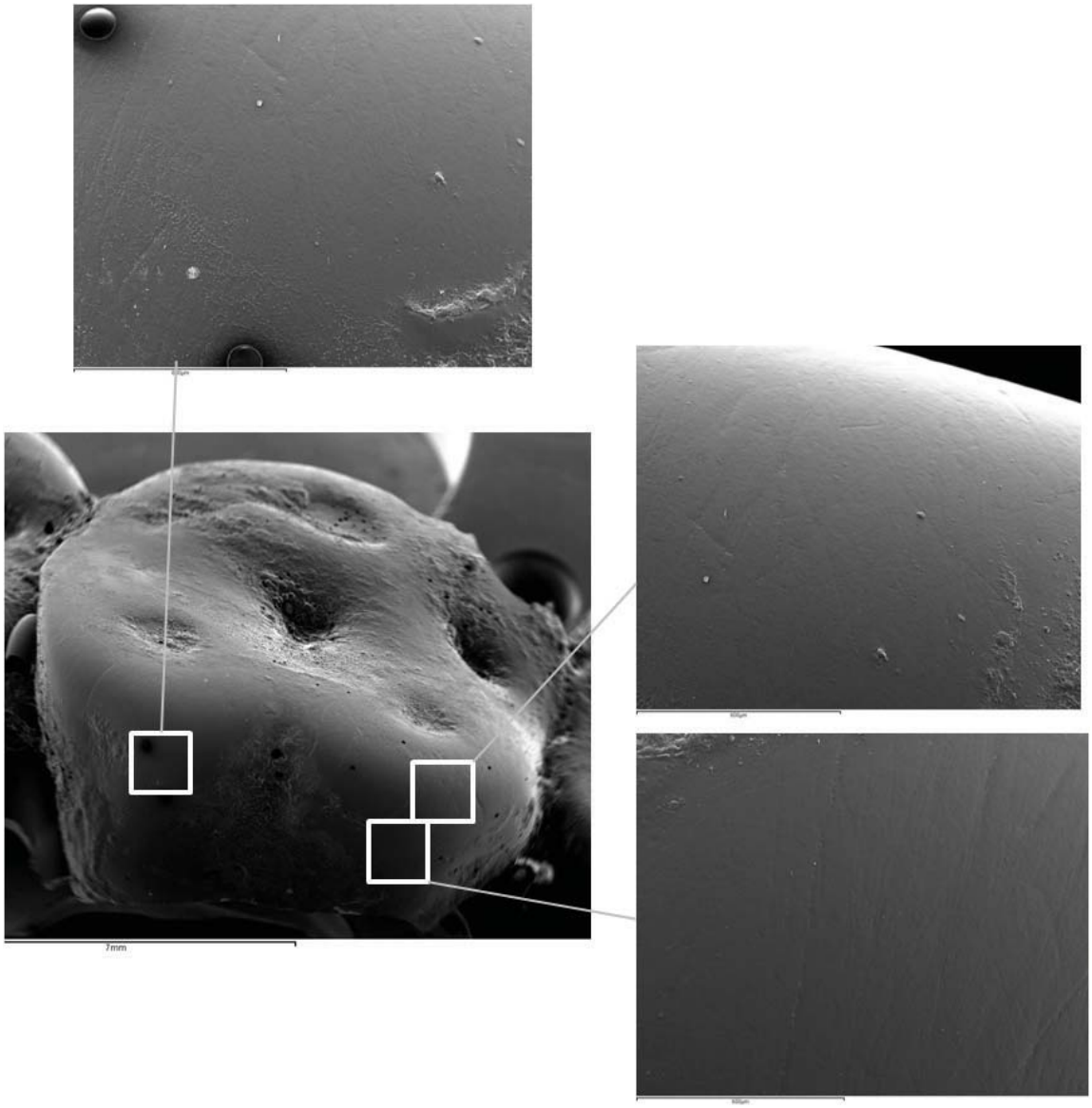


Figura 83. *Diferentes áreas seleccionadas a priori en el individuo de Jeune Prince M_1 mostrando variaciones según la zona. Estas imágenes se obtuvieron el mismo día con el fin de representar gráficamente las diferencias observadas en varias zonas. Las imágenes obtenidas en el análisis de error se realizaron en días diferentes por lo que la zona micrografiada puede coincidir. Sería interesante analizar las diferencias entre áreas deliberadamente diferentes del diente aunque este análisis no se ha realizado aquí (Jeune Prince no está incluido en los análisis de esta tesis).*

Las diferencias entre las medias de cada grupo de mediciones no difiere significativamente (P=<0,005), lo que significa que la distancia al centroide es similar entre ambos grupos de mediciones. El PE es mayor que el observado

en el análisis de diferencias en el contaje; presentando NT ~14, XT ~7 y ST ~8. El error derivado de la micrografía puede considerarse mayor que el derivado del contaje, ya que incluso cuando se sustrae (Error por micrografía=Error del contaje de ambas micrografías por diente-Error del contaje de la misma imagen), los porcentajes son mayores (PE de NT=7,36; de XT=4,2 y de ST=6,1). En cualquier caso, y pese al aumento sustancial, éste entra dentro del rango descrito por Galbany *et al* (2005b), aunque aparece asociado a individuos inexpertos en el contaje de estrías. Una de las posibles explicaciones del elevado error es que, como proponen Mihlbachler *et al* (2012), los análisis en microestriación se han realizado en unas pocas imágenes repetidas (n=4 dos veces en Gine *et al* 2002; N=4 cuatro veces en Galbany *et al* 2005b), sin embargo al aumentar la cantidad de imágenes, reduciendo la repetición de cada imagen (como ocurre en el segundo análisis), el error aumenta por la dificultad de "aprenderse" la imagen. Aunque con las distancias temporales mantenidas en el PE por contaje de estrías no debería haber una "memorización" de la imagen, parece razonable asumir que el aumento del tamaño muestral ampliará el error, lo que explicaría que al analizar 19 dientes, éste sea mayor que al analizar 3.

6.4.2. Área Oclusal Total (AOT)

Bailey (2002a) analizó el error asociado a la medición de la dentición derivado del método (entre caliper clásicos, imágenes bidimensionales y tridimensionales). Los resultados de cada metodología fueron similares, por lo que el uso de uno u otro método no representa un incremento del mismo. En esta tesis todas las medidas se obtuvieron en imágenes en 2 dimensiones (*véase apartado 6.1.2*). El error se computó en dos análisis diferentes que pretendían cuantificar: 1) el debido a la adquisición de la imagen y 2) el de la medición del tamaño dental.

Se fotografiaron cuatro dientes dos veces cada uno en días diferentes: tres molares (uno de ellos maxilar y dos mandibulares) y un premolar: Malarnaud M_1, Předmostí XXVI M_1, Arago 21 (Ind 1) M^1 y St. Césaire P_4 con diferentes grados de desgaste oclusal e interproximal. Cada imagen (8) se midió 2 veces (16), de forma que se pudieran medir los errores debido a la captación y a la medición (*Figura 84*).

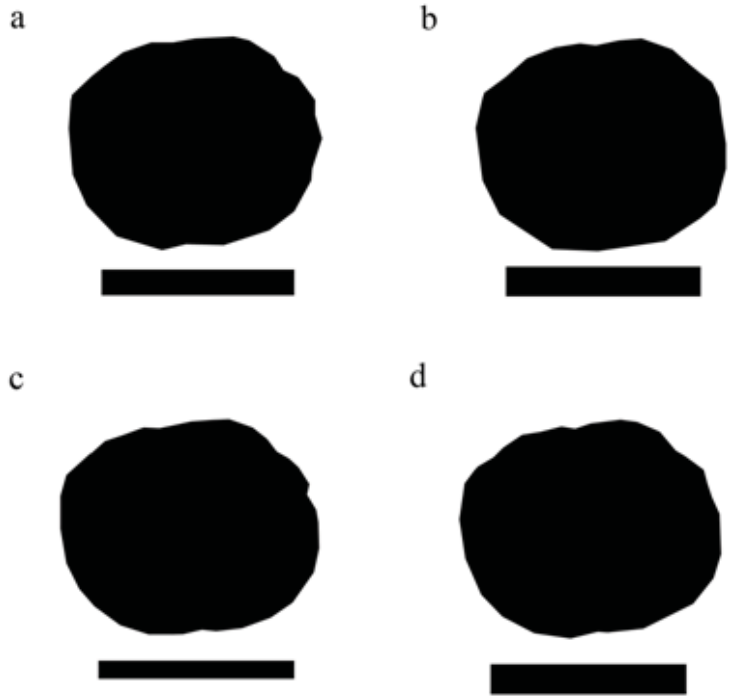


Figura 84. *Análisis del área oclusal en el individuo de Předmostí. La figura "a" corresponde a la imagen 1 contaje 1; la figura "b" a la imagen 1 contaje 2; la figura "c" a la imagen 2 contaje 1 y la figura "d" a imagen 2 contaje 2.*

El análisis de ANOVA indica que no hay diferencias significativas entre las medias de las mediciones, ni para el factor adquisición ni para la re-medición. El porcentaje de error (PE) debido a la adquisición de la imagen es del 2%; mientras que el asociado a la medición del área es de 1,76%, lo que concuerda con los descritos en otros análisis (Frayer 1977; Shah *et al* 2005; *tabla 14*). El máximo error en la medición del AOT se observa en el premolar de St. Césaire (PE: 3,4%), quizás por el hecho de ser una estructura más pequeña. Entre los molares, el mayor PE se observa en Malarnaud (PE=1,64%), lo que es consistente con un mayor error en los dientes que presenten un mayor desgaste interproximal, que supone un aumento del área reconstruida en el análisis. Al comparar estos contajes con una muestra más amplia, la posición de las mediciones de las diferentes imágenes aparecen juntas, indicando que el error no afecta a la configuración de la muestra.

6.4.3. Exposición de Dentina (DE)

La medición de la Exposición de Dentina sigue los mismos principios metodológicos que la medición del AOT; sin embargo por sus características, se basa en la medición individual de estructuras más pequeñas, cuya suma se divide entre el valor de AOT. Los mismos individuos analizados en el error de

AOT fueron utilizados en el error de DE. El diente que presenta un mayor PE (excediendo el 10%) en la medición del área de dentina expuesta (AOTDE) es Saint Césaire (*Figura 85*), el único premolar analizado (el error en los molares no supera el 2,4%). Este diente presenta dos áreas de dentina expuesta, siendo la bucal muy pequeña y la más variable, sin embargo, la dentina expuesta en el molar de Malarnaud presenta también muy poco desgaste y por el contrario, el mínimo error (1,1%). El PE medio es de 4,7% (*Tabla 14*).

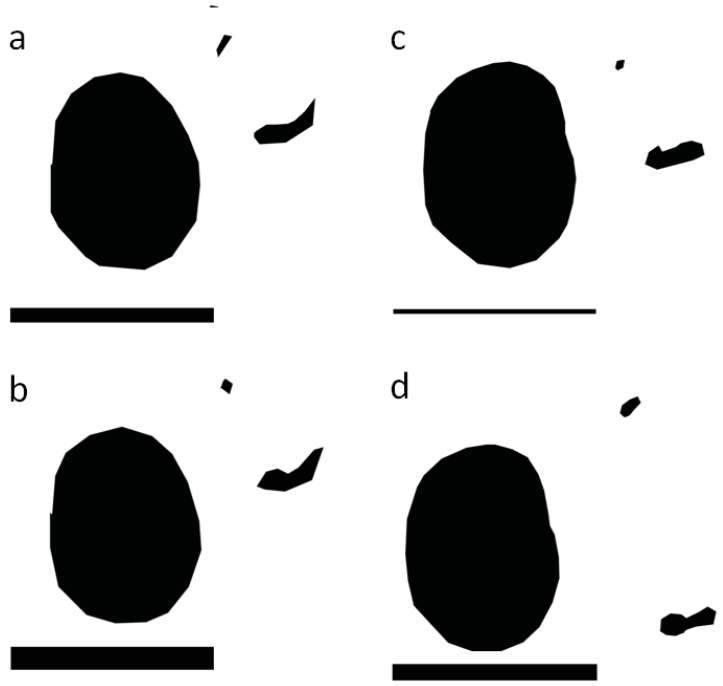


***Figura 85**. Contajes de DE en el individuo con mayor PE: St. Césaire RP_4. La figura "a" representa la imagen 1 contaje 1; la figura "b", la imagen 1 contaje 2; la figura "c", imagen 2 contaje 1 y la figura "d" a la imagen 2 contaje 2.*

El porcentaje de DE (derivado de la división de AOTDE/AOT) presenta unos errores menores, no superando en ningún caso el 3,8% (media del 2,8%). Aunque se ha analizado el del AOTDE, esta medida en sí misma no es informativa del desgaste oclusal del diente, por lo que el error asociado a los resultados presentados en esta tesis es del 2,8% (*Tabla 14*).

	AOT	AOTDE	%DE
A21 (IND.1)	1,199	2,347	1,113
MALARNAUD	1,645	1,140	3,329
PŘEDMOSTÍ	0,705	2,352	3,732
SAINT CÉSAIRE	3,480	13,217	3,380
MEAN OF MEANS	1,757	4,764	2,888

***Tabla 14**. Porcentaje de Error (PE) en las mediciones del área oclusal total (AOT), área oclusal total de dentina expuesta (AOTDE) y porcentaje de exposición de dentina (%DE). Media de cada medición en los individuos y Media del método.*

6.4.4. Desgaste Interproximal (IW)

Las medidas clásicas del tamaño buco-lingual y disto-mesial no han sido utilizadas directamente en esta tesis doctoral, aunque sí se usó la medición MD para inferir la diferencia entre el valor de la medición real y el valor reconstruido. El PE asociado a las mediciones clásicas es muy bajo, inferior al 1% en todos los casos, incluyendo la variación en la medición del tamaño MD reconstruyendo el contorno (*Tabla 15*). Sorprendentemente, la medición del desgaste interproximal, derivado de la sustracción del tamaño MD reconstruyendo el borde, menos el tamaño MD real (MD-MDR), indica errores superiores al 10% (*Tabla 15*), por lo que los datos derivados de estas mediciones tienen que tomarse con cautela.

	BL	MD	RMD	DIFFMD-RMD
A21 (IND,1)	0,664	0,601	0,552	9,396
MALARNAUD	1,280	1,242	1,520	8,889
PŘEDMOSTÍ	0,500	0,267	0,499	16,340
SAINT CÉSAIRE	1,027	1,038	1,038*	NO DATA
MEAN OF MEANS	0,867	0,787	0,902	11,542

***Tabla 15**. Medias de los PE de cada individuo y totales para las mediciones de tamaño buco-lingual (BL), mesio-distal reconstruyendo el borde en caso de IW (MD), mesio-distal real, sin incluir la reconstrucción (RMD) y la diferencia entre el tamaño MD reconstruido y el real (DIFFMD-MDR). *Se incluye el mismo dato debido a la ausencia de desgaste. Si no se contabiliza el error en la media total, éste se reduce ligeramente a 0,85%.*

El gran PE del IW puede deberse al tamaño del área analizada, de forma que el error en valores absolutos no es grande (máximo de 18 mm^2)[84], aunque en un área tan pequeña suponen un gran porcentaje. Estas diferencias no parece que estén relacionadas con el grado cualitativo del desgaste (*Tabla 16*).

6.4.5. Altura de la Corona (CH)

El error metodológico de la altura de la corona se realizó en cada una de las mediciones previas a la obtención del valor total final (*véase apartado 6.1.3.c*). Así, se computó el error en la medición de las 4 alturas en los molares[85] y dos en los premolares.

Qualitative Intertooth Wear	Individual		Maximum value	Minimim value	Difference
High	Arago	all measurements	82	65	17
		Image 1	82	81	1

[84] Este máximo error ocurre principalmente debido a la adquisición de la imagen ya que, dentro de cada imagen, las mediciones consecutivas indican un error inferior a 9mm^2.

[85] En el M_1 de Předmostí XXVI, la última altura no puede realizarse debido al molde, que no presenta la línea amelocementaria claramente delimitada.

		Image 2	70	65	5
		all measurements	78	60	18
High	Malarnaud	Image 1	78	69	9
		Image 2	63	60	3
		all measurements	47	29	18
Low	Předmostí	Image 1	35	29	6
		Image 2	47	42	4

Tabla 16. *Diferencias absolutas de tamaño entre los valores máximos y mínimos de desgaste interproximal. La columna de la izquierda indica un valor cualitativo del grado de IW. Todos los valores son* $^{-10}$.

El PE de cada medición es pequeño (< 4%) en todas las alturas. El máximo error ocurre en la segunda altura (cúspide disto-bucal en los molares) y el mínimo en la primera (cúspide mesio-bucal en los molares; bucal en los premolares). Los errores son mayores en las alturas bucales, que las linguales (2,5% *versus* 2,09%) y en los molares, que en el premolar. Parece que el aumento del PE de la CH podría estar relacionado con el desgaste oclusal, ya que los molares con mayor DE (Arago y Předmostí) presentan los mayores PE en la CH, llegando a 7,7%. En cualquier caso, el valor del PE final de la CH total es inferior al 2% (*Tabla 17*).

	ALT1	ALT2	ALT3	ALT4	ALTBUC	ALTLING	ALTMED
A21 (IND,1)	4,040	7,773	3,329	1,837	4,303	1,729	2,821
MALARNAUD	1,454	1,689	3,380	3,267	1,054	2,469	1,516
PŘEDMOSTÍ	2,828	2,009	3,732	NO DATA	2,402	NO DATA	NO DATA
SAINT CÉSAIRE	1,563	NO DATA	1,113	NO DATA	NO DATA	NO DATA	1,338
MEAN OF MEANS	2,471	3,824	2,888	2,552	2,586	2,099	1,892

Tabla 17*. Medias de los PE de cada individuo y medias totales para las mediciones de cada altura (ALT), la media de las alturas de la cara bucal (ALTBUC) y lingual (ALTLING), así como la media de la altura de la corona (ALTMED). En este último caso se realizó la medición en base a la media de la altura bucal y la altura lingual, por lo que en el individuo de Předmostí no tiene datos, ya que no se pudo medir la altura 4. Si se considera la media de errores sin esa altura, la media de la altura total final aumenta a un 2,13%.*

6.5. Selección de la Muestra

6.5.1. Preservación del esmalte para el análisis microscópico

El análisis del estado del material es básico antes de proceder a ningún tipo de estudio. Al ser éste de origen prehistórico hay que descartar marcas postdeposicionales de origen tafonómico, producidas tras la muerte del individuo y por lo tanto, no relacionadas con la dieta (Gordon & Walker 1983; King *et al* 1999; Pérez-Pérez *et al* 2003; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Teaford 2007). Las causas de alteración del patrón de microestriación son variadas; se ha descrito que los sedimentos, según la composición y el PH pueden alterar

las superficies de esmalte por erosión o abrasión (Puech 1984; King *et al* 1999; Martínez & Pérez-Pérez 2004). Teaford (1988) observó que el uso de determinados instrumentos durante el proceso de excavación, también pueden provocar estrías tafonómicas en las facetas dentales, aunque son fácilmente reconocibles.

La presencia de agujeros (generados por golpes, gelifracción, etc.) en el esmalte vestibular, también indicarían abrasión *post-mortem*[86]. Si el diente está aislado, el análisis de la faceta de contacto interdental (mesial y distal) puede ser un buen indicador de alteraciones tafonómicas. En condiciones normales, estas zonas no presentan ninguna modificación, siendo lisas y planas (Teaford 1988; Pérez-Pérez *et al* 2003; *Figura 86*). King *et al* (1999) y Martínez (2010) consideran que los dientes con alteraciones en las áreas de contacto deben eliminarse del análisis, ya que los efectos tafonómicos afectarían igualmente a toda la corona. En la muestra analizada en esta tesis esto no siempre es así. Por ejemplo en Malarnaud (Lalueza & Pérez-Pérez 1994a), el primer molar mandibular evidencia una serie de alteraciones claras en la zona bucal bajo el hipocónido; sin embargo, la zona central y del protocónido presentan áreas bien preservadas (*Figura 87*). Este caso demuestra que es necesario analizar atentamente la muestra para proceder a la selección de la misma.

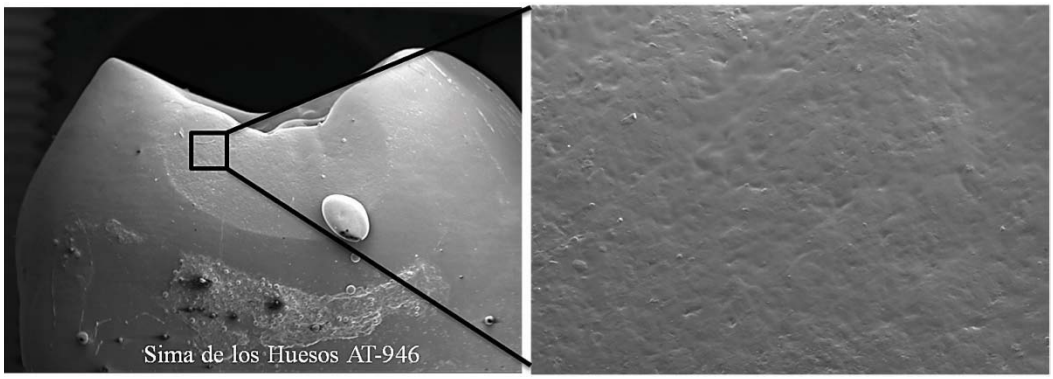


***Figura 86**. Faceta de contacto interproximal (Pérez-Pérez et al 2003).*

En ocasiones, los dientes se encuentran en sedimentos alterados por el fuego. Éste, o el exceso de calor, pueden modificar la superficie del esmalte en observaciones bajo el SEM. Sin embargo, aunque las fases de cremación están bien estudiadas (Shipman *et al* 1984), la identificación del fuego (o

[86] Aunque agujeros similares en la cara oclusal, denominados *pits*, se forman por la combinación de la atrición interdental y la abrasión de las partículas abrasivas del alimento.

calentamiento de la superficie) no es fácil, por lo que no se incluye como causa específica de no-preservación[87].

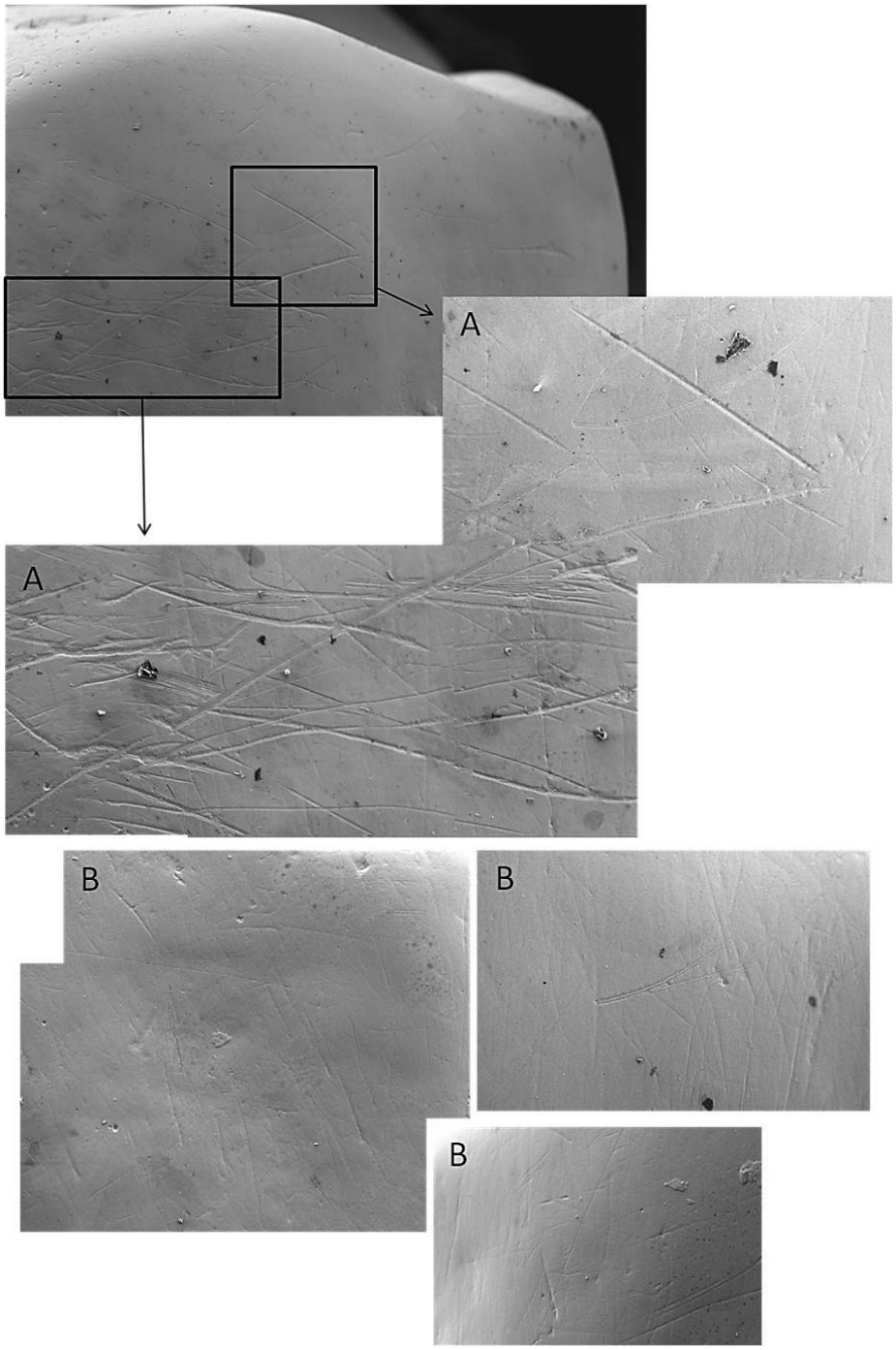


***Figura 87**. Faceta bucal de Malarnaud RM_1 con áreas alteradas (A) bajo el hipocónido y zonas de esmalte bien preservado (B) en la zona del protocónido-hipocónido del mismo diente.*

[87] A 185-285ºC, el esmalte se fractura y aparece más liso de lo normal (*Figura 92d*); a 285-440ºC, aumenta la rugosidad y aparece granular; a 440-800ºC, la rugosidad se hace evidente con lupa binocular, la granulación es más grande y aparecen fisuras y poros; a más de 800ºC, las granulaciones se fusionan en glóbulos tersos, homogéneos, grandes y redondeados de 0,5-1 *mm*. En el caso de cremaciones, el esmalte llega a perderse completamente exponiéndose la dentina (Hillson 2005: 159).

El propio proceso de obtención de la réplica dental también puede oscurecer el patrón de microestriación. Tanto en la adquisición del negativo (Gordon 1984b) como del positivo (Galbany *et al* 2004b; Lozano 2005) se pueden producir burbujas de aire, atrapadas entre la silicona y el diente, que se traducen en agujeros en la réplica (*Figura 88*). Para evitar la aparición de burbujas, la resina debe centrifugarse. La mayoría de los investigadores centrifugan en dos pasos: primero la resina (partes A y B de Feropur mezcladas en tubo tipo eppendork) y luego en el molde dental (Lozano 2005; Alroussan 2009). No existe un consenso sobre el tiempo y la velocidad de centrifugación. Galbany *et al* (2004b) propusieron un minuto en el primer paso a 3000 *rpm* y otro minuto en el segundo a 2500 *rpm*. Alroussan (2009) comprobó que 1000 *rpm* en cada paso, durante un minuto es suficiente para evitar la aparición de burbujas[88]. Aun así, en la muestra estudiada en esta tesis no han podido evitarse completamente, aunque éstas nunca han sido causa de exclusión del diente. Pese a que estos agujeros son muy variables en forma y tamaño, su presencia es claramente identificable.

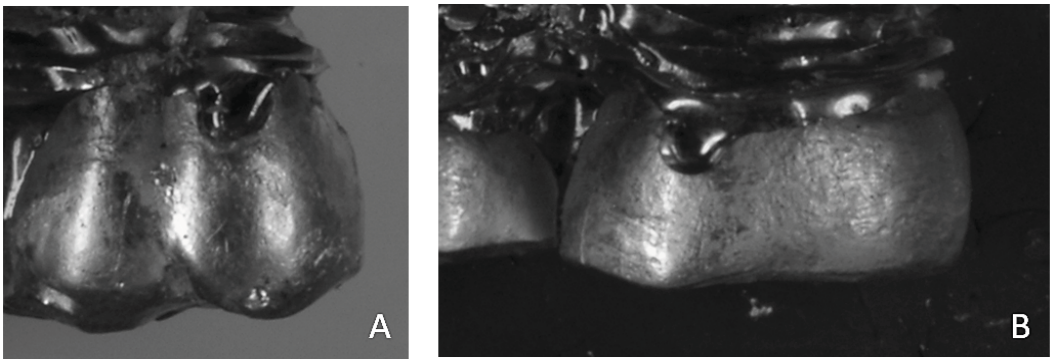


***Figura 88**. Moldes con agujeros producidos por burbujas de aire; A) Kulna 1 LM^1 (lingual); B) Ochoz RM$_2$.*

En el presente trabajo hemos utilizado 100X aumentos, siguiendo la metodología de la mayoría de los investigadores que utilizan la zona bucal (Pérez-Pérez *et al* 1994). Gordon (1982, 1988) consideró que 120-130X era un compromiso adecuado entre el área micrografiada y la claridad de la imagen, ya que a 100X podían perderse objetos pequeños y a 500X sólo se pueden ver estrías finas, con menor variabilidad de la longitud y en un área de esmalte muy pequeña. A 100X una parte importante de la muestra no presentaba esmalte bien preservado y se descartó, aunque a mayor aumento se podrían haber incluido, lo que pone de relieve el carácter heterogéneo de la preservación del esmalte; áreas adyacentes pueden estar bien y mal preservadas alternativamente (*Figura 89a,b,c*), por lo que es necesario

[88] El uso de pipetas también evita la aparición de burbujas (Galbany *et al* 2004b).

analizar toda la superficie bucal de la corona antes de descartar la muestra completamente.

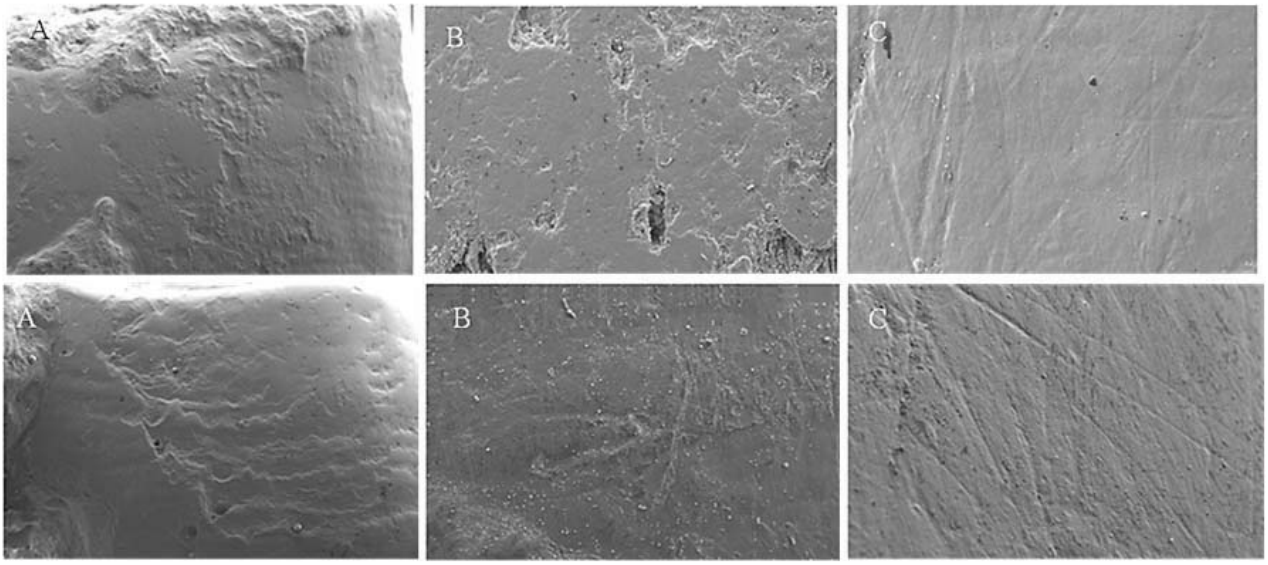


Figura 89. *Micrografías a A) 30-40× con alteraciones del esmalte; B) 100× con alteraciones del esmalte y C) 200× en que se observan áreas de esmalte dental bien preservadas. Cada fila representa el mismo diente.*

6.5.2. Causas de exclusión de la muestra

Se considera que la superficie está bien preservada cuando en ella no hay alteraciones del esmalte distintas a las propias de la masticación alimentaria (microestriaciones, en inglés *micro*wear), de forma que en ningún caso se vea afectado el patrón de microestriación. En las superficies mal preservadas los procesos *post-mortem* alteran el esmalte, de forma que no es posible su análisis. La etiología de los efectos tafonómicos aun está en estudio y la caracterización de las causas de exclusión, descritas a continuación, deben considerarse provisionales: 1) No erupción, 2) Concreción, 3) Erosión, 4) Abrasión y 5) Otras causas como por ejemplo la ruptura del diente, la escasez de corona o los wrinkles.

a. No erupción

Algunos de los dientes analizados no habían emergido total o completamente (*Figura 90*). En estos casos las superficies del esmalte son onduladas, en ocasiones con pequeños agujeros o *pits*. Aunque algunos de los dientes aparecen como ya emergidos en las descripciones de los fósiles, presentan superficies similares a las de los no-erupcionados (*p. ej.* Abri Pataud

M3 o Archi), por lo que se han considerado en este grupo. También podría ser que el diente hubiera erupcionado muy poco antes de la muerte del individuo y de ahí que la textura de su esmalte sea similar a la de uno no funcional. En estos casos, quizás el análisis de la faceta oclusal es posible, pero no así el de la faceta bucal.

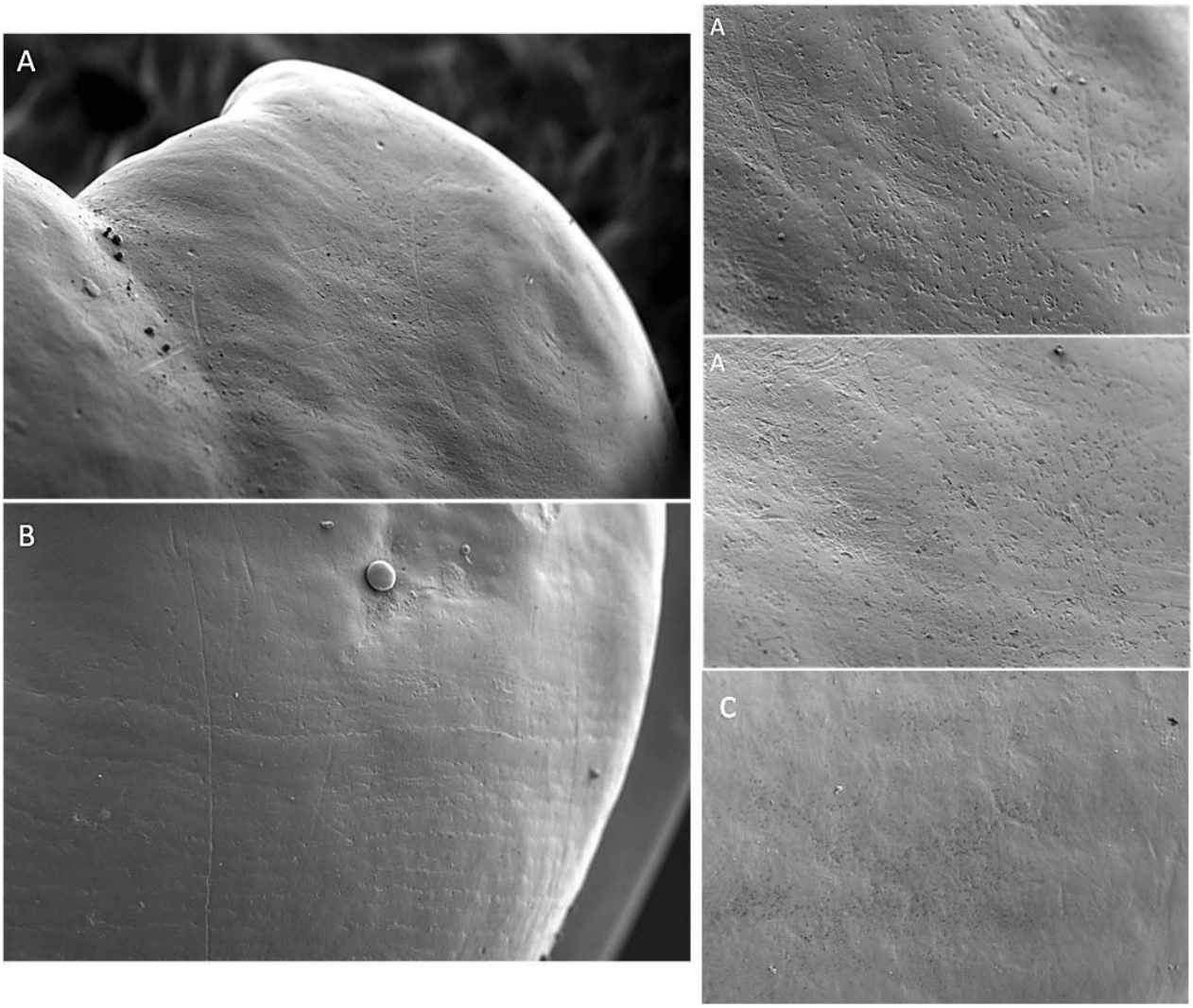


***Figura 90**. Coronas dentales no erupcionados completamente; A) Abri Pataud RM_3; B) Le Moustier RM_3; C) Engis LM^1.*

b. Concreciones

La presencia de concreciones sobre el esmalte del diente puede deberse a diversos factores (calcio, sarro o pátinas de conservantes) y no siempre es posible eliminarlas antes de obtener el negativo. Igualmente, la deficiente limpieza del esmalte (con acetona y etanol puros) hará que aparezcan pátinas que impiden ver la superficie vestibular. En ocasiones se pueden distinguir estrías debajo de las zonas alteradas (*Figura 91*).

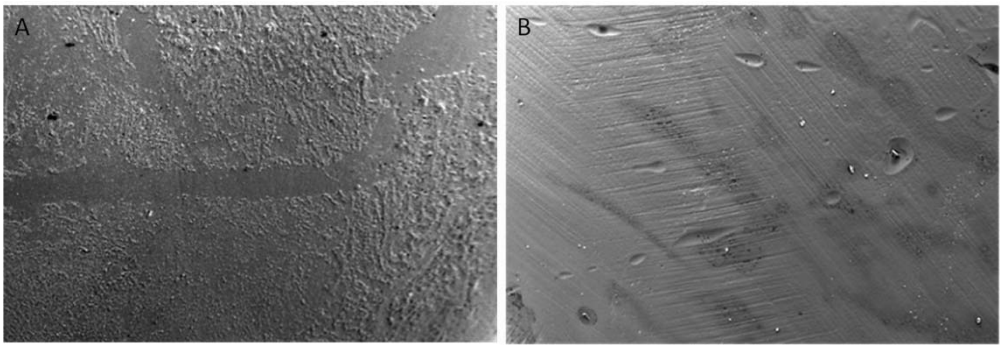


Figura 91. *Superficies de esmalte no preservadas debido a alteraciones posiblemente relacionadas con el proceso de obtención de la réplica A) Dederiyeh LP_4, y D) Mladeč 1 LM^1.*

c. Erosión

La erosión del esmalte se puede producir por causas químicas como el PH del sedimento. Es quizás la etiología más compleja ya que diferentes tipos de alteraciones podrían producir superficies similares. La presencia de agujeros (excepto si se tratara de impactos) podría ser debida a la erosión; que normalmente produce la eliminación del esmalte y un aumento de la rugosidad fácilmente detectable (Estebaranz *et al* 2007; *Figura 92*).

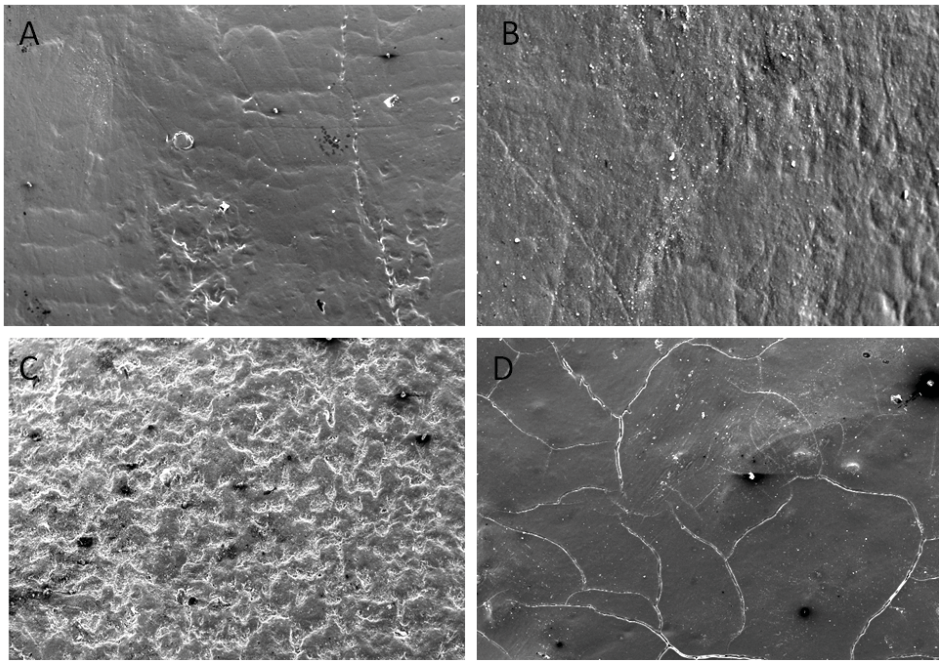


Figura 92*. Superficies de esmalte erosionadas. A) Border Cave 5 RM_2; B) St. Césaire RM^3; C) Naivasha burial site Knm nv 2ab LM^1 y D) Kisese 1269 Kmn Ib 162 LM_2. La fragmentación del esmalte de este individuo podría ser similar a la descrita por Hillson (2005: 159) indicativa de alteración térmica. Las imágenes C y D corresponden a individuos no analizados en esta tesis procedentes del Museo Nacional de Kenya (Muestras del Holoceno).*

d. Abrasión

La abrasión del esmalte puede estar causada por movimientos sedimentológicos del terreno (*p. ej.* cursos de agua) o por arrastres de los materiales. Estas alteraciones se distinguen fácilmente ya que afectan a la mayor parte del diente, ocupando normalmente toda la imagen microscópica a 100X, formándose estrías muy largas y más o menos paralelas con una dirección predominante (*Figura 93*). La etiología de éste tipo de alteración no está clara ya que a veces el diente adyacente no presenta ningún tipo de alteración[89].

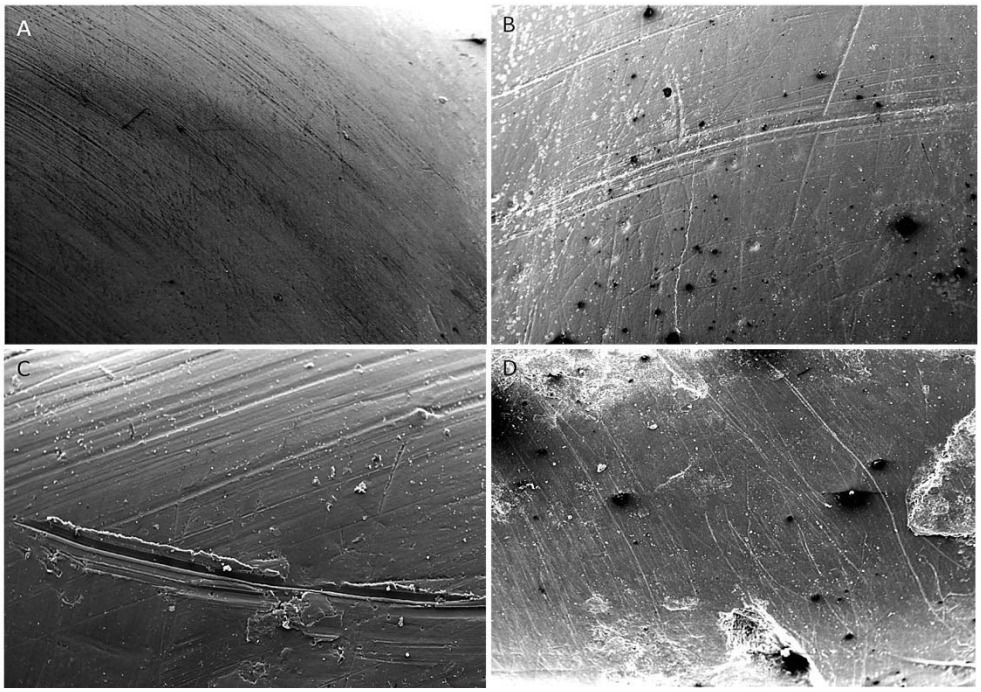


***Figura 93**. Facetas no preservadas debido a arrastre A) PN13 LM_2; B) BG5 LM^3; C) Pavlov 1 LM^2 y D) Cavillon RM_3.*

e. Otras causas

En esta categoría se incluyen diferentes causas que afectan de forma diversa a los dientes. Muchas veces se trata de dientes rotos de los que sólo se conserva un fragmento no analizable (*p. ej.* Abric Agut). El desgaste puede ser tan intenso que no se conserve suficiente esmalte para ser analizado (*p. ej.* Banyoles). Finalmente, otra de las causas de exclusión puede ser el deficiente metalizado de las muestras. La superficie de resina del molde dental puede verse afectada por el recubrimiento durante la metalización (*sputtering*). Si no se regula bien este proceso, la muestra puede calentarse demasiado y

[89] En ocasiones, por debajo de de éstas pueden verse estrías *ante-mortem,* aunque en ningún caso se consideraron este tipo de imágenes.

dilatarse antes de que se recubra de oro. Al enfriarse, la resina encoge y la fina capa de oro se arruga formando "aguas" u "olas" denominadas en inglés *wrinkles* (*Figura 94*, *p. ej.* Barma Grande 5; Bowden *et al* 1998, 1999; Huck *et al* 2000; Estebaranz *et al* 2006).

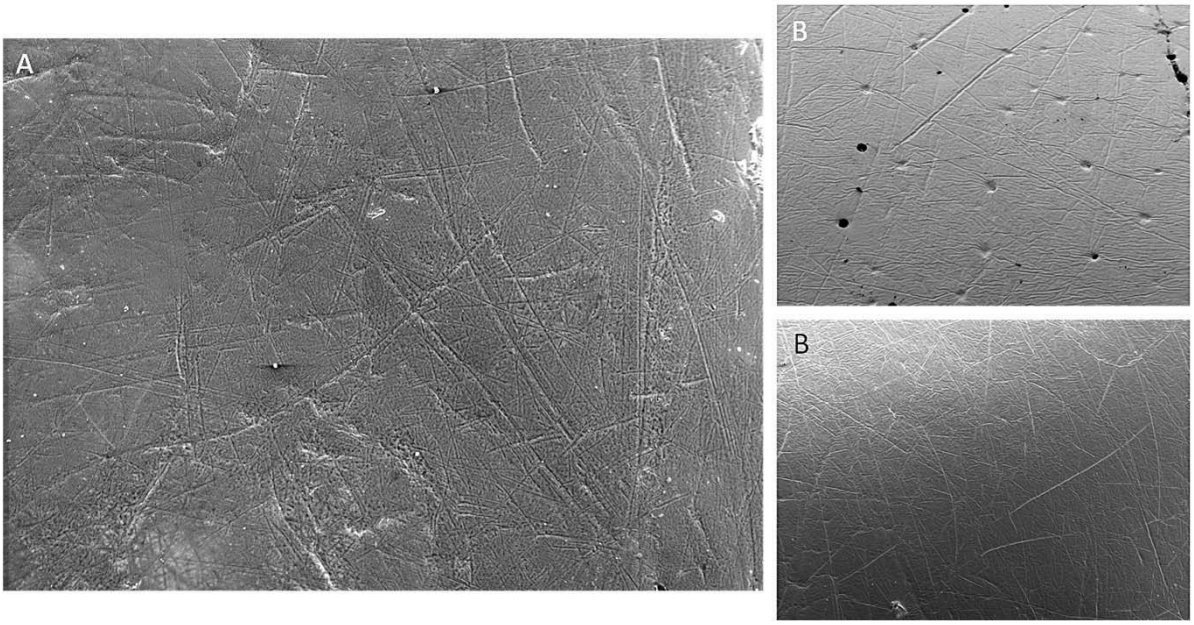


***Figura 94**. Superficies de esmalte no preservadas por presencia de aguas o 'wrinkles' en los moldes. A) Pontnewydd 15 RM_2; B) Barma Grande 5 RM^1 (arriba), LM_2 (abajo).*

Todas las causas de exclusión detalladas en este apartado han sido observadas en las muestras analizadas en la presente tesis (*Tabla 18*). El porcentaje de dientes excluidos es del 62,32%, menor que los observados en homínidos de Plioceno y del Pleistoceno Inferior de Africa (Martínez 2010). La población que presenta un menor porcentaje de preservación son los AMH, mientras que el mayor lo presentan los heidelbergensis. La principal causa de exclusión en todos los individuos es el hecho de que una gran parte de la muestra corresponde a dentición anterior (N=244; 27,44%). La segunda causa de exclusión es la no-erupción en los individuos del Pleistoceno Medio (8,84%) y la erosión en los neandertales y AMH (27,54% y 23,51% respectivamente).

	N_T	N_e	$\%_T$	*Dentición anterior*	*%*	*No-erupción*	*%*	*Moldes*	*%*
HEI[90]	113	69	61,06	19	16,81	10	8,84	6	5,3
NEA[91]	236	103	43,64	90	38,13	19	8,05	4	1,69
AMH[92]	540	163	30,18	135	25	18	3,33	29	5,37
Total	**889**	**335**	**37,68**	**244**	**27,44**	**47**	**5,28**	**39**	**4,38**

[90] Incluye individuos de Sima de los Huesos.
[91] No incluye a AMH del Paleolítico Medio (Próximo Oriente).
[92] Incluye individuos del Paleolítico Medio (Próximo oriente) y Paleolítico Superior Africano.

	Abrasión	%	Erosión	%	Otras	%
HEI	3	2,65	7	6,19	1	0,88
NEA	9	3,81	65	27,54	3	1,27
AMH	42	7,77	127	23,51	21	3,88
Total	**54**	**6,07**	**199**	**22,38**	**25**	**2,81**

***Tabla 18**. Número total de dientes analizados por población (HEI: Homo heidelbergensis – NEA: Homo neanderthalensis – AMH: Homo sapiens) y dientes excluidos. N_T: número total de dientes estudiados; N_e: número efectivo de dientes bien preservados y porcentaje ($\%_T$). Entre las causas de exclusión están ser un diente anterior (sólo los postcaninos se utilizaron para estudiar el patrón de microestriación), no erupcionado, moldes defectuosos, abrasión o erosión del esmalte (se indican los porcentajes en cada caso).*

6.5.3. Patologías y microestriación

El interés por las afecciones orales (*véase apartado 3.10.2*) reside, tanto en su asociación con determinadas dietas, como en la influencia que pudieran tener en una hipofuncionalidad de uno de los lados mandibulares, resultando en un aumento de la lateralidad (Lalueza 1991; Lalueza & Berkovitz 1992). Si la presencia de una patología en uno de los lados provocase una variación significativa en los valores de microestriación, ese individuo no debería ser utilizado en los análisis poblacionales (Lalueza 1991; Alroussan 2009). Se han estudiado las patologías que presentan una mayor influencia en la dieta y que han podido ser identificadas en la muestra: caries y cálculo dental-periodontitis[93].

a. Caries

Los análisis de microestriación incluyen a seis individuos del Pleistoceno Medio y Superior con presencia (confirmada o posible) de caries: Kabwe 1, Banyoles, Sima de las Palomas 59, Dolni Vestonice III y 15 y Pavlov 1.

El caso de Kabwe 1 (KW1) es paradigmático, ya que además de caries presenta numerosas patologías orales (hiperostosis, gingivitis crónica, abscesos dentales y mastoiditis) (Bartsiokas & Day 1993). Los dientes con microestriación preservada de KW1 son: LP^3, LM^2, LM^3, RM^1 y RM^2. En este

[93] Se ha intentado correlacionar también la presencia de taurodontismo o ausencia del mismo con patrones diferentes sin un resultado claro. No existe además una bibliografía unificada sobre la prevalencia de esta anomalía funcional en el Pleistoceno Medio y Superior por lo que los análisis no se presentan. Se ha descrito de manera bastante probable en el individuo de Mauer (Czarnetzki *et al* 2003); sin embargo el lado izquierdo del individuo presenta una deficiente preservación del esmalte por lo que, ni siquiera se ha considerado el análisis de la lateralidad intra-individual. La presencia de surcos subverticales y su relación con la microestriación se presenta en el *Anexo 3 apartado 16*. La presencia de discos labiales, aunque no puede considerarse una patología sino una alteración voluntaria/cultural de la dentición, podría influir en los resultados de microestriación; el análisis se presenta en el *Anexo 2 apartado 15*.

caso, ambos lados están afectados por caries, por lo que la lateralidad no puede comprobarse. De hecho, todos los dientes del individuo presentan una gran homogeneidad. La densidad (NT) y longitud (XT) de estrías no muestran ninguna tendencia clara diferencial en los dientes afectados por caries aunque, dentro de la serie molar (N=4), el lado derecho (N=2) presenta consistentemente estrías más cortas (derecha XT media=122,69 *µm*; izquierda XT media=151,33 *µm*), ocurriendo la máxima longitud en las estrías horizontales; mientras que en el lado izquierdo, las más largas son las verticales. La densidad de estrías (mediana NT= 179,8) indicaría una dieta poco abrasiva, aunque los índices (NH/NV) sitúan al individuo con una dieta eminentemente vegetariana, con un porcentaje de estrías horizontales muy elevado (*véase un análisis completo en el apartado 8.2.3*). La posición de KW1 (*Figura 95*) no es especialmente diferente de la del resto del Pleistoceno Medio y es particularmente similar a KW2 (NT=180; XT=130,13 *µm*).

El individuo de Banyoles presenta descrita periodontitis en el LM_2-M_3 y una posible caries en el LM_3 (Lalueza *et al* 1993c: 135-144). El alto grado de desgaste oclusal llega en algunos casos hasta las raíces de los dientes. Por ese motivo, tan sólo se pudieron obtener moldes dentales del LP_4 y de los dos M_3. El premolar no presenta facetas vestibulares bien preservadas, por lo que no se ha podido incorporar en el análisis. Los dos terceros molares analizados sí las presentan; por lo tanto, si la caries de Banyoles se confirmase, sería un individuo adecuado para el estudio de la lateralidad. La figura 96 muestra que el patrón de Banyoles se encuadra bien dentro del marco de variabilidad de los neandertales del OIS 4, por lo que su afección de periodontitis y/o caries no habría afectado significativamente a la lateralidad ni al patrón de microestriación. La densidad de estrías que presenta es media, mientras que sí que destaca su longitud. Sin embargo, mientras que el individuo no parece que tenga una dieta especialmente abrasiva (NT=206), la proporción de los ínidces NH/NV, indica una dieta eminentemente vegetariana.

Lo más interesante de la muestra es la ausencia de diferencias entre ambos lados de la mandíbula. Este resultado refuerza la ausencia de asimetría significativa y confirma que el patrón de microestriación es constante en individuos adultos. La caries debió de ser reciente, sin dar tiempo al *turnover* a afectar al diente, ya que existe más variabilidad intra-poblacional que intra-individual. La diferencia en densidad es de 35 estrías (presentando más el lado derecho) y 12,43 micras en la longitud media (presentando más el izquierdo).

Esta diferencia sin embargo es sólo de un 2%, por lo que es menor que el error interno de la observadora (BP).

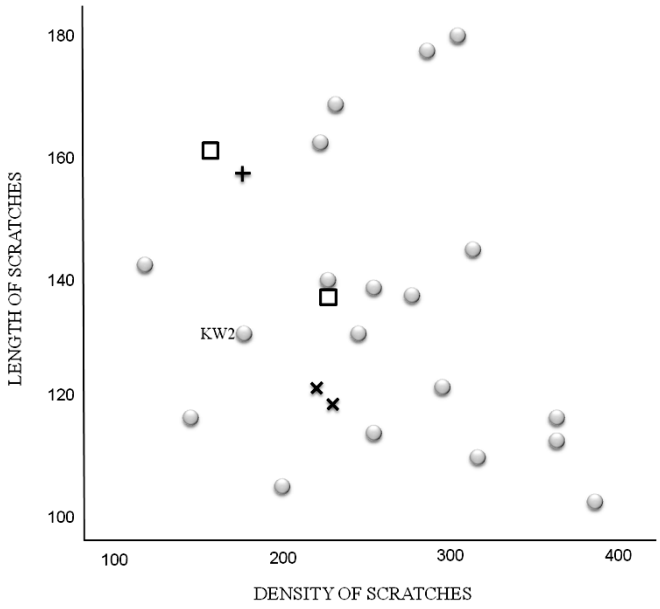


Figura 95. *Posición de Kabwe respecto a la muestra del Pleistoceno Medio analizada en las variables de densidad (eje x) y longitud de estrías (eje y). Los cuadros son los dientes maxilares derechos mientras que las líneas son los izquierdos.* **+** *es el primer premolar;* x *son los molares.*

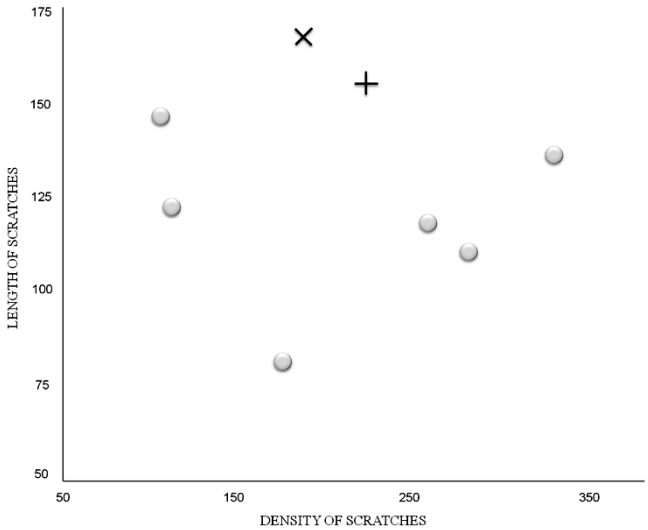


Figura 96. *Posición de Banyoles en las variables de densidad (eje x) y longitud de estrías (eje y) respecto a la muestra del MIS 4 analizada. + es el RM_3 y* x *es el LM_3.*

En el caso de Sima de las Palomas (SP), se ha descrito recientemente una caries en la faceta interproximal del M_{1-2} (Walker *et al* 2011). De este individuo presentan facetas bien preservadas 3 de los 4 dientes postcaninos (P_3-M_1). No existe un patrón diferencial entre los premolares y el M_1, por lo que si la caries afectó al individuo, lo habría hecho en toda la hemimandíbula (*Figura 97*). La posición de los fósiles de SP es muy variable (*véase apartado 9.10*), especialmente en la longitud de las estrías (min. XT=106 *µm*; máx.=176 *µm*), presentando SP59 la máxima XT de la muestra y especialmente las

estrías horizontales más largas (XH=209 *µm*; media del yacimiento XH=153,69 *µm*), con una variabilidad en la longitud mayor (SH=166; media del yacimiento SH=117,94). Sin embargo, como en los casos anteriormente citados, la proporción de estrías horizontales y verticales sitúa al individuo cerca de dietas más vegetarianas.

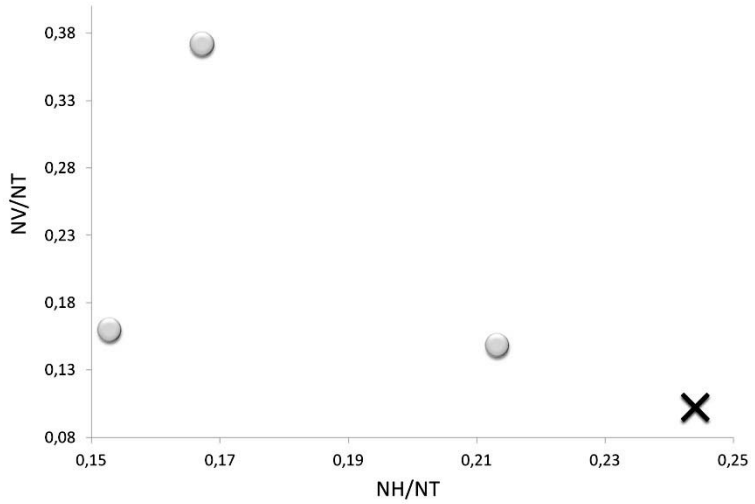


***Figura 97**. Proporción de estrías horizontales (eje x) y verticales (eje y) respecto al total de estrías. X=SP59.*

Otros tres individuos del Paleolítico Superior presentan alteraciones que podrían ser consideradas como caries: Pavlov I LM_3 (Trinkaus *et al* 2006: 453), DV15 LM_1 (Trinkaus *et al* 2006: 423) y DV3 RM_3 (Trinkaus *et al* 2006: 431). Sin embargo, los mismos autores consideran que Pavlov I y DV15 son "*possible*" y DV3 es "*unnprobable*", por lo que la asociación no está clara. En el caso de Pavlov I, presentan estrías el RM^2 y el LP^3. Las diferencias entre ambos dientes, tanto en densidad (NT=306 y 310 respectivamente), como en longitud (XT=114,81 y 112,37 *µm*) es mínima. En DV3, ninguno de los dientes preservados es del lado derecho ($LP_3LP_4LP^3LM^2$), por lo que no se puede ver si habría alguna relación de lateralidad. En DV15 están preservados los: $RP^3RP^4RM^1RM^2LP^3LP^4LM^1RP_3RP_4LP_3LP_4$. Ninguno de ellos es el posible diente con caries, pero sí que están los dos premolares izquierdos mandibulares y los dos premolares y el primer molar superior izquierdo, por lo que si existiera la caries y hubiera provocado lateralidad, debería observarse una tendencia preferencial, pero no es el caso (*Figura 98*).

Los tres individuos aquí analizados pertenecen al gravetiense centroeuropeo. Al compararse con el resto de individuos de esta cultura, se observa que no presentan un patrón anómalo ni destacan especialmente por la densidad ni longitud de las estrías ni tampoco en los índices.

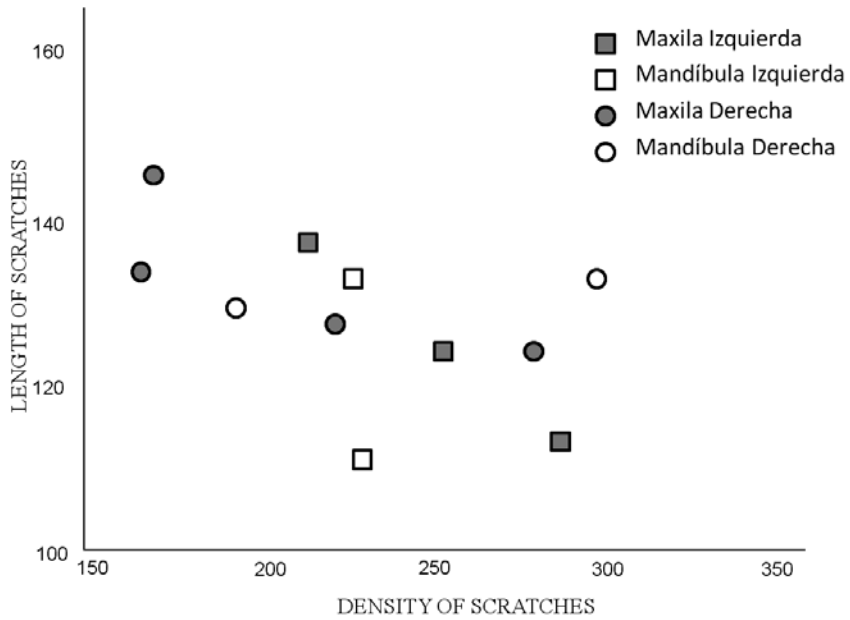


***Figura 98**. Variación interna de DV15 en los diferentes dientes analizados.*

b. Cálculo Dental y Periodontitis

Entre la muestra disponible para los análisis de microestriación, destaca el cálculo dental descrito en siete individuos del Paleolítico Superior: Caldeirao 1 (Trinkaus *et al* 2001), Brassempouy 90/1046, 93/262 y 94/2206 (Gambier *et al* 2004), Mladeč 2 y 8 (Teschler-Nicola 2006) y Dolni Vestonice 16 (Trinkaus *et al* 2006: 449). En el caso de Brassempouy y DV16, ninguno de los dientes presenta facetas vestibulares que se hayan podido analizar, por lo que el estudio de la influencia del cálculo dental se realizará únicamente en Mladeč (individuos 2 y 8) y en Caldeirao 1. En ningún caso estos individuos presentan un patrón anómalo respecto al resto de la muestra del UP (*véase apartado 10.3*). Su posición indica una densidad de estrías alta y una longitud media, aunque ambos datos son consistentes con el rango de variabilidad esperado.

En el Paleolítico Medio existen cinco individuos con periodontitis descritas: Guattari 2 y 3 (Mallegni 1995), Sidrón Mandíbula 2 (Prieto 2005), Cova Foradá (Subirá *et al* 2003) y Skhûl (Smith 1977b). Skhûl 5, Sidrón 2 y Cova Foradá presentan efectivamente una densidad de estrías baja (muy baja en el caso de Skhûl), en relación con la muestra analizada. Sin embargo, los individuos de Guattari presentan un patrón bastante abrasivo en cuanto a densidad de estrías, aunque muy cortas (*Figura 99*).

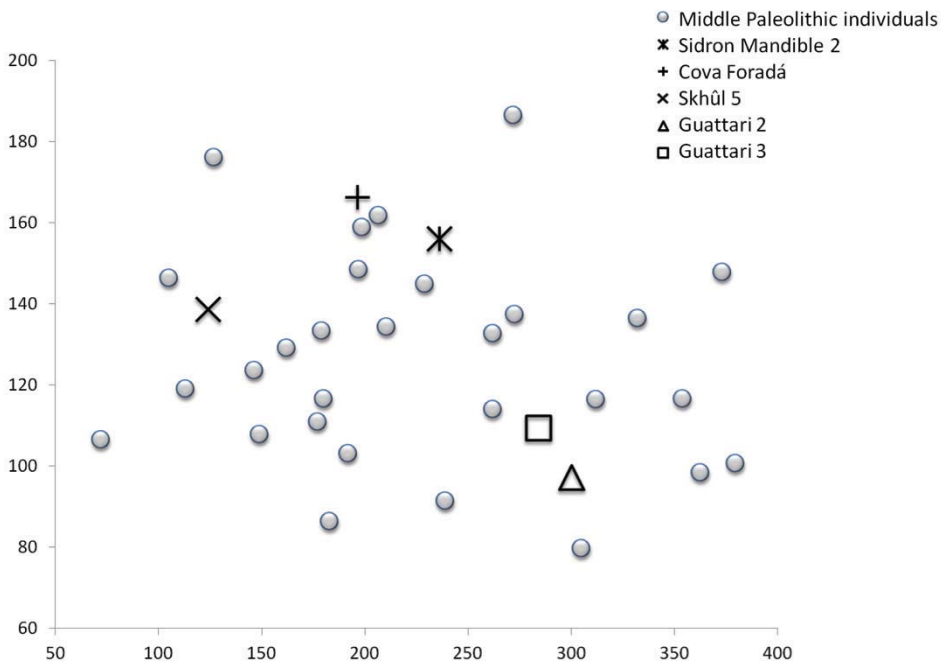


Figura 99. *Posición de los individuos del Paleolítico Medio con periodontitis.*

6.5.4. Asimetría y variabilidad intra-individual en microestriación

Aunque suele asumirse que cada diente está correlacionado con su antímero, la asimetría en la dentición es frecuente. Los estudios realizados sobre el tamaño de las coronas dentales de los neandertales han mostrado una gran asimetría (Suarez 1974), similar sólo a la observada en poblaciones cazadoras-recolectoras de ambientes fríos, como los Inuit (Mayhall & Saunders 1986), lo que sugiere que los neandertales habrían vivido en un ambiente "estresante", aunque algunos análisis de las frecuencias de hipoplasias y defectos del esmalte parecen indicar niveles normales de estrés (Hillson 2005: 267).

Existen dos tipos principales de asimetría (Van Valen 1962; Barden 1980; Kieser 1990; Harris 1992): 1) *Asimetría direccional*: las medidas de un lado son mayores que las de su antímero. Es quizás la asimetría más importante, porque obliga a la inclusión de ambos lados en los análisis. 2) *Asimetría fluctuante*: implica una aleatoriedad en el lado mayor. Recientemente se ha visto que ésta podría estar relacionada con el estrés y la reducción de la estabilidad, especialmente durante el desarrollo (Sciulli 2003). También existe la antisimetría, concepto que deriva de la física y las matemáticas y se basa en la premisa de que "A *es simétrico con B, mientras que B no es simétrico con A*". En dentición suele referirse a estructuras normalmente asimétricas pero inconsistentes en el sesgo (*p. ej.* debido a lateralidad manual; Scott & Turner

1997: 96). En cualquier caso, el nivel de asimetría en el tamaño dental en los humanos actuales es bastante pequeño (<0,1 *mm* según Hillson 2002: 75-79).

La mayoría de los estudios de microestriación (tanto bucal como oclusal) selecciona un diente por individuo, asumiendo que es representativo de la dieta individual. Las muestras que se analizan en esta tesis ofrecen la posibilidad (dado que en muchos casos se dispone de más de un diente bien preservado por individuo) de comprobar si existen diferencias en el patrón de microestriación entre dientes, en particular entre series dentales (premolares *versus* molares), dentro de una secuencia (M1-M2-M3; Mahoney 2006), entre maxilares (mandíbula *versus* maxila) y entre lados (asimetría direccional).

Gordon (1982; 1984b,c) fue el primer investigador en notar que en la cara oclusal el diámetro de los *pits* y la longitud de las estrías decrecía del M1 al M3, mientras que el porcentaje de *pits* aumentaba, resaltando la importancia de la biomecánica masticatoria. En 1991, Teaford & Tylenda observaron que el número de artefactos (estrías y *pits*) en el primer molar era superior al del segundo. Aunque tienden a centrarse a la faceta 9 del M1-M2, los estudios de Gordon (1982), Teaford & Runestad (1992), King *et al* (1999) y Mahoney *et al* (2006b) demuestran que existen claras diferencias interdentales (Teaford 2007: 358) e incluso entre facetas (Mahoney 2006b).

En la presente tesis se han estudiado las diferencias interdentales en la muestra postcanina bien preservada (N=257), descartando la variaciones debidas a la edad (entre deciduales y permanentes), que se considerarán por separado. Los individuos que incluyen dientes bien preservados en más de un lado o maxilar limitaron la muestra a 147. La variable de densidad de estrías horizontales (NH) no sigue una distribución normal (*KS* P=0,032), por lo que en los análisis conjuntos, que requieran normalidad de las variables, no se incluirá.

a. Lateralidad

El análisis de la varianza (ANOVA) en el conjunto de la muestra (N=257) para el factor “lado” indicó que no existen diferencias significativas entre dientes derechos (N=143) e izquierdos (N=114), para ninguna de las variables del patrón de microestriación. Al segmentar la muestra por población (Pleistoceno Medio, Paleolítico Medio y Paleolítico Superior) se confirmó esta tendencia, ya que en ningún caso mostró lateralidad.

Si se segmenta la muestra considerado los individuos representados por los dos lados en la mandíbula o en la maxila (de forma que este factor no influya), ésta se reduce a 130 dientes, pertenecientes a 26 individuos. Tabun 1

y Dolni Vestonice 13 y 15, incluían dientes de los dos lados tanto en la mandíbula como en la maxila, por lo que se analizó cada maxilar como un individuo (N=29). Los resultados mostraron diferencias significativas en algunas variables en un 39,1% de los individuos, incluyendo las tres poblaciones analizadas (*Tabla 19*).

INDIVIDUO	***Variables con diferencias significativas en lateralidad***
DV 13 Mand.	NH (0,49)
DV 13 Max.	SH (0,77), NMD (0,005), NDM (0,016)
GdE 4	NV (0,013), NDM (0,034),
La Quina 5 Mand.	XH (0,008), SH (0,007)
Mauer	XH (0,046), SH (0,027), XMD (0,021), XDM (0,023), XT (0,017), ST (0,015)
Montmaurin 1	SV (0,009), ST (0,012)
Ochoz	NDM (0,040)
Pavlov 2	NDM (0,006)
Rond du Barry 8	NMD (0,012)

Tabla 19*. Variables que mostraron diferencias significativas según el lado analizado en individuos con dientes de ambas maxilas; entre paréntesis se indica la probabilidad de significación (P) del ANOVA.*

El análisis intra-poblacional mostró que los neandertales eran el grupo con menor lateralidad, mientras que los humanos modernos y *H. heidelbergensis* presentaron mayores diferencias[94] (*Tabla 20; Figura 100)*, sobre todo éstos últimos en las longitudes medias y en dispersiones de la longitud de las estrías. Sin embargo, como ya se ha comentado no existen diferencias significativas debido a este factor, el error típico de la media mostró variaciones muy pequeñas a nivel intra-individual, de en torno a 2-3% para todas las variables. La densidad de estrías fue la variable que mayores desviaciones mostró, con valores del 9,2% de media. Estas diferencias son ligeramente superiores al error intra-observador en esta tesis, aunque caen dentro del rango de variabilidad de los errores internos asumibles en microestriación bucal (Galbany *et al* 2005b).

	NH	***XH***	***SH***	***NV***	***XV***	***SV***	***NMD***	***XMD***	***SMD***	***NDM***	***XDM***	***SDM***	***NT***	***XT***	***ST***
AMH	-2,5	5,8	-2,5	-23,8	10,7	3,2	-11,4	13,1	12,0	-10,2	9,6	1,9	-48,0	10,7	7,5
NEA	-0,3	-18,3	-13,9	12,2	-0,5	3,6	-5,1	-4,7	-3,7	1,3	-2,6	4,5	8,0	-5,6	-2,0
HEI	3,9	-37,5	-47,9	-0,4	-27,1	-20,8	-12,8	-24,2	-35,2	11,3	-27,6	-34,2	2,1	-28,6	-38,1

Tabla 20*. Diferencia en cada variable de microestriación para el factor lado segmentando la muestra por población.*

[94] La diferencia se obtiene de la sustracción de la media del lado derecho menos el izquierdo. Son valores absolutos.

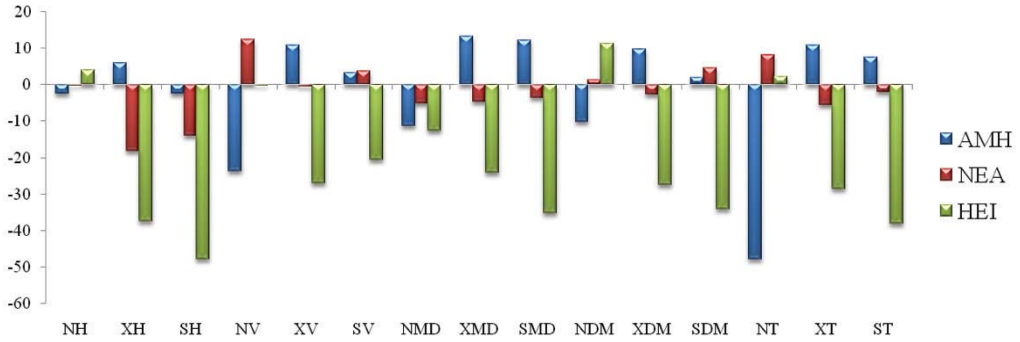


***Figura 100**. Lateralidad de las variables del patrón de microestriación bucal para las poblaciones analizadas. Las diferencias se calcularon por la substracción del valor del lado izquierdo menos el derecho para cada variable. Las diferencias negativas indican valores mayores en el lado izquierdo y los positivos, en el derecho.*

b. Maxila

Al comparar la mandíbula (N=163) con la maxila (N=94) aparecieron diferencias significativas en el número de estrías verticales (NV P=0,001), presentando una mayor densidad en esta orientación la dentición superior. Al segmentar la muestra por poblaciones, no se observaron diferencias entre maxilares en el Pleistoceno Medio, pero sí en el Pleistoceno Superior. En la muestra del Paleolítico Medio (Mandíbula N=71; Maxila N=23), las diferencias fueron significativas para la densidad de estrías verticales (NV P=0,038) y distomesiales (NDM P=0,039) y en el Paleolítico Superior (Mandíbula N=66; Maxila N=50) las diferencias afectan a todas las estrías verticales (NV P=0,012; XV P=0,009 y SV P=0,021) siendo en ambas poblaciones la maxila la que presenta una mayor densidad de estrías verticales (~30 estrías). Como bien indican Scott & Turner (1996: 98), el uso de las medias tan sólo sirve para indicar tendencias generales, ya que lo que se compara son las medias de la poblaciones y no las diferencias entre los sujetos. Además, en este caso, todos los dientes permanentes disponibles son analizados, lo que puede provocar la sobre-representación de algún individuo.

Sólo 57 fósiles (neandertales y AMH) tenían más de un diente en diferentes maxilas. Sin embargo, aquellos con al menos uno en la mandíbula y otro en la maxila en el mismo lado, reduce la muestra a 8 individuos. De estos, Tabun 1, La Quina 5, DV-13 y DV-15 presentaban dientes en ambos lados, por lo que, como en el análisis anterior, cada lado se contabiliza como un individuo (N=12). Las comparaciones mostraron diferencias significativas en algunas variables en un 72,7% de los casos (*Tabla 21*).

El análisis de las diferencias entre los lados mediante la sustracción de la mandíbula menos la maxila mostró variaciones importantes para algunos

individuos. Las máximas diferencias ocurren en la variable de densidad total de estrías, con una variación de hasta 150 en DV13 (lado derecho; mandíbula N=4; maxila N=3). Consistentemente, la segunda máxima diferencia ocurre en el lado izquierdo del mismo individuo (mandíbula N=1; maxila N=2), siendo mayores las densidades en la mandíbula del lado derecho y en la maxila del izquierdo. Igualmente, la orientación que más está influyendo también es diferente, siendo en el lado izquierdo la densidad de estrías horizontales (NH=86,83) y en el derecho, las verticales (NV=-117).

INDIVIDUO	***DIFERENCIAS POR MAXILA***
DV13 izquierdo	XH (0,013), SV (0,008)
DV13 derecho	NH (0,001)
DV15 derecho	SH (0,029)
GdE 4	NDM (0,005)
La Quina 5 derecho	XH (0,035), SH (0,032), XDM (0,013)
St. Césaire	NDM (0,048)
Tabun 1 izquierdo	NV (0,029)
Tabun 1 derecho	NDM (0,003)

Tabla 21*. Variables que mostraron diferencias significativas según la maxila analizada en individuos con dientes en ambos lados; entre paréntesis se indica la probabilidad de significación (P) del ANOVA.*

El análisis poblacional (promedio de las diferencias de cada individuo) mostró que el patrón de los neandertales era muy diverso, mientras que los AMH presentaron los valores más altos de las variables en la mandíbula (*Tabla 22*; *Figura 101*). El PE indica mayores asimetrías entre maxilares que entre lados. Todas las variables mostraron variaciones entre maxilares, que oscilaron entre el 3 y 6%, excepto en la densidad de estrías, con diferencias de hasta el 11,6%.

	NH	***XH***	***SH***	***NV***	***XV***	***SV***	***NMD***	***XMD***	***SMD***	***NDM***	***XDM***	***SDM***	***NT***	***XT***	***ST***
AMH	11,0	10,0	12,2	-14,0	24,8	22,0	-2,3	3,0	12,6	2,7	9,7	24,5	-2,6	10,7	14,9
NEA	-20,0	9,5	9,7	4,6	17,0	9,6	13,7	-0,1	-5,6	-26,9	10,6	-6,2	-28,6	8,4	3,9

Tabla 22*. Diferencia en cada variable de microestriación para el factor maxila segmentando la muestra por población.*

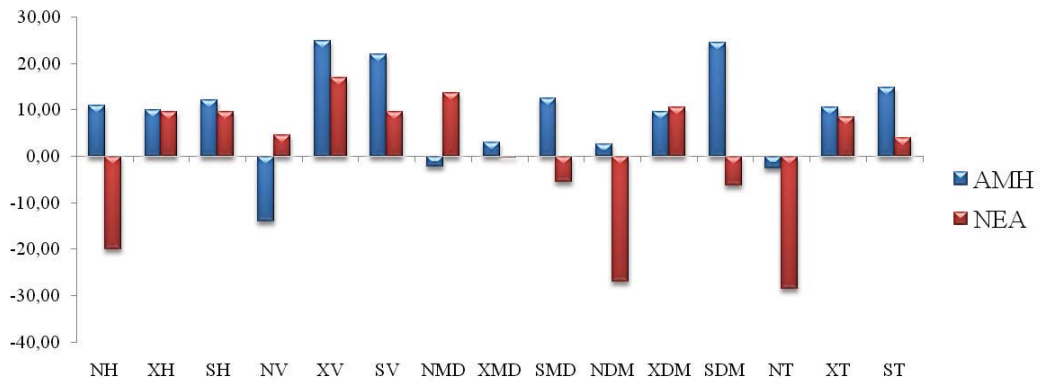


***Figura 101**. Diferencias por maxila de las poblaciones analizadas. Se calcularon por la substracción del valor del lado izquierdo menos el derecho para cada variable. Las diferencias positivas indican valores mayores en la mandíbula, mientras que las negativas, en la maxila.*

c. Pieza dental

La tendencia general de la media para el conjunto de los dientes postcaninos de la muestra (N=257; P3 N=41; P4 N=40; M1 N=71; M2 N=73; M3 N=32), reveló diferencias significativas entre piezas dentales (sin eliminar los factores de lateralidad y maxila) para la variable NDM (P=0,015), aunque el análisis *post-hoc* (*Bonferroni*) no indica entre qué piezas existen diferencias. La densidad de estrías es muy heterogénea y no sigue una tendencia clara ni por posición (premolares-molares) ni según la secuencia de erupción (*Figura 102a*). La longitud sin embargo, muestra diferencias (no significativas) entre los premolares (con estrías más largas) y los molares; y dentro de cada serie se observa una tendencia decreciente de la longitud, según la secuencia de erupción dental, especialmente clara en la serie molar: M1-M2-M3 (*Figura 102b*)[95].

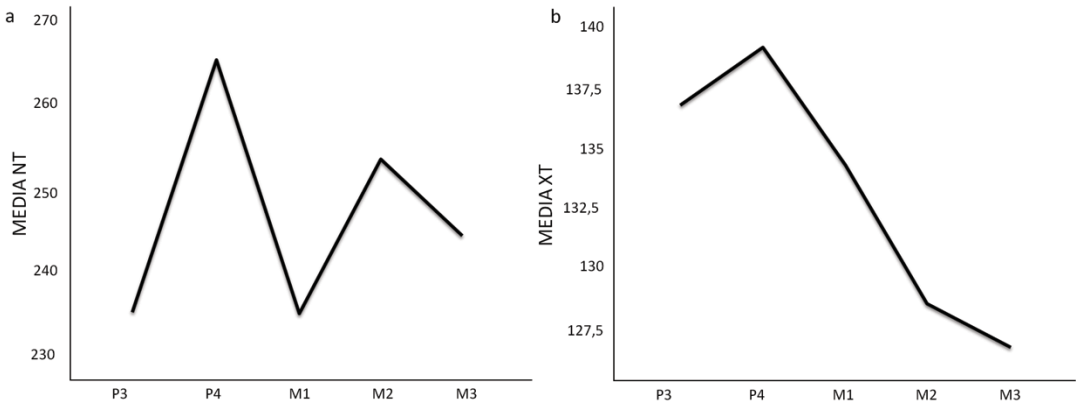


***Figura 102**. a) Densidad y b) longitud de estrías en el total de la muestra para el factor diente.*

[95] Esta tendencia se mantiene en la mandíbula, aunque no en la maxila.

Sin embargo, las máximas disimilitudes entre piezas ocurren en la mandíbula (40% de las variables de microestriación son significativamente diferentes en la mandíbula, mientras que sólo el 13,3% en la maxila). Las disimilitudes se refieren sobre todo a variaciones de longitud (X) y dispersión de la longitud (S), ocurriendo entre los extremos de la serie (P3 *vs* M3) primordialmente (*Tabla 23*).

MANDÍBULA		
P3		
P4		
M1		
M2	ST (P=0,034)	
M3	XV (P=0,006); SH (P=0,011); SMD (P=0,031); XT (P=0,024); ST (P=0,004)	 XV (P=0,047); NDM (P=0,002)

MAXILA				
P3				
P4				
M1				
M2			XMD (P=0,030)	
M3				
	P3	P4	M1	M2

***Tabla 23**. Diferencias significativas entre piezas dentales en la mandíbula y la maxila.*

Sin embargo, al mezclar poblaciones, poco pueden decirnos las tendencias sobre las diferencias interdentales. Al segmentar la muestra, todas las variables siguen una distribución normal[96]. La tendencia observada en la longitud de estrías se mantiene, presentando constantemente las más largas el M1, seguido por el M2 y las más cortas el M3 en todas las poblaciones en la serie mandibular, aunque no en la maxilar (*Tabla 24*)[97].

	HEI		NEA		AMH	
	MAND	MAX	MAND	MAX	MAND	MAX
P3	2	5	9	4	11	9
P4	2	2	11	5	12	8
M1	6	5	23	9	11	17
M2	9	7	19	3	24	11
M3	6	2	9	2	8	5

***Tabla 24**. Muestra para cada pieza dental en cada población segmentada por mandíbula y maxila.*

[96] Tan sólo el Paleolítico Superior (N=36) mostró diferencias significativas para la longitud de las estrías distomesiales (XDM P=0,026); aunque el análisis post-hoc no diferencia el tipo de pieza dental.

[97] En los neandertales y AMH se observa una disminución del M^1 al M^2, pero no así en el M^3, que presenta de hecho las estrías más largas de la serie. La muestra para los M^3 es sin embargo escasa, por lo que los resultados deben tomarse con cautela

d. Secuencia dental

Los análisis de variabilidad del patrón de microestriación en la secuencia dental son más complejos, ya que requieren un análisis detallado de cada individuo. Con el fin de analizar la influencia de la posición del diente en el patrón de microestriación, se seleccionaron aquellos individuos que presentaran más de dos dientes postcaninos de la secuencia juntos (*p. ej.* P3-M1; P4-M2 ó M1-M3)[98]. Las diferencias se representan mediante la sustracción del valor del diente a la media de los valores de todos los dientes del individuo.

En el grupo del Pleistoceno Medio (N=3 individuos; 13 dientes) muestra una tendencia de los dientes más extremos de la serie (P3 y M3) a presentar una menor densidad de estrías (NT). En la longitud de las mismas (XT), sin embargo, se observa un patrón decreciente de P3 a P4 y de M1 a M3 siendo P4-M1 similares (~140 µm).

Mauer (RP_3-M_3): Presenta las máximas diferencias en la variable de densidad de estrías (NT), mostrando una menor densidad los extremos de la serie (P_3 y M_3) y mayor en el M_1-M_2. La longitud es muy homogénea.

Arago 13, Individuo 3 (RP_3-M_3): No se observa ninguna tendencia clara en la serie molar, ni entre premolares y molares, aunque la densidad de estrías decrece levemente de M_1 a M_3. Igual que en Mauer, las mínimas densidades aparecen en los extremos P_3 y M_3.

Montmaurin 1 (LM_1-M_3): Muestra un patrón muy estable en la serie, con mínimas desigualdades, que no representan ninguna tendencia, ya que las máximas diferencias se encuentran entre el M_1 y el M_2.

Los individuos del Paleolítico Medio (N=11 individuos; 46 dientes) presentan una tendencia de la media a aumentar la densidad de estrías de M1 a M3 y decrecer la longitud de P4 a M3. Sin embargo, el solapamiento entre la dispersión de los valores de cada pieza dental es muy grande.

Guattari 3 (RM_1-M_3): Hay una tendencia al aumento de estrías, especialmente de M_1 a $M_{2\text{-}3}$, mientras que la longitud de las mismas disminuye aunque muy levemente. M_1 es el diente más diferente, presentando la mayoría de sus estrías verticales (NV=74) y muy pocas horizontales (NH=38).

[98] Sería interesante ampliar estos análisis a los datos de varios dientes del mismo individuo independientemente de que sigan una secuencia o no (ej. P3, M2, M3) e incluso el análisis de pares dentales.

Kulna 1 (RP^3-M^1): Presenta una distinción clara entre los premolares (que presentan unos valores muy similares) y el M^1, con una densidad mayor y una longitud levemente menor.

La Quina 5 (LP_3-M_2 y RM^1-M^3): Tiene un patrón muy homogéneo, tanto en densidad como en longitud de estrías, con variaciones mínimas según el tipo de diente y ningún patrón destacable. Esta tendencia se da tanto separando las series (mandibular y maxilar), como en el análisis conjunto.

Le Moustier (LP_4-M_2 y RP_4-M_2): Muestra un patrón muy homogéneo a lo largo de las dos series y entre ellas, aunque los premolares presentan mayores densidades de estrías, siendo las del M_2 las mayores longitudes.

Ochoz (LP_3-M_3 y RP_3-M_2): No existe un patrón claro en ninguno de los lados. En la serie izquierda, los premolares tienen una mayor densidad (muy similar entre ellos) que los molares. En el lado derecho, sin embargo, no existe ninguna tendencia clara, presentando el M_1 la menor densidad de estrías.

Sidrón 2 (LP_4-M_2): Se observa un patrón decreciente en la densidad de estrías entre el P_4 y el M_2. La longitud es homogénea, aunque el premolar presenta las mayores densidades y longitudes de estrías de la muestra en 12 de las 15 variables (80%), incluyendo las de resumen (NT, XT y ST).

Sima de las Palomas 59 (LP_3-M_1): Muestra un patrón muy homogéneo, variando sobretodo la densidad de estrías (NT) en el P_4 (que presenta menos). Sin embargo, la longitud es muy similar entre los tres dientes, con una diferencia de tan solo 13 *µm*.

Subalyuk (RM_1-M_3): No existe un patrón claro entre los dientes para las variables de densidad y longitud, siendo el diente con más estrías y más cortas el M_2.

Tabun 1 (LP_4-M_2): En el premolar se observa una mayor cantidad de estrías que en los molares, pero la serie no sigue un patrón decreciente, ya que es el M_1 el que presenta una menor densidad.

Vindija VI-11.39; 206 (RM_1-M_3): Aunque el patrón es muy homogéneo para las 15 variables de microestriación, la densidad de estrías decrece del M_1 al M_3, siendo más brusco el cambio entre el $M_{1\text{-}2}$, mientras que la serie $M_{2\text{-}3}$ no presenta grandes variaciones.

Vindija VI-11.45; 231; VI-76-231-G3A (LM_1-M_3): Existe una tendencia a la reducción de estrías del M_1 al M_3, presentando el M_1 el patrón más denso,

sobre todo debido a la gran cantidad de estrías mesiodistales (NDM). La longitud es sin embargo muy homogénea.

Los individuos del Paleolítico Superior (N=8 individuos; 36 dientes) presentan un patrón muy variable en cuanto a la densidad de estrías. La longitud tiende a aumentar de P3 a M1 y a reducirse del M1 al M3, siendo los extremos de la muestra los dientes que presentan las más cortas.

Barma Grande 4 (LP^4-M^2): La longitud de estrías es muy homogénea. La densidad es mayor en el M^1 y menor en el premolar que en los molares.

Dolni Vestonice 13 (RP_4-M_3 y RP^4-M^2): La tendencia de ambas maxilas es muy similar, presentando valores muy homogéneos todas las piezas para las 15 variables excepto en la densidad de estrías, mostrando los premolares más cantidad (especialmente verticales), que la serie molar[99].

Dolni Vestonice 14 (RP_3-M_2): La serie muestra mayores densidades y menores longitudes en la serie molar que en la premolar. El P_3 presenta una densidad muy superior al resto de los dientes. En la serie molar se observa un decrecimiento de la NT entre M_1-M_2.

Dolni Vestonice 15 (RP^3-M^2 y LP^3-M^1): En la maxila derecha, la serie molar muestra más estrías que los premolares. La densidad en P^{3-4} es muy similar, aumentando la cantidad de P^4 a M^2. En la maxila izquierda destaca la densidad mayor del P^3, debido principalmente al aumento de las estrías verticales.

Mladeč 2 (LM^1-M^3): En la serie molar se observa una disminución de la densidad de estrías, mientras que la longitud se mantiene muy estable. Las máximas diferencias se encuentran en la densidad total (NT) y vertical (NV).

Předmostí XXVI (RP_3-M_3): El patrón es aleatorio, con muchas estrías en el M_2 respecto al resto de los dientes debido, principalmente, a la mayor proporción de las verticales. La longitud es muy estable, aumentando ligeramente en el M_1.

Předmostí XXX (LM_1-M_3): El patrón más denso aparece en el M_2, aunque en este caso, a diferencia de Předmostí XXVI, no se debe a un aumento de las estrías verticales, sino que la densidad se reparte para cada orientación homogéneamente. La longitud decrece, aunque levemente, del M_1 al M_3.

Vindija VI-022 Polje 1987 (LP_4-M_3): El M_1 es el diente que muestra una menor densidad de estrías, mientras que los extremos de la serie (P_4 y M_3)

[99] Esta tendencia es menos clara en la mandíbula, donde el RM_3 presenta una NT casi tan alta como el RP_4.

presentan más. La longitud es variable, presentando el M_1 las más largas y el P_4 y M_3 las más cortas. Sin embargo, considerando sólo la serie molar se observa un aumento de la densidad de M_1-M_3, paralelo a la disminución de la longitud en las estrías.

Estos casos indican que no hay una tendencia clara en el patrón de microestriación, ni en la serie molar (*vs* Mahoney 2006b), ni entre premolares y molares. Las diferencias que se observan en lateralidad, maxila y pieza dental presentan desviaciones muy pequeñas, siendo el PE (*Tabla 25*) similar al error intraobservador y de selección del área a analizar (véase *apartado 6.4.1*).

	N	NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD	XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT	ST
HEI	46	5,06	4,63	5,32	5,92	4,65	5,00	5,69	3,38	4,73	4,50	3,81	4,63	14,56	3,53	3,60
NEA	94	3,26	3,37	3,09	4,26	3,58	3,70	4,14	2,82	2,93	2,98	3,10	3,20	9,59	2,61	2,33
AMH	116	2,47	3,25	3,37	4,93	3,38	2,80	3,16	3,11	3,02	2,77	2,87	3,45	8,46	2,53	2,14

***Tabla 25**. PE según el tipo de diente (combinando pieza dental mandíbula y maxila) en cada población.*

6.5.5. Selección de un diente por individuo

Los análisis previos han indicado diferencias (o ausencia de ellas) en algunos factores; sin embargo, al analizar el patrón de microestriación de una población, todos estos factores actúan a la vez (*véase apartado 6.5.4.d*) y deben descartarse diferencias significativas debido a la selección de la muestra, que puedan camuflar o resaltar otras diferencias de interés. En los análisis de microestriación se suele seleccionar un sólo diente por individuo como representativo del patrón general, asumiendo que la variación intra-individual es menor que la poblacional (Pérez-Pérez *et al* 1994; Alrousan 2009). El criterio seleccionado es diferente en cada caso y depende del tipo de muestra. De manera ideal, si se dispone de series amplias con toda la dentición postcanina, se suele escoger un solo diente (normalmente un molar) en cada individuo (Galbany et al 2009); sin embargo en muestras fósiles no siempre es posible y debe establecerse algún criterio que evite la sobre-representación de los especímenes que muestren más de un diente bien preservado, incluyendo todos los individuos posibles, aunque el tipo de diente no sea el mismo. En microestriación bucal se han utilizado varios métodos (Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 2003; Pinilla *et al* 2008; Estebaranz *et al* 2009; Alrousan 2009). Sin embargo, algunos dientes distan del patrón medio del individuo, por lo que es necesario hacer un MANOVA previo a la selección del criterio, incluyendo los factores de pieza dental, maxila y lado. En los casos en los que se han encontrado diferencias significativas en alguna variable, éstas han sido explicadas como

características de la muestra (Estebaranz *et al* 2009) o por diferencias intra-poblacionales en sí mismas (Al-Rousan 2009). Este análisis requiere la comparación de todos los dientes disponibles para todos los individuos, siempre que se observen diferencias significativas que puedan ser explicadas por el tipo de diente.

Una alternativa parece el uso de la media o la mediana (Lalueza *et al* 1993c), que reducen la variabilidad intra-individual. El uso de la primera, a diferencia de la media, es menos sensible a las variaciones de los valores extremos independientemente de la N incluida, por lo que ha sido el método utilizado en los resultados de esta tesis doctoral.

El análisis de los cazadores-recolectores se efectuó en un solo diente pre-seleccionado de la muestra y por lo tanto, no se realizó la mediana del individuo. El criterio de selección primó el uso del primer molar sobre otros dientes, la mandíbula sobre la maxila y el lado izquierdo sobre el derecho. El orden escogido fue: M1LL-M1LR-M2LL-M2LR-M1UL-M1UR-M2UL-M2UR-P4LL-P4LR-P4UL-P4UR-M3LL-M3LR-M3UL-M3UR-P3LL-P3LR-P3UL-P3UR[100].

En el caso de los fósiles, se analizaron todos los dientes disponibles. El MANOVA revela que existen diferencias significativas para la variable de densidad de estrías verticales (NV P=0,001) y el análisis *post-hoc* de *Bonferroni* indica que éstas ocurren solamente entre el LM^1 (N=13) y el LM_2 (N=23) (P=0,017). Al segmentar la muestra por población, tan sólo se observan diferencias significativas en el Paleolítico Superior para las variables de estrías verticales (NV P=0,011; XV P=0,007; SV P=0,043) y la densidad total (NT P=0,040)[101]. En el análisis de *Bonferroni*, SH y NT no aparecen como significativamente diferentes entre las piezas dentales. La densidad de estrías verticales es mayor en el LM^1 (N=7) (P=0,021) y en el RP_4 (N=6) (P=0,016) que en el LM_2 (N=12) y más largas en el LM_1 (N=3) que en el LP^3 (N=5) (P=0,023). Sin embargo, una vez se selecciona sólo un diente por individuo, la significación según la pieza dental desaparece. De manera previa a la selección de la mediana como valor representativo de cada individuo, se analizaron las diferencias entre los valores derivados del uso del criterio de selección de los cazadores-recolectores y de la mediana, obteniéndose siempre resultados similares.

[100] El análisis de las diferencias interdentales se detalla en el apartado X.

[101] Existen diferencias significativas entre adultos e infantiles (dientes permanentes y deciduales y entre las piezas de cada dentición) en el resto de poblaciones pero el análisis debido a este factor se analiza en el apartado correspondiente.

V. RESULTS

7. HUNTER-GATHERERS BUCCAL MICROWEAR

"These men were absolutely naked and bedaubed with paint, their long hair was tangled, their mouths, frothed with excitement, and their expression was wild, startled, and distrustful. They possessed hardly any arts, and like wild animals lived on what they could catch".

Darwin, *The Descent of Man*, 1871

7.1. Objective

This chapter does not intend to be a complete description of hunter-gatherers buccal microwear pattern[102], but to include some specific and pre-selected populations which can be used in the Middle and Upper Pleistocene comparison[103]. In 1996, Lalueza *et al* published the first results on buccal microwear variability from hunter-gatherers. Since then, no paper has come out neither analyzing nor testing Lalueza *et al* (1996) and Pérez-Pérez *et al* (2003) hypothesis. So, three are the main objectives of this chapter: 1) to generate a database to compare fossils from Middle and Upper Pleistocene without the intra-observer error; 2) to check whether orientations index (NH/NT, NV/NT and NH/NV) established by Lalueza *et al* (1996) can effectively be used to determinate diets and 3) to check whether the use of fossil remains is comparable to extinct human populations (El-Zaatari 2007; El-Zaatari *et al* 2011 *vs* Pérez-Pérez *et al* 2003; *see chapter 11.4.1*).

Samples used are described in chapter 5.1. From the available material, 96 adult postcanine teeth corresponding to 96 modern hunter-gatherer individuals were used. As the objective was not to analyze intra-group variation, one well-preserved tooth by individual was pre-selected assuming no differences among postcanine dentition (Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 2003; Galbany *et al* 2009; Estebaranz *et al* 2009). We have also included some deciduous teeth (N= 21, corresponding to 13 individuals). The selection criterion is explained in chapter 6.5.5. As teeth were pre-selected, no preservation analysis can be executed (*Figure 103*).

[102] This is a project undertaken by another researcher in the group (Romero A).

[103] A proper discussion on hunter-gatherers variability was performed by Lalueza (1991) and published internationally in 1996.

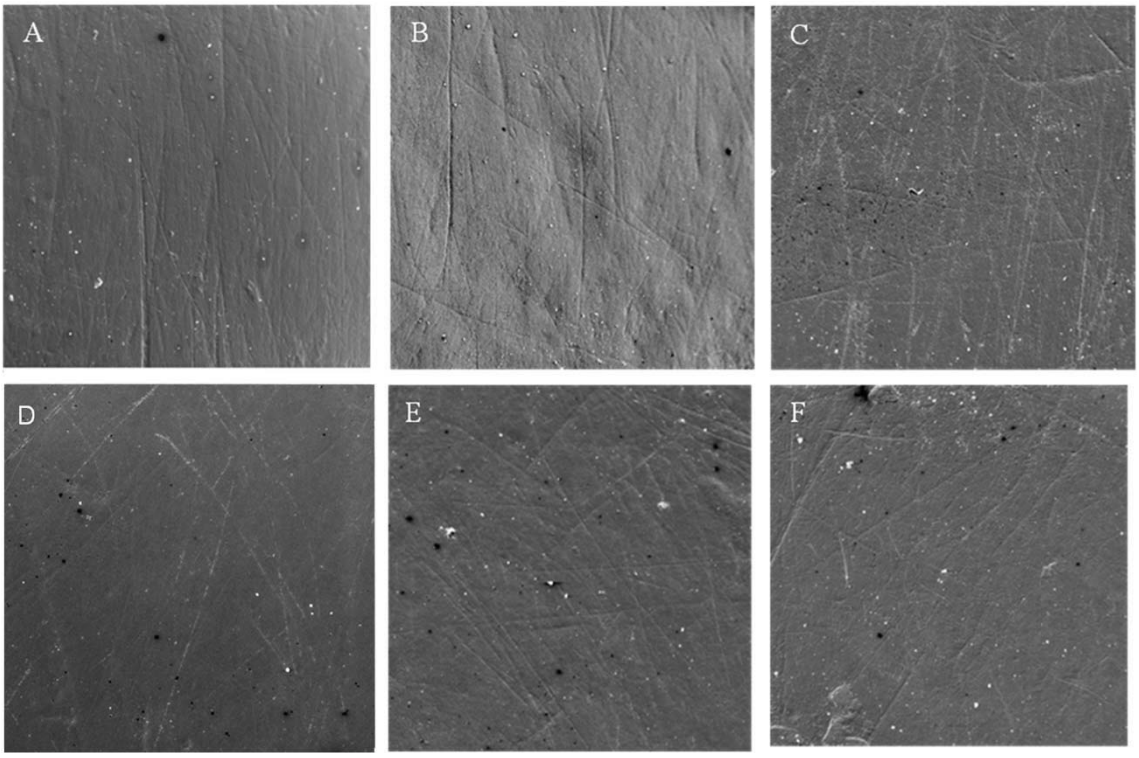


Figure 103. *Surfaces analyzed A) Point Hope, B) Fueguian, C) Aleutian, D) Maori, E) Bushmen, F) Australian.*

7.2. Results

Kolnornof-Smirnov one-sample test was performed to compare the cumulative distribution function for the microwear variables with a normal distribution. Results show all the variables are normally distributed (P=>0.05) and therefore parametric tests can be applied. Infants show significant differences when compared to adults in the distomesial density of scratches (P=0.020) so analysis will be performed separately.

7.2.1. Teeth differences

One factor (type of teeth) ANOVA was performed previously to any other analyses. Some differences among tooth type arise and a *Bonferroni post-hoc* was applied. Results (*Table 26*) show that premolars are consistently different than molars[104], especially LP^3 (N=4) and RP^3 (N=4). The variables affected are consistently related to length and the standard deviation of the length of the scratches. Only two density variables: NMD (P=0.005) and NT (P=0.005) are significant. This occurs only when comparing LM_1 with LP^3 (NMD) and with RP^3 (NT).

[104] One way ANOVA considering the series (premolars *vs* molars) showed no differences. However, significant differences occur between those tooth types in most of the cases.

However, 3 out of 4 (75%) of the LP^3 are from Pygmies and on the RP^3, all the 4 individuals belong to Pygmies (100%). This leds to think that differences occurring on tooth type might be influenced by inter-population variability (*Table 27*). Therefore, the "type of tooth" analysis was performed within each population (*Table 28*).

From the 10 populations considered, 5 showed significant differences between teeth (50%). Hindus show differences between M_1 (any left or right) and M_2 (sample only includes mandibular left) for XH (F=17.7; P=0.009); SH (F=17.6; P=0.008); XMD (F=12.1; P=0.018); XT (F=25.04; P=0.004) and ST (F=13.1; P= 0.01) having in all cases M_1 higher values. Australians show significant differences within M1 between upper and lower dentition, having the M^1 higher values than the mandible on mesiodistal length of scratches (F= 39.5; P=0.003). Maoris show differences on SV (F= 5.8; P= 0.04) and SMD (F=6.4; P=0.03) between M1 and M2 (whatever maxilla and side, having M1 lower values than M2). Aleutians show differences on the NMD having the maxillary left second molar (N=1) more mesiodistal scratches than the rest of the teeth (M1 whatever maxilla or side taken). Eskimos show differences on the LM_3 (N=1) on XH (F=3.8; P=0.01) and SH (F=3.1; P=0.03). Yamana, Bushmen and Pygmies show no differences among tooth type. Ona and Tehuelque populations do only have 3 and 2 individuals respectively so, no ANOVA was performed on those two groups. Unfortunately no molars are available to compare molars and premolars on much of the populations. Only Yamana, Eskimos and Bushmen include both tooth types. Results show that Yamana have no differences while Eskimo and Bushmen present significant differences. Eskimos have more distomesial scratches on the premolar series (N=3) than on the molar series (NDM F=5.9; P=0.002) and Bushmen show differences between premolar (N=2) and molar series on SMD (F=5.7; P=0.04), having a high standard deviation of the length of the scratches on premolars than on the molar series.

However, those differences should be considered cautiously due, mainly, to the lack of representativeness of the sample size within each population. In the population variability (*see chapter 7.2.4*) due to the high dispersion observed within each group, median values were calculated to look for a general pattern that can account the general diet's diversity.

	M1LL (N=16)	M2LL (N=6)	M1LR (N=6)	P3LR (N=3)	M1UL (N=11)	M2UL (N=7)	P3UL (N=4)	M1UR (N=17)	M2UR (N=6)	P3UR (N=4)	P4UR (N=7)
M1LL (N=16)											
M2LL (N=6)											
M1LR (N=6)											
P3LR (N=3)											
M1UL (N=11)											
M2UL (N=7)											
P3UL (N=4)	XV= 0.005; XH= 0.01; SH= 0.01; SV= 0.005; SMD=0.008; XMD= 0.008; NMD= 0.0005	XV= 0.0005; XH= 0.0001; XMD= 0.02; XDM=0.007; ST=0.001	SV= 0.0001; SMD= 0.02; XDM= 0.0002; SDM= 0.01		SH= 0.009; XH= 0.0001; SV= 0.001; XMD=0.001; XDM= 0.0001; SDM= 0.03	SH= 0.0009; SV= 0.006; XMD= 0.001; XDM= 0.007; ST=0.001					
M1UR (N=17)				SH= 0.04; XT=0.03; ST=0.006			XV= 0.0001; SH= 0.002; SV= 0.008; XMD= 0.0001; SMD= 0.03; XDM= 0.003				
M2UR (N=6)							XV= 0.02; SH= 0.01; XH= 0.001; XMD= 0.001; XDM= 0.009; XT=0.0001; ST=0.001				
P3UR (N=3)	XH= 0.005; SH= 0.005; XT=0.01; NT=0.005	SH= 0.03; SV= 0.0004	XT=0.001; ST= 0.003	XV= 0.02	SH= 0.0005; XT=0.01	SH= 0.0005	XT=0.04; SH= 0.0005	SH= 0.001	SH=0.01; SV= 0.02		
P4UR (N=7)			XV= 0.03; XT=0.01				XT=0.04; ST=0.01			XV=0.0001; SH= 0.02; XH= 0.01; SV= 0.0005	

***Table 26**. Inter-teeth differences. Note that most of the differences are related to P3*

	Hindu	Australians	Pygmies	Eskimo	Aleut	Bushmen	Yamana	Ona	Tehuelque	Maorí
Hindu										
Australians										
Pygmies	XH=0.000; SH=0.00; XV=0.000; SV=0.00; XMD=0.00; SMD=0.03; XDM=0.00; SDM=0.00; XT=0.00; ST=0.00	XH=0.00; SH=0.00; XV=0.000; SV=0.00; XMD=0.00; SMD=0.01; XDM=0.00; SDM=0.00; XT=0.00; ST=0.00								
Eskimo			NH=0.07; XH=0.00; SH=0.00; NV=0.007; XV=0.00; SV=0.00; XMD=0.00; SMD=0.00; XDM=0.00; SDM=0.00; NT=0.00; XT=0.00; ST=0.00							
aleut			XH=0.000; SH=0.00; XV=0.00; SV=0.00; XMD=0.00; SMD=0.00; XDM=0.00; SDM=0.00; XT=0.00; ST=0.00							
bushmen		XV=0.03	NH=0.002; XH=0.00; SH=0.00; XV=0.00; SV=0.00; XMD=0.00; SMD=0.01; XDM=0.00; SDM=0.01; NT=0.00; XT=0.00; ST=0.00	XV=0.01	XV=0.002					
yamana	XH=0.001; NT=0.04	XH=0.02; XV=0.02	NH=0.02; XH=0.00; SH=0.00; XV=0.00; SV=0.00; XMD=0.00; SMD=0.00; XDM=0.00; SDM=0.00; NT=0.00; XT=0.00; ST=0.00	XV=0.008	XH=0.00; XV=0.001					
ona			XH=0.000; SH=0.00; XV=0.00; SV=0.00; XMD=0.00; SMD=0.001; XDM=0.02; XT=0.00; ST=0.00							
tehuelque	NMD=0.03		XH=0.000; SH=0.01; XV=0.00; SV=0.00; NMD=0.007; XMD=0.01; XDM=0.03; XDM=0.01; XT=0.00; ST=0.01							
Maorí			XH=0.00; SH=0.00; XV=0.00; SV=0.00; XMD=0.00; SMD=0.00; XDM=0.00; SDM=0.00; XT=0.00; ST=0.00							

Table 27. *Population differences. Note that most of the differences are caused by Pygmies*

	Premolars *vs* Molars	One tooth *vs* the rest of teeth	One tooth *vs* one tooth
Hindu			M_1-M_2 (XH, SH, XMD, XT, ST)
Australian			M^1-M_1 (XMD)
Aleut		M^2 (NMD)	
Eskimos	NDM	LM_3 (NDM)	
Maori			M1-M2 (SMD, SV)
Yamana†			
Tehuelque*			
Ona*			
Bushmen†	SMD		
Pygmies†			

***Table 28**. Differences within each population including differences between molars and premolars and whether inter-tooth differences are due to one tooth vs the rest of the sample or one tooth vs another tooth. *No enough sample to perform ANOVA; † No differences due to tooth type. For details concerning significance of the differences see text.*

7.2.2. Age-related variability

Infants show differences due to the tooth type between Lm_1 and Lm_2 on the NH (P=0.040), having more horizontal scratches the first deciduous mandibular molar[105]. However, contrary to the differences on the adults, here they come from an Aleutian and an Australian so; those differences cannot be attributed to population *bias* but to a microwear pattern different on each decidual tooth. As we lack a wide sample that included both teeth on each individual we cannot test biomechanical processes that would be affecting the masticatory pattern. The fact that differences are mainly on a density variable (NH) having the first molar more scratches than the second, could also be due to the time the teeth has been erupted (m1 erupts before the m2 in all populations independent of the eruption velocity). This hypothesis, cannot be answered within this sample due to the lack of all the teeth on each individual and the lack of individuals' age, but seems coherent with previous studies (Pérez-Pérez *et al* 1994).

Sample size on infants is rather small, and, similarly to adult's results, there is a great overlap. Differences on tooth age and individual age are expected to be playing a major role in increasing intra-population variation. However, this information is not available so, no successful analysis can be performed. When dealing with the infants, we only have three groups: Aleutians (N=4), Australians (N=2) and Eskimos from Fort Rupert area (N=7). Those individuals show significant differences among Aleutians and Eskimos, especially on length (XV=0.012; XT=0.02) and

[105] It has to be taken into account that there are only two Lm_1.

standard deviation of the length of the vertical scratches (SV=0.03). When NT/XT index is plotted, two groups are clearly defined. On the one hand, Aleutians, Australians and two Eskimos (99/4253 and 99/1768) having a denser pattern than the rest of the sample while all the other Eskimos appear having less scratches but significantly larger. One individual, classified as Eskimo breaks the correlation: 99/3847. This individual is a Chuckee from Siberia (the only non-American on the sample). It is different from the rest by having a lot of scratches and very long at the same time; the contrary pattern to that observed on the adults Tehuelques and Pygmies. Point Hope individuals (N=2) have the lower density values accompanied with the larger scratches and plot with Smith Sound and North Star Bay inhabitants. Individuals from Aleut Island and Amanak Island do not differ significantly. Kwakiutl and Eburne individuals are closer to the Aleutians group. Australians plot close to this last group having a dense pattern with shorter scratches. However, as already observed, the lack of age-at-death of the individuals and the mixing of different teeth prevents from any conclusion.

7.2.3. Sex-related variability

Whenever possible, populations have been divided by sex to check whether division of labor in modern hunter-gatherers affects microwear signatures. Final sample includes 18 groups representing paired male-female of 9 populations[106] (N=74; 77% of the available individuals). In some cases, sample is not big enough and wider analysis on this material (recent hunter-gatherers) analyzing those factors should be performed.

The complete sample (N=74) does not follow normal distributions (Kolmornov-Smirnov one-sample test, P=>0.05) on 33.33% of the variables, mainly related to length of scratches: XH P=0.048; XV P=0.005; XMD P=0.018; XT P=0.007 and ST P=0.020. Therefore, those variables were not considered in the ANOVA. This statistic did not show significant differences between males and females, however, the mixing of different populations might obscure real differences so analyses were performed within each group (*Table 29*).

Microwear variables within each population followed normal distributions and therefore all were lumped in the analyses.

[106] Within Eskimos, Aleut and Eburne, due to the quantity of Individuals available were analyzed separately. Considering all the Eskimos together no significant differences are due to sex.

POPULATION	N	SEX	NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD	XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT	ST
Hindu	2	Male	66.5	173.17	124.9	70.5	153.78	104.33	70.5	132.81	86.79	14	147.16	116.92	221.5	153.79	108.61
	4	Female	48.5	192.62	132.45	51.5	155.7	102.67	39	122.01	83.25	26	130.29	123.01	159.5	150.26	113.78
Australian	8	Male	38.5	172.14	96.99	68.5	163.2	108.89	70.5	143.85	88.62	35	135.72	101.47	202	154.61	105.72
	2	Female	21	127.18	71.72	69.5	175.94	150.6	55.5	131.81	82.36	22	126.14	59.34	168	145.86	116.74
Pygmy	4	Male	26	30.14	16.32	52	33.3	20.03	28	22.35	14.56	33.5	27.95	19.13	151.5	30.46	20.4
	7	Female	25	30.8	19.3	60	28.31	17.33	48	28.38	15.84	44	25.74	12.87	155	29.55	19.75
New Zeland/Maori	6	Male	31.5	149.65	96.99	98	149.17	108.42	66	125.67	80.62	34	128.36	79.89	224.5	139.16	104.79
	3	Female	46	158.23	86.96	96	160.85	105.84	70	157.02	108.09	63	166.28	114.38	208	159.64	100.37
Aleut	3	Male	45	147.88	64.08	113	164.48	111.23	53	127.12	82.05	75	139.91	93.36	272	151.1	94.15
	6	Female	42.5	153.84	106.15	58	181.73	147.08	48.5	140.56	112.57	35	139.93	84.98	186.5	157.28	127.39
Bushmen	7	Male	64	139.85	80.74	86	123.49	91.63	62	112.82	85.1	68	117.07	88.47	267	127.98	93.35
	3	Female	39	120.54	79.98	136	135.17	85.15	71	105.85	58.32	61	125.76	78.12	319	125.15	77.59
Eskimo Fort Rupert	1	Male	29	238.12	172.49	54	161.68	77.35	70	141.76	115.11	5	212.97	148.8	158	168.51	122.5
	4	Female	42	167.93	96.35	75	184.57	131.67	71.5	151.23	112.1	28	148.98	102.9	205.5	163.17	112.74
Eskimo Eburne	2	Male	50	136.58	96.28	114	164.53	121.88	68.5	137.41	115.97	28.5	115.25	84.34	261	146.89	112.09
	8	Female	47	141.38	89.47	119	153.04	103.19	68.5	116.06	71.48	33.5	123.6	91.34	270	134.86	90.02
Tierra de Fuego (Ona)	2	Male	17	154.33	85.53	107	159.51	113.59	60.5	126.89	91.44	37	112.18	62.04	314	130.53	94.47
	2	Female	37	153.71	100.39	87	158.64	111.16	61.5	142.53	122.16	17.5	122.42	80.21	215	142.95	113.03

***Table 29**. Mean values for each sex on each population analyzed. In light grey, populations in which significant differences occur between sexes. See text for details.*

Differences between sexes occur only on two populations (22.22%): Australians and Aleutians. Australians show significant differences only on SV (F=6.69; P=0.032) while Aleutians, show significant differences on density (NV F=8.65 P=0.022; NMD F=7.29 P=0.031; NT F=8.61 P=0.022) and standard deviation of the total length (ST F=6.35 P=0.040). Australian females show higher dispersion of vertical scratches length than males (150 *vs* 108; *see table 29*). Aleut males present significantly more scratches than females while women, present higher dispersions of length. Bivariate (NT/XT; *Figure 104*) and PCA (*Figure 105*) were performed to visualize relationship between groups.

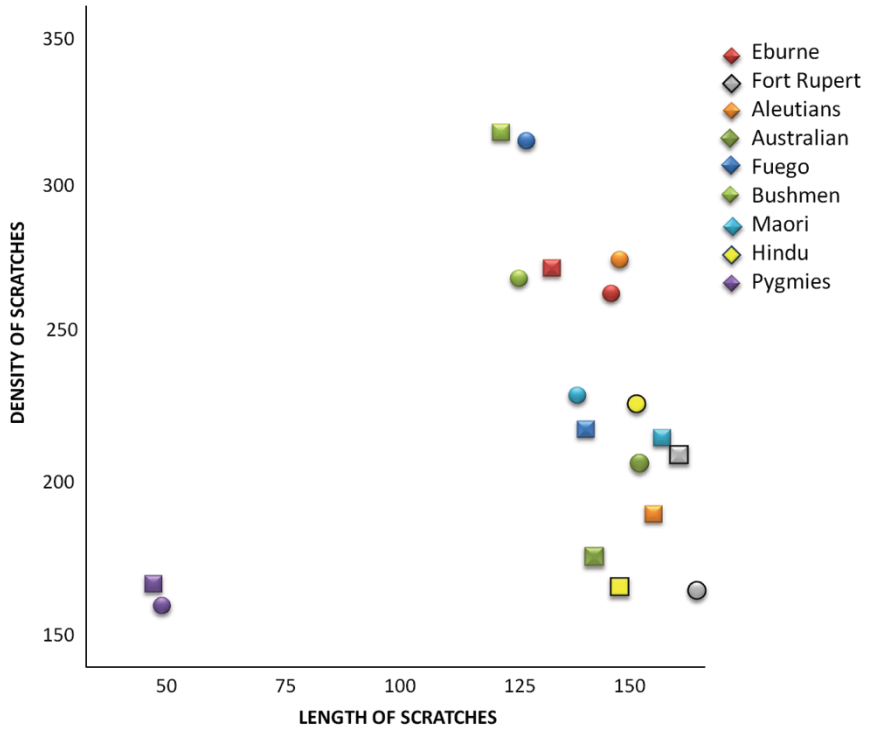


***Figure 104**. Bivariate analysis of length (axis x) and density (axis y) of scratches considering males and females from each population. Each group is represented by a color. Females are squares and males are circles.*

Three components explain 100% of the variability in the PCA. PC1 (61.4%) is mainly correlated with XT (r=0.99), XV (r=0.94), XH (r=0.93) and ST (r=0.96); PC2 (17.5%), with NT (r=0.90) and NV (r=0.92) and PC3 (7.5%) with NH (r=0.73). The derived graphic (*Figure 105*) shows that, in general, warm environment inhabitants show closer microwear patterns between sexes (except for Eburne Eskimos) while cold inhabitants (as a hole) show significant differences on density (NT; P=0.041) showing males more scratches. Differences between sexes were also computed for NT and XT by subtracting males' *minus* females' values. Population differences were then classified in three categories: Low Differences (NT <40; XT <8), Mean

Differences (NT between 40-80; XT between 8-16) and High Differences (NT >80; XT >16).

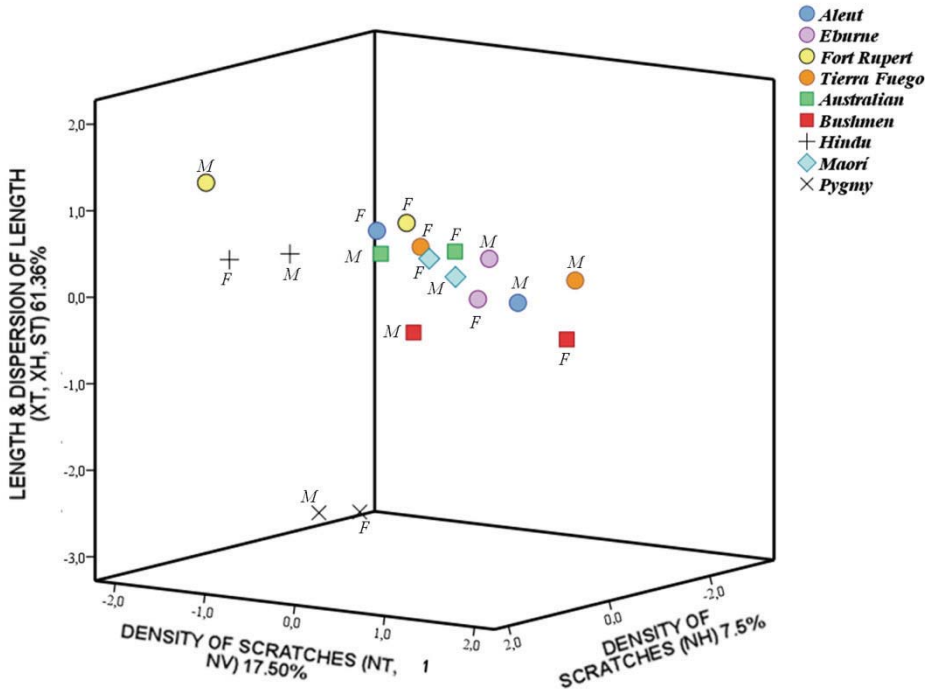


***Figure 105**. PCA of the hunter-gatherers populations segmented by sex. Each population is represented by a pair of points corresponding to M=male and F=female).*

Greatest differences occur in cold environments (*Table 30*) showing males highest densities of scratches, as already seen in the PCA (*Figure 105*) and the ANOVA, although no clear tendency can be drawn, as lowest differences include also the Eburne Eskimos (a cold inhabitant population). Moreover, the only clear trend in this data is that when high differences occur in microwear, it is always on males showing more scratches and females presenting larger ones (but the reverse is not the case, so no easy going result is observed).

POPULATION	DIFF DENSITY MEAN	DIFF LENGHT MEAN	VALUE DIFF. DENSITY	VALUE DIFF. LENGTH
Hindu (Mild)	62	3.53	MEDIUM	LOW
Australian (warm-arid)	34	8.75	LOW	MEDIUM
Pygmies (Tropical)	-3.5	0.91	LOW	LOW
New Zeland/Maori	16.5	-20.48	LOW	HIGH
Aleut (Cold)	85.5	-6.18	HIGH	LOW
Bushmen (Warm-arid)	-52	2.83	MEDIUM	LOW
Eskimo Fort Rupert (Cold)	-47.5	5.34	MEDIUM	LOW
Eskimo Eburne (Cold)	-9	12.03	LOW	MEDIUM
Tierra de Fuego (Cold)	99	-12.42	HIGH	MEDIUM

POPULATION	MORE ABRASSIVE	LONGER SCRATCHES
Hindu (Mild)	MALE	MALE
Australian (warm-arid)	MALE	MALE
Pygmy (Tropical)	FEMALE	MALE
New Zeland/Maori	MALE	FEMALE
Aleut (Cold)	MALE	FEMALE
Bushmen (Warm-arid)	FEMALE	MALE
Eskimo Fort Rupert (Cold)	FEMALE	MALE
Eskimo Eburne (Cold)	FEMALE	MALE
Tierra de Fuego (Cold)	MALE	FEMALE

Table 30. *Within population differences between males in females (in absolute terms). Differences (Diff) derive from the subtraction of males minus females absolute value (values in negative indicate that females present either higher density -in density- or longer scratches -in length-). "Value Diff" columns indicate the qualitative assessment of the difference (see text for details). The last two columns inform of which sex presents the most abrasive pattern and the longest scratches.*

When considering indexes (NH/NT and NV/NT; *Table 31*), both show normal distributions and therefore, one-way ANOVA was applied.

POPULATION	SEX	NH/NT	NV/NT
Hindu	MALE	0.300	0.318
	FEMALE	0.304	0.323
Australian	MALE	0.191	0.339
	FEMALE	0.125	0.414
Pygmies	MALE	0.172	0.343
	FEMALE	0.161	0.387
Maori	MALE	0.140	0.437
	FEMALE	0.221	0.462
Aleut	MALE	0.165	0.415
	FEMALE	0.228	0.311
Bushmen	MALE	0.240	0.322
	FEMALE	0.122	0.426
Eskimo Fort Rupert	MALE	0.184	0.342
	FEMALE	0.204	0.365
Eskimo Eburne	MALE	0.192	0.437
	FEMALE	0.174	0.441
Tierra de Fuego	MALE	0.054	0.341
	FEMALE	0.172	0.405

Table 31*. Mean values of NH/NT and NV/NT for each sex within each population.*

No significant differences within each group were found although some populations showed interesting trends mainly related to the proportion of horizontal scratches (*Table 32*): Hindus, Australians, Eskimos (both Eburne and Fort Rupert) and Pygmies show a greatly variable dispersion with minimal differences; however, within Tierra de Fuego group, there is a clear trend in which females show more than 0.10 and males less than 0.8 (although due to sample size, there are no significant

differences). Maoris, Aleutians and Bushmen, show tendencies on the sex mean values; showing females higher NH/NT than males except on Bushmen. Higher differences on NH/NT occur on Bushmen and Fueguians, and on NV/NT on Bushmen and Aleutians; so there does not seem to be a climatic trend. Interestingly, in all populations differences on NV/NT are due to the higher proportion on females (only Aleut males' show higher vertical scratches proportion).

POPULATION	DIFF NH/NT	DIFF NV/NT	MORE NH/NT	MORE NV/NT
Hindu (Mild)	-0.004	-0.005	FEMALE	FEMALE
Australian (warm-arid)	0.066	-0.075	MALE	FEMALE
Pygmy (Tropical)	0.010	-0.044	MALE	FEMALE
New Zeland/Maori	-0.081	-0.025	FEMALE	FEMALE
Aleut (Cold)	-0.062	0.104	FEMALE	MALE
Bushmen (Warm-arid)	0.117	-0.104	MALE	FEMALE
Eskimo Fort Rupert (Cold)	-0.021	-0.023	FEMALE	FEMALE
Eskimo Eburne (Cold)	0.017	-0.004	MALE	FEMALE
Tierra de Fuego (Cold)	-0.118	-0.064	FEMALE	FEMALE

***Table 32**. Differences in the index proportions (following previously explained methodology). See text for details.*

This data is too limited to support differences on dietary habits (which could be related to division of labor levels or not; see Friedl 1978), differences on climate nor preferred dietary habits (see debate in: Waguespack, *comment on* Kuhn & Stiner 2006: 970), but will be used as the range of expected differences between sexes on the fossil remains. If differences found in the Middle-Upper Pleistocene groups overpass modern hunter gatherers, it could be argued that division of labor as know it in nowadays group did not existed (*see chapter 2.3.4.c*).

7.2.4. Inter-population variability of adult individuals

Differences among populations are obscured due to the great difference that the Baka Pygmies represent. They appear different to all the populations (*Table 27; Figure 106*) mainly due to the shorter scratches and the lower values of the standard deviation of the length of the scratches. They also have, as a general pattern, fewer scratches than the other populations, although not always statistical significant (except on distomesial scratches in which Hindus and Onas present fewer). Pygmies have an anomalous pattern also seen on the distribution of each orientation[107]. If the density/length proportion for each orientation is generated, significant differences appear on the 4 orientations between

[107] When one considers each orientation and not the totals, all the populations have much higher (sometimes doubled) values on length than on density of scratches, however, Baka present values similar on both types of variable.

Pygmies and the other populations except for the Tehuelques. Between these two groups no differences are found; only when generating the same index for the total amount of scratches (NT/XT) differences between Tehuelques and Pygmies are found. Pygmies are distorting the overall pattern so much that, the correlation (P=0.01) found between NT and XT disappears on this population: length of scratches is lower when density is higher and length is higher when density decreases.

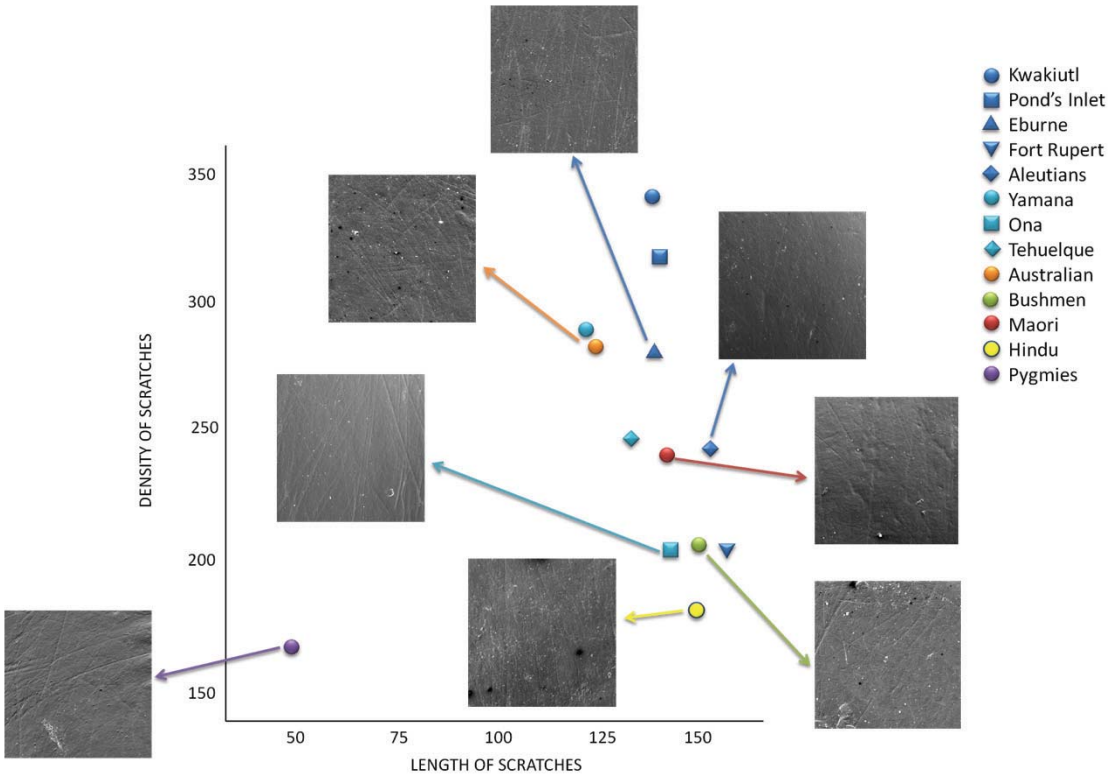


***Figure 106**. Bivariate plot of length of scratches (XT; axis x) and density of scratches (NT; axis y). PCA configuration is rather similar and therefore is not included. In both analyses, main differences occur due to length of the scratches as well as NT/XT values of the Pygmies.*

PCA was performed on the 96 teeth. Only two Functions explain the 100% variability. PC1 (73.44%) is mainly explained by length and standard deviation of the length of the scratches (SDM F= 0.990; XT F=0.978; ST F=0.978; XV F=0.976) and PC2 (14.03%) explains density of the scratches (NDM F=0.870; NT F=0.738; NV F=0.683). Pygmies, as shown in the bivariate plot (*Figure 106*), appear far from the rest of the groups on PC1 (length and standard deviation). The variation between the rest of the groups is found, mainly, on density values (PC2). Bushmen are at the top on PC2 while Hindus appear at the bottom (near to the Australians). Fueguians and Eskimos appear close to each other as well as Aleut and even Maoris sharing medium values of density.

When plotting the indexes developed by Lalueza *et al* (1996) after removing Pygmies, NH/NT and NV/NT (*Figure 107*) explain the variation between mostly vegetarian (Hindu) presenting higher densities of horizontal scratches and low percentages of vertical's; mixed diets (Australians and Bushmen) presenting lower levels of both density indexes although not lower abrassivity and finally, meat-fish eaters appear on the top of the NV/NT plot, presenting values higher than 0.35. This is a very similar result to that obtained by Lalueza *et al* (1996) even when microwear is analyzed by different researchers and on different samples.

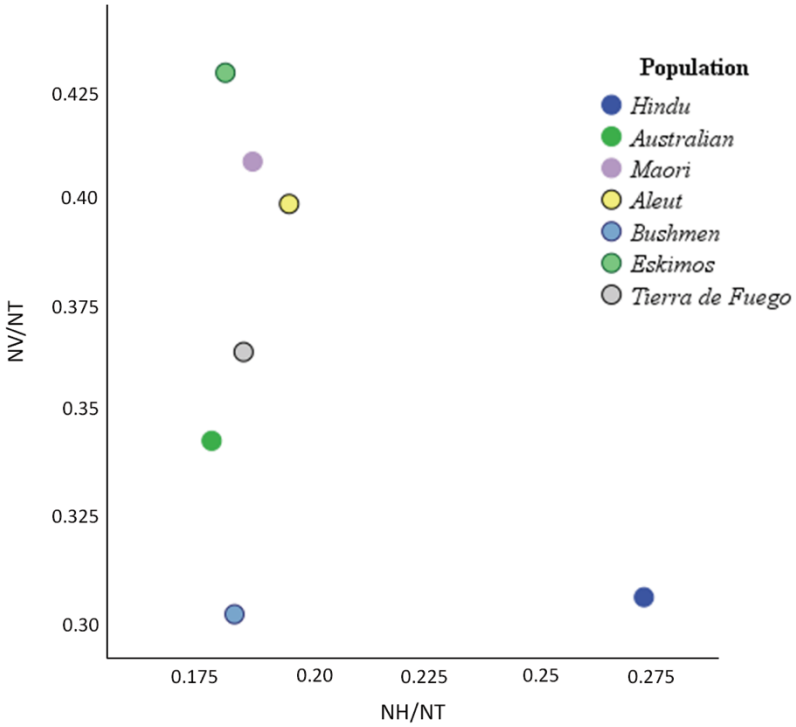


***Figure 107**. Proportion of scratches NH/NT and NV/NT on adult individuals. Pygmies excluded.*

8. MIDDLE PLEISTOCENE BUCCAL MICROWEAR

The human Middle Pleistocene fossil remains analyzed include 6 European sites (Mauer, Arago, Boxgrove, Steinheim, Montmaurin, and Pontnewydd) and 1 from Africa (Kabwe) (*see chapter 5.2*).

8.1. Preservation

From the 88 Middle Pleistocene teeth available 73 were postcanine; from these, 49 had well-preserved buccal enamel surfaces (55.7% from the original set of 88 teeth; 67.1% of the 73 postcanine teeth). A total of 33 individuals from 7 sites were represented by the 88 teeth, and 21 individuals could be effectively analyzed due to preservation (*see chapter 6.5.2; Figure 108*).

The Mauer mandible included 14 teeth (N_T=14), 8 of which were post-canine (N_{pc}=8), and from these only 6 showed well-preserved enamel (N_{pr}=6). The teeth from the left side showed worse preservation, which could be due, either to re-deposition of the sediments accompanied by abrasion[108] (*Figure 109b*) while sorting and remixing (Wagner *et al* 2010a,b), or to preparation labor to remove encrusted sediment as, during this process, all left post-canine teeth were broken (Haidle & Pawlik 2010). Nevertheless, all the right post-canine teeth and the left M_3 had well preserved surfaces at 100X (*Figure 108a; 109a*)[109].

Arago included 24 teeth corresponding to 8 individuals. Individuals 1 (N_T=6), 3 (N_T=5), 5 (N_T=2); 6 (N_T=1), 7 (N_T=1) and 8 (N_T=1) consisted only on postcanine teeth, all of them showing well-preserved buccal enamel areas (100%). Individual 9, however, only presents 16.6% of teeth well-preserved (N_T=7; N_{pc}=6; N_{pr}=1); and finally, Individual 15 (N_T=1; N_{pc}=1; N_{pr}=0), described as an 8 to 9 years-old child did not show scratches on the unerupted P3 (*Figure 108f*).

The only teeth available from Boxgrove were two incisors that were not included in the microwear analyses.

Al the post-canine teeth from Montmaurin individuals showed well-preserved enamel surfaces (N_T=12; N_{pc}=10; N_{pr}=10), both from La Niche (N_T=6; N_{pc}=6; N_{pr}=6; *Figure 108b*) and Coupe-Gorge (N_T=6; N_{pc}=4; N_{pr}e=4).

[108] The main cause of non-preservation in Mauer's mandible was abrasion.
[109] These results cannot be compared directly to those from Puech (1982) due to our lack of preserved surfaces.

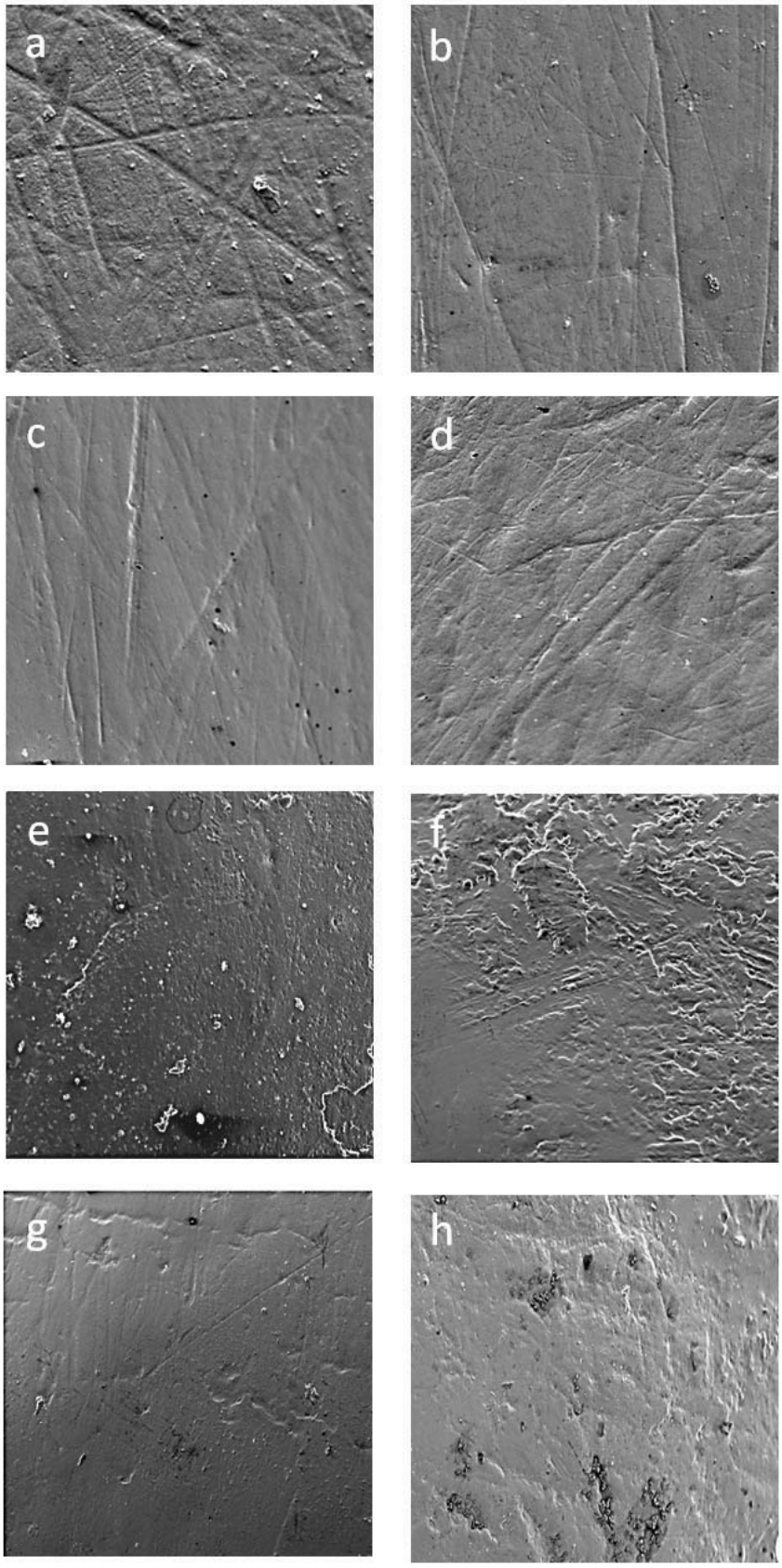


***Figure 108**. Well-preserved buccal enamel surfaces; a) Mauer RM_1; b) MM-1 RM_1; c) PN-20 LP_3 and d) BH-1 RM^1 and unpreserved buccal enamel surfaces; bar scale=600 µm. e) BH-2 RM^3; f) A-71 Ind.15 RP_3; g) PN-9 $RM^?$; and h) Steinheim RP^4.*

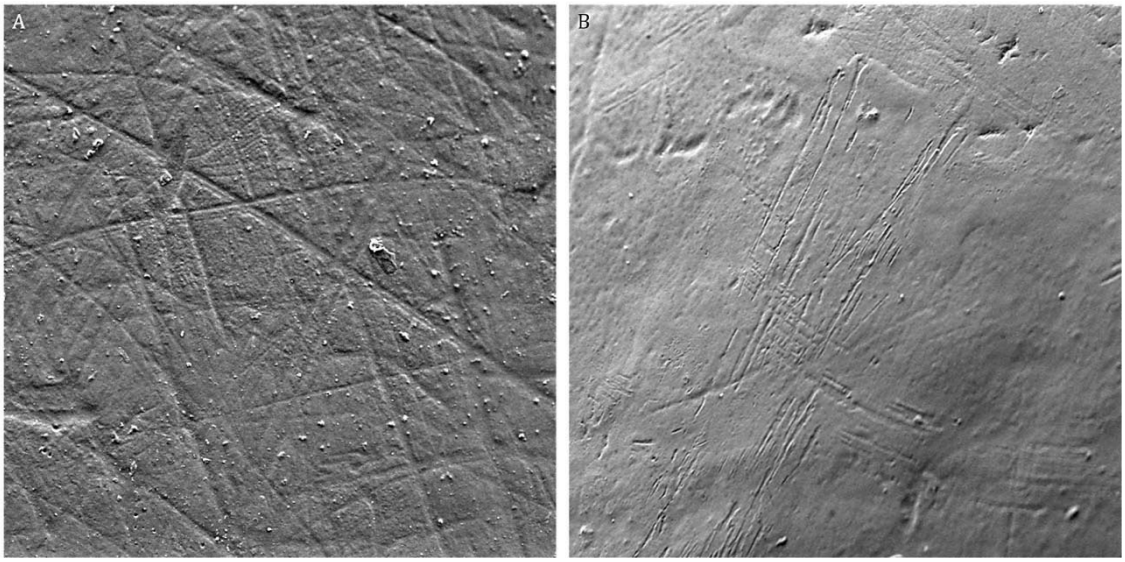


***Figure 109**. SEM micrographs of Mauer teeth; A) well-preserved enamel on the RM_1; B) unpreserved enamel on the LM_1.*

Teeth from Steinheim were poorly preserved (N_T=7; N_{pc}= 7; N_{pr}=1). None of the left side teeth were available and those in the right side showed significant numbers of pits, fractures and non-alimentary-abrasion scratches (*Figure 108h*). Although the micrographed area is small (0.56 mm^2), in some cases non-dietary artifacts could not be avoided and, thus, teeth were discarded. On the left side, LM^1 showed abrasions, LM^2 also had abrasion signs along with pits and patches of consolidant or sediment overlaying the scratches and LM^3 showed erosive features. On the right side, the RP^4 had scratches caused by abrasion; RM^1 showed pits along with abrasion, and RM^3 was fractured, showing both abrasion and erosion. Only the RM^2 showed well-preserved enamel surfaces with clearly distinguishable, dietary related scratches.

The Pontnewydd Pleistocene teeth (N_T=18; N_{pc}=17; N_{pr}=8) were not very well preserved (<50%). PN-6, PN-17 and PN-21 were not yet erupted; PN-15 presented wrinkles and PN-19 was eroded; PN-5 showed *post mortem* abrasion and PN-9 had patches of concretions or patinas due to consolidant or sediment. The site was a secondary deposit (White *et al* 2006) and, therefore, some teeth might have been affected by post-depositional damage (*Figure 108f*). However, Mauer was also a secondary deposit but its teeth were much better preserved.

Finally, Broken Hill (N_T=11) was represented by two individuals. Kabwe 1 (N_T=9; N_{pc}=5; N_{pr}=5) was 100% well preserved postcanine teeth (*Figure 108d*) and Kabwe 2 (N_T=2; N_{pc}=2; N_{pr}=1), including two teeth (RM^2

and RM^3), had the RM^3 eroded (50%), with consolidant/sediment patches on the enamel surface (*Figure 108e*).

The main causes of exclusion from the analyses in the post-canine Middle Pleistocene sample were *post-mortem* abrasion and uneruption, though erosion also affected some teeth (*see chapter 6.5.2*). The worst preserved sites at this time period were Steinheim and Pontnewydd and the best preserved teeth were found in Montmaurin sites (*Figure 110*).

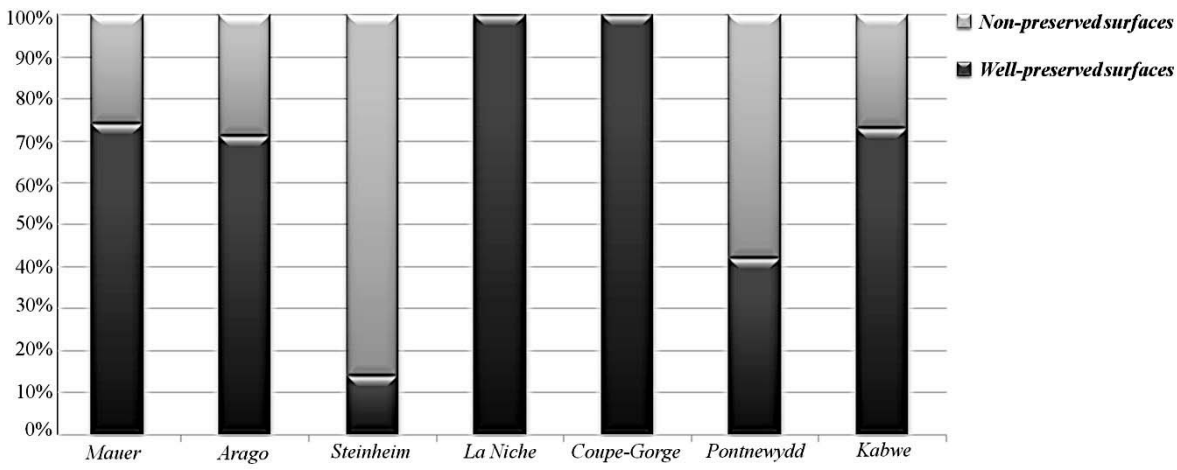


***Figure 110**. Enamel preservation percents of the Middle Pleistocene samples by site.*

8.2. Results

All analyzed variables followed Normal distributions (both for Kolmornof-Smirnov and Shapiro-Wilk tests: P=>0.05) and therefore parametric tests were applied.

8.2.1. Age-related variability

Two Middle Pleistocene specimens had deciduous teeth in which microwear was analyzed: Arago ind. 9 (10 years old; Rm^2) and Pontnewydd PN-4 (10 years old; Rm^2 and RM^1).

The decidual m2 teeth of these individuals showed similar striation densities among them (*Figure 111*), which might suggest they had similar dietary habits (both individuals are thought to be ~10 years old), although Arago is thought to have inhabited in a colder climate. Moreover, both deciduous m2 showed higher striation densities (mean NT=376.05) than the rest of the individuals (mean NT=253.00 N=21), while the permanent

M^1 in PN-4 infant showed the lowest density (NT=151)[110]. However, the average striation length of infants (XT=136.66 *μm*) did no differ from that of the adults (XT=136.28 *μm*). The higher striation densities observed on the deciduous teeth is consistent with Pérez-Pérez *et al* (1994) results and could be due to differences in enamel structure between decidual and permanent teeth (LeGeros *et al* 1983), assuming that no differences in diet or food processing techniques (more abrasive in infants) between age groups existed. Although when considering the complete sample of known ages-at-death, no clear trend in microwear density by age was observed (*Figure 111*), the lower values on recently erupted M^1 and high values on m2, prevent from using those individuals in the population variability analyses.

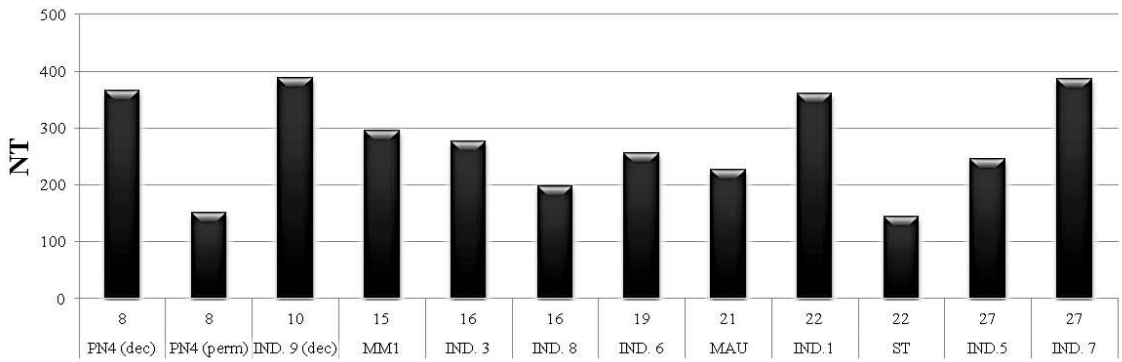


***Figure 111**. Age-related microwear density pattern on Middle Pleistocene sample. Bars indicate density of scratches on known ages-at-death individuals.*

8.2.2. Sex-related variability

From the available sample only six individuals are sexed (*see chapter 5.2; Table 33*). Significant differences occur between sexes due to females' shorter horizontal scratches (XH, P=0.019) and more homogeneous on length (SH, P=0.022) than males. There is also a tendency to present more abrasive diets males than females (as happens in Australians and Maoris, although in those cases differences on length are greater and no variables are significant; *see chapter 7.2.3; Table 34*).

Heterogeneity of the sample provokes that sex is associated with other factors. The only site in which both sexes are present is Kabwe (Kabwe 1 and Kabwe 2). In this case, both individuals have a very similar density and length pattern (*Figure 112*), though Kabwe 1 showed more

[110] This is consistent with M^1 younger functional age, so its complete microwear pattern was not yet fully attained, even though the minimum age of the tooth will be 4 years old (modern schedule).

and slightly longer scratches than Kabwe 2, even though association between those two individuals is doubtful. Although no clear trend between sexes in the complete sample occurred, once individuals are segmented into cold/warm environment, differences are clear, showing the same pattern in both climates, towards the higher density of scratches of males together with a higher density on cold periods. Figure 112 shows that cold inhabitants (A3 and MM4) present higher densities than warmer ones and within cold environments, A3 male show even higher densities than MM4 female. On warmer sites, density of scratches is lower but males (K1 and Mauer) show consistently higher densities than females. Nevertheless, by doing this, sample becomes too small to make any reliable inference (N=4 in warmer climates and N=2 in cold environments).

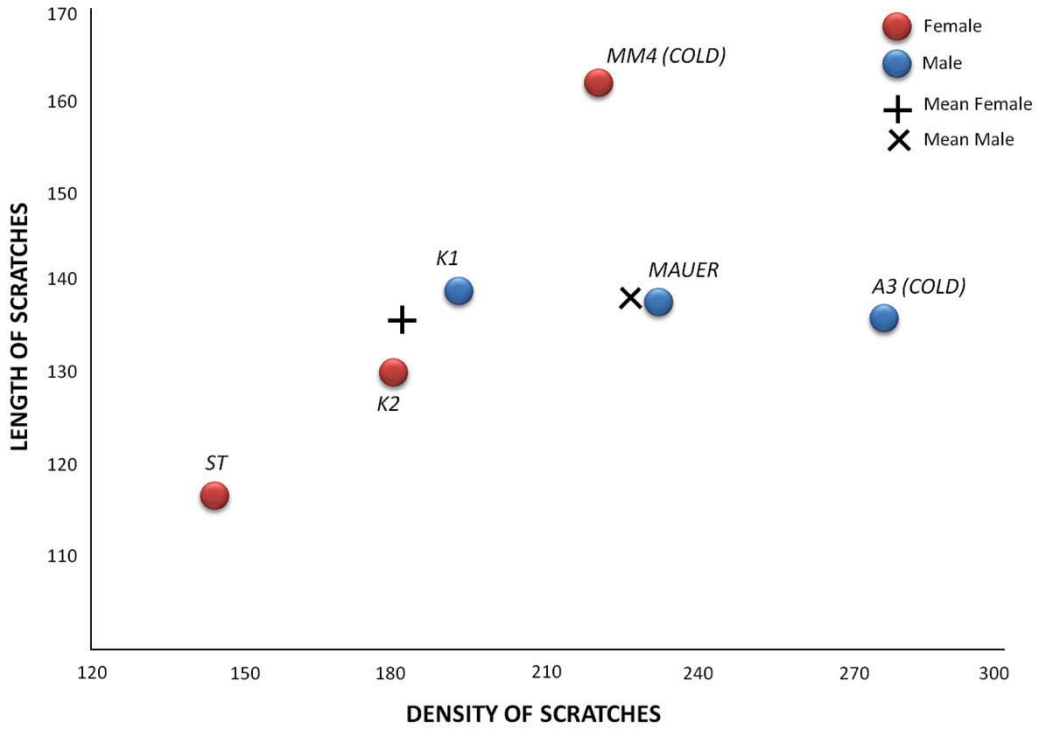


***Figure 112**. Density (axis x) and Length (axis y) of scratches on sexed Individuals from the Middle Pleistocene.*

The index analysis show: 1) on the one hand warmer inhabitants present lower NH/NT values and 2) on the other, females, consistently show higher NV/NT values (Hei-Warm Male NH/NT=0.27, NV/NT=0.27; Hei-Warm Female NH/NT=0.26, NV/NT=0.40; Hei-Cold Male NH/NT=0.16, NV/NT=0.35 and Hei-Cold Female NH/NT=0.10, NV/NT=0.51).

	SEX	N	NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD	XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT	ST
LP	*MALE*	4	47.25	151.39	121.96	59.75	149.48	117.81	65.25	123.58	115.58	42	131.18	110.82	209.5	137.36	118.51
	FEMALE	2	29.75	123	69.1	85.25	142.75	87.73	39.5	140.29	98.26	27.75	128.8	90.35	182.25	139.21	92.33
HEIWARM	*MALE*	3	51.5	147.59	132.45	51.5	150.66	116.89	54.5	124.15	138.21	32	132.9	109.93	192	138.44	115.71
	FEMALE	1	38	111.36	50.6	58	114.51	52.12	37	127.6	92.2	11	105.93	62.02	144	116.39	64.84
HEICOLD	*MALE*	1	43	160.7	111.48	96	148.31	133.54	76	117.79	90.28	65	129.46	111.7	277	136.28	121.56
	FEMALE	1	21.5	134.64	87.6	112.5	170.98	123.33	42	152.98	104.33	44.5	151.67	118.69	220.5	162.03	119.82

DIFF DENSITY MEDIAN	DIFF LENGHT MEDIAN	VALUE DIFF. DENSITY	VALUE DIFF. LENGTH	MORE ABRASSIVE	LONGER SCRATCHES
27.25	-1.85	LOW	LOW	MALE	FEMALE

Table 33 and 34. *Mean values of male/female Individuals from Middle Pleistocene (LP), considering climates (HEIWARM= Middle Pleistocene inhabitants of warm environments; HEICOLD= Middle Pleistocene individuals from cold climates. At the bottom, differences between males and females (see methodological procedure in chapter 7.2.3.) on density and length of scratches (absolute values; negative differences represent females higher value. Second and third columns indicate qualitative assessment of sexual differences.*

Sexual differences on Middle Pleistocene populations were already highlighted by Pérez-Pérez *et al* (1999); however, in their case, sample was wider and more homogeneous as it represented a single group (Sima de los Huesos, Atapuerca). In their analysis, females showed longer scratches than males, while density did not differ significantly. In this sample, results show slightly longer scratches on females (although not on warm environments) (*Table 33*) but constantly lower densities as well as a different pattern on the index values. Most of the differences between sexes occur on cold periods, where sample is actually too small (N=2; 1 male; 1 female) to make any inference.

8.2.3. Intra-population variability of adult individuals

No significant correlation was observed between the density (NT) and average length (XT) of the scratches, though XT was significantly correlated with the dispersion of the length (ST). The longer the scratches, the more diverse their length was (r=0.74; P=0.000). When plotting NT *versus* XT (*Figure 113*), individuals from the same site tend to appear close to each other and the dispersion ranges of Arago and Pontnewydd (the two sites best represented) did not overlap showing significant differences on length of the scratches (P=0.002) and NT/XT (P=0.033).

Arago individuals showed somewhat higher striation densities, but much shorter, than Pontnewydd. Pérez-Pérez *et al* (2003) had already indicated that Arago was the sample with the highest density of striations. They were surprised by the fact that individuals from cold climates had such abrasive microwear pattern, similar to those from La Sima de los Huesos (SH), at that time assumed to be around 300-340 *Ka* (OIS-9). The authors argued that technological factors related to food processing, rather than climatic shift, could be responsible for the high density of striations observed, hypothesizing that a diet greatly based on highly abrasive plant foods, such as seeds, nuts, bulbs or roots could explain the pattern found on both Arago and SH. As indicated by Puech (1976), specimen Arago 1 does effectively show a high density of vertical scratches (NV=96), as is also the case of individuals 3 and 5, which present the more carnivorous pattern of the site on the index plot. The intra-site microwear variation seems not to be dependent on age at death, chronology or climate. Individual 5, from layer C (around 200 *Ka* with warm and humid climate) showed longer scratches than the rest except for Individual 3, from level F. It is actually within level F, around 430 *Ka*,

where the highest variation on scratches' density is found, ranging from NT=197 (*ind*. 8) to NT=386 (*ind.* 7). The only sexed individual from Arago is *ind.* 3 (a male) and, therefore, sex-related variability within Arago could not be analyzed. Individuals 7 and 1, represented only by maxillary teeth, showed the highest striation densities (more than 350) whereas *inds.* 3, 5, 6 and 8, with less than 300 scratches, were only represented by mandibular teeth. The sample is too small to draw any biomechanical inference, since no individuals included both maxillary and mandibular teeth. One-way ANOVA tests showed no significant mandible/maxilla differences (P>0.005) in the microwear patterns of the hole sample (*see chapter 6.5.5*) but when considering only the Arago teeth, differences between maxillas appear on the density of scratches (NH F=8.662 P=0.011 and NT F=9.915 P=0.007).

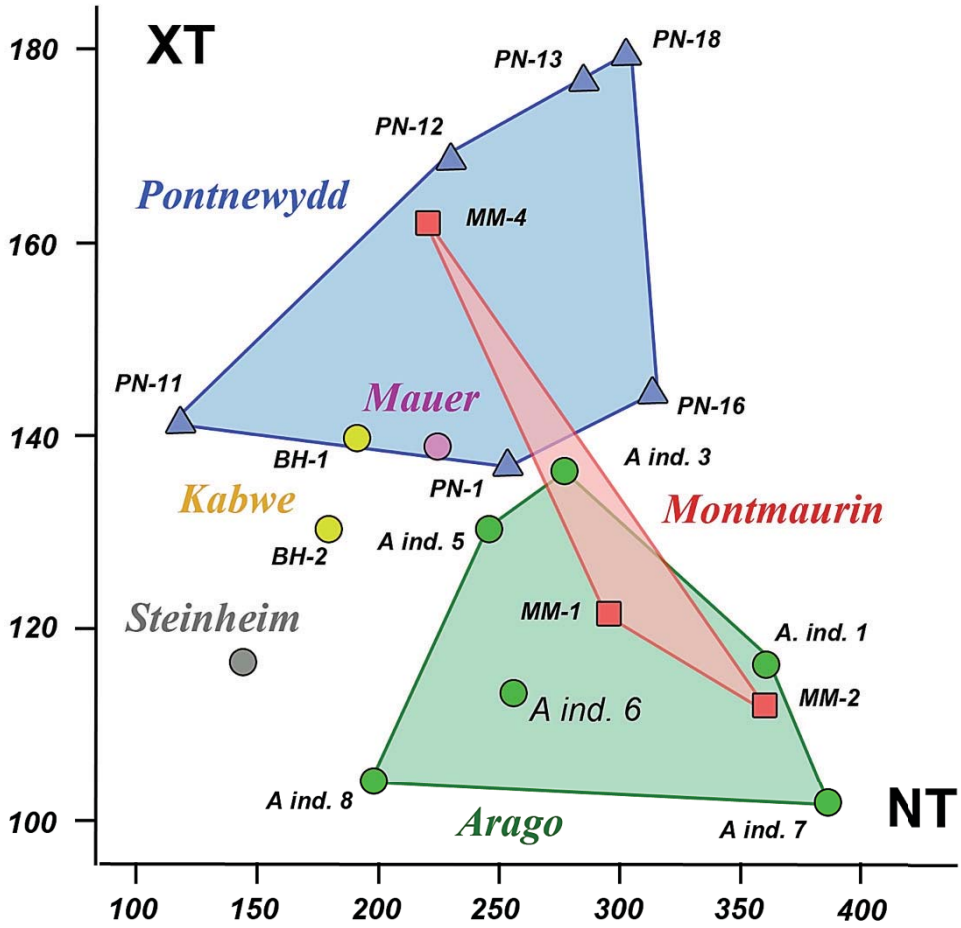


***Figure 113**. Bivariate plot of buccal microwear density versus striation length of all studied Middle Pleistocene specimens.*

Pontnewydd showed much larger scratches than Arago. Two groups can be observed within this site: PN-12, 13 and 18 had scratches longer

than 168 *µm* and PN-1, 11 and 16 showed scratches shorter than 144 *µm* (*Figure 113*). PN-11 appeared as an out-group due to its low density of scratches (NT=119). Ages at death and sex of individuals are unknown and no other factor could be associated to this intra-population microwear variability, neither occlusal wear, although this seems not to be associated to buccal microwear (Galbany *et al* 2010).

Kabwe individuals showed similar microwear patterns (*Figure 113*); despite the stratigraphic relationship between BH-1 and 2 is unclear (Rightmire 1990: 222; Delson *et al* 2000: 375). The microwear analysis by Puech *et al* (1980) detected a high-density pattern for Kabwe, which was interpreted as high dependence on vegetable resources. In the present analysis, although we have not analyzed the same tooth as Puech, Kabwe showed smaller striation densities than Arago, and similar to Pontnewydd. However, the index values show that Kabwe (both individuals) present a high proportion of horizontal scratches and low of vertical's, which fits with the idea of the individuals having a highly vegetarian diet (mean Kabwe NH/NT=0.28; NV/NT=0.22).

The 3 specimens from Montmaurin were highly dispersed in the density/length as well as in the orientation indexes (NH/NT-NV/NT) plot. MM-1 and MM-2 appeared within the range variation of Arago, with high densities of short scratches, while MM-4 had fewer but longer scratches, clustering within Pontnewydd's variability. They come from close but separate sites (MM-1 is from La Niche and MM-2 and 4 come from Coupe-Gorge); however, MM-2 and 4 showed different microwear patterns. MM-2 come from lower levels, despite stratigraphic descriptions are unclear. If the position of MM2 was effectively "at the lower levels", the chronology of MM-2, assumed to be similar to MM-4, could be closer to MM-1 or at least from an interglacial in which climatic conditions were warmer than those at Riss 3 (MM-4). Assuming this scenario, the intra-site distribution of Montmaurin will fit with climatic reconstructions but not the individuals' position in the Middle Pleistocene context[111].

Finally, Mauer individual showed intermediate values for both variables (NT, XT), though somewhat closer to Pontnewydd than to Arago (*Figure 113*). Puech (1982) pointed out the high amount of horizontal

[111] MM1 and MM2 will represent mild environments although are within Arago (cold) range of variation and MM4, representing a colder period than MM1 and MM2, is plotted closer to Pontnewydd (mild-warm). Moreover, when comparing those results to the ones obtained by Pérez-Pérez *et al* (2003) results are not the same. Montmaurin-La Niche (MM1) showed fewer scratches than Arago and Sima de los Huesos in the 2003 analysis. In the present analysis, MM-1 falls within the striation density range of Arago.

scratches (NH) on the individual, which he associated to a vegetarian-dependent diet. The density of horizontal scratches of Mauer is not particularly high in absolute terms (Mauer NH= 51.5; mean Middle Pleistocene N=18 NH=65.22), but it is true when considering the relative value (NH/NT) appearing Mauer between vegetarian and mixed diet HG (Mauer NH/NT=0.23; NV/NT=0.23) with especially low vertical scratches proportion.

A Principal Components Analysis (PCA) was performed with the 15 microwear variables. The first component explained 40.14% of total variance and was mainly correlated with the length of the scratches (XT, r=0.934) and the dispersion of the lengths (ST, r=0.890). The second component explained 23.21% of total variability and was mainly correlated with the density of scratches (NT, r=0.937). Since the configuration of the PCA did not change substantially the observations in the bivariate pot (*Figure 113*) it was not included here.

Finally, similarities among site's centroids were analyzed with an Euclidean distance cluster with 100 *bootstrap* permutations (*Figure 114*). Eight groups were considered: Arago (excluding *ind.* 5), Pontnewydd, Montmaurin that was split into two groups (La Niche and Coupe Gorge), and the isolated specimens of Arago *ind.* 5, Kabwe, Mauer and Steinheim. Steinheim appeared as an out-group and two main clusters were observed. Arago, Coupe-Gorge and La Niche formed the first cluster; except for La Niche, the other two groups have been attributed to cold climates. In the second cluster, Mauer, Pontnewydd and Arago *ind.* 5 cluster together (all being from warm periods) and then with Kabwe. It might be that this buccal microwear classification tended to separate samples by climatic conditions but La Niche did not fit in the expected position. If Coupe-Gorge individuals were analyzed separately, specimen MM-4 grouped with Pontnewydd, Mauer and Kabwe (from warm periods), and MM-2 remained with Arago and La Niche, as seen in the bivariate and the PCA analyses.

If the individuals from Sima de los Huesos were included, cluster analysis plots Sima de los Huesos with Arago as a side branch of the French sites (La Niche and Coupe Gorge). The similarity in microwear patterns from La Sima and Arago was already noticed by Pérez-Pérez et al (2003 *vs* El-Zaatari 2007) due to the high density of scratches of both sites (Pérez-Pérez *et al* 1999, 2003) even though this would contradict the association of microwear and climatic events. Moigne *et al* (2006) has

recently questioned, based on faunal remains, the cold climatic conditions attributed to Arago. If this was the case, climatic conditions in Sima de los Huesos and Arago might have not been as different as previously thought[112].

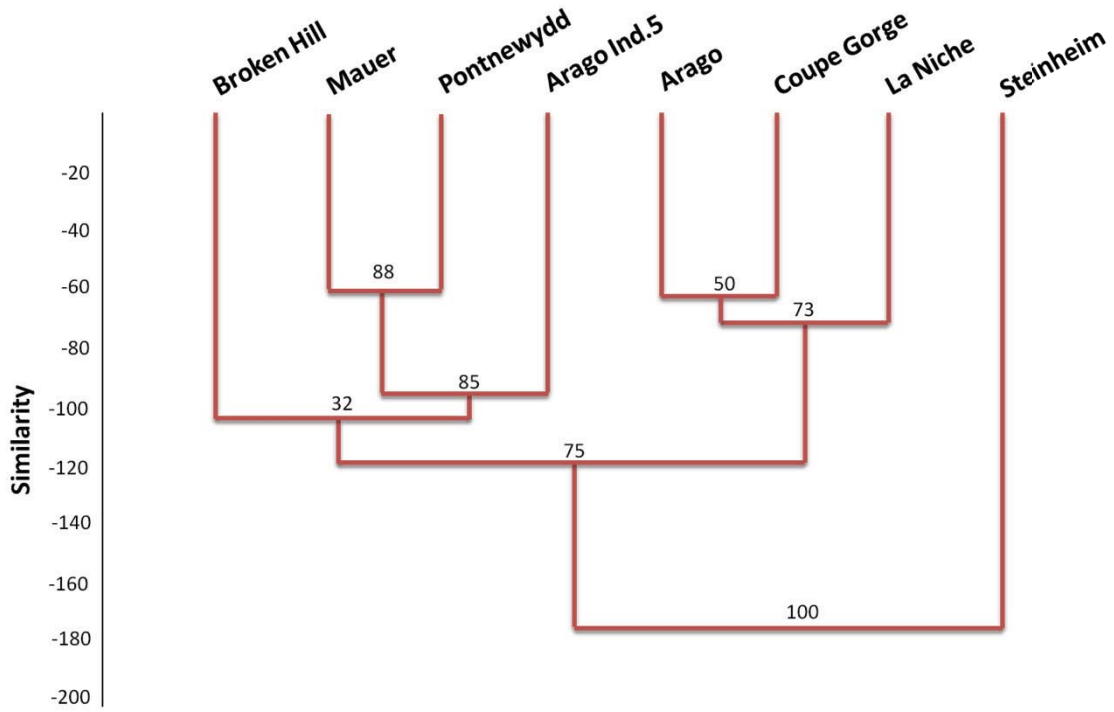


***Figure 114**. Cluster analysis Euclidean distance; numbers indicate % of trees showing that branch after 100 bootstrap permutations.*

Generally speaking, there is a chronological tendency towards the decrease in the length of the scratches from Early Middle Pleistocene (EMP) to the Saalian. This trend is kept in all orientations (except distomesial length XDM) as well as the total length. However, the Bonferroni *post-hoc* test indicates that it is only between the chronological extremes (between EMP N=6 and Saalian N=11) where differences are significant (XH P=0.028; XV P=0.048; XMD P=0.008 and XT P=0.017). Geographically, sample was divided into four main areas: Great Britain (Pontnewydd), Central Europe (Mauer and Steinheim) France (Arago, La Niche and Coupe-Gorge) and Africa (Broken Hill). Differences appear on length of the scratches between France and Great Britain (XT P=0.011 and XH P=0.001) and France and Africa (SMD P=0.042) which is consistent with the results shown in the bivariate and the PCA. Moreover, discriminant

[112] Actually, environmental conditions between 600 and 400 *Ka* were quite stable (García & Arsuaga 2011) but this result and interpretation will affect the association of microwear values and climatic variability.

analysis (*Figure 115*) shows significant differences between the groups (Wilk's Lambda P=0.029) being the first function (88.4% of the variation explained) mostly related to length of vertical (r= -0.101) and mesiodistal scratches (r= -0.100) and the second (8.3% of the variation explained) to total length (XT r=0.223) and density of horizontal (NH r=0.141) and vertical scratches (NV r=0.098). Although correct classification is 100%, after jackknife, it decreases to 36.8%, probably because 50% of the groups (Central Europe and Africa) are only represented by 2 individuals.

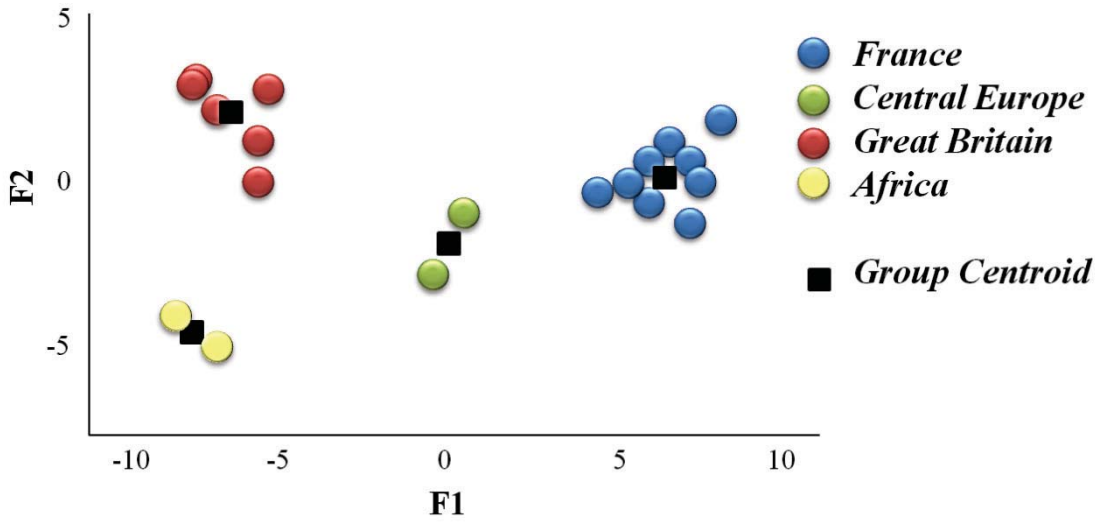


***Figure 115**. LDA of the Middle Pleistocene sample divided by geographical area.*

8.2.4. Climatic conditions and microwear patterns

If the Middle Pleistocene sample is grouped by climatic conditions (cold, warm), samples from interglacial periods (Gunz-Mindel and Mindel-Riss) showed fewer striation densities (NT=230.82) than those from glacial (Mindel and Riss) ones (NT=293.93), and warm periods' inhabitants had longer scratches (XT>130 *µm*, P=0.034). Only Steinheim (XT=116.39 *µm*) and Montmaurin-La Niche (XT=121.57 *µm*) showed shorter scratches than expected given its climatic reconstructions and within cold climates, only Arago ind. 3 (XT=136.28 *µm*) and MM-4 (XT=162.03 *µm*) had longer scratches than expected. The two climatic groups also differed for XH (P=0.033), XV (P=0.005), and XMD (P=0.036).

A LDA (*Figure 116*) for this climatic factor (cold-warm) showed significant differences between groups (P=0.009), with the function derived having a positive correlation with XT (r=0.508) and negative with NT (r=–0.427). The probability of correct classification was 100% although

it decreased to 66.67% after cross-validation. Teeth from cold environments (N=7) showed higher density of striations than those from warmer ones (N=12). This higher density of striations during colder periods was already described by Pérez-Pérez *et al* (1999), suggesting that colder climatic conditions would be associated to more abrasive, likely vegetarian, diets. Two main objections can be made to this assumption. On the one hand, Sima de los Huesos (not included in the present analysis) showed a highly abrasive microwear pattern, despite it corresponds to a warm period and Arago climatic reconstruction is, at least, doubtful. On the other hand, the proportion of horizontal and vertical scratches show that cold inhabitants present a lower percentage of horizontal scratches (NH/NT=~0.23) than warm associated individuals (NH/NT=~0.27) although in both environments, the pattern resemble that of vegetarian populations (Hindu NH/NT=~0.27; mixed diets NH/NT=~0.17) but cold inhabitants show a less vegetarian diet than warm individuals.

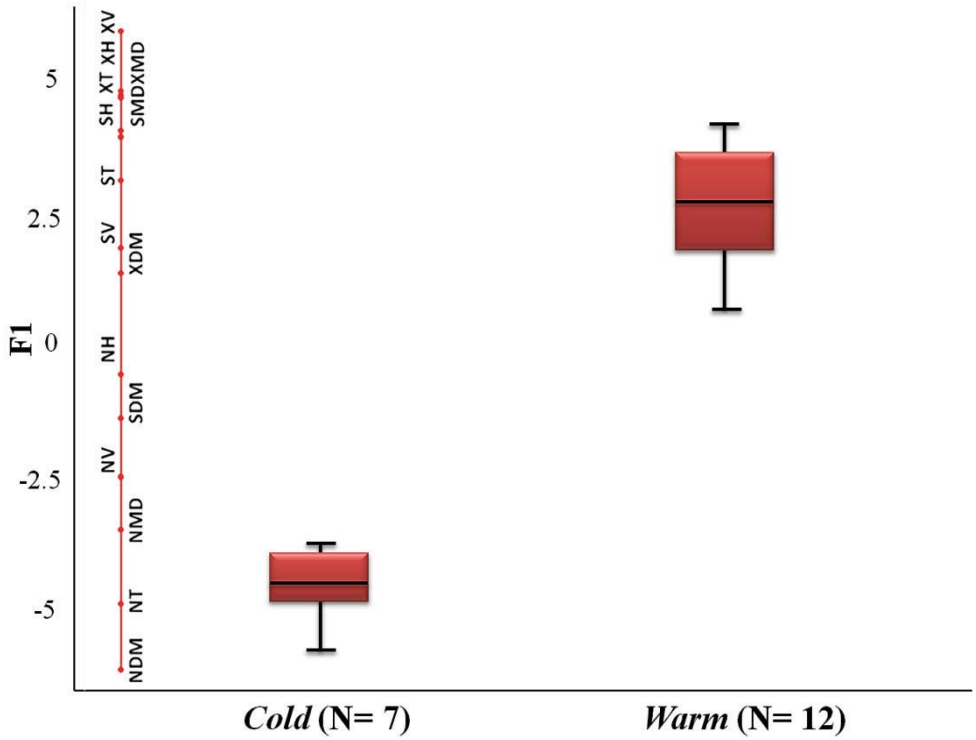


***Figure 116**. Discriminant analysis (one function) on climate (cold-warm) using all 15 microwear variables; the red line indicates weight (correlation) of each original variable on the discriminant function variable.*

If landscape reconstructions (refugee-forest, tundra, taiga) were used to test buccal microwear differences on this factor, no significant differences were found within a Linear Discriminant analysis (Wilks lambda test, P=0.974). Two discriminant functions were derived, the first

one explains 68.84% of total variance, being mainly correlated with NT (r=0.569), and the second explains 31.16% and is correlated with XT (r=0.659). Since the differences among groups were not significant, the percent of *post-hoc* correct classification varied from 94.74% (18/19 cases) to 5.26% after jacknife (1/19 cases). The plot of the two derived functions (*Figure 117*) showed that the sample from the refugee-forest group (BH-1, BH-2, Steinheim, Mauer, Montmaurin 1, Arago *ind.* 5) had the lowest striation densities, and that the taiga group (Pontnewydd, Arago *ind.* 8, Montmaurin 2 and 4) had intermediate density values and larger striations, having the tundra group (Arago 1, 3, 6 and 7) the highest striation densities. The dichotomy forest *vs* taiga-tundra, again represents differences between warm and cold environments already commented.

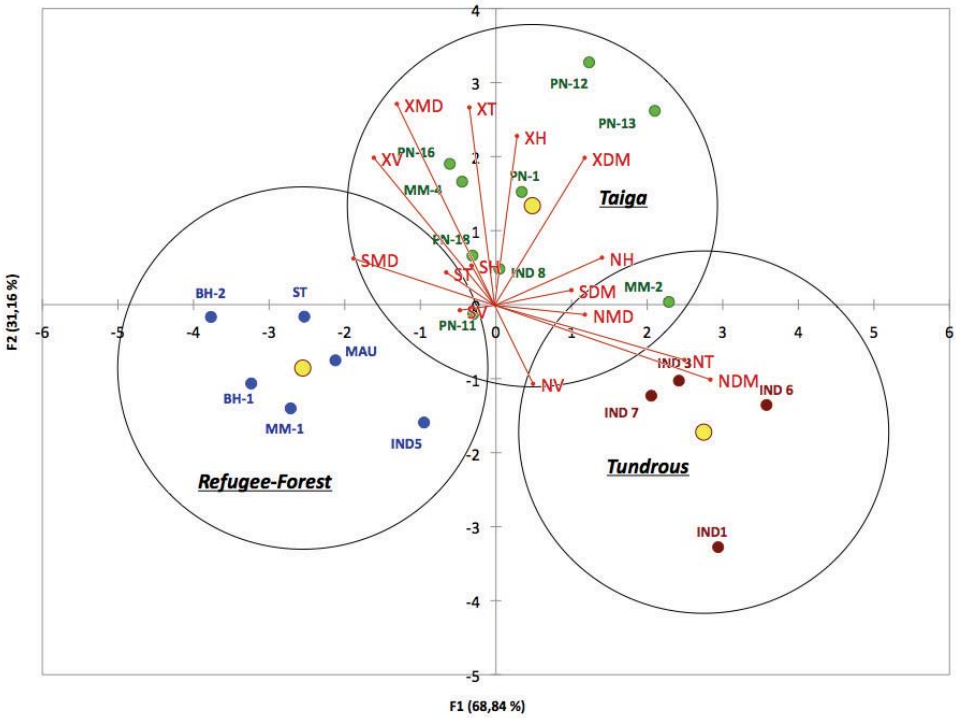


***Figure 117**. Discriminant analysis for landscape reconstructions; red lines indicate weight of each original variable in the configuration; 95% confidence ellipses under equal covariance matrixes were included.*

If both Arago and Sima de los Huesos are actually associated to warm periods, no association between cold/warm conditions and microwear patterns could be ascertained. However, the distinct microwear patterns observed in Figure 120, between warm (Mauer, Arago *ind. 5*, Steinheim, Montmaurin MM-1, Pontnewydd and Kabwe) and cold (Arago and Montmaurin MM-2 and 4) environments inhabitants, despite clear, still need to be explained. From the analyzed data we cannot infer which

factor (geography, chronology, climate or landscape) is mainly explaining the Middle Pleistocene variability as they are not independent (Fisher exact Test of indepence) and individual's association with climates is challenging.

9. MIDDLE PALEOLITHIC BUCCAL MICROWEAR

The human Middle Paleolithic fossil remains analyzed include 22 European sites: Subalyuk, Ochoz, Kulna, Engis, La Quina, Montgaudier, St Césaire, Le Moustier, Malarnaud, El Sidrón, Figueira Brava, Devil's Tower, Forbes Quarry, Zafarraya, Sima de las Palomas, Cova Foradá, Banyoles, Vindija, Archi, Grotta Breuil, Guattari and Saccopastore and three Near East sites: Dederiyeh, Skhûl and Tabun (*see chapter 5.3*).

9.1. Preservation

A total of 347 teeth, corresponding to 71 individuals, were analyzed. From the available collection, 235 (67.6%) were postcanine teeth corresponding to 57 individuals (80.3%) from 25 sites; 14 individuals were represented only by anterior teeth (Sidrón 13 and some Zafarraya and Sima de las Palomas teeth) but all 25 represented sites had postcanine teeth. From the 235 postcanine teeth, only 99 (42.1%) showed well-preserved enamel surfaces belonging to 31 individuals (54.4%)[113] from 21 sites (84.0%) reducing sample size when segmenting the group (*Table 35*) reaching sometimes sample sizes as small as N=1.

Climate	Landscape	OIS (date *Ka)*	Area	N
Cold	Steepe	3C (60-45)	CE	1
			CM	1
		4	NW	1
			CM	1
		3B (45-35)	NW	2
	Coniferous	4	CE	2
	Wooden	4	WM	1
	Dessert	4	EM	2
Mild	Coniferous	3B (45-35)	NW	4
			CM	6
		3A (35-27)	WM	1
		3C (60-45)	WM	1
		3C (60-45)	WM	4
	Wooden		EM	1
		3B (45-35)	WM	1
		5	EM	1
	Dessert	Eemien	EM	1

***Table 35**. Sample size segmented by climatic conditions, landscape, OIS and geographical area; N is the sample well-preserved for each group.*

[113] Some fossil specimens could not be considered in the microwear analysis: Engis 2, Forbes Quarry (GB-1), Zafarraya 20, 11 teeth from Sima de las Palomas, Archi, Grotte Breuil-3, Saccopastore 1 and 2, Dederiyeh 1 and 2, Skhûl 2, 6 and 7, and Tabun series I. In some cases the entire site was lost (Saccopastore, Dederiyeh, Archi, Engis and Forbes Quarry).

In general, specimens from the Mediterranean area had lower percents of preservation than those from central and northwestern European sites showing the best-preserved enamel surfaces central European sites and the poorest preservation, the Near East (*Figure 118*). There was no clear pattern of differential preservation with regard to chronology or distance to the sea. By type of site, it could be argued that open air sites were worst preserved (0%)[114], although these only include Archi and Saccopastore (N=2), although samples were too small to draw any reliable conclusions.

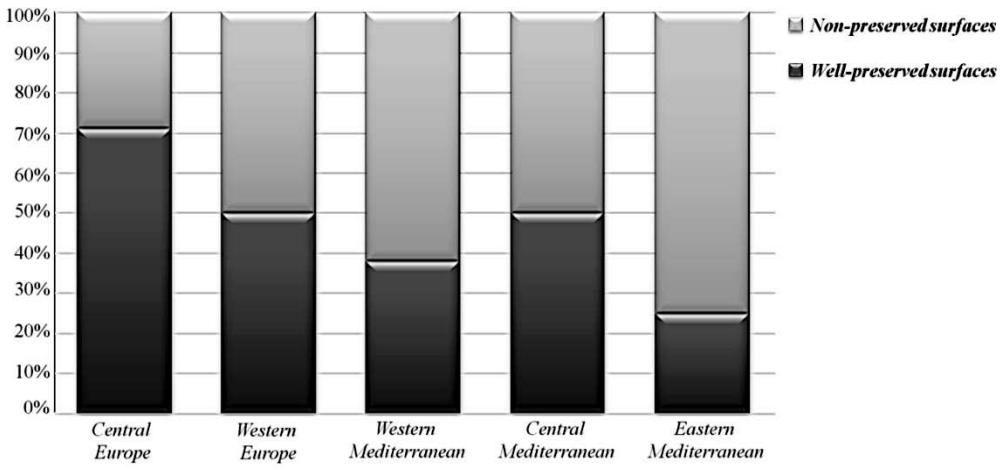


***Figure 118**. Percents of well-preserved enamel surfaces of the Middle Paleolithic sample by geographical area (Central Europe includes northwestern Engis individual with 6 postcanine teeth and none preserved (considering central European groups strictly –Czech Republic and Hungary-, preservation is 100%).*

French MP sites showed 44.2% of buccal enamel preservation. All teeth (100%) from Montgaudier 5 and Malarnaud were preserved but this is not related to geography because Malarnaud comes from Ariège and Montgaudier from Angoulême (the same area as La Quina and Saint Césaire that showed a lower percentage of well-preserved teeth -55.0% and 40.0% respectively-). Le Moustier, in the Dordogne area, showed the lowest percent of preservation (30%).

The Czech and Hungarian individuals showed an extraordinary high percent of well-preserved enamel surfaces (100%), as did the Neandertals from Vindija[115].

[114] However, this percentage of preservation (0%) is also found in some caves and rock-shelters which, together with the small sample size of the open-air sites make this conclusion not determinant.
[115] Nevertheless, Engis, from the Northwestern area, was not analyzed due to uneruption (*Figure 119a*) but not *post-mortem* damage.

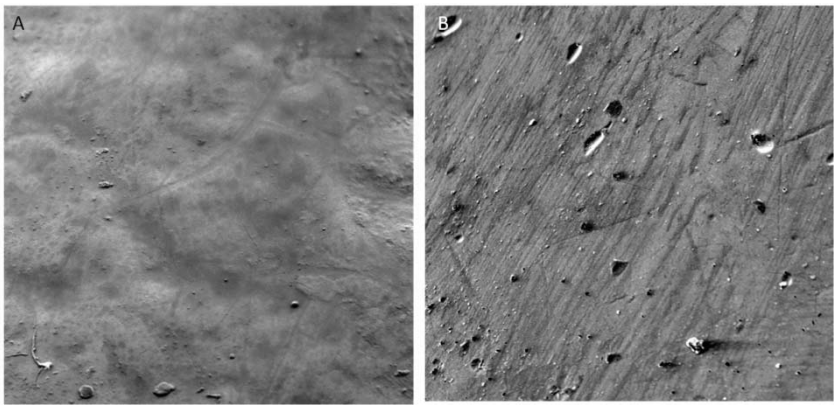


***Figure 119**. Non-preserved enamel surfaces of teeth from A) Engis Lm_2 and B) Tabun 1 (LM^1).*

In Iberia, the best preservations occurred at Cova Foradá (100%) and Figueira Brava (100%), though both are represented by a single tooth, followed by El Sidrón (73.3%)[116], Devil's Tower and Banyoles (66.6%), Zafarraya (50.0%) and Sima de las Palomas (28.12%). The specimen from Forbe's Quarry did not show any preserved teeth, partly due to heavy occlusal wear that forced to mould only premolars and LM^3, showing clear evidences of erosion and, under higher magnification, also signs of *ante-mortem* abrasion.

Teeth from Italian sites were poorly preserved. Archi, Grotte Breuil 3, and Saccopastore did not have any well-preserved tooth. At Saccopastore this was due to erosion, while at Archi, teeth were unerupted. On the other hand, Guattari 2 (although it is only one teeth) and Grotte Breuil 2 showed 100% preservation and Guattari 3, 83.33%.

Near Eastern teeth (Dederiyeh, Skhûl and Tabun) were also poorly preserved (*Figure 119b*). Dederiyeh 1and 2 did not have any well-preserved enamel surface. Skhûl is poorly preserved: only Skhûl 5 individual, from the 4 analyzed in this site, had well-preserved surfaces (25.0%); if the number of available teeth was considered instead of the individuals represented (32 from the 4 individuals), only 2 teeth showed well-preserved surfaces (6.25%).

9.2. Results

All analyzed variables followed Normal distributions (both for Kolmornof-Smirnov and Shapiro-Wilk tests: P=>0.05) and therefore parametric tests were applied.

[116] Although individuals from El Sidrón might represent a secondary deposition, related to the collapse of the cave, their microwear features are well preserved.

9.2.1. Age-related variability

Only Devil's Tower neandertal remain includes decidual teeth with well preserved microwear signatures. The individual, thought to be around 5 years old (Tillier 1982; Skinner 1996) presents the series Lm_1-M_1 and Rm^1-M^1; however, no permanent molar presented well-preserved surfaces so, the individual is represented only by deciduous teeth. Values of each tooth type are very similar among them (*Figure 120*) showing m1 teeth slightly more and longer scratches than m2 which could be related to functional tooth age.

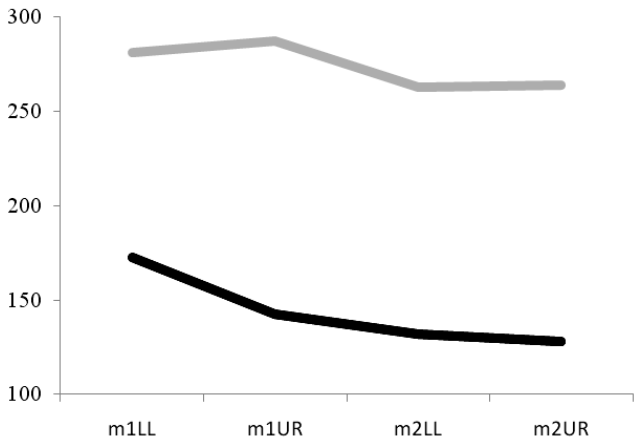


***Figure 120**. Density (NT; in grey) and Length (XT; in black) microwear values on Devil's Tower infant on each analyzed tooth.*

Compared to the permanent teeth, deciduals show higher density (NDM P=0.037) and longer scratches than adults (*Table 36*).

	N	NH	NV	NMD	NDM	NT
Decidual	4	62.75	74.50	47.00	89.50	273.75
Permanent	95	50.51	65.33	60.88	48.72	225.43

	N	XH	SH	XV	SV	XMD	SMD	XDM	SDM	XT	ST
Decidual	4	145.33	81.65	150.83	108.94	131.90	75.85	135.51	98.64	143.84	103.23
Permanent	95	136.81	92.67	139.27	99.26	119.48	84.87	118.82	80.40	129.84	95.22

***Table 36**. Mean values of decidual teeth (Devil's Tower including m1 and m2) and permanent teeth (N=95).*

The fact that deciduous teeth showed higher densities of scratches was already highlighted by Pérez-Pérez *et al* (1994) and observed in the limited infant sample of *H. heidelbergensis* (*see chapter 8.2.1*). Those teeth will therefore, not be used in the analysis as they could be distorting the overall pattern. Other infants were also available for the analyses but

did not present well preserved surfaces: Dederiyeh D1, 2 yo[117] (Dodo et al 2003) and D2, 2 yo (Akazawa 2003); Archi, 3 yo (Mallegni & Trinkaus 1997); Sima de las Palomas SP26, SP36, SP40, SP45 and SP 80 (Walker *et al* 2008); Zafarraya Z20; and Engis, 3.5 yo (Stringer *et al* 1990)[118].

Young individuals with permanent teeth between 12-15 years old include: Grotte Breuil GB3, 13-14 yo (Manzi & Passarello 1995); Malarnaud, 12-14 yo (Tillier *et al* 1998); Le Moustier, 13-15 yo (Frayer *et al* 2006; Ullrich 2005) and Montgaudier, 12-14 yo (Duport & Vandermeersh 1976). However, in those cases, the individuals fit well within the adult pattern and there is no reasons for excluding them as no significant differences are found between "young" and "adults" on any variable.

9.2.2. Sex-related variability

One-way ANOVA comparisons by sex showed no significant differences within the sample, although males (N=8) had slightly more and shorter scratches than females (N=12). This result is similar to the differences found for Sima de los Huesos (Pérez-Pérez *et al* 1999), although in the Neandertal sample the differences were not significant. NT and XT showed a great overlap (*Figure 121*) even when segmenting the sample by isotopic periods. It can only be said that within the Near East, Skhûl represents a male and Tabun 1 a female and they are close to each other showing the lowest densities although Skhûl, longer scratches; however sample is reduced to N=1 in each case and no assumption can be made (*Table 37*).

Differences between sexes (*Table 38*) show "mean" differences on density and "low" on length of scratches being males who present higher densities and females longer scratches. This pattern is observed in Maoris, Aleutians and Ona populations; however, in none of those cases the degree of differences is similar to that of MP group. Differences found, will fit better with those of Hindus and Bushmen.

[117] "yo" will be use as an abreviation of "years old" when this is constantly repetead in the text to avoid its continuous use.

[118] Tabun series II and III should be considered cautiously (McCown & Keith 1939; Jelinek *et al* 1973): TB-II second permanent molar has opened root apex, so it might represent a young individual (at least 11 years old), and TB-III, has been described as either deciduous or permanent (Schwartz & Tattersall 2003: 388), with a high occlusal wear. However, both individuals showed a microwear pattern that fits well within the sample, so they were included in the analysis despite this possibility.

	SEX	N	NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD	XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT	ST
MP	*MALE*	10	52.5	118.92	89.4	62.75	123.57	90.73	61.5	106.37	76.17	59	104.23	75.88	257	122.86	90.41
	FEMALE	8	33.25	133.04	92.37	43.75	138.44	94.98	64.5	116.63	93.03	42	114.29	88.22	190.5	126.21	100.53
OIS5	*MALE*	1	17.5	97.61	48.34	58.5	181.12	128.97	22	104.74	64.13	26	95.52	50.9	124	138.69	105.49
	FEMALE	2	26.75	127.99	86.72	43.75	138.98	106.54	45.25	112.25	76.23	39.5	104.9	84.19	164	120.56	89.55
OIS4	*MALE*	3	51	109.26	65.64	74	117.54	85.5	61	107.99	92.45	50	103.21	70.27	284	109.49	86.45
	FEMALE	3	37	143.83	98.32	50	150.41	109.36	51	117.95	96.6	51	129.87	95.22	189	136.39	105.91
OIS3	*MALE*	6	58.75	137.48	100.49	58	141.75	98.5	66	109.71	69.16	76.25	117.47	81.65	257	131.1	93.82
	FEMALE	3	69	119.18	88.01	40	126.47	69.4	87	110.76	93.71	33	115.1	81.22	229	116.39	95.14
NEAWARM	*MALE*	5	75.5	110.79	99.22	67	114.83	83.76	89.5	93.33	58.68	69	103.21	67.1	300	100.61	84.49
	FEMALE	5	29.5	119.18	88.01	41	126.47	80.6	72	110.76	92.34	33	113.47	81.22	192	116.39	95.14
NEACOLD	*MALE*	4	48	129.94	89.4	62.5	135.78	99.37	56	118.14	87.55	55.5	117.14	88.49	238.25	124.83	98.76
	FEMALE	3	37	143.83	98.32	50	150.41	109.36	51	117.95	96.6	51	129.87	95.22	189	136.39	105.91

POPULATION	DIFF DENSITY MEDIAN	DIFF LENGHT MEDIAN	VALUE DIFF. DENSITY	VALUE DIFF. LENGTH	MORE ABRASSIVE	LONGER SCRATCHES
MP	66.5	-3.35	MEDIUM	LOW	MALE	FEMALE
OIS5	-40	18.13	MEDIUM	HIGH	FEMALE	MALE
OIS4	95	-26.89	HIGH	HIGH	MALE	FEMALE
OIS3	28	14.71	LOW	MEDIUM	MALE	MALE
NEAWARM	108	-15.78	HIGH	MEDIUM	MALE	FEMALE
NEACOLD	49.25	-11.55	MEDIUM	MEDIUM	MALE	FEMALE

Tables 37 (previous page) and 38. *Table 37 show mean microwear values within Middle Paleolithic (MP) between males and females and values when population is segmented by OIS and climate. Table 38 show differences between males and females for each population (including groups segmented. Differences derived from males minus females values on density and length of scratches in absolute terms. Negative values indicate females present higher densities or longer scratches. Third and Fourths columns indicate qualitative assessment of the difference (for methodological details see chapter 7.2.2.*

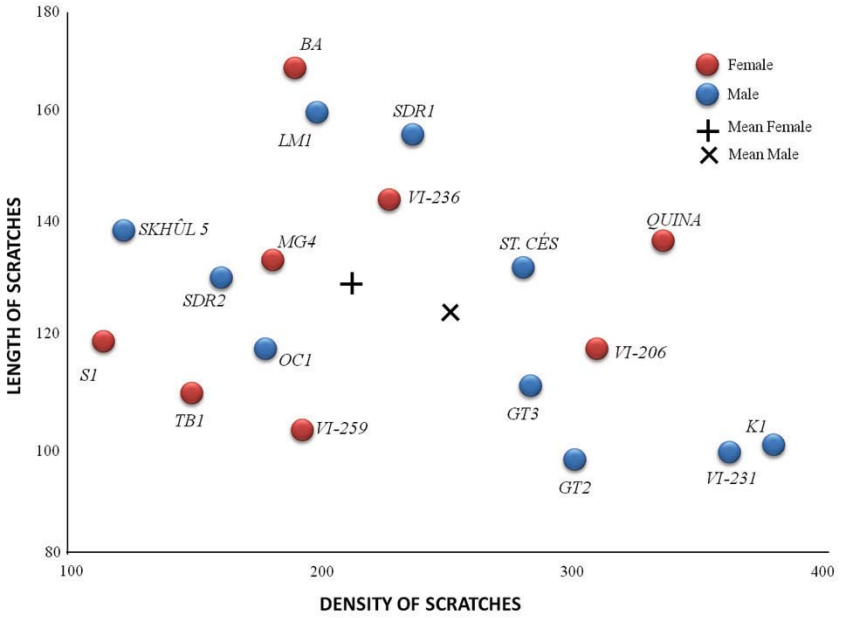


***Figure 121**. Bivariate analysis of density and length of scratches (NT vs. XT) between sexes in the Middle Paleolithic.*

The division of MP into cold and warm periods shows that it is on warmer environments when highest differences occur, being closer to Ona HG whereas cold inhabitants show lower differences. By OIS, highest differences on both variables occur on OIS 4 while lowest on OIS 3. Interestingly there is a change in the patter between OIS 5 and more recent individuals as females (N=2) show higher densities and males (N=1) longest scratches.

9.2.3. Intra-population variability of adult individuals

No significant correlation was found between density and length of scratches (P=0.288). The plot of those two variables show a highly heterogeneous distribution (*Figure 122*), which is maintained when performing a PCA and plotting the index NH/NT and NV/NT. The first two functions of the PCA explained 67.3% of the variation and are mainly explained by length and standar deviation of the length (PC1 XT r=0.96; ST r=0.93) and density of scratches (PC2 NT r=0.98). As the configuration and main variables involved do not substantially change the configuration, only bivariate analysis will be shown.

However, even the heterogeneous distribution of the individuals is clear and there is no factor which can successfully explain the distribution,

when segmenting the sample geographically, some trends appear (*Figures 123* and *124*).

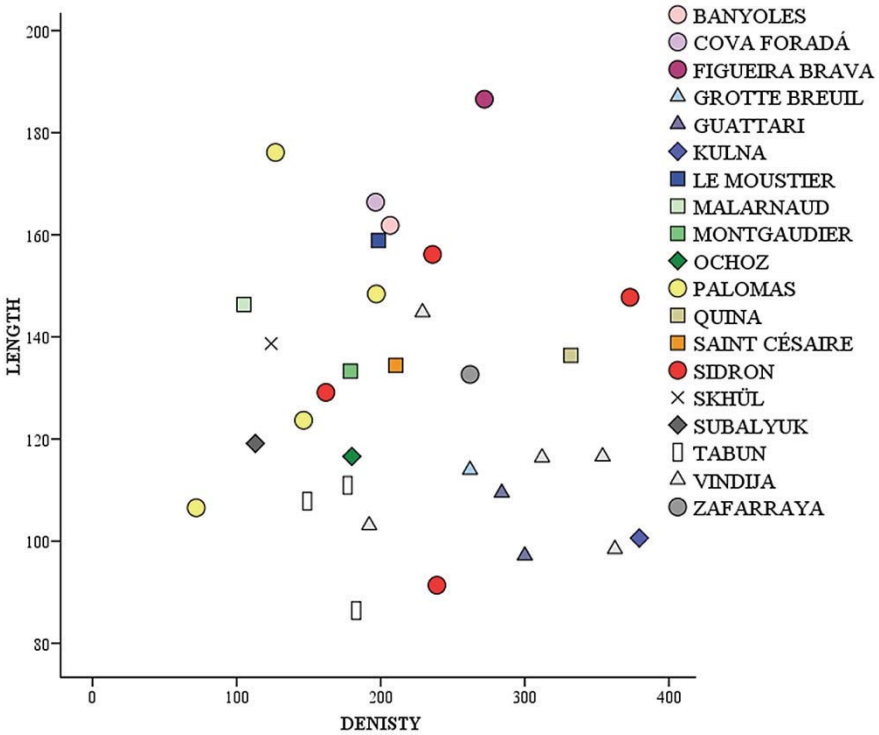


Figure 122. *Bivariate plot of striation densities (axis x) and lengths (axis y).*

Spanish materials show a great variability in both microwear values. SDR-12 showed the shortest striations and SP-59 the longest; SDR-15 the highest density and SP-29 the smallest (*Figure 123*). Most of this variability could be attributed to intra-site variation (Sima de las Palomas and El Sidrón). Banyoles and Cova Foradá had similar patterns, which could be indicative, of a homogeneous landscape on the area along the Würm glaciation (González-Sampériz *et al* 2010). Zafarraya, as already noticed, showed mean values falling well within the Spanish neandertal's microwear pattern range of variation.

A closer look at El Sidrón site shows two groups within the site with SDR-1 and SDR-2 clearly different from SDR-15 and SDR-12. These isolated teeth from El Sidrón present the highest density of scratches as well as subvertical grooves (SG) on the inter-proximal wear facets, which have sometimes been related to highly abrasive diets (*see Annex 3; chapter 16*); however, SDR-5a LM_1 and SDR-7f LM_3 also had subvertical grooves, indicating that the presence/absence of SG is not explaining the intra-site variation. The deposits from where these samples were unearthed are

thought to be the result of a secondary depositional moment, which might have disturbed the layers. However, they are thought to represent a homogeneous population with the deposition occurring in only one moment and all teeth with traces related to postdepositional damage were discarded prior to the analysis. Although SDR-1 and SDR-2 are described as adult males, sexes of SDR-12 and SDR-15 are unknown, (SDR-12 might be a young individual, but not an infant). If SDR-12 and SDR-15 were females, sexual differences in microwear patterns would be greater than previously thought (Pérez-Pérez *et al* 1999).

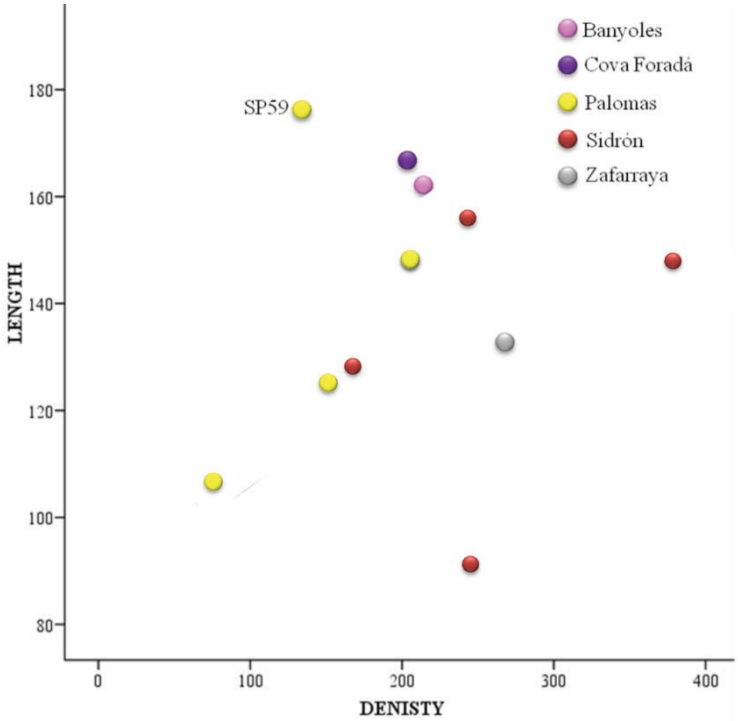


***Figure 123**. Bivariate plot of striation densities (x axis) and lengths (y axis) in the Spanish materials.*

The dispersion of the microwear pattern on Sima de las Palomas was mostly due to differences in scratch lengths, with SP-59[119], the most recent specimen (~40 *Ka*), showing the longest striations, similar to Cova Foradá and Figueira Brava (~38 Ka) –not in *Figure 123*–, suggesting that chronologically younger individuals might show longer scratches than older ones. Banyoles present a pattern close to Cova Foradá, SDR2, SP59 and SP75. The lack of more OIS 4 individuals greatly difficult comparisons but generally speaking, BA presents longer scratches (XT=161.84 *µm*) than mean Spanish neandertals (mean XT=137.82 *µm*) being closer to Figueira Brava length of scratches (XT=186.56 *µm*) which might be indicative of fish/marine resources consumption (Puech & Puech 1993: 105-115). If this

[119] See chapter 6.5.3.a for the possible pathological explanation of the SP59 microwear pattern.

was the case, it would imply a generally homogeneous pattern more or less independent of the chronology (Patou-Mathis 2000; Steele 2004). Concerning the index values, the most distinct individual is FB with a high proportion of horizontal scratches, which suggest an important amount of vegetables in its diet. The opposite pattern is found on SDR-012, presenting a great amount of vertical scratches (0.10 higher than the highest individual in the rest of the sample). Its position might be related to the fact that SDR-012, although lacking age-at-death is presumably young (*see chapter 5.3.2.f*) which might affect the pattern[120]. The most diverse group is SP showing two individuals a more vegetarian-like pattern (SP59 and SP75) and two a more mix-like (SP29) and carnivorous-like pattern (SP1). This pattern corresponds pretty well with the one observed in the bivariate plot and points toward a shift in the diet within OIS 3 from a low density-carnivorous-like pattern at the beginning of the period to a more vegetarian dependent-long scratches at the end.

The rest of the Neandertal specimens (excluding Spain) showed more geographically homogeneous microwear patterns (*Figure 124*).

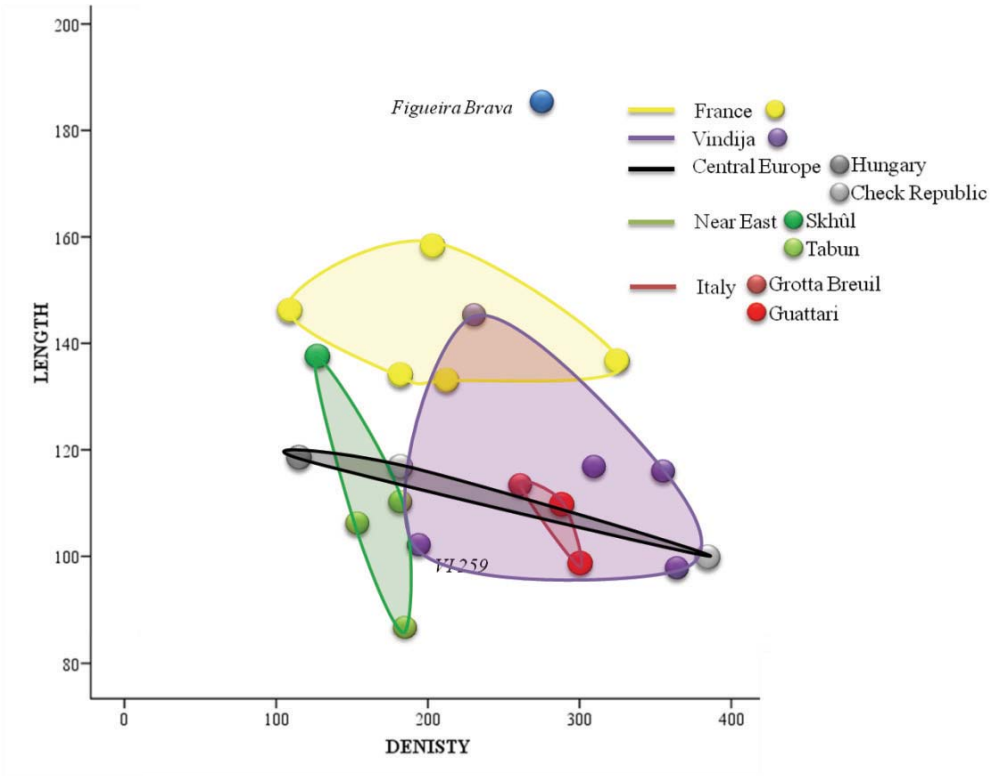


***Figure 124**. Bivariate plot of scratch densities (x axis) and lengths (y axis) in the analyzed Middle Paleolithic specimens (Spanish remains excluded).*

[120] This individual, although young is not an infant and therefore, the age-related explanation is not completely successful.

French specimens showed the highest striation lengths and a great variation in density (*Figure 124*). Only one individual represented each French site including remains as old as Montgaudier and as young as Saint Césaire. Most specimens came from the southwestern areas of Dordogne and Angouleme, except for Malarnaud, which came from Ariège. Malarnaud microwear pattern appeared close to that of Skhûl, with a low scratch density that could be affected by climatic conditions. Malarnaud was described as open forest (associated fauna: Griggo 1991; Heim & Gramat 1995), halfway between coniferous forests and Mediterranean woodlands with extended grasslands and no cold-adapted faunal remains were reported. This configuration is again, similar to that obtained by Lalueza *et al* (1996), in which Malarnaud had microwear values similar to those of Skhûl, Qafzeh and Amud. Moreover, Malarnaud might also be chronologically closer to those individuals (Heim & Gramat 1995). La Quina 5 showed the highest striation density of the French sites which could be attributed to a differential subsistence strategy, recently highlighted by Delagnes & Rendu (2011). According to those researchers, La Quina technocomplex was related to seasonal, selective hunting strategies while the Levallois, laminar and MTA lithic traditions reflected non-selective hunting strategies[121]. This interpretation points to the non-linear/gradual evolution of subsistence strategies along the Middle Paleolithic, associated to a huge within populations' diversity. Long striations were also found in Le Moustier (chronologically distinct, though climatically similar to La Quina) while Montgaudier and Saint Césaire showed shorter striations. The position of those last individuals is similar to that shown on Lalueza *et al* (1996) in which they were plotted between the Near East and European samples. No climatic description was found for Montgaudier and at Saint Césaire data is contradictory. Some consider that the area acted as a refugee when climate deteriorate around OIS-3B early cold Phase, while others consider that the competition with AMH forced Neandertals to occupy periferic areas characterized by landscape deterioration. The similarities between Montgaudier and Saint Césaire could reflect common warm, or at least or mild, refugee environments (*for further details on Saint Césaire see chapter 11.3.5*).

The sample from central Europe was limited to three specimens (Subalyuk, Ochoz and Kulna) that showed a homogeneous pattern for the

[121] La Quina is the only well-described *Quina* Mousterian site in the sample and, therefore, no comparisons can be made. Some *Quina* retouches have been identified at Subalyuk although those individuals differ greatly on microwear densities, and somewhat on scratch lengths, to say that technological types were affecting resources processing and exploitation.

striation lengths but not for the density of scratches. Kulna had the highest NT value. This might be related to climatic conditions[122] or chronology: although Subalyuk and Ochoz association to OIS 4 might be under discussion (Subalyuk might actually belong to OIS 5; Jelinek 1969), Kulna would certainly be younger, at the beginning of OIS 3 (Rink *et al* 1996) (*for further details see Annex 4 chapter 17*).

Vindija showed the highest striation densities, especially Vi-206, Vi-299 and Vi-231 (Vi-226 overlapped with the rage of the French specimens, close to Montgaudier)[123]. Vi-259 was, however, closer to the Near East sample, including Tabun. This variability was not age-related and only if Vi-299 was a male, there could be a sex-related variability (*Figure 125*).

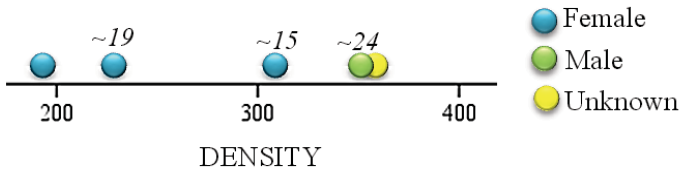


***Figure 125**. Sex-related variability of scratch density (NT) at Vindija; numbers indicate estimated age of individuals (see chapter 5.3.4.e).*

The microwear patterns of Vindija overlapped with that of the Italian specimens (*Figure 124*), from approximately the same geographical areas, both in the Mediterranean belt. The Italian sample was the most homogeneous, with high densities of short scratches in both the Guattari and Grotta Breuil specimens (*Figure 126*). However, climatic conditions were supposed to differ, being warmer at Guattari, characterized by a temperate environment (Kotsakis 1991; Montuire & Marcolini 2002). Guattari individuals' microwear signature is quite homogeneous on density and length of the scratches regardless the OIS and chronology of the individuals.

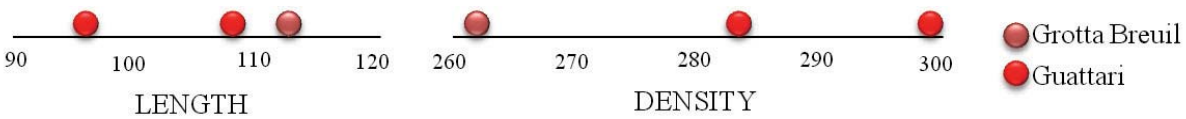


***Figure 126**. Striation lengths (left) and density (right) of specimens from Grotta Breuil and Guattari.*

[122] Despite climatic conditions at Subalyuk were cold; Hungary was not affected by environmental shifts as were northern areas (Malez *et al* 1984; Opravil 1988; Svoboda *et al* 1996: 22, 79, 88; Musil 2003: 173; Genty *et al* 2005; Miracle *et al* 2010).

[123] El-Zaatari *et al (*2011), has already described the Vindija heterogeneous dietary habits. For further details on those individuals see Annex 4; chapter 17.

Finally, the Near East Neandertals showed lower striation densities and shorter scratches than European continental sample (with the exception of Skhûl 5, which was closer to the French specimens). Skhûl was climatically related to a Mediterranean forest, while Tabun had a more arid environment (even more arid at Tabun C1; *see chapter 5.3.5.b*). The observed microwear variability of the Near East sample fits well with Lalueza *et al* (1996) results (*see chapter 9.2.5*)[124].

The geographic distribution of specimens performed to explain the intra-population variability is a significant factor. A one-way ANOVA test showed significant differences among groups for 7/15 (46.6%) of the microwear variables (XH, F=5.79, P=0.002; XMD, F=5.08, P=0.003; XDM, F=5.78, P=0.002; XT, F=4.91, P=0.004; SH, F=3.46, P=0.021; NMD, F=3.35, P=0.024; and NT, F=2.72, P=0.050). Most of the differences were related to the relatively few and short scratches of the Near East specimens compared to those from western and central Europe (*Figure 127*).

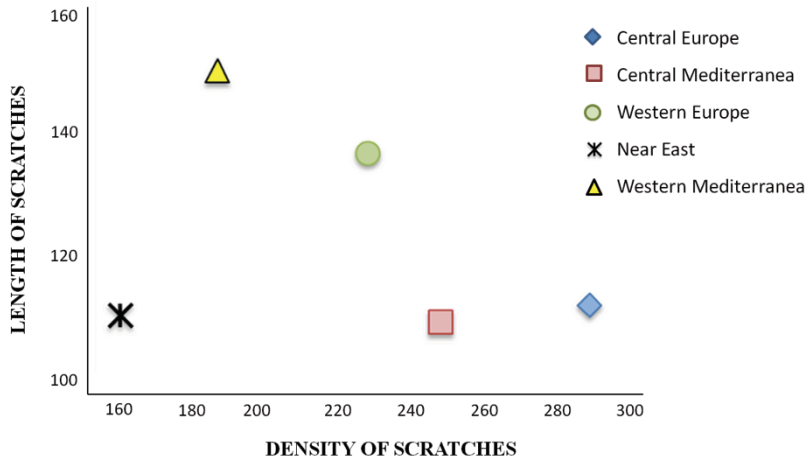


***Figure 127**. Average values of striation lengths (x axis) and densities (y axis) by geographic area.*

Within Europe, the highest densities were found in the central Europe and central Mediterranean areas, compared to other western areas. No differences in microwear patterns were observed between Mediterranean and Northern populations, but there was a clear separation between the Near East-central area and western areas. A LDA for the geography factor showed a distinct microwear pattern for the Near East specimens although the derived functions are not significant.

[124] Near East individuals showed a distinct microwear pattern compared to Europe, having Skhûl a microwear pattern closer to those from continental areas and with Tabun showing lower striation densities, which is in agreement with the results shown here.

Function DF1 (52.6%) was mainly correlated with XT (r=0.48), XH (r=0.47) and, negatively, with NT (r=–0.32); function DF2 (39.0%) was correlated with NDM (r=–0.29). Within continental Europe, the main geographic distinctions were longitudinal and not latitudinal. Specimens from central areas showed both high densities and short scratches, while western specimens had fewer (still short) scratches.

Index values show a quite homogeneous distribution of mean geographic NH/NT and NV/NT (*Table 39*) compared to the HG variability (*see chapter 7.2.3*). However, the plot derived show an important difference when compared with the abrassivity (density and length) distribution. In this case, the main difference between groups occurs latitudinal showing Mediterranean groups (central and western Mediterranea) higher NH/NT values which brings them closer to the vegetarian diets. Index values of northern populations is not, however, among the most carnivorous groups neither, but between Australians and Bushmen. The population resembling more the "carnivorous" HG is the Near East, which however is far from being at the top of the NV/NT variation and is plotted between Australians and Maoris.

	NH/NT	NV/NT
CENTRAL EU	0.18	0.29
CENTRAL MEDITERR	0.23	0.24
WESTERN EU	0.20	0.32
WESTERN MEDITERR	0.22	0.22
NEAR EAST	0.20	0.37

***Table 39**. Mean values of the index NH/NT and NV/NT on each geographical area.*

No significant differences among OIS periods were observed, suggesting the absence of a chronological trend. However, some transitions are highlighted between the mean values of the OIS stages (*Table 40*; *Figure 128*). Older (chronologically) OIS show less scratches than OIS 3, specially OIS 5 (both including and excluding Skhûl) and within OIS 3, there is a tendency to show longer scratches the more recent the individuals are (OIS 3C N=6; OIS 3B N=13; OIS 3A N=1), which is consistent with the pattern shown in Sima de las Palomas sequence. This distinction is significant on the distomesial length (XDM, F=2.60 P=0.042) as well as the total length (XT, F= 2.83, P=0.031). However, sample size at OIS 3A is

limited to Figueira Brava[125], which already showed the longest scratches of the population.

	N	NT	XT	ST	NH/NT	NV/NT
MIS 3A (35-27 *Ka*)	1	272	186.56	147.98	0.379	0.221
OIS 3B (45-35 *Ka*)	13	250.58	129.78	97.24	0.212	0.295
OIS 3C (60-45 *Ka*)	6	226.17	118.19	88.26	0.212	0.200
4 Cold Phase	4	218	112.59	82.71	0.210	0.334
4 Transitional Phase	4	177.13	134.2	92.56	0.217	0.270
Skhûl	1	124	138.69	105.49	0.141	0.472
Eemien	2	164	120.56	89.55	0.163	0.267

***Table 40**. Mean values of summary microwear variables (NT, XT, ST) and index variables of horizontal and vertical scratches. Chronology of OIS 3 substages in brakes.*

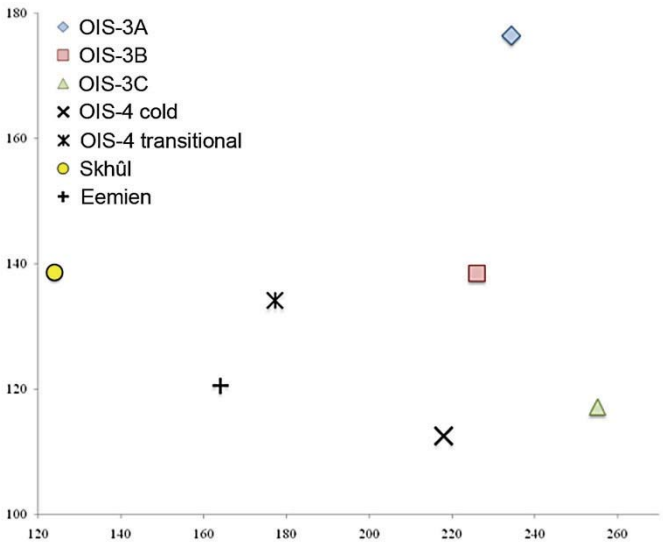


***Figure 128**. Average values of scratch density (x axis) and length (y axis) by OIS periods.*

Index values are consistent with previous results suggesting a shift towards a most vegetarian-like diet on more recent individuals (*Table 40*) However, main shifts observed are linked to the Skhûl and Figueira Brava values which are unrepresentative and not free of adscription debates. The shift of the periods excluding those two individuals is mainly related to a more vegetarian-like diet from Eemien (N=2 including Tabun) onwards[126].

[125] The limit of the OIS 3A is 35 *Ka*. If FB is considered older (~38 *Ka*), the pattern of change between OIS 3B and OIS 3C will be even more evident and this trend will not be affected. Moreover, the chronological distribution will be kept within each substage. See chapter 5.3.3.a for references on Figueira Brava dates.

[126] however, the inclusion of FB within OIS 3B, will strength this tendency although the diet would have remained quite stable along OIS 4 to OIS 3C (~70-45 *Ka*) being close to mixed diet HG.

A Discriminant analysis showed no significant differences (Wilk's Lambda P=0.853) between OIS groups (DF-1 87.4% of the total variation XDM r=0.344 SH r=0.323 XT r=0.211; DF-2 12.6% of the total variation NT r=0.41 NV r=0.357 NH r=0.353) nor with OIS substages (Wilk's Lambda P=0.564; DF-1, 69.7% of total variation, NDM r=0.145 NMD r=0.225; DF-2 18.8% of the total variation, NV r=0.336 NT r=0.189). In both analyses, Skhûl (ungrouped) appears classified with OIS 5 individuals (78-83%) despite belonging to a not Eemien OIS 5 period[127] and Figueira Brava (ungrouped) appears within OIS 3 (OIS 3B) with 100% probability in both cases.

9.2.4. Climatic conditions and microwear patterns

The non-significant association between microwear features and OIS climatic periods was maintained when overall environmental climate (cold-warm) was considered. However, samples from warmer habitats showed higher levels of microwear variability than those from cold environments, which tended to show more and shorter scratches, despite great overlap existed between confidence intervals. Landscape reconstruction did not show a much clearer view. Although one-way ANOVA test showed significant differences on XMD (F=3.22, P=0.039) and NT (F=4.34, P=0.013) between habitats, the differences were mainly due to longer scratches on samples from wooden/forest (N=7 mean=133.52) environments compared to dessert inhabitants (N=3 mean=92.31) and higher densities of scratches on steppe (N= 6 mean=284.08) environments than on wooden/forest (N=7 mean=162.14) and dessert areas (N=3 mean=169.79). This result is similar to that obtained by Pérez-Pérez *et al* (2003) El-Zaatari *et al* (2011) and Fiorenza *et al* (2011a).

A LDA by landscape showed no significant differences in microwear patterns, but a clear trend separating steppes, coniferous forests and wooden forests (excluding Tabun) could be observed (*Figure 129*)[128]. Function DF1 (78.3%) was correlated with NT (r=–0.46), NH (r=–0.32) and XT (r=0.19), and DF2 (21.7%) was correlated with NV (r=0.29).

The analysis of both variables (climate and environment) at the same time greatly limited the sample sizes; differences among groups were related to higher densities (NT F=3.62; P=0.012) in cold-steppe inhabitants

[127] See chapter 5.3.5.b for details concerning chronological and landscape association problems of the Near East individuals.
[128] A similar result was obtained on the Middle Pleistocene (*see chapter 8.2.4*).

(N=6) than in mild-coniferous landscapes individuals (N=11)[129]. Index analysis, shows a similar distribution to that obtained with NT and XT plot and the distribution shown in the LDA with the steppe inhabitants showing the highest densities of scratches and the higher horizontal scratches proportion which plots the individuals close to the mainly vegetarian HG. Coniferous forests individuals present mean values between steppe and forests, appearing close to mixed diets HG, which is consistent with the distribution found in the *H. heidelbergensis* environmental analysis (*see chapter 8.2.4*).

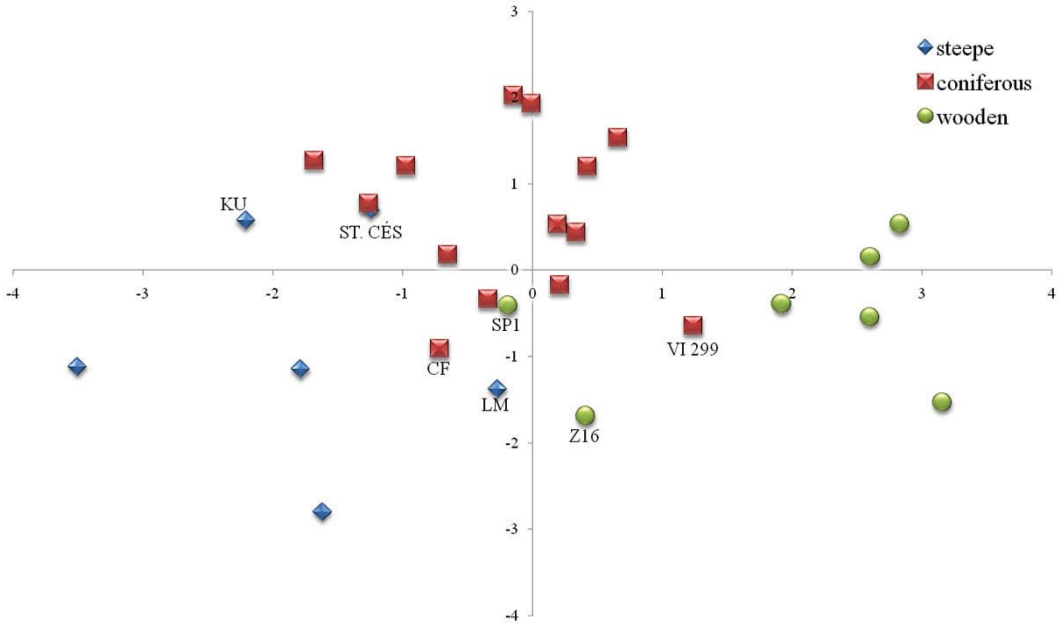


***Figure 129**. Linear Discriminant Analysis by landscape.*

The samples available were insufficient to compare microwear with isotope results (Bocherens 2009a); only values for St. Césaire were available for such comparison, since the Vindija specimens analyzed here were not the same as those for which isotopic values were obtained (Richards *et al* 2001). However, the microwear scenario shown here for the Neandertals suggested that dietary habits were affected by geographic and climatic (perhaps also technological) being far from stable (Bocherens *et al* 2005; Bocherens 2009a). The microwear heterogeneity observed can be explained when small more or less homogeneous groups are considered, specially geographic areas showing an eco-geographic variation of Neanderthals' diets, as has been previously suggested (El-Zaatari 2007; Fiorenza *et al* 2011a).

[129] The mild-coniferous sample included Vindija, Grotte Breuil, Cova Foradá, Figueira Brava and El Sidrón. Actually, all these individuals (CF is unknown) belong to various OIS 3 substages and are located in the southernmost range of Europe.

9.2.5. Variability in the Near East

The sample available from the Near East is very small and only two sites (4 individuals) were successfully analyzed[130]. However, the area is important enough and microwear results from previous analyses show a sufficiently different microwear pattern from that of the continental European groups to include a specific chapter on those cases. The main objective, once established the distinction with European individuals, is to contribute to the knowledge of the possible scenario in the Near East and the interactions among the populations.

If migrations related to climate were responsible to the alternation of human populations (Neandertals and Modern Humans) in the area (Tchernov 1998: 77-90), or if niche partitioning occurred, differences related to prey composition should be found. However, the kind of preys is similar in all the archaeological sites (Bar-Yosef *et al* 1992; Bar-Yosef & Vandermeersch 1993; Bar-Yosef 1995, 2000, 2004; Speth & Tchernov 1998, 2001, 2003; Shea 2001, 2003a,b; Kaufman 2002a,b; Adler *et al* 2006). The absence of differences on the Middle Paleolithic populations in the Near East was confirmed by Sr/Ca analyses (Schoninger 1982) and oclusal topography (El-Zaatari 2007). However, buccal microwear (Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 2003) and macrowear (Fiorenza *et al* 2011a) analyses showed a distinction between modern humans and neandertals which cannot be attributed to technological variation as both populations show similar technotypes.

Within the analyzed sample, Near East individuals differ in buccal microwear variables from European[131] individuals in 33.33% of the variables (XH F=4.963 P=0.034; SH F=8.241 P=0.007; NMD F=4.989 P=0.033; SMD F=8.265 P=0.007 and XDM F=6.536 P=0.016; *Figure 122 and 127)*. Their abrassivity (NT-XT), LDA distribution and the index values (NH/NT-NV/NT) confirm Lalueza *et al* (1996) results; showing Near eastern individuals less scratches and low NH/NT and higher NV/NT proportion. However, the results presented here differ from Lalueza *et al* (1996) and Pérez-Pérez *et al* (2003) in the internal position of the individuals (*Figure 130*). Skhûl 5 shows the lowest density (NT=124) and larger scratches

[130] Apart from the small simple size, the problems with regard to the different chronologies, environments and climates associated should be taken into account.

[131] Analyses described consider only European Neandertals. If European AMH are included, the distinction of the Near East is maintained showing the Near East populations lower densities and shorter scratches than continental groups. North-west (N=17) NT=235.05, XT=145.18; Central-Europe (N=23) NT=267.28, XT=117.4; Western Mediterranea (N=7) NT=246.71, XT=147.77; Central Mediterranea (N=14) NT=264.53, XT=126.46 and Near East (N=4) NT=158.25, XT=110.97.

(XT=136.69) while minimum density and maximum length is found on Tabun s.III (NT=183; XT=86.42). Index values (*Table 41*) also show that Skhûl 5 presents the higher proportion of vertical scratches and lower of horizontal's index.

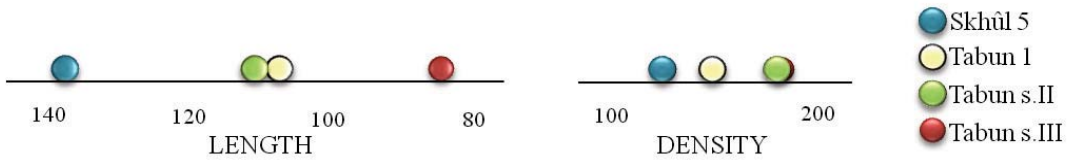


***Figure 130**. Length (XT, left) and density (NT, right) of scratches on the Near East sample.*

If the presence of Tabun C1 in the Near East was related to faunal migrations due to climatic pressure, a continuous microwear pattern should be expected between European OIS 5 (N=1) or 6 (MM4; *see chapter 8*) and Tabun while Skhûl should resemble more African populations (Kabwe) than Tabun or European neandertals. The analysis of those individuals although insignificant due to sample size, shows that the expected association if migration occurred is not found (*Table 41; Figure 141*). Skhûl 5 values on horizontal and vertical scratches' density are very similar to those of MM4 (OIS 6) while TB1 and mean values of Tabun site show more similar values to European neandertals. The only variable for which Skhûl is closer to Kabwe is length of the scratches, but this similarity is also shared with Montgaudier (European OIS 5) and therefore it is uninformative (*Table 39*).

	N	NT	XT	ST	NH/NT	NV/NT	NH/NV
Montmaurin 4	1	220.50	162.03	119.82	0.10	0.51	0.19
Kabwe 1	1	186.00	134.68	118.13	0.28	0.23	1.21
Montgaudier	1	179.00	133.29	108.54	0.13	0.23	0.59
Neandertals	30	229.78	128.84	94.97	0.22	0.27	0.80
Tabun 1	1	149	107.82	70.56	0.20	0.31	0.63
Tabun s.II	1	177	110.95	69.91	0.34	0.24	1.43
Tabun s.III	1	183	86.42	60.65	0.11	0.47	0.23
Mean Tabun	3	149	107.82	70.56	0.20	0.31	0.63
Skhûl 5	1	124	138.69	105.49	0.14	0.47	0.30

***Table 41**. Mean values of summary microwear variables of density (NT), length (XT) and standard deviation of the length (SH) together with the indexes derived from horizontal and vertical scratches proportion. Includes individuals from Montmaurin 4 (OIS 6), Kabwe (OIS 6/7), Montgaudier (OIS 5), European Neandertals (OIS 3/4) and Tabun (individual values and mean site values) and Skhûl 5.*

Microwear pattern of Kabwe (*see chapter 8*) shows a highly abrasive diet already noticed by Puech *et al* (1980). If one accepts the migration of

fauna and individuals (Tchernov 1988, 1998: 70-90; Vandermeersch & Bar-Yosef 1988; Rak 1993; Bar-Yosef 1998; Klein 1989: 284; Condemi 1992), the microwear signature evidences that either Kabwe is not representative of the African diet in the OIS 7/6 or that the migration, either by assimilation, independent invention (related to innovation; Finlayson 2009 or climatic stress Fedele *et al* 2008) or characteristics of the mousterian technology, provoked a difference in the diet of those populations.

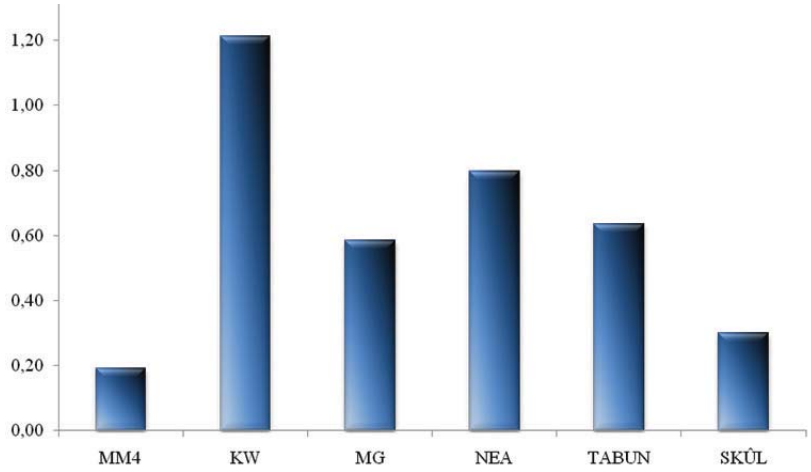


Figure 131. *Mean values of the proportion of horizontal vs vertical scratches (NH/NV). MM4: Montmaurin Coupe Gorge 4; KW: Kabwe 1; MG: Montgaudier; Nea (mean European Neandertals N=30); Tabun: includes the three individuals from Tabun (Tabun C1, Tabun s.II and Tabun s.II) and Skhûl: Skhûl 5.*

10. UPPER PALEOLITHIC BUCCAL MICROWEAR

The human Upper Paleolithic fossil remains analyzed include 34 European sites: Mladeč, Dolni Vestonice, Pavlov, Předmostí, Vindija, Isturitz, St. Germain la Rivière, Lachaud, Solutre, Farincourt, Les Rois, Abri Pataud, Rond du Barry, Ranchod, le Morin, Brassempouy, Bois-Ragot, Caldeirao, Almonda, Grotte des Enfants, Barma Grande, Abric Agut, Tito Bustillo, Pirulejo and Sungir from the Eastern Plains (*see chapter 5.4*).

10.1. Preservation

The complete UP-AMH sample available includes 378 teeth corresponding to 78 individuals. 93 teeth were either incisors or canines and therefore were discarded, limiting the sample to 286 teeth (75.76%) from 68 individuals (87.17%). From those, only 120 teeth (42.05%) showed well-preserved buccal enamel surfaces (*Figure 132*), corresponding to 52 individuals (76.4%) from 24 sites.

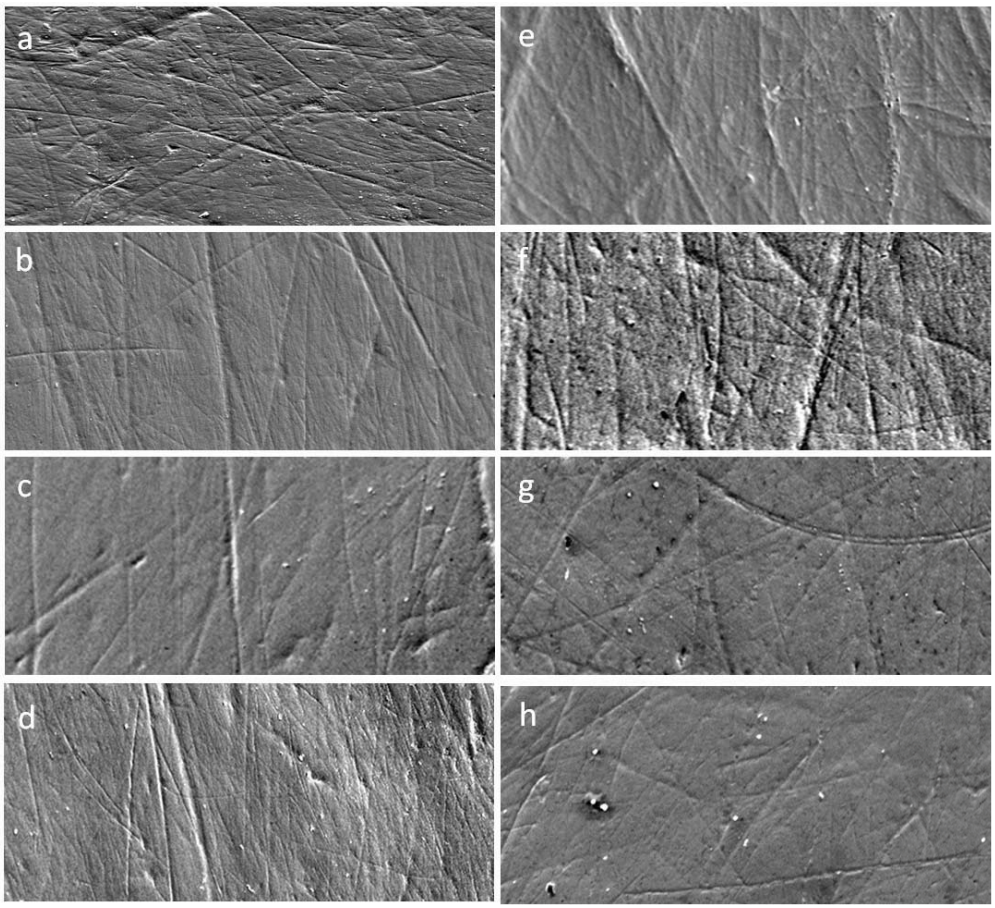


***Figure 132**. Well preserved enamel surfaces at 100X from a) Vindija VI 20-6 LM_1, b) Abri Pataud AP1 RP_3, c) Almonda AMD2 LP_3, d) Caldeirao CA1 LM^2, e) Mladeč ML2 LM^1, f) Předmostí PREDXXVI RM_2, g) Vindija VI 232 RM_1 and h) Tito Bustillo TB75A LP^4.*

Preservation does not seem to be related to the origin of the site (open-air=48.2%; rock-shelter or caves=52.8%) with a high variation of preservation percentages within both kind of settlements which suggests that site type might not be a significant factor for enamel preservation. Intra-site analyses showed that 13 sites (from the 24 studied) had less than 50% of teeth well-preserved. This was the case of Pavlov (*Figure 133a*), Dolni Vestonice (*Figure 133b*), St. Germain la Rivière, Lachaud, Farincourt, Isturitz, Abri Pataud, Rond du Bary, Ranchod, Morin, Bois Ragot, Barma Grande and Abric Agut. Similarly, there is no clear association between chronology, periods (EUP N=46; 52.94% and LUP N=22; 49.37%) or technology (less than 50% of the preservation affects Gravettians and Magdalenians).

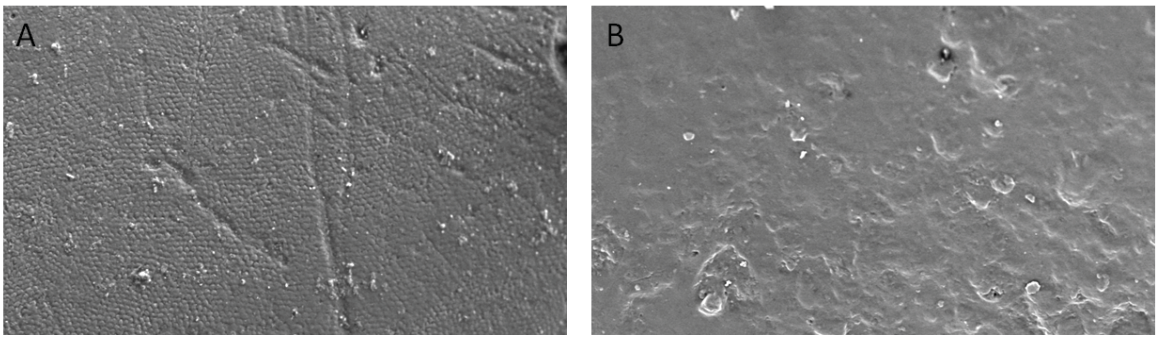


***Figure 133**. Non-preserved buccal surfaces of (A) Pavlov 1 LM_2 and (B) Dolni Vestonice 16 LM^3.*

By countries (*Figure 134*), the lowest preservation percent[132] was found in France (32.7%). All the other countries show preservation percent's larger than 50%. The enamel preservation in the French sites ranged from 75.0% at Les Rois, or 50.0% at Ranchot and Solutre, to 11.1% at Farincourt and St. Germain. Sites from Portugal and Spain (Iberia) showed a high percent's of preservation, except for Almonda (Portugal) and Abric Agut (Spain). Excluding these sites, preservation was 100%. In Moravia, preservation greatly varied: Mladeč (90.9%) and Předmostí (90.0%) had most of their teeth preserved, while Dolni Vestonice (41%; 27.3% for DVI and 47.3% for DVII) and Pavlov (25%) had less than half of the sample well-preserved. In the Italian sites preservation was poor whereas in Croatia (Vindija) preservation reached 100%.

[132] Preservation percentages are based on postcanine dentition only.

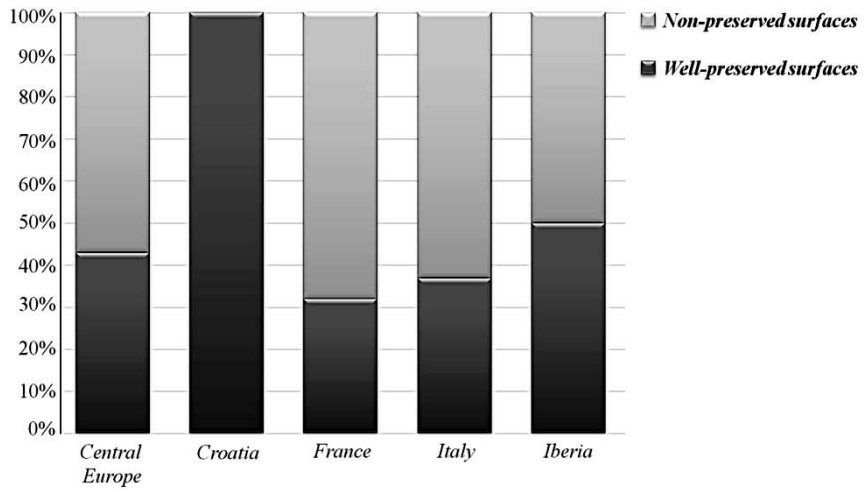


***Figure 134**. Percentage of enamel preservation of the UP-AMH sites by geographical area.*

10.2. Results

Kolnornof-Smirnov tests showed that all the microwear variables followed Normal distributions (P>0.005) for the whole Upper Paleolithic available sample (more than one tooth *per* individual) as well as for the median values of the individuals (*see chapter 6.5*) and therefore parametric tests were applied.

10.2.1. Age-related variability

Analyses comparing age groups were made considering three age categories: 1) adults over 18 years old, 2) subadults older than 12 years old, with M2 teeth already erupted (M2 erupts at 12 yo and P4 at 11.5 yo, Williams 2006) and lacking decidual teeth, 3) and infants bellow 12 years old. The comparison between age groups showed no significant differences in microwear density and length (*Table 42*).

	N	XH	SH	XV	SV	XMD	SMD	XDM	SDM	XT	ST
Adult (>18 yo)	25	132.93	92.22	146.93	115.13	122.35	90.27	116.54	83.23	132.84	106.16
Subadult (12-18 yo)	13	124.37	89.10	141.60	109.98	115.21	88.55	104.78	75.70	125.83	100.70
Infant (<12 yo)	14	135.14	77.12	151.17	110.96	118.28	74.74	125.89	76.14	135.00	94.30

	N	NH	NV	NMD	NDM	NT	NH/NT	NV/NT
Adult (>18 yo)	25	45.04	103.90	53.73	59.73	263.88	.171	.393
Subadult (12-18 yo)	13	43.12	90.88	74.77	42.46	258.15	.167	.345
Infant (<12 yo)	14	37.57	76.32	57.07	48.61	217.57	.173	.342

***Table 42**. Mean microwear values of the sample segmented by age-groups.*

7El-Zaatari & Hublin (2009) and Gamza (2010) also found no significant differences on the oclusal microwear patterns between adults and juveniles and have defended the joint use of both age categories, as well as the permanent and deciduous dentition. In this sample, although differences are not significant, there is a tendency in the sample towards the increase if scratches' density between infants and older individuals (*Figure 135*), which is consistent with previous age-related analyses (Pinilla *et al* 2011). Interestingly, the proportion of scratches is really similar in the three age-groups (NH/NT=~0.17 and NV/NT=~0.3). This similarity points to a similar diet; therefore, differences in density and length of scratches might be more related to food consistency changes than to diet itself (*Table 42*).

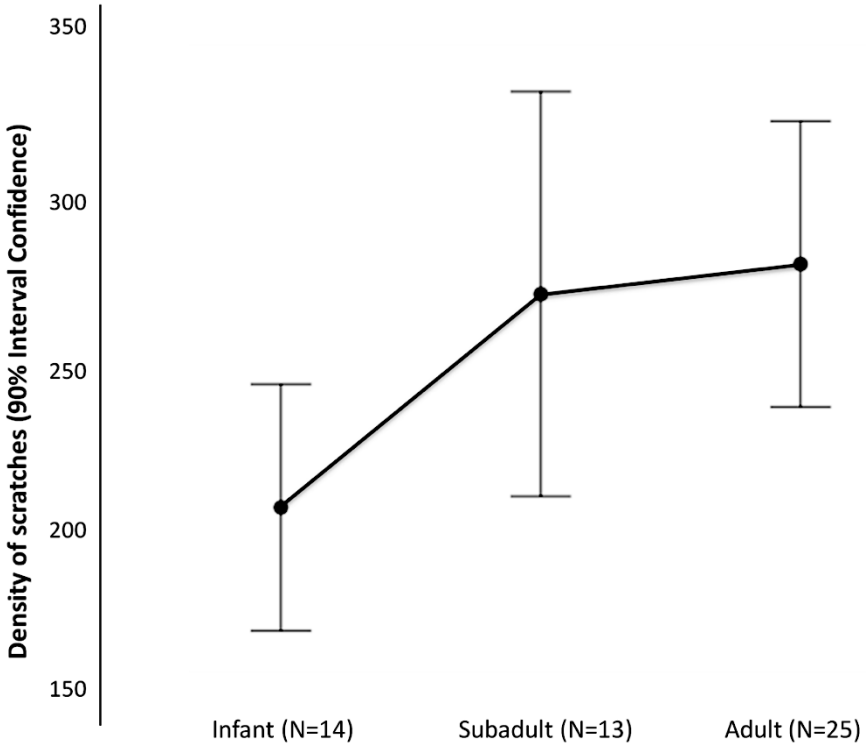


***Figure 135**. Sample confidence interval of (90%) for NT mean values by age groups, showing that subadults and adults had non-significant higher striation densities that the infants.*

Due to the difference observed in density of scratches and the quantity of infant individuals in this population, infants were tentatively analyzed separately from adults. The sample with preserved buccal microwear only included 19 teeth from 14 infant specimens (*Table 43*) from different periods, chronologies, climates and types of teeth.

Individual	Tooth	NT	XT	Age at death	Tooth age	Reference
Sungir 3	RM^1 Lm_2 Rm^1	179	114	9-10	3 7 8	Mednikova *et al* 2000
Pirulejo I	Rm_1	237	140.08	<6	-	-
Cisterna 3	Rm_1	297	143.61	2	1	Trinkaus *et al* (in press)
Cisterna 1	RM^1	240	115.31	8	2	Trinkaus *et al* (in press)
Caldeirao 2	Lm_2	209	155.08	10-12	9	Trinkaus *et al* 2001
Caldeirao 11	Rm_2	194	159.80	2-6	3	Trinkaus *et al* 2001
Solutre 1956-49	Lm_2	190	141.90	5.4	3	Skinner, 1997
Les Rois B 1965-148-2	LP^3 LP^4	297	135.51	11	<1	Mouton & Joffroi 1958
Les Rois A 1958-148-1	RM_1	260	124.71	10-11	4	Mouton & Joffroi 1958
Mourin 2	RM_1	124	107.09	<6	-	-
Brassempouy 96/884	LM^2	195	111.30	10	<1	Gambier *et al* 2004
St. Germain la Rivière 5-7	Lm_2	165	162.10	5	5	Skinner 1997
St. Germain la Rivière 3	Rm_2	203	140.61	7	7	Skinner 1997
Vi-232 (Vi-21.20)	Rm_1 Rm_2 RM_1	256	138.95	<6	-	-

***Table 43**. Specimens and teeth of infants with known age-at-death showing well-preserved buccal microwear patterns. Functional tooth age was derived by subtracting tooth eruption age for modern humans (Granat & Heim 2003) from estimated age-at-death.*

Significant differences were found within infants due to tooth type on density of mesiodistal scratches (NMD P=0.009), presenting upper premolars (P^3 and P^4, represented only at Les Rois B) and Rm_1 (represented at Vindija-21.20 and Cisterna 3), higher densities. The only factor in common on those teeth and is the fact that they have been functional less than one year (it remains to be known the age-at-death of Vindija individual for which this asseveration seem not to be possible as it presents the M_1 erupted). Those significant differences appear again when dividing the sample into permanent and decidual teeth showing permanent teeth differences on P3 (XDM P=0.038) while on deciduous teeth, mesiodistal (NMD P=0.016) and total (NT P=0.044) densities are significantly different due to the high density of scratches of Rm_1, as already noticed.

Despite the infant sample was too small, no significant differences are found due to functional tooth-age (categories: less than 1 year; 1 to 3; 4 to 6 and more than 7) even if sample is segmented by permanent/deciduous teeth and no tooth type differences were found within each functional tooth-age category (Wilks Lambda P=0.932).

10.2.2. Sex-related variability

Individuals from the UP with available microwear for which sex were previously described are restricted to 20 individuals: Pred-XXVI (Veleminska & Bruzek 2008), DV-III (Trinkaus & Jelinek 1997), ML1 and ML 2 (Wolpoff et al 2006), Lachaud 3 and 5 (Ferembach 1957), Farincourt 1960-7 (Joffroy & Mouton 1946), AP1 (Billy 1975) and GdE3 (Schwarcz & Tattersall 2002) being females[133] (45%) and DV13-14 and 15 (Trinkaus & Svoboda 2006: 48-52), PV1 (Trinkaus & Svoboda 2006: 57), ML8 (Frayer *et al* 2006), RB8 (Gambier & Houët 1993), GdE4 (Formicola 1988), BG2 (Churchill & Formicola 1997), BG4 (Formicola 1989), Sungir 1 (Kuzmin *et al* 2004) and Sungir 2 (Mednikova et al 2000) being males (55%).

No significant differences are found on any variable between sexes (*Table 44*). However, the pattern observed in the Middle Pleistocene and Middle Paleolithic changes: 1) being the females who present the higher densities and males the longest scratches and 2) showing males higher NH/NT values than females (*Table 45*). The degree of differences are however medium on NT and low on XT. This pattern is similar to that observed in Bushmen and Eskimos from Fort Rupert HG. When segmenting the sample between Early and Upper Paleolithic, the shift on density occurs since the beginning of the UP period but the change in the NH/NT pattern having females a more vegetarian-like pattern than males occur on the LUP (Frayer 1984; Gamble 1986; Villotte *et al* 2010). Considering density and length of scratches, there is also a change, not in the sex showing higher values, but on the degree of differences between sexes being higher on the LUP, to whom the most similar group in sex differences are Onas from Tierra de Fuego. However, one of most interesting results occur when climate is considered as maximum differences between sexes occur on warm environments (on density of scratches although differences are not significant), which might be related to higher dietary constrictions on cold climates. However, between climates, females are the sex who constantly present a higher linear NT/XT (R^2) values and higher change on this value (from 0.97 on warm periods to 0.62 on cold phases and males from 0.42 on warm environments to 0.37 on cold periods) which might be indicative of different responses in front of a climatic change (*Figure 136*) probably related to a higher plasticity (Mussi 2007).

[133] Sungir 3 is also considered a female (Mednikova et al 2000) although due to its age (9-10 yo) is not considered in the analysis.

	SEX	N	NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD	XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT	ST	NH/NT	NV/NT
UP	*MALE*	11	36,8	134,7	101,9	96,3	139,9	117,5	39,75	116,4	98,86	43	108,8	86,89	226,5	129,2	110,1	0,162	0,425
	FEMALE	9	50	131,3	101,5	83	124,3	103,9	57,5	109,9	78,24	48	124	96,84	267	128,2	105	0,187	0,311
EUP	*MALE*	5	36,8	131,6	101,9	104	127,6	110,8	41,75	116,4	98,86	43	108,8	86,89	238	125,1	110,1	0,154	0,437
	FEMALE	5	46,5	112,7	101,5	96	116,8	98,37	80	92,16	76,22	48	97,16	77,41	334	104,9	93,05	0,139	0,287
LUP	*MALE*	4	36,8	158,6	104,2	85,3	169,4	132	34,75	128,5	84,91	47	129,2	78,22	206,8	152,2	113,1	0,178	0,412
	FEMALE	6	51,5	163	104,3	78	165,2	109,5	52	123,6	93,69	51,5	127,5	105,2	252	150	110,8	0,204	0,310
AMHWARM	*MALE*	3	34,5	118,5	72,51	73	172,3	131,9	29	106,1	59,7	47	96,69	50,3	204	136,5	105	0,169	0,358
	FEMALE	4	60	144,6	97,46	85	135,6	107,2	68,75	111,4	80,57	46	124,6	88,26	275,5	132	107,7	0,218	0,309
AMHCOLD	*MALE*	7	36,5	136,8	108,3	101	128,8	115,2	40	116,7	101,9	43	109,1	91,7	225	128,5	110,4	0,162	0,449
	FEMALE	5	36,5	131,3	101,7	83	116,8	98,37	46,5	109,7	76,22	55	98,01	96,84	237	122	93,05	0,154	0,350

POPULATION	DIFF DENSITY MEDIAN	DIFF LENGHT MEDIAN	VALUE DIFF. DENSITY	VALUE DIFF. LENGTH	MORE ABRASSIVE	LONGER SCRATCHES
UP	-40.5	1	MEDIUM	LOW	FEMALE	MALE
EUP	-45.2	2.21	MEDIUM	LOW	FEMALE	MALE
LUP	-96	20.16	HIGH	HIGH	FEMALE	MALE
AMHWARM	-71.5	4.45	HIGH	LOW	FEMALE	MALE
AMHCOLD	-12	6.49	LOW	MEDIUM	FEMALE	MALE

***Tables 44 and 45**. Mean values of male/female Individuals from Upper Paleolithic (UP), considering periods: Early Upper Paleolithic (EUP) and Late Upper Paleolithic (LUP) and climates: AMHWARM= UP inhabitants of warm environments; AMHCOLD= UP individuals from cold climates. Table 43 shows differences between males and females (see methodological procedure in chapter 7.2.3.) on density and length of scratches (absolute values; negative differences represent females higher value. Second and third columns indicate qualitative assessment of sexual differences.*

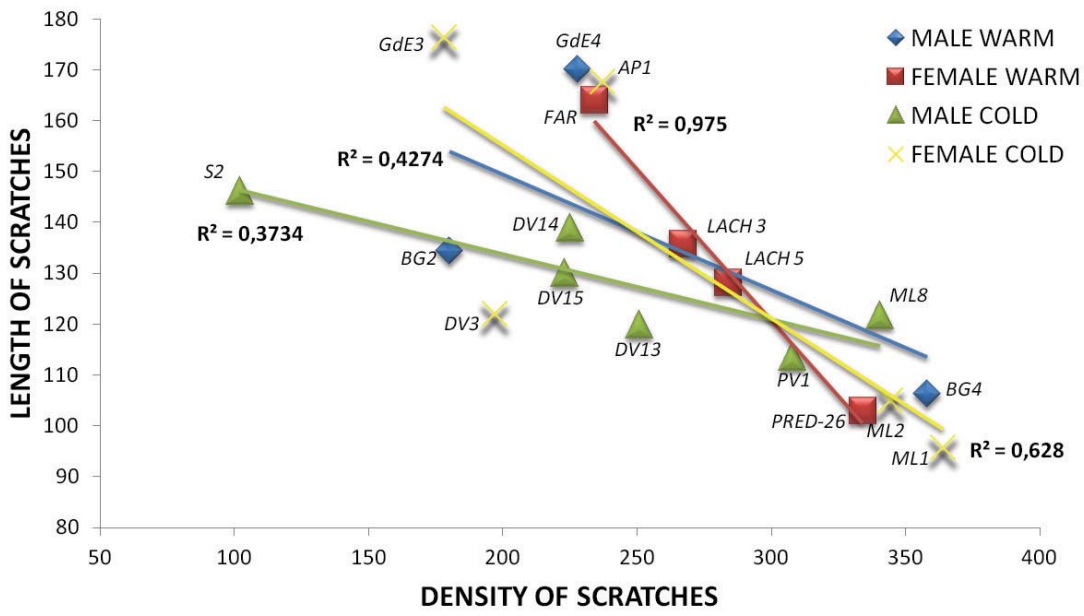


***Figure 136**. Variation in density (NT) and length (XT) of scratches between males and females associated to warm and cold environments in UP. Lines represent correlation (R^2 value in black) of NT/XT.*

10.2.3. Intra-population variability of adult individuals

A bivariate NT *vs* XT plot (*Figure 137*) and NH/NT *vs* NV/NT for the permanent teeth of the UP samples showed a great overlap of the individuals; the dispersion of whose is not easily explained by chronology, periods, geography or climate.

The clearest pattern occurs in Central Europe (*see Annex 4 chapter 17*) with a chronological shift from dense and short scratches in more ancient individuals to lower densities and larger scratches in more recent ones. There is a clear separation between Mladeč and Dolni Vestonice, having Mladeč the highest striation densities[134]. Nevertheless, the use of M3 teeth in buccal microwear analyses has been questioned (Pérez-Pérez *et al* 1994). The two Předmostí specimens (PR-26, PR-30) showed intermediate values between Mladeč and Dolni Vestonice as well as specimens from Pavlov, although those showed shorter scratches compared to the rest of the sample. Dolni Vestonice was the central European site showing less scratch densities. No clear microwear patterns differentiating individuals from DVI and DVII were observed. However, within DVI, the lower layer (including specimens DV-31 and DV-37), associated with early Pavlovian, showed higher striation densities than the

[134] especially Mladeč 10 (NT=442), an M^3 tooth belonging to a 18-19 years old individual lacking occlusal wear, while the other Mladeč individuals had between 340 and 364 scratches

upper one, associated with evolved Pavlovian (including specimen DV-III). This reduction in striation density could be correlated either with chronology or technology. The Vindija specimens are similar among them and showed somewhat longer scratches than Dolni Vestonice, with XT values similar to those of DVII individuals.

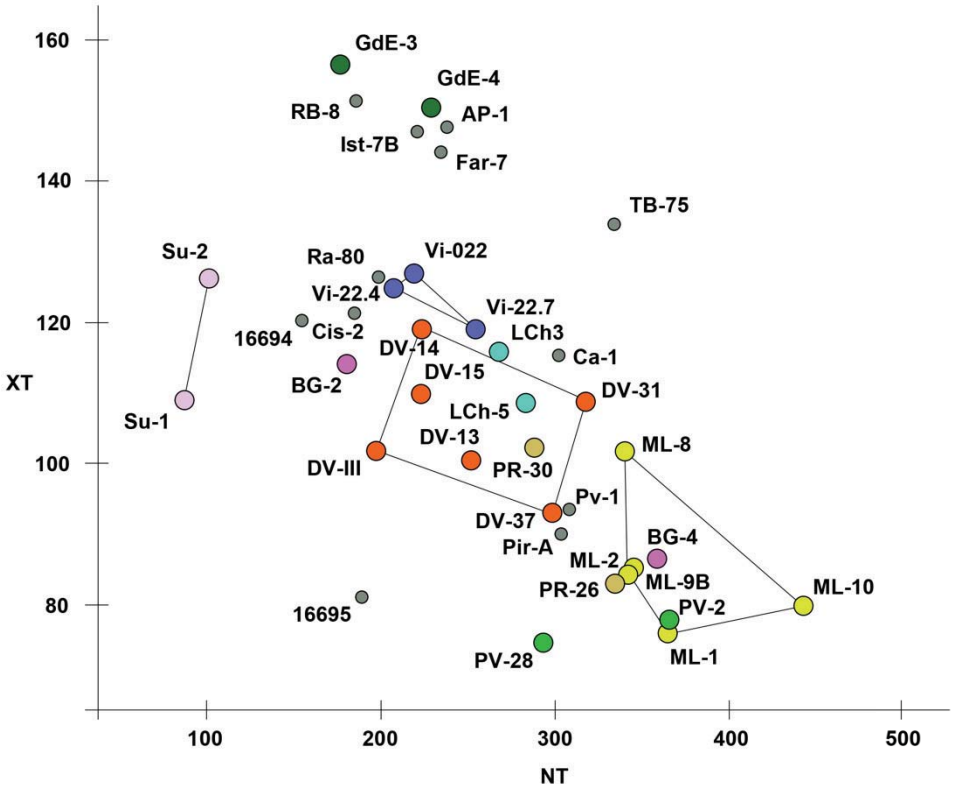


Figure 137. *Bivariate analysis of NT (scratch density) vs. XT (scratch length) for the UP sample.*

The Italian samples showed no clear microwear patterns. The two Grotte des Enfants specimens (GdE3 and GdE4), although thought to be from different chronologies, are close to each other showing relatively few and very long scratches. However, specimens from Barma Grande, a 25 *Ka* site close to Grotte des Enfants, show shorter scratches. Within the BG site, BG4, shows a lot more striations (NT=358) than the rest of the individuals (including BG-2 and the isolated teeth 16694 and 16695; mean NT=174), with a similar pattern to those of Mladeč, Předmostí 26 and Pavlov.

The specimens from the Iberian Peninsula clustered into two groups differing in the length of the scratches. The Portuguese samples had long scratches, presenting Caldeirao 1 (Ca-1) higher densities than Cisterna 2

(Cis-2). Differences in abrasiveness could be attributed 1) to the older age-at-death of Ca-1, 2) to its more ancient dating (18 *Ka*) compared to Cis-2 (13-14 *Ka*), or 3) to their different cultures: Solutrean for Caldeirao and Magdalenian for Cisterna. In addition, environmental conditions would have also differed. The Portuguese coast was heavily influenced by a polar front during the Solutrean. Faunal remains indicated drier and colder conditions during this period, while they were moister and milder during the Magdalenian (Ferreira Bicho 1994; Simon 2002; González-Sampériz *et al* 2010). On the other hand, the Pirulejo specimen, chronologically closer to Cisterna than to Caldeirao (12-13 *Ka*)[135], showed shorter striations and an NT value similar to that of Ca-1. Finally, Tito Bustillo (TB-75), an isolated tooth from northern Iberia dated around 11-12 *Ka*, the youngest of the Iberian specimens, showed a more abrasive microwear pattern than Ca-1 and Pirulejo together with longer scratches.

The French specimens from Farincourt, Abri Pataud, Rond du Barry and Isturitz showed long scratches and clustered with Grotte des Enfants. Isturitz appears far from Mladeč, despite both are thought to be Aurignacian sites[136]. Abri Pataud and Round du Barry date to around the LGM (22 and 17 *Ka* respectively). Farincourt has not been directly dated but could belong to pre-boreal period, just before the Holocene, in a warm and moist event. The specimen from Ranchod (Ra-80, 12 *Ka*, azilian culture) showed relatively few but long scratches and clustered with Vindija, whereas Lachaud 3 (LCh-3) and 5 (LCh-5) had slightly more scratches, clustering with Dolni Vestonice.

Finally, Sungir 1 and 2 showed the smallest scratch densities, with distinct XT values too; Su-2 showed larger scratches that Su-1. The specimen plotting closer the Sungir ones was Barma Grande nº ref 16695. Differences between Sungir and the rest of the sample occurs mainly on density of scratches (NT P=0.001; NH P=0.0036 and NV P=0.030).

Index values do not show the chronological pattern observed in central Europe. The most carnivorous group is actually Mladeč (which presented the highest density of scratches). Isturitz appears closer to Mladeč than in the previous analysis but not within its range of variation and again closer to GdE3, AP1 and PIR-A. Vindija individuals are very variable appearing between mixed and carnivorous-like diets. Gravettians,

[135] Despite the indicated similarities with Cisterna, climatic oscillations at the end of the Würm were continuous and quick.

[136] However, Isturitz III could represent an interstadial around 37 *Ka* (maybe the Hengelo) and Mladeč (~31 *Ka*) could represent a cold moment (Davies & Gollop 2003: 131; Clark *et al* 2009).

Barma Grande and GdE3 appear with a similar pattern showing mean values on both indexes. However, within these groups, Italians show the most carnivorous pattern similar to that of individuals from cold environments (Eskimos, Aleuts, and Tierra de Fuego) and fishers (Maoris) and Předmostí, the most vegetarian diet. Considering the population as a hole, there could be drawn a tendency (not significant) in which chronologically older individuals present a more carnivorous pattern than younger populations (within the LUP, the most recent individuals - Farincourt and GdE4- show the more vegetarian pattern). A Principal Component Analysis (PCA) with the 15 microwear variables only explained 59.53% of total variance and showed a similar distribution pattern than the bivariate analysis. The first component (PC1) explained 44.54% of total variance and was mainly correlated with XT (r=0.95), XV (r=0.90) and ST (r=0.88). The second component (PC2) explained 14.99% of total variance and was correlated with NH (r=0.74), NT (r=0.55) and NDM (r=0.47).

a. Chronological variability

Microwear patterns were compared between periods using the chronologies attributed to the sites[137] (*Table 46*).

Dating	N	Statistic	NT	XT
> 30 *Ka*	6	mean	342.33	115.48
		median	*343.25*	*104.41*
25-30 *Ka*	16	mean	248.25	124.27
		median	*253.50*	*125.23*
20-25 *Ka*	6	mean	216.00	137.66
		median	*184.50*	*137.18*
15-20 *Ka*	4	mean	259.63	142.76
		median	*275.50*	*135.68*
< 15 *Ka*	6	mean	247.08	147.64
		median	*231.00*	*150.14*

***Table 46**. Mean and median values of scratch density (NT) and length (XT) by chronology.*

One-way ANOVA tests showed significant differences for NV between the >30 *Ka* group and all other groups: 25-30 *Ka* (P=0.022), 20-25 *Ka* (P=0.016) and <15 P=0.016); and for NT between >30 *Ka* and 20-25 *Ka*

[137] Some of them were not clearly dated and, therefore, the results shown might vary depending on the attributed chronologies.

(P=0.042). Although a significant overall decrease trend in microwear density was not observed, specimens dating more than 30 *Ka* showed higher scratch densities than the rest of the sample, with ML-10 showing the highest striation density (*Figure 138*). The maximum decrease in total striation density (NT) was observed between the >30 *Ka* group and the 25-30 *Ka* group (94.08 scratches), which showed the highest variability for this microwear variable. Those results are in agreement with isotopic values (Richards 2009; Richards & Trinkaus 2009a) highlighting the different diet that earlier UP populations had. If the UP sample was segmented by time periods (EUP, LUP) (Frayer 1984; Gamble 1986), a similar pattern was observed within the EUP sample (including the >30, 25-30 *Ka* and 20-25 *Ka* groups; significant differences were found for NV P=0.007 and NT P=0.017), whereas within the LUP sample (including the 15-20 and <15 *Ka* groups) no significant differences were observed.

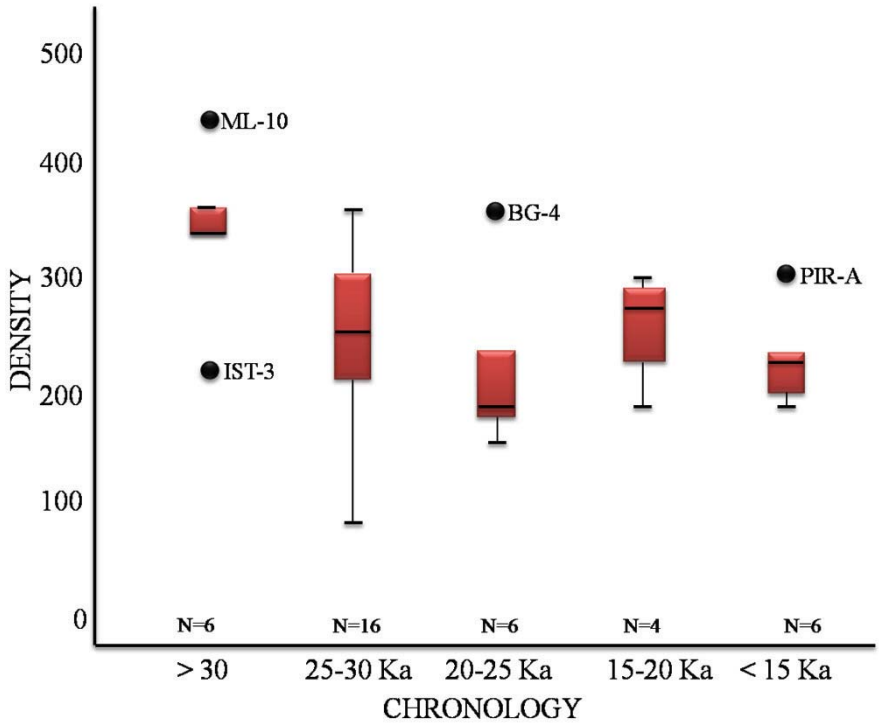


***Figure 138**. Box-plot displaying density of scratches. Individuals older than 30 Ka show a denser microwear pattern than the rest of the individuals.*

Differences in microwear patterns between EUP and LUP were observed too. Their microwear patterns significantly differed (ANOVA) for XH (P=0.007), XMD (0.011), XT (0.016) and SH (P=0.047), having the LUP individuals longer scratches than the EUP, which is coincident with Richards (2009: 255) analyses, having the EUP individuals, a distinct isotopic signal, which might be explained by changes in settlement,

culture or technology between the two groups (Strauss & Clark 1986; Strauss 1995, 2003, 2005; Richards *et al* 2000; Enloe 2003; Cosgrove & Pike-Tay 2004; Drucker & Gambier 2005; Morin 2008) and, to some extent, by morphological changes (see a review in: Holt & Formicola 2008) and stress markers (Skinner 1997b; Villotte *et al* 2010). Index values on both groups are greatly overlapped within carnivorous HG groups, but mean values by period show that LUP individuals are closer to mixed diets having lower NV/NT and higher NH/NT values. Moreover, the variation observed in the LUP is smaller than that observed in the EUP, both in NT/XT and index values. This result is contrary to what will be expected due the increase in regionalization described for the LUP (Drucker & Gambier 2005; Richards *et al* 2005).

b. Geographic variability

All the UP samples analyzed came from the European continent, including France, Iberian Peninsula, Italy, Croatia and Check Republic, as well as Russia plain (Sungir). However, Europe is wide enough to include greatly variable environments, depending on glacial/interglacial conditions, latitude or altitude, among other factors (Lowe & Walker 1997: 338; Van Andel *et al* 2003: 11-12; Barron *et al* 2003: 70-74; Musil 2003: 147-190). The Mediterranean basin is thought to have been less exposed to rigorous climates during glaciations (Peyron *et al* 1998; Allen & Huntley 2000; Finlayson 2004: 78¸ Finlayson & Carrion 2007; Tzedakis *et al* 2007) that would have allowed different economies and dietary or subsistence strategies (Richards 2009: 256). The geographic variability of microwear patterns was analyzed by clustering the sites into 4 distinct geographic areas: north-west (NW), north-east (NE) south-west (SW) and south-east (SE) (*Table 47*).

The specimens from Sungir showed significantly less NT (P=0.001), NH (P=0.036) and NV (P=0.030) striations than all other analyzed samples. Their low striation density, together with higher NV/NT and low NH/NT (mean values of Sungir NH/NT=~0.17; NV/NT=~0.4; close to Eskimos and Maoris) could be due to the higher consumption of animal foods in Eastern Europe as indicated by Richards (2009). Although Sungir is clearly different from the European sample, a LDA of microwear variables by chronology (Wilks Lambda P=0.012) classified both Sungir 1 (100%) and Sungir 2 (99.6%) specimens into the 20-25 *Ka* group, and a LDA by period classified both Sungir 1 (77%) and Sungir 2 (62%) into the EUP group which

is consistent with the expected groups from literature descriptions (*see chapter 5.4.7.a*).

Geographic area	N	Statistic	NT	XT
NW	3	Mean	245,50	145,17
		Median	*267,00*	*135,84*
NE (excluding Sungir)	18	Mean	298,06	117,76
		Median	*303,50*	*116,68*
NE (Sungir)	2	Mean	94,50	137,30
		Median	*94,50*	*137,30*
NE (including Sungir)	20	Mean	277,70	119,72
		Median	*296,00*	*120,76*
SW	6	Mean	263,66	145,89
		Median	*269,50*	*147,64*
SE	9	Mean	218,94	139,87
		Median	*208,00*	*140,11*

***Table 47**. Mean and median values of the different areas analyzed considering density and length.*

After excluding Sungir, one-way ANOVA test, still showed significant differences among geographic groups. Northern latitudes showed higher NH (P=0.023) and NT (P=0.036) values and shorter scratches XV (P=0.022), XDM (P=0.049). Puech (1978) and Puech and Pant (1980) showed that the XH/XV index tended to be smaller in mainly carnivorous populations. Although this index has not been commonly used since then, it would be indicative of more carnivorous diets in southern than in northern latitudes in Europe, which would fit with the increase in abrassivity and decrease on NH/NT proportion seen in central European individuals. Mean values of indexes by geography show small variations within the sample (between 0.15-0.20 in NH/NT, which is consistent with a mixed or carnivorous diet and between 0.30-0.40 NV/NT, which is consistent with carnivorous diets)[138].

A LDA (*Figure 139*) analysis by geography showed significant differences among groups (Wilks Lambda, P=0.008) highlighting the role of the oceanic-continental (E-W) gradient, as already seen in neandertals (*see chapter 9.2.3*). The first discriminant function (F1) explained 78.8% of total variance and was mainly correlated with SH (r=–0.195), while F2 explained 16.6% and was correlated with NT (r=0.50) and XV (r=0.47).

[138] Ranges derived from mean values of indexes on geographic areas. They do not represent maximum and minimum variation of the individual cases.

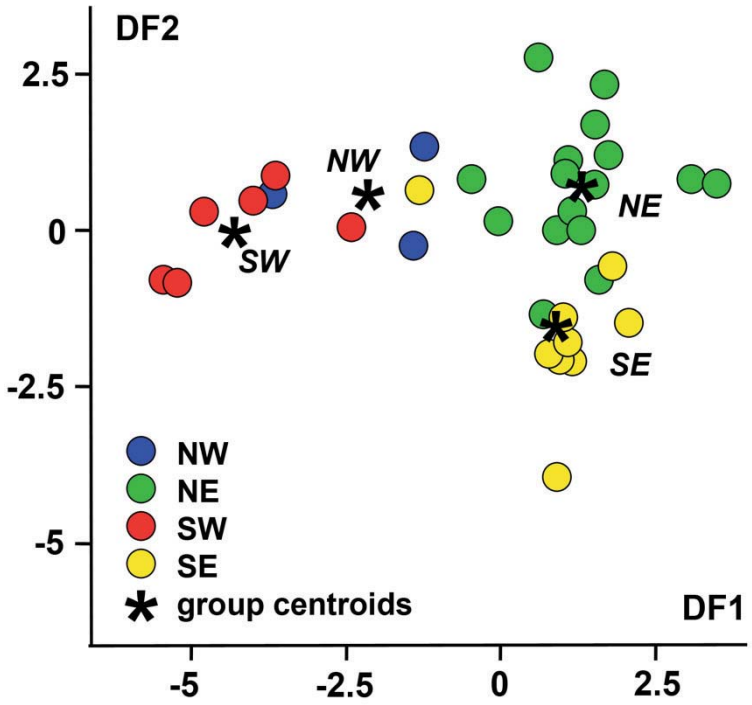


***Figure 139**. Linear Discriminant Analysis by geographic area; F1 differentiated eastern (central Europe) from western individuals, and F2 discriminates SE from NE samples. Sungir individuals and BG isolated teeth are excluded.*

Despite these geographic differences, in microwear patterns, there were important climatic fluctuations during the UP period that affected all areas in Europe. Segmenting the sample by climatic conditions and geographic area would make the samples too small (*Table 48*) to make reliable inferences as both factors are associated (P=0.000).

Phase	Geography	N	Statistic	NT	XT
ECPI3	NE	7	Mean	366,60	105,18
			median	*344,50*	*103,92*
	SW	1	Mean	221,00	166,96
			median	*221,00*	*166,96*
ECPS3	NE	2	Mean	310,75	112,50
			median	*310,75*	*112,50*
LGM3	NE	9	Mean	275,33	117,60
			median	*293,00*	*119,87*
	SE	8	Mean	217,81	136,09
			median	*198,50*	*139,53*
LGM2	NW	3	Mean	245,50	145,17
			median	*267,00*	*135,84*
	SW	3	Mean	241,33	148,16
			median	*237,00*	*141,39*

LLGM	NE	2	Mean	216,25	155,23
			median	*216,25*	*155,23*
	SW	2	Mean	318,50	131,97
			median	*318,50*	*131,97*
	SE	1	Mean	228,00	170,07
			median	*228,00*	*170,07*

***Table 48**. Mean and median values of NT and XT by climatic phase and geographic area. BG isolated teeth are not included due to the reasonable doubts about their chronology.*

Not all areas are represented at each climatic phase and sample sizes vary from 1 to 9. Nevertheless, some significant differences were observed. Phase ECPI3 (interstadial) showed higher scratch densities and shorter scratches in the NE than in the SW (XH, P=0.027; XV, P=0.005; XMD, P=0.006; SMD, P=0.035; XDM, P=0.009; NT, P=0.037; XT, P=0.005), with two outliers: ML-8 that had longer scratches and ML-10 that showed a high scratch density. Phase ECPS3 (stadial) only included two NE specimens from Předmostí, which could also be ascribed to the LGM3, as the rest of the pavlovian/gravettian samples. Thus, the ECPS3 group was not considered in the ANOVA comparisons. Phase LGM3 showed significant differences between NE and SE for NH (P=0.007), XV (P=0.024) and for the indices XH/XV (P=0.011) and XH/XT (P=0.014), having the NE specimens more and shorter scratches than the SE. Phase LGM2, the glacial maximum, did not show significant geographic differences, whose populations could have been confined to refugee in Western Europe. Finally, phase LLGM did not show geographic differences, despite specimens from three different areas (NE, SW and SE) were available, (though with very low sample sizes)[139]. Maximum density and shorter scratches appeared on the SW, the minimum density was observed in the NE, and the SE showed the longest scratches.

The distribution of the mean values by geography and Phase (*Figure 140*), shows that there is no consistency within periods in the microwear density and length in the geographic areas (ex. while southwest shows more scratches on LLGM, the same area shows less scratches on ECPI3 and LGM2) and therefore, it seems that, the subsistence strategy could have been different depending on the period and the area.

[139] This result is consistent with the smaller variation of the individual's diet during this period already described in chapter 10.2.3.a.

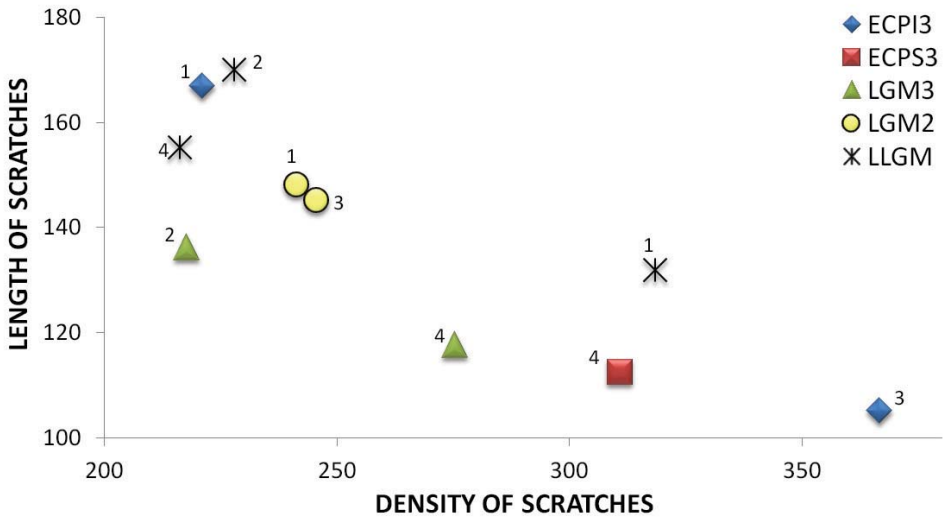


***Figure 140**. Distribution of mean values by geography and phase on density (NT; axis x) and length (XT; axis y) of scratches. ECPI3: Early Cold Phase Interstadial OIS 3; ECPS3: Early Cold Phase stadial OIS 3; LGM3: Last Glacial Maximum OIS 3; LGM2: Last Glacial Maximum OIS 2 and LLGM: Late Last Glacial Maximum (see chapter 2.3.1). Numbers represent geographical areas. 1: Southwest; 2: Southeast; 3: Northwest and 4: Northeast. Mean values are shown on Table 48.*

c. Climatic conditions and microwear patterns

The climatic classification by Van Andel *et al* (2003) offered the best microwear discrimination. Four climatic phases were considered: a transitional phase at the beginning of OIS 3 (TPH3), an early cold phase at OIS 3 (ECP3), the Last Glacial Maximum (LGM) up to 16 *Ka*, and a late LGM after 16 *Ka* (LLGM) (*Table 49*).

Van Andel et al 2003	N	Statistic	NT	XT
TPH3	1	Mean *Median*	221,00	166,96
ECP3	9	Mean	341,28	110,32
		Median	*340,50*	*104,90*
LGM	14	Mean	244,68	123,48
		Median	*224.00*	*125,95*
LLGM	12	Mean	244,67	150,07
		Median	*235,50*	*150,15*

***Table 49**. Mean and median NT and XT values for the groups defined by Van Andel et al (2003) climatic phases.*

One-way ANOVA comparisons showed significant differences for XH (P=0.001), NV (p=0.002), XV (P=0.024), XMD (P=0.001), XDM (P=0.006), NT (P=0.000), XT (P=0.000) and for the index NT/XT (P=0.000). Maximum scratch densities were observed for the ECP period, just before the LGM, when climatic conditions started to worsen. The other periods showed similar dietary related abrasiveness (except for Sungir that had less and shorter scratches than expected, as has already been commented). The transitional TPH3 phase was represented by a single specimen (Isturitz III) and might, thus, not be representative. If excluded, XT showed a steady increase towards the Holocene, with shorter scratches on the early cold phase, a bit longer on the LGM and the longest after the LGM. This increase in striation length from older to more recent periods was already described by Pérez-Pérez *et al* (2003) with a much more limited sample. However, the tendency can be equally explained by geographic differences, making it difficult to consider only one factor as to explain the observed microwear diversity during the Upper Paleolithic, both climatic and chronological factors (P=0.000) playing significant roles.

A LDA (*Figure 141*) by Van Andel *et al* (2003) phases showed significant differences among group centroids (P=0.001). The first function explained 61.5% of total variance and was mainly correlated with XT (r=0.47), XH (r=0.40), XDM (r=0.34) and XV (r=0.30); the second function (35.3%) was correlated with NT (r=0.41), NMD (r=0.29) and NV (r=0.28). The *post-hoc* classification probability was 97.2%, although after the cross-validation it decreased to 52.85%, mainly due to the reduced sample sizes. Function DF1 clearly discriminated the coldest phases (ECP3 and LGM) from the postglacial one (LLGM), and function DF2 discriminated ECP3 from the LGM, which showed smaller striation densities. The isolated Isturitz III specimen from TPH3 clustered within LLGM for having long scratches.

Although the climatic approaches were useful, climatic conditions varied locally through European geography. Whenever possible, local climate descriptions were used (*Table 50 and 51; see chapter 5.4 for references*). Microwear comparisons between *cold*, *mild* and *warm* environments showed no significant differences among groups, despite specimens inhabiting cold environments showed a somewhat higher density of striations.

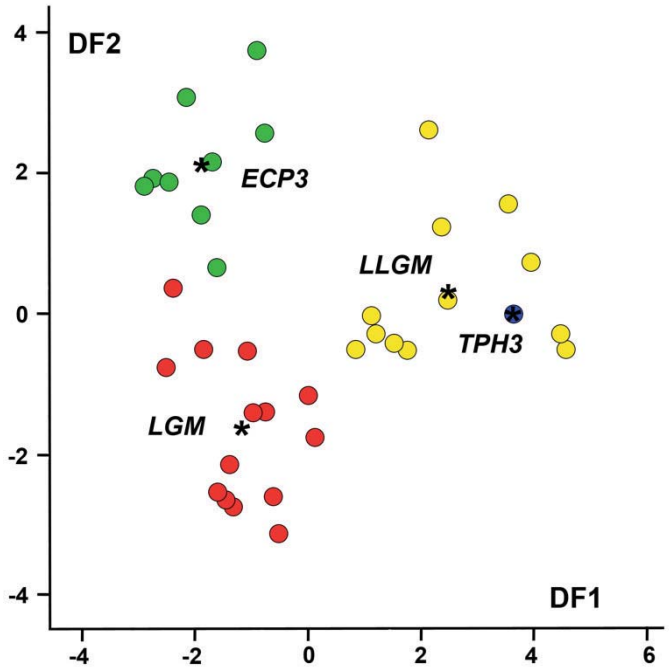


***Figure 141**. LDA following Van Andel et al (2003) climatic classification showing the shift from ECP3 to LGM and from LGM to LLGM. The transition phase was represented by a single specimen.*

Climate	Sites	N	Statistic	NT	XT
COLD	Isturitz, Mladeč, Dolni Vestonice, Pavlov, Vindija, Grotte des Enfants 3, Abri Pataud, Caldeirao, Cisterna, Tito Bustillo	23	mean	280,50	128,54
			median	*293,00*	*129,06*
MILD	Předmostí, Barma Grande, Lachaud, Ranchod	7	mean	250,22	124,16
			median	*267,00*	*128,20*
WARM	Farincourt, Pirulejo	2	mean	268,50	137,05
			median	*268,50*	*137,05*

***Table 50**. Mean and median values of the density (NT) and length (XT) of scratches by climatic conditions associated to the studied sample.*

Landscape reconstructions were used for microwear comparisons. Three environments were considered based on the descriptions in the literature (*Table 51*): 1) **steppe**-like environments, including mammoth steppes, not completely free of trees, as well as tundra landscapes; 2) **taiga**-like environments, characterized by open environments with isolated woodlands or river valleys in which vegetation could have been more abundant than in steppe-like areas; and 3) **forest**-like or wooden

environments, typical of mild and warm environments with high proportions of trees.

Landscape	Sites	N	Statistic	NT	XT
STEPPE	Isturitz, Mladeč, Pavlov, Vindija, Grotte des Enfants 3, Lachaud, Caldeirao, Cisterna, Tito Bustillo	18	mean	306,18	117,22
			median	*308,00*	*119,87*
TAIGA	Dolni Vestonice, Předmostí, Barma Grande, Abri Pataud, Ranchod	12	mean	222,00	142,04
			median	*208,00*	*141,39*
FOREST	Farincourt, Pirulejo	2	mean	268,50	137,05
			median	*268,50*	*137,05*

***Table 51**. Mean and median values of the density and length by landscape associated to the sample.*

One-way ANOVA tests showed significant differences between steppe and taiga landscapes for 6 out of the 15 variables analyzed: specimens from steppe environments had significantly higher values for NH (P=0.0002) and NT (P=0.001), and lower values for XV (P=0.001), SV (P=0.015), XT (P=0.004) and ST (P=0.024). Specimens from steppes also showed higher values for the indices XH/XV (P=0.017), XH/XT (P=0.034) and NT/XT (P=0.001). The Early UP, OIS-3 period (steppe, N=16; taiga=10) showed greater microwear variability than the Late UP sample (steppe, N=3; taiga, N=3; forest, N=2). A LDA by type of environment did not show significant differences among group centroids. Nevertheless, the *post-hoc* correct classification percent was 94.1% (58.8% after cross-validation), DF1 explained 74.6% of total variance and was mainly correlated with NT (r=0.49), XV (r=–0.48) and XT (r=–0.43), and DF2 (25.4%) was correlated with SH (r=–0.15) and XH (r=0.14). Considering mean values of the indexes, Cold inhabitants show the more carnivorous pattern with lower NH/NT (0.16) and higher NV/NT (0.39) while warm individuals present the most vegetarian diet (NH/NT=0.22; NV/NT=0.35) being mild environments' inhabitants in the middle of both values (NH/NT=0.19; NV/NT =0.34)[140]. After segmenting the sample by time periods (EUP, LUP) a LDA for the EUP showed significant differences among environments (P=0.046, R=0.88), with DF1 being correlated with XV (r=–0.45), XT (r=–

[140]The same result is obtained on the landscape reconstruction showing steppe and forests individuals the extreme values while Taiga inhabitants appear in the middle of both environments (Steppe NH/NT=0.15 NV/NT=0.39; Taiga NH/NT=0.19 NV/NT=0.38; Forest NH/NT=0.22 NV/NT=0.35).

0.41), NT (r=0.38) and NH r=0.36); although 100% of the specimens were correctly classified, after cross-validating this percentage decreases to 61.5%. A LDA of the LUP samples by environments showed no significant differences among group centroids; DF1 explained 92% of total variance and was mainly correlation with NV (r=0.14), whereas DF2 only explained 8% of total variance and was mainly correlated with SH (F=–0.76) and NH (F=0.65); the *post-hoc* correct classification was 87.5% (only 25% after cross-validation). Only the EUP sample seemed to show reliable results, showing that specimens from steppe environments had more, though shorter scratches than those from taiga environments. Too few specimens from forested habitats were available to draw reliable conclusions.

Significant differences in microwear patterns between Van Andel groups were also observed when considering geographic areas separately[141] (*Table 49*; *Figure 140*). Within the NE samples, differences were observed for XH (P=0.048, no *post-hoc* significance), XV (P=0.021, between ECP3 and LLGM), NMD (P=0.035, no *post-hoc*), XMD (P=0.012, no *post-hoc*), NT (P=0.005; P=0.027 between ECP3 and LGM, and P=0.017 between ECP3 and LLGM), XT (P=0.003; P=0.009 between ECP3 and LLGM, and P=0.002 between LGM and LLGM). Finally, the index NT/XT also showed significant differences (P=0.014) between ECP3 and LLGM (P=0.029). Within the SE samples, significant differences between climatic periods mainly affected the length of the scratches (XH, P=0.011; XMD, P=0.007; XT, P=0.018) as well as their length dispersion (SH, P=0.011; SV, P=0.046). The SW specimens did not show significant differences by climatic phases and the NW sample did not have enough groups for making the comparisons.

d. Technological variability

At some point in human evolution, technology and culture might have reduced the impact of environmental conditions on human populations (Holt & Formicola 2008). Since lithic technology are thought to have diversified UP human's hunting and gathering strategies, differences in microwear patterns among specimens associated to different lithic types were analyzed (*Table 52*). Most of the differences between groups appear between aurignacians and the rest of the sample,

[141] The difference with the analysis performed in the geographic area is that the highlighted factor on each case is either geography or phase (ex. within ECP3, different geographic areas or within NE different phases). Both analyses are complimentary and values derived from Table 48 and Figure 140 are the same.

especially on density of scratches. Significant differences appeared: 1) between aurignacian and magdalenian specimens for NV (P=0.011), NT (P=0.048) and NT/XT (P=0.012); 2) between aurignacian and gravettian for NV (P=0.011) and 3) between gravettians and magdalenians for XT (P=0.044).

Technology	N	Statistic	NT	XT
Aurignacian	6	Mean	342.33	115.48
		Median	*343.25*	*104.41*
Pavlovian	11	Mean	281.77	116.66
		Median	211.80	131.67
Gravettian	5	Mean	259.91	121.36
		Median	*269.25*	*120.93*
Solutrean	1	Mean	302.00	135.52
		Median	*302.00*	*135.52*
Epigravettian	3	Mean	227.83	143.45
		Median	*219.50*	*144.60*
Magdalenian	9	Mean	247.56	146.54
		median	*237.00*	*146.39*

***Table 52**. Mean and median values of total striation density (NT) and average length (XT) by technological type.*

An overall reduction in striation density and increase in average striation length were observed (*Figure 142a*), while no clear chronological pattern is observed in the index values (*Figure 142b*).

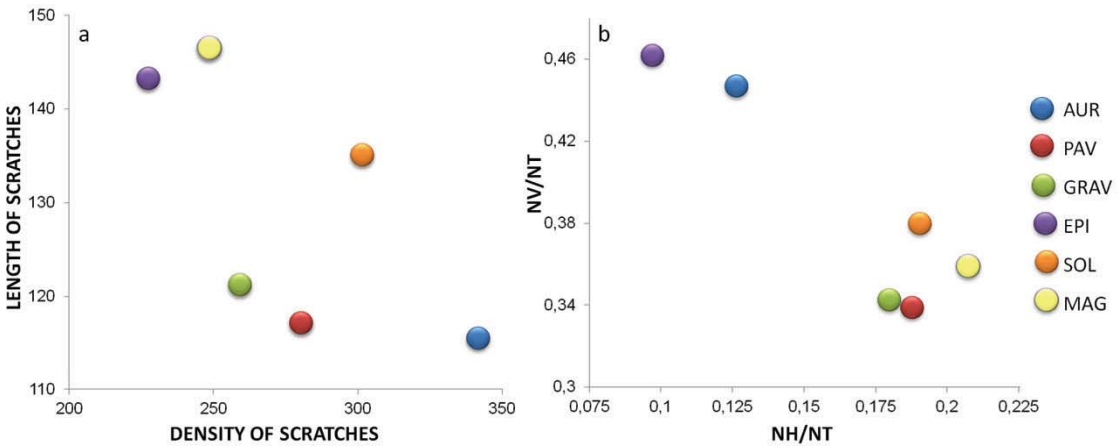


***Figure 142**. Variation of the sample on a) density and length of scratches and b) index values of NH/NT and NV/NT. Points represent mean values of each technology.*

Mean NT and XT values (*Table 52*) show that aurignacian specimens consistently present higher striation densities than the rest of the

populations despite two outliers were observed: Mladeč 10, with more than 400 scratches (the median for the aurignacian group was 343.25), and Isturitz III, with less than 250 resembling more magdalenian specimens, both for striation length and density. Its position could be easily explained if the individual was not from the "*Aurignacian superior (Couche IV)*" layer but significantly more recent. If the dating is correct, then, it could suggest that climatic conditions, food availability or feeding behaviors (or all three) of AMH entering Europe were similar to those of Magdalenian peoples at the end of OIS 2. Moreover, aurignacians are the individuals showing a more carnivorous-like pattern with low NH/NT values and high NV/NT.

Pavlovians and gravettians plot in both analyses close to each other, showing mean values on density and shorter scratches than more recent groups) and a similar NH/NT-NV/NT position, close to HG with mixed diets. Although their position in the NT/NT figure does not show an important shift in the pattern compared to aurignacians, the NH/NT-NV/NT values show an important change towards a more vegetables-dependent diet.

Eppigravettians and solutreans are not close to each other on any plot. Considering NT/XT, Solutreans show a higher abrassivity[142] and slightly shorter scratches than eppigravettians. The clearest shift occurs, however, on the index values showing eppigravettians a more meat-dependent diet than solutreans. This shift is in agreement with the niche partitioning results obtained by Banks *et al* (2008b). Moreover, this result makes sense when considering landscape reconstructions as both groups would have inhabited cold environments, in agreement with the LGM period but solutrean populations were able to exploit cooler and more humid areas; by the contrary eppigravettians were used to areas with discontinuous permafrost and seasonal freezing. This difference in habitats is expected to represent a difference in diet whereas the different tools might have derived from different land use. The microwear signature agrees with this idea as epigravettians (limited to Vindija) and solutreans (limited to Caldeirao) greatly differ, presenting Caldeirao higher densities in all orientations as well as in total number of scratches.

Finally, magdalenians show a low density pattern together with long scratches and the most vegetarian-like indexes pattern

A LDA by lithic technology (*Figure 143*) showed significant differences among groups (Wilks' Lambda test, P=0.010). DF1 explained

[142] Higher densities occur in all orientations' density as well as in total value (NT).

60.1% of total variance and was mainly correlated with XMD (r=0.11), and DF2 (25%) was mainly correlated with NH (r=–0.26) and XH (r=–0.027).

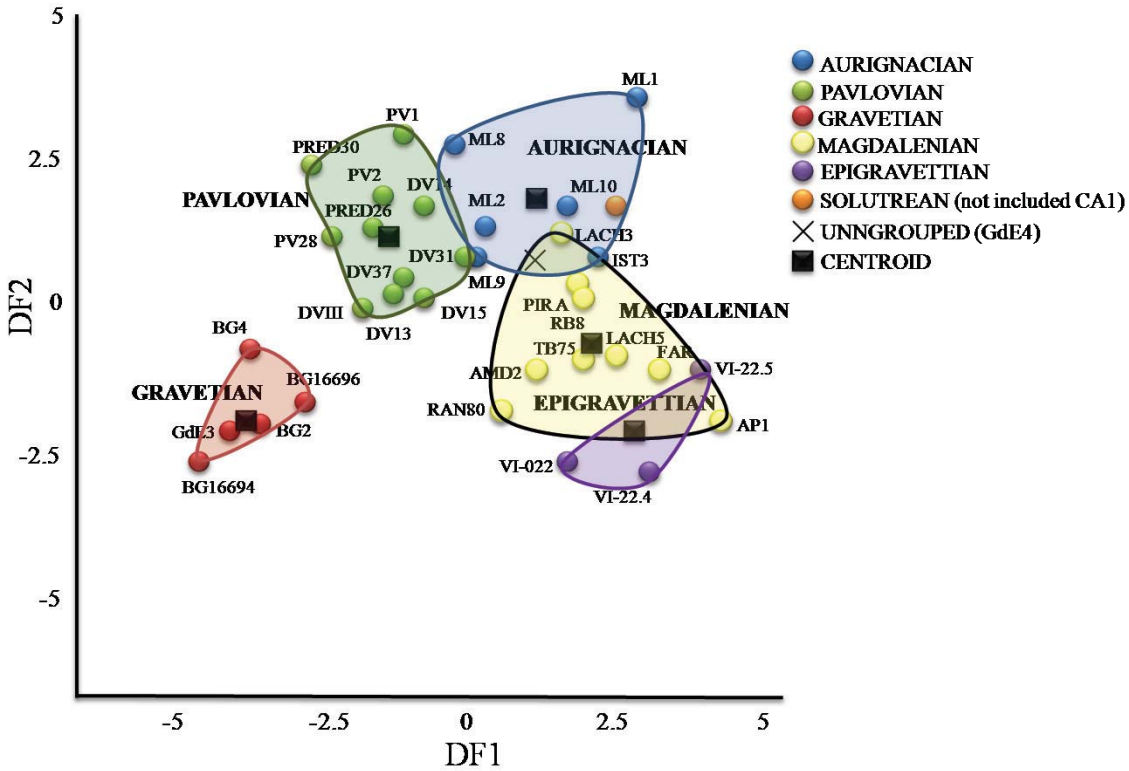


***Figure 143**. LDA by lithic technology of all microwear variables 85% of the variability explained (P=0.010).*

The *post-hoc* correct classification probability was 97.1% (42.9% after cross-validation). Aurignacian and gravettian specimens clustered close to each other and, within aurignacians, Mladeč 8 was plotted close to gravettians for having a reduced striation density. Despite Mladeč 10 showed a high-density pattern it fell within the rest of the aurignacian sample. The only bad-classified specimen was Isturitz III, which falls within magdalenian populations (69.5% probability). Gravettians can be divided into gravettians *sensu estricto* (Italian individuals from Barma Grande and Grotte des Enfants 3) and Pavlovians (central European individuals from Dolni Vestonice, Pavlov and Předmostí). Differences between those two technotypes occur on NH (P=0.009) but only if Vindija individuals are also included within the gravetian culture. The LDA (*Figure 143*) shows some divergence between gravettians and pavlovians having the Italians lower values on both functions. If they are not classified a priori, the most probable membership is Pavlovian (more than 90% probability in the five individuals), which highlights the similarity between those two

technotypes. Within Pavlovians, Dolni Vestonice individuals present lower values on second function than the rest of the sample and no clear distinction is made within Dolni Vestonice neither between sites nor early/evolved technology.

LUP technologies are much more similar among them (eppigravettian, solutrean and magdalenian). Moreover, the comparison of eppigravettian (Vindija N=3) and solurtean (CA1 N=1) [143] individuals with the precedent technology (gravettian), agrees in the idea that solutrean people developed a completely new technology while Epigravettian is interpreted as derived from the gravettian toolkit (Otte 1990; Palma di Cesnola 2001). The LDA shows that centroids of each group differed but epigravettian is only different from gravettian in DF1 while Caldeirao differs in both DF1 and DF2. In this case, however, it s difficult to assess whether differences are due to technology, geography or climate as factors are associated (P=0.000).

Magdalenians present a pattern close to aurignacians, mainly because of the horizontal scratches density (NH mean aurignacians=49.5; mean magdalenians= 46.9). Within this technology, Abri Pataud presents higher values on DF1, presenting more vertical and distomesial scratches although lower NT values. Gambier (2002) and Villotte *et al* (2010) considered Abri Pataud as gravettian, despite others classified it as proto-magdalenian (Movius 1975; El-Mansouri *et al* 1996). If the technotype was actually proto-magdalenian, it should be included into the LUP/OIS 2 as the rest of the magdalenians belong to this group. However, assuming a Gravettian horizon and placing it at the end of the EUP fits better with its microwear pattern (probability to belong to this group is 100% after jacknife when it is not classified in the LDA).

[143] Although LDA shows this pattern, in the NT/XT and NH/NT-NV/NT pattern, epigravettian position is father to gravettians than solutrean position.

11. INTER-POPULATION VARIABILITY

This chapter analyzes the inter-population variation in the buccal microwear patterns. The chapter has been divided into 4 main subchapters: 1) age and 2) sex variability along the Mid-Late Pleistocene, 3) European Neandertals and Modern Humans variability and 4) the analysis of the complete sample from Middle and Upper Pleistocene compared to HG variability in order to explore main shifts and their direction.

11.1. Age-related variability

Age-related variation has been analyzed within each population showing infant individuals a distinct pattern, establishing the stabilization of the microwear pattern around 13 years old; being therefore individuals older than that age adequate for inter- and intra-population comparisons (Pinilla *et al* 2011).

Age determinations of the fossil specimens studied were obtained from the literature (*Table 53*). Both buccal microwear data and age-at-death was available only for 62 out of the 174 studied individuals (35.63%), corresponding to 202 teeth (24.1%). Intra-population comparisons of striation densities by age groups were limited, since not all teeth were preserved in all individuals and not all age groups were represented in all populations (*Table 54*).

SITE	***INDIV***	***AGE in years***
ARAGO	A13 (Ind. 3)	16 (Wolpoff 1999: 530)
ARAGO	A16 (Ind. 1)	20-25 (Pérez-Pérez *et al* 2003)
PŘEDMOSTÍ	A17088	25-30 (Veleminska & Bruzek 2008)
ARAGO	A40 (Ind. 5)	25-30
ARAGO	A54 (Ind. 7)	18-20
ARAGO	A6 (Ind. 6)	18-20
ARAGO	A69 (ind. 8)	15-18
ARAGO	A7 (Ind. 9)	10
ALMONDA	AMD Cisterna 3	2 (Trinkaus *et al* to be published)
ALMONDA	AMD Cisterna1	8 (Trinkaus *et al* to be published)
ABRI PATAUD	AP1	14-15 (Billy 1975)
BANYOLES	BA-1	40 (de Lumley 1973)
BARMA GRANDE	BG- 3	12-13 (Formicola 1989)
BARMA GRANDE	BG- 4	14-15 (Formicola 1989)
BRASSEMPOUY	BR-96/884	10 (Gambier *et al* 2004)
CALDEIRAO	CA11	2-6 (Trinkaus *et al* 2001)
CALDEIRAO	CA2	10-12 (Trinkaus *et al* 2001)

COMBE CAPELLE[144]	CC-2	40-50 (Hoffmann & Wegner 2002)
CAVE OF HEARTHS	CH005	12 (Tobias 1971)
DOLNI VESTONICE	DV-13	21-25 (Trinkaus & Svoboda 2006: 34)
DOLNI VESTONICE	DV-14	13-15 (Trinkaus & Svoboda 2006: 35)
DOLNI VESTONICE	DV-15	21-25 (Trinkaus & Svoboda 2006: 37)
DOLNI VESTONICE	DV-31	21-25 (Trinkaus & Svoboda 2006: 40)
DOLNI VESTONICE	DV-37	16-20 (Trinkaus & Svoboda 2006: 41)
DOLNI VESTONICE	DV-III	36-45 (Trinkaus & Jelinek 1997)
FARINCOURT	Farincourt 1960-7	11 (Skinner 1997b)
GIBRALTAR	GB2	5 (Tillier 1982; Williams 2006)
GROTTA BREUIL	GB-2	30 (Manzi & Passarello 1995)
GUATTARI	GT-3	18-20 (Mallegni 1991)
LA QUINA	H-5	< 30 (Trinkaus 1980)/ 20 (Williams 2006)
KULNA	KU-1 A 17 092	14(Jelinek 1988)
LACHAUD	Lachaud 1980-6 Lachaud 3	18,6 (Skinner 1997b)
LACHAUD	Lachaud 1980-8-1 Lachaud 5	15,8 (Skinner 1997b)
LE MOURIN	Le Mourin 2	11-12 (Bouvier 1971)
LES ROIS	Les Rois A 1958-148-1	10-11 (Mouton & Joffroi 1958)
LES ROIS	Les Rois B 1965-148-2	11 (Mouton & Joffroi 1958)
LE MOUSTIER	LM-1	15,5-16 (Thompson & Bilsborough 1997)
MALARNAUD	MA	11,2 (Granat & Heim 2003)
MAUER	MA	18-25 (Kraatz 1992)
MONT-GAUDIER	MG4	12-14 (Duport & Vandermeersh 1976)
MLADEČ	Mladeč 1	16-17 (Wolpoff *et al* 2006)
MLADEČ	Mladeč 2	17 (Wolpoff *et al* 2006)
MLADEČ	Mladeč 8	35 (Frayer *et al* 2006)
MONTMAURIN	MM1	15,5 (Granat & Heim 2003)
OCHOZ	OC-1	25 (Williams 2006)
PAVLOV	Pavlov 1	36-45 (Trinkaus & Svoboda 2006: 42
PAVLOV	Pavlov 2	26-35 (Trinkaus & Svoboda 2006: 42)
PAVLOV	Pavlov 28	18-35 (Trinkaus & Svoboda 2006: 44)
PONTNEWYDD	PN4	8 (Green 1984)
SUBALYUK	S-1	25-35 (Pap *et al* 1995)/25 (Williams 2006)
SAINT CESAIRE	SC1	36 (Wolpoff 1999:689)
SKHÛL	Skhûl 5	30-40 (Johanson & Blake 1996)
SOLUTRE	Solutre 1956-49	5 (Skinner 1997b)
STEINHEIM	ST	25 (Street *et al* 2006)
ST. GERMAIN LA RIVIÈRE	St. Germain la Rivière B3	7 (Skinner 1997b)
ST. GERMAIN LA RIVIÈRE	St. Germain la Rivière B5-7	5 (Skinner 1997b)
TABUN	TB-1	30-35 (McCown & Keith 1939)
VINDIJA	VI-11.39 (206)	15 (Wolpoff *et al* 1981)
VINDIJA	VI-11.40a (226)	19 (Wolpoff *et al* 1981)
VINDIJA	VI-11.45 (231; VI-76-231-G3A)	23-26 (Wolpoff *et al* 1981)
ZAFARRAYA	Z-16	12 (Barroso *et al* 2006)

***Table 53**. Individuals with known ages-at-death and microwear preserved.*

Since not all teeth erupt at the same time and within the same individual different functional teeth ages can be found. A tooth-age variable was computed following Skinner (1997b). Thus, several teeth of each individual can be considered since the microwear pattern is

[144] Combe Capelle is now confirmed to be a Mesolithic burial (Hoffmann *et al* 2011). Analyses were performed prior to the publication of this data so it was kept. However, it has been excluded from the analysis in a population level comparison and has remained in all analysis in which population is not affecting results (ex. variability within the individual).

measured during the span that the tooth is exposed to food (functional period) and can accumulate microwear features (Pérez-Pérez *et al* 1994).

The age-since-emergence of each tooth was computed subtracting the age at which each tooth erupts, from the individual's age-at-death. It is not the aim of this analysis to debate on the speed of dental emergence and development in Neandertals (Wolpoff 1979; Ramírez-Rozzi & Bermudez de Castro 2004; Machiarelli *et al* 2006; Guatelli & Reid 2008). For the calculation of the dental age since emergence two different tooth emergence schedules were used: one only considering modern human erupting times (Ubelaker 1978; Williams 2006) and the other considering two different tooth emergence times: 1) modern humans emergence ages for the AMH sample, 2) Neandertal emergence ages for Neandertals and *H. heidelbergensis* following Granat & Heim (2003). All the statistical analyses were made twice, using the two procedures. The age intervals were established according to previous studies (Pérez-Pérez *et al* 1994; Romero & De Juan 2007). Individuals under 13 years old were considered *Infants*, from 14 to 18 *Juveniles*, and over 18 years old *Adults*.

Results within each population showed an age-related variability, which might be linked to changes in food consistency in infants and elders as Pérez-Pérez *et al* (1994) pointed out. Moreover, concerning children, dietary changes at the end of weaning are likely to have relevant consequences in microwear densities. Neandertal infants from 2 to 5 years showed higher striation densities than those from 6 to 13, which could be indicative that weaning occurred at an early age in this group, with young infants having an abrasive diet compared to subadults; an alternative explanation would be that enamel of deciduous teeth is less resistant to abrasion than that of the permanent dentition, and therefore scratches are formed with particles not such abrasive than those needed to scratch adult enamel. Only in the AMH sample does the microwear density increase steadily from infants to subadults, which could reflect a progressive increase in harder foods consumption, perhaps after weaning (*Figure 144*).

The correlation found between microwear variables and age of the individuals/teeth was significant in some cases (*Table 55*), although mainly related to length of the scratches and not density and in any case there seemed to be a continuous pattern related to age of the individuals. Most differences occurred when considering different schedules on more

ancient (Heidelbergensis and Neandertals) and more recent (AMH) populations.

	INFANT DECIDUAL	INFANT PERMANENT 6-10	INFANT PERMANENT 10-12	JUVENILE	ADULT	Total
AMH	6	2	10	25	47	90
NEANDERTHAL	4	0	2	19	55	80
HEIDELBERGENSIS	1	3	0	6	22	32
	11	**5**	**12**	**50**	**124**	**202**

		NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD	XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT	ST
AGE	r	0.078	-0.173	0.053	0.036	-0.226	-0.098	-0.006	-0.191	-0.018	-0.047	-0.234	-0.064	0.015	-0.258	-0.076
	P	0.270	0.014	0.452	0.606	0.001	0.165	0.934	0.006	0.799	0.509	0.001	0.364	0.835	0.000	0.281
INDIVIDUAL AGE	r	0.016	-0.186	-0.060	-0.062	-0.189	-0.125	-0.107	-0.128	-0.110	-0.002	-0.266	-0.161	-0.073	-0.235	-0.167
	P	0.822	0.008	0.400	0.378	0.007	0.077	0.129	0.070	0.121	0.973	0.000	0.022	0.303	0.001	0.018
TOOTH AGE (same schedule)	r	-0.041	-0.141	-0.057	-0.047	-0.114	-0.051	-0.104	-0.062	-0.072	-0.100	-0.195	-0.113	-0.104	-0.162	-0.100
	P	0.567	0.045	0.423	0.511	0.107	0.470	0.142	0.379	0.308	0.156	0.005	0.108	0.141	0.021	0.156
TOOTH AGE (different schedule)	r	0.048	-0.132	-0.021	-0.147	-0.163	-0.132	-0.065	-0.057	-0.065	-0.050	-0.190	-0.148	-0.105	-0.186	-0.155
	P	0.493	0.061	0.771	0.037	0.021	0.061	0.362	0.417	0.355	0.481	0.007	0.035	0.136	0.008	0.028

***Table 55**. Pearson correlation between microwear variables and age of the Individuals. "Age" was a discrete category (Infant: up to 12 yo; Subadult: up to 18 yo and Adult: more than 18 yo). "Individual Age" derives from the age groups (0-5, 6-13, 14-25, 26-45 years old). Finally "Tooth age" includes both analyses: assuming the same erupting schedule and different erupting tempos.*

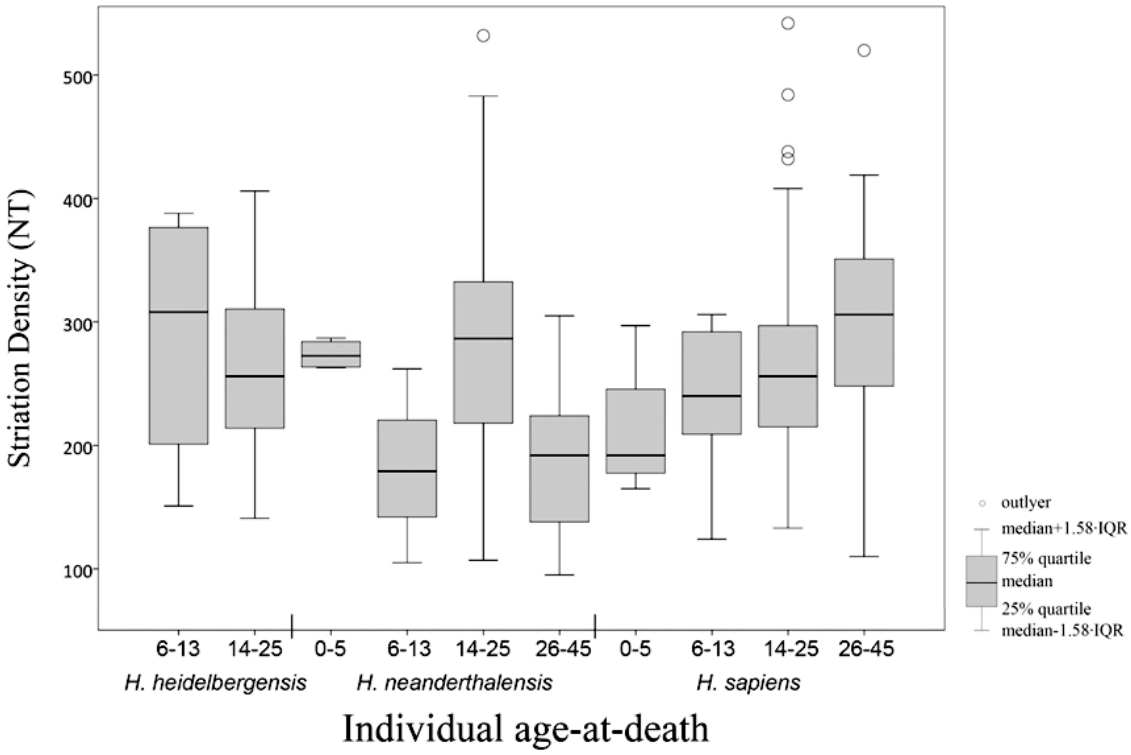


***Figure 144**. Variability of microwear density for the 3 human populations considered (Homo heidelbergensis, H. neanderthalensis, and H. sapiens) by age groups (0-5, 6-13, 14-25, 26-45 years old) considering individual age-at-death (Pinilla et al 2011).*

Although Pérez-Pérez *et al* (1994) suggested that the buccal striation pattern might be dependent on both the individual's age-at-death and tooth age-since-emergence, as expected if the pattern is a dynamic, cumulative process during the individual's life, the results found here fail to show such clear cumulative microwear formation process in the archaic humans, and only in modern humans did the age-at-death analysis of striation density show a more or less clear cumulative pattern (*Figure 144*) which was not maintained in the functional tooth age plot (*Figure 145*). In the ancient groups (Heidelbergensis and neandertals), once erupted, a tooth seems to quickly attain its functional microwear pattern. However, enamel structure, biomechanical and functional factors are likely to be responsible for a larger fraction of the variability observed. A more detailed investigation, with larger samples, is still needed to understand the pattern formation of the buccal microwear and how differences in age of emergence may affect the microwear in more recent populations.

One of the limitations of this study (Pinilla *et al* 2011) was the fact that tooth-types were mixed in order to attain wider sample sizes; therefore, differences on functional tooth age might be found when

considering each tooth separately. Deciduous teeth sample size was really small. Only two m1 were included in the sample and they actually belong to the same individual (Devil's Tower, Gibraltar) which does not allow any comparison. Both teeth, although upper and lower, show a very similar microwear pattern (*Figure 120*). Deciduous m2 is limited to PN4, GB2 (both jaws), CA11, CA2, Solutre and St Germain 3 and 5. Only within AMH infants there seems to be a relationship between scratches' density and age, showing younger individuals lower densities (however, the younger individual: CA11, shows a higher density (NT=194) than 5 yo individuals from Solutre (NT=190) and St. Germain B5 (NT=162) with a closer pattern to St. Germain B3 (NT=203) and CA2 (NT=209). Between populations Devil's Tower, CA11, Solutre and St. Germain B5 would be around 5 yo but neandertals show a higher striation density (NT=263.5) than modern humans. PN4, on the other hand, could be similar in age to St. Germain B3 but shows a lower density of scratches (NT=151). Density indexes show a population consistency in which neandertals (N=2 teeth; 1 individual) present the highest vegetarian-like diet and heidelbergensis (N=1) the highest meat dependent diet. It is however, within AMH where an age pattern arise showing younger individuals the most meat dependent diet (*Figure 146*).

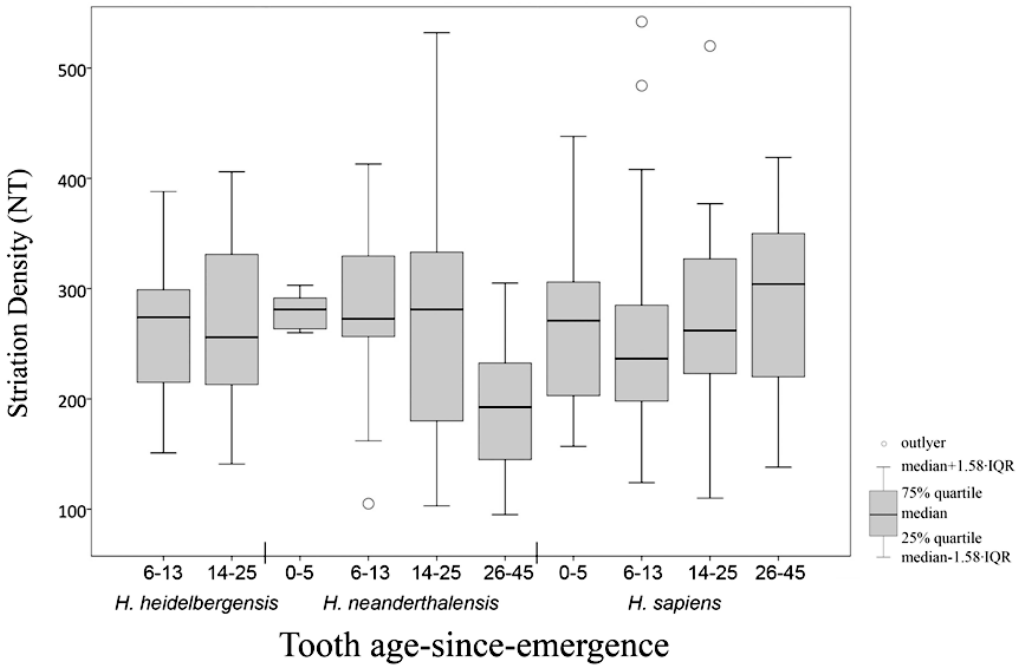


***Figure 145**. Variability of microwear density for the 3 human populations considered (Homo heidelbergensis, H. neanderthalensis, and H. sapiens) by age groups (0-5, 6-13, 14-25, 26-45 years old) considering and dental age-since-emergence (Pinilla et al 2011).*

El-Zaatari & Hublin (2009) argued that AMH presented a more homogeneous pattern than Neandertals and that Neandertals had a wide dietary range. In the present analysis heterogeneity of the sample cannot be assessed as sample size in neandertals is too small and the similarity in the pattern might be due to the fact that both teeth belong to the same individual. Macrowear and dentine exposure results (Skinner 1997b) suggested that Neandertal infants might have had more abrasive diets than modern human infants. Striation densities, larger in Neandertals than in modern humans, together with a higher NH/NT and lower NV/NT values agrees with Skinner (1997b) hypothesis. If these lower striation densities in AMH were confirmed, cultural differences in modern humans, such as stone boiling practices and soup consumption in the Upper Paleolithic (Hadingham 1979; Pfeiffer 1986; Nakazawa *et al* 2009), might explain the results obtained[145].

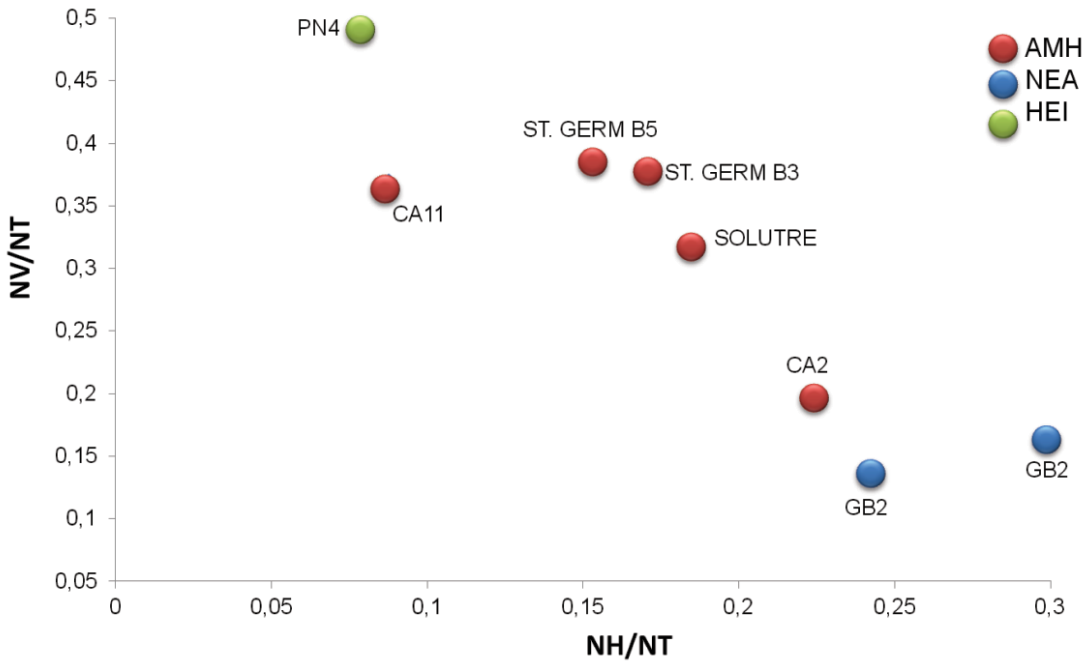


***Figure 146**. Infant m2 from H. Heidelbergensis (PN4: ~8 yo), H. Neanderthalensis (GB2: ~5 yo) and AMH (CA11: ~4 yo; Solutre: ~5 yo; St. Germain la Rivière B5-7: ~5 yo; St. Germain la Rivière B3: ~7 yo and CA2: ~11 yo). For references see chapter 5.*

However, on the permanent dentition no clear pattern is observed, neither considering the entire sample nor segmenting by population (*Figure 147*)[146].

[145] However, the position of PN4 will remain still to be explained although it represents only one case.
[146] Index values do not show any tendency depending on individual nor tooth age.

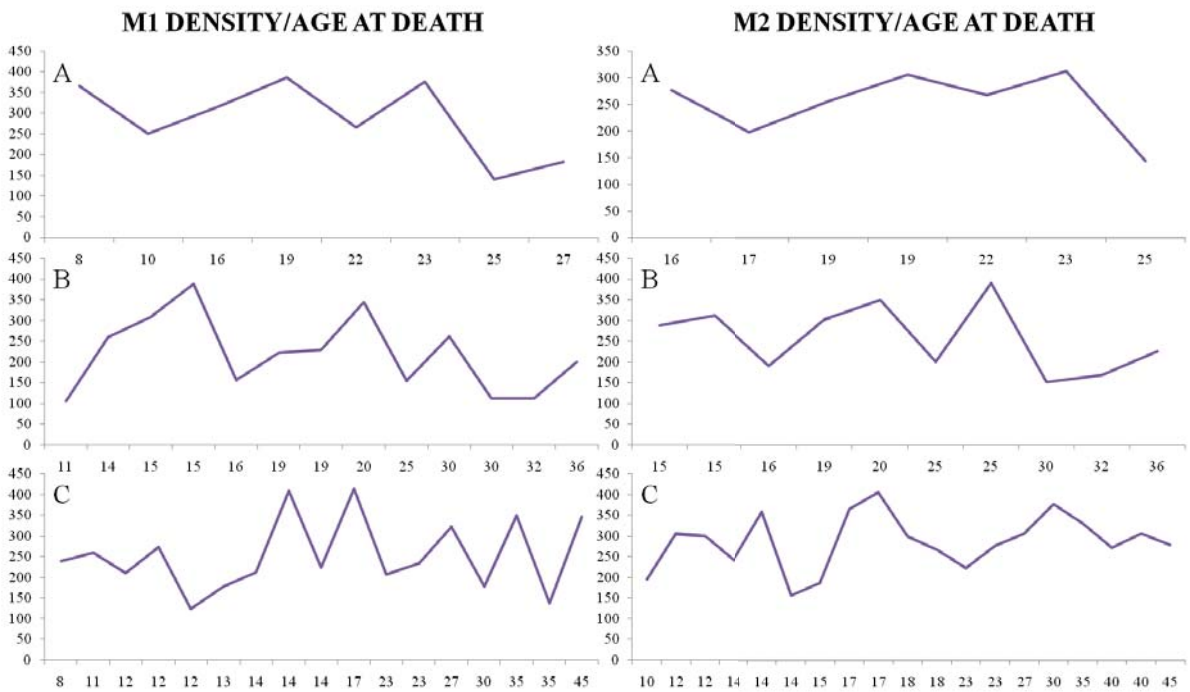


***Figure 147**. Tooth type (M1 left; M2 right) analysis of the density of scratches (axis y) and the age at death of the individual in A) heidelbergensis; B) neandertals and C) AMH. Similar results were obtained on premolars and M3 but sample sizes were smaller. Heidelbergensis M1 N=8; M2 N=7; Neandertals M1 N=13; M2 N=10 and AMH M1 N=17; M2 N=19.*

11.2. Sex-related variability

The analysis of sex related variability within each population has been analyzed in each chapter (*see chapters 7.2.2, 8.2.2, 9.2.2 and 10.2.2*). Significant differences between sexes occur only on Aleutians, Australians and *H. heidelbergensis*. Within the fossil populations, Middle Pleistocene and Middle Paleolithic present low-mean differences having males higher densities and shorter scratches than females. In the UP the pattern changes, being males who present less but longer scratches. Therefore three moments of change can be outlined in the period (*Figure 148*): 1) The insignificance of microwear differences from Middle Paleolithic onwards; 2) The change of the pattern being females who present a more abrasive diet on the Upper Paleolithic (both periods; Kuhn & Stiner 2006; Stiner & Kuhn 2009) and 3) The increase of sexual microwear differences in the LUP (Villotte *et al* 2010). Index values show that in most of the HG groups (55.5%), females show higher NH/NT values than males. This pattern is only occurring on the LUP. Except for this period, there is a decrease in the NH/NT difference between sexes from the Middle Paleolithic to the EUP (Diff. NH/NT HEI=0.06; NEA=0.02; EUP=0.01; LUP=-

0.02). The NV/NT show higher values on females in 66.6% of the HG groups as well as in the Middle Pleistocene and the Middle Paleolithic, but not on the UP (any sub-group). The variation of the differences on the fossils fits within the variation observed in the HG, except for the Heidelbergensis on the NV/NT variable, which shows the highest difference of the sample.

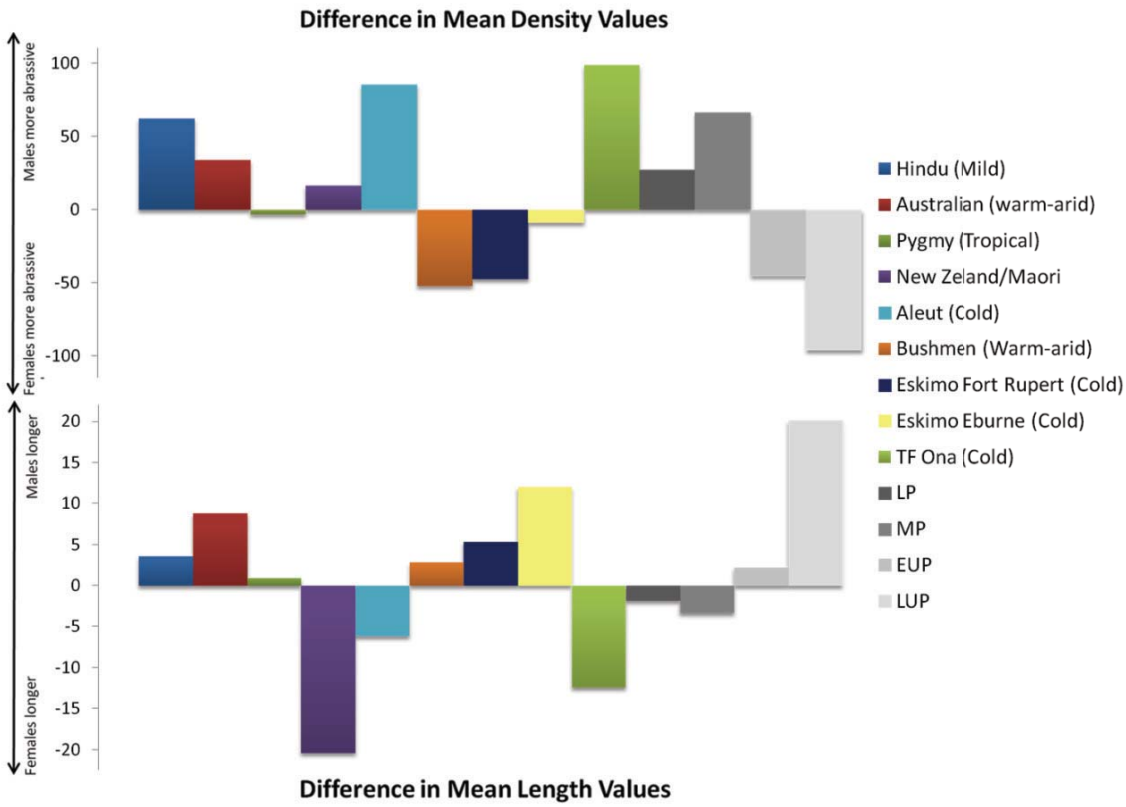


***Figure 148**. Differences (absolute values) in density (upper) and length (lower) microwear values between sexes on each population including HG and fossil specimens. Data available in Tables 30, 34, 38 and 45.*

The observed differences in density of scratches and index values point towards a more meat-based diet on females on Bushmen, showing more scratches, lower NH/NT and higher NV/NT values. Fort Rupert Eskimos show also a higher abrassivity on females but not an increased of vertical respect to horizontal scratches; while Australians and Eburne Eskimos show more vertical than horizontal scratches on females, although not more scratches. Variation in index values (*Figure 149*) show a great heterogeneity of the groups. Differences were divided into three categories: 1) low variation (when population shows less than 1 point in one variable and less than 0.2p in the other): Hindus, Eskimos (Fort Rupert and Eburne), Pygmies, Maoris and Neandertals; 2) mean variation (when variation occurs in one of the variables mainly showing more than 1p in

one variable but less than 0.2p in the other): includes only fossil groups of Middle Pleistocene and Upper Paleolithic (both EUP and LUP) and 3) high variation (when variation occurs on both variables showing more than 0.5p of difference): Aleut, Bushmen, Australians and Tierra de Fuego. Only on the high difference category a distinction can be made according to climate showing Aleut and Tierra de Fuego females a more vegetarian-like diet while the most vegetarians in warmer habitats (Australians and Bushmen) are males. This result is not conclusive but contradicts the idea that, when differences occur (significant differences were found in Australians and Aleutians), females show loss animal origin proteins even during pregnancy and breastfeeding (Harris 2004: 256). In the low variability category no pattern can be drawn, including cold and warm inhabitants and females and males higher meat consumption both climatic categories. Finally on the mean variation group, only fossils are included but the pattern is different showing a more carnivorous pattern Middle Pleistocene females and Upper Paleolithic males.

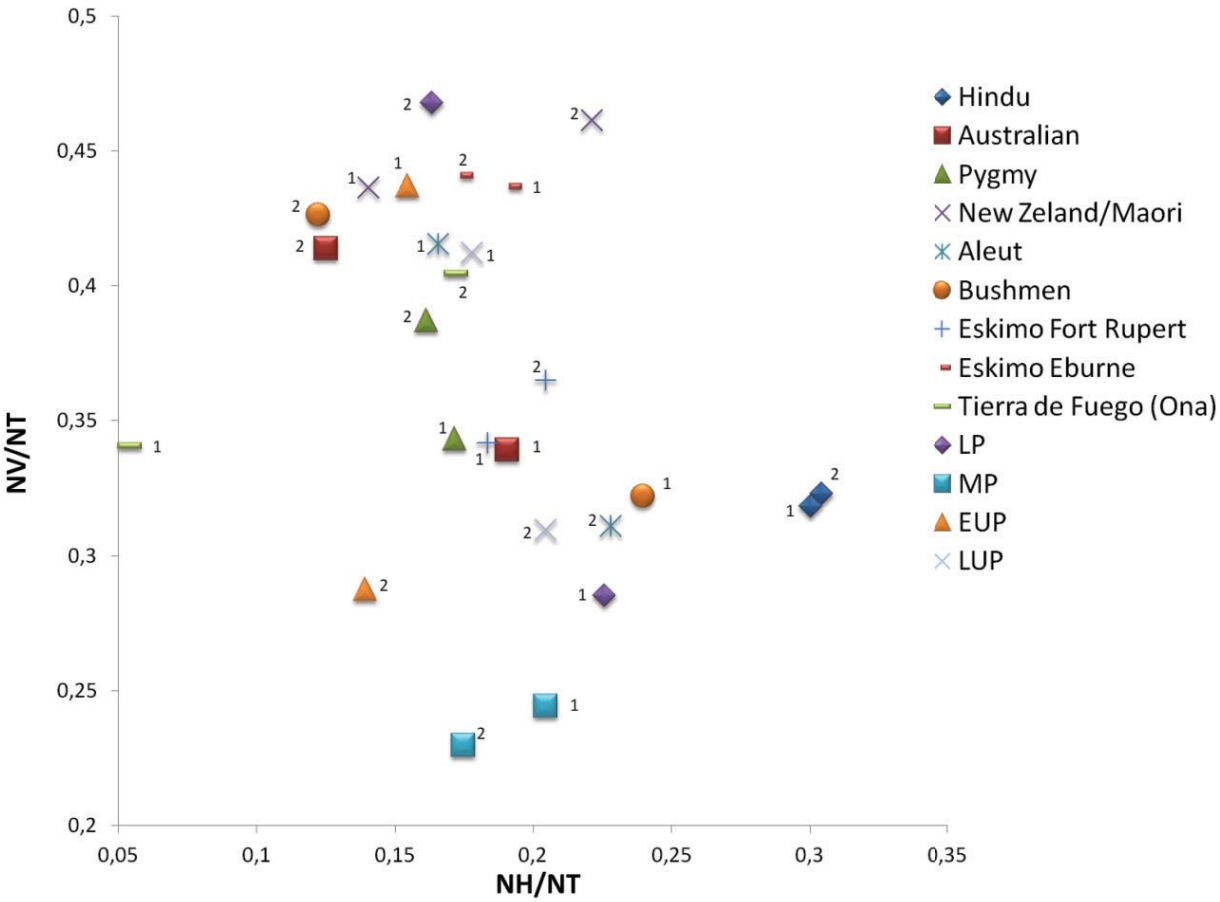


***Figure 149**. Male and Female variation in NH/NT and NV/NT (each population includes two points: 1=Male and 2=Female).*

11.3. European Modern Humans variability

"…where regional comparisons are possible. modern humans of the transitional period seem to have occupied the same locations. performed many of the same activities and consumed the same large mammals".
Hoffecker 2002: 178

The main objective of this chapter was to compare the buccal microwear patterns of European Neandertals and AMH (N=58) in order to detect affinities or discrepancies in their subsistence strategies in relation to climatic conditions. The sample was segmented by time periods[147]:

Middle Paleolithic (N=25): Subalyuk (S1), Ochoz (OC1), Kulna (KU1), La Quina (H5), Montgaudier (MG), Malarnaud (MAL), Le Moustier (LM), Saint Césaire (St. Cés), El Sidrón (SDR-1, SDR-2, SDR-12, SDR-15), Figueira Brava (FB), Banyoles (BA), Vindija (Vi-206, Vi-231, Vi-259, Vi-299), Grotta Breuil (GB), Guattari (GT-2, GT-3), and Sima de las Palomas (SP-1, SP-29, SP-59, SP-75).

Early Upper Paleolithic (N=23)

Isturitz III, Mladeč (ML-1, ML-2, ML-8, ML-9B, ML-10), Vindija (Vi-22.4, Vi-22.7), Dolni Vestonice (DV-III, DV-13, DV-14, DV-15, DV-31, DV-37), Pavlov (PV-1, PV-2, PV-28), Předmostí (Pr-26, Pr-30), Grotte des Enfants (GdE-3), Barma Grande (BG-2, BG-4), Sungir[148].

Late Upper Paleolithic (N=11)

Abri Pataud (AP), Round du Barry (RB8), Lachaud (LCh-3, LCh-5), Abri des Cabônes (Ran-80), Farincourt, Caldeirao 1 (CA1), Almonda (Cist-2), El Pirulejo A (PIR-A), Tito Bustillo 75 (TB75), Grotte des Enfants 4 (GdE4).

11.3.1. Chronology

All microwear variables followed normal distributions (Kolmorov-Smirnof test, P≥0.005). One-way ANOVA tests showed significant differences between groups in 33% (5/15) of the microwear variables: XH (P=0.021), NV (P=0.000), XDM (P=0.001); NT (P=0.036) and XT (P=0.014). The *post-hoc* Bonferroni test showed (*Table 56*) that most of the

[147] Only Individuals for which references are clear enough were included.
[148] Sungir, although appeared different from the rest of the European sample in chapter 10 was included in some analyses (will be specify whether the Individuals are included or not).

differences were found between EUP-LUP and MP-EUP while MP and LUP show no significant differences.

EUP	NV (P=0.000); XDM (P=0.043); NT (P=0.007)	
LUP		XH (P=0.025); NV (P=0.046); XDM (P=0.001); XT (P=0.012)
	MP	EUP

***Table 56**. Post-hoc tests showing significant differences between time related groups periods (Neandertal and AMH samples together), only including the European sample.*

		NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD
MP (N=25)	Mean	50.17	138.43	99.23	61.78	140.16	101.65	68.11
	median	*45.00*	*133.47*	*99.22*	*53.00*	*130.88*	*92.95*	*67.00*
	Std	30.65	33.21	28.66	39.47	36.86	42.51	33.48
EUP (N=23)	Mean	43.78	121.21	85.20	114.24	135.28	110.01	58.72
	median	*37.50*	*124.11*	*87.36*	*107.00*	*128.39*	*110.47*	*57.00*
	Std	21.72	27.92	30.02	47.40	28.01	25.73	28.26
LUP (N=11)	Mean	49.18	152.51	109.19	82.82	161.05	117.65	66.77
	median	*50.00*	*157.81*	*115.30*	*80.00*	*167.15*	*115.16*	*62.00*
	Std	16.37	27.02	31.60	26.60	27.12	24.47	29.03

		XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT	ST
MP (N=25)	Mean	118.71	82.56	48.72	119.66	80.49	232.30	131.03	97.94
	median	*116.02*	*89.11*	*50.00*	*113.47*	*81.48*	*229.00*	*129.13*	*95.14*
	Std	22.15	19.44	20.71	23.74	27.14	85.77	25.90	24.68
EUP (N=23)	Mean	114.06	85.89	60.54	103.70	76.49	279.15	121.96	100.92
	median	*107.46*	*77.65*	*60.00*	*98.01*	*77.41*	*293.00*	*121.64*	*103.20*
	Std	34.27	28.73	29.50	17.62	19.96	81.10	21.62	16.59
LUP (N=11)	Mean	127.28	94.01	47.77	136.97	97.61	250.73	147.68	111.25
	median	*124.33*	*86.02*	*38.00*	*138.79*	*106.74*	*237.00*	*146.39*	*111.19*
	Std	19.50	18.50	37.58	30.37	28.81	50.95	19.74	17.14

***Table 57**. Mean, Median and standard deviation of each population considered.*

Neandertals show mean lower microwear values than Modern humans in 73.33% of the variables (*Table 57*) showing only higher values on horizontal scratches (all variables) and NMD. When segmenting the UP into EUP and LUP, this last period shows the higher values in all the length and standard deviation of the length (including XT) variables; neandertals maintain the higher density on NH and NMD and EUP presents the highest values on NV, NDM and NT.

A bivariate plot of striation density (NT) *vs* length (XT) showed a great overlap among the three groups considered: MP, EUP and LUP (*Figure 150*). Only EUP shows a correlation between density and length of the scratches (r=-0.69; P=0.000) while neandertals and LUP show no correlation between those two variables. A Principal Components Analysis (PCA) was made to derive a reduced set of variables representing the 15 original microwear variables. The first component (PC1) explained 43.17% of total variance and was correlated with XT (r=0.97) and ST (r=0.87); the second component (PC2) explained 16.92% of total variance and was correlated with NT (r=0.92). The resulting graph is very similar to the NT/XT showing: 1) a great overlap between groups and 2) the smallest dispersion in the UP *vs.* MP.

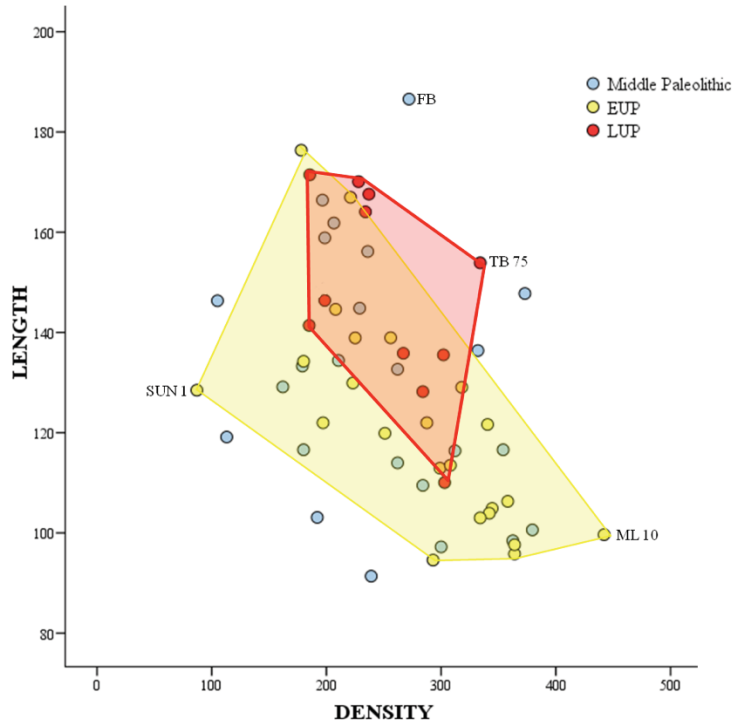


***Figure 150**. Bivariate plot of striation density (NT) and length (XT) including all the specimens analyzed for the three time periods considered: MP (Middle Paleolithic), EUP (Early Upper Paleolithic) and LUP (Late Upper Paleolithic).*

Mean values by populations show no-significant differences on Lalueza *et al* (1996) indexes (*Figure 151*), although there is a tendency on neandertals to show higher NH/NT values (greater than 0.2) than AMH (lower than 0.2 on both groups) and lower NV/NT (less than 0.3) than AMH (higher than 0.3) with EUP presenting the highest value (0.41). Main shifts occur between Middle Paleolithic and EUP as well as between EUP and LUP (Straus 1983, 1990, 2003; Finlayson 2004; Costamagno 2006; Richards 2009).

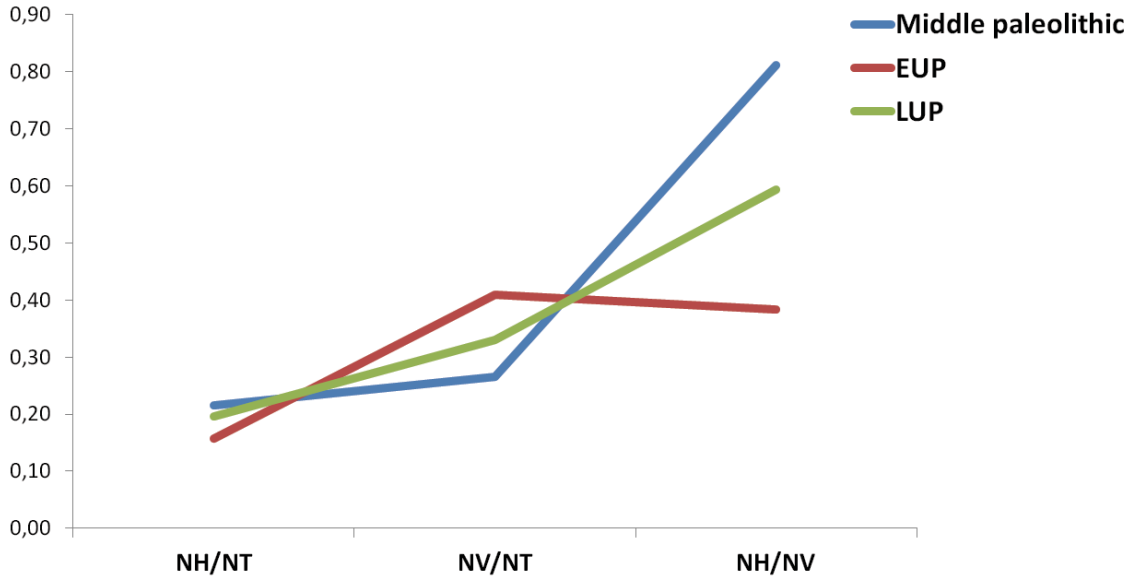


***Figure 151**. Mean values of density indexes (NH/NT; NV/NT and NH/NV) (Lalueza et al 1996) on MP, EUP and LUP individuals.*

A Linear Discriminant Analysis (LDA) with the original microwear variables (*Figure 152*) showed significant differences between the chronological groups considered (Wilk's Lambda, P=0.000); the first discriminant function (F1) explained 84.8% of total variance and was mainly correlated with NV (r=0.45) and NDM (r=0.19), showing the EUP sample the highest values; the second function (F2) explained 15.2% of total variance and was mainly correlated with XDM (r=0.56), XT (r=0.52) and ST (r=0.52), having the LUP sample larger values for this function than the MP one. The *post*-hoc correct classification probability was 75.4% (56.9% after cross-validation).

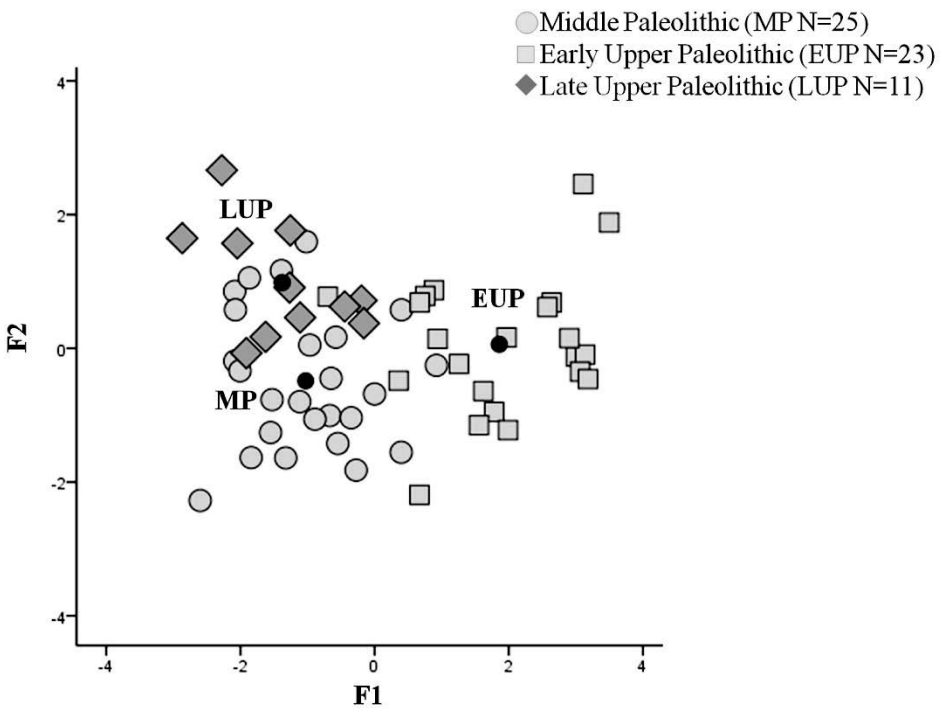


***Figure 152**. Linear Discriminant Analysis (LDA) of the three time periods considered.*

11.3.2. Geography

When the geographical area is considered, one-way ANOVA show significant differences on XH (F=4.38; P=0.008), XV (F=6.41; P=0.001), XDM (F=6.73; P=0.001) and XT (F=6.54; P=0.001) (*Table 58*). Generally speaking, length of horizontal, vertical and distomesial (as well as total) scratches is greater in western populations (north and south) while shorter scratches are found on central European humans. This trend is maintained when segmenting the sample by population (MP-EUP-LUP) on ancient individuals but geographical differences disappear on the LUP (*see chapters 9 and 10*).

NW			
SW	XV (P=0.013) XT (P=0.048)		
CE	XH (P=0.025) XV (P=0.013) XDM (P=0.000) XT (P=0.001)		
CMed	XH (P=0.026)		
	NW	**SW**	**CE**

***Table 58**. Significant differences on one-way ANOVA between areas (both neandertals and modern humans are analysed together).*

There is therefore, no clear trend separating northern from southern populations but a longitudinal shift. Only when segmenting the sample by population differences due to latitude are significant and only on the EUP individuals, presenting southern individuals less scratches (NH P=0.003; NMD P=0.017) and longer (XV P= 0.009; XT P=0.030). The use of the PC values (*see page 359*) segmented by geographical area can be used to establish population differences and chronological trends within each geographical entity (*Figure 153*). Those trends are different on each case, indicating the importance of considering data within its own context as no tendency from one area can be successfully extrapolated to another (*Table 59*)[149].

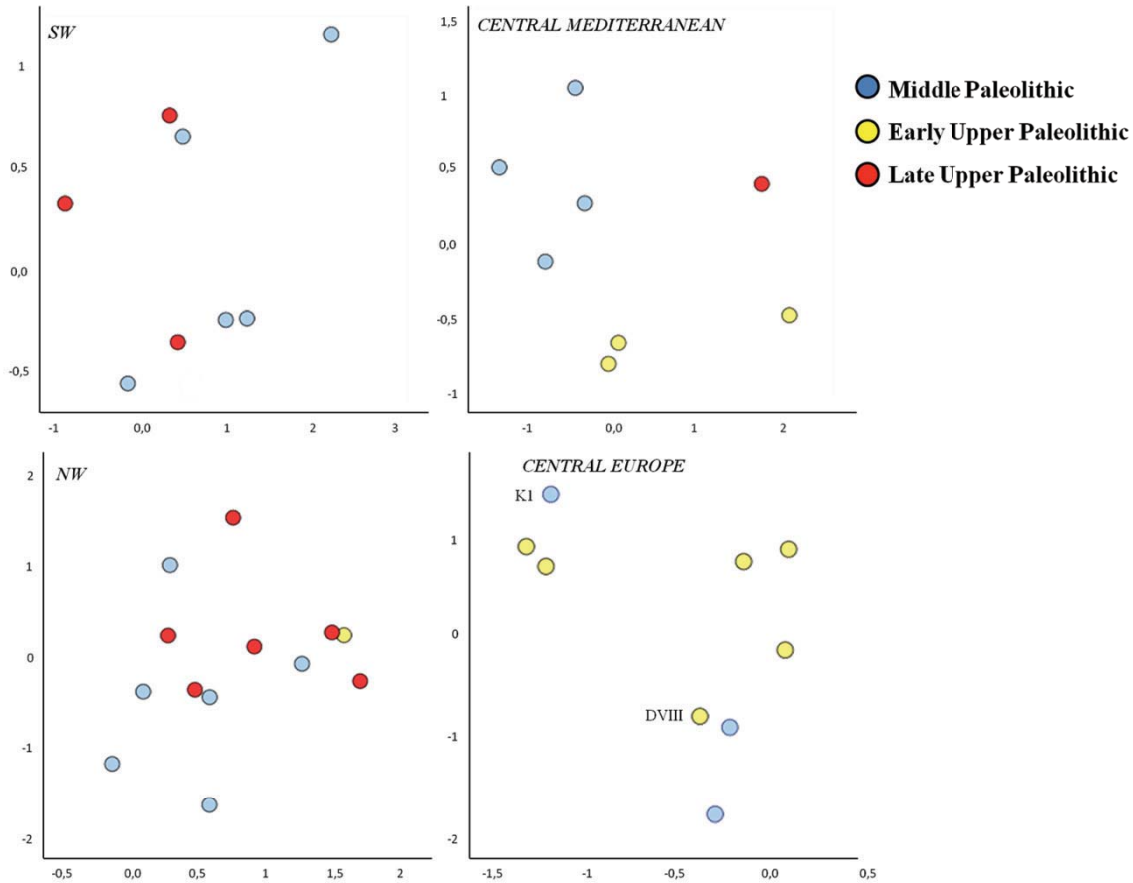


***Figure 153**. PCA showing values on each geographical area segmented by population (NE is only one individual, Sungir, and therefore no analysis has been performed).*

Southwestern sites lack representation of EUP individuals. The main distinction between neandertals and modern humans occur on length of the scratches (PC1), having neandertals longer scratches. Within the configuration Figueira Brava presents the highest density of scratches

[149] The tendency within each area is, however, consistently similar (*see table 58*).

together with longest scratches (NT=272; XT=186.56). Banyoles, Cova Foradá and Sima de las Palomas present the lowest densities of scratches (NT=206; 196 and 135 respectively). Zafarraya 16 presents a different pattern, closer to FB in density (NT=262) but with shorter scratches (XT=132.66). This configuration plots Z16 close to LUP individuals from Caldeirao and Pirulejo. Within modern humans, Cisterna appears different to the rest of the population, with lowest density of scratches (NT=141)[150].

Northwestern area includes the three populations although EUP is only represented by Isturitz. In this area, overlap is greater but there is a tendency in neandertals to present shorter scratches (PC1) than modern humans together with slightly lower densities (PC2). La Quina, however, presents a high density (NT=332) which might be related to different strategies on this period.

The three populations analyzed belonging to Central Mediterranean area, are clearly distinct. Neandertals present higher densities and shorter scratches than modern humans. The distinction on density is specially marked between neandertals and EUP. Moreover, it is interesting the distance (in density but not in length of scratches) within Vindija site between neandertals and modern humans (*Figure 155*). Grotte des Enfants individuals are characterized by presenting the longest scratches; and GdE4 (LUP) differs from EUP due to the increase in abrassivity as the combination of both a high density (NT=228) together with long scratches (XT=170.07).

Central European individuals show a clear difference between neandertals and Early Upper Paleolithic due to higher densities of scratches on modern humans. One neandertal break this association: Kulna, who present the highest density of the area (NT=379.50). The fact that Kulna is from OIS 3, the same period as the modern humans considered in the analysis, while Subalyuk and Ochoz are associated to an older OIS (probable 4 although 5 cannot be discarded) can explain the

[150] Portuguese samples are associated to cold environments (although different intensities could be possible; Ferreira Bicho 1994; González Sampériz *et al* 2010; Trinkaus *et al* in press) while PIR-A is considered to come from warm and humid environments (López Sáez *et al* 2008). Although chronologically there are differences, it is Caldeirao 1 the most distinct individual, being 5-7 Ka older than Cisterna 2 and PIR-A. Similarly, technology would have plotted the chronologically younger individuals together. The only difference of Cisterna 2 is the age of the individual, described as "young adult" (Trinkaus *et al* in press) while Caldeirao 1 (Trinkaus *et al* 2001) and probably PIR-A can be considered as "adults".

configuration of the PCs[151]. Within modern humans, first component separates two groups: 1) Dolni Vestonice (both sites) and Předmostí presenting longer scratches and 2) Pavlov and Mladeč sites. Mladeč position could be explained by the mild climate of the interstadial (Smith 1982) in front of colder environments on Předmostí, Dolni Vestonice sites and Pavlov (Kovanda 1991; Svobodova 1991; Svoboda *et al* 1996; Damblon 1997) but climate would not explain Pavlov position. Chronology and technology are also unable to explain the position of Pavlov closer to Mladeč than to other Pavlovian sites (*see Annex 4; chapter 17*)

	HIGHER DENSITY	LONGER SCRATCHES
NORTH WESTERN	**AMH (253.64)-**NEA (151.87)	**AMH (151.84)-**NEA (137.08)
CENTRAL EU	**AMH (308.28)-**NEA (224.16)	**AMH (113.08)-**NEA (112.11)
WESTERN MED	**AMH (263.33)-**NEA (170.16)	AMH (128.98)-**NEA (150-53**)
CENTRAL MED	**AMH (233.25)**-NEA (295.21)	**AMH (141.20)-**NEA (107.88)

	DIFFERENCE IN POPULATIONS
NORTH WESTERN	-
CENTRAL EU[152]	-
WESTERN MED	NV (F=25.85; P=0.001), NMD (F=8.77; P=0.021), XMD (F=7.24; P=0.031); NV/NT (F=16.98; P=0.004)
CENTRAL MED	XV (F=19.06; P=0.001), SV (F=24.53; P=0.000), NMD (F=16.51; P=0.002), XT (F=13.31; P=0.004), ST (F=15.03; P=0.003; NV/NT (F=6.07; P=0.031)

Table 59. *Mean density (NT) and length (XT) values on each geographical area for Neandertals and AMH and variables significantly different between both groups. In black the highest value. AMH show higher densities and length of scratches in all the areas except on the western Mediterranea, where Neandertals show longer scratches.*

11.3.3. OIS

The chronological periods (MP, EUP, LUP) considered in the previous analyses included specimens as old as Montgaudier and as young as Grotte des Enfants 4, spanning along the entire Würm; therefore, they were segmented by OIS and population (*Table 60*)[153].

[151] It can be also argued that, although the three neandertal sites are associated to coniferous forest (Svoboda *et al* 1996:22, 24, 79, 88; Sroubek *et al* 2001), climate at Kulna was warmer (Musil 2003: 171) than that of Ochoz and Subalyuk (Klima 1962: 224; Svoboda *et al* 1996: 24, 79). However, this will not explain the similarity of Kulna and AMH.

[152] In Annex 4 chapter 17, the area includes Vindija (now considered from Central Mediterranea) and therefore, results change.

[153] This data includes all the individuals from chapter 9 (Middle Paleolithic), including OIS 5 Skhûl and Tabun from the Near East; see table 40.

		NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD
OIS-2 (N=11)	mean	49.18	152.51	109.19	82.82	161.05	117.65	66.77
	median	*50.00*	*157.81*	*115.30*	*80.00*	*167.15*	*115.16*	*62.00*
	Std	16.37	27.02	31.60	26.60	27.12	24.47	29.03
OIS-3 AMH (N=23)	mean	43.78	121.21	85.20	114.24	135.28	110.01	58.72
	median	*37.50*	*124.11*	*87.36*	*107.00*	*128.39*	*110.47*	*57.00*
	Std	21.72	27.92	30.02	47.40	28.01	25.73	28.26
OIS-3 NEA (N=21)	mean	57.38	137.04	98.38	68.85	144.39	108.02	72.29
	median	*48.00*	*132.45*	*100.67*	*60.00*	*145.83*	*98.22*	*72.00*
	Std	33.40	32.40	24.08	41.04	40.65	48.77	33.22
OIS-4 (N=8)	mean	47.50	121.87	77.10	69.81	127.78	92.67	61.44
	median	*51.25*	*121.04*	*71.87*	*65.50*	*117.57*	*88.55*	*57.50*
	Std	21.81	22.64	22.71	32.08	30.81	22.40	37.22
OIS-5 (N=3)	mean	23.67	117.86	73.93	48.67	153.03	114.02	37.50
	median	*24.00*	*110.08*	*69.77*	*46.50*	*159.97*	*128.97*	*29.50*
	Std	6.01	25.07	27.90	8.95	32.13	29.00	20.69

		XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT	ST
MIS 2 (N=11)	mean	127.28	94.01	47.77	136.97	97.61	250.73	147.68	111.25
	median	*124.33*	*86.02*	*38.00*	*138.79*	*106.74*	*237.00*	*146.39*	*111.19*
	Std	19.50	18.50	37.58	30.37	28.81	50.95	19.74	17.14
MIS 3 AMH (N=23)	mean	114.06	85.89	60.54	103.70	76.49	279.15	121.96	100.92
	median	*107.46*	*77.65*	*60.00*	*98.01*	*77.41*	*293.00*	*121.64*	*103.20*
	Std	34.27	28.73	29.50	17.62	19.96	81.10	21.62	16.59
MIS 3 NEA (N=21)	mean	112.92	78.84	53.38	123.71	83.53	250.94	131.78	99.03
	median	*110.76*	*83.92*	*52.00*	*116.18*	*81.81*	*239.00*	*132.66*	*95.14*
	Std	19.72	18.42	21.52	25.52	29.20	73.17	27.07	25.38
MIS 4 (N=8)	mean	111.82	77.24	42.50	102.34	70.87	231.88	117.68	86.15
	median	*114.72*	*82.74*	*45.00*	*100.03*	*72.92*	*194.75*	*113.78*	*86.68*
	Std	26.69	26.37	20.40	19.64	16.62	90.55	22.94	15.95
MIS 5 (N=3)	mean	109.75	72.19	35.00	101.77	73.09	150.67	126.60	94.86
	median	*104.74*	*64.13*	*26.00*	*96.32*	*62.76*	*149.00*	*133.29*	*105.49*
	Std	15.98	17.56	15.59	10.14	28.79	27.54	16.49	21.10

***Table 60**. Mean, median and standard deviation of the periods analysed.*

The LDA also showed a great overlap between groups. Wilk's Lambda was significant (R=0.81, P=0.001) but the jackknife classification probability was only 37.9%; F1 (71.1%) was correlated with XH (r=–0.26)

and F2 (18.1%) with NV (r=0.47) and NT (r=0.41) (*Figure 154*). The first discriminant function (F1) discriminates OIS 3 Neandertals from OIS 3 AMH; with Neandertals having longer horizontal scratches.

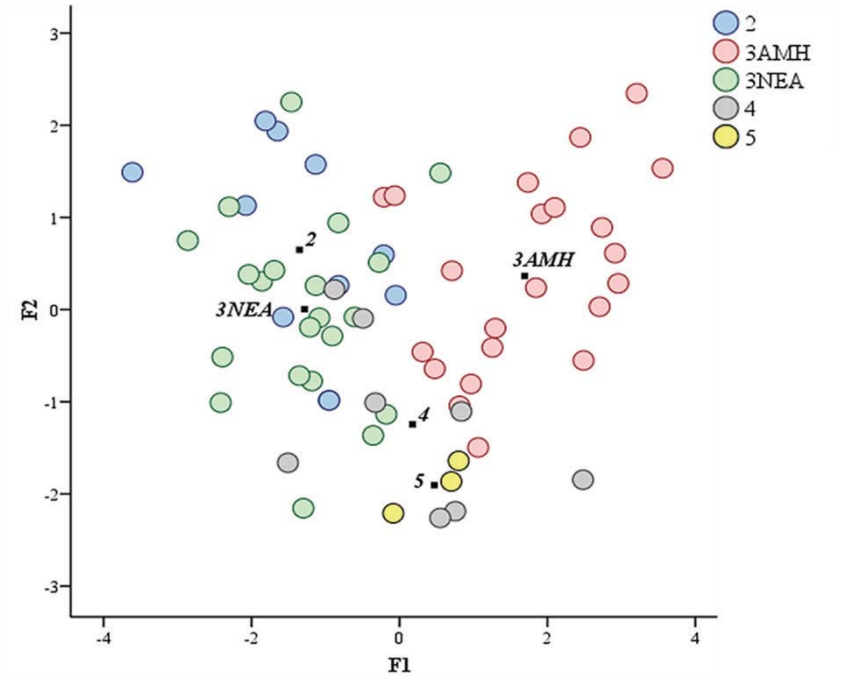


***Figure 154**. Discriminant analysis of OIS periods separating OIS 3 Neandertals (green) from OIS 3 AMH (red).*

The OIS 3 sample included 40 specimens, 22 AMH from 11 sites and 18 Neandertals from 9 sites. The whole sample spanned from 50-60 *Ka* (SP-1) to 24-23 *Ka* (GdE-3). Although Vindija included both Neandertal and AMH their chronologies were unclear and individuals included in this analysis are as far as 10-20 *Ka*. Striation density and average lengths greatly vary as well, showing Vi-259 and Vi-226 striation densities similar to those of the AMH (*Figure 155*) which is in agreement with previous analysis on Vindija neandertals and modern humans (*see Annex 4 chapter 17*).

Most OIS-3 AMH individuals (68%) were from central Europe (69%) and have been associated to cold environments (though Vindija and Předmostí might correspond to a milder climate) and only two sites include Aurignacian tools (Isturitz and Mladeč). However, OIS 3 Neandertals have been associated mostly to mild climates (only Le Moustier and Guattari 2 are clearly associated to low temperatures and open landscapes) in refugee areas (Iberia, south-western France, western coast of Italy and Vindija). Within the OIS 3 sample, one way ANOVA

shows that Neandertals and AMH, significantly differ on NV (F=15.96 P=0.000), NT (F=4.12, P=0.049), XH (F=3.84, P=0.005) and XDM (F=9.59, P=0.003), showing the AMH higher scratch densities and Neandertals, longer scratches.

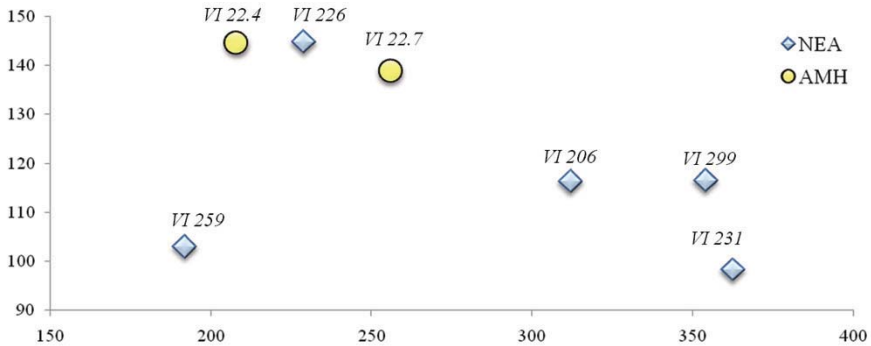


***Figure 155**. Variability of microwear density (NT, X-axis) and length (XT, Y-axis) of the Neandertal and AMH specimens from Vindija.*

A LDA by population within the OIS 3 period, clearly discriminated the two groups (R=0.85, P=0.000), with a 95% correct classification (85% after cross-validation). The AMH specimens Isturitz III and to a lesser extent DV37 and DV31, were at the lower end of the discriminant function derived (*Figure 156*). Isturitz was actually the most ancient individual in the sample, but this was not the case for DV individuals. Similarly, SDR15, SDR 12 and SP75 were at the upper end of the Neandertal sample, close to the AMHs not being the more recent individuals. Thus, no clear chronological trend was observed as shown by Patou-Mathis (2000), Steele (2004), Fiorenza *et al* (2011a) and El-Zaatari *et al* (2011).

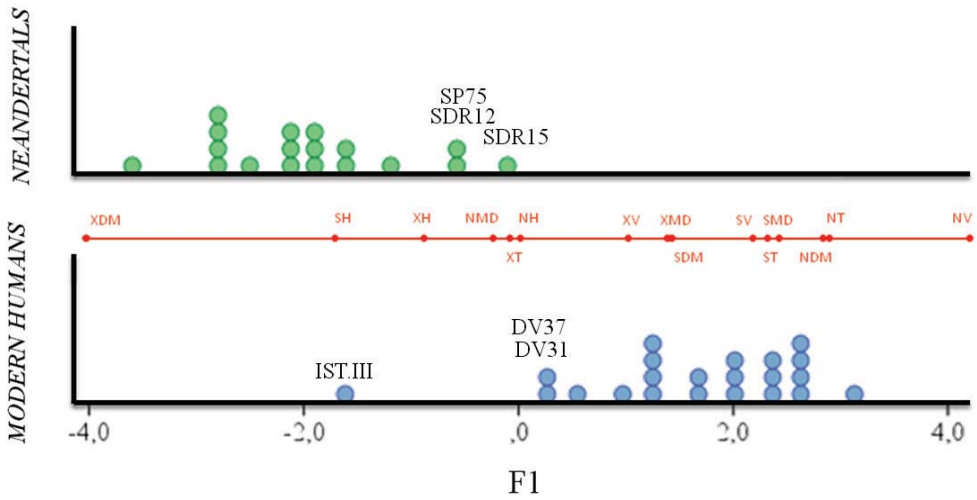


***Figure 156**. Discriminant analysis between ANH and Neandertals from OIS 3.*

Possible shifts within OIS 3 have been analyzed according to technology (*Table 61*). This factor shows a significant discrimination (Wilk's Lambda F1 58.6% r=8.79 P=0.000; F2 28.9% r=7.92 P=0.014). Classification is correct in 92.7% of the cases although it decreases to 61% after jacknife. First function (57.82%) is mainly explaining vertical and horizontal scratches density while second function (29.32%) explains density (NT) and length (XT) (*Figure 157).*

	N	NT	XT	ST
MOU	18	281.77	116.67	101.59
AUR	6	342.33	115.48	93.04
PAV	11	233.76	132.42	97.67
GRA	5	236.00	140.09	109.94

***Table 61**. Mean values of density, length and standard deviation of the length of scratches of each technotipe analyzed within OIS 3. MOU (Mousterian), AUR (Aurignacian), PAV (Pavlovian) and GRA (Gravetian). It does not include Sungir.*

Main shifts occur between mousterian (MOU)-Aurignacian (AUR) and Aurignacian (AUR)-Gravettian (GRA) (Morin 2008) but not Pavlovian (PAV). Those results should be considered cautiously as AUR technocomplex is represented only by Mladeč and Isturitz III weighting the geographical area of central Europe (80%), where PAV evolved. Said in another words, the clear overlap of AUR and PAV can be artefactual of geographic areas of the individuals considered on each group[154]. Isturitz appears also at the edge of the Aurignacian variation but closer to mousterians, as seen in population discriminant analysis (*Figure 157*). Actually if only Mladeč individuals are considered, the pattern highlights the shift from MOU to AUR.

Within OIS 3 individuals, four different areas are considered: Western Mediterranea (WM), North-western (NW), Central Mediterranea (CM) and Central Europe (CE). Differences between geographic areas were already

[154] Similarly, all GRA are confined to central Mediterranean areas (Italy: Barma Grande and GdE3; and Croatia: Vindija). This last site's technology is subject to debate and could be considered eppigravettian instead of gravettian (Karavanić 1995; Wolpoff *et al* 1981; Ahern *et al* 2004; Jankovic *et al* 2006). In the intra-variability of AMH, the site has been considered within the eppigravettians mainly because if not this technology would not have been included; however, for a similar reason, the individuals have been included here; if not, the gravettian sample would have been confined to Barma Grande and GdE3. The variability observed within the group is, however, not due to the inclusion of the Vindija individuals and, if they are removed from the analysis, Wilk's Lambda is significant (P=0.000) and the gravettian distinction with respect to younger individuals is maintained, as well as the overall configuration and main variables on each function.

highlighted as well as differences between populations within each zone (*see chapter 11.3.2*). Within OIS 3, differences occur again, mainly between Central European sites and the rest of the European areas (*Table 62*).

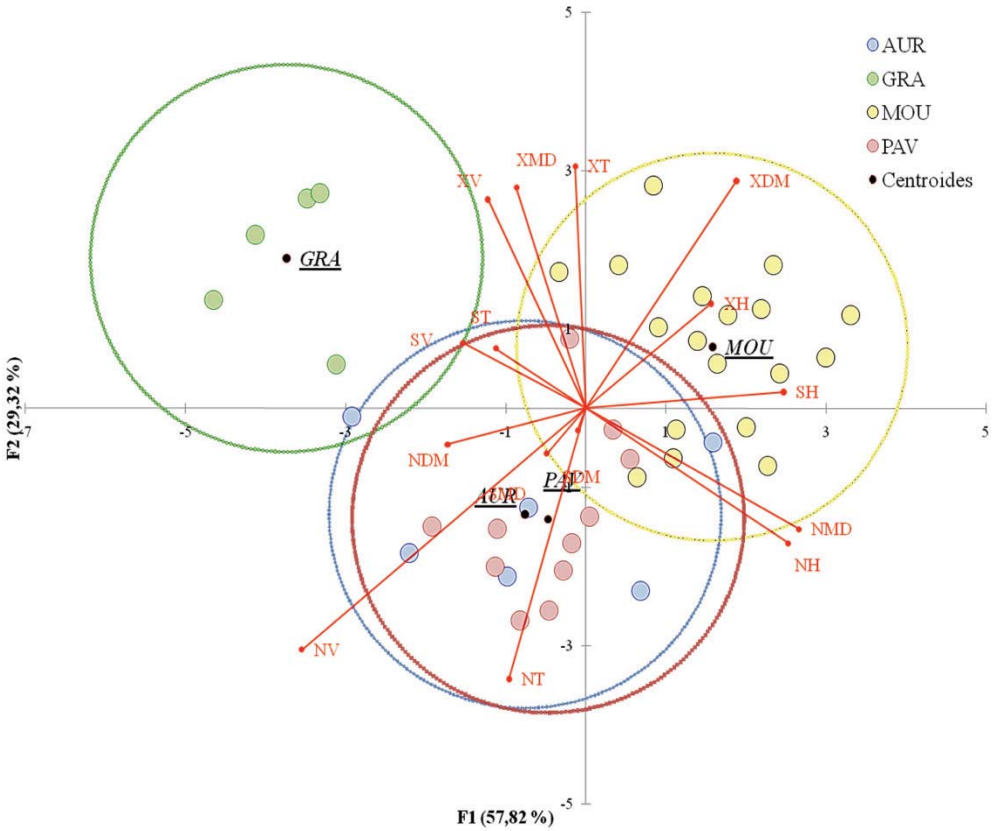


***Figure 157**. Discriminant analysis of OIS 3 sample by technological type.*

	NW	CM	WM
CE	XDM (P=0.024); XT (P=0.040)	XH (P=0.022); NV (P=0.002); XDM (P=0.006); NT (P=0.001); XT (P=0.016)	
NW			
WM		XH (P=0.035); NT (P=0.043)	

***Table 62**. Significant differences between geographical areas within OIS 3.*

However, those differences could be due to the fact that two populations are included. If each area is divided into Neandertals (NEA) and modern humans (AMH), differences between areas persist (*Table 63*) although mainly related to Central European modern humans and

Western Mediterranean neandertals. Moreover, it should be noted that differences between species do not occur in the same geographical area except on CM (which is actually the only area where both groups are well represented). The rest of the observed differences occur either within the neandertals or between both: geography and populations.

	NW NEA	NW AMH	CE NEA	CE AMH	WM NEA	WM AMH	CM NEA
NW NEA							
NW AMH							
CE NEA							
CE AMH							
WM NEA				NV (P=0.004); XDM (P=0.017); NT (P=0.002); XT (P=0.015) XV (P=0.022); XMD (P=0.047)			
WM AMH							
CM NEA			NMD (P=0.014)		XH (P=0.045); NT (P=0.021); XT (P=0.019)		
CM AMH							XV (P=0.009); NMD (P=0.004)

***Table 63**. Significant differences between geographical areas within OIS 3 segmented by population.*

In general, neandertals present a more homogeneous and vegetarian pattern with higher NH/NT and lower NV/NT together with higher density of scratches in the three areas considered (*Figure 158*).

	N	XH	SH	XV	SV	XMD	SMD	XDM	SDM	XT	ST
CE NEA	1	102.59	65.64	114.83	95.96	93.33	92.45	87.58	45.13	100.61	86.45
CE AMH	16	117.89	87.09	124.40	102.82	101.75	81.92	98.55	77.48	113.08	96.80
NW NEA	6	145.63	96.66	146.10	111.56	120.25	78.49	120.16	74.13	136.29	99.43
NW AMH	1	174.54	122.85	176.28	138.57	175.45	144.17	140.39	86.14	166.96	126.91
WM NEA	5	163.23	125.29	148.60	104.08	139.86	85.51	130.93	76.01	148.27	105.90
CM NEA	6	108.58	86.77	110.10	71.51	99.56	75.19	105.21	68.03	107.62	81.39
CM AMH	6	126.68	78.62	167.40	129.68	138.01	88.51	111.21	78.98	141.21	112.10

	N	NH	NV	NMD	NDM	NT	NH/NT	NV/NT
CE NEA	1	75.50	118.50	141.50	50.00	379.50	.20	.31
CE AMH	16	53.25	122.28	67.78	62.28	308.28	.18	.39
NW NEA	6	44.08	81.25	64.92	45.67	236.50	.20	.32
NW AMH	1	30.00	85.00	59.00	52.00	221.00	.14	.38
WM NEA	5	42.30	32.60	39.70	44.40	162.90	.23	.20
CM NEA	6	70.25	72.00	94.58	63.58	297.08	.23	.25
CM AMH	6	26.25	102.08	35.25	62.75	233.25	.12	.43

***Table 64**. Mean values of each microwear variables as well as index in each geographic area in OIS 3 segmented by population (WM AMH is not represented).*

	XH	SH	XV	SV	XMD	SMD	XDM	SDM	XT	ST
CE	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH
NW	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH
CM	AMH	NEA	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH	AMH

	NH	NV	NMD	NDM	NT	NH/NT	NV/NT
CE	NEA	AMH	NEA	AMH	NEA	NEA	AMH
NW	NEA	AMH	NEA	AMH	NEA	NEA	AMH
CM	NEA	AMH	NEA	NEA	NEA	NEA	AMH

***Table 65**. Population showing higher values on each variable in each geographical area. WM is not included as it is only represented by NEA.*

If LDA is performed considering each area segmented by population (Wilk's Lambda P=0.000), correct classification reaches 94.9% (although it decreases to 48.7% after cross-validation). However, if only well-represented areas (CM) are considered, the discrimination is not significant (Wilk's Lambda P=0.157) although significant differences on the variables were found between populations in this area (*Table 63*).

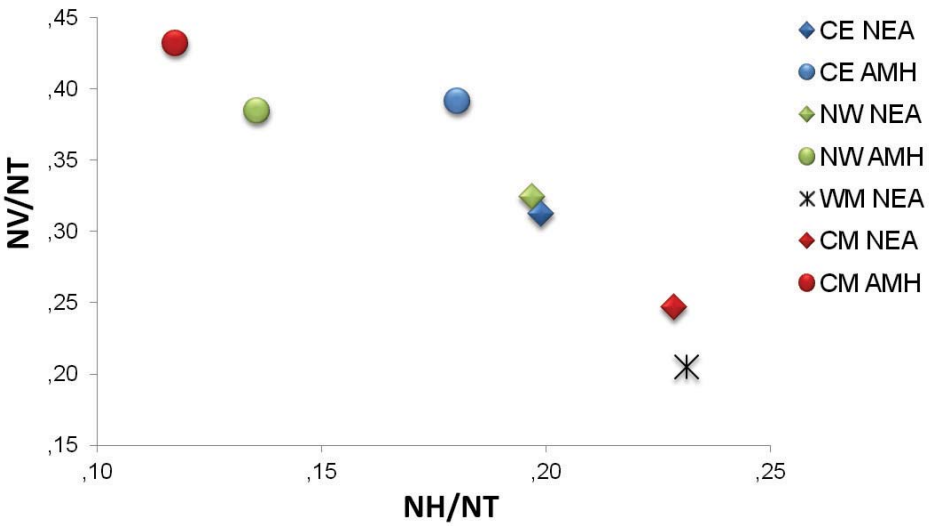


***Figure 158**. Bivariate analysis of NH/NT and NV/NT of the OIS 3 individuals segmented by geographical area. Neandertals consistently show higher NH/NT values and lower NV/NT (data on table 64).*

11.3.4. Neandertals and AMH response to climate changes

The idea that neandertals and modern humans competed for the resources has a long history (*see chapter 2.3.4*). However, competition requires two premises: 1) both populations have to share the same niche, sharing therefore environments (Davies & Gollop 2003: 141-157; Finlayson

2004; *see chapter 2.3.4.b*) and 2) preys found in both populations' sites have to be the same and limited in their environment (Steward 2004). One of the main problems to analyze competition or niche partitioning theories is that, within the Individuals available in this PhD, most of the last neandertals (*post*- 50 *Ka*) are associated to warm/mild environments and early AMH (*pre*-22 *Ka*) are related to colder habitats. Therefore competition in its strict sense cannot be assessed and will be difficult to test except if the two populations were found in the similar chronology in two close sites with similar landscape reconstructions[155]. Therefore, the best way of hypothesizing competition is by analyzing the response of each population in front of the climatic change.

The response observed in the density (NT) and length (XT) values shows that both populations responded differently to the climatic change (*Table 66*). Differences between Neandertals and AMH were found already on the complete sample (*see chapter 11.3.1*) and within OIS 3 (*see chapter 11.3.3*) but also within cold environments (NV F=9.54 P=0.004) and warm habitats (NH F=8.25 P=0.035; NV F=19.63 P=0.007; NT F=9.26 P=0.029). Moreover, index values differ 1) between Neandertals-EUP showing a decrease on NH/NT values on warmer environments and LUP individuals, which show an increase of NH/NT when climate ameliorates and 2) between Neandertals and EUP-LUP showing neandertals a decrease in NV/NT on warm periods while there is an increase on UP when climate ameliorates (*see chapter 11.4*).

	Climate	N	Statistic	NT	XT
AMH	COLD	23	mean	280.5	128.54
			median	*293*	*129.06*
	MILD	7	mean	250.22	124.16
			median	*267*	*128.2*
	WARM	2	mean	268.5	137.05
			median	*268.5*	*137.05*
NEA	COLD	8	mean	228.06	129.24
			median	*208.5*	*126.77*
	MILD	12	mean	270.75	125.54
			median	*267*	*116.5*
	WARM	5	mean	144.3	137.61
			median	*146.5*	*133.29*

***Table 66**. Neandertal and modern humans from cold-mild-warm environments.*

[155] Although, again, it is important to note that preys would have had to be limited.

However, the association between factors (Population/OIS P= 0.000; Population/ Geography P=0.006; Geography/ OIS P=0.006; Population/ Technology P=0.000; Geography/ Technology P=0.000 and Technology/ OIS P=0.000) does not allow to assess whether differences are due to one or a combination of more factors.

11.3.5. Saint Césaire and Isturitz

The only fossil remains in the sample which might be considered more or less coetaneous[156] (~36 Ka) and are more or less close to each other (SW France) in this PhD are St Césaire and Isturitz. This is not clearly ensuring that both populations met as both sites are more than 300 *Kms.* (straight and more than 400 *Kms*. following the coast line).

The case of St Césaire is especially interesting as it could be checked whether the change in technology (transitional industry: chatelperronian) could have produced a shift in the diet. This shift could be related to a change in the environment (responding to either a competition from AMH towards marginal areas -Marquet 1988-) or in response to a climatic deterioration that obligated individuals to innovate technologically (Fedele *et al* 2008; Finlayson 2009). In both cases, the new situation could have led to a change in the resources exploitation.

It could be hypothesized that if the technological transition occurred due to contact or acculturation with modern humans (*see chapter 2.3.2.c*), there could have been also a change in the diet, which will make the individual resembling more the AMH pattern than the neandertals.

All postcanine right mandibular and maxillary teeth from St. Césaire were analyzed (N=10). From the available sample, only 4 (40%) showed well-preserved surfaces: RP^4-M^1 y M_1-M_2 (*Figure 159*). The four analyzed teeth showed a similar microwear pattern[157] with mean NT of 215.25±38 scratches and an XT of 133.83±22 *µm*. The individual was compared to all individuals from chapter 11.3[158].

Density of scratches of St. Césaire is mean-low, which is in agreement with Pérez-Pérez *et al* (2003) and does not differ from the rest of the sample (which agrees with results from Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 2003; El-Zaatari 2007; Pinilla *et al* 2008; El Zaatari *et al* 2011.

[156] Saint Césaire ~36,5±2,7 *Ka* (TL; Mercier *et al* 1991) although it could be older (Zilhão *p.com*); Isturitz ~36Ka (Szmidt *et al* 2010).
[157] Higher dispersion was found on mesiodistal density of scratches (mean=50.25±50 scratches).
[158] When comparisons are made between mousterians and Aurignacians, all OIS 3 mousterians and all Aurignacians (Mladeč and Isturitz specimens) are considered.

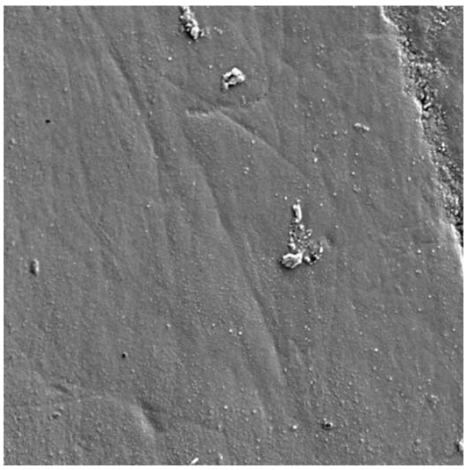


***Figure 159**. SEM image at 100X of the Saint Césaire RM[1].*

When sample is restricted to OIS 3, LDA (Wilks Lambda P=0.000; *Figure 156*) classifies St. Césaire as a neandertal with a probability of 97.3%. If compared to the technological horizons in the OIS 3 period (LDA Wilks Lambda P=0.000; *Figure 157*), Saint Césaire appears as a mousterian with a 99.5% of probability[159]. Therefore, it seems that there was no clear dietary shift or constriction associated to this individual (characteristic of the chatelperronian culture); which leads to think that there was not a change in subsistence practices compared to the neandertals variability and in none of the cases its microwear signature resembles more the modern humans' pattern (Farizy 1990: 324; Enloe 2010; *Figure 160*)[160].

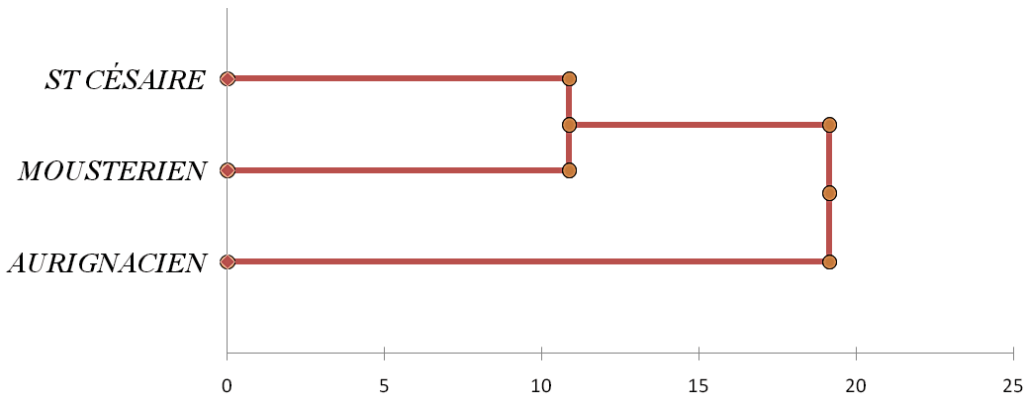


***Figura 160**. Similarity dendogram between Saint Césaire, mousterians and Aurignacians (Euclidean distance).*

[159] Moreover, the climatic position of Saint Césaire fits better with mild environments (*vs* cold; 95.1% probability) and coniferous forests (*vs* steppes or refugees; 93.6% probability) which is in agreement with results from El-Zaatari *et al* (2011) vs Marquet (1988: 109).

[160] It is true, however, that considering NV/NT and NH/NV, St. Césaire and Isturitz are not that far (*Table 66; Figure 160*) but the general pattern shows, in both cases, that the individuals are close to their group than among them or the other population group.

Isturitz position has been different to the aurignacien mean constantly along previous analyses with a lower density and longer scratches[161]. However, mean values of indexes show a clear similarity between Isturitz and Aurignacians (now confined to Mladeč N=4) being far from neandertals (N=17; *see table 59*) and St. Césaire (*Table 67; Figure 161*).

If index values are related to the diet itself, therefore it was an important shift being AMH more carnivorous (Mladeč resembles the values shown by Fueguians NV/NT ~0.36 and Isturitz is more similar to the values shown by Eskimos NV/NT ~0.42) than neandertals.

	NH/NT	NV/NT	NH/NV
MOU	0.22	0.26	0.86
ST CÉS	0.25	0.37	0.69
IST	0.14	0.38	0.35
MLADEČ	0.12	0.46	0.26

***Tabla 67**. Mean values of indexes NH/NT, NV/NT and NH/NV at Isturitz, St. Césaire, mousterian sample (N=17) and Mladeč (N=4).*

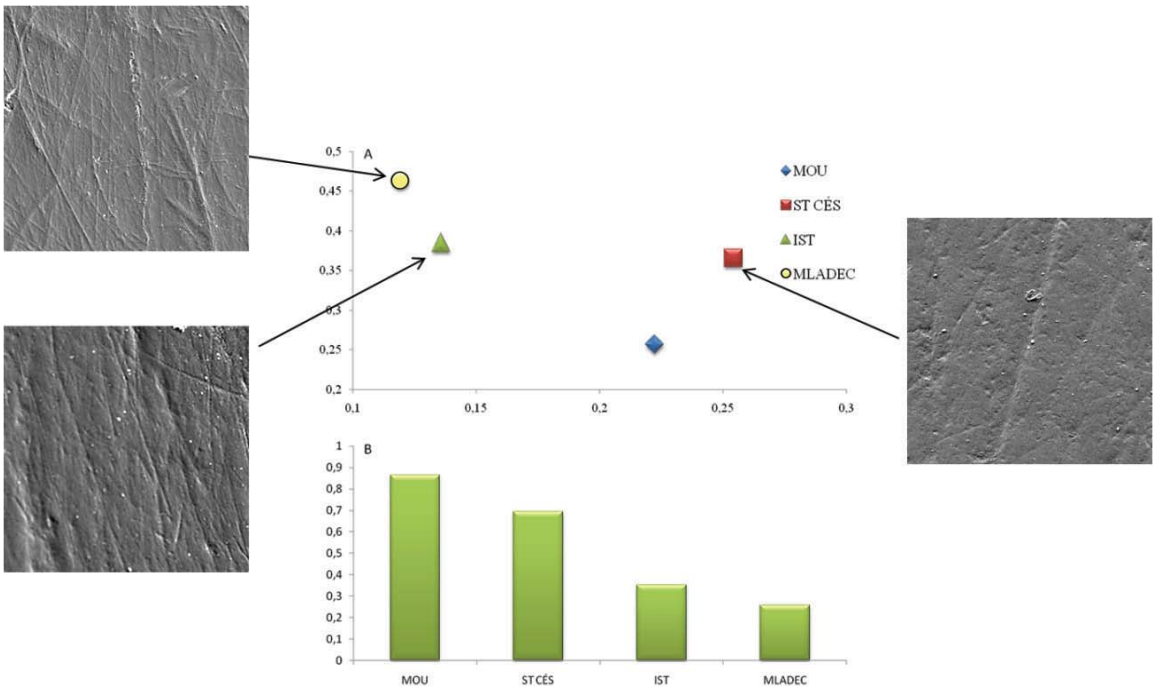


***Figure 161**. Isturitz and Saint Césaire position on density indexes A) NH/NT (X axis) and NV/NT (Y axis) and B) NH/NV.*

[161] It remains to be known the possible association of Ist. III with a more recent group in state of the Aurignacians.

11.4. Middle and Upper Pleistocene buccal microwear patterns

Once intra-population variability has been analyzed, this chapter analyzes inter-population variability. The complete sample has been included: Hunter-gatherers (HG, N=96), *Homo heidelbergensis* (HEI, N=19), *H. neanderthalensis* (NEA, N=27) and *H. sapiens* (AMH, N=38) (*see chapters 7, 8, 9 and 10 for sample composition*).

All microwear variables as well as index (NH/NT and NV/NT) show normal distributions when the complete sample is considered (KS P<0,005), therefore, parametric tests will be applied.

11.4.1. Modern hunter-gatherers and fossil remains

One-way ANOVA (*Table 68*) show significant differences between fossils and modern hunter-gatherers on the index NV/NT (F=4.87; P=0.030). If fossil sample is segmented into the three populations included in this dissertation: modern humans (AMH), Neandertals (NEA) and Heidelbergensis (HEI), differences are significant on NH, NV and both indexes: NH/NT and NV/NT; however, most of them occur within fossil populations and only NV/NT is significantly different between HG and Neandertals (P=0.003) and Heidelbergensis (P=0.010), but not to AMH. HG and, to a lesser extent AMH too, present higher mean values of vertical scratches' proportion than NEA and HEI. However, variability in all the groups is really high and, although mean values differ on some variables, all fossil populations fall within modern hunter-gatherers range of variation. Therefore, populations are comparables (*vs* Pérez-Pérez *et al* 2003) and differences occurring between fossils and modern analogues should be considered normal variation.

	AMH	NEA	HEI
NEA	NV, P=0,001 NV/NT, P =0,000		
HEI	NH, P =0,017 NV, P =0,010 NH/NT, P =0,003 NV/NT, P =0,003		
HG	–	NV/NT, P =0,003	NV/NT, P =0,010

***Table 68**. Significant differences in microwear variables and derived indexes (NH/NT and NV/NT) on fossil populations and HG.*

The comparison of each population included in the two groups (fossils[162] and HG), show two clear clusters (*Figure 162*): 1) Hindus (HIN) and Australians (AUS) on the one hand and 2) on the other hand, the rest of the HG and the fossils including: a) Bushmen (BUS) and Early Upper Paleolithic (EUP) individuals; b) HG from cold habitats (Fueguians: FUE and Eskimos: ESK), Maoris (MAO) and Late Upper Paleolithic (LUP) specimens and c) Neandertals (NEA) and Heidelbergensis (HEI).

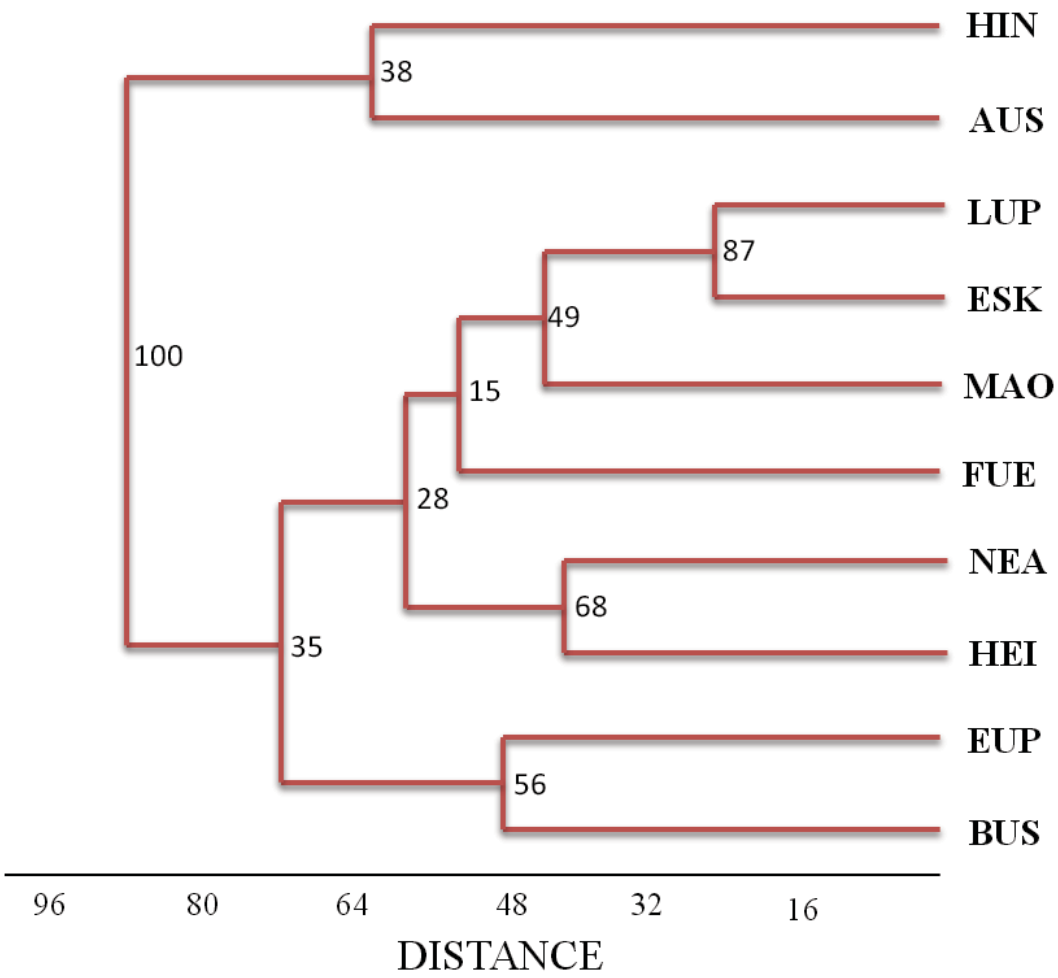


***Figure 162**. Comparison of the microwear pattern in human fossil populations and modern hunter-gatherers from different geographic and environmental areas (see chapter 5.1). Dendogram show similarities between groups (Euclidean distance). Numeric values represent bootstrap percentage of each branch (100 bootstrap). Distribution slightly varies depending on the distance measurement. Single linkage and Ward method show similar distribution but when using Gower, Hindus appear as an outgroup and Australians are closer to Maoris while the distribution of the fossil remains does not change substantially being NEA and HEI; LUP and ESK and EUP and BUS sister branches.*

[162] Non-European individuals are excluded from the analyses.

Within the fossil remains, the most distinct group is the EUP, resembling open-arid landscape inhabitants (BUS) more than cold-adapted groups. This distribution is in agreement with the idea of open landscapes exploitation by modern humans when they entered in Europe (*see chapter 2.3.2.d, 2.3.3.d and 2.3.4.b*). In the same way, the similarity between LUP and Eskimos highlight the cold environment associated to OIS 2, including the LGM (*see chapter 2.3.1.d*). Neandertals and Heidelbergensis are not especially close to any HG but their branch resembles more cold-adapted HG and Maoris than warmer habitats specimens. The similarity between LUP and neandertals prior to LUP-EUP has been already noticed in chapter 11.3 and agrees with previous analyses in archaeology and dietary habits (Straus 1983, 1990, 2003; Finlayson 2004; Costamagno 2006; Richards 2009).

The same distribution was observed in a PCA[163] (*Figure 163*). First two functions explain 70.41% of the variability. First Component (PC1) was correlated with length of the scratches (XT, r=0.93; XH, r=0.92; XV, r=0.84) separating the long scratches shown by HIN, AUS, ESK, MAO and LUP from the shorter scratches of BUS, EUP, FUE, HEI and NEA. Second Component was mainly correlated with density of scratches (NV, r=0.73; NH, r=-0.57) distinguishing more vertical scratches in the pattern (ESK, FUE, EUP, LUP, AUS and MAO) from a higher weight of horizontal scratches (HIN, BUS, HEI and NEA). PC1 shows a great similarity to the dendograma distribution (*Figure 162*) while PC2 is related to NH/NT and NV/NT indexes developed by Lalueza *et al* (1996) to explain diversity of diets (see chapter 11.4.3). Individuals with positive values on PC2 are more meat-dependent while lower values indicate a mixed diet. Hindus, thought to be mainly vegetarians show less than -2 in PC2. According to this distribution there is a shift at the UP, showing AMH a more carnivorous diet than Middle Pleistocene and Middle Paleolithic[164].

The index values distribution show a clear chronological pattern along Mid-Late Pleistocene in which older groups (HEI) present the highest NH/NT values while the more recent individuals (AMH) show the lowest NH/NT and the highest NV/NT; while NEA population show mean values on both variables (*Figure 169*). However, when segmenting AMH into EUP

[163] This PCA was performed from mean values of each group. Considering the complete sample size, mean values of the derived individual functions does not vary substantially, although a huge overlap exists when considering individual cases.

[164] The only group which does not fit in the distribution is the Australians; showing positive values on PC2 but having a mixed diet.

and LUP periods, two different tendencies can be observed as LUP present a more vegetarian pattern closer to mixed diets HG than to EUP. Considering density and length of scratches, older individuals (OIS 15 to OIS 9, N=8) show significantly shorter scratches than the most recent specimens (OIS 2, N=11). Density of scratches, on the other hand, did not show significant chronological differences as lower values appear on NEA and higher values on HEI and AMH.

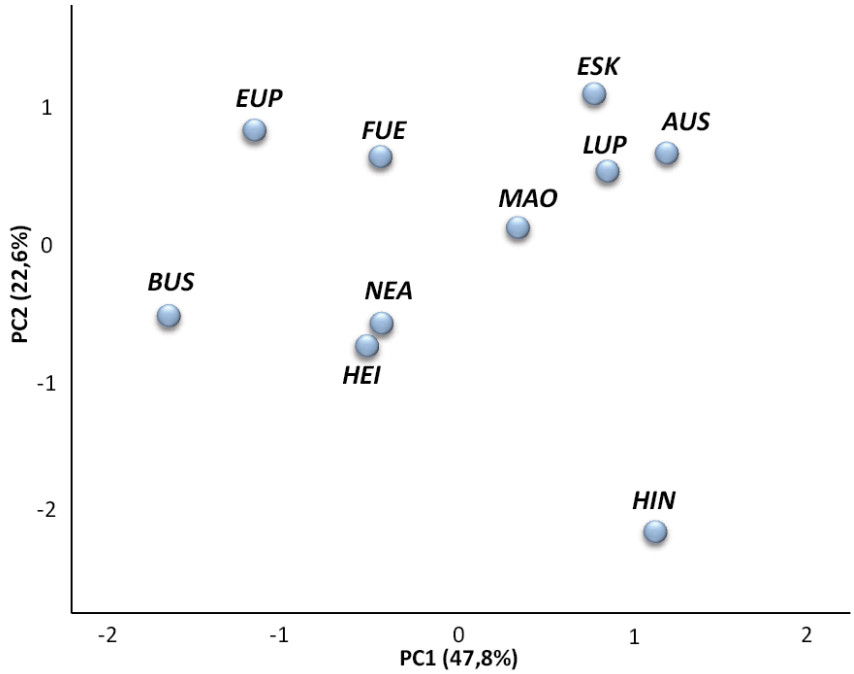


***Figure 163**. Principal Components Analysis of the analyzed groups mean microwear values.*

11.4.2. Geographic variability

a. Non-European fossil remains

If indexes from non-European fossil specimens are included (Kabwe 1, Skhûl 5 and Tabun 1; *Figure 164a*). Kabwe appears close to Hindus due to the high horizontal scratches' proportion, higher than that observed in the rest of the populations, highlighting the probable importance of vegetables in the diet (Puech 1978); Skhûl 5, show the contrary pattern, presenting the lowest NH/NT value and an NV/NT value as high as the one shown by Fueguians; closer therefore to more carnivorous diets[165], like

[165] The higher NV/NT values of Skhûl tan Tabun is contrary to Lalueza *et al* (1996) although the Individuals included are not the same. Higher NH/NT values of Kabwe is in agreement with other African populations (Mid-Upper Pleistocene -data not included in this dissertation-) showing a different pattern from European individuals including a higher proportion of vegetables.

those of the UP AMH. Finally, Tabun shows a similar NH/NT and NV/NT to that observed in neandertals and Bushmen.

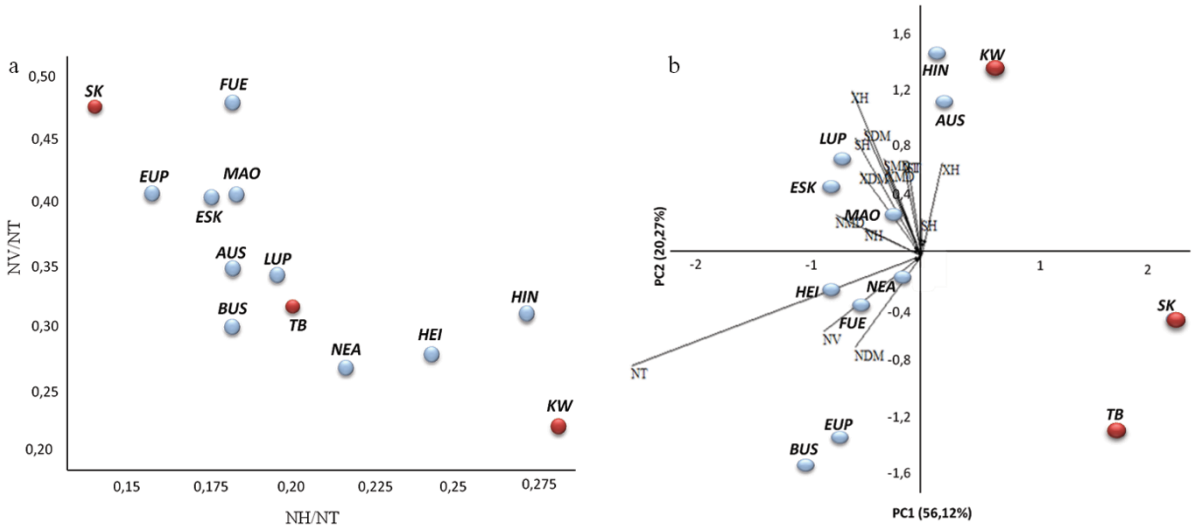


***Figure 164**. a) Horizontal scratches proportion (NH/NT; axis x) and vertical's (NV/NT; axis y) and b) PCA; lines correspond to weight of each variable in the distribution of PC1 and PC2. Blue points represent European fossils and HG and red points represent non-European individuals of Skhûl 5, Tabun y Kabwe[166].*

To analyze the tendency when considering the 15 microwear values, a PCA of the European fossil means, the HG populations mean and the non European individuals was performed. The first two components explain 76.39% of the variation (PC1, 56.12%. NT, r=–0.80; PC2, 20.27%. XH, r=0.44; SH r=0.31). The distribution (*Figure 164b*) shows the distinction of the non-European individuals (*see chapter 9.2.1*) confirming the similarity of Kabwe with the Hindus.

b. European geographic variability

The analysis of the complete sample shows significant differences between geographic areas in some variables (*Tabla 69*) as already seen in the intra-population analyses (*see chapter 8.2.3, 9.2.3, 10.2.3.b and 11.3.2*). Major differences occur on scratches length between Western Europe (with larger scratches) and Central Mediterranean areas. Density is only significant on vertical orientation between central Europe and Western Mediterranea (P=0.015), which could be indicative of a more

[166] If Sungir individuals were included, the PCA distribution will not substantially change and its position will be half way between Kabwe and Skhûl, with mean values in PC2 but at the right of the plot on the PC1.

carnivorous pattern in Central Europe respect the western Mediterranean, where there could have been more diverse environments leading to a more diverse diet.

	Western Europe	Western Mediterranea	Central Europe
Western Mediterranea	–		
Central Europe	XH. P=0.013	NV. P =0.015	
Central Mediterranea	XH. P =0.005 XDM. P =0.005 XT. P =0.003		–

***Table 69**. Significant differences in microwear variables. Near East, African and Eastern Plains individuals are excluded.*

The PCA differentiated the four areas (*Figure 165*) show that Mediterranean areas present less and shorter scratches than northern areas, which suggest a less abrasive pattern of southern inhabitants.

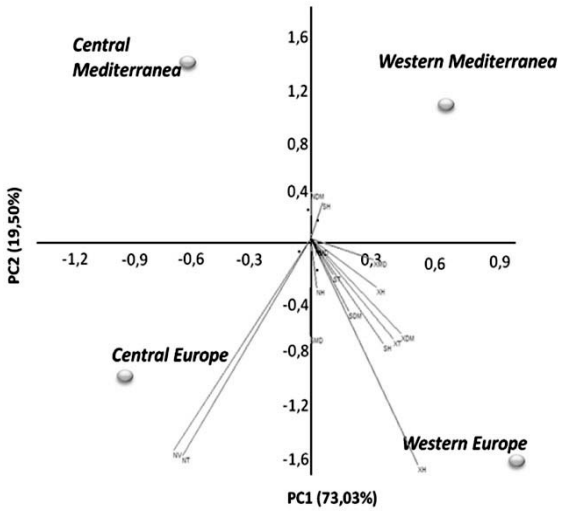


***Figure 165**. Mean values derived from the PCA of the sample segmented by geographic area. Near East, African and Eastern Plains individuals are excluded. Lines represent the weight of each original variable.*

A PCA of each area segmenting the sample by population and OIS (*Figure 166*) was performed. In the four cases PC1 was mainly correlated with length and standard deviation of scratches (XT, ST) and PC2 with density of scratches (NT)[167].

[167] Percentage of variability explained is shown in each PC.

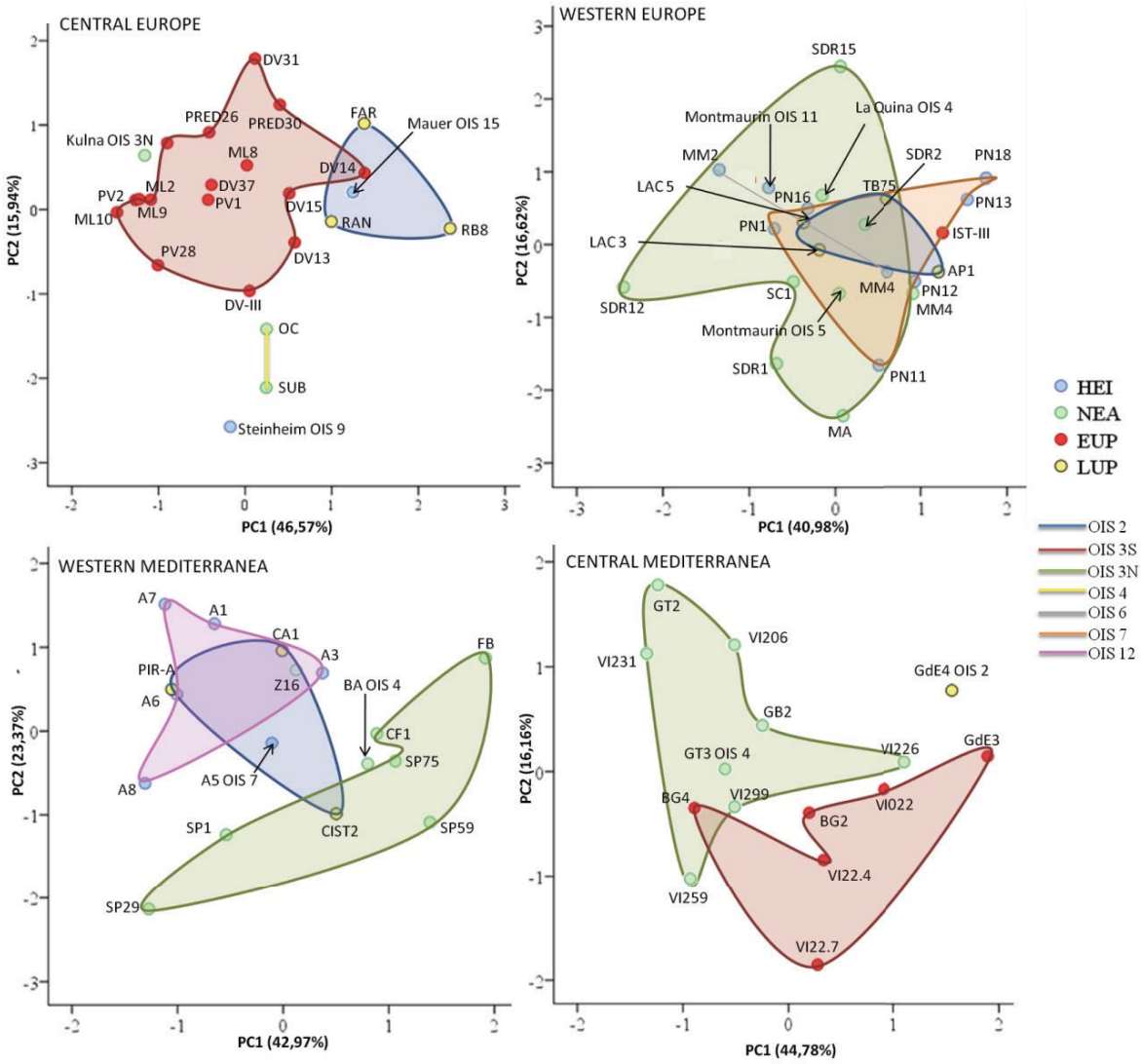


***Figure 166**. PCA in each geographic area highlighting population (points) and OIS (lines) in: Central Europe (upper left), Western Europe (upper right), Western Mediterranea (lower left) and Central Mediterranea (lower right).*

In Central Europe, *H. heidelbergensis* is only represented by Mauer and Steinheim, appearing those two individuals quite far from each other, especially in the PC2 (density of scratches). The closest group to Mauer is the LUP (N=3). The sample in this period is small represented only by Rond du Barry, Ranchot and Farincourt and climatically variable, as the chronology of Round du Barry (~18 *Ka*) will be associated to the LGM but Cabônes (Ranchot) and Farincourt[168] could be associated to moderate climates. Climate could therefore explain the distribution in the plot as RB8 present the highest PC1 values being RAN, FAR and Mauer close to

[168] Farincourt is actually associated to the Pre-boreal and therefore a warm and humid climate is inferred.

each other. AMH from the EUP are the best represented group in the area. They appear quite disperse although the different sites are clearly distinct. Mladeč Individuals show the highest values in the PC1 except for ML8 with very long scratches and ML10 with a high density (*see chapter 10.3*). Předmostí show higher values on PC2 only exceeded by DV31. Pavlov is closer to Mladeč than the other Pavlovian specimens (which is consistent with previous results; *see chapter 10.3*) and Dolni Vestonice (especially DVII site) are closer to LUP individuals. The distinction of the OIS is quite clear showing cold isotopic periods (OIS 4 and OIS 2) higher values on PC1 than OIS 3 inhabitants: Kulna and Mladeč could represent a warm interstadial (*see chapter 5.4 for references*) while Pavlov and Dolni Vestonice represent a deterioration of the landscape (which will fit with their higher values of PC1). Předmostí, could be considered a cool moment, and this association will explain its intermediate position, closer to DV31 and DV37 (the older DV individuals). Similarly, Ochoz and Subalyuk (associated to OIS 4) show positive values on PC1 compared to the other neandertals, which will suggest a colder environment that that of Kulna. In general, the microwear pattern in Central Europe is related to the environmental variation, especially in the AMH (OIS 3 and OIS 2) where the distribution of the fossil remains can be explained in climatic terms. Moreover, there is a consistent pattern in PC values that can be explained in climatic terms and is happening in AMH (both between OIS and within OIS 3) and between neandertals and modern humans.

Western Europe inhabitants include Individuals from southwestern France, northwestern Spain (Asturias) and Pontnewydd site (Great Britain). The PCA shows great population heterogeneity, being difficult to establish tendencies according to the group or the climate. *H. heidelbergensis* sites (La Niche, Coupe Gorge and Pontnewydd) are very disperse (*see chapter 8.3*) and it is not possible to set up chronological or environmental/geographical distinctions. Neandertals are also very dispersing, partly due to the variability found at El Sidrón but even without considering this site, the neandertals distribution is not easily explainable neither chronologically nor climatically (*see chapter 9.3*)[169]. Finally, AMH individuals are also very heterogeneously distributed. Only Isturitz represent the EUP showing positive values on PC1, similarly to LUP

[169] It is true, however, that La Quina (OIS 4) show higher values in PC2 but Le Moustier (OIS 3) is also associated to cold environments and show much lower values on PC2 and much higher on PC1.

individuals (Abri Pataud, Lachaud and Tito Bustillo)[170]; being all of them associated to cold moments and Magdalenian technology[171].

If Central Europe (CE; N=24) and Western Europe (WE; N=23) are compared (*Table 70; Figure 167*), in both cases, the landscape deterioration is associated to an increase of PC1 values. In Central Europe, this shift is coincident with a significant change in scratches length (XT P=0.000) and a reduction in scratches density (mean OIS 2 and OIS 4 NT= <200 and mean OIS 3 NT= >300) and a distinction in NV/NT index (mean OIS 2 and OIS 4 < 0.35; mean OIS 3= >0.40). However, differences in Western Europe are smaller than those observed in Central Europe, maybe because of the oceanic influence and actually, SW France was quite stable being permanently inhabited (Mellars 1996). Density of scratches in this area shows a shift although contrary to that observed in CE, with a reduction of scratches in OIS 3 (mean OIS 2 and OIS 4 NT= >270 and mean OIS 3 NT= <240)[172]. In both areas, the higher NV/NT in warmer periods point to a higher consumption of meat, which will have occurred in both areas although abrasiveness of the diet would have differed, presenting warmer moments more scratches in CE and fewer scratches the same period in WE.

	N	NT	XT	NV/NT
OIS 2	3	198.50	164.06	.35
OIS 3 (AMH)	16	308.28	113.08	.39
OIS 3 (NEA)	1	379.50	100.61	.31
OIS 4	2	146.50	117.87	.28
OIS 9	1	144.00	116.39	.40
OIS 15	1	227.00	138.44	.23
OIS 2	4	275.50	144.87	.24
OIS 3 (AMH)	1	221.00	166.96	.38
OIS 3 (NEA)	7	217.71	137.72	.33
OIS 4	1	332.00	136.39	.32
OIS 5	1	179.00	133.29	.23
OIS 6	2	290.25	137.00	.31
OIS 7	6	268.00	156.61	.24
OIS 11	1	296.00	121.57	.36

***Table 70**. Median values of density and length of scratches as well as NV/NT index on each isotopic period in CE and WE.*

[170] Especially AP1 (*see chapter 10.3*). It should be noted that Lachaud does not follow this pattern, showing negative values on PC1.

[171] See chapter 5.4.2.g for AP possible technological associations. The highest values of AP1 within the group could be explained if the individual belonged to a Gravettian horizon (Gambier 2002; Villotte *et al* 2010); if the technology was actually Magdalenian (Movius 1975; El-Mansouri *et al* 1996), therefore, the distinct pattern seen within its culture will be one of the greatest.

[172] NV/NT values show the same tendency than that observed in CE: mean OIS 2 and OIS 4 < 0.32; mean OIS 3= >0.40.

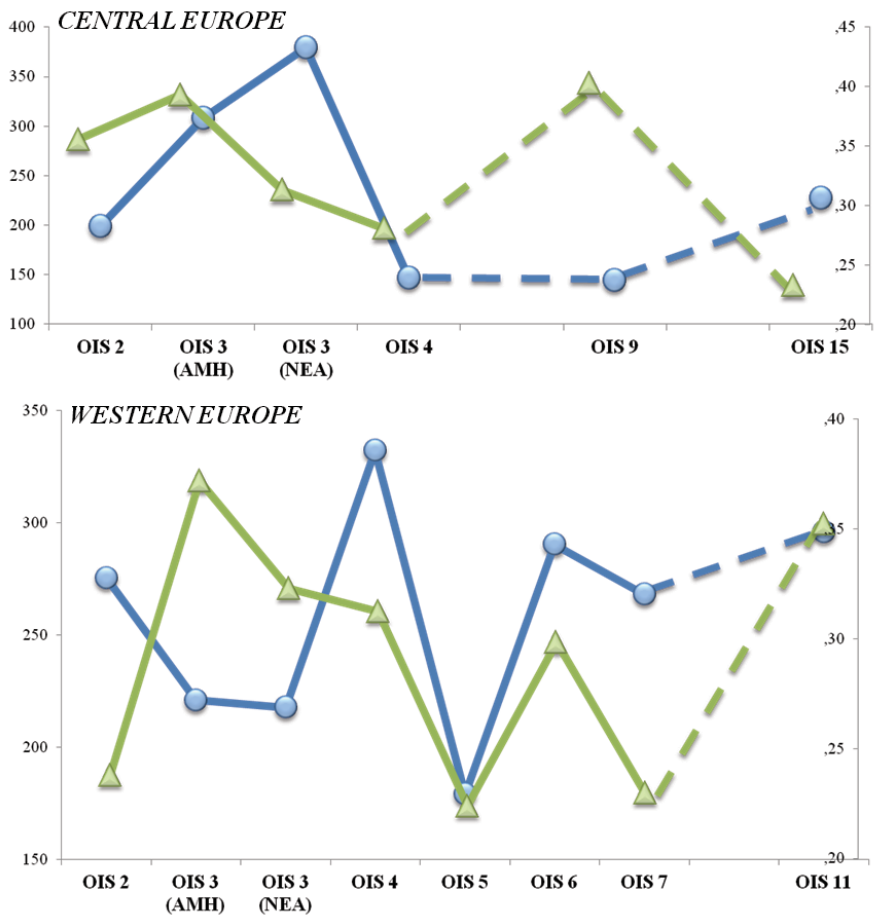


***Figure 167**. Evolution of density (blue) and NV/NT index (green) in CE (upper) and WE (lower). Left axis represent NT and right axis NV/NT. Horizontal axis represent each OIS. OIS 3 is segmented into Neandertals (NEA) and modern humans (AMH). Sample size on each OIS is shown in table 70. Discontinuous lines indicate absence of continuity in the data.*

Western Mediterranean *H. heidelbergensis* is only represented by Arago site (OIS 12 except for A5, associated to OIS 7). A5 appears out of the range of variability of the rest of Arago individuals (although not far from them), close to 0 in both PCs values, which could be related to the distinct chronology or climate. In the LUP, Cisterna and Caldeirao show higher PC1 values than El Pirulejo, which might be related to their geographic position. Caldeirao is the older individual, related to the Solutrean, in a cold and arid moment (Simon 2002), which could explain its similarity to Arago specimens. Pirulejo, on the other hand is associated to a warm and humid climate (López Sáez *et al* 2008), probably in the Allerød. This distinction can explain the distance between the LUP individuals but not the relationship with Tautavel fossils. Neandertals are clearly different from *H. heidelbergensis* and LUP specimens because of the lowest PC2 values. All the Middle Paleolithic individuals in this area are associated to OIS 3 except for Banyoles (OIS 4) although pollen

analyses showed continuous arboreal species in Catalonia along the Middle Paleolithic (González-Sampériz *et al* 2010). Older analyses raised a younger chronology for Banyoles mandible (OIS 3) and the new date of ~66 *Ka* does not exclude a younger chronology (Grün *et al* 2006). The neandertals heterogeneity is partly due to the Sima de las Palomas dispersion (*see chapter 9.3*) although the variation within the site can be explained in chronological terms, showing more recent individuals lower values on both PCs. On the contrary, FB shows the highest values on both PCs highlighting its distinctiveness compared to the rest of the sample. This distribution suggests that, in front of a climatic deterioration there was an increase of scratches density and a reduction of the length. However, differently to what happened in northern areas, the proportion of vertical scratches (NV/NT) only differentiate OIS 2 individuals (N=3) from neandertals (both OIS).

Central Mediterranea area only includes Neandertals and AMH. The older individual is Guattari 3[173], associated to OIS 4, which is well within OIS 3 neandertals range of variation, close to GB2 and VI 299. Modern humans are at the OIS 3-2 boundary, around the LGM. Similarly to what was described before (*see chapter 10.3*) Grotte des Enfants site show a homogeneous pattern even though GdE3 and GdE4 are chronologically far from each other. Generally speaking there is a quite clear distinction between neandertals and modern humans[174] (*although see chapter 11.3*) with neandertals showing higher PC2 and lower PC1 values than AMH.

Considering the Mediterranean area, microwear patterns are very heterogeneous. Differences are clear between *H. heidelbergensis* and AMH, especially in vertical scratches density (NV, P=0.012). However, the tendency observed in both areas is not the same as AMH in CM show higher horizontal scratches density (which might be related to an increase of vegetables ingestion) while in WM, Neandertals present more NH.

This analysis highlights that the higher differences related to climate occurred in northern areas (especially on the CE) while on the Mediterranean and WE, there is a wider dispersion of each population and greater overlap between OIS. These results are in agreement with the idea that southern areas represented a refugee, where climatic shifts were less pronounced allowing a higher similarity of the microwear

[173] It should be highlighted the fact that GT individuals are quite disperse in PC2 (associated to NH in this PC) separating, within the site, OIS 3-4.
[174] Only one AMH individual is within neandertals range of variation: BG4 (*see chapter 10.3*).

patterns. Moreover, those comparisons stand out the different adaptative models affecting the geographic areas.

11.4.3. OIS variability

Sample was divided into OIS periods to test Pérez-Pérez *et al* (2003) hypothesis that the pattern was recurrent between cold-warm periods. This pattern is observed in the density of scratches (NT) although length (XT) is quite stable independently of the OIS (*Figure 168*).

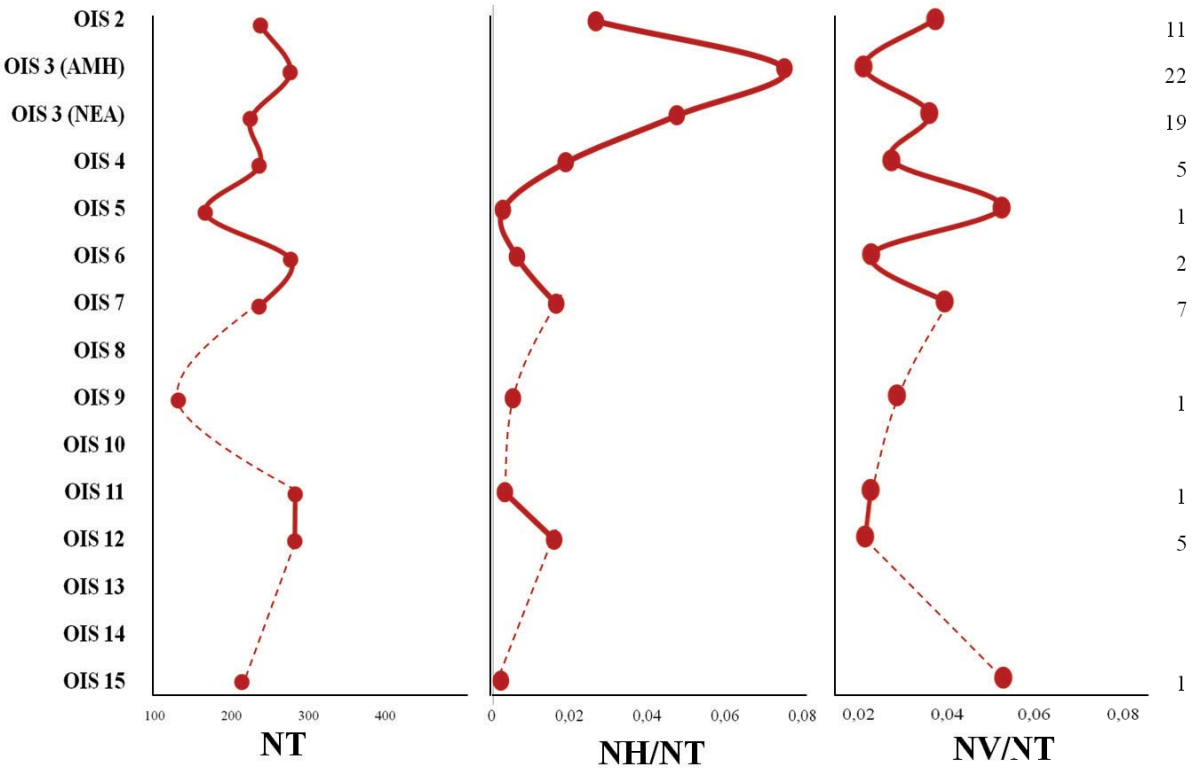


***Figure 168**. Tendency of the mean of OIS periods on density of scratches (NT) and indexes (NH/NT and NV/NT). Numbers in the right represent sample size on each OIS. Neandertals and Modern Humans from OIS 3 have been divided for analytical purposes.*

Middle Pleistocene, however, does not follow the pattern and it is only evident from the OIS 7 onwards, (when there is a continuous record)[175]. From this moment on, warmer OIS (odd periods) show lower density of scratches than cold OIS (even periods). As already seen in the intra-population variability, the shift on neandertals between OIS 4 and 3

[175] OIS 12 and 11 show a similar density. However, it should be kept in mind that 1) sample size is quite small (OIS 9= Steinheim) and 2) when segmenting the sample between cold and warm climates and not OIS, there is a significant tendency (*see chapter 8.4*).

is minimal (*see chapter 9.4*). In the UP, on the contrary, there is a clear distinction showing higher abrassivity warmer (OIS 3) than colder (OIS 2) periods inhabitants. NV/NT index confirms the tendency shown in the NT analysis while NH/NT show a chronological variation with an increase of the values from OIS 6 to OIS 3 (including both Neandertals and AMH), dropping drastically the value on the OIS 2.

The analysis of vertical and horizontal scratches density (NH/NT and NV/NT) segmenting the sample by climates (cold-mild-warm) showed a clear separation between *H. heidelbergensis* and Neandertals from AMH due to a more vegetarian-like diet of the more ancient groups (*Figure 169*). Although sample is small, those results highlight the similar diet of the European Middle Pleistocene with Kabwe (*Figure 164*), which is in agreement with Pérez-Pérez *et al* (2003) results. Within the Middle Pleistocene groups, higher NH/NT values are shown by warm climates inhabitants while colder associated fossils show a more mixed diet. This is the same pattern observed in the LUP but not on the neandertals and EUP, where colder environments inhabitants, show an increase of NH/NT values.

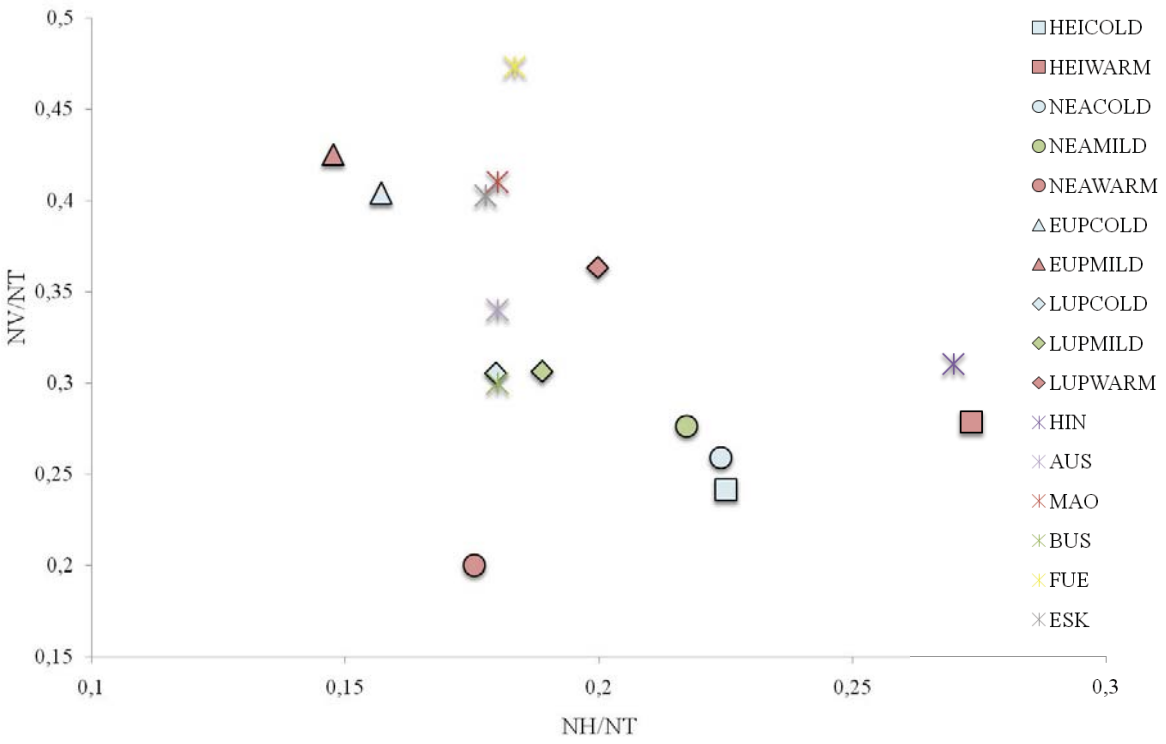


***Figure 169**. Index values of NH/NT (axis x) and NV/NT (axis y). Hunter-gatherers are represented by colored stars (see chapter 7.3) while fossil remains values are segmented by climates.*

Neandertals position in the plot is half way between Hindus (vegetarians) and mixed diet's HG. The higher shift in the orientation proportions occurs when climate improves, showing a more carnivorous-like pattern. It is also when considering the "warm climate" when main differences between HEI and NEA occur, as mean values of cold climates are similar. This could point towards a different preference that can only be attained when climate is warm enough to allow preferred diets and not climate-constrained diet. Assuming this hypothesis, the preferred resources in both populations would have been different.

UP individuals (independently of the associated climate) showed microwear index values within carnivorous-mixed diets HG groups but far from the Hindus. The variation observed in the EUP is minimal, maybe due to the fact that the climates vary between cold to cool with absence of warmer habitats individuals. Its position is in agreement with the idea of a deterioration of the environment at the end of the OIS 3 which led populations to increase meat consumption reducing the vegetables proportion in their diet. LUP, by the contrary, show a more mixed diet being plot as close to EUP than to Neandertals (Strauss 2003, 2010; Costamagno & Laroundine 2003). Individuals younger than 20-22 *Ka*, share the high NV/NT values with the EUP compared to the more ancient populations; however, its position is closer to Bushmen and Australians than to very cold environments[176]. The shift from cold-mild-warm environments is small but in the same direction of the change observed in *H. heidelbergensis*, increasing NH/NT values when climate ameliorates, which will be indicative of a more vegetarian diet.

However, density and length (NT/XT) of scratches, generally associated to abrasiveness of the diet, show a different pattern than that of the indexes (*Figure 170*). The pattern shown between cold and warm climates in each population show a chronological tendency towards the reduction of the observed distance within the group in front of a climatic change which can be interpreted as a reduction to the environmental constriction being later groups less sensible and more independent. The distance of the mean in each climate in the LUP is smaller (~3%)[177] than that observed in the EUP, which is similar to the distance observed in the

[176] This is somehow contrary to the dendogram and PCA configuration in which LUP individuals were closer to cold HG groups (*see Figures 162 and 163*).

[177] It is even smaller than the acceptable PE shown in chapter 6.4.1 and therefore, the difference might be considered insignificant.

Middle Paleolithic (~8-9% respectively) while Middle Pleistocene specimens show the highest distance between climates (~15%) (*Table 71*).

POPULATION	VARIABLES			
	NT	**XT**	**% NT**	**% XT**
HEICOLD	293.92	120.86		
HEIWARM	262.88	135.32		
M	**278.41**	**128.09**	**15.52**	**7.23**
NEACOLD	244.88	126.06		
NEAWARM	226.77	131.74		
M	**235.83**	**128.9**	**9.06**	**2.84**
EUPCOLD	285.73	123.61		
EUPMILD	269.00	120.27		
M	**277.37**	**121.94**	**8.37**	**1.67**
LUPCOLD	258.21	144.11		
LUPWARM	265.50	140.05		
M	**261.86**	**142.09**	**3.64**	**2.03**

***Tabla 71**. NT and XT mean values by population and climate. Only two kinds of environments were considered: Cold and warm, in order to obtain the same quantity of factors on each population. Includes the PE (see chapter 6.4 for methodological procedure of the quantification), which is used as a distance value between climates within populations.*

However, the observed shift in each population is in the same direction: towards a reduction of scratches (less abrasive diets) when climate improves and the landscape includes higher tree pollen percentage (forested). This pattern occurs in all the groups except on the LUP, where there is a higher continuity in the response. Following those two variables, neandertals would have had a very specialized diet, with very few abrasive particles while EUP present a very high abrassivity that could be explained by a dietary breath (Richards *et al* 2001, 2003, 2005; Drucker & Bocherens 2004; Steward 2004; Bocherens *et al* 2005; Bocherens & Drucker 2006; Kuhn & Stiner 2006; Gaudzinski-Windheuser & Niven 2009; Hoffecker 2009; Richards 2009; Stiner & Kuhn 2009). However, this model fails to explain why the response in all the groups is towards a more abrasive diet in environmentally stressful environments. It could be that the primary resource in cold periods was more abrasive although a completely carnivore diet seems unviable (Cachel 1997); therefore, the ingested resources in cold environments could have

included some (maybe few) very abrasive particles, absent in warmer habitats[178], like tubers, nuts, etc. Moreover, processing techniques cannot be forgotten and might be responsible of part of the abrasiveness shown (including the possible diminution of differences and the higher climatic independence in more recent groups)[179].

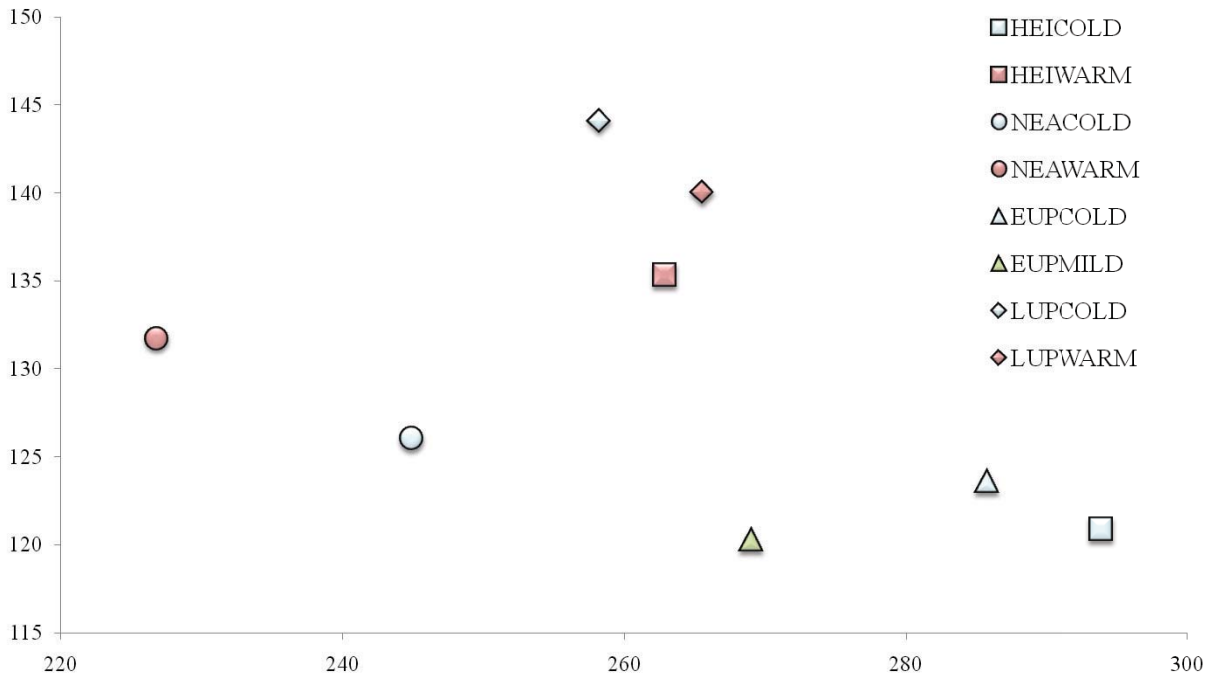


***Figura 170**. NT (axis x) and XT (axis y) on each population considered segmented by climates (cold-warm). Data is shown on table 71.*

Both analyses could be correct (indexes and abrasiveness) if the paper played by processing techniques is vindicated in the microwear signatures, at least from the Middle Paleolithic onwards. If this hypothesis is considered and both sets of data are considered, there could be two main shifts (*Table 72*):

1) Between Middle and Upper Pleistocene; with the Neandertals being the first group in becoming more independent from the environment. *H. heidelbergensis* Individuals do not show incongruence between indexes and NT/XT as in both cases their diet will be inferred as

[178] Where the availability, allowed to eat preferred foods.
[179] Although, again, it is difficult to think on a processing technique affecting the four groups considered in the same direction.

vegetarian; however it is in the Upper Pleistocene, when both analyses show different non-homologous patterns.

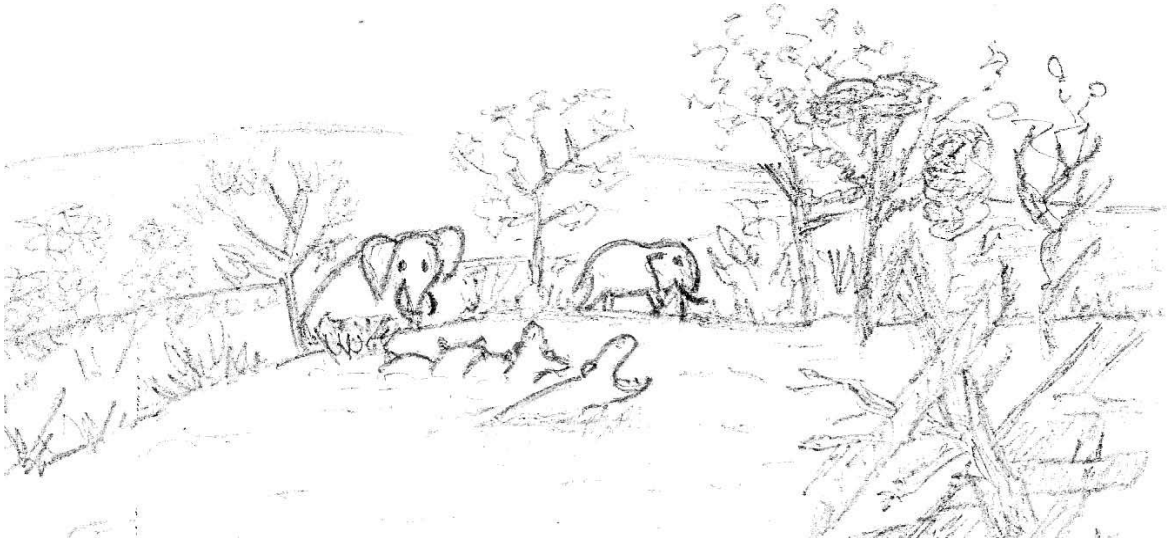
2) In the LUP with a diminution of the distance in front of a climatic change observing a higher independence of the landscape in the food consumption. This pattern is observed in both analyses (indexes and NT/NT). The reduction of the distance in front of an environmental oscillation is congruent with the increased specialization in resources exploitation during the LUP (Strauss 1995, 2000, 2003, 2010; Haws 2003; Morin 2008). It will only remain to be explained why the increased of the regionalization described in this period (Richards *et al* 2000; Drucker & Gambier 2005; *ref. en:* Holt & Formicola 2008) is not shown in the microwear pattern.

POPULATION	TENDENCY	
	INDEXES NH/NT AND NV/NT	*INTERPRETATION*
HEI	High values of NH/NT. In temperate climates NH/NT increases.	Diet mainly based in vegetable resources with an increase of their ingestion in warmer periods.
NEA	Mean NH/NT and low NV/NT values, which situates the population closet o mixed diets HG. In cold periods NH/NT increases.	Mixed diet. In Cold periods the importance of vegetables increases.
EUP	Highest values of the Mid-Late Pleistocene NV/NT and lowest NH/NT values which situate the specimens closet to primarily carnivorous HG. Small variation in front of a climatic change.	Carnivorous diet with small variation of the ingested resources when climate changes.
LUP	Mean values on both indexes (NH/NT and NV/NT) which situate the group closer to mixed diets HG. Increase of NV/NT in warmer habitats.	Mixed diet with minimal variation in front of a climatic change. Increase of meat when the environment improves.
	ABRASSIVITY NT AND XT	*INTERPRETATION*
HEI	High density values and short scratches. Huge distance dependent on the climate.	Mainly vegetarian diet with an increase of abrassivity in warmer period.
NEA	Low density and length values.	Non-abrasive diet, related to primarily meat consumption. In cold environments the abrasiveness increases.
EUP	High values of density with shorter scratches. Similar variation in front of a climatic shift to that of Neandertals.	Very abrasive diet, mainly based on vegetables. When climate improves, higher proportions of meat are consumed.
LUP	Mean values on density although scratches are very long. Minimal distance between climates.	Mixed diet with small variation of the resources when climate changes.

***Table 72**. Summary of data and interpretation of each population according to indexes values (NH/NT and NV/NT) and abrassivity of the diet derived from density (NT) and length (XT) of scratches.*

It should be highlighted that the differences between Neandertals and EUP occurs in both analyses, showing EUP the higher abrassivity (NT) of the Upper Pleistocene while Neandertals show the lowest. The difference is also notable in the index values (especially the NV/NT) but the kind of diet inferred from the both approaches is different being neandertals diet mixed (according to indexes) or carnivorous (according to density values) while EUP diet will be based on meat resources (according to indexes) or vegetarian (according to density values). These differences in the expected diet can be explained by the processing techniques; if this was the case, the importance of the technology in the EUP would have been greater as the diet inferred is completely different (from carnivorous to vegetarian) while on neandertals, it only migrates from a mixed diet to a mostly carnivorous diet.

It is important to remember in any case that the analysis of the individuals instead of the mean values of the populations shows a great overlap in all the groups indicating that any shift in the diet or processing techniques was subtle.



VI. DISCUSIÓN

12. DISCUSIÓN

"When dental microwear analyses are aimed at the past, they often raise more questions than any answer, largely because they give new and different glimpses of the intricacies of previous behavior".

Teaford 2007: 354

12.1. Selección del método

La microestriación es uno de los métodos que pueden utilizarse para inferir conductas alimentarias en grupos actuales y prehistóricos, aportando una aproximación biomecánica y funcional al estudio de la subsistencia y economía de los individuos. El uso de moldes dentales de alta calidad permite la observación microscópica de los artefactos sin necesidad de utilizar los originales. La fiabilidad y el procedimiento de obtención de las réplicas y de los valores de microestriación bucal, han sido demostrados y descritos en diversas publicaciones (Lalueza 1991; Lalueza *et al* 1993a,b,c, 1996; Pérez-Pérez *et al* 1994, 1999, 2003; Galbany *et al* 2004b, 2009; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Galbany 2006; Alrousan 2009; Estebaranz *et al* 2009; Martínez 2010).

Los estudios de microestriación realizados por el grupo de investigación del Dr. Pérez-Pérez y, hasta hace poco tiempo todos los estudios microscópicos relacionados con la alimentación, se realizaban de manera semi-automática mediante la micrografía en SEM, el contaje manual y la ayuda de diversos programas de software que automatizaban parte del proceso. Sin embargo, a principios del siglo XXI (*véase apartado 6.2.2.b*) comenzaron a aplicarse metodologías tridimensionales, que ofrezcían resultados de rugosidad del esmalte de forma automática. Este método se ha extendido en los estudios de la faceta oclusal de los dientes, pero no así en la bucal, por lo que uno de los primeros análisis que se realizó fue metodológico, con el fin de establecer el mejor método de obtención de datos. La interferometría no elimina el proceso de selección de la muestra (Estebaranz *et al* 2009) y parte del procedimiento sigue sujeto al error del propio investigador, tanto en la selección del área, como en la inclinación y los filtros que se aplican. Además, aunque en los microscopios confocales la metalización de las muestras no es necesaria, los haces de luz no se reflejan en el microscopio interferométrico sin esa capa. Los valores derivados del análisis están altamente correlacionados entre ellos (Estebaranz *et al* 2009), ya que en el fondo, todas las variables proceden de la distancia media entre la mínima y la máxima "*z*" en la

superficie (*x* e *y*). Los resultados obtenidos indican una clara distinción entre individuos adultos e infantiles (que presentan rugosidades mayores). Esta tendencia ya fue destacada por Travan *et al* (2008: 369-380), sugiriendo que podría estar relacionado con la edad funcional del diente (como propusieron Pérez-Pérez *et al* 1994, en los análisis de microestriación bucal) o con las propiedades del esmalte de dientes deciduales (*véase apartado 3.12*). Algunas variables de microestriación clásica están correlacionadas con la microrugosidad, pero éstas son pocas (y en ningún caso la densidad total de estrías). Además, la generación de un PCA con cada set de variables ofrece distribuciones de los individuos diferentes, por lo que parece que no estarían explicando lo mismo. La ausencia de más estudios con esta metodología y los resultados preliminares obtenidos, unido al hecho de que los estudios del grupo de investigación (tanto en el mismo periodo como en otros) se han realizado con microestriación clásica, provocan que se haya optado por seguir la línea de investigación precedente.

La ausencia de correlaciones claras es difícilmente explicable ya que, la cantidad de estrías y su longitud deberían afectar claramente a los valores de rugosidad de la superficie, sin embargo no es así. Una opción puede ser la influencia de un tercer factor: el grosor y profundidad de las estrías, no considerado en los análisis de microestriación clásica debido a la ausencia de influencia en la dieta (Lalueza 1991: 14; Pérez-Pérez *et al* 1994). Una segunda opción apuntaría al tamaño del área y a los aumentos utilizados, ya que parece que aumentos inferiores a 50X permiten clasificar grandes grupos de dietas, pero no cambios sutiles (Teaford 2007: 358).

12.2. Porcentaje de error del método

En todas las metodologías utilizadas, los porcentajes de error son similares a los descritos en la literatura, por lo que pueden considerarse “normales” y su uso adecuado (excepto en dos métodos: IW y MG). Los errores de las medidas de macrodesgaste y AOT son inferiores al 2% (AOT, ED y CH). Los máximos errores ocurren en el IW, con un PE superior al aceptable; aunque dentro del método, el aumento del error no está relacionados con dientes que presentan un grado cualitativamente mayor de desgate interproximal. Lo mismo ocurre en la microestriación (los máximos errores no ocurren en superficies con más estrías) y en los análisis de desgaste oclusal. En el caso de la altura de la corona, sí que existe una tendencia en la que los máximos PE están asociados a mayores

desgastes oclusales, aunque es difícil imaginar su influencia en esta medición.

El máximo error en los análisis macroscópicos ocurre en las superficies más pequeñas, de forma que en los premolares es mayor que en los molares y el error del desgaste oclusal, mayor que el del área. En el caso de la morfometría geométrica también los máximos errores ocurren en los premolares, lo que coincide con los resultados de Gómez-Robles (2010); podría pensarse que el error en este caso se debe a la digitalización de dos tipos de estructuras: fóveas y cúspides; sin embargo no es así y el máximo error ocurre en una de las cúspides y está más relacionado con la captación de la imagen que con la digitalización en sí misma. El proceso de captación de las fotografías oclusales y de las micrografías en SEM es básico y los errores derivados son siempre mayores que los obtenidos en la repetición del contaje de una imagen en todas las metodologías. Además, es importante orientar perpendicularmente la corona (lo cual es complicado debido a la naturaleza de la estructura) y fotografiar cada diente de manera independiente, de forma que siempre, todos los dientes presenten la misma inclinación (o la más similar posible) entre ellos, evitando la orientación respecto a un tercer factor, como pudiera ser la posición anatómica. Ésta podría ser muy interesante si lo que se pretende es obtener datos de oclusión y funcionalidad masticatoria, pero no para resultados relacionados con forma o tamaño dental. Igualmente, en morfometría geométrica se observan unos errores muy altos en la adquisición de la imagen (que podrían derivar de la obtención por dos investigadores diferentes), lo que previene del uso conjunto de muestras fotografiadas por varios individuos. Otros problemas detectados en este método y que aumentan el PE incluyen por ejemplo la complejidad oclusal del diente.

En cualquier caso, la distribución de las distintas mediciones respecto al resto de la muestra no es significativamente diferente en ningún método y los PCAs muestran distribuciones similares en la mayoría de los casos.

12.3. Selección de la muestra

12.3.1. Preservación

La preservación de la dentición llega al 51,93% (excluyendo la dentición anterior), lo que implica mayores porcentajes que en el Plioceno y Pleistoceno Inferior africano (Martínez 2010). No parece que la cronología de los fósiles afecte a los porcentajes de preservación dentro del periodo estudiado. Tampoco la zona geográfica parece ser determinante; aunque el Próximo Oriente presenta una preservación deficiente, también es ese el caso de los individuos mediterráneos y de muchos yacimientos del norte de Europa. La principal causa de exclusión ha sido la erosión, aunque es el factor más heterogéneo y que incluye una mayor cantidad de causas subyacentes. Éste efecto tafonómico está afectando a las tres poblaciones por igual; por lo que no hay un sesgo importante.

Antes de eliminar un diente o individuo es necesario realizar un análisis pormenorizado, ya que se ha observado en varios casos que la presencia de alteraciones post-deposicionales en algún diente no implica que todo el individuo (ni siquiera que todo el lado) esté afectado. Incluso en el mismo diente, zonas con presencia clara de abrasión no alimentaria son adyacentes a zonas de esmalte bien preservado, siendo el área suficientemente grande como para poder obtener una micrografía a 100X. En algunos casos, la estandarización del procedimiento de captación de micrografías en el SEM, siguiendo la metodología descrita (*véanse apartados 3.8 y 6.2*), limita la obtención de individuos, ya que a más aumentos (*p. ej.* 200X) la cantidad de especímenes disponibles habría incrementado (al ser el área menor, las posibilidades de obtener una imagen sin alteraciones no alimentarias aumenta). Sin embargo, debido a dicha estandarización, se mantuvieron las imágenes de SEM a 100X.

12.3.2. Afección de patologías y alteraciones dentales

a. Patologías

Lalueza (1991) y Lalueza & Berkovitz (1992) notaron diferencias en la lateralidad de los individuos que presentaban alguna lesión o patología, con una tendencia a presentar menores densidades de estrías, asociándolo a una infrautilización de ese lado y a un *turnover* (al menos en la densidad de estrías) alto. En todos los casos con patologías dentales analizados en esta tesis no se observa ningún tipo de lateralidad y, de

hecho, el patrón de todos los dientes del individuo, en los casos en que la muestra lo permite, indica una gran similitud intra-individual (*vs* Lalueza 1991; Alroussan 2009). En el caso de Broken Hill (K1), ambos lados presentan un patrón similar (aunque el individuo tendría afectados ambos lados por caries) y la posición de K1 entra dentro del rango de variabilidad de la muestra analizada. Los resultados para el caso de Banyoles coinciden con los descritos previamente (Lalueza *et al* 1993a,b,c), en los que el análisis de la microestriación de LM_3 (NT=145; XT=157,7) y RM_3 (NT=136; XT= 130,5) eran muy similares, indicando que, en caso de que efectivamente presentara una caries, el tiempo de afección habría sido escaso, sin dar tiempo al individuo a sufrir sus consecuencias. En los casos de DV15 y PV1 no hay una lateralidad clara (aunque en ningún caso el diente potencialmente afectado de caries presenta estrías). Los resultados obtenidos del análisis de la influencia de las caries muestran una diferencia entre los individuos del Paleolítico Superior y los cronológicamente más antiguos[180]. En el Pleistoceno Medio y Paleolítico Medio existe una tendencia en todos los individuos con caries a presentar: 1) un patrón similar intra-individual, de forma que la diferencia vendría dada por la dieta y no por la utilización diferencial de un lado; 2) una densidad de estrías media, que no representa un cambio en ningún sentido en la abrasividad de la muestra; 3) una longitud de estrías alta dentro de su grupo, siendo consistentemente más largas las horizontales y 4) una proporción de estrías horizontales muy alta y de verticales muy baja, situándose todos los individuos con caries (Broken Hill 1, Banyoles y SP59) dentro del rango de cazadores-recolectores vegetarianos; por lo que la asociación entre la presencia de caries y dietas vegetarianas parece clara. La ausencia de una marcada abrasividad podría estar relacionada con el consumo de frutas y vegetales menos abrasivos.

En el caso de individuos afectados por cálculo dental y periodontitis, no parece que exista ninguna tendencia clara a presentar una dieta determinada (ni en la densidad y longitud de estrías ni en los índices) y en ningún caso, en los que la muestra ha permitido el análisis, se observa lateralidad debido a la patología.

Por lo tanto no existe ninguna razón para excluir los dientes (ni los individuos) que presenten alguna patología oral, siempre que no se demuestre previamente que el patrón está alterado por infrautilización.

[180] Es cierto que las caries que presentan los individuos del UP son debatidas, pero en caso de existir, en el UP no hay ninguna diferencia entre los individuos con caries y sin caries.

b. Surcos subverticales

Los surcos subverticales (SG) son una alteración que ocurre en algunas facetas de contacto interdental. Se observan en todas las poblaciones fósiles analizadas en esta tesis, aunque su incidencia es menor en los AMH y en el Próximo Oriente. Ningún individuo de cazadores-recolectores (Museo de Historia Natural de Nueva York) ni en los del holoceno de Kenya (Museo Nacional de Nairobi) de la colección de moldes de la Universidad de Barcelona, presentan esta alteración (aunque existen casos descritos en la bibliografía). En la muestra de fósiles, en Europa, donde la muestra está mejor representada, sí que existe una tendencia cronológica en la que los individuos más antiguos (*H. heidelbergensis*) presentan la máxima prevalencia y los más modernos (*H. sapiens*), la mínima.

Los surcos afectan a todas las piezas dentales (incluyendo dentición anterior y postcanina, decidual y permanente, mandibular y maxilar, etc.) aunque la mayoría de los SG se encuentran en el primer molar (tanto mandibular como maxilar). Igualmente, la anomalía ocurre en ambas facetas de contacto, tanto mesial como distal (aunque la máxima prevalencia ocurre en la anatómicamente anterior). El número de surcos en cada superficie es muy variable e independiente del tipo de pieza dental, aunque tienden a presentar un mayor número las facetas mesiales que las distales. Debido a estas tendencias: a) máxima prevalencia en el M1; b) afección de todos los tipos de dientes; c) ausencia de diferencias entre mandíbula y maxila y d) presencia primordialmente en la faceta mesial -que es la zona que presenta un mayor número de surcos-, podría considerarse factible la idea de que el origen de la anomalía se encuentra en la biomecánica masticatoria, anticipando la migración mesial ante cargas mayores; similar a la propuesta de Estalrich *et al* (2010). Esta hipótesis estaría relacionada con los resultados del macrodesgate (*véase anexo 6 apartado 19*). Pese a la prudencia necesaria al considerar el IW, debido a los altos errores metodológicos, tanto en éste, como en el desgaste oclusal (DE), la velocidad de desgaste de los dos primeros molares es mayor que la de otros dientes por lo que la presencia de un anclaje interdental anticiparía tasas de desgaste y migración muy altas en los primeros dos molares, que es sobre los que recae la máxima presión masticatoria (Kupzick & Hublin 2010).

Esta hipótesis no encaja con los resultados derivados del análisis de la microestriación en los dientes con y sin presencia de esta afección, ya que no existe un patrón preferente, ni en cuanto a la abrasividad ni en cuanto a los índices. Sin embargo, podría tener validez si se asume que no estamos ante una respuesta funcional (causa-efecto), sino ante una respuesta selectiva anticipatoria.

c. Labrets

La presencia de superficies pulidas, similares a las derivadas del uso de discos labiales (*Labrets*), están localizadas claramente en el tiempo, el espacio y el marco cultural, ocurriendo solamente en el pavloviense evolucionado, aunque no en todos los individuos de éste (36%). No existe una relación clara con la edad ni sexo del individuo, observándose tanto en individuos infantiles (y dientes deciduales), como en individuos "ancianos" (mayores de 40 años). Estas superficies ocurren tanto unilateral como bilateralmente; sin embargo se observan dos patrones: por una parte, todos los casos de afección bilateral ocurren en individuos mayores de 26 años y la unilateral, en individuos menores de 25 años. Además, siempre que la afección es unilateral, ésta acontece en el lado derecho, lo que, podría ser indicativo de la lateralidad preferente de los individuos (sobre todo si se acepta la hipótesis de Hillson 2006).

Los dientes más afectados por *labrets* son los premolares (50%), mientras que ninguno de los M3 analizados presentan este tipo de superficie. En cualquier caso, la tipología de los *labrets* sería lateral, siendo mínimos los casos que afectan a la dentición anterior (véase: Hillson 2006)[181]. La superficie máxima afectada en el mismo individuo es de 5 dientes consecutivos. Esta cantidad implica el uso de artefactos tan grandes que superan los descritos antropológicamente en dentición posterior[182]. Este hecho, unido a la alta incidencia en las facetas maxilares, es el que provoca que Hillson (2006) y Vlcek (1997; *cit. in:* Hillson 2006) duden su etiología, proponiendo otras explicaciones.

El tipo de imágenes microscópicas obtenidas (*véase Anexo 2 apartado 15*) es muy heterogéneo[183]; encontrándose tanto alteraciones

[181] El análisis de la afección de labrets en la dentición anterior es mucho más completa en los resultados de Hillson (2006) debido a que el investigador dispone de toda la colección; mientras que en el presente análisis, los moldes efectuados en la dentición anterior son escasos.
[182] Aunque existen artefactos de este tamaño, suelen asociarse a *piercings* en la dentición anterior.
[183] Igualmente, dientes sin *labrets* presentan superficies similares a las de dientes afectados.

post-mortem como alimentarias y por lo tanto, los individuos (y los dientes) que presentan labrets no fueron eliminados *a priori*, sino que, si el patrón de microestriación estaba preservado, fueron incluidos en los análisis posteriores, ya que no existe una tendencia clara de estos individuos a presentar más o menos estrías que la media de su grupo.

12.3.3. Asimetría y variabilidad intra-individual en microestriación

En algunos individuos disponíamos de más de un diente con facetas bien preservadas. Una de las mejores opciones para evitar posibles diferencias interdentales (*p. ej.* Mahoney 2006b) sería el uso de una o dos piezas solamente, normalmente, los dos primeros molares (Pinilla *et al* 2008; Galbany *et al* 2009; El-Zaatari *et al* 2011) o de toda la serie postcanina -evitando los extremos (P3 y M3) (Pérez-Pérez *et al* 1994; Al-Rousan 2008) o no (Lalueza et al 1996; Pérez-Pérez *et al* 1999, 2003) según la disponibilidad-. Sin embargo, esa limitación provoca una drástica reducción de la muestra, que en fósiles es ya de por sí escasa. Por este motivo, normalmente, se utiliza cualquier diente disponible bien preservado (Estebaranz *et al* 2009; Martínez 2010). La selección de la muestra se realiza habitualmente siguiendo un orden preestablecido, escogiendo un solo diente por individuo de forma que se evite la sobre-representación de éstos (Lalueza 1991; Lalueza *et al* 1993b, 1996; Pérez-Pérez *et al* 1994, 1999, 2003; Galbany *et al* 2004, 2009; Martínez & Pérez-Pérez 2004; Galbany 2006; Alrousan 2009; Estebaranz *et al* 2009; Martínez 2010). Sin embargo, para ello se requiere que no existan diferencias significativas entre las piezas dentales. Uno de los principales problemas es que, en muchos casos, es difícil saber si estas diferencias (en caso de que se encuentren) son debidas a la pieza dental en sí misma o al individuo o grupo; ocurriendo que, algunas poblaciones estén mayoritariamente representadas por determinados dientes (Estebaranz *et al* 2009). En todos los análisis presentados se comprobaron las diferencias existentes, considerando todos los dientes disponibles para todos los individuos. La selección final de la muestra se realizó mediante el uso de la mediana de cada individuo. De esta forma se consigue un valor medio que representa al sujeto (Lalueza *et al* 1993; *véase apartado 6.5.5*), evitando los valores extremos (Pérez-Pérez *et al* 1999). Además del análisis de las diferencias interdentales en cada una de las series, se realizó un estudio de la lateralidad y la asimetría asociada a la maxila. Las variaciones observadas no son en ningún caso direccionales y la divergencia observada es mucho mayor entre maxilas que entre lados. Las desigualdades entre lados solo ocurren intra-individualmente y sólo en un

39% de los individuos, ocurriendo en la mayoría de los casos en *H. heidelbergensis* y en *H. sapiens*. Más importantes parecen las diferencias derivadas de la maxila. No sólo son significativas en el conjunto de la muestra y se mantienen al segmentarla por poblaciones, sino que un 71% de los individuos en los que es posible analizar ambas maxilas presentan diferencias significativas debido a este factor. El PE llega al 11%, superior al error metodológico, aunque no al obtenido según el área micrografiada en el SEM, pero en cualquier caso, considerable. Además, el tipo de maxila permite distinguir claramente a los individuos de Arago (*véase apartado 8.2.3*), cosa que en ningún caso ocurre con la lateralidad.

El tipo de pieza dental influye significativamente en alguna variable de microestriación, aunque el análisis *post-hoc* no indica a qué dientes se refiere. En general, los premolares presentan consistentemente estrías más largas que los molares e igualmente, la longitud tiende a ser decreciente dentro de cada serie dental, siguiendo el patrón de erupción dental. Esta tendencia (no significativa) se mantiene en la mandíbula pero no en la maxila (40% *vs* 13% de las variables); sin embargo, al segmentar la muestra entre los periodos considerados (Pleistoceno Medio, Paleolítico Medio y Paleolítico Superior), las diferencias sólo son significativas en los AMH. Este es el caso más similar a los resultados de Mahoney (2006b), siendo tan sólo una tendencia de la media con una gran variabilidad en los resultados individuales de cada diente y no siendo significativa esta preferencia. Así, aunque en algún caso existen divergencias y estas son significativas, no hay una tendencia clara. Este hecho, unido a las limitaciones de la muestra debido a su origen fósil, propició que no se excluyera ninguna pieza dental postcanina (*vs* Pérez-Pérez *et al* 1994; Alrousan 2009); sin embargo, los resultados obtenidos indican que las diferencias entre maxilas deberían considerarse detenidamente en series amplias que incluyeran varios dientes del mismo lado en diferentes maxilas.

12.4. La subsistencia en el Pleistoceno Medio y Superior

12.4.1. Los cazadores-recolectores: marco de comparación

Esta tesis recae sobre la asunción de que los patrones de microestriación bucal (densidad y proporción de estrías horizontales y verticales) de las poblaciones vegetarianas y las eminentemente carnívoras pueden distinguirse (Lalueza 1991; Lalueza *et al* 1993b, 1996). Sin embargo, dicho método no discrimina completamente a los grupos ni

las dietas ni de manera clara, los diferentes climas en los que habitan; existiendo un gran solapamiento en los datos individuales. De hecho, tan sólo sería clara la división entre cazadores recolectores carnívoros y poblaciones vegetarianas; pero aun en este caso, se solapan los índices y densidades, tanto en el análisis bivariado como en el discriminante. Tal vez, la separación más clara sea entre agricultores y cazadores recolectores, lo cual, como ocurre en el macrodesgate, quizás nos esté indicando más cosas sobre el procesamiento de los alimentos que sobre la dieta *sensu estricto*.

La replicación del uso de los índices (NH/NT y NV/NT) en una muestra seleccionada de cazadores-recolectores (*véase apartado 7*) indica un gran solapamiento en los valores de los individuos, pero confirma la hipótesis de Lalueza *et al* (1996) en cuanto a las tendencias y a la importancia de la proporción de estrías horizontales y verticales respecto la densidad total[184]. El hecho de que investigadores independientes con muestras diferentes obtengan los mismos resultados, refuerza las conclusiones obtenidas. Aunque en los individuos analizados el origen de la colección de hindús no está claro (Giselle García Park *p. com*), se ha asumido su asociación con grupos recolectores eminentemente vegetarianos, pero podrían ser agricultores o más modernos. En cualquiera de los dos casos los cazadores-recolectores de dietas carnívoras y mixtas presentan muchas menos estrías horizontales respecto al total[185].

La abrasividad de la dieta en sí misma (NT y XT), no indica un patrón claro en los cazadores según los diferentes medios ni recursos principales explotados. Una de las mayores dificultades aparece a la hora de explicar la distinción de la orientación de las estrías. La explicación más coherente está relacionada con la biomecánica (Gordon 1984a). El movimiento lateral de la mandíbula se produce durante el momento de fuerza de la masticación (Hillson 2002), lo cual podría estar indicando que se requieren mayores fuerzas en el consumo de vegetales, ya que durante este proceso se destruye la estructura celular de las plantas y se liberan proteínas, grasas y carbohidratos de las paredes de celulosa (Campbell 1998: 279).

[184] Una limitación importante es que ni los índices ni las variables originales parece que discriminen el origen de las proteínas animales (tampoco el desgaste oclusal parece ser adecuado: Nealis 2011). Los índices de la longitud de las estrías (XH/XT-XV/XT), sin embargo, no parece que presenten una tendencia clara.

[185] Si los hindús representasen a grupos eminentemente vegetarianos, se confirmaría la hipótesis de Lalueza *et al* (1996); por el contrario, si fuesen poblaciones actuales, implicaría que los heidelbergensis y, parcialmente los neandertales, caen fuera del rango de variabilidad de los cazadores actuales (Pérez-Pérez *et al* 2003) aunque, en cualquier caso, la proporción de estrías horizontales sería mucho mayor asemejándolos a los grupos vegetarianos (Lalueza *et al* 1996).

Así, tendría sentido que dietas más duras necesiten más movimientos de fuerza (laterales), que generarían un mayor ratio de estrías horizontales. La compresión estaría relacionada con estrías verticales y sería la primera en realizarse, lo que explicaría la mayoría de las estrías de esta orientación en los grupos básicamente carnívoros; aunque no la presencia de densidades similares en todas las poblaciones. Sin embargo, no todas tienen porqué seguir este patrón de movimientos mandibulares asociados a la masticación (Spencer & Demes 1995). De hecho, la inclusión del M2 en el área preferente de fuerza en los neandertales y aterienses podría generar la disipación del estrés, precisando cargas menores por diente (Kupzik & Hublin 2010).

Los cazadores-recolectores han sido constantemente utilizados como marco de comparación, en arqueología y antropología en general y en los estudios de dieta y de microestriación en particular (*véase apartado 3.1*); sin embargo, en el año 2003, Pérez-Pérez *et al*, observaron diferencias claras entre los patrones de los individuos fósiles y las referencias actuales, considerando que quizás la comparación no era adecuada y cada población debía analizarse en su propio contexto. La comparación de las medias y de los rangos de variabilidad obtenidos en la presente tesis, no parece que corroboren esa hipótesis, ya que se observan diferencias entre las medias de los grupos fósiles pero no entre los fósiles y los HG[186].

12.4.2. Los fósiles del Pleistoceno Medio y Superior

Este análisis previo del patrón de microestriación indica tendencias de las poblaciones según el tipo de dieta. La metodología poco puede decirnos a nivel individual, pero si a nivel poblacional, con marcos de comparación que nos permitan observar direcciones preferentes de los hábitos alimentarios de las poblaciones fósiles. Así, más que preguntarnos qué comían los individuos estudiados, la pregunta debería ser si los rangos de variabilidad de las poblaciones presentan tendencias diferentes, determinar en qué sentido se dieron esos cambios y qué marco explica mejor las agrupaciones.

Durante el Pleistoceno Medio y Superior ocuparon Europa al menos tres poblaciones: los heidelbergensis, los neandertales y los humanos modernos. La economía de estas sociedades dependerá en última

[186] Tan sólo son significativas las diferencias en el índice de estrías verticales respecto al total (NV/NT), pero estas diferencias ocurren porque los valores de los heidelbergensis y de los neandertales presentan muy pocas estrías verticales, siendo más similares al patrón de la población de vegetarianos (N=1), en comparación con el resto de poblaciones de dieta mixta y carnívora (N=5) (*véase apartado 11.4.1*).

instancia de los recursos vegetales y animales disponibles, que habrían variado según las oscilaciones climáticas (Hutchinson 1957, 1959; Bar-Yosef 2004; Finlayson 2004: 9) a lo largo de los 600 *Ka* en que el continente fue ocupado de manera continua (*véase apartado 2*). Europa, pese a su situación periférica en Eurasia ofrece una importante variación de medios, viéndose afectada de manera continua a lo largo de este periodo por glaciaciones e interglaciales, incluyendo momentos mucho más fríos que en la actualidad, pero también otros más cálidos.

a. Individuos del Pleistoceno Medio

En los heidelbergensis, los resultados de Pérez-Pérez *et al* (2003) confirmaban los de Smith (1977a), según los que la dieta de esta población sería relativamente estable independientemente del clima y la cronología, con una alimentación muy abrasiva en todas las poblaciones, asociada probablemente al consumo de vegetales muy duros. Sin embargo, la inclusión de más yacimientos (*véase apartado 8.2*), de diferentes ambientes y zonas geográficas, parece indicar que su dieta no fue tan estable, variando significativamente según el medio. Los individuos asociados a ambientes cálidos o medios presentan menos estrías y más largas que los asociados a ambientes fríos y abiertos. Este patrón no coincide completamente con la tendencia a reducir la cantidad de estrías horizontales del grupo ante el deterioro de las condiciones ambientales, aunque la proporción de estrías verticales no aumenta y en ambos casos el grupo de comparación más similar son los hindús. El resultado implicaría una dieta muy abrasiva en ambos ambientes, consistente en una gran cantidad de vegetales duros y alimentos abrasivos (Smith 1977a; Pérez-Pérez *et al* 2003), pero con una tendencia a variar significativamente según el medio (El-Zaatari 2007). Al incluir los valores de densidad y longitud de las microestrías de la Sima de los Huesos, derivados de los resultados de Pérez-Pérez *et al* (2003), el patrón de división climática se mantiene. Estos datos son de otro investigador por lo que la comparación podría estar sujeta a un mayor error. Si el análisis de este material indicase la misma tendencia que en el artículo de Pérez-Pérez *et al* (1999), presentando tantas o más estrías que Aragó, la correlación medioambiental debería romperse, ya que la Sima de los Huesos está asociada a ambientes cálidos.

El único yacimiento africano considerado en el análisis es Kabwe-Broken Hill. El patrón de estos individuos no difiere significativamente de los europeos (Pérez-Pérez *et al* 2003), aunque es el que más se acerca a los hindús en la proporción de estrías, indicando una dieta

eminentemente vegetariana (Puech 1978). Este resultado es consistente al incluir más individuos africanos del Pleistoceno Medio (e incluso Superior), presentando una menor proporción de estrías verticales y mayor de horizontales (no se presentan en la tesis). Dentro del continente europeo, se observa una clara distinción entre los dos yacimientos analizados mejor representados (Pontnewydd y Arago), que podría ser explicada por las diferencias ambientales o cronológicas, ya que los factores están asociados. Steinheim, aunque mantiene el patrón de una baja densidad, esperable por su cronología y clima, rompe la correlación NT/XT, presentando también una longitud media de estrías corta. Este resultado es difícil de explicar, pero consistente con una dieta en la que se incluyera más carne. La muestra analizada, aunque es la mayor que se incluye en un único análisis hasta el momento, es insuficiente para establecer las causas de las diferencias en la dieta.

b. Individuos del Paleolítico Medio

En los neandertales se observa una gran dispersión y heterogeneidad de los patrones, que no responden a variaciones de los OIS, ni tampoco a variaciones del medio (*véase apartado 9.2*). La heterogeneidad intra-yacimiento es muy grande y mayor que la observada en los heidelbergensis y en los AMH. Mientras que en algunos casos ésta puede explicarse como tendencia cronológica o climática (*p. ej.* Sima de las Palomas), no así en otros yacimientos (*p. ej.* El Sidrón y Vindija). El patrón hiper-variable de Vindija es consistente con los estudios de rugosidad oclusal (El-Zaatari *et al* 2011), aunque difícilmente explicable (*véase apartado 9.2.3 y Figuras 124 y 125*). En ambos yacimientos, la causa de la dispersión podría ser el sexo, pese a que implicaría unas diferencias mucho mayores de las esperadas (*véase apartado 9.2.2*), o la presencia de SG (*véase anexo 3 apartado 16*), aunque no sería consistente con los resultados obtenidos en esta tesis (*véase apartado 12.3.2.b*).

La tendencia media de las oscilaciones según los OIS sí que parece ser recursiva, aunque no análoga, presentando los OIS cálidos una menor densidad de estrías, a la vez que una mayor proporción de estrías verticales respecto al total: estas dos variables estarían indicando que entre los OIS 5-3 ocurre un aumento de la abrasividad de la dieta parejo al aumento de la proporción de vegetales. Sin embargo, no es fácilmente explicable, ya que el patrón NH/NT indica una tendencia cronológica a lo largo del periodo hacia el aumento de la importancia relativa de los vegetales y no un patrón recursivo. La disociación en los resultados individuales de cada índice podría por lo tanto ser poco informativo

cuando la variación incluye una alta proporción de vegetales, pudiendo analizarse sólo NV/NT en los casos en que la dieta es mixta-carnívora. Dentro del OIS 3 aparece una tendencia cronológica clara, al aumentar la longitud de las estrías en los individuos más modernos (CF y SP59); pero esta tendencia no es consistente al ampliar el periodo incluyendo los OIS 5 y 4. De manera similar, cuando el factor analizado es el clima no parece que éste explique la variabilidad y distribución observable.

La ausencia de correlación con el clima es sorprendente dada la cantidad de referencias que indican una variabilidad de las presas según este factor(especialmente los estudios de zooarqueología: *véase apartado 3.6*). Sin embargo, la microestriación no debería ser sensible a las variaciones en la fauna consumida; es decir, que si se mantiene una dieta eminentemente carnívora, la sola variación en las presas no indicará ningún cambio en el patrón; excepto si este está acompañado de cambios en las estrategias, procesamiento o la inclusión en la dieta de nuevos recursos. El análisis general del periodo indica por lo tanto una relativa homogeneidad, con un cambio más marcado entre el OIS 5-4 y 3, acelerándose la variación en este último (pero no recursivo en el conjunto de las variables).

Sin embargo, los OIS 5, 4 y 3, fueron muy inestables y la importancia geográfica en la intensidad, duración y afectación de las glaciaciones ha sido subrayada en numerosas ocasiones (*véase apartado 2.3.1 y 2.3.2*). Así, de manera general, se observa que individuos de ambientes fríos y de estepa presenten abrasividades mayores que los asociados a refugios o ambientes cálidos-medios. Además, la tendencia a la variación ante un cambio ambiental indica el mismo patrón, aumentando la abrasividad ante un deterioro del medio y siendo más homogéneo ante la disminución de los recursos. Esto puede ser consecuencia de que, al existir menos elementos-recursos disponibles en el ambiente, hay menos posibilidades de escoger, haciendo que individuos diferentes y de distintas zonas presenten similitudes mayores que en ambientes más heterogéneos, donde el medio ofrece mayores posibilidades para la selección. Si esta tendencia se mantuviera en series amplias para cada zona geográfica y la respuesta fuera consistente en todas las áreas, variando más la dieta entre zonas en periodos más benignos, podríamos estar hablando de una cierta especialización regional que no coincidiría con la disminución de las redes en momentos fríos. El análisis discriminante no es significativo, pero indica una tendencia, similar a la que se observa en los estudios de topografía oclusal (El-Zaatari *et al* 2011), entre los individuos de estepa-bosque y de

coníferas-bosque, siendo los extremos claramente diferentes, presentando una clina hacia la disminución de las estrías en ambientes más cálidos. Esta es la misma tendencia que la observada en los heidelbergensis, aunque la variación es menor en los neandertales que en éstos. No esperaríamos un patrón de microestriación significativamente diferente que correspondiese con los medios, ya que si bien en ambientes más fríos y abiertos se habrían consumido más renos que ciervos, a efectos de microestriación dejaría las mismas señales. Además, los ecosistemas no son entidades cerradas sino permeables y los humanos son móviles. Asimismo, la asociación climática del individuo con el contexto del yacimiento en el que murió, no deja de ser una extrapolación, útil pero que no tiene porqué reflejar en todos los casos el ambiente predominante en el que habitaron (Campbell 1994; Finlayson 2009). En muchos casos además, el registro es confuso, indicando (diversas fuentes de información) medios diferentes.

Sin embargo, la importancia de los factores cronológicos y climáticos adquieren más relevancia una vez que la muestra se segmenta geográficamente. Tan sólo los heidelbergensis no precisan una segmentación previa de la muestra para que los patrones cronológicos y climáticos expliquen la variabilidad; lo que podría estar relacionado con la escasez de la muestra en general (y en particular dentro de cada zona) o con la mayor dependencia medioambiental. En los AMH, al igual que en el Paleolítico Medio, al segmentar la muestra por zonas geográficas se explica más fácilmente la dispersión, resaltando la importancia de considerar cada individuo en su contexto, ya que los patrones de los grupos no siempre son extrapolables a otra zona. Curiosamente el patrón más homogéneo e independiente, tanto del clima como de la geografía, es el LUP (*véase apartado 12.4.2.d*) produciéndose el efecto contrario a la regionalización. Así, mientras que al estudiar patrones generales no se observa una tendencia clara ni significativa (Patou-Mathis 2000; Steele 2004), al examinar casos locales, en zonas más o menos homogéneas, se distinguen a nivel poblacional y climático los diferentes tipos de subsistencia (*véase apartado 9.2.3*). La variabilidad observada indica tanto una influencia de la latitud, presentando individuos Mediterráneos menores densidades de estrías; como de la longitud, observándose la influencia oceánica, siendo especialmente distintos los individuos centroeuropeos.

La comparación de la proporción de estrías entre neandertales y el Pleistoceno Medio indica que los primeros serían menos vegetarianos y

con abrasividades generales menores. Además existe una diferencia clara en la respuesta al cambio ambiental, aumentando en los neandertales las estrías horizontales en los ambientes fríos, es decir, acercándose más el patrón a los individuos eminentemente vegetarianos (*vs* El-Zaatari 2007). En los neandertales de centro Europa, (*véase anexo 4 apartado 17*) se observa sin embargo, un cambio diferente al anteriormente descrito, siendo los periodos medios y cálidos los que presentan abrasividades mayores, diferenciándose el pico cálido del inicio del OIS 3 (representado por Kulna) con la mayor abrasividad y siendo los individuos del 4 ó 5 (Subalyuk & Ochoz) y los del OIS 3 final (Vindija), menos densos. En este caso, la propuesta de Pérez-Pérez *et al* (2003) no se cumple, ya que en los momentos fríos parece que se habría consumido una dieta más blanda, quizás más cárnica que en los cálidos (El-Zaatari *et al* 2011). Los resultados de centro Europa, corroboran las respuestas diferentes según las zonas (siendo el área en la que se observa un mayor solapamiento Europa del oeste, quizás debido a la presencia de refugios, con yacimientos y zonas recurrentemente ocupadas por diversas poblaciones -*p. ej.* suroeste francés, que representa el grueso de la muestra de la zona noroccidental; Mellars 1996-) y la influencia oceánica y mediterránea.

En general, los resultados de esta tesis no apoyan las conclusiones de los estudios de isótopos (Richards *et al* 2001; Drucker & Bocherens 2004; Bocherens *et al* 2005; Kuhn & Stiner 2006; Bocherens 2009a; Stiner & Kuhn 2009), especialmente los más radicales en sus planteamientos como los que consideran que los vegetales, si se consumieron habrían sido "*like salad or snacks*" (*véase apartado 3.7*). El patrón de microestriación obtenido en esta tesis, aunque apunta a respuestas diferentes y no análogas según la zona y el medio, sitúa a los neandertales más cerca de poblaciones de dietas mixtas y, en el caso de que el aporte proteico fuera eminentemente cárnico (de hecho la proporción media de estrías horizontales es baja), habría estado acompañado de vegetales, incluso en los periodos más fríos (Owen 2002). Estos datos serían coherentes, ya que "*even in the harshest arctic and desert environments, plants are seasonally available and nutritionally important*" (Conard 2005: 305; Conard 2007: 2011); siendo los vegetales disponibles en ambientes deteriorados precisamente tubérculos, semillas y frutos secos, con una gran cantidad de nutrientes pero altamente abrasivos (Cachel 1997; Jones 2009; Hardy 2010). La ingesta única de carne presenta numerosos problemas nutricionales (Hockett & Haws 2003, 2005), además de ser altamente variable y difícilmente asegurable, mientras que la recolección suele

reportar un 100% de eficacia excepto en condiciones extremas (Lalueza 1991).

c. Individuos del Paleolítico Medio en el Próximo Oriente

En el Próximo Oriente, los individuos analizados son claramente diferentes del resto de la muestra del Paleolítico Medio Europeo, con una densidad de estrías baja, presentando más verticales que los neandertales continentales[187]. Skhûl aparece más cerca de los individuos Europeos que los neandertales de la zona[188], corroborando la posibilidad de que el medio de los AMH en el Próximo Oriente se asemejara al bosque mediterráneo y que Tabun representara un momento árido. De ser así, podría asumirse que la presencia de poblaciones en este área fue excluyente y por lo tanto no tendrían por qué haberse encontrado (Vandermeersh & Bar-Yosef 1988a,b; Klein 1989: 284; Rak 1993; Bar-Yosef 1998; Tchernov 1998: 77-90; Condemi 1992; Trinkaus & Ruff 1999). El tipo de dieta, derivada de la proporción de estrías, indica un patrón más carnívoro en los individuos de Skhûl respecto a los neandertales, asociados a los cuales se han documentando restos vegetales potencialmente consumidos (Bar-Yosef *et al* 1992: 530-531; Kelly 2001: 49; Madella *et al* 2002: 712; Albert *et al* 2000: 934; Bar-Yosef 2004; Lev *et al* 2005), por lo que la competencia en la zona no habría existido o habría sido limitada. Sin embargo, comparados con los europeos y africanos, ambos yacimientos son muy homogéneos, indicando que: 1) los recursos explotados habrían sido similares pese a la posible variación ambiental, y que 2) las poblaciones que ocuparon la zona por migraciones no fueron continuistas en la explotación de los recursos. En el caso de Tabun, la persistencia de estrategias y presas, respecto a los OIS europeos anteriores, podría ser factible, pero no parece que ése sea el caso de los AMH, ya que la interpretación de la microestriación de Skhûl es completamente diferente de la de los humanos africanos del OIS 6/7 (Kabwe) indicando que: a) o bien Kabwe no es un modelo adecuado de "dieta original" de África y habría que buscar la homología en individuos del este; b) o bien cambió la dieta, innovando ante la nueva situación (lo que implicaría una discontinuidad en el nicho ocupado y por lo tanto no sería una migración humana siguiendo a las manadas; ya que parece lógico asumir que, si las presas se mantienen, se continuará su explotación

[187] Es un resultado similar al obtenido por Lalueza *et al* (1996). Al igual que en los análisis anteriores, el hecho de que dos investigadores independientes, con composiciones muestrales diferentes obtengan los mismos resultados, los refuerza.

[188] Los AMH están limitados a Skhûl y los neandertales a Tabun en esta tesis aunque, según la distribución de Lalueza *et al* (1996), habría ocurrido en el resto de neandertales y AMH del periodo.

preferencial antes que cambiar las estrategias de subsistencia). Una última opción sería que c) la migración hubiese ofrecido una cantidad más amplia de recursos disponibles, lo que habría permitido la diversificación de la dieta, observándose un patrón diferente del esperado (aunque tan sólo se habrían añadido elementos, sin realizarse un cambio) o d) el cambio en la tecnología afectó a la cultura y al tipo de subsistencia de los AMH que ocuparon el nuevo nicho, quizás por aculturación o por innovación[189].

d. Individuos del Paleolítico Superior

Los humanos modernos del Paleolítico Superior son quizás los que mejor se adaptan a la variación por OIS, aunque ese cambio (OIS 3-2), queda mejor explicado por la diferencia entre el EUP y el LUP[190], que supuso cambios asociados a los rigores del LGM en muchos aspectos, tanto culturales como alimentarios (Richards 2009; Richards & Trinkaus 2009a). Se observan así variaciones en la densidad de estrías, reduciéndose entre el OIS 3-2 (patrón contrario al que se observa entre OIS fríos y cálidos en los neandertales); este cambio es especialmente significativo dentro del EUP entre los individuos cronológicamente más antiguos y los más modernos (sin embargo, como en otros casos, existen varios factores asociados que no permiten discernir si este patrón es una tendencia cronológica, una variación derivada de la tecnología, del paulatino deterioro ambiental al acercarse el LGM o incluso un sesgo regional). Igualmente se observa también un aumento de la longitud de las estrías (más claro entre los extremos cronológicos, aunque constante) y una reducción de la proporción de estrías verticales, que sitúa a los individuos del OIS 2 (LUP) más cerca de los neandertales y de los HG de dietas mixtas, siendo menos dependientes de las proteínas animales. Esta tendencia, unida a la disminución de la abrasividad, reivindicaría la importancia en el patrón del uso de técnicas de procesamiento refinadas; mientras que en el caso del EUP se observa justo lo contrario (dietas más abrasivas a la vez que más carnívoras, asumiendo una importancia muy grande de la cultura que explique la densidad de estrías).

La alta abrasividad de los especímenes del EUP podría estar relacionada con el consumo de materiales vegetales muy duros, pero

[189] Aunque este es un tema especialmente interesante, la muestra actual es suficientemente escasa como para que las hipótesis planteadas sean consideradas más como ideas de proyectos a desarrollar que como pruebas o conclusiones.

[190] Esta afirmación deriva del hecho de que los dos OIS tienden a asociarse a climas que no corresponden completamente con la muestra incluida en ellos: en el OIS 3 muchos individuos están asociados a ambientes deteriorados y en el OIS 2 existen muestras de climas tan cálidos como pudieron ser los del pre-boreal.

disponibles estacionalmente en ambientes fríos (como sería el medio centroeuropeo, respecto a los ambientes del SW francés, la península ibérica y la zona central mediterránea, que suponen el grueso de la comparación) con una alta cantidad de nutrientes. Este patrón concordaría con la hipótesis de que la amplitud de la dieta ocurriera en este periodo (*véanse apartados 2.3.3.d, 2.3.4.a, 3.6 y 3.7*); pero no parece que así fuera según la proporción de las orientaciones, que indica una dieta eminentemente cárnica, con una alta proporción de estrías verticales. Reivindicar el valor de las técnicas de procesamiento en el aumento de la densidad de estrías es una hipótesis atractiva, puesto que explicaría también la diferencia entre los neandertales y los AMH en general pero, si bien el salado, secado, ahumado, oreado, almacenado o triturado habrían podido provocar un aumento de la densidad de estrías, la presencia de sopas por ejemplo, podría haber reducido la abrasividad (Skinner 1996)[191].

Ante el cambio climático se observa una reducción de las estrías horizontales en el EUP (que se rompe en el LUP), a la vez que ocurre una disminución de las estrías totales, presentando ambientes más benignos una menor densidad de estrías, respondiendo en este sentido de manera similar a los neandertales (tanto en la dirección como en la intensidad); mientras que en el LUP, los individuos no solo aumentan la abrasividad de la dieta cuando las condiciones ambientales mejoran, sino que presentan una variación en la estrategia mínima (menor que el error metodológico y por lo tanto podría considerarse inexistente). La mayor homogeneidad del patrón de microestriación, de la abrasividad y de la dieta (índices) estaría indicando, en sí misma, un cambio hacia una menor dependencia (que no independencia) del clima; aunque cabría esperar que las especializaciones locales descritas para este periodo aumentaran las diferencias en la dieta entre las zonas geográficas (Enloe 2003 *vs* Mellars 1973); este no es el caso. Sin embargo, pueden proponerse dos explicaciones: 1) la intensificación en la explotación de recursos en el LUP (Strauss 1995, 2003, 2010; Costamagno & Laroulandie 2003; Haws 2003; Morin 2008) no tendría por qué provocar un cambio en el patrón de microestriación si la dieta o el procesamiento de la misma no variara, por lo que, *a priori*, los cambios observados no estarían indicando que ésta hubiera ocurrido (que pudo haber ocurrido), sino cambios estructurales ó 2) las redes sociales del periodo habrían aumentado manteniendo una mayor homogeneidad en las estructuras básicas (alimentación y procesamiento de los

[191] Además, muchas de estas técnicas podrían haber estado presentes desde épocas anteriores (*véase apartado 3.11*).

alimentos). Tras el pico del LGM, la movilidad, intensificación y especialización habrían aumentado, colonizándose nuevamente el norte, pero manteniendo parte de las técnicas de épocas anteriores (Nakazawa *et al* 2009). Esta continuidad entre las dos culturas, junto con el aumento de la movilidad podría explicar la homogeneidad en el patrón de microestriación del LUP (Strauss 1983, 1990, 1995, 2003; Zilhão 2001; Cosgrove & Pike-Tay 2004; Costamagno 2006; Morin 2008; Richards 2009).

Uno de los factores más interesantes a analizar en el UP es el tecnológico. En el caso del aurignacinese-pavloviense, el cambio es más fácilmente analizable, ya que la zona geográfica es homogénea (Chequia)[192], pero la tendencia que se observa es más cronológica que tecnológica (*véase anexo 4 apartado 17*). Si hubiera habido un cambio en el patrón de movilidad, aumentando ésta, el tipo de recursos consumidos habría sido más variable (Svoboda *et al* 1996; Gamble 2001; Milisaukas 2002; *véanse apartados 2.3.3.c y 2.3.4.b*). Realmente el patrón es más heterogéneo, pero más que por el posible aumento de la movilidad, sería por el hecho de que el aurignaciense está confinado a Mladeč[193], mientras que el pavloviense está presente en más yacimientos. El aumento de la movilidad podría quedar representado por la ausencia de diferencias entre zonas. Aunque la muestra es pequeña, la inclusión de los individuos de Europa Mediterránea indica un patrón similar al compararlo con el conjunto del Paleolítico Superior, así que la distinción tecnológica entre el pavloviense y el gravetiense (aunque existe), no implicaría diferencias significativas en el uso de las mismas para la obtención de recursos, representando ambas culturas una transición progresiva respecto al periodo anterior (Hahn 2000; Bosinski 2000; Svoboda *et al* 2000; Richards *et al* 2001; Morin 2008; Richards 2009; Richards & Trinkaus 2009a; Revedin 2010).

Si BG, GdE y Vindija[194] se suponen gravetienses, su microestriación estaría indicando una ruptura en este momento en dos direcciones, que no se observa (es mucho más paulatina) entre el aurignaciense y pavloviense (*véase apartado 10.2.3.d*). Si por el contrario Vindija se considera epigravetiense, la distinción con el gravetiense es clara, aunque:

[192] El caso de Isturitz se comentará en el apartado siguiente y por lo tanto aquí se ha optado por analizar la variación en base a los resultados del anexo 4 apartado 17.

[193] El hecho de que sea un único yacimiento no asegura la homogeneidad de la muestra, como se observa en el resto de periodos (Pleistoceno Medio y Paleolítico Medio) de manera muy clara; aunque en este caso el patón interno del yacimiento es homogéneo.

[194] Véase la problemática de cada yacimiento en los apartados 5.4.2.a y 5.4.5.a

1) no es posible saber si se debe a factores culturales o geográficos y 2) la distinción entre ambos tecnotipos es menor que la observada entre el gravetiense (limitado ahora a los individuos italianos) y el solutrense, apoyando la idea de que el epigravetiense, es tipológicamente una continuación del gravetiense (Otte 1990; Mussi 2001, 2002: 238; Palma di Cesnola 2001). Pese a que la muestra es muy escasa, los datos de Cisterna (solutrense) y Vindija (epigravetiense) apuntarían hacia una diferencia sustancial en la dieta, que podría estar relacionada con los diferentes nichos que ocuparon estas dos poblaciones; siendo en el solutrense más vegetariana y abrasiva que en las zonas más frías que habrían ocupado los epigravetienses (Banks *et al* 2008b). Como en los casos anteriores, las diferencias entre estos dos tecnotipos son difíciles de mantener, primero por la escasez de la muestra y las dudas razonables sobre la adscripción tecnológica en el caso de Vindija y segundo por la asociación entre factores (tecnológicos, climáticos, geográficos -relacionado en este caso puntual con una posible especialización local, probablemente vinculada con la constricción de la población debido al deterioro climático; Enloe 2003-, etc.). En cualquier caso, la continuidad del solutrense con el magdalaniense es clara, apareciendo estos dos tecnotipos solapados y confirmándose la homogeneidad del LUP.

e. La transición del Paleolítico Medio al Superior

Al comparar el Paleolítico Medio con el Superior se observa un gran solapamiento en los grupos, a la vez que una tendencia a la reducción de la variabilidad (NT/XT), pudiéndose distinguir dos momentos de cambio: de los neandertales al EUP y de éste al LUP; siendo los más distintos, los AMH del OIS 3. Estas diferencias pueden deberse a una variación en los recursos explotados (Mellars 1996; Richards *et al* 2001, 2003; Steward 2004, 2005; Bocherens *et al* 2005; Bocherens & Drucker 2006; Kuhn & Stiner 2006; Stiner & Kuhn 2009), o porque manteniendo una dieta similar, variaron las técnicas de procesamiento (Marean & Kim 1998; Speth & Tchernov 2001; Grayson & Delpech 2002; Kauffman 2002a; Conard 2005: 306; Conard *et al* 2006: 325; Mourin 2008; Adler & Bar-Oz 2009; Trinkaus *et al* 2009; Strauss 2010), provocando un patrón más abrasivo en los humanos modernos, aunque con una mayor proporción de estrías verticales (Munzell & Conard 2004; Steele 2004; Strauss 2005; Adler *et al* 2006; Adler & Bar-Oz 2009; Peresani *et al* 2011) respecto a los neandertales.

La muestra utilizada es muy limitada y no puede establecerse ninguna conclusión clara respecto a la hipótesis de la competencia (Banks

et al 2008a), ya que en ninguno de los casos las muestras se solapan geográfica y cronológicamente. Existen diferencias claras entre los grupos, tanto en la densidad de estrías, presentando los humanos modernos una dieta más abrasiva, como en la proporción de estrías verticales, presentando los AMH una dieta más carnívora. Estas tendencias son todavía más significativas si la cronología se limita al OIS 3, siendo los patrones de cada población completamente diferentes, y se mantienen dentro de cada clima considerado; siendo además, la respuesta al cambio ambiental diferente. De todas las variables y los análisis realizados, tan sólo son similares las respuestas al cambio de clima, produciéndose una disminución (similar en intensidad) de la abrasividad cuando el medio mejora y aumentando la variedad de recursos consumidos (Blasco & Fernández-Péris 2011); sin embargo en el LUP la dirección y la intensidad cambia y se reduce la proporción de estrías verticales, apareciendo cerca de HG de dietas mixtas, por lo que los individuos quedan más cerca de los neandertales.

Algunos autores han defendido una competencia inicial entre neandertales y humanos modernos que habría provocado el desplazamiento de los primeros hacia áreas marginales (Marquet 1988). Sin embargo, no parece que los últimos neandertales estén asociados a áreas marginales ni deprimidas, sino a refugios sureños (Finlayson & Carrión 2007) y del norte (Steward & Líster 2001) y, en cualquier caso, la dieta, derivada de la abrasividad o de los índices está indicando que el tipo de subsistencia de ambos grupos sería diferente (aunque es importante recordar que la variabilidad intra-grupal es muy grande y los intervalos de confidencia y los rangos de dispersión de los tres grupos se solapan completamente, por lo que la diferente tendencia no implica la ausencia de competencia, ya que podrían solaparse en las presas difiriendo las preferencias)[195].

Relacionado con este debate estaría la posición del individuo de Saint Césaire. Su interés no radica tanto en el hecho de que sería cronológicamente uno de los neandertales más modernos, sino en su diferente tecnología. El origen del chatelperroniense es muy debatido pudiendo ser: 1) consecuencia de una evolución interna, a) como respuesta a un momento de cambio ambiental (*p. ej.* H4; Fedele *et al*

[195] Isturitz presenta claros problemas de adscripción cronológica, que unidos a los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral hacen dudar de la asociación de los individuos con el auriñaciense. En cualquier caso y, pese a la constante diferencia en la abrasividad de la dieta (NT/XT), la tendencia de los índices los sitúa más cerca del auriñaciense que del musteriense o de St. Césaire (a pesar de la "similitud" geográfica y ambiental).

2008) o b) "independiente" del entorno o 2) consecuencia de asimilación/aculturación con los humanos modernos (con todas las consecuencias que esta hipótesis supone). El tipo de metodología aplicada en esta tesis no permite conocer el origen del cambio tecnológico dentro de la población neandertal pero, en cualquiera de los supuestos, puede analizarse si éste permitió variar las estrategias de subsistencia o no. Los datos derivados de microestriación (bucal: analizados en esta tesis, así como por diferentes autores: Lalueza *et al* 1996; Pérez-Pérez *et al* 2003; Pinilla *et al* 2008; también en topografía oclusal: El-Zaatari 2007; El-Zaatari *et al* 2011 y en análisis zooarqueológicos: Farizy 1990; Enloe 2010) apuntan a la ausencia de un cambio significativo en la dieta de este individuo respecto a la media de los neandertales (*véanse apartados 9.2.3 y 11.3.5*), clasificándose como neandertal con un 96% de probabilidades. Este resultado lleva a pensar que quizás la nueva cultura tuvo como objetivo permitir el mantenimiento de las estrategias anteriores y no un cambio en las mismas. De manera similar, si el origen del chatelperroniense estuviera relacionado con la tecnología de los primeros AMH en Europa, la asimilación habría afectado también a la manera de utilizar la tecnología (estrategias de subsistencia), por lo que se esperaría una mayor similitud de los patrones con los humanos modernos del auriñaciense que con los neandertales. Sin embargo no se observa en ningún caso (ni en la abrasividad de la dieta ni en los índices) que se de esta situación.

Sin embargo, es cierto que, considerando los individuos neandertales más recientes, existe una tendencia (cronológica a lo largo del OIS 3) a aumentar la longitud de las estrías (*véase apartado 9.2*). El análisis detallado indica que este hecho podría no estar relacionado con la cronología, ya que los individuos del final del OIS 3 están asociados a zonas sureñas (Sima de las Palomas: SP59; musteriense: ~40 *Ka* y Figueira Brava musteriense: ~37 *Ka*) y la misma tendencia se observa en otros individuos de latitud inferior a 43.5 (máxima de la península ibérica), incluyendo a yacimientos considerados del área noroeste (El Sidrón) e individuos del OIS 4 (Banyoles); así, se observa que los neandertales de la península ibérica se caracterizan por un patrón hipervariable individualmente e intra-yacimiento con una tendencia media similar a lo largo del tiempo y el espacio hacia mayores longitudes de estrías, menores índices NT/XT y mayores proporciones de estrías horizontales. Al comparar este patrón con otros dos individuos cronológicamente muy recientes (St. Césaire, anteriormente comentado, y Grotta Breuil, de

tecnología pontiense y de en torno a 35 *Ka*[196]) se ve que no son similares, ya que aunque los rangos se solapan debido a la gran heterogeneidad de los patrones de microestriación en los neandertales, cada zona de "neandertales tardios" (Suroeste francés, Italia y península ibérica) sigue su propio patrón, no observándose grandes similitudes entre ellos. Este dato podría relacionarse con el aumento de la fragmentación de las poblaciones (quizás relacionado con el evento H5 o H4 y el deterioro del medio; Zilhão 1997, 2006a,c; Finlayson *et al* 2000; Finlayson 2004; Finlayson & Carrión 2007; Sepulchre *et al* 2007; Fabre *et al* 2009; Müller *et al* 2011), que habría provocado el aumento de la regionalización, disminuyendo la densidad de las redes (Roebroeks & Tuffreau 1999).

12.4.3. Diferencias sexuales en la dieta

En el año 1999, Pérez-Pérez *et al*, publicaron el patrón de microestriación de los individuos de la Sima de los Huesos; uno de los pocos casos en los que se dispone de una población más o menos homogénea y contemporánea en la que analizar los parámetros intra-poblacionales en individuos fósiles. Sus resultados apuntaban a la existencia de diferencias significativas, sobretodo en la longitud de estrías entre los individuos masculinos y femeninos. Sin embargo, desde entonces no se ha vuelto a analizar la variabilidad sexual de los patrones de microestriación en poblaciones fósiles del Pleistoceno Medio y Superior ni entre los cazadores-recolectores actuales[197]. Recientemente, la división de labores en las poblaciones prehistóricas ha recobrado mucho interés, relacionándolo con las hipótesis demográficas (Key & Aiello 2000; Marlowe 2001; Mitani & Watts 2001; O'Connell *et al* 2002a,b; Aiello 2007; Anwar *et al* 2007; Mussi 2007; *véase apartado 2.3.4.c*) [198].

El análisis de las diferencias sexuales en los HG actuales es el marco de comparación en el que testar el rango de distancia inter-sexual esperado. Los resultados apuntan a una heterogeneidad en el patrón, independiente del clima (con diferencias significativas tanto en ambientes fríos: Aleutianos; como benignos: Australianos y ausencia de significación

[196] Esta cronología es muy dudosa pero en cualquier caso, el individuo podría considerarse entre los neandertales cronológicamente más tardíos aunque su datación retrocediese.

[197] Si se mantuvieran en el resto de la muestra, se requeriría la segmentación de la población por sexos de manera previa a la realización de los análisis, implicando quizás que los individuos masculinos y femeninos tendrían un acceso diferencial a los recursos.

[198] Los últimos estudios (Kuhn & Stiner 2006; Stiner & Kuhn 2009; Villotte *et al* 2010) proponen que la división de tareas, como se conoce hoy entre los HG actuales no habría comenzado hasta el Paleolítico Superior (o incluso más tarde; Holt & Formicola 2008), lo que les habría conferido un aumento demográfico que habría sido decisivo en última instancia en su supervivencia, seleccionándose este fenotipo como positivo, y reproduciéndose socialmente.

en el resto de poblaciones). Además no parece que en los grupos de los diferentes climas la tendencia sea similar; sin embargo, al agrupar todas las poblaciones según el factor climático, tan sólo en medios fríos las diferencias son significativas[199]. Independientemente de la disimilitud que pueda haber en la dieta entre los sexos, no hay duda de que la división de tareas (con mayor o menor rigidez) ocurre en todos los grupos, por lo que las diferencias encontradas entre los HG servirán como base de las esperadas en patrones modernos.

El análisis de las diferencias sexuales en los fósiles es muy limitado (por el tamaño muestral escaso y por las dudas en las asignaciones biológicas del sexo de los individuos), pero permite observar algunas tendencias claras:

1) Tan sólo en los *H. heidelbergensis* alguna de las variables de microestriación es significativamente diferente entre los sexos. Este dato no es en sí mismo representativo de una mayor o menor división de sexos, ya que diferencias significativas se encontraron también en los HG actuales; pero sí que es evidencia de un cambio en el patrón respecto al Pleistoceno Superior, donde en ninguno de los casos analizados se observa significación en ninguna de las variables.

2) En los HG y en los *H. heidelbergensis*, los individuos de ambientes fríos tienden a presentar mayores diferencias en la abrasividad de la dieta. Los neandertales y AMH, por el contrario, presentan mayores distancias inter-sexuales en los periodos cálidos, mientras que el deterioro del clima parece aumentar la constricción de la dieta, siendo más similares los patrones. La extensión de este resultado implicaría una respuesta diferente en el Pleistoceno Superior a la estructura social, tanto de los heidelbergensis como de los HG ante un ambiente económicamente estresante. Sin embargo, las diferencias en abrasividad no son en el mismo sentido (hacia dietas más abrasivas en un determinado sexo de manera constante), por lo tanto es difícil establecer una correlación clara con el medio de los grupos. La población que más difiere del patrón general serían de hecho los AMH del Paleolítico Superior, ya que la tendencia de los HG, de los *H. heidelbergensis* y de los *H. neanderthalensis* es constantemente hacia el aumento de la abrasividad de la dieta en los individuos masculinos, presentando éstos una proporción de estrías

[199] La utilidad de las medias mezclando poblaciones no tiene porqué ser muy informativa ya que sólo indica tendencias de la media (mayores distancias inter-sexuales en este caso) pero incluyendo varias poblaciones con tamaños muestrales diferentes y diferencias inter-poblaciones, por lo que este resultado debe considerarse con una importancia relativa.

horizontales mayor (H/NT; patrón más vegetariano); mientras que entre los humanos modernos son los individuos femeninos los que muestran una mayor abrasividad y un aumento de la proporción de estrías horizontales[200].

3) En el Pleistoceno, cada población estaría influida por el medio de manera diferencial: a) igual en los dos sexos en el Pleistoceno Medio b) no parece afectar a los neandertales y c) influiría diferentemente a los individuos del Paleolítico Superior (siendo los individuos femeninos los más sensibles a la variación ambiental[201], mientras que el patrón de los masculinos es más independiente del clima)[202].

La muestra disponible es muy escasa y en ningún caso contamos con una población homogénea y contemporánea como la que analizaron Pérez-Pérez *et al* (1999); además estamos hablando de tendencias más que de significaciones, por lo que los resultados deben tomarse con cautela. El rango de diferencias entre sexos observadas en las poblaciones actuales es similar al que se observa en los fósiles, por lo que la comparación de los grupos sería adecuada[203] y posiblemente algún grado de diferencia en el acceso o en el procesamiento de los recursos ocurrió, al menos, desde el Pleistoceno Medio europeo. Entre los fósiles, destacan las diferencias en las respuestas al medio en cada uno de los grupos, que podrían estar relacionados con la mayor adaptabilidad (de los AMH), a la vez que se permitiera el aumento demográfico favoreciendo socialmente a los agentes reproductores como han propuesto Kuhn & Stiner (2006), Mussi (2007) y Stiner y Kuhn (2009).

12.4.4. La influencia de la edad en la dieta y el patrón de microestriación

Los individuos infantiles presentan un patrón diferente al de los adultos, tanto por la rapidez en la que aparecen gran cantidad de estrías

[200] El análisis detallado de las poblaciones que presentan diferencias "grandes", corrobora que son los individuos masculinos los que muestran mayores densidades de estrías.

[201] Éste cambio podría tener implicaciones fisiológicas en sí mismo ya que el alto consumo de proteínas (derivado de los índices de densidad de estrías verticales y horizontales respecto al total) debe ser compensado con la inclusión de grasas y carbohidratos (Cachel 1997) para ser nutricionalmente viable. Además, este tipo de dieta, altamente proteínica, tiene efectos negativos durante el embarazo de las mujeres, lo cual explica la disminución de este tipo de comida, en determinados periodos del año entre los cazadores-recolectores (Speth 1989; 1991) y podría ser la causa de la variación en el patrón.

[202] Este hecho podría ser consecuencia del tamaño muestral o bien indicar, un cambio en el que las mujeres fuesen más susceptibles al medio, quizás debido a constricciones fisiológicas. Lo que estaría variando sería más la trayectoria (NT/XT) que la abrasividad en sí misma y, nuevamente, sería la longitud de estrías el valor más afectado.

[203] Todo lo adecuadas que son las comparaciones de poblaciones prehistóricas con poblaciones de cazadores-recolectores actuales (*véase apartado 3.1*).

en los dientes deciduales, como por la rapidez en la que adquieren altas tasas de macrodesgaste. Esta aceleración podría ser consecuencia de una estructura del esmalte diferente, explicando estos ratios sin precisar de una dieta mucho más abrasiva. Su patrón de microestriación se analizó en cada uno de los capítulos junto con el resto de individuos del grupo y en las tres poblaciones se vio una tendencia diferente (no siempre significativa) de los dientes deciduales y de los que habrían erupcionado hacía poco tiempo (los dientes funcionalmente más jóvenes). Sin embargo, el análisis conjunto de todos los individuos con edades conocidas no indica una relación clara de los patrones de microestriación (sobre todo la densidad de estrías como parámetro de acumulación) que se relacione con la edad dental ni con la edad individual (ni en el conjunto de la muestra ni en el análisis de cada pieza dental y en cada población), quedando por lo tanto relegada la asociación a los individuos infantiles con dentición mixta.

La alta densidad de estrías de los dientes deciduales, similar a la de individuos adultos de una mayor edad funcional del diente, podría ser consecuencia de la estructura diferente del esmalte ya que no sólo la formación de estrías es muy rápida sino que también la tasa de desgaste oclusal es muy superior a la de los dientes definitivos, presentando una menor funcionalidad a largo plazo (que tampoco es requerida ya que la dentición infantil se reemplaza por la permanente). Así, la erosión y desgaste de los dientes deciduales es mucho mayor y por lo tanto, no parece que pueda derivarse de este estudio que la dieta de los individuos infantiles sea mucho más dura y abrasiva que la de los adultos, sino que existen diferencias fundamentales en la estructura del esmalte que provocan que los patrones no sean comparables, requiriendo estudios independientes.

El análisis conjunto de la muestra indica una importante diferencia entre los *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis*, cuyos dientes deciduales muestran una alta abrasividad dada su edad dental, y los *H. sapiens*, cuyo patrón es relativamente acumulativo a lo largo de la infancia[204]. Esta tendencia no sólo se observa en el análisis de la variación interna de los grupos, sino que se mantiene en la comparación inter-poblacional manteniendo la edad dental; de forma que a la misma edad, los *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis* presentan una dieta más

[204] Los AMH muestran una tendencia al aumento paulatino de la abrasividad de la dieta entre los infantiles-juveniles-adultos, disminuyendo el cambio brusco por la emergencia del M1 que sí que se observa en las poblaciones más antiguas. Sin embargo, la ausencia de diferencias en los índices indica que el cambio observado no es en la dieta en sí misma, sino en la consistencia de los alimentos.

abrasiva y los AMH una dieta más blanda; el patrón contrario a lo que se observa en los adultos y, por lo tanto, está implicando una ruptura muy marcada en el paso de la infancia a la edad adulta, con cambios en la alimentación y/o técnicas de procesamiento. Sin embargo, las tres poblaciones analizadas parece que siguen un patrón inestable y heterogéneo hasta los ~13 años, siendo a partir de esta edad la microestriación estable e independiente de la edad funcional, corroborando la baja tasa de *turnover* y la estabilidad del patrón (*véase apartado 11.1*). Debido a estos resultados, los individuos infantiles deberían ser eliminados de la muestra en los análisis inter-poblacionales ya que su patrón distorsiona las medias (Pérez-Pérez *et al* 1994; Pinilla *et al* 2011 *vs* El-Zaatari & Hublin 2009; Gamza 2010).

Además, los resultados obtenidos del análisis del desgaste oclusal indica, no sólo ratios diferentes a las de los dientes permanentes, sino también velocidades distintas en cada grupo[205], con resultados muy similares a los obtenidos mediante la microestriación bucal. Existe un ratio de desgaste inferior en los AMH que en las poblaciones cronológicamente más antiguas y, nuevamente, en torno a los 13 años la velocidad de desgaste oclusal de los humanos modernos se acelera, superando el nivel de *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis*. A pesar de ello, no existe una relación clara entre el desgaste oclusal (derivado de la medición de la altura de la corona, de la exposición de dentina, del desgaste interproximal o de los residuos de la aceleración o ralentización respecto a la media) y la microestriación bucal. Este resultado refuerza la hipótesis de que la microestriación bucal, una vez generado el patrón, es relativamente estable, mientras que el desgaste oclusal sería altamente dependiente de la edad.

Entre los métodos utilizados para cuantificar el macrodesgaste, el IW es el menos correlacionado con otras variables de desgaste y con la edad (dental e individual), aunque es también el método que presentaba unas tasas de error más altas (véase *aparatado 6.4*). Los casos en los que no existe una asociación de ED y CH con la edad dental e individual es en los de marcada lateralidad, ocurriendo la mayoría de las divergencias en los neandertales (*véase anexo 6 apartado 19*). El patrón de microestriación, sin embargo, no muestra rasgos anómalos ni asimetría lateral marcada, ni siquiera en los casos en que ésta ocurre en el desgaste oclusal (*véanse apartados 6.5.4 y anexo 6 apartado 19*). La rapidez de desgaste es similar

[205] No disponemos de muestra suficiente en los H. heidelbergensis para realizar la comparación en esta población.

en las tres poblaciones, aunque, como ya hemos comentado, los AMH presentan dos fases: hasta los 13 años una ralentización y después una aceleración (Gambarotta 1995). Esto implicaría que, si el esmalte dental es más fino en los neandertales (Olejniczak *et al* 2008a), la cantidad de abrasión a la que estarían sometidos estos dientes (en adultos, presentando los neandertales menores abrasividades; *véase apartado 11.4.3*) debería ser mucho menor que la de los AMH, para mantener así una relativa homogeneidad del desgaste en ambos grupos.

La posibilidad de que la velocidad de maduración fuera mayor en el Paleolítico Medio ha sido considerada, aunque los rangos de error de las edades y la variación intra-poblacional en la erupción hacen que los resultados sean muy similares, tanto tratando a todos los grupos bajo un desarrollo moderno, como asumiendo que los neandertales y heidelbergensis presentan un desarrollo diferente. En cualquier caso, si el desarrollo dental fuera más rápido en los neandertales, eso no haría más que acentuar la tendencia a presentar un menor desgaste a una edad dada, confirmando estos resultados[206].

Finalmente, cabe destacar que dentro de cada edad dental, los dientes menos desgastados son los últimos de la serie molar (M2-M3) y premolar (P4), quizás relacionado con el efecto *buffering* que habría generado la presencia del P3 y M1, que erupcionan antes que el resto de la serie (Richards & Miller 1991; Constandse-Westermann 1997; Jacques 2000)[207].

12.4.5. Dietas preferentes y variación en el Pleistoceno Medio y Superior

El análisis conjunto de la muestra ofreció algunos resultados interesantes en la comparación inter-grupal. De manera general existe una tendencia cronológica entre el Pleistoceno Medio y el Superior a disminuir la densidad de estrías (que no ocurre al segmentar el Pleistoceno Superior en Paleolítico Medio y Superior, presentando la mínima densidad de estrías los neandertales), que coincide con los

[206] Sin embargo, los datos individuales están ofreciendo un gran solapamiento en el desgaste oclusal (y en la microestriación), corroborando los resultados de Skinner (1996) y, además, la hipótesis de una dieta diferente en sí misma no puede probarse o refutarse ya que no existe una correlación clara entre desgaste oclusal (en ninguna de las variables consideradas) y microestriación, ni con las tasa de desgaste mismas, ni con los residuos de éstas desde la modelización del desgaste esperado.

[207] Igualmente, el desgaste interproximal, pese a la ausencia de correlación clara, muestra una tendencia hacia su aumento con la edad, aunque la velocidad de desgaste del M1-M2 es menor que la de otros dientes, quizás por su funcionalidad (Kupzick & Hublin 2010).

resultados de Pérez-Pérez *et al* (1999, 2003)[208]. Paralelamente existe otra tendencia cronológica hacia la reducción de la distancia observada en la dieta entre ambientes, de forma que los grupos más modernos (AMH y dentro de estos, LUP) presentan una menor variación frente a un cambio y los más antiguos (*H. heidelbergensis*) las mayores distancias[209]. Esta deriva, podría estar relacionada con la influencia del ambiente en las estrategias de subsistencia, presentando una menor dependencia del medio los individuos cronológicamente más modernos; tendencia que podría haber sido paralela a la mayor independencia biológica y a la externalización de la cultura, que habría constituido un *buffer* cada vez más importante.

La tendencia a la disminución de la variación ante el cambio climático podría estar indicando variaciones en la movilidad[210], aumentando ésta cronológicamente de manera paralela; bajo la premisa de que la disminución de variaciones en la dieta supone el aumento de migraciones, mientras que el aumento estaría explicado por la fragmentación de las redes. Ante un cambio en el medio, las poblaciones tendrían dos opciones: moverse (Ramos-Muñoz 1999: 34-36, 371), en cuyo caso no esperaríamos un cambio en la dieta, puesto que el tipo de ambiente y los recursos disponibles se mantendrían[211] o adaptarse al nuevo medio, variando la dieta según la disponibilidad (Finlayson 2009), con una respuesta que puede ser biológica (cambio en la dieta) o cultural (cambio en el procesamiento de recursos) (Ingold 1981; Gamble 1986; Fedele *et al* 2008). Según esta premisa, la migración de los *H. heidelbergensis* sería

[208] La disminución de la densidad de estrías en los neandertales podría relacionarse con una baja abrasividad de la dieta, explicada por el consumo eminente de carne aunque los índices sitúan a los neandertales más cerca de HG de dietas mixtas, presentando una muy baja proporción de estrías verticales de manera más o menos constante a lo largo del Paleolítico Medio europeo, variando en las épocas más recientes hacia un aumento de la proporción de estrías horizontales, es decir hacia dietas más vegetarianas (*véase apartado 12.4.2.b*).

[209] Además, la tendencia en el cambio climático en todas las poblaciones se da en la misma dirección: hacia dietas menos abrasivas cuando el clima mejora (excepto en el LUP), lo cual es difícilmente explicable por un cambio únicamente en el procesamiento de los alimentos y estaría relacionado con estrategias a nivel general que incluyeran todo el proceso de alimentación.

[210] La hipótesis implica la asunción de que existe una estrategia como especie que no habría variado a lo largo del tiempo, lo cual no tiene porqué ser cierto, pero el análisis de un mismo grupo con los mismos individuos no puede realizarse en fósiles, por lo que la aproximación aunque carezca de bases, es la única que puede hacerse. De la misma manera, quizás los patrones de microestriación no sean el método más adecuado para el análisis de los datos de movilidad pero es cierto que de determinados comportamientos migracionales cabría esperar determinadas respuestas.

[211] El caso del Próximo Oriente merece ser considerado ya que, en este caso lo que se observa es que la migración de las poblaciones (de ambas poblaciones) a la zona no permitió el mantenimiento de los sistemas originales, sino que hubo un cambio en las estrategias de subsistencia que, simplemente por migración y cambio ambiental no parece que puedan explicarse ya que cabría esperar una continuidad en el espacio (*véase apartado 9.2.5*).

mínima, dependiendo altamente del clima y adaptándose e innovando ante una nueva situación medioambiental. Los neandertales, como se ha descrito arqueológicamente, serían residencialmente más móviles (Binford 2001: 239-241; Anwar *et al* 2007; Dusseldorp 2009: 70). La mayor movilidad en estrategia radial de los humanos modernos habría provocado mayores desplazamientos dependientes, quizás y en parte, de la fauna, por lo que la variación en los recursos y el ambiente preferente sería menor y podría relacionarse con una mayor especialización (Mellars 1989; Henry 1995; *véanse apartados 2.3.4, 3.6 y 3.7*), aunque no con una mayor independencia del medio, que se verá en el LUP[212], cuando en ambientes diversos, ocupados por grupos diferentes, se mantengan patrones similares[213]. Por supuesto no todos los grupos habrían respondido igual al cambio ambiental y como ya se ha subrayado, los patrones tienen que estudiarse a nivel local para entender el comportamiento de los individuos, que no tiene porqué ser similar en regiones diferentes. En cualquier caso, en ninguna de las poblaciones analizadas (*H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*) parece que sea en los ambientes más fríos (OIS) cuando las poblaciones se fragmentan más[214] (Gamble 2001: 251; Trinkaus 1993; Shackelford & Trinkaus 2002; Caramelli *et al* 2003; Holt & Formicola 2008); sin embargo las muestras disponibles son demasiado escasas, limitadas y heterogéneas, por lo que la ausencia de esta evidencia de manera recurrente en los OIS pares, no permite concluir que no existiera. La disminución de la influencia del medio en la dieta, además de ocurrir cronológicamente, está relacionado con la geografía, ya que las zonas del sur (incluyendo el área suroccidental de Francia), cuyas regiones podrían relacionarse en muchos casos con refugios, presentan un patrón mucho más heterogéneo y mucho más "independiente" de la asociación ambiental que la muestra centro europea (*Figura 166*), donde el cambio

[212] Tan sólo el auriñaciense (si se acepta y corrobora la asociación de Isturitz IV con esta tecnología) y las industrias del LGM habrían sufrido fragmentación regional; mientras que en el gravetiense-pavloviense (27-20 *Ka*) existe una relativa homogeneidad de los patrones, quizás resultado de las largas distancias recorridas (*véase apartado 10.2.3.d*). En el caso de los neandertales, tan sólo los individuos del final del OIS 3 (*véase apartado 12.4.2*) habrían sufrido esta fragmentación. En cualquier caso, estas hipótesis deberían considerarse provisionales mientras las muestras disponibles sean tan escasas.

[213] Aunque se ha considerado que después del LGM se habría dado un aumento demográfico paralelo a la re-colonización de nuevas zonas y al aumento de la regionalización de los patrones (*véase apartado 2.3.3.d*), si éste estuviera ligado a un aumento de la densidad de las redes sociales, podría producirse una relativa homogeneidad, que es, de hecho el resultado que se observa.

[214] Asumiendo la fragmentación como derivada de la distancia de la dieta individual respecto a la media. Tan sólo en el LGM (si se aceptan las asociaciones tecnológicas realizadas en esta tesis, y los resultados se repiten en series más amplias) podría haber una relación clara entre el aumento del estrés ambiental con un frío muy intenso y la disminución de las redes que provocaría una tecnología, adaptaciones y estrategias de subsistencia diferenciales.

de dieta habría sido constante cada vez que ocurriera una variación climática.

Finalmente, merece la pena destacar que, desde el Pleistoceno Superior se observa una dicotomía entre la interpretación de los resultados derivados de la densidad y longitud de estrías (NT/XT) y los índices (NH/NT-NV/NT). La hipótesis que planteamos es que ambas aproximaciones serían correctas, si se asume el papel de la tecnología y las técnicas de procesamiento en la abrasividad observada. Este hecho implicaría que en los *H. heidelbergensis* no habría habido una clara influencia de estos factores, aunque el uso de tecnología debería estar representado desde el primer momento (*H. habilis* o incluso antes), quizás no llegó a tener tanta influencia como para alterar los patrones. A partir de hace unos 150 *Ka*, sin embargo, la cultura comenzaría a tener un papel preponderante, generando divergencias (Ambrose 2001). La máxima influencia de las técnicas de procesamiento ocurriría en el EUP, en que las metodologías conllevan interpretaciones opuestas, siendo el patrón muy abrasivo (NT/XT), a la vez que eminentemente carnívoro (una gran proporción de estrías verticales y pocas horizontales que los sitúan cerca de las poblaciones esquimales y fueguinos). La alta densidad de estrías podría explicarse por el consumo de algunos (quizás pocos) alimentos muy abrasivos o por la presencia de técnicas menos refinadas que en el LUP[215].

[215] Aunque asumir que la mayor abrasividad representa técnicas menos refinadas que en el LUP pero respecto a los neandertales una menor influencia de la cultura puede ser cuestionable. Además es difícil explicar que dentro de cada población se observe la misma tendencia (hacia la disminución de la densidad de estrías) cuando el clima mejora (excepto en el LUP).

VII. CONCLUSIONS

13. CONCLUSIONS

"Subsistence is the basic adaptive mechanism that combines behavior with technology"

Enloe 1993: 102

13.1. Methodological conclusions

13.1.1. Method selection

1) Coating of the samples is necessary in microroughness analyses when using an interferometric microscope as opposed to the methodological restrictions of the confocal microscope.

2) Most of the roughness variables are correlated among them.

3) There is a clear distinction between infants and adults on buccal enamel roughness.

4) Even though some roughness and microwear variables are correlated, they are not a lot (and in any case density of total scratches) and individuals' distribution in the PCAs is not similar.

13.1.2. Methodological percentage of error

5) In all the methodologies, percentages of error are similar to those already described in the literature; therefore, they can be considered "normal" and their use adequate except in two cases (IW y MG), in which the methods present errors over passing 10%.

6) Distribution of the different measurements compared to the rest of the sample is not significantly different in any method.

a. Microscopic analyses

7) Semiauthomatic measurement error is included within previously described percentages of error, in buccal microwear as well as in the occlusal one. This error is, moreover, independent of the scratches density (~6%).

8) The derived error in the micrograph is higher than the one derived from the scratches counting, even after subtracting this error (~8%).

b. Macroscopic analyses

9) There is an important bias depending on the dental occlusal surface orientation, which should be perpendicular to the camera focus; avoiding the photograph of more than one tooth in the cases they are not isolated.

10) Oclusal dental size and crown height present minimal errors in both measurement replication and image acquisition, being those errors within the expected range of variation previously described (between 1.76-2%).

11) Maximum error in 2D measurements occur on smaller surfaces (Premolars *vs* Molars; ED *vs* AOT).

12) Maximum methodological error in bidimensional measurements occur on IW with a PE higher than acceptable. However, in this case, maximum error is not associated to a qualitatively higher degree of interproximal wear.

13) Measurement error in crown height seems to be correlated with the occlusal wear, in a way that the highest errors in CH are found on the individuals with a higher degree of DE.

14) In the case of Geometric Morphometrics, the complexity of the surface is considerably influencing the derived PE (being bigger in the more occlusally complex teeth). Nevertheless, maximum error does not occur on the digitalization of the landmarks of interest but on the image caption, being highly dependent of the researcher acquisition.

15) Maximum methodological error in Geometric Morphometrics is observed, similarly to what happens in the rest of the bidimensional analyses is found in the smaller teeth (P_4); however, the error is not derived from the structure (fovea or cusp) to be digitalized; being higher the error in the image acquisition than in the digitalization.

13.1.3. Sample selection

a. Preservation

16) Preservation percentages of the dental sample is 51.93% (excluding the anterior dentition); which implies a higher preservation than that of African Pliocene and Lower Pleistocene.

17) La erosión es el factor que más afecta a la muestra (en las tres poblaciones), aunque ésta es la categoría más amplia.

18) Different areas in the same tooth and different Teeth in the same individual can present at the same time both, well and bad preserved; therefore, before deleting it, a deep analysis have to be performed.

19) Magnification (X) at which SEM micrographs are obtained is important. In the analyzed sample, it was observed that, if higher magnification was used (*p. ej.* 200X), a wider samples would have been obtained; which again, implies that it is important to perform a detailed pre-study of the sample and the methodology to be used.

b. Pathologies affection and dental alterations

20) The three Middle Pleistocene and Middle Paleolithic individuals with carious lesions (KW, Banyoles and SP59), show mean density of scratches although slightly higher length than mean of the sample but specially and consistently a similar indexes proportion indicative of a higher vegetables consumption. However, those individuals are similar (not specially different) to the rest of their belonging group. In the cases in which laterality due to this affection have been possible, it shows that the caries did not affected the microwear pattern and that the carious lesion can be related with a mainly vegetarian diet of the population.

21) The three Individuals from the Upper Paleolithic with “possible” caries show a completely normal microwear pattern in all analyzed teeth as well as lack of laterality in the cases that the sample allowed that analysis.

22) Individuals with dental calculus show a normal microwear pattern well within the range of variation of the group with a density of scratches mean-high and a mean total length.

23) Individuals affected by periodontitis show normal microwear values within their group, being, actually, those affected, the most variables.

24) Subvertical grooves (SG) occur in all the analyzed fossil populations, although their influence is lower in the AMH and the Near East. SG presence in European individuals (the best represented sample)

decrease chronologically showing *H. heidelbergensis* the maximum prevalence and *H. sapiens* the minimum.

25) SG affect all tooth types (anterior and posterior dentition and deciduous and permanent teeth; although mostly M1), both in the mesial and distal facets (although maximum prevalence occurs mainly in the anatomically anterior), which, together with the fact that M1 is the most affected tooth and the minimal differences between maxilla and mandible, leds to think that SG presence might be the result of the increase in loading masticatory forces.

26) Number of SG in each facet is highly variable and independent of the tooth type, although there is a tendency of mesial facets to present a higher number of furrows than the distal one.

27) Presence of SG is not clearly related to a determinate microwear pattern, neither considering the abrasiveness nor the indexes.

28) Presence of polished surfaces, similar to those derived from labrets, are clearly determined in the time, space and cultural framework, occurring only in the evolved pavlovian but not in all those individuals (36%). There is no clear relation with individual's sex or age (nevertheless, in all cases of bilateral affection individuals are older than 26 years and the unilateral presence happens in younger individuals).

29) Labrets are affecting mainly premolars (50%) and none of the analyzed M3 show this kind of surface. In any case, the typology of the labrets will be lateral. Maximum affected surface within one individual is 5 consecutive teeth (the kind of anthropologically described artifacts fall within this size).

30) The kind of microscopic surfaces of the affected individuals by labrets do not present a clear etiology. The alteration, in the cases that it exists is highly variable: different types of surfaces occur within the same individual and similar surfaces of that of teeth with labrets are found in non-affected teeth. In the cases that the microwear pattern have been successfully analyzed, values obtained did not differ from the rest of the sample.

c. Asymmetry and intra-individual microwear variability

31) No significant differences exist between sides, neither in the complete sample nor when segmenting it into the three periods analyzed (Middle Pleistocene, Middle Paleolithic and Upper Paleolithic), although differences occur within some individuals (39%). Main dissimilarity between sides (more asymmetry) in the microwear patterns occur in *H. heidelbergensis* and *H. sapiens*.

32) Differences in microwear patterns due to the maxilla are significant in some variables: in the complete sample, after segmenting i tinto the three periods (except on *H. heidelbergensis*) and within some individuals (71%).

33) Percentage of error derived from laterality is minimal and only slightly higher than the methodological PE; however, maxilla error is quantitatively more important, reaching the 11%.

34) Significant differences between tooth types exist (although they are only affecting one variable and the post-hoc analysis does not indicate the teeth involved). Similarly, premolars show consistently longer scratches tan Molars and, within each dental series, length tends to decrease following the eruption schedule. This tendency is kept in the mandible but not in the maxilla and it is actually in the mandible were more differences due to tooth type are significant (40% *vs* 13% of the variables). However, when segmenting the sample between the three considered periods, differences are only significant in the AMH.

35) Although in some cases the distinction between teeth types exist and are significant, there is no clear and constant tendency (this is specially clear when considering the intra-individual variation). Moreover, PE observed are similar to those of the methodology.

36) Sample selection (to avoid over-representation of Individuals keeping the variability) was performed with the mean of the microwear values in all available teeth on each individual.

13.2. Intra-population variability

13.2.1. Hunter-gatherers

37) The different hunter-gatherers (HG) groups considered are highly dispersed, both in density and length of the scratches (NT/XT) and in the PCA; however, there is a tendency in the density indexes between horizontal and vertical scratches' proportion respect the total density (NH/NT and NV/NT) that explains the diversity of the diets (vegetarian-mixed-meat dependent).

38) The difference between diets observed in NH/NT values is distinguishing mainly vegetarian diets while the NV/NT index is distinguishing between mixed and meat-dependent diets.

39) Indexes do not distinguish within meat-dependent diets those derived from aquatic or terrestrial meat.

40) HG microwear pattern can be used as a comparison to European and African Middle and Upper Pleistocene populations.

41) Length indexes (XH/XT- XV/XT) do not seem to be so useful in the distinction between preferential diets.

42) Pygmies present a completely different microwear pattern tan the rest of the populations.

13.2.2. Middle and Upper Pleistocene fossils

43) Association between factors (climate, site, geography and chronology) prevents from assessing which factor is mainly responsible from the observed differences among the individuals/groups analyzed.

44) Within the *H. heidelbergensis* there is an association quite evident in the microwear patterns distinguishing the sites (clearer in the best represented sites: Arago and Pontnewydd).

45) The high density of scratches of the Arago site individuals, already noticed, is confirmed.

46) There is a clear tendency in the Middle Pleistocene individuals (observed in the PCA, the LDA and the dendogram) in which warm environments inhabitants present a lower density and higher length of the

scratches (although the proportion of horizontal scratches decrease in cold climates).

47) *H. neanderthalensis* Individuals are heterogeneously distributed but the dispersion can be explained eco-geographically.

48) Maximum dispersion of the Middle Paleolithic occurs in Iberia and is, actually, within site with various individuals, where the highest dispersion of the pattern occurs.

49) At Sima de las Palomas site, where Individuals belong to different chronologies along the OIS 3, there is tendency in which more recent individuals show slightly more scratches and especially longer scratches. This tendency is accompanied with an increase of the horizontal scratches' proportion and a decrease in the vertical's, which will be indicative of a progressive change along the period towards more vegetarian diets. This pattern occurs even clearer when considering the complete OIS 3 Middle Paleolithic sample.

50) The tendency in the rest of the periods of the Middle Paleolithic is, however, different; showing a shift in the density of scratches (NT) with a progressive increase of the abrasiveness of the diet from OIS 5 to OIS 3.

51) In *H. neanderthalensis* and *H. sapiens* there is a geographic change distinguishing the oceanic influence in the density and length of scratches (showing more abrassivity the Individuals from non-Atlantic areas and a tendency in the indexes related to the latitude; being the southern areas the ones presenting a more vegetarian pattern.

52) In *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis*, although differences are not significant, the LDA dispersion is in the same direction, showing more scratches cold climates/steppes/tundras and the lowest density warmer climates/forests/refugees; appearing in the taiga/cool environments/coniferous forests, mean values.

53) Near East Individuals are clearly distinct from the european Middle Paleolithic groups. Neanderthals migration in front of a climatic deterioration could have occurred; while it seems unnprobable (with the available sample) that Skhûl dietary pattern was more similar to African populations than to European groups or even Tabun; therefore, if the modern humans migration occurred, the arrival to a new environment would have meant a change in the subsistence strategies and/or the diet itself.

54) Central-Europe UP Individuals show a clear chronological tendency towards the reduction of the abrasiveness in the diet; increasing the length of scratches.

55) Individuals from the Eastern Plains (Russia) are clearly different in the length and density of scratches compared to the European individuals; however, their classification in a LDA is in agreement with the expected chronology and technology.

56) The distinction between EUP and LUP is evident (especially when considering the more ancient individuals and the rest of the EUP), showing changes in abrasiveness (especially length of scratches) and indexes, as well as the dispersion of the period; lower in the more recent individuals, which is not easy to explain taking into account the increase of the regionalization after the LGM.

57) The geographic variability is different in each period, showing different responses in the same period depending on the geography which prevents from extrapolating tendencies from one area to another.

58) Climatic differences are small, even thought OIS are clearly separated. As in the older groups (*H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis*) individuals related to steppe and tundra show the highest abrassivity of the diet.

59) Technology shows clear differences between aurignacian and the rest of the industries due to the higher abrassivity and percentage of vertical scratches, associated to a more carnivore diet in this older group.

60) The small sample in the eppigravettian and solutrean confirms the idea of the niche partitioning between the technotypes, being solutreans diet more abrasive and vegetarian, consistent with a mild climate.

61) Isturitz III shows a completely different abrassivity tan Mladec (aurignacian), although the type of diet derived from the indexes suggests a great similarity between them and not closer to neandertals. However, within UP, the most similar group is the magdalenian (probability: 69.5%) due to the smaller density and longer scratches than Mladec range of variation.

13.3. Age and diet

62) Infant Individuals present a different pattern than adults, occurring marked differences between deciduous and permanent teeth; being the microwear signature partially dependent of the dental age. However, functional age is only useful in infant individuals with mixed dentition, as from 13 years old onwards, all teeth could be used and the individual pattern is stable, not observing any clear tendency even within each population and tooth.

63) In *H. heidelbergensis* and *H. neanderthalensis* deciduous teeth show a high abrassivity, not observed in the *H. sapiens*; actually, in infants at the same dental age, modern humans abrassivity is lower than that of neandertals, which leads to propose a softer diet in AMH infants (the contrary pattern to the one observed in adults).

64) Deciduous teeth show high densities, similar to those of the adults' individuals with permanent teeth. However, also the occlusal wear is quicker, indicating that either the kind of diet of infant individuals is more abrasive than that of adults or fundamental differences in the enamel structure are provoking that patterns were not comparable, requiring independent analyses.

65) AMH show a tendency to the gradual increase of the abrassivity in the diet from infants-juveniles-adults. However, the lack of differences in the indexes indicates that the observed change might not be in the diet itself but in the food consistency.

66) The occlusal wear in the three populations follow different ratios, being gradual in the AMH up to 13 years old, and accelerating it after this age, over passing the neandertals' degree of dentine exposure which is consistent with the microwear abrassivity results. Nevertheless, there is no clear correlation between occlusal wear (derived from crown height, dentine exposure, interproximal wear and the residuals from those methods) and microwear results. These results reinforce the hypothesis that buccal microwear, once generated is stable, whether occlusal wear is highly dependent of the individual age.

13.4. Sexual differences

67) In two HG groups (Aleutians and Australians) and in *H. heidelbergensis* significant sexual differences in the microwear pattern occur but not on the Upper Pleistocene populations.

68) In general, within HG and heidelbergensis, Individuals from colder environments present higher abrassivity differences between sexes. Neandertals and modern humans, on the other hand, show the most distinct patterns in warmer climates while the deterioration of the habitat seems to provoke a constriction of the dietary sexual variation.

69) Climatic variation: a) would have affected similarly both sexes in the Middle Pleistocene; b) is not affecting clearly neandertals and c) would have affected differently Upper Paleolithic individuals (being females the most susceptible to the environmental variation while males' diet is more independent from climate.

70) Males tend to present a more vegetarian and abrasive diet in HG, heidelbergensis and neandertals, while in modern humans from the UP, females show the most vegetarian and abrasive pattern.

71) Range of differences between sexes in HG are similar to the ones observed in fossils; however, within the fossils, a shift is observed both in the direction and the intensity of the change between Middle Pleistocene and Middle Paleolithic and the UP, which might be related to changes in the demographic structure of the populations.

72) When differences between sexes are "high", males are always the Individuals presenting denser patterns and females longer scratches (the opposite is not true), except on the LUP.

13.5. Inter-population variability

73) Density and length of scratches is not always correlated, occurring only on HG (if pygmies are deleted) and on the AMH.

74) There is chronological tendency to the decrease in abrassivity and the horizontal scratches' proportions between Middle-Upper Pleistocene (which is broken when segmenting UP into EUP and LUP). Moreover, the difference in the diet, within each population, between cold-warm environments tend to decrease, culminating in the minimum distance in the LUP coinciding with a general decrease in intra-group variability in the

bivariate (NT/XT) analysis. However, it seems that chronology is not the factor that is better explaining the variability of the patterns except within OIS 3 (in both neandertals and modern humans) and in the neandertals (between OIS 5 and OIS 3) with an increase in horizontal scratches' density associated to the increase in vegetables consumption.

75) Geography is a key factor to understand local dynamics in the resources exploitation. Most of the climatic tendencies and differences between populations are clearer when considering this factor as a base from which to start the analyses; existing moreover, a differential tendency both latitudinal and longitudinal; indicating not only the Mediterranean but also the oceanic influence. In some cases, the differences found between geographic areas could be associated to regional specializations derived from the continuous use of the settlement and the decrease in mobility, reducing the nets and fragmenting the populations.

76) There is no clear association with isotopic periods; although when local climatic reconstructions are used the importance of the environment is highlighted. Generally, and consistently in the entire sample, individuals from colder habitats show higher densities of scratches; showing higher dispersions mild and warm habitats individuals.

77) If OIS are used as a climatic association there is a change (from OIS 7 onwards) between neandertals and modern humans, being the abrassivity of the diet higher in even OIS together with an increase in animal proteins proportion (NV/NT) in odd OIS; this pattern is contrary to what is observed between OIS 3 and 2 within AMH (although the association of OIS 3 modern humans with warm climates and OIS 2 with cold ones is questionable as OIS 2 includes periods as warm as the pre-boreal).

78) There is a clear change in subsistence pattern between neandertals and modern humans, even clearer if only EUP is considered being AMH diet more abrasive and carnivore.

79) Differences between populations are more marked when only OIS 3 individuals are considered, obtaining percentages of correct classification as high as 85% (after re-sampling).

80) Apart from the population differences, the kind of response to a climatic change was distinct in each group, both in direction and intensity (although distance between environments in each group -neandertals and

EUP- is similar) and therefore, the competence hypothesis does not seem possible.

Además de estas diferencias, el tipo de respuesta al cambio de clima en ambas poblaciones fue distinto, tanto en dirección como en intensidad (aunque la distancia entre ambientes dentro de cada periodo es similar), por lo que la competencia no parece plausible.

81) There is nothing in the St. Césaire microwear pattern that can clearly distinguish it from neanderthals (or French neanderthals) mean; therefore, the cultural innovation did not seem to have represented a change in the subsistence and in none of the analyses this individual is closer to AMH nor aurignacians.

82) The LUP represents an important shift in the pattern being those individuals different in all the analyses from the EUP and in some cases resembling more neandertals, as the LUP individuals present an index pattern more similar to mixed HG diets with a lower abrassivity of the diet than in the EUP.

83) There are divergences in the interpretation of the diet depending on the use of the abrassivity of the diet (NT-XT) or horizontal and vertical scratches proportions. This divergence is only occurring clearly in the Upper Pleistocene, as *H. heidelbergensis* show both a high abrassivity and a high horizontal scratches proportion which situates the group the within vegetarian diets whichever method used.

84) The observed differences in the interpretation will result from the processing techniques influence, being factors related to the dietary practices but not the food itself and therefore, the abrassivity might be mainly explaining the overall dietary habits (strategies, processing, diet, etc.)

85) Assuming the cultural preponderance (*sensu lato*) in the abrasiveness of the diet in the cases that there is a discrepancy between interpretations, the most influenced population would have been the EUP, in which the assumed diet with each method completely changes: being the group with the highest abrasiveness and the higher NV/NT values.

86) Only in the LUP it seems that Individuals would have started to show a higher environmental independence whereas *H. heidelbergensis* would have been highly dependents of the environment as, even dental size is somehow associated to climate showing bigger teeth in colder

habitats together with a higher abrassivity and therefore, size might be an adaptation anticipating higher degrees of wear.

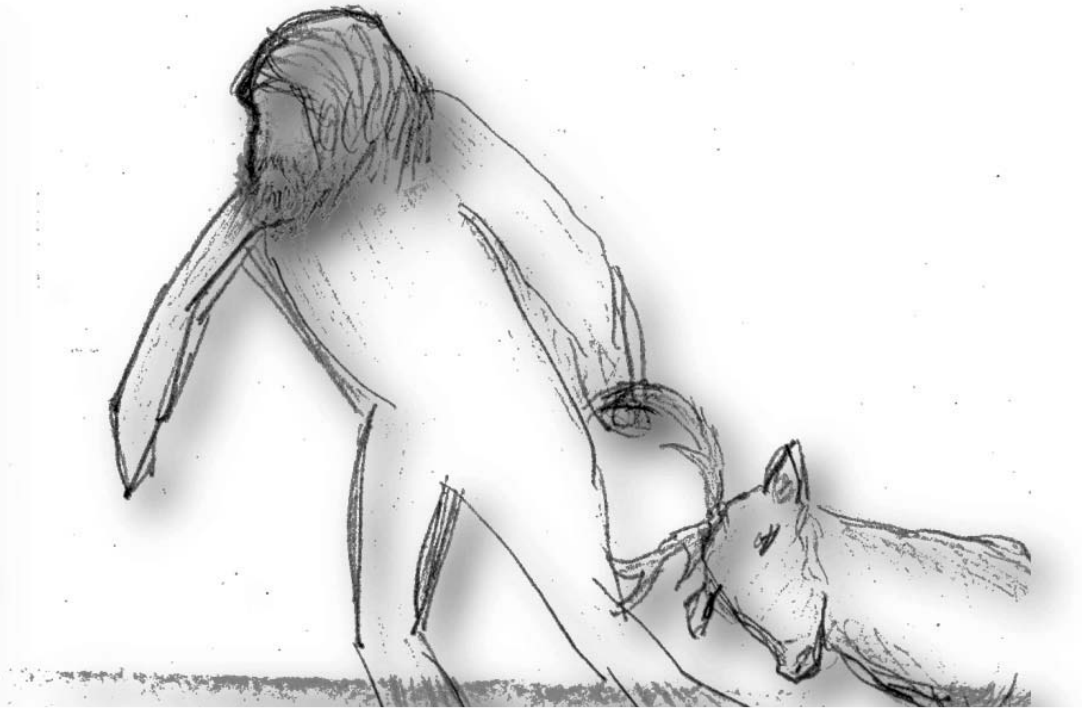
87) If one assumes that in milder environments population pressures would have been relaxed and diet more flexible while in colder periods the availability and the diet would have been constrained, the results show that *H. heidelbergensis* prefer to include vegetables when environment offers wider possibilities while neandertals and EUP prefer to include meat (being this the only similarity between those two groups and only observable in the indexes.

"- Hay pruebas que no admiten discusión

- No hable en términos absolutos, las pruebas pueden ser discutidas.

- Perdón señor".

El Planeta de los Simios (1968)



VIII. BIBLIOGRAFÍA

A

Abbie AA (1947) Headform and human evolution *J Anat* **81**: 233-258

Acheson R (1959) The effects of starvation, septicanemia and chronic illness on the growth of the cartilage plate and metaphysis of the immature rat *J Anat* **93**: 123-130

Adams DC, Rohlf FJ & Slice DE (2004) Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution' *Ital J Zool* **71**: 5-16

Adán GE, Álvarez-Lao D, Turrero P, Arbizu M & García-Vázquez E (2009) Fish as diet resource in North Spain during the Upper Paleolithic *J Arch Sci* **36**: 895-899

Adler DS, Bar-Oz G, Belfer-Cohen A & Bar-Yosef O (2006) Ahead of the Game: Middle and Upper Palaeolithic Hunting Behaviors in the Southern Caucasus *Curr Anthrop* **47**(1): 89-118

Adler DS & Bar-Oz G "Seasonal Patterns of Prey Acquisition and Inter-group Competition During the Middle and Upper Palaeolithic of the Southern Caucasus" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds) *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence*. Springer Science + Business Media B.V. 2009 pp. 127-140

Adovasio JM, Soffer O & Klima B (1996) Upper Paleolithic fibre technology: interlaced woven finds from Pavlo I, Czech Republic, c. 26,000 years ago *Antiguity* **70**: 526-534

Aguirre E *Homo Hispánico* Espasa, Madrid 2008

Agustí J & Antón M *Mammoths, Sabertooths, and hominids. 65 million years of mammalian evolution in Europe* Columbia University Press, New York 2002

Agustí J, Blain HA, Cuenca-Bescós G & Bailon S (2009) Climate forcing of first hominid dispersal in Western Europe *J Hum Evol* **57**: 815-821

Ahern JCM, Lee SH & Hawks JD (2002) The late Neandertal supraorbital fossils from Vindija cave, Croatian: a biased sample? *J Hum Evol* **43**: 419-32

Ahern JCM, Karavanić I, Paunovic M, Jankovic I & Smith FH (2004) New discoveries and interpretations of hominid fossils and artifacts from Vindija Cave, Croatia *J Hum Evol* **46**: 25-65

Ahern JCM, Hawks JD, & Lee S-H (2005) Neandertal taxonomy reconsidered . . . again *J Hum Evol* **48**: 647-652

Aiello LC, Montgomery C & Dean C (1991) The natural history of deciduous tooth in hominoids *J Hum Evol* **21**(5): 397-412

Aiello LC & Dunbar RIM (1993) Neocortex size, group size and the evolution of language *Curr Anthropol* **34**: 184-193

Aiello LC & Wheeler P (1995) The Expensive Tissue Hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution *Curr Anthropol* **36**: 199-221

Aiello LC & Key C (2002) The energetic consequences of being a *Homo erectus* female *Am J Hum Biol* **14**: 551-565

Aiello LC & Wheeler P "Neanderthal thermoregulation and the Glacial Climate" in: van Andel TJ & Davies W (Eds) *Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape during the last Glaciation* McDonald Institute Monographs 2003 pp. 147-166

Aiello LC "Notes on the implications of the Expensive Tissue hypothesisfor human biology and social evolution" in: Roebroecks W (Ed) *Guts and Brains: an integrative approach to the hominin record* Leiden University Press, Leiden 2007 pp. 17-28

Aitken M *Science based datingin archaeology* Longman, London 1990

Akazawa T, Muhesen S, Dodo Y, Kondo O & Mizoguchi Y (1995) Neanderthal infant burial *Nature* **377**: 584–585

Akazawa T, Muhesen S, Ishida H, Kondo O & Griggo C (1999) New discovery of a Neanderthal child burial from the Dederiyeh Cave in Syria *Paléorient* **25**(2): 129-142

Akazawa T & Muhesen S (Eds) *Neanderthal Burials: Excavations of the Dederiyeh Cave, Afrin, Syria* International Research Center for Japanese Studies, Kyoto, Japan 2003

Akazawa T (2003) http://www.kochi-tech.ac.jp/akazawa/english/index.html

Albert RM, Lavi O, Estroff L, Weiner S, Tsatskin A, Ronen A & Lev Yadun S (1999) Mode of occupation of Tabun Cave, Mt Carmel, Israel during the Mousterian period: A study of the sediments and phytolits *J Arch Sci* **26**(10): 1249-1260

Albert RM, Weiner S, Bar-Yosef O & Meignen L (2000) Phytoliths in the Middle Palaeolithic deposits of Kebara cave. Mt Carmel (Israel) Study of the plant materials used for fuel and other purposes *J Arch Sci* **27**: 931-947

Albert RM, Bar-Yosef O, Meignen L & Weiner S (2003) Quantitative phytolith study of hearth from the Natufian and Middle Paleolithic levels of Hayonim cave (Galilee, Israel) *J Arch Sci* **30**: 461-480

Aldhouse-Green SHR "Pontnewydd Cave, Wales; a later Middle Pleistocene hominid and archaeological site: a review of stratigraphy, dating, taphonomy and interpretation" in: Bermudez de Castro JM, Arsuaga JL & Carbonell E (Eds) *Human evolution in Europe and the Atapuerca evidence* Junta de Castilla y Leon, Valladolid 1995 pp. 37-55

Aldhouse-Green S, Pettit P & Stringer C (1996) Holocene humans at Pontnewydd and Cae Gronw caves *Antiguity* **70**: 444-447

Alfano MJ, Barron EJ, Pollard D, Huntley B & Allen JRM (2003) Comparison of climatic model results with European vegetation and permafrost during oxygen isotope stage three *Quat Res* **59**: 97-107

Allen JRM, Brandt U, Brauer A, Hubberten HW, Huntley B, Keller J, Kraml M, Mackensen A, Mingram J, Negendank JFW, Nowaczyk NR, Oberhänsli H, Watts WA, Wulf S & Zolitschka B (1999) Rapid environmental changes in southern europe during last glacial period *Nature* **400**: 740-743

Allen JRM & Huntley B (2000) Weichselian palynological records from southern Europe: correlation and chronology *Quat Internat* **73-74**: 111-125

Alley RB, Meese DA, Shuman CA, Gow AJ, Taylor KC, Grootes PM, White JWC, Ram M, Waddington ED, Mayewski PA & Zielinski GA (1993) Abrupt increase in Greenland snow accumulation at the end of the Younger Dryas event *Nature* **362**: 527-529

Alley RB (2000) The Younger Dryas cold interval as viewed from central Greenland *Quat Sci Rev* **19**: 213-226

Allsworth-Jones P *The Szeletian and the Transition from Middle to Upper Palaeolithic in Central Europe* Oxford University Press Oxford 1986

Allsworth-Jones P "The szeletian and the stratigraphic succession in central Europe and adjacent areas: Main trends, recent results and problems for solutions" in: Mellars P (Ed) *The emergence of modern humans: am archaeological perspective* Edinburgh University press, Edinburgh 1990 pp. 160-242

Alperson-Afil N (2008) Continual fire-making by hominins at Gesher Benot Ya'aqov Israel *Quat Sci Rev* **27**: 1733-1739

Alrousan M & Pérez-Pérez A Non-Occlusal microwear of the last hunter-gatherer from Near East and Europe in: Nogués AJ & Pinilla S (Eds) *Genes, ambiente y enfermedades en los poblaciones humanas* University of Zaragoza Press 2008 pp. 45-59

Alroussan M *The Mesolithic-Neolithic Transition in the Near East, Biological implications of the shift in subsistency strategies through the analysis of dental morphology and dietary habits of human populations in the Mediterranean area 12,000-5,000 B.P.* PhD 2009

Al-Shorman & Khalil L (2006) The Evidence of Weaving at Khirbit Yajuz in Jordan Using Dental Microwear *Int J Dent Antropol* **8**: 1-9

Altuna J *Los Mamiferos del Yacimiento Prehistorico de Tito Bustillo (Asturias)* Oviedo: Instituto de Estudios Asturianos 1976

Altuna J "Subsistance d'origine animale pendant le mousterien dans la region cantabrique (Espagne)" in : Patou M & Freeman LG (Eds) L*a Subsistance. L'Homme de Néandertal Actes du Colloque International de Liège 4-7 décembre 1986* Etudes et Recherches Archéologiques de L'Université de Liège n. 33; 1989 pp. 31-47

Álvarez-Lao DJ & García N (2011) Southern dispersal and Palaeoecological implications of woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*): review of the Iberian occurrences *Quat Sci Rev* **30**(15-16): 2002-2017

Alvesalo L (1970) The influence of sex- chromosome genes on tooth size in man. *Suomen Hamm Euran Toim* **67**(3): 54-59

Alvesalo L & Tigerstedt PMA (1974) Heritabilities of human tooth dimensions *Hereditas* **77**: 311-318

Ambrose S "Prospects for stable isotopic analysis of later Pleistocene hominid diets in west Asia and Europe" in: Akazawa T, Aoki K & Bar-Yosef O (Eds) *Neandertals and Modern Humans in Western Asia* Plenum, New York 1998 pp. 277-289

Ambrose S (2001) Paleolithic Technology and Human Evolution *Science* **291**: 1748-1753

Anconetani P, Ferrari M, Giusberti G & Peretto C (1995): "Analisi dei resti ossei fratturati intenzionalment del giacimento di Isernia La Pineta (Molise, Italia): i reperti della porzione più profonda dell'archeosuperficie T.3A del settore di scavo *Quaderni Padusa. Atti del 1º Convegno Nazionale di Archeozoologia* **1**: 55-63

Andersen BG & Mangerud J (1989) The Last interglacial-glacial cycle in Fennoscandia *Quat Int* **3/4**: 21-29

Anderson JE (1965) Human skeleton of Tehuacan *Science* **148**: 496-497

Anderson-Gerfaud P "Aspects of behavior in the Middle Paleolithic: Functional analysis of stone tools from southwest France" in: Mellars P (Ed) *The emergence of modern humans: am archaeological perspective* Edinburgh University press Edinburgh 1990 pp. 389-418

Andrews JT (1983) Geology: Short Ice age 230,000 years ago? *Nature* **303**: 21-22

Andritsakis DP & Vlamis KF (1986) A new generation of the elastomeric impression materials *Odontostomatologike Proodos* **40**(3): 133-142

Anikovitch MV, Sinitsyn AA, Hoffecker JF, Holliday VT, Popov VV, Lisitsyn SN, Forman SL, Levkovskaya GM, Pospelova GA, Kuz'mina IE, Burova ND, Goldberg P, Macphail RI, Giaccio B & Praslov ND (2007) Early Upper Paleolithic in Eastern Europe and implications for the dispersal of modern humans *Science* **315**: 223-226

Antoine P & Tuffreau A (1993) Contexte stratigraphique, climatique et paléotopographique des occupations acheuléennes de la moyenne terrasse de la Some *Bull Soc préhist française* **90**: 243-250

Antón SC (1994) Masseter muscle architecture, bony morphology and activity *Am J Phys Anthropol* **18**(S): 49-50

Antón SC (1996) Tendon-associated bone features of the masticatory system in Neandertals *J Hum Evol* **31**: 391-408

Antunes MT (1990-91) O homen da gruta de Figueira Brava (ca. 30,000 BP) *Mem Acad Sci* Lisboa **31**: 487-538

Antunes MT & Santinho Cunha A (1992) Neandertalian remains from Figueira Brava Cave, Portugal *Géobios* **25**: 681-692

Antunes MT "The Pleistocene fauna from Gruta do Figueira Brava: a synthesis" in: Antunes MT (Ed) *Last Neanderthals in Portugal: Odontologic and Other Evidence* Memórias da Academia das Ciências de Lisboa, Lisboa 2000 pp. 259-282

Antunes MT, Cunha AS, Schwartz J & Tattersall I "The latest Neanderthals evidence from Portugal" in: Antunes MT (Ed) *Últimos Neandertais em Portugal: evidencia, odontológica e outra* Academia das Ciências de Lisboa, Lisboa 2000 pp. 269-303

Anwar N, MacDonald K, Roebroeks W & Verpoorte A "The evolution of the human niche: integrating models with the fossil record" in: Roebroeks W (Ed) *Guts and Brains: An Integrative Approach to the Hominin Record* Leiden University Press, Leiden 2007 pp. 235-269

Arensburg B, Schepartz LA, Tillier AM, Vandermeersch B & Rak Y (1990) A reappraisal of the anatomical basis for speech in Middle Palaeolithic hominids *Am J Phys Anthropol* **83**(2): 137-146

Arnqvist G & Martensson T (1998) Measurement error in Geometric Morphometrics: Empirical strategies to assess and reduce its impact on measures of shape *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **44**(1-2): 73-96

Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Carretero JM & Carbonell E (1993) Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain *Nature* **362**: 534-537

Arsuaga JL, Martinez I, Gracia A & Lorenzo C (1997a) The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study *J Hum Evol* **33**: 219-281

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

Arsuaga JL, Carretero JM, Lorenzo C, Gracia A, Martínez I, Bermúdez de Castro J & Carbonell E, (1997c) Size variation in Middle Pleistocene humans *Science* **277**: 1086-1088

Arsuaga JL, Lorenzo CL, Carretero JM, Gracia A, Martínez I, García N, Bermúdez de Castro JM & Carbonell E (1999a) A complete human pelvis from the Middle Pleistocene of Spain *Nature* **399**: 255-258

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

Arsuaga JL "Les premiers peuplements européens et les Néandertaliens" Ponencia presentada en: CNRS Conference *Les Hominidés et leurs environnements Histoire et Interactions* Université de Poitiers France 18-20 September 2000

Arzarello M & Peretto C (2010) Out of Africa: the first evidence of Italian península occupation *Quat Internat* **223-224**: 65-70

Ascenzi A & Segre AG (1971) A new Neandertal child mandible from an Upper Pleistocene site in southern Italy *Nature* **233**: 280-283

Asfaw B, Beyene Y, Suwa G, Walter RC, White TD, WoldeGabriel G & Yemane T (1993) The earliest Acheulan from Konso-Gardula *Nature* **360**: 732-735

Ash MM & Nelson SJ *Wheeler Anatomía, Fisiología y Oclusión Dental* Elseviwer, Madrid 2004

Asher C & Read MJF (1987) Early enamel erosion in children associated with the excessive consumption of citric acid *British Dental Journal* **162**: 384-387

Ashton NM, McNabb J, Irving B, Lewis S, & Parfitt SA (1994) Contemporaneity of Clactonian and Acheulian flint industries at Barnham, Suffolk *Antiquity* **68**: 585-589

Ashton NM "Absence of humans in Britain during the last interglacial (Oxygen Isotope Stage 5e)" in: Tuffreau A & Roebroeks W (Eds) *Le Dernier Interglaciaire et les Occupations Humaines du Paléolithique Moyen* Lille: Publications du CERP 2002 pp. 93-103

Assefa Z, Brown F, Passey B, Fleagle JG & Yirga S (2000) New research in the Kibish Formation, southern Ethiopia *Am J Phys Anthropol* **309**(S): 100

Atkinson TC, Briffa KR & Coope GR (1987) Seasonal temperatures in Britain during the past 22,000 years, reconstructed using beetle remains *Nature* **325**: 587-592

Auguste P "Adaptations biologique et culturelle des Prénéandertaliens et des Néandertaliens aux modifications paléoécologiques et fauniques en France septentrionale" in: Otte M (Ed) *Nature et culture* ERAUL 68, Liege 1995 pp. 99-117

Aullé E *Dinámica de la vegetación y explotación del combustible leñoso durante el Pleistoceno Superior y el Holoceno del Noreste de la Península Ibérica a partir del análisis antracológico* PhD, 2002

Aura Tortosa JM, Villaverde Bonilla V, Pérez Ripoll M, Martínez Valle R & Guillem Calatayud P (2002) Big game and small prey: Paleolithic and Epipaleolithic economy from Valencia (Spain) in: Hockett B (Ed) Advances in Paleolithic zooarchaeology *J Archaeol Method Theory* **9**: 215-268

B

Backer A *Site structure of Saint-Césaire: Changing uses of a Paleolithic Rockshelter* Universty of New Mexico PhD, 1994

Bahn PG "Late Pleistocene economies of the French Pyrenees" in: Bailey G (Ed) *Hunter-gatherer economy in prehistory* Cambridge University Press 1983 pp. 168-187

Bahn PG (1998) Neanderthals emancipated *Nature* **394**: 719-720

Bahn PG "Un vieil homme nouveau" in: VVAA *Neandertal* Éditions Tallandier Col La Recherche Paris 2006 pp. 9-11

Bahuchet "Aka Pygmies" in: Lee RB & Daly R (Eds) *Hunters and Gatherers* The Cambridge Encyclopedia, Cambridge University Press 1999 pp. 190-194

Bailey CR & Byrnes J (1990) A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies *Syst Zool* **39**: 124-130

Bailey G *Hunter-gatherer economies in Late Pleistocene Europe* Cambridge University Press 1982

Bailey G & Spikins P *Mesolithic Europe* Cambridge University Press, Cambridge 2008

Bailey SE & Turner C (1999) A new look at some old teeth: An analysis of non-metric dental traits in Neandertals and Old World modern humans (abstract) *Am J Phys Anthropol* **27**(S): 87

Bailey SE (2000) Dental morphological affinities among late Pleistocene and recent humans *Dental Anthropology* **14**: 1-8

Bailey SE (2001) Abstract. Reconstructing Neandertal postcanine trait polarity: the cheek teeth speak *J Hum Evol* **40***:*A2

Bailey SE *Neandertal dental morphology: Implications for modern human origins* PhD 2002a

Bailey SE (2002b) A closer look at Neanderthal postcanine dental morphology: The mandibular dentition *The Anatomical Record* **269**: 148-156

Bailey SE (2004a) Derived morphology in Neandertal maxillary molars: insights from above.*Am J Phys Anthrop* **123**(S38): 57-58

Bailey SE (2004b) A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins *J Hum Evol* **47**: 183-198

Bailey SE & Hublin JJ (2005) Who made the early aurignacien? A reconsideration of the Brassempouy dental remains *Bull Soc Anthrop Paris* **17**(1-2): 115-121

Bailey SE & Linch JM (2005) Diagnostic differences in mandibular P4 shape between Neandertals and Anatomically Modern Humans *Am J Phys Anthrop* **126**: 268-277

Bailey SE (2006a) Beyond shovel shaped incisors: Neandertal dental morphology in a comparative context *Periodicum Biologorum* **108**: 253-267

Bailey SE (2006b) Who made the early Aurignacian? Evidence from isolated teeth *Am J Phys Anthrop* **129**(S): 43-60

Bailey SE & Hublin JJ (2006) Dental remains from the Grotte du Renne at Arcy-sur-Cure (Yonne) *J Hum Evol* **50**(5): 485-508

Bailey SE, Weaver TD & Hublin J-J (2009) Who made the Aurignacian and other early Upper Paleolithic industries? *J Hum Evol* **57**: 11-26

Bailit H & Hunt E (1964) The sexing of children skeletons from teeth alone and its genetic implications *Am J Phys Anthropol* **22**: 171-174

Baker G, Jones LHP & Wardrop ID (1959) Cause of wear in sheeps teeth *Nature* **184**: 1583-1584

Balasse M, Bocherens H, Ambrose SH & Mariotti A (2001) Detection of dietary changes by intra-tooth carbon and nitrogen isotopic analysis: An experimental study of dentine collagen of cattle (*Bos taurus*) *J Arch Sci* **28**: 235-245

Balikci A "The Netsilik Eskimos: adaptive processes" in: Lee RB &Devore I (Ed) *Man the hunter* Chicago: Aldine Publishing Company 1968 pp. 78-82

Ball T, Gardner JS & Brotherson JD (1996) Identifying Phytoliths Produced by the Inflorescence bracts of Three Species of Wheat (*Tricutum monococcum L., T. dicoccon, Schrank.*, and *T. aestivum L.*) Using Computer-Assisted Image and Statistical Analyses *J Arch Sci* **23**: 619-632

Balter M (2011) Were Neandertals and Modern Humans just ships in the night? *Science* **13**(05): 778

Balter V, Bocherens H, Person A, Renard M, Labourdette N & Vandermeersch B (2002) Ecological and physiological variability of Sr/Ca and Ba/Ca in mammals of West European mid-Wurmian foodwebs *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol* **186**: 127-143

Balter V & Simon L (2006) Diet and behavior of the Saint-Césaire Neanderthal inferred from biogeochemical data inversion *J Hum Evol* **51**(4): 329-338

Banks WE, d'Errico HDL, Krishtalka DW, Olszewski DI, Peterson AT, Anderson DG, Gillam JC, Montet-White A, Crucifix M, Marean CW, Sánchez-Goñi M, Wohlfarth B & Vanhaeran M (2006) Eco-Cultural Niche Modeling: New Tools for Reconstructing the Geography and Ecology of Past Human Populations *PaleoAnthropology* 68-83

Banks WE, d'Errico F, Peterson AT, Kageyama M, Sima A & Sánchez-Goñi MF (2008a) Neanderthal Extinction by Competitive Exclusion *PLoS ONE* **3**(12): e3972

Banks WE, d'Errico F, Townsend Peterson A, Vanhaeren M, Kageyama M, Sepulchre P, Ramstein G, Jost A & Lunt D (2008b) Human ecological niches and ranges during LGM in Europe derived from an application of eco-cultural niche moldelling *J Arch Sci* **35**: 481-491

Barbaza M "Les Civilisations Postglaciaires" *La vie Dans la Grande forêt Tempéreé* Maison Des Roches Paris 1999

Bard E, Hamelin B & Fairbanks RG (1990) U-Th ages obtained by mass spectometry in corals from Barbados: sea level during the last 130.000 years *Nature* **346**: 456-458

Bard E, Rostek F & Ménot-Combes G (2004) A better radiocarbon clock *Science* **303**: 178-179

Barden HS (1980) Fluctuating dental asymmetry: a measure of developmental instability in Down Syndrome *Am J Phys Anthropol* **52**: 169-173

Barham LS (1998) Possible early pigment use in south-central Africa *Curr Anthropol* **39**: 703-710

Barker G, Barton H, Bird M, Daly P, Datan I, Dykes A, Farr L, Gilbertson, Harrisson B, Hunt C, Higham T, Kealhofer L, Krigbaum J, Lewis H, Mclaren S, Paz V, Pike A, Piper P, Pyatt B, Rabett R, Reynolds T, Rose J, Rushworth G, Stephens M, Stringer C, Thompson J & Turney C (2007) The 'human revolution' in lowland tropical Southeast Asia: The antiquity and behavior of anatomically modern humans at Niah Cave (Sarawak, Borneo) *J Hum Evol* **52**(3): 243-261

Barnes DM Dental Modification: An Anthropological Perspective PhD 2010

Bar-Oz G & Adler DS (2005) Taphonomic history of the Middle and Upper Palaeolithic faunal assemblage from Ortvale Klde, Georgian Republic *J Taphonomy* **3**: 185-211

Barret R, Kuzawa W, McDade T & Armelagos GJ (1998) Emerging and reemerging infectious disease *Annu Rev Anthropol* **27**: 247-271

Barron E, Van Andel TJ & Pollard D "Glacial Environments II: Reconstructing the climate of Europe during the Last Glaciation" in: Van Andel TJ & Davies W (Eds) *Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape during the last Glaciation* McDonald Institute Monographs 2003 pp. 57-78

Barroso C & de Lumley H (Eds) *La Grotte du Boquete de Zafarraya (Malaga, Andalousie)* 3 vol; Junta de Andalucía, Diputación Provincial de Málaga 2006

Barroso C, de Lumley MA, Caparrós M & Verdú Bermejo L "Les restes humains Neanderaliens et Homo sapiens de la grotte du Boquete de Zafarraya" in : Barroso C & de Lumley H (Eds) *La Grotte du Boquete de Zafarraya (Malaga, Andalousie)* 2006 Vol III pp. 1167-1396

Barroso C, De Marchi MP, Abdessador S & Bailón S "Contexte Paleoecologique, Paleoclimatique et Paleogeographique des Neandertaliens de la Grotte du Boquete de Zafarraya" in : Barroso C & de Lumley H (Eds) *La Grotte du Boquete de Zafarraya (Malaga, Andalousie)* 2006 Vol III pp 1127-1166

Barton RNE, Currant A, Fernandez-Jalvo Y, Finlayson C, Goldberg P, Macphail R, Pettit P & Stringer C (1999) Gibraltar Neanderthals and results of recent excavations in Gorham's, Vanguard, and Ibex caves *Antiquity* **73**: 13-24

Barton RNE "Mousterian hearths and shellfish: Late Neanderthal activities in Gibraltar" in: Stringer CB, Barton RNE & Finlayson JC (Eds) *Neanderthals on the edge: 150th anniversary conference of the Forbes' Quarry discovery, Gibraltar* Oxford, Oxbow Books, 2000 pp. 211-220

Bartov Y, Stein M, Enzel Y, Agnon A & Reches Z (2002) Lake levels and sequence stratigraphy of Lake Lisan, the Late Pleistocene precursor of the Dead Sea *Quat Res* **57**: 9-21

Bartsiokas A & Day MH (1993) Lead poisoning and dental caries in the Broken Hill hominid *J Hum Evol* **2**: 243-249

Bartucz L, Dancza J, Hollendonner F, Kadic O, Mottl M, Pataki V, Palosi E, Szabo J & Vendi A (1940) Die Mussolini Hohle (Subalyuk) Bei Cserepfalu *Geol. Hungarica ser. Paleontologica Edito Instituti Regii Hungarici Geologici Budapestini* **14**(8): 1-352

Bar-Yosef O & Goldberg, "An outline of the chronology of the middle Paleolithic in the Levant" in: Laville H (Ed) *L'Homme de Neandertal. L'Environment* Vol. 2 Actes du colloque international de Liège. Études et Reserches Archéologiques de l'Université de Liège, 29, Liège 1988 pp. 13-19

Bar-Yosef O & Vandermeersch B (Eds) *Une squelette mousterienne a Kebara, Mt. Carmel, Israel* CNRS, Cahiers de Paléoanthropologie, 1991

Bar-Yosef O, Vandermeersch B, Arensburg A, Belfer-Cohen P, Goldberg H, Laville L, Meignen Y, Rak J, Speth E, Tchernov B, Tillier A-M & Weiner S. 1992 The excavations in Kebara Cave, Mt. Carmel *Curr Anthropol* **33**: 497-550

Bar-Yosef O & Vandermeersch B (1993) Modern humans in the Levant *Scientific American* **268**: 94-100

Bar-Yosef O "The Lower and Middle Paleolithic in the Mediterranean Levant; chronology and cultural entities" in: Ullrich H (Ed) *Man and Environment in the Paleolithic* E.R.A.U.L. 62, 1995 pp. 247-263

Bar-Yosef O "The chronology of the Middle Paleolithic of the Levant" in: Akazawa T, Aoki K & Bar-Yosef O (Eds) *Neandertals and Modern Humans in Western Asia* Plenum Press, New York 1998a pp. 39-56

Bar-Yosef O (1998b) On the Nature of Transitions: the Middle to Upper Palaeolithic and the Neolithic Revolution *Cambridge Archaeological Journal* **8**(2): 141-163

Bar-Yosef O & Callender J "The case for continuity: Observations on the biovultural transition in Europe and western Asia" in: Mellars P & Stringer C (Eds) *The human revolution* Edinburg University press 1999 pp. 626-676

Bar-Yosef O "The Middle and early Upper Paleolithic in Southwest Asia and neightboring regions" in: Bar-Yosef O & Pilbeam D (Eds) *The Geography of the Neandertals and Modern Humans in Europe and the Greater Mediterranean* Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Bulletin n. 8 Cambridge 2000 pp. 107-156

Bar-Yosef O (2002) The Upper paleolithic revolution *Ann Rev Anthropol* **31**: 363-393

Bar-Yosef O (2004) Eat what is there: Hunting and gathering in the world of Neanderthals and their neighbors *Int J Osteoarchaeol* **14**: 333-342

Bar-Yosef O & Zilhão J (Eds) *Towards a Definition of the Aurignacian* Trabalhos de Arqueologia, vol. 45 Instituto Português de Arqueologia, Lisboa 2006

Bar-Yosef O & Bordes JG (2010) Who were the makers of the Chatelperronian culture? *J Hum Evol* **59**(5): 586-593

Bassinot FC, Laberyrie LD, Vincent E, Quidelleur X, Shackleton NJ & Lancelot Y (1994) The astronomical theory of climate and the age of the Brunhes-Matuyama magnetic reversal *Earth and Planetary Science Letters* **126**(1-3): 91-108

Bax JS & Ungar PS (1999) Incisor labial surface wear striations in modern humans and their implications for handedness in middle and late Pleistocene hominids *Int J Osteoarch* **9**: 189-198

Bayle P, Machiarelli R, Trinkaus E, Duarte C, Mazurier A & Zilhão J (2010) Dental maturational sequence and dental tissue proportions in the early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal *PNAS* **107**(4): 1338-1342

Beaufort L, de Garidel-Thoron T, Linsley B, Oppo D & Buchet N (2003) Biomass burning and oceanic primary production estimates in the Sulu Sea area over the last 380 kyr and the East Asian Monsoon Dynamics *Marine Geology* **201**: 53-65

Bednarik RG "The Middle-Upper Paleolithic Transition Revisted" in: Camps M & Chauan P (Eds) *Sourcebook of Paleolithic Transitions: Methods, Theories and Interpretations* Springer 2009 pp. 273-282

Begg PR (1954) Stone Age man's dentition *Am J Orthodont* **40**: 298-383

Behre K (1989) Biostratigraphy of the last glacial period in Europe *Quat Sci Rev* **8**: 25-44

Belfer-Cohen A (1991) The Natufian of the Levant *Ann Rev Anthropol* **20**: 167-186

Bell M & Walker MJC *Late Quaternary environmental change Physical and Human Perspectives* Pearson Prentice Hall 2005, 2nd Ed

Bellomo RV (1994) Methods of determining early hominid behavioral activities associated with the controlled use of fire at FxJj 20 Main, Koobi Fora, Kenya *J Hum Evol* **27**: 173-195

Benazzi S, Bonetti C, Cilli E & Gruppioni G (2008) Molar crown height: not always a reliable method for the evaluation of age-at-death *J Arch Sci* **35**: 2371-2378

Benazzi S, Fantini M, De Crescenzio F, Persiani F & Gruppioni G (2009) Improving the spatial orientation of human teeth using a virtual 3D approach *J Hum Evol* **56**: 286-293

Ben-Itzhak S, Smith P & Bloom R (1988). Radiographic study of the humerus in Neanderthals and Homo sapiens sapiens *Am J Phys Anthropol* **77**: 231-242

Berckhemer F (1933) Ein Menschen-Schadel aus den diluvialen Schotten von Steinheim a.d. Murr *Anthr Anz* **10**: 318-322

Berger LR, Churchill SE, De Klerk B & Quinn RL (2008) Small-bodied humans from Palau, Micronesia *PLoSONE* **3**(3): e1780

Berger TT & Trinkaus E (1995) Patterns of trauma among the Neanderthals *J Archaeol Sci* **22**: 841-852

Berger WH (1990) The Younger Dryas cold spell -a quest for causes *Global and Planetary Change* **3**(3): 219-237

Berkovitz BKB, Holland GR & Moxham BJ Atlas en color y texto de anatomía oral. Histología y embriología Mosby Douma Libros, 1995

Bermúdez de Castro JM & Arsuaga JL (1983a) L'usure anormale du collet de la dent chez les populations préhispaniques des Canaries *L'Anthropologie* **87***:* 521-533

Bermúdez de Castro JM & Arsuaga JL "Surcos artificiales de desgaste dental en homínidos fósiles" in: *III Congreso de Antropología Biológica de España* Santiago de Compostela 1983b pp. 783-795

Bermúdez de Castro JM (1986) Dental remains from Atapuerca (Spain) I. Metrics *J Hum Evol* **15**: 265-287

Bermúdez de Castro JM & Pérez PJ (1986) Anomalous tooth-neck wear in North African Mesolithic populations *Paleopathology Newsletter* **54**: 5-10

Bermúdez de Castro JM, Bromage TG & Fernández-Jalvo Y (1988) Buccal striations on fossil human anterior teeth: evidence of handedness in the middle and early Upper Pleistocene *J Hum Evol* 17: 403-412

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

Bermúdez de Castro JM (1993) The Atapuerca dental Remains. New Evidence (1987-1991 excavations) and interpretation *J Hum Evol* **24**(5): 339-371

Bermúdez de Castro & Nicolás E (1997) Paleodemography of the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominid sample *J Hum Evol* **33**: 333-355

Bermudez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martinez I & Mosquera M (1997a) A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible ancestor to Neandertals and modern humans *Science* **276**: 1392-1395

Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL & Pérez PJ (1997b) Interproximal grooving in the Atapuerca-SH hominid dentitions *Am J Phys Anthropol* **102**(3): 369-376

Bermúdez De Castro JM, Rosas A, Carbonell E, Nicolás ME, Rodríguez J & Arsuaga JL (1999a) A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca- TD6 (Spain) *PNAS* **96**: 4210-4213

Bermúdez De Castro JM, Rosas A, Nicolás ME (1999b) Dental remains from Atapuerca TD-6 (Gran Dolina Site, Burgos, Spain) *J Hum Evol* **37**: 523-566

Bermúdez de Castro JM & Rosas A (2001) Pattern of dental development in Hominid XVIII from Middle Pleistocene Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain) *Am J Phys Anthropol* **114**: 352-360

Bermúdez de Castro JM, Martinón-Torres M, Sarmiento S & Lozano M (2003) Gran Dolina-TD6 versus Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: Evidence of discontinuity in the European Pleistocene population? *J Arch Sci* **30**: 1421-1428

Bermúdez de Castro JM, Lozano M & Muela A (2004) Paleodemography of the Atapuerca-Sima de los Huesos hominid sample: a revision and new approaches to the paleodemography of the European Middle Pleistocene population *J Anthrop Res* **60:** 5-26

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

Bermúdez de Castro JM, Martinón-Torres M, Prado L, Gómez-Robles A, Rosell J, Lípez-Polín L, Arsuaga JL & Carbonell E (2010) New inmature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern *PNAS* **107**(26): 11739-11744

Bermúdez de Castro JM, Martinón-Torres M, Margvelashvili A, Arsuaga JL, Carretero JM, Martínez I & Sarmiento S "The Gran Dolina TD6 human fossil remians and the origin of neanderthals" in: Condemi S & Weniger GC (Eds) *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe. One hundred fifty years of Neanderthal study* Springer 2011 pp. 67-76

Berna F & Goldberg P (2008) Assessing pyrotechnology and associated hominin behavior in Israel *Israel Journal of Earth Sciences* **56**: 107-121

Berna F, Goldberg P, Kolska Horwitz L, Brink J, Holt S, Bamford M & Chazan M (2012) Microstratigraphic evidence of in situ fire in the Acheulean strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape province, South Africa *PNAS* **109**(20): 1215-1220

Bernal V (2007) Role of wild plant foods among late Holocene hunter-gatherers from Central and North Patagonia (South America): an approach from dental evidence *Am J Phys Anthropol* **133**: 1047-1059

Bernal V, Perez SI, Gonzalez PN & Diniz-Filho JAF (2010) Ecological and evolutionary factors in dental morphological diversification among modern human populations from southern South America *Proc R Soc B* **277**: 1107-1112

Bernaldo de Quirós F & Maíllo-Fernández JM "The transitional Aurignacian and the Middle-Upper Paleolithic transitions model in Cantabrian Iberia" in: Camps M & Chauhan P (Eds) *Sourcebook of Paleolithic Transitions* Springer Science+Bussiness Media 2009 pp. 341-359

Beyin A (2011) Upper Pleistocene Human Dispersals out of Africa: A Review of the Current State of the Debate International *J Evol Biol* Article ID 615094

Beynon AD (1987) Replication technique for studying microstructure in fossil enamel *Scanning Microscopy* **1**: 663-669

Bicho N, Stiner M, Lindly J, Ferring C & Correia J (2003) Preliminary results from the Upper Paleolithic site of Vale Boi, southwestern Portugal *Journal of Iberian Archaeology* **5**: 51-68

Biesele M & Royal-/o/oo K "The Ju/'hoansi of Bostwana and Namibia" in: Lee RB & Daly R (Eds) *Hunters and Gatherers.* The Cambridge Encyclopedia. Cambridge University Press 1999 pp. 205-209

Bietti A, Kuhn S, Segre AG & Stiner MC (1991) Grotta Breuil: a general introduction and stratigraphy *Quaternaria Nova* **1**: 305-324

Bietti A "The transition to Anatomically Modern Humans: the case of peninsular Italy" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 132-146

Biggerstaff RH (1975) Cusp size, sexual dimorphism, and heritability of cusp size in twins *Am J Phys Anthropol* **42**: 127-40

Billy G (1975) "Etude anthropologique des restes humains de l'Abri Pataud" en: Excavation of the Abri Pataud (I) *Bulletin of the American School of Prehistoric Research* **30**: 200-261

Billy G & Vallois HV (1977) La mandibule pré-rissienne de Montmaurin *L'Anthropologie* **81**(2): 273-312

Billy G (1985) Les restes humains de la grotte du Coupe-Gorge à Montmaurin (haute-Garonne) *Z Morph Anthrop* **75**(2): 223-237

Binant P *La Préhistoire de la Mort* (Ed) France París 1991

Binford LR & Binford SR (1966) The Predatory Revolution: A Consideration of the Evidence for a New Subsistence Level *American Anthropologist* **68**: 508-512

Binford LR (1980) Willow smoke and dog's tails: hunter-gatherer settlement system and archaeological site formation *American Antiguity* **45**: 1-17

Binford LR *Bones: Ancient Men and Modern Myths* Academic Press New York 1981

Binford LR *Faunal Remains from Klasies River Mouth* New York Academic Press 1984

Binford LR (1985) Human Ancestors: Changing Views of their Behaviour *J Anthrop Archaeol* **4**: 292-327

Binford LR "The Emergence of Modern Humans: Biocultural Adaptations in the Later Pleistocene" in: Trinkaus E (Ed) *The Emergence of Modern Humans* Cambridge Univ Press, New York 1989 pp. 18-41

Binford L "Subsistence: a key to the past" in: Jones S, Martin R & Pilbeam D (Eds) *Cambridge encyclopedia of human evolution* Cambridge University Press 1992 pp. 365-368

Binford LR *Constructing Frames of Reference: An Analytical Method for Archaeological Theory Building Using Hunter-Gatherer and Environmental Data Sets*. University of California Press, Berkeley 2001

Binford LR "L'interaction Homme-Ours dans les données ethnograpicques et les gisements européens d'ours des caverns" in: Tillet T & Binford LR (Eds) *L'ours et L'Homme* Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège 2002 pp. 141-156

Binford LR "The diet of the early hominins: some things we need to know before "reading" the menu from the archaoelogy" in: Roebroecks W (Ed) *Guts and Brains: an integrative approach to the hominin record* Leiden university Press, Leiden 2007 pp. 185-222

Bischoff JL, Soler N, Maroto J & Julia R (1989) Abrupt Mousterian/ Augrignacian boundary at c.40 ka bp:accelerator 14C dates from L´Arbreda cave (Catalunya, Spain) *J Arch Sci* **16**: 563-576

Bischoff JL, Williams RW, Rosenbauer R, Aramburu A, Arsuaga JL, García N & Cuenca-Bescós G (2007) High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos Hominids 600 ±66 kyrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage *J Arch Sci* **34**: 763-770

Bisson MS, Tisnerat N & White R (1996) Radiocarbon dates from the upper Paleolithic of the Barma Grande *Curr Anthropol* **37**(1): 156-162

Björck S, Bennike O, Rosén P, Andresen CS, Bohncke S, Kaas E & Conley D (2002) Anomalously mild Younger Dryas summer conditions in southern Greenland *Geology* **30**(5): 427-430

Black TK (1978) Sexual dimorphism in the tooth-crown diameters of deciduous teeth *Am J Phys Anthropol* **48**: 77-82

Blades BS (1999) Aurignacian Settlement Patterns in the Vézère Valley *Curr Anthropol* **40**: 712-718

Blades BS *Aurignacian Lithic economy. Ecological perspectives from southwestern France* Kluwer Academic Publishers 2002

Blain HA, Bailón S, Cuenca-Bescós G, Bennàsar M, Rofes J, López-Garcia JM, Huguet R, Arsuaga JL, Bermudez de Castro JM & Carbonell E (2010) Climate and environment of the earlies West European hominins inferred from amphibian and squamate reptile assemblajes: Sima del Elefante Lower Red Unit, Atapuerca, Spain *Quat Sci Rev* **29**(23-24): 30340-30440

Blanc AC (1957) On the Pleistocene sequence of Rome: Paleoecology and archaeologic correlations *Quaternaria* **4**: 95-109

Blankenship JA, Mincer H, Anderson KM Woods MA & Burton EL (2007) Third Molar development in the estimation of chronologic age in American blacks as compared with whites *J For Sci* **52**(2): 428

Blasco M (1997) In the pursuit of game: the Mousterian cave site of Gabasa 1 in the Spanish Pyrenees *J Anthrop Res* **53**: 177-217

Blasco R (2008) Human consumption of tortoises at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain) *J Arch Sci* **35**(10): 2839-2848

Blasco R, Fernandéz Peris J (2009) Middle Pleistocene bird consumption at level XI of Bolomor cave (Valencia, Spain) *J Arch Sci* **36**: 2213-2223

Blasco R & Fernandéz Peris J (2011) A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain) *Quat Int* **252**: 16-31

Blumberg JE, Hylander WL, Goepp RA (1971) Taurodontism: a biometric study *Am J Phys Anthropol* **34**: 243-55

Boaz NT & Howell FC (1977) A gracile hominid cranium from Upper Member G of the Shungura Formation, Ethiopia *Am J Phys Anthropol* **46***:* 93-108

Bocherens H, Fizet M, Mariotti A, Lange-Badré B, Vandermeersch B, Borel JP & Bellon G (1991) Isotopic biogeochemistry (13C, 15N) of fossil vertebrate collagen: Application to the study of a past food web including Neanderthal man *J Hum Evol* **20**(6): 481-492

Bocherens H, Fogel M, Tuross N & Zeder M (1995) Trophic structure and climatic information from isotopic signatures in Pleistocene cave fauna of southern England *J Arch Sci* **22**: 327-340

Bocherens H, Billiou D, Marotti A, Patou-Mathis M, Otte M, Bonjean D & Toussaint M (1999) Palaeoenvironmental and palaeodietary implications of isotopic

biogeochemistry of Last Interglacial Neanderthal and mammal bones in Scladina Cave (Belgium) *J Arch Sci* **26**: 599-607

Bocherens H, Billiou D, Mariotti A, Toussaint M, Patou-Mathis M, Bonjean D & Otte M (2001) New isotopic evidence for dietary habits of Neandertals from Belgium *J Hum Evol* **40**: 497-505

Bocherens H & Drucker DG "Reconstructing Neandertal diet from 120,000 to 30,000 BP using carbon and nitrogen stable isotopic abundances" in: Patou-Mathis M & Bocherens H (Eds) *Le rôle de l'environnement dans le comportements des chasseurs-cuillieurs préhistoriques*, British Archaeological Reports International Series 1105, 2003 pp. 1-8

Bocherens H, Drucker DG, Billiou D, Patou-Mathis M &Vandermeersch B (2005) Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Césaire I Neanderthal: Review and use of a multi-source mixing model *J Hum Evol* **49**: 71-87

Bocherens H & Drucker DG (2005) Isotope evidence for paleodiet of late Upper Paleolithic humans in Great Britain: A response to Richards et al (2005) *J Hum Evol* **51**: 440-442

Bocherens H & Drucker DG "Dietary competition between Neanderthals and modern humans: insights from stable isotopes" in: Conard NJ (Ed) *When Neanderthals and Modern Humans Met* Tübingen Publications in Prehistory, Kerns, Tübingen 2006 pp. 129-143

Bocherens H "Neanderthal Dietary Habits: Review of the Isotopic Evidence" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds) *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence* Springer Science + Business Media B.V. 2009a pp. 241-250

Bocherens H (2009b) Dental microwear of cave bears: The missing temperate/boreal vegetarian "carnivore" *PNAS* **106**(48): e133

Bocherens H (2009c) Possible freshwater resource consumption by the earliest directly dated European modern humans: Implications for direct radiometric dating *PNAS* **106**(41): e117

Bocquet-Appel JP & Demars PY (2000) Population kinetics in the Upper Paleolithic of Western Europe *J Arch Sci* **27**(7): 551-570

Bocquet-Appel JP & Demars PY (2002) Neanderthal contraction and modern human colonization of Europe *Antiquity* **74**: 544-52

Bocquet-Appel JP, Demars PY, Noiret L & Dobrowsky D (2005) Estimates of Upper Paleolithic meta-population size in Europe from archaeological data *J Arch Sci* **32**: 1656-1668

Boeda E (1995) Caractéristiques techniques des chaînes opératoires lithiques des niveaux micoquiens de Kulna (Tchécoslovaquie) *Paléo* **1**(S): 57-72

Bogin B & Smith BH (1996) The evolution of the human life cycle *Am J Hum Biol* **8**: 703-716

Bogin B (1997) Evolutionary hypothesis for human childhood *Yearbook Phys Anthropol* **40**: 63-89

Bogin B "Evolutionary and biological aspects of childhood" in: Panter-Brick C (Ed) *Biosocial Perspectives on Children* Cambridge University Press, Cambridge 1998 pp. 10-44

Bogin B *Patterns of Human Growth* 2nd Edition Cambridge University Press, Cambridge 1999

Bolus M & Conard NJ (2001) The late Middle Paleolithic and earliest Upper Paleolithic in Central Europe and their relevance for the Out of Africa hypothesis *Quat Int* **75**(1): 29-40

Bon F *L'Aurignacien entre Mer et Oceéan: reflexion sur l'Unité des phases Anciennes de l'Aurignacien dans le Sud de la France* Société Préhistorique Francaise, Paris 2002

Bon F "A brief overview of Aurignacian cultures in the context of the industries of the transition from the Middle to the Upper Paleolithic" in: Bar-Yosef O & Zilhão J (Eds) *Towards a definition of the Aurignacian* Proceedings of the symposium in Lisbon, Portugal, June 25-30, 2002. Instituto Português de Arqueologia, Artes Graficas, Lisboa 2006 pp. 133-144

Bond G "Pleistocene environments in Southern Africa" in: Howell C & Bourlière F (Eds) *African Ecology and Human evolution* Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research 1963 pp. 308-334

Bond G, Broecker W, Johnsen S McManus J, Labeyrie L, Jouzel J & Bonani G (1993) Correlations between climate records from North Atlantic sediments and Greenland ice *Nature* **365**: 143-147

Bond G, Kromer B, Beer J, Muscheler R, Evans MN, Showers W, Hoffmann S, Lotti-Bond R, Hajdas I & Bonani G (2001) Persistent Solar Influence on North Atlantic Climate During the Holocene *Science* **294** (5549): 2130-2136

Bonifay E & Vandermeersh B *Les Premiers Européens* Actes du 114e Congrès Nat des Soc Sav, CTHS París 1991

Bonte P & Izard M *Diccionario Akal de Etnología y Antropología* Akal, Madrid 1996

Bookstein FL *Morphometric tools for landmark data Geometry and biology* Cambridge University Press Cambridge 1991

Bookstein FL (1996) Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis *B Math Biol* **58**: 313-365

Bookstein FL (1997) Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape *Med Image Anal* **1**: 225-243

Bookstein FL, Streissguth AP, Sampson PD, Connor PD & Barr HM (2002) Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure *NeuroImage* **15**: 233-251

Bordes F (1953) Essai de classification des industries "Mousteriénnes" *Bull Soc préhist française* **50**: 457-466

Bordes F (1955) Les gisements du Pech de l'Azé (Dordogne). I, Le Mousterien de tradition acheuleene (suite) *L'Anthropologie* **59** : 1-38

Bordes F *A tale of two caves* Harper and Row, New York 1972

Bordes F (1980) Le débitage Levallois et ses variants *Bull Soc préhist française* **77**: 45-49

Bordes F (1981) Ving-cinq ans après: le complexe Moustérien revisité *Bull Soc préhist française* **78**: 77-87

Bordes JG "Lithic taphonomy of the Chatelperronian/Aurignacian interstratifications in Roc de Combe and Le Piage (Lot, France)" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds). *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Lisboa: Instituto Português de Arqueologia, Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 223-244

Bordes JG "News from the west: a reevaluation of the classical Aurignacian sequence of the Périgord" in: Bar-Yosef O & Zilhão J (Eds) *Towards a definition of the Aurignacian* Proceedings of the symposium in Lisbon, Portugal, June 25-30, 2002. Instituto Português De Arqueologia, Artes Graficas, Lisboa 2006 pp. 147-171

Borgognini Tarli SM (1983) A Neandertal lower molar from Fondo Cattie (Maglie, Lecce) *J Hum Evol* **12**: 383-401

Bosinski G "The period 30,000–20,000 BP in the Rhineland" in: Roebroeks W, Mussi M, Svoboda J & Fennema K (Eds) *Hunters of the Golden Age: The Mid Upper Paleolithic of Eurasia 30,000–20,000 BP* University of Leiden, Leiden 2000 pp. 271-280

Bouchneb L & Maureille B (2004) Sillons d'usure interproximaux : reproduction expérimentale, analyse et application des résultats aux observations sur la lignée néandertalienne *Bull et Mém de la Soc d'Anthropol Paris* **16**(1-2): 37-48

Bouchud J (1952) Etude des rongeurs et des oiseaux de Lachaud *Bull Soc préhist française* **49**(5-6): 262-267

Bouchud J (1958) La Faune de la Grotte de Gargas *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* **93**: 383-390

Bouchud J (1975) "Etude de la faune de l'Abri Pataud" in: Excavation of the Abri Pataud (I) *Bulletin of the American School of Prehistoric Research, Peabody Museum* **30**: 69-153

Boule M "L'homme fossile de la Chapelle aux Saints" Annales de Paléontologie, Vertébrés, tome 6. Masson, Paris 1911

Boule M & Anthony R (1911) L'encephale de l'homme fossile de La Chapelle aux Saints *L'Anthropologie* **22**: 129-196

Boule M *Fossil Men* Oliver and Boyd, Edinburg 1923

Boule M & Vallois HV *Fossil men* New York: Dryden Press 1957

Bouvier JM *Les mandibules humaines du magdalénien français* Université de Paris PhD 1971 VII (2 vol)

Bouzouggar A, Barton N, Vanhaeren M, d'Errico F, Collcutt S, Higham T, Hodge E, Parfitt SA, Rhodes E, Schwenninger JL, Stringer C, Turner E, Ward S, Moutmir A & Stambouli A (2007) 82000-year-old shell beads from North Africa and implications for the origins of modern human behavior *PNAS* **104**: 9964-9969

Bowden N, Britain S, Evan GE Hutchinson JW & Whitesides GM (1998) Spontaneous formation of ordered structures in thin films of metals supported on an elastomeric polymer *Nature* **393**: 146-149

Bowden N, Huck WTS, Paul KE & Whitesides GM (1999) The controlled formation of ordered, sinusoidal structures by plasma oxidation of an elastomeric polymer *Applied Physics Letters* **75**(17): 2557-2559

Boyde A "Enamel" in: Berkovitz BKB, Boyde A, Frank RM, Höhling HJ, Moxham BJ, Nalbandian J & Tonge CH (Eds) *Teeth, Handbook of Microscopic Anatomy* Springer Verlag: New York, Berlin and Heidelberg Vol. 5-6 1989 pp. 309-407

Boyde A, Fortelius M (1991) New confocal LM method for studying local relative microrelief with special references to wear studies *Scanning* **13**: 429-430

Boyde A & Jones SJ "Mapping and measuring surfaces using reflection confocal microscopy" in: Pawley JB (Ed) *Handbook of confocal microscopy* Plenum press, New York, 2nd edition 1995 pp. 255-266

Boyle K (2000) Reconstructing Middle Palaeolithic subsistence strategies in the south of France *Int J Osteoarch* **10**: 336-356

Brabant H (1967) Comparison of the characteristics and anomalies of the deciduous and the permanent dentition *J Dent Res* **46**(5S): 897-902

Brace CL "Cultural factors in the evolution of human dentition" in: Montagu A (Ed) *Culture and the Evolution of Man* Oxford University Press, New York 1962 pp. 343-352

Brace CL (1964) The fate of the classic Neanderthals: a consideration of hominid catasthrophism *Curr Anthropol* **5**: 3-43

Brace CL & Molnar S (1967) Experimental studies in human tooth wear *Am J Phys Anthropol* **27**: 213-222

Brace CL (1967) Environment, tooth form, and size in the Pleistocene *J Dent Res* (S)**46**: 809-816

Brace CL (1968) Ridiculed, rejected but still our ancestor *Natural History* **77**: 38-44

Brace CL & Mahler PE (1971) Post-Pleistocene changes in the Human dentition *Am J Phys Anthrop* **34**: 191-203

Brace CL (1972) Sexual dimorphism in human evolution *Yearbook Phys Anthrop* **16**: 31-49

Brace CL (1979) Krapina, "classic" Neanderthals, and the Evolution of European Face *J Hum Evol* **8**: 527-555

Brace CL & Ryan AS (1980) Sexual dimorphism and human tooth size differences *J Hum Evol* **9**: 417-435

Brace CL, Rosenberg K & Hunt KD (1987) Gradual change in human tooth size in Late Pleistocene and post-Pleistocene *Evolution* **41**: 705-720

Brace CL *The stages of Human Evolution* Englewood Cliffs, Prentice hall 1995 (5th ed)

Brace CL "Modern Human Origins. Narrow focus or Broad spectrum?" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 11-27

Braüer A, Allen JRM, Mingram J, Dulski P, Wulf S & Huntley B (2007) Evidence for the last interglacial chronology and environmental change from Southern Europe *PNAS* **104**(2): 450-455

Braüer G "The evolution of modern humans: a comparison of the African and non-African evidence" in: Mellars P & Stringer C (Eds) *The Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans* Princeton University Press. Princeton, NJ 1989 pp. 123-154

Bräuer G & Stringer C "Models, polarization and perspectives on Modern Human Origins" in: Clark GA & Willermet CM (Ed) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 191-201

Bräuer G & Broeg H "On the degree of Neandertal–modern continuity in the earliest Upper Paleolithic crania from the Czech Republic: evidence from non-metrical features" in: Omoto K & Tobias PV (Eds) *Recent advances in human biology. The origins and past of modern humans: towards reconciliation* Vol. 3. Singapore: World Scientific 1998 pp. 106-25

Bräuer G, Broeg H & Stringer C "Earliest Upper Paleolithic crania from Mladeč, Czech Republic, and the question of Neanderthal-modern continuity: metrical evidence from the fronto-facial region", in: Harvati K & Harrison T (Eds) *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives.* Berlin: Springer 2006 pp. 269-280

Bräuer G "The origins of modern humans" in: Henke W & Tattersall I (Eds) *Handbook of Paleoanthropology* Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2007 pp. 1749-1780

Breuil H "L'évolution de la peinture et de la gravure sur les murailles dans les cavernes ornées de l'âge du Renne" in: *Congrès Préhistorique de France 1er session* Schleicher, 1906 pp. 107-111

Breuil H (1932) "Le Clactonien" *Préhistoire* **1**(2): 125-190

Briant RM, Bates MR, Schwenninger JL & Wenban-Smith F (2006) An optically stimulated luminescence dated middle to late Pleistocene fluvial sequence from the western Solent basin, southern England *J Quat Sci* **21**: 507-523

Bricker HM & Mellars P (1987) Datations 14C de l'Abri Pataud (Les Eyzies, Dordogne) par le procédé "accélérateur-spectomètre de masse" *L'Anthropologie* **91**: 227-234

Bridges PS (1995) Skeletal biology and behavior in Ancient Humans *Evol Anthropol* **4**: 112-120

Bridgland DR & Schreve DC **(**2004) Quaternary lithostratigraphy and mammalian biostratigraphy of the Lower Thames terrace system, south-east England *Quaternaire* **15**: 29-40

Brkic H, Milicevic M & Petrovecki M (2006) Age estimation methods using anthropological parameters on human teeth (A0736) *For Sci Int* **162**: 13-16

Broecker WS & Hemming S (2001) Climate swings come into focus *Science* **294**: 2308-2309

Bromage TG & Dean MC (1985) Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids *Nature* **317**: 525-527

Bromage TG (1987) The biological and chronological maturation of early hominids *J Hum Evol* **19**: 257-272

Brose DS & Wolpoff MH (1971) Early Upper Paleolitic man and Late Middle Paleolitic tools *American Anthropologist* **73**: 1156-1194

Brothwell DR *Digging up Bones* London & Oxford: British Museum & Oxford University Press 1963 (also 1981 Ed).

Brothwell DR "The relationship of tooth wear to ageing" in: Işcan MY (Ed) *Age markers in the human skeleton* Springfield, I11: Charles C Thomas 1989 pp. 303-324

Brown CA, Charles PD, Johnsen WA, Chesters S (1993) Fractal Analysis of Topographic Data by the Patchwork Method *Wear* **161**: 61-67

Brown K, Fa D, Finlayson G & Finlayson C "Small game and marine resource exploitation by Neanderthals: the evidence from Gibraltar" in: Bicho N, Haws JA &

Davis LG (Eds) *Trekking the Shore. Changing Coastlines and the Antiguity of coastal settlement* Springer, New York 2011 pp. 247-271

Brown P, Sutikna T, Morwood MJ, Soejono RP, Jatmiko T,Wayhu Saptomo E & Awe Due R (2004) "A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia" *Nature* **431**(7012): 1055-1061

Brown T (1978) Tooth emergence in Australian Aboriginals *Annals of Human Biology* **5**(1): 41-54

Brown T & Molnar S (1990) Interproximal grooving and task activity in Australia *Am J Phys Anthropol* **81**(4): 545-553

Brues A (1959) The Spearman and the Archer: An Essay on Selection in Body Build *American Anthropologist* **61**: 457-469

Bruner E & Manzi G "Saccopastore 1: the earliest Neanderthal? A new look at an old cranium" in: Harvati K & Harrison T (Eds) *Neanderthals Revisted* Springer 2008 pp. 23-36

Brunet M, Fronty P, Sapanet M & Viriot L "Les hypoplasies dentaires chez *Australopithecus barhenghazali*, hominidé pliocène du Tchad" in: Hadjouis D & Mafart B (Dir) *La Paléo-odontologie*. *Analyses et méthodes d'étude* Artcom Editions Col. Paléonanthropologie et Paléopathologie osseuse 2001 pp.110-121

Bullington J (1987) Dental microwear analysis of weaning in three prehistoric human groups *Am J Phys Anthropol* **72**(S): 183

Bullington J (1991) Deciduous dental microwear of prehistoric juveniles from the lower Illinois River Valley *Am J Phys Anthropol* **84**: 59-73

Burch ES & Csonka Y "The Caribou Inuit" in: Lee RB & Daly R (Eds) *Hunters and Gatherers. The Cambridge Encyclopedia* Cambridge University Press 1999 pp. 56-60

Burdukiewicz JM *The Late Pleistocene shouldered point assemblages in western Europe* EJ Brill, Leiden 1986

Burdukiewicz JM (2011) Late Glacial hunter-gatherer reactions to the Younger Dryas cooling event in the southern and eastern Baltic regions of Europe *Quat Int* **242** (2): 302-312

Burjachs F, Rodó X & Comín F "Gallocanta: ejemplo de secuencia palinológica en una laguna efímera" in: Zapata BR (ed) *Estudios Palinológicos* Servicio de publicaciones de la Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares 1996 pp. 25-29

Burke A (2000) Preface: Hunting in the Middle Paleolithic *Int J Osteoarch* **10**: 281-285

Burke A (2004) The ecology of Neanderthals: Preface *Int J Osteoarch* **14**: 155-161

Burroughs WJ *Climate Change in Prehistory. The end of the Reign of Chaos*, Cambridge University Press 2005

Butler PM (1952) The milk molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion *Proc Zool Soc Lond* **121**: 777-817

Buzhilova AP (2005) The Environment and Health Condition of the Upper Palaeolithic Sunghir People of Russia *Journal of Physiological Anthropology and Applied Human Science* **24**: 413-418

C

Cabanes D, Mallol C, Expósito I & Baena J (2010) Phytolith evidence for hearths and beds in the late Mousterian occupations of Esquilleu cave (Cantabria, Spain) *J Arch Sci* **37**: 2947-2957

Cabrera Valdés V & Bernaldo de Quiros F "The origins of the Upper Paleolithic: a Cantabrian Perspective" in: Carbonell E & Vaquero M *The last Neandertals and the first anatomically modern humans. Cultural change and human evolution: the crisis at 40 Ka BP* Fundació Catalana per la Recerca, Universitat Rovira i Virgili 1996 pp. 251-265

Cabrera Valdés V, Hoyos Gómez M & Bernaldo de Quirós F "The transition from the Middle to the Upper Paleolithic in the cave of El Castillo (Cantabria, Spain)" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in modern human origins research* New York: Aldine de Gruyter 1997 pp. 177-188

Cabrera Valdés V, Maíllo Fernández JM, Pike-Tay A, Garralda Benajes MD & Bernaldo de Quirós F (2006) "A Cantabrian Perspective on late Neanderthals" in: Conard NJ (Ed) *When Neanderthals and Moderns Met* Tübingen: Kerns Verlag pp. 441-465

Cachel S (1997) Dietary Shifts and the European Upper Palaeolithic Transition *Curr Anthropol* **38**(4): 579-603

Cahen D & Haesaerts P *Peuples chasseurs de la Belgique préhistorique dans leur cadre naturel* Patrimoine Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles 1984

Calvo Trias M *Útiles líticos prehistóricos: Forma, función y uso* (Ed.) Ariel prehistoria Barcelona 2002

Cameron D, Patnaik R, Sahni A (2004) The phylogenetic significance of the middle pleistocene Narmada cranium from Central India *Int J Osteoarch* **14**: 419-447

Campbell BG "Quantitative taxonomy and human evolution" in: Washburn SL (Ed) *Classification and Human Evolution* Methuen & Co. London 1964 pp. 50-74

Campbell BG *Ecología humana. La posición del hombre en la naturaleza* Salvat Barcelona 1994

Campbell BG *Human Evolution. An introduction to man's adaptations* Library Congress Catalog Number 98-8760, New Jersey 1998 (4th Ed)

Campbell TD (1939) Food, food values, and food habits of the Australian aborigines in relation to their dental conditions *Aust J Dent* **43***:* 1-15, 45-55, 73-87, 141-156, 177-198

Campillo D, Casanovas A, Chimenos E & Nadal J (1999) Materiales Paleolíticos y fragmento cranial humano de Agut-Romaní en la colección Vidal del Museu d'Arqueologia de Barcelona *Complutum* **10**: 25-45

Camps M *The Middle and Upper Palaeolithic Transition in Iberia. Turning data into information* BAR International Series 1517, 2006

Candy I & Schreve DC (2007) Land–sea correlation of Middle Pleistocene temperate sub-stages using high-precision uranium-series dating of tufa deposits from southern England *Quaternary Science Reviews* **26:** 1223-1235

Cann R, Stoneking M & Wilson AC (1987) Mithocondrial DNA and Human Evolution *Nature* **325**: 31-36

Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, Mallegni F, Chiarelli B, Dupanloup I, Bertranpetit J, Barbujani G & Bertorelle G (2003) Evidence for a genetic discontinuity between Neanderthals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans *PNAS* **100**: 6593-6597

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

Carbonell E, García Antón D, Mallol C, Mosquera M, Ollé A, Rodríguez XP, Sahnouni M, Sala R & Vergès JM (1999) The TD-6 level lithic industry from Gran Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain): production and use *J Hum Evol* **37**: 653-693

Carbonell E (Coord), Rodríguez XP, Sala R, Van der Made J, Lorenzo C, Mosquera M, Vaquero M, Rosell J, Vallverdú J, Burjachs F & Hortolà P *Homínidos: las primeras ocupaciones de los continentes* Ariel, Fundación Atapuerca, Barcelona 2006 (también 2007 2ª Ed)

Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Parés JM, Pérez-González A, Cuenca-Bescós G, Olle A, Mosquera M, Huguet R, van der Made J, Rosas A, Sala R, Vallverdú J, García N, Granger DE, Martinón-Torres M, Rodríguez XP, Stock GM, Vergès JM, Allué E, Burjachs F, Cáceres I, Canals A, Benito A, Díez C, Lozano M, Mateos A, Navazo M, Rodríguez J, Rosell J & Arsuaga JL (2008) The first hominin of Europe *Nature* **452**: 465-470

Carlstein T *Time, resources, society and ecology* (Vol.1 Preindustrial Societies) edited by George Allen y Unevi, London 1982

Carmody RN & Wragham RW (2009) The energetic significance of cooking *J Hum Evol* **57**: 379-391

Carnieri E & Mallegni F (2003) A new specimen and dental microwear in *Oreopithecus bambolli Homo* **54**: 29-35

Caron F, d'Errico F, Del Moral P, Santos F, Zilhão J (2011) The Reality of Neandertal Symbolic Behavior at the Grotte du Renne, Arcy-sur-Cure, France *PLoS ONE* **6**(6): e21545

Carretero JM, Arsuaga JL, Martínez I, Quam RM, Lorenzo C, Gracia A & Ortega AI (2004) Los humanos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) y la evolución del cuerpo del género *Homo Zona Arqueológica* **4**(3): 120-135

Carretero JM, Haile-Selassie Y, Rodríguez L & Arsuaga JL (2009). A partial distal humerus from the middle pleistocene deposits at Bodo, middle Awash, Ethiopia *Anthropol Sci* **117**: 19-31

Carrión JS & van Geel B (1999) Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession *Rev Palaeobot Palynol* **106**: 209-236

Carrión JS, Yll E, Walker M, Legaz AJ, Chaín C & López A (2003) Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites *Global ecology and biogeography* **12** (2): 119-129

Carrión JS, Finlayson C, Finlayson G, Fernández S, Allué E, López-Sáez A, López-García P, Fuentes N, Gil G & González-Sampériz P (2008) A coastal reservoir of biodiversity for Upper Pleistocene human populations *Quat Sci Rev* **27**: 2118-2135

Carrion JS, Rose J & Stringer C (2011) Early Human Evolution in the western Paleartic: Ecological scenarios *Quat Sci Rev* **30**(11-12): 1281-1295

Carter JT "The teeth of Rhodesian man" in: Bather FA (Ed) *Rhodesian Man and Associated Remains* British Museum, London 1928 pp. 64-65

Cartmill M & Smith FH *The Human linage* Wiley-Blackwell, New Jersey 2009

Caspari R & Lee SH (2004) Older age becomes common late in human evolution *PNAS* **101**(30): 10895-10900

Catalano SA, Goloboff PA, Giannini NP (2010) Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework *Cladistics* **26**: 1-11

Cate A "Structure of the oral tissues" in: Cate A (Ed) *Oral Histology. Development, Structure and Function (5th ed)* Mosby-Year Book Inc: Missouri1998 pp 1-10

Cavalli-Sforza LL (Ed) **African Pygmies** Academic Press, Orlando 1986

Ceer KM & Kopper JS (1974) Paleomagnetic Dating of Cave Paintings in Tito Bustillo Cave, Asturias, Spain *Science* **186**(4161): 348-350

Cela Conde CJ & Ayala FJ *Senderos de la evolución humana* Ed Alianza ensayo, Madrid 2001 (reimpresión 2003; en inglés 2007)

Chabai VP "The chronological and industrial variability of the Middle to Upper Paleolithic transition in eastern Europe" in: Zilhão J & d'Errico (Eds) F *The Chronology*

of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 71-86

Chagula WK (1960) The age at eruption of third permanent molars in male East Africans *Am J Phys Anthropol* **18**: 77-82

Chaline J & Alcalde G (1983) Los roedores y la prehistoria *Revista de Arqueología* **25**: 6-11

Chappell J *Geology of coral terraces, Huon Peninsula, New Guinea; a study of Quaternary tectonic movements and sea-level changes* Geological Society of America Bulletin 85, 1974 pp 553-570

Chase PG *The Hunters of Combe Grenal: approaches to Middle Paleolithic subsistence in Europe* British Archaeological Reports International Series 286, Oxford 1986

Chase PG (1987) Spécialisation de la chasse et transition vers le Paléolithique supérieur *L'Anthropologie* **91**: 175-188

Chase PG "Scavenging and hunting in the Middle Paleolithic: The evidence from Europe" in: Dibble HL & Montet-White A *Upper Pleistocene prehistory of Western Eurasia* University of Pennsylvania, Philadelphia 1988 pp. 226-232

Chase PG "How different was Middle Palaeolithic subsistence? A zooarchaeological perspective on the Middle to Uper Palaeolithic transtition" in: Mellars P & Stringer C (Eds) *The human revolution:behavioural and biological perspectives on the origins of modern humans* Edinburgh University Press, Edinburgh 1989 pp. 321-337

Chase PG "Bison in the context of complex utilization of faunal resources" in: Brugal JP, David D, Enloe JG & Jaubert J (Eds) Le Bison: gibier et moyen de subsistance des hommes du Paléolithique aux Paléoindiensdes Grandes Plaines Editions APDCA, Antibes 1999 pp. 159-184

Cheddadi R & Rossignol-Strick M (1995) Eastern Mediterranean quaternary paleoclimates from pollen isotope records of marine cores in the Nile cone area *Paleoceanography* **10**: 291-300

Chernysh AP "Paleolithic multilayer Molodova I site" (in Russian) in: Goretsky GI & Ivanova K (Eds) *Molodova I: Unique Mousterian settlement in the middle Dniestr region* Nauka. Moscow 1982 pp. 6-102

Chernysh AP The standard multilayered site Molodova V: archaeology in: Ivanova IK & Tseitlin SM (Eds) *The Multilayered Paleolithic Site Molodova V* Nauka, Moscow 1987 pp. 7-93

Cheynier A (1951) Les industries Proto-Magadaléniennes *Bull Soc préhist française* **48**(3-4): 190-192

Chierici R & Vigi V "Dietary trace elements in early infancy" in: Di Toro (Ed) *Infantile Nutrition: An Update* Karger, Napoles 1991 pp. 66-85

Chollet & Dujardin (Dir) *La grotte du Bois-Ragot à Gouex (Vienne), Magdalénien et Azilien, essais sur les hommes et leur environnement*, Mémoire de la Société préhistorique française 38, 2005

Churchill SE *Human upper body evolution in the Eurasian Later Pleistocene* PhD 1994

Churchill SE (1996) Particulate versus integrated evolution of the upper body in Late Pleistocene humans: a test of two models *Am J Phys Anthropol* **100**: 559-583

Churchill SE & Formicola V (1997) A case of marked bilateral asymmetry in the upper limbs of an Upper Palaeolithic male from Barma Grande (Liguria), Italy *Int J Osteoarchaeol* **7**: 18-38

Churchill SE (1998) Cold adaptation, heterochrony, and Neandertals *Evol Anthropol* **7**: 46-61

Churchill SE & Smith FH (2000) Makers of the Early Aurignacian of Europe *Ybk Phys Anthropol* **43**: 61-115

Churchill SE & Rhodes JA "The Evolution of the Human Capacity for "Killing at a Distance": The Human Fossil Evidence for the Evolution of Projectile Weaponry" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds), *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence,*. Springer Science + Business Media B.V. 2009 pp. 201-210

Clark GA & Lindy JM (1989) Modern Human origins in the levant and western Asia *CurrAnthropol* **32**: 577-587

Clark GA & Willermet CM (Ed) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997

Clark JD, Kenneth P, Oakley LH, Wells JA & McClelland C (1947) New studies on Rhodesian Man *The Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* **77**(1): 7-32

Clark JD (1964) The later Pleistocene cultures of Africa *Science* 150:838

Clark JD, Beyene Y,Wolde Gabriel G, Hart WK, Renne PR, Gilbert H, Defleur A, Suwa G, Katoh S, Ludwig KR, Boisserie JR, Asfaw B & White TD (2003) Stratigraphic, chronological and behavioural contexts of Pleistocene Homo sapiens from Middle Awash, Ethiopia *Nature* **423**: 747-752

Clark PU, Dyke AS, Shakun JD, Carlson AE, Clark J, Wohlfarth B, Mitrovica JX, Hostetler SW & McCabe AM (2009) The last glacial maximum *Science* **325**: 710-714

Coles B (Ed) *The Wetland Revolution in Prehistory* Exeter: The Prehistoric Society 1992

Comborieu Nebout N, Peyron O, Dormoy I, Desprat S, Beaudouin C, Kotthoff U & Marret F (2009) Rapid climatic variability in the west Mediterranean during the last 25000 years from high resolution pollen data *Clim Past* **5**: 503-521

Committee on the Earth system Context for Hominin Evolution; National Research Council *Understanding Climate's influence on Human Evolution* The national Academies, Washington 2010

Conard NJ & Prindiville T (2000) Middle Palaeolithic hunting economies in the Rhineland *Int J Osteoarchaeol* **10**: 286-309

Conard NJ & Bolus M (2003) Radiocarbon dating the appearance of modern humans and timing of cultural innovations in Europe: new results and new challenges *J Hum Evol* **44**: 331-371

Conard NJ, Dippon G & Goldberg P "Chronostratigraphy and Archeological Context of the Aurignacian Deposits at Geißenklösterle" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 165-176

Conard NJ, Grootes PM & Smith FH (2004) Unexpectedly recent dates for human remains from Volgelherd *Nature* **430**: 198-201

Conard NJ "An overview of the patterns of behavioural change in Africa and Eurasia" in: d'Errico F & Blackwell L (Eds) *From Tools to Symbols: from Early Hominids to Modern Humans* Witwatersrand University Press, Johannesburg 2005 pp. 294-332

Conard NJ "Changing views of the relationship between Neanderthals and modern humans" in: Conard NJ (Ed) *When Neanderthals and Modern Humans Met* Kerns Verlag, Tübingen 2006 pp. 5-20

Conard NJ, Bolus M, Goldberg P & Münzel S "The last Neanderthals and first modern humans in the Swabian Jura" in: Conard NJ (Ed) *When Neanderthals and Modern Humans Met*. Kerns Verlag, Tübingen 2006 pp. 305-341

Conard NJ "*Cultural evolution in Africa and Eurasia during the Midlle and Late Pleistocene*" in: Henke W & Tattersall I (Eds) *Handbook of Paleoanthropology* Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2007 pp. 2001-2038

Conard NJ & Bolus M (2008) Radiocarbon dating the late Middle Paleolithic and the Aurignacian of the Swabian Jura *J Hum Evol* **55**(5): 886-897

Condemi S "Décalage dans l'apparition des traits néanderthaliens sur le crâne cérébral chez les fossiles du Riss-Würm" in: Giacobini G (Ed) *Hominidae* Jaca Book, Milano, 1989 pp 357-362

Condemi S *Les Hommes Fossiles de Saccopastore et leurs Relations Phylogénétiques* CNRS Editions, Paris 1992

Condemi S & Koenigswald WV "Der Unterkiefer von Mauer" in: Wagner GA & Beinhauer KW (Eds) *Homo heidelbergensis von Mauer – Das Auftreten des Menschen in Europe* Heidelberg 1997 pp. 200-214

Condemi S (1998) The Neanderthals: a cold adapted European Middle Pleistocene population? *Anthropologie* **36**: 35-42

Condemi S (2006) Continuity and/or discontinuity in the Pleistocene peopling of Europe? *Hum Evol* **21**(3-4): 251-259

Constandse-Westermann TS (1997) Age estimation by dental attrition in an independently controlled early 19th century sample from Zwolle, The Netherlands *Hum Evol* **12**(4): 269-285

Constant DA, Grine FE (2001) A review of taurodontism with new data on indigenous southern African populations *Archives of Oral Biology* **46**: 1021-1029

Cooke HBS "Plio-Pleistocene deposits and the Quaternary boundary in sub-saharan Africa" in: van Couvering JA (Ed) The Pleistocene Boundary and the beginning of the Quaternary Cambridge University Press, World and Regional Geology 9, 2004 pp. 254-263

Coon CS *The Seven Caves* New York: Knopf 1957

Coon CS *The origin of races* New York: Knopf 1962

Coope R (2002) Changes in the thermal climate of northwest Europe during Oxygen Isotope Stage 3 estimated from fossil insect assemblages *Quat Res* **57**: 401-408

Copeland SR, Sponheimer M, de Ruiter DJ, Lee-Thorp JA, Codron D, le Roux PJ, Grimes V & Richards MP (2011) Strontium isotope evidence for landscape use by early hominins *Nature* **474**: 76-78

Corchon S & Mateos Cachorro A "Technologie et stratégies alimentaires des groupes humains du Cantabrique occidental: le Magdalénien supérieur de la grotte de Las Caldas (Priorio, Oviedo, Nord de l'Espagne)" in: Costamagno S & Laroulandie (Eds) *Mode du Vie au Magdalénien : Apports de l'Arqueozoologie* BAR International Series 1144, Oxford 2003 pp. 89-100

Cordain L, Miller JB, Eaton SB, Mann N, Holt SHA & Speth JD (2000a) Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide hunter-gatherer diets *Am J Clin Nutr* **71**: 682-692

Cordain L, Miller JB, Boyd Eaton S & Mann N (2000b) Macronutrient estimations in hunter-gatherer diets *Am J Clin Nutr* **72**(6): 1589-1590

Cortada T "Estudi comparatiu del desgast dentari de la mandíbula de Banyoles des de la perspectiva de l'anàlisi macroscòpica de les abrasions alimentàries" in: Maroto J (Ed) *La mandíbula de Banyoles en el context dels fossils humans del Pleistocè* Centre d'investigacions arqueològiques, Girona 1993 Serie 13 pp. 129-134

Cortés Sánchez, M (2008) *El Pirulejo (Priego de Córdoba): Cazadores recolectores del paleolítico superior en la sierra Subbética* Estudios en homenaje a la profesora Maria Dolores Asqueiro, Antiguitas 20

Cosgrove R & Pike-Tay A (2004) The Middle Palaeolithic and Late Pleistocene Tasmania Hunting Behaviour: a Reconsideration of the Attributes of Modern Human Behaviour *Int J Osteoarch* **14**: 321-332

Costamagno S *Stratégies de chasse et fonction des sites au Magdalénien dans le sud de la France: Hunting Strategies and Magdalenian Site Function in Southern France* PhD 1999

Costamagno S & Laroulandie V *Mode de Vie au Magdalénien: Apports de l'Archéozoologie/Zooarchaeological Insights into Magdalenian Lifeways* British Archaeological Reports BAR International Series 1144. Oxford: Archaeopress 2003

Costamagno S & Laroulandie V "L'exploitation des petits vértebrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique: un inventaire taphonomique et archéozoologique" in: Brugal JP & Desse J (Dir) *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires* XXIVe Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, 2004 pp. 403-416

Costamagno S, Meignen L, Beauval C, Vandermeersch B & Maureille B (2006) Les Pradelles (Marillac-le-Franc, France): A mousterian reindeer hunting camp? *J Anthrop Archaeol* **25**(4): 466-484

Costamagno S "Était-il un bon chasseur?" in : *Neandertal* Éditions Tallandier, Col. La Recherche Paris 2006 pp. 83-92

Courty MA, Lebel S & Rimmer SM (2007) Abstract. Climate fluctuations during OIS 6-7 reflected in the dynamic of pedogenic carbonates at the Bau de l'Aubesier rockshelter, Monieux, Vaucluse (France) *Geophysical Research Abstracts* 9(10880) SRef-ID: 1607-7962/gra/EGU2007-A-10880

Cramon-Taubadel N, Frazier BC & Lahr MM (2007) The problem of assessing landmark error in geometric morphometrics: theory, methods and modifications *Am J Phys Anthropol* **134**: 24-35

Crompton AW & Hiiemae K (1969) Functional occlusion in tribosphenic molars *Nature* **222**: 678-679

Crompton AW "The origin of the tribosphenic molar" in: Kermack DM & Kermack KA (Eds) *Early Mammals* Zoological Journal of the Linnaean Society 1971 London pp. 65-87

Crummett T *The Evolution of Shovel Shaping: Regional and Temporal Variation in Human Incisor Morphology* PhD 1994

Crummett T "The three dimensions of shovel-shaping" in: Moggi-Cecchi J (Ed) *Aspects of Dental Biology: Palaeontology, Anthropology and Evolution* International Institute for the Study of Man, Florence 1995 pp. 305-313

Cuenca-Bescós G & García N (2007) Biostratigraphic sucession of the early and Middle Pleistocene mammal faunas of the Atapuerca cave sites (Burgos, Spain) *Courier Forschunginstitut Senckenberg* **259**: 99-110

Cunha E, Ramírez-Rozzi FR, Bermúdez de Castro JM, Martinón-Torres M, Wasterlain SN & Sarmiento S (2004) Enamel hipoplasias and physiological stress in the Sima de los Huesos Middle Pleistocene homonins *Am J Phys Anthropol* **125**: 220-231

Currat M & Excoffier L (2004) Modern humans did not admix with Neanderthals during their range expansion into Europe *PLoS Biol* **2**: e421

Cuy JL, Mann AB, Livi KJ, Teaford MF & Weihs TP (2002) Nanoindentation mapping of the mechanical properties of human molar tooth enamel *Archs Oral Biol* **47**: 281-291

Czarnetzki A "Morphological evidence of adaptive characters in the genus *Homo"* in: Ullrich H (Ed) *Man and the environment in the Palaeolithic* Etudes et Recherches Archaeologiques de l'Université de Liege No 62, Liege 1995 pp. 97-110

Czarnetzki A, Jakob T & Pusch CM (2003) Palaeopathological and variant conditions of the *Homo heidelbergensis* type specimen (Mauer, Germany) *J Hum Evol* **44** (4): 479-495

D

d'Errico F & Giacobini G (1985) Approche méthodologique de l'analyse de l'outillage osseux: un exemple d'étude *L'Anthropologie* **89**(4): 457-472

d'Errico F, Zilhão J, Julien M, Baffier D & Pelegrin J (1998) Neanderthal acculturation in Western Europe? A critical review of the evidence and its interpretation *Curr Anthropol* **39**(S): 1-44

d'Errico F & Nowell A (2000) A new look at the Berekhat ram figurine: implications for the origins of symbolism *Cambridge Archaeological Journal* **10**: 123-167

d'Errico F (2003) The invisible fromtier. A multiple species model for the origin of behavioral modernity *Evol Anthropol* **12**: 186-202

d'Errico F & Sánchez-Goñi MF (2003) Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of the OIS 3 *Quaternary Science Reviews* **22**: 769-788

d'Errico F, Henshilwood C, Vanhaeren M & van Niekerke K (2005) *Nassarius kraussiamus* shell beds from Blombos Cave: evidence for symbolic behavior in the Middle Stone Age *J Hum Evol* **48**: 3-24

d'Errico F, Sánchez-Goñi M-F & Vanhaeren M "L'impact de la variabilité climatique rapide des OIS 3–2 sur le peuplement de l'Europe" in: Bard E (Ed) *L'Homme face au Climat* Odile Jacob, Paris 2006 pp. 265-282

d'Errico F & Vanhaeren M "Evolution or revolution? New evidence for the origin of symbolic behavior in Africa and Europe" in: Mellars P, Bar-Yosef O, Stringer C & Boyle KV (Eds) *Rethinking the human revolution* McDonald Institute for Archaeological Research Cambridge 2007 pp. 275-286

d'Incau E, Couture C & Maureille B (2012) Human tooth wear in the past and the present: Tribological mechanisms, scoring systems, dental and skeletal compensations *Arch Oral Biol* **57**(3):214-229

Daegling DJ (1993) Functional morphology of the human chin *Evol Anthropol* **1**: 170-177

Daegling DJ (2001) Biomechanical scaling of the hominoid mandibular symphysis *J Morphol* **250**: 12-23

Dahlberg AA (1945) The changing dentition of man *J Am Dent Assoc* **32**: 676-690

Dahlberg AA (1950) The evolutionary significance of the protostylid *Am J Phys Anthropol* **8**: 15-26

Dahlberg AA & Kinzey W (1962) Étude microscopique de l'abrasion et de l'attrition sur la surface des dents *Bull Gr Int Rech Sci Stomatol* **5**: 242-251

Dahlberg AA (1963) Dental evolution and culture *Hum Biol* **35**: 237-249

Dahlberg AA (1965) Geographic distribution and origin of dentitions *Int Dent J* **15**: 348-355

Damblon F (1997) Palaeobotanical study of representative upper palaeolithic sites in the central European plain: a contribution to the SC-004 Project *Préhistoire Européenne* **11**: 245-253

Daniau AL, d'Errico F & Sánchez-Goñi MF (2010) Testing the hypothesis of fire use for ecosystem management by Neanderthal and Upper Palaeolithic modern human populations *PLoS ONE* **5**: e9157

Danielson DR & Reinhard KJ (1998) Human Dental Microwear Caused by Calcium Oxalate Phytoliths in Prehistoric Diet of the Lower Los Pecos Region, Texas *Am J Phys Anthrop* **107**: 297-304

Dansgaard W, White JWC & Johnson SJ (1989) The abrupt termination of the Younger Dryas climate event *Nature* **339**: 532-534

Dansgaard W, Johnsen SJ, Clausen HB, Dahl-Jensen D & Gundestrup NS, Hammer CU, Hvdberg CS, Steffensen JP, Sveinbjornsdottir AE, Jouzel J & Bond G (1993) Evidence for general instability of past climate from a 250 kyr ice-core record *Nature* **264**: 218-220

Darwin *C El origen de las especies* Espasa-Calpe, Madrid 2010 (original 1856)

Darwin C *El origen del hombre* Espasa-Calpe, Madrid 2012 (original 1871)

Davies W (2001) A very model of a modern human industry: new perspectives on the origins and spread of the aurignacian in Europe *Proceedings of the Prehistoric Society* **67**: 195-217

Davies W, Valdes P, Ross C & Van Andel TH "The human presence in Europe during the last glacial period III. Site clusters, regional climates and resource attractions" in: van Andel TH & Davies W (Ed) *Neanderthals and Modern Humans in the European landscape during the last glaciation* McDonald Institute for Archaeological Research, University of Cambridge. Cambridge 2003 pp. 191-220

Davies W & Gollop P "The human presence in Europe during the Last Glacial Period II: Climate tolerance and Climate preferences of Mid and Late Glacial Hominids" in: Van Andel TJ & Davies W (Eds) *Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape during the last Glaciation* McDonald Institute Monographs 2003 pp. 131-146

Davies W "Re-evaluating the Aurignacian as an Expression of Modern Human Mobility and Dispersal" in: Mellars P, Boyle K, Bar-Yosef O, Stringer C (Eds). Rethinking the Human Revolution: New Behavioural and Biological Perspectives on the Origin and Dispersal of Modern Humans. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research. Cambridge 2007 pp. 263-274

Davis MB (2000) Palynology after Y2K-Understanding the Source Area of Pollen in Sediments *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **28**: 1-18

Day M *Guide to Fossil Man* London 4th Ed. 1986

de Bayle des Hermes R "Le Magdalanien du Velay: le gisement du Rond du Barry à Polignac (Haute Loire) " Les Inédits de la Préhistoire auvergnate *Clermont Ferrand, Musée Bargoin* 1983 pp. 143-151

de Bayle des Hermes R (1987) Le Moustérien de la grotte du Round du Bary, Polignac, Haute-Loire *L'Anthropologie* **91**: 321-328

de Bayle des Hermes R & Heim JL (1989) Découverte d'un crane humain dans une sépulture secondaire de Magdalénien I de la grotte de Rond-du-Barry, Polignac, Haute-Loire. *Paléontology Humain C R Acad Sci Paris* **309**: 1349-1352

de Beaulieu JL Andrieu-Ponel V, Cheddadi R, Guiter F, Ravazzi C, Reille M & Rossi S (2006) Apport des longues sequences lacustres à la connaissance des variations des climates et des paysages pleístocènes *C R Palévol* **5**: 65-72

de Beaune SA "Nonflint tools of the Early Upper Paleolithic" in: Knecht H, Pike-Tay A & White R (Eds) *Before Lascaux: the complex record of the Early Upper Paleolithic* Boca Raton: CRC Press 1993 pp. 163-191

de Beaune SA (2003) Du grain à moudre sur les Néandertaliens *La Recherche* **360**: 56-59

de Beaune SA (2004) The invention of technology: Prehistory and cognition *Curr Anthropol* **45**(2): 139-162

de Lumley H, Camara A, Geleijnse V, Krezpkowska J, Park YC & Svoboda J (1979) Les industries litiques de l'Homme de Tautavel *Les Dossiers de l'Arquéologie* **36**: 60-79

de Lumley H & de Lumley MA (1979) L'homme de tautavel *Dossiers de l'archéologie* **36**: 54-59

de Lumley H, Fournier A, Park YC, Yokohama Y & Demouy A (1984) Stratigraphie du remplissage Pleistocene moyen de la Caune de l'Arago a Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983 L'*Anthropologie* **88**(1): 5-18

de Lumley H, Kahlke HD, Moigne AM & Moulle PE (1988) Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes *L'Anthropologie* **92**(2): 465-496

de Lumley H, Barsky D & Cauche D (2009) The first stages of the colonisation of Europe and the coming of Men on Mediterranean shores *Anthropologie* **113**(1): 1-46

de Lumley H *La gran aventura de los primeros hombres europeos. La odisea de la especie humana tras abandonar África* Tusquets Col. Metatemas 110, 2010 (original 2007)

de Lumley MA & de Lumley H (1971) Découverte de restes humains anténéandertaliens datés du début du Riss de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales) *C R Acad Sci* **272**: 1739-1742

de Lumley MA *Néanderthaliens et Antenéanderthaliens du bassin méditerranéen occidental européen* Études Quaternaires, Universite de Provence, 1973

de Lumley MA (1987) Les restes humaines Néanderthaliens de la bréche de Genay Côte d'Or, France *L'Anthropologie* **91**: 119-162

de Saint-Périer & de Saint-Périer *La Grotte d'Isturitz, III: les Solutreéns, les Aurignaciens et les Moustériens* Masson Paris 1952

de Salvia A, Calceta C, Orrico M & De Leo D (2004) Third mandibular molar radiological development as an indicator of chronological age in a European population *Forensic Science Internacional* **146**(1): 9-12

de Torres T, Ortiz JE, Grün R, Eggins S, Valladas H, Mercier N, Tisnérat-Laborde N, Juliá R, Soler V, Martínez E, Sánchez-Moral S, Cañaveras JC, Lario J, Badal E, Lalueza-Fox C, Rosas A, Santamaría D, de la Rasilla M & Fortea J (2010) Dating of the hominid (Homo neanderthalensis) remains accumulation from El Sidrón Cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of Upper Pleistocene sites *Archaeometry* **52**(4): 680-705

Dean D, Hublin JJ, Holloway RL & Ziegler R (1998) On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany *J Hum Evol* **34**: 485-508

Dean MC & Wood BA (1981) Developing pongid dentition and its use for ageing individual crania in comparative cross-sectional growth studies *Folia primatol* **36**: 111-127

Dean MC, Stringer CB & Bromage TG (1986) Age at death of the Neanderthal child from Devil's Tower, Gibraltar and the implications for studies of general growth and development in Neandertals *Am J Phys Anthropol* **70**(3): 301-309

Dean MC, Leakey MG, Reid D, Schrenk F, Schwartz GT, Stringer C & Walker A (2001) Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins *Nature* **414**: 628-631

Debénath A (1975) Découverte de nouveaux restes antéwürmiens en Charente *C R Acad Sci* **281**: 1087-1088

Debénath A & Dibble HL *Handbook of Paleolithic Typology* V*ol 1: Lower and Middle Paleolithic of Europe* Cypher Philadelphia 1994

Deffarge R, Laurent P & Sonneville-Bordes D (1975) Art mobilier du Magdalénien Supérieur de l'Abri Morin à Pessac-sur-Dordogne (Gironde) *Gallia Préhistoire* **18**: 1-64

Delagnes A & Rendu W (2011) Shifts in neandertal movility and subsistence strategies in western France *J Arch Sci* **38**(8): 1771-1783

Delisle R *"*Un ancêtre à géométrie variable*"* in: VVAA *Neandertal* Éditions Tallandier Col La Recherche Paris 2006 pp. 19-28

Delpech F *Les faunes du Paléolithique supérieur dans le sd-ouest de la France* PhD, 1976

Delpech F *"*L'environnement animal des européens au Paléolithique supérieur" in: Desbrosse R & Thévenin A (Eds) *Préhistoire de l'Europe. Des origines à l'Age du Bronze* Actes des 125e Congrès Nationaux des Sociétés Historiques et Scientifiques, 125 Lille 2000. Editions du CTHS Paris 2003 pp. 271-289

Delson E, Tattersall I, Van Couvering JA & Brooks AS (Eds) *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory* Garland Publishing, Inc., New York & London (2nd ed) 2000

Delson E & Harvati K (2006) Return of the last Neanderthal *Nature* **443**: 762-763

Demes B (1987) Another look at an old face: biomechanics of the neandertal facial skeleton reconsidered *J Hum Evol* **16**: 297-303

Demirjian A, Goldstein H & Tanner JM (1973) A new system of dental age assessment *Hum Biol* **45**: 221-227

Demirjian A & Levesque GY (1980) Sexual differences in dental development and prediction of emergence *J Dental Research* **59**: 1110-1122

Dennell RW (1983) A new chronology for the Mousrerian *Nature* **385**: 767-768

Dennell RW & Roebroeks W (1996) The earliest colonization of Europe: The short chronology revisited *Antiquity* **70**: 535-542

Dennell RW, Martinon-Torres M & Bermúdez de Castro JM (2010) Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe *Quat Sci Rev* **30**(11-12): 1511-1524

Dennis J, Ungar PS, Teaford MF & Glander KE (2004) Dental Topography and Molar Wear in *Alouatta palliate* From Costa Rica *Am J Phys Anthrop* **125**: 152-161

Depaepe P *La France du Paléolithique* La Découverte Paris 2009

Desnoyers J (1829) Observations sur un ensemble de dépôts marins plus récents que les terrains tertiaires du Bassin de la Seine et constituant une formation géologique distincte: précédées d'un aperçu de la nonsimultanéité des bassins tertiaires *Annales Scientifiques Naturelles* **16**: 171-214, 402-419

Despriée J, Gageonnet R, Voinchet P, Bahain JJ, Falguères C, Varache F, Courcimault G & Dolo JM (2006) Une occupation humaine au Pléistocène inférieur sur la bordure nord du Massif Central *C R Palévol* **5**: 821-828

Deter CA (2009) Gradients of Occlusal wear in Hunter-gatherers and agriculturalists *Am J Phys Anthropol* **138**: 247-254

Devin ML (update to 2012) http://www.pygmies.org/

DeVito C & Saunders SR (1990).Adiscriminant function analysis of deciduous teeth to determine sex *Journal of Forensic Sciences* **35**: 845-58

Dibble HL (1984) Interpreting typological variation of middle Paleolithic scrapers: Function, style or sequence of reduction *Journal of Field Archaeology* **11**: 431-436

Dibble HL (1987) The interpretation of Middle Paleolithic scrapers morphology *American Antiguity* **52**: 109-117

Dibble HL "The interpretation of Middle Paleolithic scraper reduction patterns" in: Binford LR & Rigaud JP (Eds*) L'Homme de Néandertal: La technique* Etudes et Recherches archéologiques de l'Université de Liège 31, v. 4 Liège 1988 pp. 49-58

Dibble HL & Mellars P (Eds) *The middle Paleolithic: Adaptation, Behaviour and Variability* University of Pennsylvania 1992

Dibble HL & Rolland N "On assemblage variability in the Middle Paleolithic of western Europe: history, perspectives and a new synthesis" in: Dibble HL & Mellars P (Eds) *The middle Paleolithic: Adaptation, Behaviour and Variability* University of Pennsylvania 1992 pp. 1-28

Díez C *Zooarqueología de Atapuerca (Burgos) e implicaciones paleoeconómicas del estudio tafonómico de yacimientos del Pleistoceno Medio* 1992 PhD

Djindjian F "The mid Upper Paleolithic (30,000–20,000 BP) in France" in: Roebroeks W, Mussi M, Svoboda J & Fennema K (Eds) *Hunters of the Golden Age: The Mid Upper Paleolithic of Eurasia 30,000–20,000 BP* University of Leiden, Leiden, The Netherlands 2000 pp. 313-324

Djindjian F, Kozlówski J & Bazile F "Europe during the early Upper Paleolithic (40.000-30.000 BP): a synthesis" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 29-47

Dobson SD & Trinkaus E (2002) Cross-sectional geometry and morphology of the mandibular symphysis in Middle and Late Pleistocene Homo *J Hum Evol* **43**: 67-87

Dodo Y, Kondo O, Muhesen S & Akazawa T "Anatomy of the Neandertal infant skeleton from Dederiyeh cave, Syria" in: Akazawa T, Aoki K & Bar-Yosef O *Neandertals and Modern Humans in Western Asia* Kluwer Academic publishers, New York 2002 pp. 323-339

Dodo Y, Kondo O & Nara T "The skull of the Neanderthal child of burial No.1." in: Akazawa T & Muhesen S (Eds) *Neanderthal Burials. Excavations of the Dederiyeh Cave, Afrin, Syria* Roma, L'erma di Bretschneider 2003 pp. 93-137

Dolukhanov PM (1982) Upper Pleistocene and Holocene cultures of the Russian Plain and Caucasus: Ecology, economy, and settlement pattern *Advances in World Archaeology* **1**: 323-358

Dolukhanov PM, Sokoloff D & Shukurov A (2001) Radiocarbon chronology of Upper Palaeolithic sites in eastern Europe at improved resolution *J Arch Sci* **28**: 699-712

Dolukhanov PM, Shukurov AM, Tarasov PE & Zaitseva GI (2002) Colonization of northern Eurasia by Modern Humans: radiocarbon chronology and environment *J Arch Sci* **29**(6): 593-606

Dominguez-Rodrigo M, Serrallonga J, Juan-Tresserras J, Alcala L & Luque L (2001) Woodworking activities by early humans: a plant residue analysis on Acheulian stone tools from Peninj (Tanzania) *J Hum Evol* **40**: 289-299

Donner JJ (1975) "Pollen composition of the Abri Pataud sediments. The last glacial compared with the postglacial pollen stratigraphy of the Beune valley" in: Mouvius HL (Ed) Excavation of the abri Pataud les Eyzes (Dordogne) *American School of Prehistoric Research, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University* **30**: 160-173

Dounias E (2001) The Management of Wild Yam Tubers by the Baka Pygmies in Southern Cameroon *African Study Monographs* **26**(S): 135-56

Dormoy I, Peyron O, Combourieu Nebout N, Goring S, Kotthoff U, Magny M & Pross J (2009) Terrestrial climate variability and seasonality changes in the Mediterranean region between 15000 and 4000 years BP deduced from marine pollen records *Clim Past* **5**: 615-632

Drozdová E (2002) A rediscovered fragment of a human mandible from Predmostí u Prerova (Czech Repuclic): Predmostí 21 *Bull Mém Soc Anthropol Paris* **14**: 149-165

Drucker DG & Bocherens H (2004) Carbon and nitrogen stable isotopes as tracers of change in diet breadth during Middle and Upper Paleolithic in Europe *Int J Osteoarchaeol* **14**: 162-77

Drucker DG & Gambier DH (2005) Determination of the dieatary habits of a Magdalenian woman from Saint-Germain-la-Rivière in southwestern France using stable isotopes *J Hum Evol* **49**: 19-35

Dryden IL & Mardia KV *Statistical shape analisys* Jonh Wiley & Sons 1998

Duarte C, Mauricio J, Pettitt PB, Souto P, Trinkaus E, van der Plicht H & Zilhão J (1999) The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia *PNAS* **96**: 7604-7609

Duckworth RM (Ed) *The Teeth and Their Environment* Monogr Oral Sci. Basel, Karger, 2006 vol 19

Dujardin V (2003) Sondages à La Quina aval (Gardes-le-Pontaroux, Charente) *Antiguités Nationales* **33**: 21-26

Dunbar RIM "Determinants of group size in primates: a general model" in: Runciman G, Maynard Smith J & Dunbar RIM (Eds) *Evolution of culture and language in primates and humans* British Academy Press, London 1996, pp. 33-57

Dunbar RIM "The social brain and the cultural explosion of the human revolution" in: Mellars P, Boyle K, Bar-Yosef O & Stringer C (Eds) *Rethinking the human revolution* McDonald Institute monographs, Cambridge 2007 pp. 91-98

Duport L (1969) Note sur la découverte de deux crânes humains magdalaniens dans la Grotte de Montgaudier. Comunne de Montbron (Charente) *Bull et Mém de la Soc Arch et Hist de la Charente* **1**: 139-147

Duport L (1974) Découverte d'une portion de mandibule de néanderthalien dans le gisement de Montgaudier *Bull Mém Soc Arch Hist Charente* pp. 33-36

Duport L & Vandermeersch B (1976) La mandibule moustérienne de Montgaudier (Montbron, Charente) *C R Acad Sci* **283**: 1161-1164

Dusseldorp GL *A view to a kill: Investigating middle Paleolithic subsistence using an Optimal Foraging pewrspective* Sidestone Press, Leiden 2009

Dusseldorp GL (2011) Studying prehistoric hunting proficiency: Applying Optimal Foraging Theory to the Middle Palaeolithic and Middle Stone Age *Quat Int* **252**: 3-15

E

Eaton SB & Konner M (1985) Paleolithic nutrition. A consideration of its nature and current implications *New England Journal of Medicine* **213**: 283-289

Eaton SB, Shostak M & Konner M *The Paleolithic Prescription: A program of diet and exercise and a design for living* 79 New York: Harper and Row 1988

Eaton SB, Eaton SB III & Konner M (1997) Paleolithic nutrition revisited: a twelve-year retrospective on its nature and implications *Eur J Clin Nutr* **51**: 207-216

Eckhardt RB & Piermarini AL (1988) Interproximal grooving of teeth: additional evidence and interpretation *Curr Anthropol* **29**: 668-670

Edwards G (2010) Suid Bone Marrow Yields and Their Applications to Resource Choice and the Archaeological Record *The UC Davis Undergraduate Research Journal* 13 http://undergraduateresearch.ucdavis.edu/explorations/2010/edwards.html

Edwards LR, Chen JH, Ku TL & Wasserburg GJ (1987) Precise timing of the last interglacial period from mass espectometric determination of thorium-230 in corals *Science* **236**: 1547-1553

Egoecheaga JE, Pérez-Pérez A, Rodríguez L, Galbany J, Martínez L & Telles M (2004) New evidence and interpretation of subvertical grooves in eandertal teeth from Cueva de Sidrón (Spain) and Figueira Brava (Portugal) *Anthropologie* **42** : 49-52

Eisenmann D "Enamel Structure" in: Cate A (Ed) *Oral Histology. Development, Structure and Function* Mosby-Year Book Inc: Missouri 1998 (5th ed) pp. 218-235

El Mansouri M, El Fouikar A & Saint-Martin B (1996) Correlation Between 14C Ages and Aspartic Acid Racemization at the Upper Palaeolithic Site of the Abri Pataud (Dordogne, France) *J Arch Sci* **23**: 803-809

El-Zaatari S *Ecogeographic Variation in Neandertal Dietary Habits: Evidence from Microwear Texture Analysis* PhD 2007

El-Zaatari S (2008) Occlusal molar microwear and the diets of the Ipiutak and Tigara populations (Point Hope) with comparison to the Aleut and Arikara *J Archaeol Sci* **35**: 2517-2522

El-Zaatari S & Hublin JJ (2009) Abstract Occlusal microwear texture analysis of Middle and Upper Paleolithic juveniles *Am J Phys Anthropol* S**48**: 123

El-Zaatari S, Grine FE, Ungar PS & Hublin JJ (2011) Ecogeographic variation in Neandertal dietary habits: Evidence from occlusal molar microwear texture analysis *J Hum Evol* **61**(4): 411-424

Emiliani C (1955) Pleistocene temperatures *Journal of Geology* 63

Endicott P, Ho SYW & Stringer C (2010) Using genetic evidence to evaluate four paleoanthropological hypotheses for the timing of Neanderthal and modern human origins *J Hum Evol* **59**: 87-95

Enghoff LB (1991) Mesolithic eel-fishing at Bjørnsholm, Denmark, spiced with exotic species *Journal of Danish Archaeology* **10**: 105-118

Enloe JG *Subsistence organization in the Upper Paleolithic: carcass refitting and food sharing at Pincevent* PhD 1991

Enloe JG "Subsistence organization in the Early Upper Palaeolithic: Reindeer hunters of the Abrí du Flageolet, couche V" in: Knecht K, Pike-Tay A & White R (Eds) *Before Lascaux. The complex record of the Early Upper Paleolithic* CRC Press 1993 pp. 101-115

Enloe JG "Readaptation: Changes in Magdalenian subsistence and social organization" in: Peterkin GL & Price HA (Eds) *Regional approaches to adaptation in Late Pleistocene Western Europe* BAR International Series 896, 2000 pp. 116-120

Enloe JG "Investigating human adaptations in the early Upper Paleolithic" in: Hayes MA & Thacker P (Eds) *Questioning the Answers: Re-solving Fundamental Problems of the Early Upper Paleolithic*, BAR International Series 1005, 2001 pp. 21-26

Enloe JG (2003) Food Sharing Past and Present: Archaeological Evidence for Economic and Social Interaction *Before Farming: the archaeology and anthropology of hunter-gatherers* **1**(1):1-23

Enloe JG (Abstract) "Neandertal to Neandertal evolution: subsistence change from Mousterian to Chatelperrnian" in: *Variability in human hunting behavior during Oxygen Isotope Stages (OIS) 4/3 : implications for understanding modern human origins* 11th International Conference of ICAZ (International Council for Archaeozoology), Paris 23-28 August 2010

Ennouchi E (1962a) Un crâne d'Homme ancien au Jebel Irhoud (Maroc) Note *CRAS* **254**: 4330-4332

Ennouchi E (1962b) Un néandertalien: l'Homme du Jebel Irhoud (Maroc) *L'Anthropologie* **66**(3-4): 281-299

Ennouchi E (1963) Les Néanderthaliens du Jebel Irhoud (Maroc) Note *CRAS* **256**: 2459-2460

Ennouchi E "Un gisement de Néandertaliens nord-africains" Actes du 88 e Congrés national des sociétés savantes, Clermont-Ferrand 1963 (published 1965) pp. 49-62

Ennouchi E (1969a) Découverte d'un Pithécanthropien au Marroc Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences Série D **269**: 763-765

Ennouchi E (1969b) Présence d'un enfant néanderthalien au Jebel Irhoud (Maroc) *Annales de paléontologie (Vertébrés)* **55**(2): 251-265

Erlandson JM (2001) The archaeology of aquatic adaptations: paradigms for a new millennium *J Arch Res* **9**: 287-350

Eshed V, Gopher A & Hershkovitz I (2006) Tooth Wear and Dental Pathology at the Advent of Agriculture: New Evidence from the Levant *Am J Phys Anthropol* **130**: 145-159

Estalrrich A, Rosas A, García-Vargas S, García-Tabernero A, Santamaría D & de la Rasilla M (2011) Brief Communication: Subvertical Grooves on Interproximal Wear Facets From the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal Dental Sample *Am J Phys Anthropol* **144**(1): 154-161

Estebaranz F, Martínez LM, Hiraldo O, Espurz V, Bonnin A, Farrés M & Pérez-Pérez A (2004) Tooth crown size and dentine exposure in Australopithecus and early Homo: testing hypothesis of dietary related selective pressures *Anthropologie* **42**(1): 59-63

Estebaranz F, Galbany J, Martínez LM, Pinilla B & Pérez-Pérez A (2006) Nota metodológica: Alteración del patrón de microestriación dentaria por el efecto wrinkle *Revista Española de Antropología Física* **26**: 107-113

Estebaranz F, Galbany J, Martínez LM & Pérez-Pérez A "3-D interferometric microscopy applied to the study of buccal enamel microwear" in: Bailey S & Hublin JJ (Eds) Dental perspectives on Human evolution New York, Springer 2007 pp. 391-403

Estebaranz F, Martínez LM, Galbany J, Turbón D & Pérez-Pérez A (2009) Testing hypotheses of dietary reconstruction from buccal dental microwear in *Australopithecus afarensis J Hum Evol* **57**: 739-750

Estebaranz E *Modelos de evolución morfológica de la dentición, fluctuaciones climáticas, patrones alimentarios y ecología de los Hominini PlioPleistocénicos de África del Este Australopithecus anamensis y Australopithecus afarensis* PhD, 2011

Eswaran V (2002) A Diffusion wave out of Africa. The mechanism of the Modern Human Revolution? *Curr Anthropol* **43**(5): 749-774

Etler D (2010) International Symposium on Paleoanthropology in Commemoration of the 20th Anniversary of the Discovery of the Skulls of Yunxian Man http://sinanthropus.blogspot.com/2010/06/international-symposium-on.html.

F

Fabre V, Condemi S & Degioanni A (2009) Genetic evidence of geographical groups among Neanderthals *PLoSONE* **4**:e5151

Fabri PF (2006) Mandible and taxonomy of the earliest european *Homo Hum Evol* **21**(3-4):289-300

Falguères C, Yokohama Y, Shen G, Bischoff JL, TehLung K & De Lumley H (2004) New U-series dates at the Caune de l'Arago, France (Nouvelle datation par série d'Uramium de la Caune de l'Arago, France) *J Arch Sci* **31** (7) : 941-952

Farizy C & David F "Chasse et alimentation carnee au paleolithique moyen, l'apport des gisements de plein air" in : Patou M & Freeman LG (Cord) *La Subsistance. L'Homme de Néandertal Actes du Colloque International de Liège 4-7 décembre 1986* Etudes et Recherches Archéologiques de L'Université de Liège n. 33; 1989 pp. 59-62

Farizy C "The transition frpom Middle to Upper Paleolithic at Arcy-sur-Cure (Yonne, France): Technological, Economic and Social Aspects" in: Mellars P (Ed) *The emergence of modern humans: am archaeological perspective* Edinburgh University press, Edinburgh 1990 pp. 303-326

Farrand WR (1975) Sediment Análisis of a Prehistoric Rockshelter: The Abri Pataud *Quat Res* **5**: 1-26

Farrand WR "Rockshelter and cave sediments" in: Stein JK & Farrand WR (Eds). *Archaeological sediments in context* University of Maine, Orono 1982 pp. 21-39

Féblot-Augustins J (1993) Mobility strategies in the klate Middle Palaeolithic of central Europe and western Europe: elements of stability and variability *J Anthrop Arch* **12**: 211-265

Fedele FG, Giaccio B, Isaia R & Orsi G (2002) Ecosystem impact of the Campanian Ignimbrite eruption in Late Pleistocene Europe *Quat Res* **57**: 420-424

Fedele FG, Giaccio B, Isaia R & Orsi G "The Campanian Ignimbrite eruption, Heinrich Event 4, and the Paleolithic change in Europe: a high-resolution investigation" in: Robock A & Oppenheimer C (Eds) *Volcanism and the Earth's Atmosphere* Geophysical Mon, vol. 139 American Geophysical Union, Washington 2003 pp. 301-325

Fedele FG, Giaccio B, Isaia R, Orsi G, Carroll M, Scaillet B "The Campanian Ignimbrite factor: towards a reappraisal of the Middle to Upper Palaeolithic 'transition'" in: Grattan J & Torrence R (Eds) *Living Under the Shadow: the Cultural Impacts of Volcanic Eruptions* OneWorld Archaeology, vol. 53. Left Coast Press 2007 pp. 19-41

Fedele FG, Giaccio B & Hajdas I (2008) Timescales and cultural process at 40,000 BP in the light of the Campanian Ignimbrite eruption, Western Eurasia *J Hum Evol* **55**: 834-857

Fellag H (1998) Apport de l'analyse pollinique à la connaissance du paléoenvironnement du Paléolithique Supérieur de l'Abri Pataud (Dordogne, France) *Bull Soc préhist française* **95**(2): 171-182

Fennell KJ & Trinkaus E (1997) Bilateral Femoral and Tibial Periostitis in the La Ferrassie 1 Neanderthal *J Arch Sci* **24**: 985-995

Ferembach D (1957) Les restes humains de l'abri Lachaud *Bull Soc préhist française* **8**(1-2): 61-80

Ferentinos G, Gkioni M, Geraga M & Papatheodorou (in press) Early seafaring activity in the southern Ionian Islands, Mediterranean Sea *J Archaeological Science*

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

Ferreira Bicho N (1994) The end of the Paleolithic and Mesolithic in Portugal *Curr Anthropol* **35**(5): 664-674

Ferring R, Oms O, Agustí J, Berna F, Nioradze N, Shelia T, Tappen M, Vekua A, Zhvania D & Lordkipanidze D (2011) Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85-1.78 ma *PNAS* **108**(26): 10432-10436

Field J, Petraglia M & Mirazon Lahr M (2007) The Southern Dispersal Hypothesis and the South Asian Archaeological Record: Examination of Dispersal Routes through GIS Analysis *Journal of Anthropological Archaeology* **26**: 88-108

Fine D & Craig GT (1981) Buccal surface wear of human premolar and molar teeth: a potential indicator of dietary and social differentiation *J Hum Evol* **10**: 335-344

Finlayson C, Fa DA & Finlayson G (2000) Biogeography of human colonizations and extinctions in the Plleistocene *Memoirs Gibcemed* **1**: 1-69

Finlayson C, Barton R & Stringer C "The Gibraltar Neanderthals and their extinction" in: Zilhão J, Aubry T & Carvalho A (Eds) *Les Premiers Hommes Modernes de la Péninsule Ibérique* Instituto Português de Arqueologia, Trabalhos de Arqueologia 17, Lisboa 2001 pp. 117-122

Finlayson C "The role of climate in the spatio-temporal pattern of human colonization and extinction in the Pleistocene with specific reference to the Mediterranean Region" in: Ruiz Zapata MB, Dorado Valiño M, Valdeolmillos Rodríguez A, Gil García M, Bardají Azcárate T, de Bustamante Guitiérrez I & Martínez Mendizábal I (Eds) *Quaternary Climatic Changes and Environmental Crises in the Mediterranean Region* Alcalá de Henares, Universidad de Alcalá-MCYTINQUA (Commission on Human Evolution and Palaeoecology) 2003 pp. 57-65

Finlayson C "Neanderthals and Modern Humans" *An Ecological and Evolutionary Perspective* Cambridge University Press Cambridge 2004

Finlayson C, Giles Pacheco F, Rodríguez-Vidal J, Fa DA, Gutiérrez JM, Santiago A, Finlayson G, Allué E, Baena J, Cáceres I, Carrión JS, Fernández Jalvo Y, Gleed Owen CP, Jiménez Espejo F, López P, López Sáez JA, Riquelme JA, Sánchez Marco A, Giles Guzmán F, Brown K, Fuentes N, Valarino C, Villalpando A, Stringer CB, Martínez Ruíz F & Sakamoto T (2006) Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe *Nature* **443**: 850-853

Finlayson C & Carrión JS (2007) Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations *Trends in Ecology and Evolution* **22**(4): 213-222

Finlayson C (2008) On the importance of coastal areas in the survival of Neanderthal populations during the Late Pleistocene *Quat Sci Rev* **27**: 2246-2252

Finlayson C *The Humans who went extinct. Why Neanderthals died out and we survived* Oxford University Press, New York 2009

Finlayson C, Carrión J, Brown K, Finlayson G, Sánchez-Marco A, Fa D, Rodríguez-Vidal J, Fernández S, Fierro E, Bernal-Gómez M & Giles-Pacheco F (2011) The Homo hábitat niche: using the avian fossil recors to depict ecological characteristics of Palaeolithic Eurasian hominins *Quat Sci Rev* **30**(11-12):1525-1532

Fiore I, Gala M & Tagliacozzo A (2004) Ecology and Subsistence Strategies in the Eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic *Int J Osteaoarchaeol* **14**: 273-286

Fiorenza L, Benazzi S, Tausch J, Kullmer O, Bromage TG & Schrenk F (2011a) Molar macrowear reveals Neanderthal eco-geographic dietary variation *PLoS ONE* **6**(3): e14769

Fiorenza L, Benazzi S, Viola B, Kullmer O & Schrenk F (2011b) Relationship Between Cusp Size and Occlusal Wear Pattern in Neanderthal and *Homo sapiens* First Maxillary Molars *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* **294**(3): 453-461

Fitzgerald CM & Hillson S "Alternative methods of assessing tooth size in Late Pleistocene and Early Holocene hominids" in: Irish JD & Nelson GC (Eds) *Technique and application in Dental Anthropology* Cambridge studies in Biological and Evolutionary Anthropology 53 Cambridge University Press Cambridge 2008 pp. 364-388

Fizet M, Mariotti A, Bocherens H, Lange-Badre B, Vandermeersch B, Borel JP & Bellon G (1995) Effect of diet, physiology and climate on carbon and nitrogen stable isotopes of collagen in a late Pleistocene anthropic paleoecosystem (France, Charentes, Marillac) *J Arch Sci* **22**: 67-79

Fleagle J *Primate adaptation and evolution* Academic Press London, 1999

Fogarty ME & Smith FH (1987) Late Pleistocene Climatic Reconstruction in North Africa and the Emergence of Modern Europeans *Hum Evol* **2**(4): 311-319

Fogel M, Tuross N & Owsley D (1989) Nitrogen isotope tracers of human lactation in modern and archaeological populations *Carneige Institute of Washington Yearbook* **88**: 111-117

Foley RA "Evolutionary ecology of fossil hominids" in: Smith EA & Winterhalder B (Eds) *Evolutionary Ecology and Human Behaviour* Aldine de Gruyter, New York 1992 pp. 131-164

Foley RA (1994) Speciation, extinction and climatic change in hominid evolution *J Hum Evol* **26**: 275-289

Foley RA & Lee PC "Finite social space and the evolution of human social behavior" in: Steele J & Shennan S (Eds) *The Archaeology of Human Ancestry* Routledge, London 1996 pp. 47-66

Foley RA & Lahr MM (1997) Mode 3 technologies and the evolution of modern humans *Cambridge Archaeology J* **7**: 3-36

Foley RA "The evolutionary consequences of increased carnivory in hominids" in: Stanford CB & Bunn HT (Eds) *Meat-eating and human evolution* Oxford University Press. Oxford 2001 pp. 305-331

Follieri M, Giardini M, Magri D & Sadori L (1998) Palynostratigraphy of the last glacial period in the volcanic region of Central Italy *Quaternary International* **48**: 3-20

Formicola V (1988) Interproximal grooving of teeth: Additional evidence and interpretation *Curr Anthropol* **29**: 663-671

Formicola V "The Upper Paleolithic burials of Barma Grande, Grimaldi, Italy" *Hominidae Proc. 2nd Int. Congress Hum Paleont* 1989 pp. 483-486

Formicola V (1991) Interproximal grooving: different appearances, different etiologies *Am J Phys Anthropol* **86**: 85-87

Formicola V & Giannecchini M (1999) Evolutionary trends of stature in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe *J Hum Evol* **36**: 319-333

Formicola V, Pettitt PB & del Lucchese A (2004) A direct AMS Radiocarbon Date on the Barma Grande 6 Upper Paleolithic Skeleton *Curr Anthropol* **45**: 114-118

Formicola V & Holt BM (2007) Resource availability and stature decrease in Upper Palaeolithic Europe *J Anthrop Sci* **85**: 147-155

Forsström L (1989) The Fennoscandian ice sheet in the last half a million years *Nordia* **23**: 91-103.

Forsström L (2001) Duration of interglacials: a controversial question *Quat Sci Rev* **20**: 1577-1586

Fraipont C *Les hommes fossiles d'Engis* Arch Inst Paléont Humaine 16, Masson, Paris 1936

Franciscus RG & Trinkaus E (1988) Nasal morphology and the emergence of *Homo erectus Am J Phys Anthropol* **75**: 517-527

Franciscus RG & Trinkaus E (1995) Determinants of retromolar space presence in Pleistocene Homo mandibles *J Hum Evol* **28**(6): 577-595

Franciscus RG (2003) Internal nasal floor configuration in Homo with special reference to the evolution of Neandertal facial form *J Hum Evol* **44**: 701-729

Frayer DW (1977) Metric Dental Change in the European Upper Paleolithic and Mesolithic *Am J Phys Anthropol* **46**: 109-120

Frayer DW *Evolution of the dentition in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe* University of Kansas Publications in Anthropology n.10, 1978

Frayer DW "Biological and cultural change in the European Late Pleistocene and early Holocene" in: Smith FH & Spencer F (Eds) *The Origins of Modern Humans. A World Survey of the Fossil Evidence* Alan R. Liss, New York 1984 pp. 211-250

Frayer DW & Russell MD (1987) Artificial grooves on the Krapina Neanderthal teeth *Am J Phys Anthropol* **74***:* 393-405

Frayer DW "Oral pathologies in the european Upper Paleolithic and Mesolithic" in: Herskovitz I (Ed) *People and culture in change* BAR International Series, Oxford 508, 1989 pp. 255-282

Frayer DW (1991) On the etiology of interproximal grooves *Am J Phys Anthropol* **85**: 299-304

Frayer DW, Wolpoff MH, Thorne AG, Smith FH & Pope GG (1993) Theories of modern human origins: The paleontological test *American Anthropologist* **95**: 14-50

Frayer DW "Perspectives on Neanderthals and Ancestors" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 220-234

Frayer DW, Jelínek J, Oliva M & Wolpoff MH "Aurignacian male crania, jaws and teeth from the Mladeč Caves, Moravia, Czech Republic" in: Teschler-Nicola M (Ed) *Early modern humans at the Moravian Gate. The Mladeč caves and their remains* Springer-Verlag, Austria 2006 pp. 185-272

Frayer DW, Fiore I, Lalueza-Fox C, Radovcic J & Bondioli L (2010) Right handed neandertals : Vindija and beyond *J Arch Sci* **88** :113-127

Freeman L (1966) The nature of mousterian facies in Cantabria *American Anthropologist* **68**: 230-237

Frenzel B (1973) *Climatic fluctuacions of the Ice Age* Cleveland: Case Western Reserve University

Frieß M (2003) An application of the relative warps analysis to problems in human paleontology e with notes on raw data quality *Image Anal Stereol* **22**: 63-72

Friedl E (1978) Society and sex roles *Human Nature* April: 100-104

Froehle & Churchill (2009) Energetic competition between Neandertals and anatomically modern humans *PaleoAnthropology* **2009** 96-116

Frumkin A, Ford DC & Schwarcz HP (2000) Paleoclimate and vegetation of the Last Glacial Cycles in Jerusalem from a speleothem record *Global Biogeochem Cycles* **14**(3):863-870

G

Gabunia L & Vekua A (1995) A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, east Georgia, Caucasus *Nature* **373**: 509-512

Gabunia L & Lordkipanidze D (2000) The environmental contexts of early human occupation f Georgia (Transcaucasia) *J Hum Evol* **38**: 785-802

Gabunia L, Vekua A, Lorkidpanidze D, Swisher Cg, Ferring R, Justus A, Nioradze M, Tvalchrelidze M, Antón Sc, Bosinski G, Joris G, De Lumley Mα, Majsuradze G & Mouskhelishvili A (2000) "Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age" *Science* **288**: 1019-1025

Galbany J, Martínez LM & Pérez-Pérez A (2002) Hominoidea primates dental microwear pattern variability: a question of species differentiation or ecological determinants? *Rev Esp Antropol Biol* **23**: 77-83

Galbany J & Pérez-Pérez A (2004) Buccal enamel microwear variability in Cercopithecoidea primates as a reflection of dietary habits in forested and open savanna environments *Anthropologie* **42** (1): 13-19

Galbany J, Martínez LM, Hiraldo O, Espurz V, Estebaranz F, Sousa M, Martínez-López-Amor H, Medina AM, Farrés M, Bonnin A, Bernis C, Turbon D & Pérez-Pérez A *Teeth: Catálogo de los moldes de dientes de homínidos de la Universitat de Barcelona* Universitat de Barcelona, Barcelona 2004a

Galbany J, Martínez LM, Pérez-Pérez A (2004b) Tooth replication tecniques, SEM imaging and microwear analysis in primates: methodological obstacles *Anthropologie* **42** (1): 5-12

Galbany J, Pérez-Pérez A & Moyà-Solà S (2005a) Dental Microwear Variability on Buccal Tooth Enamel Surfaces of Extant Catarrhini and the Miocene Fossil Dryopithecus laietanus (Hominoidea) *Folia Primatol* 76

Galbany J, Martinez LM, López-Amor HM, Espurz V, Romero A, De Juan J & Pérez-Pérez A (2005b) Error Rates in Buccal-Dental Microwear Quantification Using Scanning Electron Microscopy *Scanning* **27**: 23-29

Galbany J *El patró de microestriació dental de primats* Catarrhini*: un model ecològic per primats fossils i homínids* PhD 2006

Galbany J & Pérez-Pérez A (2006) Tamaño dental, desgaste oclusal y microestriación dentaria en primates *Hominoidea Rev Esp Antropol Biol* **26**: 11-18

Galbany J, Estebaranz F, Martínez LM & Pérez-Pérez A (2009) Buccal dental microwear variability in extant African Hominoidea primates: taxonomy *versus* ecology *Primates* **50**(3): 221-230

Galbany J, Dotras L, Alberts SC & Pérez-Pérez A (2010) Tooth size variation related to age in Amboseli baboons *Folia Primatol* **81**: 348-359

Galbany J, Altmann J, Pérez-Pérez A & Alberts SC (2011) Age and individual foraging behavior predict tooth wear in Amboseli baboons *Am J Phys Anthropol* **144**(1): 51-59

Gambarotta JP (1995) Usure dentaire macroscopique de quelques échantillons de populations du nord du Maroc (préhistoriques et actuelles) *Bull et Mém Soc d'Anthropol Paris* **7**(1): 21-36

Gambier DH 1986 Étude préliminaire des cranes Magdaleniens de la Grotte de Mont-Gaudier (Carente) *Soc. Archéologique et Historique de la Charente* **1** (1ère trimester)

Gambier DH "Fossil hominids from the early Upper Palaeolithic (Aurignacian) of France" in: Mellars P & Stringer C (Eds) *The human revolution: behavioural and biological perspectives in the origins of modern humans* Princeton: Princeton University Press 1989 pp. 194-211

Gambier DH (1990/1991) Les vestiges humains du gisement d'Isturitz (Pyrénées-Atlantiques) Étude anthropologique et analyse des traces d'action humaine intentionelle *Antiguités Nationales* **22/23**: 9-26

Gambier DH & Houët F (1993) France: Upper Palaeolithic. Hominid remains an update *Anthropologie et Préhistoire* (suppl 6)

Gambier DH "Modern Humans at the beginning of the Upper Paleolithic in France: anthropological data and perspectives" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 117-131

Gambier DH *La Sépulture des Enfants de Grimaldi (Baoussé-Roussé, Italie). Anthropologie et Palethnologie Funéraire des Populations de la fin du Paléolithique Supérieur* CTHS Réunion des Musées Nationaux Paris 2001

Gambier DH (2002) Les fossils de Cro-magnon (Les Eyzies-de-Tayac, Dordogne): Novelles données sur leur position chronologique et leur attribution culturelle *Bull Mém Soc Anthrop Paris* **14**(1-2): 89-112

Gambier DH, Maureille B & White R (2004) Vestiges humains des niveaux de l'Aurignacien ancien du site de Brassempouy (Landes) *Bull Mém Soc Anthrop Paris* **16**(1-2): 49-88

Gambier DH "Le Bois-Ragot (Gouex, Vienne) : les vestiges humains" in : Chollet & Dujardin (Eds) *La grotte du Bois-Ragot à Gouex (Vienne), Magdalénien et Azilien, essais sur les hommes et leur environnement*, Mémoire de la Société préhistorique française 38, 2005 pp. 395-397

Gambier DH & Sacchi D (2008) La Crouzade V-VI (Aude, France): un des plus anciens fossils d'anatomie modern en Europe occidentale *Bull Mém Soc Anthrop Paris* **20**: 79-104

Gamble CS *The Paleolithic Settlement of Europe* Cambridge University Press, Cambridge 1986

Gamble CS "Man the shoveler. Alternative models for MiddlePleistocene colonisation and occupation in northern latitudes" in: Soffer O (Ed) *The Pleistocene Old World. Regional Perspectives* New York: Plenum Press 1987 pp. 81-98

Gamble CS *Timewalkers. The prehistory of global colonization* Penguin, London 1993

Gamble CS (1995) Large mammals, climate and resource richness in Upper Pleistocene Europe *Acta Zoologica Cracovia* **38**: 155-175

Gamble CS & Roebroeks W "The Middle Palaeolithic: a point of inflection" in: Roebroeks W & Gamble C (Eds) *The Middle Palaeolithic Occupation of Europe* Leiden University Press, Leiden 1999 pp. 3-21

Gamble CS *The Palaeolithic Societies of Europe* Cambridge University Press, 1999 (also: Ed. Ariel 2001 spanish edition)

Gamble CS, Davies W, Pettitt P & Richards M (2004) Climate change and evolving human diversity in Europe during the last glacial. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B **359**: 243-254

Gamza TR (2010) Short communication: Intra-Individual Microwear variation: deciduous versus permanent dentition *Dent Anthropol* **23**(2): 66-68

García Guixé E & Subirà ME (2001) Dieta y sociedad en Can Reinés (análisis de elementos traza en una necrópolis del 600 dC) *Rev Esp Antropol Biol* **22**: 107-114

Garcia Guixé E, Richards MP & Subira ME (2006) Palaeodiets of humans and fauna from the Spanish Mesolithic site of El Collado *Curr Anthropol* **47**:549-556

García N & Arsuaga JL (2003) "Late Pleistocene cold-resistant faunal complex: lberian occurrences" in: Blanca Ruiz Zapata M, Dorado Valino M & Valdeolmillos Rodriguez A (Eds) *Quaternary Climatic Changes and Environmental Crises in the Mediterranean Region*, Universidad de Alcala de Henares, Madrid 2003 pp. 149-159

García N, Feranec RS, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM & Carbonell E (2009) Isotopic analysis of the ecology of herbivores and carnivores from the Middle Pleistocene deposits of the Sierra de Atapuerca, northern Spain *J Arch Sci* **36**: 1142-1151

García N & Arsuaga JL (2011) The Sima de los Huesos (Burgos, northern Spain): palaeoenvironment and habitats of Homo heidelbergensis during the Middle Pleistocene *Quaternary Science Review* **30**(11-12): 1413-1419

Garn SM, Lewis AB & Kerewsky RS (1967a) Sex difference in tooth shape *J Dent Res* **46**: 1470

Garn SM, Lewis AB, Swindler DR & Kerewsky S (1967b). Genetic control of dimorphism in tooth size *J Dent Res* **46**: 963-72

Garralda MD (1976) Dientes Humanos del magdalaniense de Tito Bustillo (Asturias) Imprenta la Cruz, separata de la obra *Excavaciones en la Cueva de Tito Bustillo (Asturias)* Trabajos

Garralda MD "The Human paleontology of the middle and upper Paleolithic transition on the Iberian peninsula" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 148-160

Garralda MD & Vandermeersch B (2000) Les néandertaliens de la grotte Combe Grenal (Domme, France) *Paléo* **12**:213-259

Garralda MD & Vandermeersh "El origen del hombre modern en Europa: más preguntas que respuestas" en: VVAA Miscelania en homenaje a Emiliano Aguirre. Vol. IV Arqueología Zona Arqueológica. Museo Arqueológico Regional de Alcalá de Henares, Alcalá 2004 pp. 196-203

Garrod DAE, Buxton LHD, Elliot Smith G & Bate DMA (1928) Excavation of a Mousterian rock-shelter at Devil's Tower, Gibraltar *Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* **58**: 33-111

Garrod DAE & Bate DM *The Stone Age of Mouont Carmel* Clarendon Oxford, 1937

Gaudzinski-Windheuser S (1992) Wisentjäger in Wallertheim: zur Taphonomie einer mittelpaläolithischen Freilandfundstelle in Rheinhessen *Jahrbuch desRömisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz* **39**: 245-423

Gaudzinski-Windheuser S "The faunal record of the Lower and Middle Paleolithic of Europe: remarks on human interference" in: Roebroeks W & Gamble C (Eds) *The Middle Palaeolithic occupation of Europe* University of Leiden 1999 pp. 215-233

Gaudzinski-Windheuser S (2000) On the variability of Middle Palaeolithic procurement tactics: the case of Salzgitter Lebenstedt, northern Germany *Int J Osteoarchaeol* **10**: 396-406

Gaudzinski-Windheuser S & Roebroeks W (2000) Adults only: reindeer hunting at the Middle Palaeolithic site Salzgitter-Lebenstedt, Northern Germany *J Hum Evol* **38**: 497-521

Gaudzinski-Windheuser S (2004) A Matter of High Resolution? The Eemian Interglacial (OIS 5e) in North-central Europe and Middle Palaeolithic Subsistence *Int J Ostearchaeol* **14**: 201-211

Gaudzinski-Windheuser S & Niven L "Hominin Subsistence Patterns During the Middle and Late Paleolithic in Northwestern Europe" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds) *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence*. Springer Science + Business Media B.V. 2009 pp. 99-111

Gaudzinski-Windheuser S & Roebroeks W (2011) "On Neanderthal Subsistence in Last Interglacial Forrested environments in Northern Europe" in: Conard N & Richter J (Ed) *Neanderthal Lifeways, Subsistence and Technology* Springer 2011 pp. 61-71

Geist V *Life strategies, human evolution, environmental design. Toward a Biological Theory of Health* New York Springer-Verlag Berlin 1978

Genet-Varcin E (1972) Étude de molaires inférieures humaines découvertes dans le gisement du Placard (Charente) *Ann Paleon (Vertébrés)* **58**: 133-147

Genty D, Combourieu Nebout N, Hatte C, Blamart D, Ghaleb B & Isabello L (2005) Rapid climatic changes of the last 90 kyr recorded on the European continent *Geoscience* **337** (10-11): 970-982

Gharaibeh W "Correcting for the effect of orientation in geometric morphometric studies of side-view images of human heads" in: Slice DE (Ed) *Modern morphometrics in Physical Anthropology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York 2005 pp. 117-143

Giaccio B, Hajdas I, Peresani M, Fedele FG & Isaia R "The Campanian Ignimbrite Tephra and its relevance for the timing of the Middle to Upper Palaeolithic Shift" in: Conard NJ (Ed) *When Neanderthals and Modern Humans Met* Tübingen: Kerns Verlag 2006 pp. 343-375

Giacobini G, Lumley MA de, Yokohama Y & Nguyen HV (1984) Neandertal child and adult ramains from a Mousterian deposit in Northern Italy (Caverna delle Fate, Finale Ligure *J Hum Evol* **13**: 687-707

Gibbons A (1998) Solving the Brain's Energy crisis *Science* **280**(5368): 1345-1347

Gibert J & Pérez-Pérez A (1989) A human phalanx from the lower paleolithic site of cueva Victoria (Murcia, Spain) *Human Evolution* **4**(4): 307-316

Gibert J (Ed) *Presencia humana en el Pleistoceno Inferior de Granada y Murcia* Museo de Prehistoria Josep Gilbert, Orce, Granada 1992

Gibert L (2006) Evaluation of the Olduvai Sub-Chron in the Orce Rabine (SE Spain). Implications for Plio-Pleistocene mammal Biostratygraphy and the age of Orce archaecological sites *Quaternary Science Review* **25**: 507-525

Gilligan I (2007) Neanderthal extinction and modern human behavior: the role of climate change and clothing *World Archaeology* **39**: 499-514

Gilman A "Explaining the Upper Palaeolithic Revolution" in: Spriggs M (Ed) *Marxist Perspectives in Archaeology* Cambridge University Press, Cambridge 1984 pp. 115-126

Godfrey LR, Semprebon GM, Jungers WL, Sutherland MR, Simons EL & Solounias N (2004) Dental use wear in exctint lemurs: evidence of diet and niche differentiation *J Hum Evol* **47**: 145-167

Goldberg P, Dibble H, Berna F, Sandgathe D, McPherron S & Turq A (2010) New evidence on Neandertal use of fire: Examples from Roc de Marsal and Pech de l'Azé IV *Quat Int* **247**: 1-16

Golovanova LV, Borisovich Doronichev V, Elansia Cleghorn L, Alekseevna Koulkova M, Valentinovna Sapelko T & Shackley MS (2010) Significance of Ecological Factors in the Middle to Upper Paleolithic Transition *Curr Anthropol* **51**: 655-691

Gómez-Orellana L, Ramil-Rego P & Muñoz-Sobrino C (2007) The Würm in NW Iberia, a pollen record fron Area Longa (Galicia) *Quat Res* **67**: 438-452

Gómez-Robles A, Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Margvelashvili A, Bastir M, Arsuaga A, Pérez-Pérez A, Estebaranz F & Martínez L (2007) A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape *J Hum Evol* **53**: 272-285

Gómez-Robles A, Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Prado L, Sarmiento S & Arsuaga JL (2008) Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins with special attention to Poleistocene Hom*. J Hum Evol* **55**: 627-638

Gómez-Robles A *Análisis de la Forma dental en la filogenia humana. Tendencias y modelos evolutivos basados en métodos de morfometría geométrica* PhD, 2010

Gómez-Robles A, Olejniczak AJ, Martinón-Torres M, Prado-Simón L & Bermúdez de Castro JM (2011) Evolutionary novelties and losses in Geomtric Morphometrics: A practical approach through hominin molar morphology *Evolution. International Journal of organic evolution* **65**(6): 1772-1790

Gómez-Robles A, Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Prado-Simón L & Arsuaga JL (2011b) A geometric morphometric analysis of hominin upper premolars. Shape variation and morphological integration *J Hum Evol* **61**(6): 688-702

González-Sampériz P, Leroy SAG, Carrion JS, Fernández S, García-Antón M, Gil-García MJ, Uzquiano P, Valero-Garcés B & Figueiral I (2010) Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during Pleistocene in the Iberian Peninsula *Review of Palaeobotany and Palynology* **162**(3): 427-457

Good P *Permutation tests: a practical guide to resampling methods for testing hypotheses* Springer, New York 2000

Goodall J *The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior*. Harvard University Press, Cambridge 1986

Goodman AH & Rose JC "Dental enamel hipoplasias as indicators of nutritional status" in: Kelley MA & Larsen C (Eds) *Advances in dental anthropology* Wiley-Liss, New-York 1991 pp. 279-293

Goose DH (1967) Preliminary study of tooth size in families *J Dent Res* **46**(5): 959-962

Gordon KD (1982) A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis *Am J Phys Anthropol* **59**: 195-215

Gordon KD & Walker A (1983) Playing 'possom: A microwear experiment *Am J Phys Anthropol* **60**: 109-112

Gordon KD (1984a) The assessment of jaw movement direction from dental microwear *Am J Phys Anthropol* **63**(1): 77-84

Gordon KD (1984b) Hominoid dental microwear: complications in the use of microwear analysis to detect diet *J Dent Res* **63**: 1043-1046

Gordon KD (1984c) Orientation of occlusal contacts in the chimpanzee, Pan troglodytes verus, deduced from scanning electron microscopic analysis of dental microwear patterns *Arch Oral Biol* **29**: 783-787

Gordon KD (1988) A review of methodology and quantification in dental microwear analysis *Scan Microsc* **2**: 1139-1147

Goren-Inbar N, Feibel CS, Verosub KL, Melamed Y, Kislev ME, Tchnerov E & Saragusti I (2000) Pleistocene milestones on the out-of-Africa corridor at Gesher Benot Ya'aqov, Israel *Science* **289**: 944-947

Goren-Inbar N, Sharon G, Melamed Y & Kislev M (2002) Nuts, nut cracking and pitted stones at Gesher Benot Yáaqov, Israel *PNAS* **99**: 2455-2460

Goren-Inbar N, Alperson N, Kislev ME, Simchoni O, Melamed Y, Ben-Nun A & Werker E (2004) Evidence of hominin control of fire at Gesher Benot Ya'aqov, Israel *Science* **304**: 725-727

Goren-Inbar N "Behavioral and cultural origins of Neanderthals: a Levantine perspective" in: Condemi S & Weniger GC (Eds) *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe. One hundred fifty years of Neanderthal study* Springer 2011 pp. 89-100

Gorka K, Pinilla B & Pérez-Pérez A (submitted) Geometric morphometrics analysis of the anterior teeth of Paleolithic European Populations SEAF 2011

Gottlieb B (1927) The gingival margin. *Proc R Soc Med* **20**: 1671–1674.

Gowlett JAJ & Hedges REM "Lessons of context and contamination in dating the Upper Palaeolithic" in: Gowlett JAJ & Hedges REM (Eds) *Archaeological results from accelerator dating* Oxford Comm Archaeol 11, 1986 pp. 63-72

Gowlett JAJ, Hallos J, Hounsell S, Brant V & Debenham NC (2005) Beeches Pit: archaeology, assemblage dynamics and early fire history of a Middle Pleistocene site in East Anglia, UK *J Eurasian Archaeol* **3**: 3-40

Gowlett JAJ (2006) The early settlement of Northern Europe: Fire history in the context of climate change and the social brain *CR Palevol* **5**: 299-310

Gracia A, Arsuaga JL, Martínez I, Lorenzo C, Carretero JM, Bermúdez de Castro JM & Carbonell E (2009) Craniostosynosis in the Middle Pleistocene human cranium 14 from the Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain *PNAS* **106**(16): 6573-6578

Granat J & Heim JL (2003) Nouvelle method d'estimation de l'âge dentaire des Néandertaliens *L'Anthropologie* **107**: 171-202

Grauer AL "Patterns of life and death: the paleodemography of Medieval York" in: Bush H & Zvelebil M (Eds) *Health in Past Societies* BAR International Series 567, 1991

Gravina B, Mellars P & Bronk Ramsey C (2005) Radiocarbon dating of interstratified Neanderthal and early modern human occupations at the Châtelperronian type-site *Nature* **438**: 51-56

Gray JA (1962) Kinetics of the dissolution of human dental enamel in acid *J Dent Res* **412**: 633-45

Grayson DK & Delpech F (1998) Changing diet breadth in the early Upper Paleolithic of southwestern France *J Arch Sci* **25:** 1119-1130

Grayson DK, Delpech F, Rigaud JPh & Simek J (2001) Explaining the development of dietary dominance by a single ungulate taxon at Grotte XVI, Dordogne, France *J Arch Sci* **28**: 115-125

Grayson DK & Delpech F (2002) Specialized Early Upper Palaeolithic Hunters in Southwestern France? *J Arch Sci* **29**: 1439-1449

Grayson DK & Delpech F (2003) Ungulates and the Middle-to-Upper-paleolithic transition at grotte XVI (Dordogne, France) *J Arch Sci* **30**: 1633-1648

Green HS *Pontnewydd Cave, a Lower Palaeolithic Hominid Site in Wales: the First Report.* Nat. Mus.Wales Cardiff 1984

Green HS, Bevins RE, Bull PA, Currant AR, Debenham NC, Embleton C, Ivanovich M, Livingston H, Rae AM, Schwarcz HP & Stringer CB (1989) Le site acheuléen de la grotte de Pontnewydd, Pays de Galles *L'Anthropologie* **93:** 15-52

Green HS & Walker E *Ice Age Hunters: Neanderthals and early modern hunters in Wales* Cardiff 1991

Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Hsi-Yang Fritz M, Hansen NF, Durand EY, Malaspinas AS, Jensen JD, Marques-Bonet T, Alkan C, Prüfer K, Meyer M, Burbano HA, Good JM, Schultz R, Aximu-Petri A, Butthof A, Höber B, Höffner B, Siegemund M, Weihmann A, Nusbaum C, Lander ES, Russ C, Novod N, Affourtit J, Egholm M, Verna C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Z, Gušic I, Doronichev VB, Golovanova LV, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Schmitz R, Johnson P, Eichler EE, Falush D, Birney E, Mullikin JC, Slatkin M, Nielsen R, Kelso J, Lachmann M, Reich D & Pääbo S (2010) A draft sequence of the Neandertal genome *Science* **328**: 710-722

Greene DL (1970) Environmental influences on Pleistocene Hominid Dental Evolution *BioScience* **20**(5): 276-279

Greene TR, Kuba CL & Irish JD (2005) Quantifying calculus: a suggested new approach for recording an important indicator of diet and dental health *Homo* **56**: 119-132

Grenby TH, Mistry M & Desai T (1990) Potential dental effects of infants fruit drinks studied in vitro *British Journal of Nutrition* **64**: 273-283

Grichuk VP "Late Cenozoic changes of flora in extra-tropical Eurasia in the light of paleomagnetic stratigraphy" in: Van Couvering JA (Ed) *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary* Cambridge, Cambridge University Press 1997 pp. 104-113

Griggo C (1991) Le bouquetin de Malarnaud (Ariège); implications paléobiogéographiques *Quaternaire* **2:** 76-82

Griggo C (1996) Etablissement de courbes climatiques quantifiées à partir des communautés animales pléistocènes suivi d'une application aux gisements de l'abri Suard (Charente) et la grotte de Bois-Ragot (Vienne) *Paléo* **8**(8): 81-97

Grine FE (1986) Dental evidence for dietary differences in Australopithecus and Paranthropus J *Hum Evol* **15**: 783-822

Grine FE & Kay RF (1988) Early hominid diets from quantitative image and analysis of dental microwear *Nature* **333**: 765-768

Grine FE (1989) New hominid fossils from the Swartkrans formation (1979-1986 Excavations): craniodental specimens *Am J Phys Anthropol* **79**: 409-449

Grine FE, Ungar PS & Teaford MF (2002) Error Rates in Dental Microwear Quantification Using Scanning Electron Microscopy *Scanning* **24**: 144-153

Grine FE Ungar PS, Teaford MF & El-Zaatari S (2006) Molar microwear in *Praeanthropus afarensis*: evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions *J Hum Evol* **51**: 297-319

Grine FE, Smith HF, Hessy CP & Smith EJ "Phenetic affinities of PLio-Pleistoce Homo Fossils from South Africa: Molar Cusp Proportions" in: Grine FE, Fleagle JG & Leakey RE (Eds) *The First Humans-Origin and early Evolution of the genus Homo* Springer 2009 pp. 49-64

Grippo JO, Simring M & Schreiner S (2004) Attrition abrasion, corrosion and abfraction revisted: A new perspective on tooth surface lesions *J Am Dent Assoc* 135: 1109-1118

Gröning F, Liu J, Fagan MJ & O'Higgins P (2011) Why do humans have chins? Testing the mechanical significance of modern human symphyseal morphology with finite element analysis *Am J Phys Anthrop* **144**: 593-606

Gross H (1996) The so-called Göttweig Interestadial of the Würm Glaciation *Curr Anthropol* **7**(2): 239-243

Grün R, Beaumont PB & Stringer CB (1990) ESR Dating Evidence For Early Modern Humans At Border Cave In South Africa *Nature* **344**: 537-539

Grün R & Stringer C (1991a) Time for the latest Neanderthals *Nature* **351**: 701-702

Grün R & Stringer C (1991b) Electron Spin Resonance Dating and the Evolution of Modern Humans *Archaeometry* **33**(2): 153-199

Grün R, Brink JS, Spooner NA, Taylor L, Stringer CB, Franciscus RB & Murray A (1996) Direct dating of the Florisbad hominid *Nature* **382**: 500-501

Grün R & Thorne A (1997) Dating the Ngandong Humans *Science* **276** (5318): 1575-1576

Grün R & Schwarcz HP (2000) Revised open system U-series/ESR age calculations for teeth from Stratum C at the Hoxnian interglacial type locality, England *Quaternary Geochron* **19**: 1151-1154

Grün R & Stringer CB (2000) Tabun revisited: revised ESR chronology and new ESR and U-series analyses of dental material from Tabun C1 *J Hum Evol* **6**: 601-12

Grün R, Stringer C, McDermott F, Nathan R, Porat N, Robertson S, Taylor L, Mortimer G, Eggins S & McCulloch M (2005) U-series and ESR analyses of bones and teeth relating to the human burials from Skhûl *J Hum Evol* **49**: 316–334

Grün R, Maroto J, Eggins S, Stringer C, Robertson S, Taylor L, Mortimer G & McCulloch M (2006) ESR and U-series analyses of enamel and dentine fragments of the Banyoles mandible *J Hum Evol* **50**: 347-358

Guatelli-Steinberg D, Larsen CS & Huchinson DL (2004) Prevalence and the duration of linear enamel hypoplasia: A comparative study of Neandertals and Inuit foragers *J Hum Evol* **47**: 65-84

Guatelli-Steinberg D, Reid DJ, Bishop TA & Larsen CS (2005) Anterior tooth growth periods in Neandertals were comparable to those of modern humans *PNAS* **102**: 14197-14202

Guatelli-Steinberg D, Reid DJ, Bishop TA & Larsen CS "Imbricational enamel formation in Neandertals and recent modern humans" in: Bailey SE & Hublin JJ (Eds) *Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Paleoanthropology* Springer 2007 pp. 139-146

Guatelli-Steinberg D & Reid DJ (2008) What molars contribute to an emerging understanding of lateral enamel formation in Neandertals vs. modern humans *J Hum Evol* **54**: 236-250

Gugalinskaya LA & Alifanov (1998) VM Hypothetical Lithogenic Profile of Loamy Soils in the Center of the Russian Plain *Eur Soil Sci* **33**(1): 89-98

Gügel IL, Grupe G & Kunzelmann KH (2001) Simulation of dental microwear: characteristic traces by opal phytoliths gives clues to ancient human dietary behavior *Am J Phys Anthropol* **114**: 124-138

Guiot J, Pons A, de Beaulieu JL & Reille M (1989) A 140,000-year continental climate reconstruction from two European pollen records *Nature* **338**: 309-313

Guiot J, Reille M, d Beaulieu JL & Pons A (1992) Calibration of the climatic signal in a new pollen sequence from La Grande Pile *Clim Dyn* **6**: 259-264

Gunz P, Mitteroecker P & Bookstein Fl (2005) "Semilandmarks in three dimensions" in: Slice DE (Ed) Modern morphometrics in Physical Anthropology. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York 2005 pp. 73-98

Gunz P & Harvati K (2007) The Neanderthal «chignon»: Variation, integration, and homology *J Hum Evol* **52**: 262–274

Gunz P, Neubauer S, Maureille B & Hublin JJ (2010) Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans *Current Biology* **20**: R921–R922

Gupta AK (2004) Origin of agriculture and domestication of plants and animals linked to early Holocene climate amelioration *Current Science* **87**(1): 54-59

Guthrie RD "Mosaics, allelochemics and nutrients" in: Martin PS & Klein RGG (Eds) *Quaternary Extinctions, A Prehistoric Revolution* The University of Arizona Press, Arizona 1984

Guthrie RD *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe* University of Chicago Press 1990

Guthrie RD "Reconstruction of woolly Mammoth life history" in: *The World of Elephants-International Congress Rome* 2001 pp. 276-279

Guy F, Brunet M, Schmittbuhl M & Viriot L (2003) New approaches in Hominoid taxonomy: Morphometrics *Am J Phys Anthrop* **121**: 198-218

H

Hadingham E *Secrets of the Ice Age* Walker and Company New York 1979

Haesaerts P & Teyssandier N "The early Upper Paleolithic occupations of Willendorf II (Lower Austria): a contribution to the chronostratigraphic and cultural context of the beginning of the Upper Paleolithic in Central Europe" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 133-153

Hahn J "The Gravettian in southwest Germany environment and economy" in: Roebroeks W, Mussi M, Svoboda J & Fennema K (Eds) *Hunters of the Golden Age: The Mid Upper Paleolithic of Eurasia 30,000–20,000 BP* University of Leiden, Leiden, The Netherlands 2000 pp. 249-256

Haidle MN & Pawlik AF (2010) The earliest settlement of Germany: Is there anything out there? *Quat Int* **223-224**: 143-153

Halcrow SE, Tayles N & Buckley HR (2007) Age estimation of children from prehistoric Southeast Asia: are the dental formation methods used appropriate? *J Arch Sci* **34**: 1158-1168

Hall RL (1976) Funcional Relationships between dentalattitrion and the helicoidal plane *Am J Phys Anthropol* **45**: 69-76

Hallin KA *Paleoclimate during Neanderthal and Early Modern Human Occupation in Israel: tooth Enamel stable isotope evidence* PhD, 2004

Halperin RH (1980) Ecology and mode of production: Seasonal variation and the division of labor by sex among hunter-gatherers *Journal of Anthropological Research* **36**: 379-99

Hambach U (1996) Palaö-und gesteinsmagnetische Untersuchungen im Quartär der Grube Grafenrain: Fundplatz des *Homo erectus heidelbergensis Mannheimer Geschichtsblätter NF, Beiheft* **1**: 41-46

Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis *Palaeontologia Electronica* **4**(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Hammer Ø & Harper DAT *Paleontological Data Analysis* Blackwell Publiching 2006

Hammer Ø & Harper DAT (2010) *Past* (http://folk.uio.no/ohammer/past/)

Hanihara T & Ishida H (2006) Metric dental variation of major human populations *Am J Phys Anthropol* **128**: 287-298

Hanihara T (2008) Morphological variation of major human populations based on nonmetric dentral traits *Am J Phys Anthropol* **136**: 169-182

Hardy BL, Kay M, Marks AE & Monigal K (2001) Stone tool function at the Paleolithic sites of Starosele and Buran Kaya III, Crimea: Behavioural implications *PNAS* **98**: 10972-10977

Hardy BL (2004) Neanderthal behaviour and stone tool function at the Middle Palaeolithic site of La Quina, France *Antiquity* **78**: 547-565

Hardy BL, Bolus M & Conard NJ (2008) Hammer or crescent wrench? Stone-tool form and function in the Aurignacian of southwest Germany *J Hum Evol* **54**: 648-662

Hardy BL (2010) Climatic variability and plant food distribution in Pleistocene Europe: Implications for Neanderthal diet and subsistence *Quat Sci Rev* **29**(5-6): 662-679

Hardy BL, Moncel MH (2011) Neanderthal Use of Fish, Mammals, Birds, Starchy Plants and Wood 125-250,000 Years Ago *PLoS ONE* **6**(8): e23768

Harmon LJ & Glor RE (2010) Poor statistical performance of the mantel test in phylogenetic comparative analyses *Evolution* **64**: 2173-2178

Harpending H, Sherry ST, Rogers AL & Stoneking M (1993). The genetic structure of ancient human populations *Curr Anthropol* **34**: 483-496

Harpending H & Rogers A (2000) Genetic perspectives on human origins and differentiation *Annual Review of Genomics and Human Genetics* **1**: 361-385

Harris EF & McKee JH (1990) Tooth Mineralisation standards for Blacks and Whites from the middle southern United Status *J For Sci* **35**: 859-872

Harris EF "Laterality in human odontometrics: analysis of a contemporary American White series" in: Lukacs JR (Ed) *Culture, Ecology & Dental Anthropology* Journal of Human Ecology Special Issue 2 Kamla-Raj Enterprises, Delhi 1992 pp. 157-70

Harris EF (2006) Mineralization of the mandibular third molar: a study of American blacks and whites *Am J Phys Anthropol* **132**(1): 98-109

Harris M *Bueno para comer* Alianza Editorial, Madrid 3ª Ed 2004

Harrison GA, Weiner JS, Tanner JM & Barnicot NA *Human Biology* Oxford University Press, Oxford 2nd Ed 1977

Harrold FJ "Moustérien, Chatelperronien, and early Aurignacian in western Europe. Continuity or discontinuity?" in: Mellars P & Stringer C (Eds) *The Human Revolution. Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans* Princeton University Press, Princeton 1989 pp. 677-713

Harvati K (2003) The Neanderthal taxonomic position: Models of intra- and inter-specific craniofacial variation *J Hum Evol* **44**: 107-132

Harvati K, Frost SR & McNulty KP (2004) Neanderthal taxonomy reconsidered: Implications of 3D primate models of intra-and interspecific differences *PNAS* **101**: 1147-1152

Harvati K "Neanderthals and their contemporaries" in: Henke W & Tattersall I (Eds) *Handbook of Paleoanthropology, Phylogeny of Hominines,* vol. 3. Berlin: Springer 2007 pp. 1717-1748

Harvati K, Gunz P & Grigorescu D (2007) Cioclovina (Romania): affinities of an early modern European *J Hum Evol* **53**(6): 732-746

Harvati K (2009) Into Eurasia: Geometric morphometric analysis of the Upper Cave (Zhoukoudian) specimens *J Hum Evol* **57**: 751-762

Harvati K (2010) Neanderthals *Evo Edu Outreach* Springer 3(3): 367-376

Hatch M & Novak SA (2003) A comparison of microwear analysis and stable carbón isotope ratios to reconstruct Fremont subsistence *Am J Phys Anthropol* S36: 111

Hawks JD & Wolpoff MH (2001) The Accretion Model Of Neandertal Evolution *Evolution* **55**(7): 1474-1485

Haws JA *An Investigation of Late Upper Paleolithic and Epipaleolithic Hunter-Gatherer Subsistence and Settlement Patterns in Central Portugal* PhD 2003

Head MJ & Gibbard PL *Early Middle Pleistocene Transitions: The land ocean evidence* The geological Society Publishing House 247, Bath 2005

Heim JL & Gramat J (1995) La mandibule de l'enfant néanderthalien de Malarnaud (Ariège) *Anthropologie et Préhistoire* **106**: 75-96

Heim JL (1976) Les hommes fossiles de LA Ferrassie I: Legisement, les squelettes adultes (crâne et squelette du troc) *Arch Inst Paléontol Hum* **35**: 1-131

Heim JL "Le crâne magdalénien du Rond-du-Barry (Haute-Loire)" in: préface de Rigaud JP, Laville H & Vandermeersch B (Eds) *Le Peuplement magdalénien paléogéographie physique et humaine* Actes du Colloque de Chancelade, 10-15 octobre 1988 *Éditions du CTHS* 1992 pp. 53-62

Heinrich H (1988) Origin and consequences of cyclic ice-rafting in the northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years *Quat Res* **29**: 142-152

Henke W "Historical Overview of Paleoanthropological Research" in: Henke W & Tattersall I *Handbook of paleoanthropology* Springer 2007 pp: 1-56

Henn BM, Gignoux CR, Jobin M, Granka JM, Macpherson JM, Kidd JM, Rodríguez-Botigué L, Ramachandran S, Hon L, Brisbin A, Lin AA, Underhill P, Comas D, Kidd KK, Norman PJ, Parham P, Bustamante CD, Mountain JL & Feldman MW (2011) Hunter-gatherer genomic diversity suggests a southern African origin for modern humans *PNAS* doi:10.1073/pnas.1017511108

Henry AG, Brooks AS & Pipermo DR (2011) Microfossils in calculus demostrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium) *PNAS* **108** (2): 486-491

Henry DO "Preagricultural sedentism: The Natufian example" in: Price TD & Brown JA (Eds) Prehistoric Hunter–Gatherers: *The Emergence of Cultural Complexity* Academic Press, San Diego 1985 pp. 365-384

Henry DO "Late Levantine Mousterian patterns of adaptation and cognition" in Henry DO (Ed) *Prehistoric Cultural Ecology and Evolution: Insights From Southern Jordan* Plenum New York 1995 pp. 107–132

Henshilwood CS, d'Errico F, Yates R, Jacobs Z, Tribolo C, Duller G, Mercier J, Sealy J, Valladas H, Watts I & Wintle A (2002) Emergence of modern human behavior: Middle Stone Age engravings from South Africa *Science* **295**: 1278-1280

Henshilwood CS & Marean CW (2003) The origin of Modern human behavior: critique of the models and their test implications *Curr Anthropol* **44**: 627-651

Henshilwood CS "The Origins of Modern Human Behaviour. Exploring the African evidence" in: Oestigaard T, Anfinset N & Saetersdal T (Eds) *Combining the Past and the*

Present: Archaeological perspectives on society BAR International Series 1210, 2004 pp. 95-106

Herrera KJ, Somarelli JA, Lowery R & Herrera RJ (2009) To what extent did Neanderthals and modern humans interact? *Biological Reviews* **84**(2): 245-257

Hershkovitz P "Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth" in: Dahlberg AA (Ed) *Dental Morphology and Evolution* University of Chicago Press, Chicago 1971 pp. 95-150

Hershkovitz I, Speirs MS, Frayer D, Nadel D, Wish-Baratz S & Arensburg B (1995) Ohalo II H2: A 19.000-Year-Old Skeleton from a water-logged site at the sea of Galilee, Israel *Am J Phys Anthrop* **96**(3): 215-234

Hetherington R & Reid RGB *The climate conection. Climate change and Modern Human evolution* Cambridge University Press 2010

Hiernaux, J *The people of Africa* Charles Scribner's sons, New York 1975

Higham TFG, Bronk Ramsey C, Karavanić I, Smith FH & Trinkaus E (2006a) Revised direct radiocarbon dating of the Vindija G1 Upper Paleolithic Neandertals *PNAS* **103**(3): 553-557

Higham TFG, Jacobi RM, Bronk Ramsey C (2006b) AMS Radiocarbon Dating of Ancient Bone Using Ultrafiltration *Radiocarbon* **48**: 179-195

Hiiemae KH "Mammalian mastication: a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing" in: Butler PM & Josey KA (Eds) *Development,Function and Evolution of Teeth* Academic Press: London, New York 1978 pp. 359-398

Hill K (1988) Macronutrient modifications of optimal foraging theory: an approach using indifference curves applied to some modern foragers *Human Ecol* **16**: 157-197

Hillson S (1979) Diet and dental disease *Wolrd Archaeology* **2**: 147-162

Hillson S *Dental anthropology* Cambridge University Press, Cambridge 1996 (also: 2002 3rd Ed)

Hillson S (1998) Knowing your roots *Nature* **396**: 640-641

Hillson S *Teeth Cambridge Manuals in Archaeology series* Series edited by Barker G Cambridge University Press, Cambridge 2005

Hillson S, FitzGerals C & Flinn H (2005) Alternative Dental Measurements: Proposals and Relationships With Other Measurements *Am J Phys Anthropol* **126**: 413-426

Hillson S "Dental morphology, proportions and attrition" in: Trinkaus E & Svoboda J (Eds) *Early Modern Human Evolution in Central Europe. The People of Dolní*

Věstonice and Pavlov Human Evolution Series, Oxford University Press 2006 pp. 179-223

Hillson S "The current state of dental decay" in: Irish JD & Nelson GC *Technique and application in Dental Anthropology* Cambridge studies in Biological and Evolutionary Anthropology 53 Cambridge University Press, Cambridge 2008 pp. 111-135

Hillson S, Parfitt SA, Bello SM, Roberts MB & Stringer CB (2010) Two hominin incisor teeth from the middle Pleistocene site of Boxgrove, Sussex, England *J Hum Evol* **59**: 493-503

Hinton RJ (1981) Form and patterming of anterior tooth wear among aboriginal human groups *Am J Phys Anthropol* **54**: 555-64

Hinton RJ (1982) Differences in interproximal and oclusal tooth wear among prehistoric Tennessee Indians: implications for masticatory function *Am J Phys Anthropol* **57**: 103-115

Hockett B & Haws JA (2002) Taphonomic and methodological perspectives of lepolid hunting during the Upper Palaeolithic of the Western Mediterranean Basin *Journal of Archaeological Method and Theory* **9**: 269-302

Hockett B & Haws JA (2003) Nutritional ecology and diachronic trends in Palaeolithic diet and health *Evol Anthrop* **12**: 211-216

Hockett B & Haws JA (2005) Nutritional ecology and the human demography of Neandertal extinction *Quat Int* **137**(1): 21-34

Hoffecker JF (1987) Upper Pleistocene loess stratigraphy and Palaeolithic site chronology on the Russian Plain *Geoarchaeology* **2**: 259-284

Hoffecker JF & Wolf CA *The early Upper Paleolithic: evidence from Europe and Near East* BAR International Series 437, 1988

Hoffecker JF & Cleghorn N (2000) Mousterian hunting patterns in the northwestern Caucasus and the Ecology of the Neannderthals *Int J Osteoarch* **10**: 328-278

Hoffecker JF *Desolate Landscapes: Ice-Age settlement in Eastern Europe* New Brunswick: Rutgers University Press 2002

Hoffecker JF *A Prehistory of the North: Human Settlement of the Higher Latitudes* Rutgers University Press, New Brunswick, London 2004

Hoffecker JF, Holliday VT, Anikovich MV, Sinitsyn AA, Popov VV, Lisitsyn SN, Levkovskaya GM, Pospelova GA, Forman SL & Giaccio B (2008) From the Bay of Naples to the River Don: the Campanian Ignimbrite eruption and the Middle to Upper Paleolithic transition in Eastern Europe *J Hum Evol* **55**: 858-870

Hoffecker JF "Neanderthal and Modern Human Diet in Eastern Europe" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds) *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the*

Study of Palaeolithic Subsistence, Springer Science + Business Media B.V. 2009 pp. 87-98

Hoffecker JF (2011) The early upper Paleolithic of eastern Europe reconsidered *Evol Anthropol* **20**(1): 24-39

Hoffmann A, Hublin JJ, Hüls M & Terberger T (2011) The *Homo aurignaciensis hauseri* from Combe-Capelle. A Mesolithic burial *J Hum Evol* **61**(2): 211-214

Hofreiter M & Steward J (2009) Ecological Change, Range Fluctuations and Population Dynamics during the Pleistocene *Curr Biol* **19**: 584-594

Holliday TW & Falsetti AB (1995) Lower limb length of European early modern humans in relation to mobility and climate *J Hum Evol* **29**: 141-53

Holloway RL (1981) Volumetric and asymmetry deterrminations on recent hominoid endocasts : Spy I and II, Djebel Irhoud I and the Salé Homo erectus specimens with some notes on Neandertal brain size *Am J Phys Anthropol* **55**: 385-393

Holloway RL "The poor brain of *Homo sapiens neanderthalensis*: see what you Please…" in: Delson E (Ed) *Ancestors: the hard evidence* Alan Liss Inc, New York 1985 pp. 319-324

Holmes JA, Atkinson T, Darbyshire DPF, Horne DJ, Joordens J, Roberts MB, Sinka KJ & Whittaker JE (2010) Middle Pleistocene climate and hydrological environment at the Boxgrove hominin site (West Sussex, UK) from ostracod records *Quat Sci Rev* **29**: 1515-1527

Holt BM & Formicola V (2008) Hunters of the Ice Age: The Biology of Upper Paleolithic People *Yearbook Phys Anthropol* **51**: 70-99

Holton NE & Franciscus RG (2008) The paradox of a wide nasal aperture in coldadapted Neandertals: a causal assessment *J Hum Evol* **55**: 942-951

Horan RD, Bulte E & Shogren J (2005) How trade saved humanity from biological exclusion: An economic theory of Neanderthal extinction *Journal of Economic Behavior and Organization* **58**: 1-29

Horowitz A & Gat JR (1984) Floral and isotopic indications for posible summer rains in Israel durinf wetter climates *Pollen et Spores* **26**: 61-68

Horowitz A *Palinology of Arid Lands* Elsevier Science Publishers, Amsterdam 1992

Houghton P (1978) Dental evidence for dietary variation in prehistoric New Zealand *Journal of the Polynesian Society* **87**: 257-263

Hovers E "Territorial behavior in the Middle Paleolithic of the Southern Levant" in: Conard NJ (Ed) *Settlement Dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age* Kerns Verlag, Tübingen 2001 pp. 123-152

Howell FC (1952) Pleistocene Glacial ecology and the evolution of "Classic Neandertal" man Southwestern *Journal of Anthropology* **8**(4):377-410

Howell FC (1957) The evolutionary significance of variations and varieties of Neanderhal man *Quat Rev Biol* **32**: 330-347

Howell FC *Early Man* Time Incorporated, New York 1965

Howell FC "Evolutionary implications of altered perspectives on hominine demes and populations in the later Pleistocene" in: Akazawa T, Aoki K & Bar-Yosef O (Eds) *Neandertals and Modern Humans in Western Asia* Plenum Press, New York 1998 pp. 5-27

Howells W *Getting here: the story of human evolution* The Compass Press, Washington 1997

Howells WW "Neanderthal Man: facts and figures" in: Tuttle RH (Ed) *Paleoanthropology, Morphology and Paleoecology* 1975 pp. 389-407

Hrdlička A (1920) Shovel shaped teeth *Am J Phys Anthropol* **3**: 429-465

Hrdlička A (1927) The Neanderthal phase of Man *J Roy Anthropol Inst* **57**: 249-269

Hrdlička A (1930) The skeletal remains of early man *Smithson Misc Coll* **83**: 1-379

Hrdlička A *The Aleutian and Commander Islands and their inhabitants* Philadelphia: Wistar Institute of Anatomy and Biology, 1945

Hubbe M, Hanihara T & Harvati K (2009) Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide human populations *Anat Rec* **292**: 1720-1733

Hublin JJ (1978) Quelques caractères apomorphes du crâne néandertalien et leur interprétation phylogénétique *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **287**(D): 923-926

Hublin JJ (1980) La Chaise Suard, Engis 2 et La Quina H 18: développement de la morphologie occipitale externe chez l'enfant néandertalien et prénéandertalien *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **291**(D): 669-672

Hublin JJ "Les origines de l'homme de type moderne: Europe occidentale et Afrique du Nord" in: Giacobini G (Ed) *Hominidae. Actes du 2e Congrès intern. de Paléontologie humaine (Turin)* Jaca Book Milan 1989 pp. 423-430

Hublin JJ "Recent human evolution in northwestern Africa" in: Aitken MJ, Stringer CB & Mellars PA (Eds) *The Origin of Modern Humans and the Impact of Chronometric Dating* Princeton University Press, Princeton 1993 pp. 118-131

Hublin JJ, Barroso C, Medina P, Fontugne M & Rey JL (1995) The Mousterian site of Zafarraya (Andalucia, Spain): Dating and implications on the palaeolithic processes of Western Europe *C R Acad Sci Paris* **321** (serie II a): 931-937

Hublin JJ, Spoor F, Braun M, Zonneveld F & Condemi S (1996) A late Neanderthal associated with Upper Palaeolithic artefacts *Nature* **381**: 224-226

Hublin JJ "Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals" in: Akazawa T, Aoki K & Bar-Yosef O (Eds) *Neandertals and Modern Humans in Western Asia* New York: Plenum Press York/London 1998 pp. 295-310

Hublin JJ "Modern-nonmodern hominid interactions: a Mediterranean perspective" in: Bar-Yosef O & Pilbeam D (Eds) *The geography of Neandertals and modern humans in Europe and the greater Mediterranean* Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, MA. Bulletin no. 8, Cambridge 2000 pp. 157-182

Hublin JJ "Northwestern African Middle Pleistocene hominids and their bearing on the emergence of *Homo sapiens" in:* Barham L & Robson-Brown K (Eds) *Human Roots. Africa and Asia in the Middle Pleistocene* CHERUB Western Academic and Specialist Press Lmtd, Bristol 2001 pp. 99-121

Hublin JJ What can Neanderthals tell us about Modern Origins? in: Mellars P, Boyle K, Bar-Yosef O & Stringer C (Eds) *Rethinking the Human Revolution: New Behavioural and Biological Perspectives on the Origin and Dispersal of Modern Humans*. McDonald Institute for Archaeological Research, University of Cambridge, Cambridge 2007 pp. 235-248

Hublin JJ & Roebroeks W (2009) Ebb and flow or regional extinctions? On the character of Neanderthal occupation of northern environments *C R Palévol* **8**: 503-509

Hublin JJ (2009) The origin of Neandertals *PNAS* **106**(38): 16022-16027

Huck WTS, Bowden N, Onck P, Pardoen T, Hutchinson JW & Whitesides GM (2000) Ordering of Spontaneously Formed Buckles on Planar Surfaces *Langmuir* **16**: 3497-3501

Hughen K, Lehman S, Southon J, Overpeck J, Marchal O, Herring C & Turnbull J (2004) 14C Activity and Global Carbon Cycle Changes over the Past 50,000 Years *Science* 303: 202-207

Hughes JA, West NX, Parker DM, van den Braak MH & Addy M (2000) Effects of pH and concentration of citric, malic and lactic acids on enamel, in vitro *Journal of Dentistry* **28**: 147-152

Huguet R "Las primeras ocupaciones humanas de Europa. Una aproximación al estadio de la cuestión" en: VVAA *Miscelania en homenaje a Emiliano Aguirre* Vol. IV Arqueología Zona Arqueológica. Museo Arqueológico Regional de Alcalá de Henares, Alcalá 2004 pp. 238-251

Huguet R *Primeras ocupaciones humanas en la Península Ibérica: paleoeconomía en la Sierra de Atapuerca (Burgos) y la Cuenca de Guadix-Baza (Granada) durante el Pleistoceno Inferior.* PhD 2007

Humphrey LT, Dean MC & Jeffries TE "An evaluation of changes in strontium/calcium ratios across the neonatal line in human deciduous teeth" in: Bailey SE & Hublin JJ (Eds) *Dental Perspectives on Human Evolution* Springer 2007 pp. 303–319

Humphrey LT (2010) Weaning behaviour in human evolution *Seminars in Cell & Developmental Biology* **21**: 453-461

Huntley B & Allen RM "Glacial Environments III: Palaeo-vegetation patterns in Last Glacial Europe in: Van Andel TJ & Davies W (Eds) *Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape during the last Glaciation* McDonald Institute Monographs 2003 pp. 79-102

Huntley B, Alfano MJ, Allen J, Pollard D, Tzedakis C, de Beaulieu JL, Grugger E & Watts W (2003) European vegetation during Marine Isotope Stage-3 *Quat Res* **59**: 195-212

Hutchinson GE (1957) "Concluding remarks" in: Cold Spring Harbor Symposium *Quant Biol* **22**: 415-427

Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia: or, why are there so many kinds of animals? *The American naturalist* 93: 145-159

Hutchinson JMC, McNamara JM, Houston AI & Vollrath F (1997) Dyar's Rule and the Investment Principle: the consequences of a size-dependent feeding rate when growth is discontinuous *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 352:113–138

I

Ichim I, Swain MV& Kieser JA (2006a) Mandibular biomechanics and development of the human chin *J Dent Res* **85**: 638-642

Ichim I, Swain MV& Kieser JA (2006b) Mandibular stiffness in humans: numerical predictions *J Biomech* **39**: 1903-1913

Ichim I, Kieser J & Swain MV (2007) Tongue contractions during speech may have led to the development of the bony geometry of the chin following the evolution of human language: a mechanobiological hypothesis for the development of the human chin *Med Hypotheses* **69**: 20-24

Imbrie J, Hays JD, Martinson DG, McIntyre A & Mix AC, Morley JJ, Pisias NG, Prell WL & Shackleton NJ "The orbital theory of Pleistocene climate: Support from a revisted chronology of the marine ^{18}O record" in: Berger L, J. Imbrie, Hays J, Kukla G & Salzmann B (Eds) *Milankovitch and Climate* Part 1, Reidel Norwell Mass 1984 pp. 269-305

Indriati E, Swisher CC III, Lepre C, Quinn RL, Suriyanto RA, Hascaryo AT, Grün R, Feibel CS, Pobiner BL, Aubert M, Less W & Antón SC (2011) The Age of the 20 Meter Solo River Terrace, Java, Indonesia and the Survival of *Homo erectus* in Asia *PLoS ONE* **6**(6): e21562

Ingold T "The hunter and his spear: notes on the cultural mediation of social and ecological systems" in: Sheridan A & Bailey G (Eds) *Economic archaeology* BAR International Series, Oxford 1981 pp. 119-130

Ingold T "The optimal forager and the economic man" in: Ingold T (Ed) The perception of the environment: Essays on livelibood, dwelling and skill. London: Routledge 2000 pp. 27-39

Isaac G (1978) The food sharing behavior of proto-human hominids *Scientific American* **238**: 99-108

J

Jackes M "Paleodemography: problems and techniques" in: Saunders SR & Katzenberg MA (Eds) *Skeletal biology of past peoples Research methods* Wiley-Liss New York, 1992

Jackes M & Lubell D "Dental pathology and diet:second thoughts" in: Otte M (Ed) *Nature et Culture: Actes du Colloque International de Liège, 13-17 décembre 1993* Etudes et Recherches Archéologiques de L'Université de Liège n. 68; 1999 pp. 457-480

Jackes M, "Building the bases for paleodemographic analysis: Adult age estimation" in: Katzenberg MA & Saunders SR (Eds) *Biological Anthropology of the Human Skeleton* Wiley-Liss, New York 2000

Jacobi RM & Higham TFG (2008) The ''Red Lady'' ages gracefully: new ultrafiltration AMS determinations from Paviland *J Hum Evol* **55**: 898-907

Jalut G, Carrión J, David F, Gonzalez Samperiz, Sanchez Goni MF, Tonkov S & Willis K "The vegetation around the Mediterranean Basin during the Last Glacial Maximum and the Holocene climatic optimum" in: Petit-Maire N & Vrielinck B (Eds) *The Mediterranean Basin: the Last Two Climatic Extremes*. *Explanatory Notes of the Maps*, Maison Méditerranéenne des Sciences de l'Homme 2005 pp. 37-55

James SR (1989) Hominid use of fire in the Lower and Middle Pleistocene: a review of the evidence *Curr Anthropol* **30**: 1-26

Jankovic I, Karavanić I, Ahern JCM, Brajkovic D, Lenardic JM & Smith FH (2006) Vindija Cave and the Modern Human peopling of Europe *Coll Anthropol* **30**(3): 457-466

Jelinek AJ (1966) Jaw and an intermediate type of Neanderthal Man from Czechoslovakia *Nature* **212**: 701-702

Jelinek AJ (1969) Neanderthal man and Homo sapiens in Central and Eastern Europe *Curr Anthropol* **10**(5): 475-503

Jelinek AJ, Farrand WR, Haas GAH & Goldberg P (1973) New excavations at the Tabun Cave, Mount Carmel, Israel, 1967-1972: A preliminary report *Paléorient* **1**: 151-183

Jelinek AJ (1980) Variability and geography Contribution to our knowledge of European and North African Middle Pleistocene Hominids *Anthropologie* **18**: 109-114

Jelinek AJ (1982) The Tabun Cave and Paleolithic man in the Levant *Science* **216**: 1369-1375

Jelinek AJ (1988) Anthropologische Funde aus der Kulna-Hohle *Anthropos* **24**: 261-283

Jenning R, Finlayson C, Fa D & Finlayson G (2011) Southern Iberia as a refugee for the last Neanderthal populations *Journal of Biogeography* **38**(10): 1873-1885

Jernvall J & Selänne L (1999) Laser confocal microscopy and geographic information Systems in the study of dental morphology *Palaeo Elec* **2**(1): 1-17

Jiménez-Espejo FJ, Martínez-Ruiz F, Finlayson C, Paytan A, Sakamoto T, Irtega-Huertas M, Finlayson G, Iijima K, Gallego-Torres D & Fa D (2007) Climate forcing and Neanderthal extinction in Southern Iberia: insights from a multiproxy marine record *Quat Sci Rev* **26**: 836-852

Jochim MA "The Upper Paleolithic" in: Milisauskas S (Ed) *European Prehistory* Kluwer Academic, New York 2002 pp 55-114

Joffroy R & Mouton P (1946) La Station magdalénienne de Farincourt (H.-M.) *Bull Soc préhist française* **43**(3-4): 91-100

Johanson D, White T & Coppens Y (1982) Dental remains from the Hadar formation, Ethiopia: 1974-1977 collections *Am J Phys Anthropol* **57**: 545-603

Johanson D & Blake E *From Lucy to Language* Simon & Schuster, New York 1996

Johansson AK, Sorvari R, Birkhed D & Meurman JH (2001) Dental erosion in deciduous teeth-an in vivo and in vitro study *Journal of Dentistry* **29**: 333-340

Johnsen SJ, Clausen HB, Dansgaard W, Fuhrer K, Gundestrup N, Hammer CU, Iversen P, Jouzel J, Stauffer B & Steffensen JP (1992) Irregular glacial interstadials recorded in a new Greenland ice core *Nature* **359**: 311-313

Johnson BJ, Miller GH, Fogel ML, Magee JW, Gagan MK & Chivas AR (1999) 65,000 Years of Vegetation Change in Central Australia and the Australian Summer Monsoon *Science* **284**: 1150-1152

Johnston FE (Ed) *Nutritional Anthropology* Allan R Liss, New York 1987

Jones M "Moving north: archaeobotanical evidence for plant diet in Middle and Upper paleolithic Europe" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds), *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence* Springer Science + Business Media B.V. 2009 pp. 171-180

Jones JS & Rouhani S (1986) How small was the bottleneck? *Nature* 319: 449-450

Jordan P *Neanderthal. Neanderthal man and the history of Human origins* Butler & Tanner, Sutton Publishing 1999

Jöris C (2002) The magdalanian assemblages from Ardèche (France) in the Mediterranean Basin context *L'Anthropologie* **106**: 99-134

Jöris O, Alvarez Fernandez E & Weninger B (2003) Radiocarbon evidence of the Middle to Upper Palaeolithic transition in southwestern Europe. *Trabajos de Prehistoria* **60**: 15-38

Jöris O & Street M (2008) At the end of the 14C timescale - The Middele to Upper Palaeolithic record of Western Eurasia *J Hum Evol* **55**: 782-802

Jouzel J, Barkov NI, Barnola JM, Bender M, Chappellaz J, Genthon C, Kotlyakov VM, Lipenkov V, Lorius C, Petit JR, Raynaud D, Raisbeck G, Ritz C, Sowers T, Stievenard M, Yiou F & Yiou P (1993) Extending the Vostok ice-core record of paleoclimate to the penultimate glacial period *Nature* **364**: 407-412

K

Kahlke RD, García N, Kostopoulos DS, Lacombat F, Lister AM, Mazza PPA, Spassov N & Titov VV (2010) Western Palaearctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe *Quat Sci Rev* **30**: 1368-1395

Kaidonis JA, Townsend GC & Richards LC (1992) Brief communication: Interproximal tooth wear: a new observation *Am J Phys Anthropol* **88**: 105-107

Kaidonis JA, Richards LC, Townsend GC & Tansley GD (1998) Wear of human enamel: a quantitative in vitro assessment *J Dent Res* **77**: 1983-1990

Kaidonis JA (1999) Experimental studies of human dentine wear *Arch Oral Biol* **44**(10): 885-887

Kaidonis JA *Tooth wear: aetiology and effects* TD Campbell Symp, Adelaide Dental School 2000

Kaidonis JA (2008) Tooth wear: the view of the anthropologist *Clin Oral Invest* **12**(1): 21-26

Kaifu Y (2000) Tooth wear and compensatory modification in anterior dentoalveolar complex in humans *Am J Phys Anthropol* **111**: 369–392

Kaifu Y, Kazutaka K, Townsend GC & Richards LC (2003) Tooth Wear and the "Design" of the Human Dentition: A Perspective From Evolutionary Medicine *Yearbook Phys Anthropol* **46**: 47-61

Kaiser TM & Katterwe H (2001) The application of 3D-Microprofilometry as a Tool in the Surface Diagnosis of Fossil and Sub-Fossil Vertebrate Hard Tissue. An Example from the Pliocene Upper Laetoli Beds, Tanzania *Int J Osteoarch* **11**: 350-356

Kaiser TM & Brinkmann G (2006) Measuring dental wear equilibriums. The use of industrial surface texture parameters to infer the diets of fossil mammals *Palaeogeo, Palaeoclim, Palaeoecol* **239**: 221-240

Kaplan H & Hill K "The evolutionary ecology of food acquisition" in: Smith EA & Winterhalder B (Eds) *Evolutionary Ecology and Human Behaviour* Aldine de Gruyter New York 1992 pp. 167-201

Kaplan H, Hill K, Lancaster J & Hurtado AM (2000) A theory of human life history evolution: diet, intelligence, and longevity *Evol Anthropol* **9**: 156-185

Kaplan HS & Robson AJ (2002) The emergence of humans: The coevolution of intelligence and longevity with intergenerational transfers *PNAS* 99(15): 10221-10226

Karavanić I (1995) Upper Paleolithic occupation levels and late-occurring Neandertal at Vindija Cave (Croatia) in the context of Central Europe and the Balkans *J Anthropol Res* **51**(1): 9-35

Karavanić I (2000) "Research on the Middle Paleolithic in Dalmatia, Croatia" Cambridge *Antiquity* **74**: 777-778

Karavanić I "The Middle Paleolithic settlement of Croatia" in: Conard NJ (Ed) *Settlement Dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age* Vol. 2 Kerns Verlag, Tübingen 2004 pp. 185-200

Katzenberg MA & Saunders SR *Biological Anthropology of the Human Skeleton* Wiley Liss, New York 2000

Kaufman D *Archaeological Perspectives on the Origins of Modern Humans: A View from the Levant* Bergen and Garvey, Westport 1999

Kaufman D (2002a) Re-evaluating subsistence skills of levantine Middle and Upper Paleolithic hunters: a comparison of the faunal assemblages *Oxford J Arch* **21**(3): 217-229

Kaufman, D (2002b) Redating the Social Revolution: The Case for the Middle Paleolithic *J Anthrop Res* **58**(4): 477-492

Kay RF (1975) The functional adaptations of primate molar teeth *Am J Phys Anthropol* **43**: 195-216

Kay RF 1987 Analysis of primate dental microwear using image processing techniques *Scanning microscopy* **1**(2): 657-662

Keddie G "Simbolism and context: The world history of labret and cultural diffusion on the Pacific Rim" Paper presented at the Circum-Pacific prehistory Conference (session VIII) *Prehistoric Trans-Pacific Contacts* Seattle, Washington 1989: http://www.royalbcmuseum.bc.ca/content_files/files/labretw89papersept5-07forweb.pdf

Keeley LH *Experimental determination of Stone tool uses. A microwear analysis* The University of Chicago Press, Chicago & London 1980

Keeley LH (1988) Hunter–gatherer economic complexity and "population pressure" *J Anthropol Arch* **7**: 373-411

Keeley LH "Protoagricultural practices among hunter–gatherers: A cross-cultural survey" in: Price TD & Gebauer AB (Eds) *Last Hunters-First Farmers: New Perspectives on the Prehistoric Transition to Agriculture*, School of American Research Press, Santa Fe 1995 pp. 243- 272

Keene H (1998) Are we underestimating canine sexual dimorphism in humans? *Am J Phys Anthropol* S**26**: 197

Keith A (1911) Discovery of the teeth of Palaeolithic man in Jersey *Nature* **86**: 414

Keith A (1913) Problems relating to the teeth of the earlier forms of prehistorical man *Proc R Soc Med (Odontol)* **6**: 103-119

Keith A "Mount Carmel man: His bearing on the ancestry of modern races" in: MacCurdy GG (Ed) *Early Man* Lippincot, New York 1937 pp. 41-52

Kelly RL *The foraging spectrum: diversity in Hunter-gatherer lifeways* Smithsonian Institution Press, Washington DC 1995

Kelly RL *Prehistory of the Carson Desert and Stillwater Mountains: Environment, Mobility, and Subsistence in a Great Basin Wetland*. The University of Utah Press, Salt Lake City, 2001

Kennard AS (1942) Faunas of the high terrace at Swanscombe *Proceedings of the Geological Association of London* **53**: 105

Kennedy GE (2005) From the ape's to the weanling's dilemma: early weaning and its evolutionary context *J Hum Evol* **48**: 123-145

Kerr JT & Parker L (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high energy regions *Nature* **385**: 252-254

Key C & Aiello LC (2000) A prisoner's dilemma model of the evolution of paternal care *Folia Primatologica* **71**: 77-92

Kieser JA, Groeneveld HT & Preston CB (1985) Paterns off dental wear in the Lengua Indians of Paraguay *Am J Phys Anthropol* **66**: 21-29

Kieser JA *Human Adult Odontometrics* Cambridge Studies in Biologic Anthropology 4 Cambridge University Press, Cambridge 1990

Kieser JA, Dennison KJ, Kaidonis JA, Huang D, Herbison PGP & Tayles NG (2001a) Pattern of dental wear in the early Maori dentition *Int J Osteoarchaeol* **11**: 206-217

Kieser JA, Kelsen A, Love R, Herbison PGP & Dennison KJ (2001b) Periapical lesions and dental wear in the early Maori *Int J Osteoarchaeol* **11**: 290-297

Kieser JA, Bernal V, Waddell JN, Dip M & Raju S (2007) The uniqueness of the human anterior dentition: a geometric morphometric analysis *J For Sci* **52**(3): 671-677

King T, Andrews P & Boz B (1999) Effect of taphonomic processes on dental microwear *Am J Phys Anthropol* **108** (3): 359-373

Klaatsch H & Hauser O (1909) Homo mousteriensis Hauseri *J Arch Anthropol* **35**: 287-297

Klein RGG & Scott K (1986) Re-analysis of faunal assemblages from the Haua Fteach and other Late Quaternary archaeological sites in Cyrenaican Libya *J Arch Sci* **13**: 515-542

Klein RGG *The human career Human biological and cultural origins* University of Chicago Press 1989 (see also ed. 1999 and 2009)

Klein RGG (2000) Archaeology and the evolution of human behavior *Evol Anthropol* **9**: 7-36

Klein RGG & Edgar B *The dawn of human culture* John Wiley, New York 2002

Klein RGG & Steele TE (2008) Gibraltar data are too sparse to inform on Neanderthal exploitation of coastal resources *PNAS* **105**(51e): 115

Klima B "Die archäologische Erforschung der Höhle Švédův stůl" in: Klima B, Musil R, Jelínek J & Pelísek J (Eds) *Die Erforschung der Höhle Švédův stůl 1953-1955* Anthropos 13 NS 5, Brno 1962 pp. 9-96

Klingenberg CP & McIntyre GS (1998) Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods *Evolution* **52**: 1363-1375

Koenneck P, Niven L & Uerpmann HP (2004) Middle Paleolitrhic subsistence in the Lone Valley (Swabian Alb, Southern Germany) *Int J Ostearchaeol* **14**: 212-224

Kolen J "Hominids without homes: On the nature of Middle Palaeolithic settlement in Europe" in: Roebroeks W & Gamble C (Eds) The Middle Palaeolithic of Europe University of Leiden, Leiden 1999 pp. 139-175

Koller J, Baumer U & Mania D (2001) High-tech in the middle Palaeolithic: Neandertal-manfactured pitch identified *Eur J Archaeol* **4**: 385-397

Kondo S, Townsend GC & Yamada H (2005) Sexual dimorphism of cusp dimensions in human maxillary molars *Am J Phys Anthropol* **128**(4): 870-877

Kotsakis T (1991) Late Pleistocene fossil microvertebrates of Grotta Breuil (Monte Circeo, Central Italy) *Quaternaria Nova* **1**: 325-332

Kovacs I (1967) Contribution to the ontogenic morphology of roots of human teeth *J Dent Res* **46**: 865-87

Kovanda J "Molluscs from the section with the skeleton of Upper Palaeolithic man at Dolni Vestonice" in: Svoboda J (Ed) *Dolni Vestonice II—Western Slope* ERAUL 54, Liège 1991 pp. 89-96

Kozlówski JK & Bandi HG (1984) The Paleohistory of Circumpolar Artic Colonization *Artic* **37**(4): 359-372

Kozlówski JK "A multiaspectual approach to the origins of the upper Paleolithic in Europe" in: Mellars P (Ed) *The emergence of modern humans: am archaeological perspective* Edinburgh University press, Edinburgh 1990 pp. 419-437

Kozlówski JK "The problem of cultural continuity between the Middle and the Upper Paleolithic in Central and Eastern Europe" in: Bar-Yosef O & Pilbeam D (Eds) *The Geography of Neanderthals and Modern Humans in Europe and in the Greater Mediterranean* MA: Harvard University (Peabody Museum Bulletin, 8) Cambridge 2000 pp. 77-105

Kozlówski JK (2005) Paleólithique Supérieur et Mésolithique en Méditerranée: cadre culturel *L'Anthropologie* **109**: 520-540

Kraatz R "A review of recent research on Heidelberg Man, Homo erectus heidelbergensis" in: Delson E (Ed) *Ancestors: the Hard Evidence* Colloquium, Alan R Liss Inc, New York 1985 pp. 268-271

Kraatz R "Der Mensch von Mauer e Homo erectus heidelbergensis" in: Beinhauer KW & Wagner GA (Eds) *Die Schichten von Mauer. 85 Jahre Homo erectus heidelbergensis* Edition Braus, Reiss-Museum der Stadt Mannheim 1992 pp. 22-35

Kramer A, Crummett TL & Wolpoff MH (2001) Out of Africa and into the Levant: replacement or admixture in western Asia? *Quat Int* **75**:51-63

Krause J, Orlando L, Serre D, Viola B, Prufer K, Richards M P, Hublin J-J, Hanni C, Derevianko A P & Paabo S (2007) Neanderthals in central Asia and Siberia *Nature* **449**: 902-904

Krause J, Fu Q, Good JM, Viola B, Shunkov MV, Derevianko AP & Pääbo S (2010) The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia *Nature* **464**: 894-897

Krings M, Stone A, Schmitz RW, Krainitzki H, Stonekinq M & Pääbo S (1997) Neandertal DNA sequences and the origin of Modern Humans *Cell* **90**: 19-30

Krings M, Salem AE, Bauer K, Geisert H, Malek AK, Chaix L, Simon C, Welsby D, Di Rienzo A, Utermann G, Sajantila A, Pääbo S & Stoneking M (1999) mtDNA analysis of Nile River Valley populations: a genetic corridor or barrier to migration? *Am J Hum Genet* **64**(4): 1166-1176

Krings M, Capelli C, Tschentscher F, Geisert H, Meyer S, von Haeseler AV, Grossschmidt K, Possnert G, Paunovic M & Pääbo S (2000) A View of Neanderthal Genetic Diversity *Nature Genetics* **26**: 144-14

Krönneck P, Niven L & Uerpmann HP (2004) Middle Palaeolithic Subsistence in the Lone Valley (Swabian Alb, Southern Germany) *Int J Osteaoarchaeol* **14**: 212-224

Kubiak H "Large mammals and the Neanderthal Man" in: Laville H (Ed) *L'Homme de Neandertal. L'Environment* Vol. 2 Actes du colloque international de Liège. Études et Reserches Archéologiques de l'Université de Liège, 29, Liège 1988 pp. 87-94

Kuhn SL *Mousterian lithic technology: An ecological perspective* Princeton University Press: Princeton 1995

Kuhn SL"The economy of lithic raw materials and the economy of food procurement" in: Brugal JP, Meignen L & Pathou-Mathis M (Eds) *Économie préhistorique: les comportements de subsitance au paléolithique* Actes des Rencontres 23-25 octobre 1997 Sophia Antipolis: APDCA 1998 pp. 215-225

Kuhn SL & Sarther K "Food, lies, and paleoanthropology: Social theory and the evolution of sharing in humans" in: Schiffer M (Ed) *Social theory in archaeology* University of Utah Press, Salt Lake City 2000 pp: 79-96

Kuhn S & Stiner MC "The antiguity of hunter-gatherers" in: Panter-Brick C, Layton RH & Rowley-Conwy A (Eds) *Hunter-gatherers: Interdisciplinary perspectives* Cambridge University Press, Cambridge 2001 pp. 99-142

Kuhn SL (2002) Pioneers of Microlithization: The "Proto-Aurignacian" of Southern Europe *Archeological Papers of the American Anthropological Association* 12: 83-93

Kuhn SL "In what sense is the Levantine Initial Upper Paleolithic a "transitional" industry?" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 61-69

Kuhn SL & Stiner M C (2006) Whar's a mother to do? The division of labor among Neanderthals and Modern Humans in Eurasia *Curr Anthropol* **47**(6): 953-980

Kukla G, McManus JF, Rousseau DD & Chuine I (1997) How long and how stable was the last interglacial? *Quat Sci Rev* **16**: 605-612

Kupczik K & Dean MC (2008) Comparative observations on the tooth root morphology of Gigantopithecus blacki *J Hum Evol* **54**: 196-204

Kupczik K & Hublin JJ (2010) Mandibular molar root morphology in Neanderthals and Late Pleistocene recent *Homo sapiens J Hum Evol* **59**: 525-541

Kurtén B "The relative ages of the australopithecines of Transvaal and the pithecanthropines of Java" in: Kurth G (Ed) *Evolution und Hominisation* Stuttgart, Fisher 1962 pp. 74-80

Kuzmin YV, Burr GS, Jull AJT & Sulerzhitsky LD (2004) AMS ^{14}C age of the Upper Paleolithic skeletons from Sunghir site, Central Russian Plain *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research* B **223-224**: 731-734

Kuzmin YV (2008) Siberia at the Last Glacial Maximum: Environment and Archaeology *J Arch Res* **16**: 163-221

L

Lahr MM & Foley RA (1994) Multiple dispersals and modern human origins *Evol Anthropol* 3: 48-60

Lahr MM (1994) The Multiregional Model of modern human origins: a reassessment of its morphological basis *J Hum Evol* **26**: 23-56

Lahr MM (1995) Patterns of modern human diversification: Implications for Amerindian origins *Yrbook Am J Phys Anthropol 38(21): 163-198*

Lahr MM *The Evolution of Modern Human Cranial Diversity: A Study in Cranial Variation* Cambridge University Press 1996

Lahr MM & Foley RA (1998) Towards a theory of modern human origins: geography, demography and diversity in recent human evolution *Ybook Am J Phys Anthropol* **41**: 137-176

Lahr MM & Foley RA "Mode 3, Homo Helmei, and the pattern of human evolution in the Middle Pleistocene" in: Barham L & Robson Brown K (Eds) *Human Roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene* Western Academic & Specialist Press: Bristol 2001 pp. 23-39

Lahr MM & Foley RA "Demography, dispersal, and human evolution in the Last Glacial Period" in: van Andel TH & Davies W (Eds) *Neanderthals and modern humans in the Europe landscape during the Last Glaciation*: MacDonald Institute for Archaeological Research. Cambridge 2003 pp. 241-256

Laj C, Mazaud A & Duplessi JC (1996) Geomagnetic intensity and ^{14}C abundance in the atmosphere and ocean during the past 50 kyr *Geophysical Research Letters* **23**: 2045-2048

Lalueza C *El patrón de microestriación dentaria como indicador de dieta en grupos actuales cazadores-recolectores y su aplicación a fósiles humanos* Memoria de grado de la facultad de Biología-Universidad de Barcelona 1991

Lalueza C & Berkovitz B (1992) Differences in Striations Pattern in Individuals with Unilateral Buccal Pathologies *International Journal of Anthropology* **7**: 27-39

Lalueza C (1992) Information obtained from the microscopic examination of cultural striations in human dentition *Int J Osteoarchaeol* **2**: 155-169

Lalueza Fox C & Pérez-Pérez A (1993) The diet of the Neanderthal Child Gibraltar 2 (Devil's Tower) through the study of the vestibular striation pattern (Le régime alimentaire de l'enfant Néandertal de Gibraltar 2 (Devil's Tower) à travers l'etude des différentes stries vestibulaires) *J Hum Evol* **24** (1): 29-41

Lalueza C, Pérez-Pérez A & Turbon D (1993a) Microscopic study of the Banyoles mandible (Girona, Spain): diet, cultural activity and toothpick use *J Hum Evol* **24**: 281-300

Lalueza C, Pérez-Pérez A & Turbon D "Estudi microscòpic de la dentició de la mandíbula de Banyoles: dieta, desgast, habits higiènics i cultural" in: Maroto J (Ed) *La mandíbula de Banyoles en el context dels fossils humans del Pleistocè* Centre d'investigacions arqueològiques, Girona 1993b Serie 13 pp. 117-128

Lalueza C, Pérez-Pérez A, Chimenos E, Maroto J & Turbon D "Estudi radiogràfic i microscòpic de la mandíbula de Banyoles: patologies i estat de conservació" in: Maroto J (Ed) *La mandíbula de Banyoles en el context dels fossils humans del Pleistocè* Centre d'investigacions arqueològiques, Girona 1993c Serie 13 pp. 135-144

Lalueza Fox C & Pérez-Pérez A (1994a) Cutmarks and post-mortem striations in fossil human teeth *Human Evolution* **9**(2): 165-172

Lalueza C & Pérez-Pérez A (1994b) Dietary information through the examination of plant phytoliths on the enamel surface of human dentition *J Arch Sci* **21**: 29-34

Lalueza C & Pérez-Pérez A (1994c) Surcos interproximales en dientes prehistóricos y su atribución al uso repetitivo de palillos *Zephyrus* **46**: 95-102

Lalueza C, Pérez-Pérez A & Turbón D (1996) Dietary inferences through buccal microwear analysis of Middle and Upper Pleistocene human fossils *Am J Phys Anthropol* **100**: 367-387

Lalueza C & Frayer DW (1997) Non-dietary marks in the anterior dentition of the Krapina Neanderthals *Int J Osteoarchaeol* **7**: 133-149

Lalueza-Fox C "DNA antiguo: criterios de autentificación y aplicaciones" in: Rubio Jara S & Baquedano Pérez E (Eds) *Miscelanea en homenaje a Emiliano Aguirre*. *Paleoantropología* Vol. 3 2004 pp. 212-219

Lalueza-Fox C, Sampietro ML, Caramelli D, Puder Y, Lari M, Calafell F, Martínez-Maza C, Bastir M, Fortea J, de la Rasilla M, Bertranpetit J & Rosas A (2005) Neandertal evolutionary genetics; mitochondrial DNA data from the Iberian península *Mol Biol Evol* **22**: 1077-1081

Lalueza-Fox CC, Krause J, Caramelli D, Catalano G, Milani L, Sampietro ML, Calafell F, Martinez-Maza C, Bastir M, Garcia-Tabernero A, de La Rasilla M, Fortea J, Paabo S, Bertranpetit J & Rosas A (2006) Mithocondfrial DNA of an Iberian Neanderthal suggest a population affinity with other european neandertals *Curr Biol* **16**R: 629-630

Lam YM, Pearson OM & Smith CM (1996) Chin morphology and sexual dimorphism in the fossil hominid mandible sample from Klasies River Mouth *Am J Phys Anthropol* **100**: 545-557

Lambeck K & Chappell J (2001) Sea level changes through the last glacial cycle *Science* **292**: 679-686

Lambeck K, Yokoyama Y & Purcell A (2002) Into and out of the Last Glacial Maximum: sea-level change during Oxygen Isotope Stages 3 and 2 *Quat Sci Rev* **21**: 343-360

Lancaster JB (1968) On the evolution of tool-using behavior *American Anthropologist* **70**(1): 56-66

Landau D & Everitt BS *A handbook of statistical analyses using SPSS* Chapman & Hall/CRC 2004

Laroulandie V *Taphonomie et Archéozoologie des Oiseaux en Grotte : Applications aux Sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège)* PhD, 2000

Laroulandie V (2004) "Explotation des resources aviaries Durant le Paléolitique en France: bilan critique et perspectives" in : *24 rencontre internationale d'archeologie et d'histoire antique* APDCA Editions

Larsen CS (1985) Dental modifications and tool use in the Western Great Basin *Am J Phys Anthropol* **67**: 393-402

Larsen CS *Bioarchaeology: Interpreting Behaviour from the Human Skeleton* Cambridge Studies in Biological Anthropology 21. Cambridge University Press, Cambridge 1997a

Larsen E, Gulliksen S, Lauritzen SE, Lie R, Løvlie R & Mangerud J (1987) Cave stratigraphy in western Norway: multiple Weichselian glaciations and interstadial vertebrate faunas *Boreas* **16**: 267-292

Larsen H & Rainey FG "Ipiutak and the Arctic whale hunting culture" In: *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History* 42 American Museum of Natural History, New York 1948

Laughlin WS (1963) Eskimos and Aleuts: Their origins and evolution *Science* **142**(3593):633-645

Laughlin WS "Hunting: an integrating biobehavior system and its evolutionary importance" in: Lee RB & Devore I (Eds) *Man the hunter* Aldine, Chicago 1968 pp. 304-320

Lavaud-Girard F (1987) Les gisements castelperroniens de Quinçay et de Saint-Césaire : quelques comparaisons préliminaires. Les faunes *Actes du 111e Congrès International des Sociétés Savantes : Préhistoire de Poitou-Charentes* Poitiers 1986, Paris pp. 115-123

Lavelle CLB (1970) Analysis of attrition in adult humam molars *J Dent Res* **49**: 822-28

Laville H (1973) The Relative Position of Mousterian Industries in the Climatic Chronology of the Early Wurm in the Perigord *Wolrd Archaeology* **4**(3): 323-329

Laville H & Miskovsky JCL Sédimentologie des dépots paléolithiques en grottes et sous abris in : Laville H & Renault-Miskovsky J (Eds) *Approche écologique de l'Homme fossile* Suppl. de l'AFEQ Paris 1977 pp. 21-22

Laville H, Rigaud JP & Sackett J *Rockshelters in the Perigord. Geological stratigraphy and Archaeological succession* Academic Press, New York 1980

Le Gall O "Analyse paleonthologique de l'ichtofaune de la Grotte Vaufrey" in: Rigaud JPh (Ed) *La Grotte Vaufrey, Paléoenvironments, chronologie et activites humains* Mémoirs de la Société Préhistorique Française 19, 1989 pp. 565-568

Lebel S & Trinkaus E (2002b) Short Note. A carious Neandertal molar from Bau de l'Aubesier *J Arch Sci* **29**(5):555-557

Lebreton V, Renault-Miskovksy J, Carrión JS & Dupré M "Etude palynologique du remplissage de la grotte du Boquete de Zafarraya" in: " in: Barroso Ruiz C & de Lumley H (Eds) *La Grotte du Boquete de Zafarraya (Malaga, Andalousie)* 2006 Vol. I: pp. 629-660

Lee RB & DeVore I (Eds) *Man the hunter* Aldine, Chicago 1968 (also 1987)

Lee RB "What do Hunters do for a Living or How to make out on scarce resources" in: Lee RB & DeVore I (Eds) *Man the hunter* Aldine, Chicago 1968 pp. 30-48

Lee RB & DeVore I *Kalahari Hunter-Gatherers: Studies of the !Kung San and Their Neighbors* (Hardcover) Harvard University Press 1976

Lee A *Étude préliminaire de l'analyse des microusures dentaires sur les Hominidés de Java, Indonésie* PhD, 2006

Lee-Thorp JA & Sponheimer M (2006) Contributions of biogeochemistry to understanding hominin dietary ecology *Ybook Am J Phys Anthropol* **49**:131-148

LeGeros RZ, Piliero JA & Pentel L (1983) Comparative properties of deciduous and permanent (young and old) human enamel *Gerodontology* **2**: 1-8

Leihg RW (1925) Dental pathology of Indian tribes of varied environamental and food conditions *Am J Phys Anthropol* **8**: 179-99

Lenoir M (1974) Facies et culture *Bull Soc préhist française* **71**: 58-64

Leonard WR & Robertson ML (1994) Evolutionary perspectives on human nutrition: the influence of brain and body size on diet and metabolism *Am J Human Biol* **6**: 77-88

Leonard WR, Robertson ML & Snodgrass JJ "Energetics and evolution of brain size in early Homo" in Roebroecks W (Ed) *Guts and Brains: an integrative approach to the hominin record* Leiden university Press, Leiden 2007 pp. 29-46

Leroi-Gourhan A (1958) Étude des restes humains fossiles provenant des Grottes d'Arcy-sur-Cure *Ann Paléontol* **44:** 87-148

Leroi-Gourhan A *The hunters of the prehistory* Atheneum, New York 1989

Leroyer C & Leroi-Gourhan A (1983) Problèmes de chronologie le castelperronien et l'aurignacien *Bull Soc Préhist française* **80**: 41-44

Leroyer C & Leroi-Gourhan "A Pollen analysis at Saint-Césaire" in: Lévêque F, Backer AM & Guilbaud M (Eds) *Context of a Late Neandertal* Prehistory Press, Madison 1993 pp. 61-70

Lev E, Kislev ME & Bar-Yosef O (2005) Mousterian vegetal food in Kebara Cave, Mt. Carmel *J Archeol Sci* **32**: 475-484

Lévêque F & Vandermeersch B (1980) Découverte de restes humains dans un niveau castelperronien à Saint-Césaire (Charente-Maritime) *CR Acad Sci Paris* **291**: 187-189

Lewin R *Human Evolution: an illustrated introduction* Blackwell Publishing 2005 (5th edition)

Lewis ME *The bioarchaeology of children. Perspectives from biologicakl and forensic anthropology* SBEA, Cambridge University Press, Cambridge 2009

Lieberman DE & Shea JJ (1994) Behavioral Differences between Archaic and Modern Humans in the Levantine Mousterian *American Anthropologist* **96**(2): 300-332.

Lieberman DE (1995) Testing hypotheses about recent human evolution from skulls: integrating morphology, function, development, and phylogeny *Curr Anthropol* **36**: 159-197

Lieberman DE & McCarthy RC (1999) The ontogeny of cranial base angulation in human and chimpoanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions *J Hum Evol* **36**: 487-517

Lisiecki LE & Raymo ME (2005) A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}O$ records *Paleoceanography* **20**: PA1003

Livingston SD (1989) The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies *J Arch Sci* **16**:537-547

Locht JL (2005) Le paléolithique moyen en Picardie: État de la recherche *Revue Archéologique de Picardie* pp. 27-35

Logan WHG & Kronfeld R (1933) Development of the human jaws and surrounding structures from birth to the age of fifteen years *J Am Dent Ass* **20**(3): 379-427

López Sáez JA, López Merino L & Pérez Díaz S (2008) "Historia de la vegetación: una aproximación arqueopalinológica" en: *El Pirulejo (Priego de Córdoba): Cazadores recolectores del paleolítico superior en la sierra Subbética. Estudios en homenaje a la profesora Maria Dolores Asqueiro* Antiguitas 20 pp. 41-48

Lovejoy CO (1981) The origin of man *Science* **211**: 341-50

Lovejoy CO (1985) Dental wear in the Libben population: its functional patternand role in the determination of adult skeletal age death *Am J Phys Anthropol* **68**: 47-56

Lowe JJ & Walker MJC *Reconstructing Quaternary Environments* 2nd Edition Pearson Prentice Hall Editions, England 1997

Lozano M (2001) Estrías culturales en la superficie vestibular de la dentición anterior de los individuos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos) *Rev Esp Antrop Biol* **22**: 39-50

Lozano M, Bermúdez de Castro JM, Martinón-Torres M & Sarmiento S (2004) Cutmarks on fossil human anterior teeth of the Sima de los Huesos site (Atapuerca, Spain) *J Archaeol Sci* **31**: 1127-1135

Lozano M *Estudio del desgaste a nivel microscópico de los dientes anteriores de los homínidos del yacimiento pleistocénico de Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos)* PhD, 2005

Lozano M, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E & Arsuaga JL (2008) Non-masticatory uses of anterior teeth of Sima de los Huesos individuals (Sierra de Atapuerca, Spain) *J Hum Evol* **55**(4): 713-728

Lubell D, Jackes M, Schwarcz H, Knyf M, Meiklejohn C (1994) The Mesolithic-Neolithic transition in Portugal: isotopic and dental evidence of diet *J Archaeol Sci* **21**: 201-216

Lucas PW & Peters CR "Function of postcanine tooth crown shape in mammals" in: Teaford MF, Smith MM & Ferguson MWJ (Eds) *Development, Function and Evolution of Teeth* Cambridge University Press 2000 pp. 282-289

Lucas HR & Pastor R (1988) Activity-Induced patterns of dental abrassion in prehistoric Pakistan: Evidence from Mehgarh and Harappa *Am J Phys Anthropol* **76**: 377-398

Lucas PW, Sui Z, Ang KY, Wah Tan HT, Horn King S, Sadler B & Peri N "Meals Versus Snacks and the Human Dentition and Diet During the Paleolithic" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds), *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence* Springer Science + Business Media B.V. 2009 pp. 31-41

Lukacs JR "Dental paleopathology: methods for reconstructing dietary patterns" in: Liss A (Ed) *Reconstruction of life from the skeleton* New York 1989 pp. 261-286

Lyell C *Nouveaux éléments de géologie* Pitois-Levranet, Paris 1839

M

Maas M (1991) Enamel microstructure and microwear: an experimental study of the response of enamel to shearing force *Am J Phys Anthropol* **85**: 31-49

MacArthur RH & Pianka ER (1966) On the optimal use of a patchy environment *American Naturalist* **100**:603-609

MacArthur RH *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species* Harper and Row, New York 1972 (also Princeton University Press, 1984)

Machiarelli R, Bondioli L, Debénath A, Mazurier A, Tournepiche JF, Birch W & Dean C (2006) How Neanderthal molar teeth grew *Nature* **444**: 748-751

Macho GA & Berner ME (1994) Enamel thickness and the helicoidal occlusion plane *Am J Phys Anthropol* **94**: 327-338

Madella M, Jones MK, Goldberg P, Goren Y & Hovers E (2002) The esploitation of plant resouces by Neanderthals in Amud Cave (Israel). The evidence from phytolith studies *J Archaeol Sci* **29**: 703-719

Magri D (1999) Late Quaternary vegetation history at Lagaccione near Lago di Bolsena (central Italy) *Rev Palaeobot Palynol* **106**: 171-208

Mahoney P *Dental microwear in Natufian Hunter-gatherers and pre-pottery Neolithic agriculturalist of northern Israel* PhD 2005

Mahoney P (2006a) Microwear and morphology: Functional relationships between human dental microwear and the mandible *J Hum Evol* **50**: 452-459

Mahoney P (2006b) Bruef Communication: Intertooth and Interfacet dental microwear variation in an Archaeological sample of Modern Humans from the Jordan valley *Am J Phys Anthropol* **129**: 39-44

Mahoney P (2006c) Dental Microwear from the Natufian Hunter-Gatherers and Early Neolithic Farmers: Compasions Within and Between Samples *Am J Phys Anthropol* **130**: 308-319

Malez M, Simunic An & Simunic Al (1984) Geoloski, sedimentoloskii i paleoklimatski odnosi spilje Vindija i blize okolice *Rad Jugosl akad znan umjetn* **411**:231-264

Mallegni F (1991) Guattari 2 and 3: The stomatognatic apparatus *Quaternaria Nova* **1**: 25-36

Mallegni F (1995) The teeth and periodontal apparatus of the Neandertal mandibles from the Guattari Cave (Monte Circeo, Lazio, Italy) *Z Morphol Anthropol* **80**: 329-351

Mallegni F & Trinkaus E (1997) A reconsideration of the Archi I Neandertal mandible *J Hum Evol* **33**: 651–668

Mallegni F "The earliest European human peopling after the recent discoveries: early Neanderthals or different linajes" in: Condemi S & Weniger GC (Eds) *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe. One hundred fifty years of Neanderthal study* Springer 2011 pp. 55-67

Mandella M, Jones MK, Goldberg P, Goren Y & Hovers E (2002) The exploitation of plant resources by Neanderthals in Amud Cave (Israel): The evidence from Phytolith studies *J Arch Sci* **29**(7): 703-719

Mania D, Mania U & Vlcek E "The Bilzingsleben Site: Homo erectus, his Culture and his Ecosphere" in: Ullrich H (Ed) *Hominid evolution: lifestyles and survival strategies* Archaea, Indiana 1999 pp. 293-314

Mann A & Vandermeersch B (1997) An adolescent female Neandertal mandible from Montgaudier cave, Charente, France *Am J Phys Anthropol* **103**: 507-527

Mann AB & Dickinson ME "Nanomechanics, Chemistry and Structure at the enamel surface" in: Duckworth RM (Ed) *The Teeth and Their Environment*. Monogr Oral Sci. Basel, Karger 2006 vol 19 pp. 105-131

Mann N (2000) Dietary lean red meat and human evolution European *Journal of Nutrition* **39**(2): 71-79

Mann N (2007) Meat in the human diet: an anthropological perspective *Nutrition & Dietetics* **64**(4): S102-S107

Manzi G & Passarello (1995) At the archaic/modern boundary of the genus Homo: the neandertals from Grotta Breuil *Curr Anthropol* **36**(2): 335-366

Manzi G, Bruner E, Caprasecca S, Gualdi G & Passarello P (2001) CT-scanning and virtual reproduction of the Saccopastore Neandertal crania *Riv Antropol* **79**: 61-72

Manzi G (2011) Before the Emergence of *Homo sapiens*: Overview on the Early-to-Middle Pleistocene Fossil Record (with a Proposal about *Homo heidelbergensis* at the subspecific level) *International Journal of Evolutionary Biology* Volume 2011 Article ID 582678

Marean CW & Kim SY (1998) Mousterian large mammal remains from Kobeh cave: behavioral implications for Neanderthals and Early Modern Human *Curr Anthropol* **39:** S79-113

Marean CW & Assefa Z (1999) Zooarchaeological evidence for the faunal exploitation behavior of Neandertals and early modern humans *Evolutionary Anthropology* **8**: 22-37

Marean CW & Assefa Z "The Middle and Upper Pleistocene African Record for the Biological and Behavioral Origins of Modern Humans" in: Brower A (Ed) *African archaeology. A critical introduction* Blackwell Publishing 2005 pp. 93-129

Marean CW, Bar-Matthews M, Bernatchez J, Fisher E, Goldberg P, Herries AIR, Jacobs Z, Jerardino A, Karkanas P, Minichillo T, Nilssen PJ, Thompson E, Watts I & Hope MW (2007) Early human use of marine resources and pigment in South Africa during the Middle Pleistocene *Nature* **449** (7164): 905-908

Markova AK, Simakova AN, Puzachenko AY & Kitaev LM (2002) Environments of the Russian Plain during the Middle Valdai Briansk Interstade (33,000–24,000 B.P.) Indicated by Fossil Mammals and Plants *Quat Res* **57**(3): 391-400

Marks AE "The middle and upper Paleolithic of the Near East and the Nile Valley: the problem of cultural transformations" in: Mellars P (Ed) *The emergence of modern*

humans: am archaeological perspective Edinburgh University press, Edinburgh 1990 pp. 56-80

Marlowe FW (2001) Male contribution to diet and female reproductive success among foragers *Curr Anthropol* **42**: 755-760

Marlowe FW (2005) Hunter-gatherers and human evolution *Evol Anthropol* **14**: 54-67

Maroto J (Ed) *La mandíbula de Banyoles en el context dels fossils humans del Pleistocè* Centre d'investigacions arqueològiques, Girona 1993

Marquet JC "L'homme de neandertal et son environment dans la moitie ouest de la France d'apres les rongeurs" in: Laville H (Ed) *L'Homme de Neandertal. L'Environment* Vol. 2 Actes du colloque international de Liège. Études et Reserches Archéologiques de l'Unibversité de Liège, 29, Liège 1988 pp. 105-110

Márquez Mora B "Los análisis traciológicos como forma de reconstruir las actividades prehistóricas: el caso de la cazac" en: VVAA *Miscelania en homenaje a Emiliano Aguirre* Vol. IV Arqueología Zona Arqueológica. Museo Arqueológico Regional de Alcalá de Henares, Alcalá 2004 pp. 300-311

Martin H *L'Homme Fossile de La Quina* Doin, Paris 1923

Martínez LM & Pérez-Pérez, A (2004) Post-mortem wear as indicator of taphonomic processes affecting enamel surfaces of hominin teeth from Laetoli and Olduvai (Tanzania): implications to dietary interpretations *Anthropologie* **42**(1): 37-42

Martínez LM, Galbany J & Pérez-Pérez A (2004) Paleodemography and dental microwear of *Homo habilis* from East Africa *Anthropologie* **42**(1): 53-58

Martínez LM *Buccal dental microwear in East and South African early* Homo *and* Paranthropus PhD 2010

Martínez-Navarro B & Palmqvist P (1995) Presence of the African machairodont *Megantereon whitei* (Broom 1937) (Felidae, Carnivora Mammalia) in the Lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some considerations on the origin, evolution and dispersal of the genus *J Arch Sci* **22**: 569-582

Martínez-Navarro B & Palmqvist P (1996) Presence of the African saber-toothed felid *Megantereon whitei* (Broom 1937) (Mammalia, Carnivora, Machairodontidae) in Apollonia-1 (Mygdonia basin, Macedonia, Greece) *J Arch Sci* **23**: 869-872

Martinón-Torres M, Bastir M, Bermúdez de Castro JM, Gómez A, Sarmiento S, Muela A & Arsuaga JL (2006) Hominin lower second premolar morphology: evolutionary inferences through geometric morphometric analysis *J Hum Evol* **50**: 523-533

Martinón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Gómez-Robles A, Arsuaga JL, Carbonell E, Lordkipanidze D, Manzi G & Margvelashvili A (2007) Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene *PNAS* **104**: 13279-13282

Martinón-Torres M, Bermúdez De Castro JM, Gómez-Robles A, Margvelashvili A, Prado L, Lordkipanidze D & Vekua A (2008) Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): Morphological analysis and comparative study *J Hum Evol* **55**: 249-273

Martinon-Torres M, Dennell R & Bermudez de Castro JM (2011) The Denisova hominin need not be an out of Africa story *J Hum Evol* **60**: 251-255

Martinson DG, Pisias NG, Hays JD, Imbrie JD, Moore TC & Shackleton NJ (1987) Age dating and the orbital theory of the ice ages: development of a high-resolution 0 to 300.000 year chronostratigraphy *Quat Res* **27**: 1-29

Martrat B, Grimalt JO, López-Martínez C, Cacho I, Sierro FJ, Flores JA, Zahn R, Canals M, Curtis JH & Hodell DA (2004) Abrupt temperature changes in the Western Mediterranean over the past 250,000 years *Science* **306**: 1762-1765

Maslin M, Seidov D & Lowe J (2001) Synthesis of the nature and causes of rapid climate transitions during the *Quaternary Geophysical monograph* **126**: 9-52

Mason BG, Pyle DM & Oppenheimer C (2004) The size and frequency of the largest explosive eruptions on *Earth Bull Volcanol* **66**: 735-748

Mason RJ *Prehistory of Transvaal* University of Witwatersrand Press, Johanesbourg 1962

Mason S, Hather J & Hillman G (1994) Preliminary investigation of the plant macro-remains from Dolni Vestonice II and its implications for the role of plant foods in Paleolithic and Mesolithic *Antiguity* **68**: 48-57

Mass MC (1991) Enamel structure and microwear: An experimental study of the response of enamel to shearing force *Am J Phys Anthropol* **85**: 31-49

Mayhall JT & Saunders SR (1986) Dimensional and discrete dental trait asymmetry relationships *Am J Phys Anthropol* **69**(3): 403-411

Mayhall JT & Kageyama I (1997) A new, three-dimensional method for determining tooth wear *Am J Phys Anthropol* 103(4): 463-469

Mays S, de la Rua C & Molleson T (1995) Molar crown height as means of evaluating existing dental wear scales for estimating age-at-death in human skeletal remains *J Archaeol Sci* **22**: 659-670

Mazza PPA, Martini F, Sala B, Magi M, Colombini MP, Giachi G, Landucci F, Lemorini C., Modugno F, Ribechini E (2006) A New Palaeolithic Discovery: Tar-Hafted Stone Tools in a European Mid-Pleistocene Bone-Bearing Bed. In *J Arch Sci* **33**: 1310-1318

McBrearty S & Moniz M "Prostitutes or providers? Hunting, tool use, and sex roles in earliest *Homo*" in: *Archaeology of gender: Proceedings of the Twenty-second Annual Conference of the Archaeological Association of University of Calgary*. University of Calgary, Calgary 1991 pp. 71-83

McBrearty S & Brooks A (2000) The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behaviour *J Hum Evol* **39**: 453-563

McBrearty S "Down with the revolution" in: Mellars P, Boyle K, Bar-Yosef O & Stringer C (Eds) *Rethinking the human revolution* McDonald Institute monographs, Cambridge 2007 pp. 133-152

McCown TD & Keith A *The Stone Age of Mount Carmel. The human remains from the levalloiso-mousterian* Oxford at the Clarendon Press 1939

McDermott F, Grün R, Stringer CB & Hawkesworth CJ (1993) Mass-spectometric U-series dates for Israeli Neanderthal/Early Modern hominid sites *Nature* **363**: 252-255

McDermott F, Striunger C, Grün R, Williams CT, Din VK & Hawkesworth CJ (1996) New Late-Pleistocene uranium-thorium and ESR dates for the Singa hominid (Sudan) *J Hum Evol* **31**(6): 507-516

McDougall I, Brown FH & Fleagle JG (2005) Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia *Nature* **433**: 733-736

McEwan C, Borrero LA & Prieto A (Ed) *Patagonia. Natural History, Prehistory and etnography at the uttermost end of the earth* British Museum 1997

McKeown AH & Jantz RL "A comparison of craniometric and coordinate data for biological distance studies" in: Slice DE (Ed) *Modern Morphometrics in Phisical Anthropology* Kluwer Academic, New York 2005 pp. 215-230

Mednikova MB, Buzhilova AP & Kozlowskaya MV "Sunghir 2 and Sunghir 3: Age and sex estimation from morphological criteria of skeletal system" in: Alexeeva TI & Bader NO (Eds) *Homo Sunghirensis, Upper Palaeolithic man: Ecological and evolutionary aspects of the investigation* Scientific World, Moscow 2000 pp. 57-60

Meignen L, Beyries S, Speth J & Bar-Yosef O "Acquisition, traitment des matiéres animals et fonction du site au Paléolithique moyen dans la grotte de Kébara (Israel): approche interdisciplinaire" in : Brugal JP, Meignen L & Pathou-Mathis M (Eds) *Économie Prehistorique: Les Comportements de Subsistance au Paléolithique* Éditions APDCA Sophia Antipolis 1998 pp. 227-241

Meignen L, Goldberg P & Bar-Yosef O "The hearths at Kebara cave and their role in site formation processes" in: Bar-Yosef O & Meignen L (Eds) *The Middle and Upper Paleolithic Archaeology of the Kebara Cave, Mt Carmel, Israel* American School of Prehistoric Research Bulletin 49 Peabody Museum, Harvard University, Cambridge 2007 pp. 91-122

Meindl RS & Russell KF (1998) Recent advances in method and theory in paleodemography *Annu Rev Anthrop* **27**: 375-399

Mellars PA (1969) The chronology of Mousterian industries in the Perigord region of south-west France *Proceedings of the Prehistoric Society* **35**: 134-171

Mellars PA "The character of the middle-upper palaeolithic transition in south-west France" in: Renfrew C (Ed) *The Explanation of Culture Change. Models in Prehistory* 1973 pp. 255-276

Mellars PA "The ecological basis of social complexity in the Upper Paleolithic of Southwestern France" in: Price TD & Brown JA (Eds) *Prehistoric Hunter-gatherers. The emergence of social complexity* Academic Press Inc Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, London 1985 pp. 271-297

Mellars PA (1986) A new chronology of the French Mousterian Period *Nature* 322: 410-411

Mellars PA & Stringer CB (Eds) *The Human Revolution: behabioural and biological perspectives on the origins of modern humans* Prionceton University Press, Prionceton 1989

Mellars PA (1989) Major issues in the emergence of modern humans *Curr Anthropol* **30**(3): 349-385

Mellars PA & Grün R (1991) A comparison of the electron-spin-resonance and thermoluminescence dating methods: the results of ESR dating at Le Moustier (France) *Cambridge Archaeological Journal* **1(**2): 269-276

Mellars PA (1992a) Archaeology and the population dispersal hypothesis of modern human origins in Europe *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B* **337**: 225-234

Mellars PA "Technological development within the charentian industries" in: Dibble HL & Mellars PA (Eds) *The Middle Paleolithic: Adaptation, Bahavior and variability* University of Pennsylvania v.4 1992b pp. 32-43

Mellars PA "Archaeology and the population-dispersal hypothesis of modern human origins in Europe" in: Aitken MJ, Stringer CB & Mellars PA (Eds) *The Origin of Modern Humans and the Impact of Chronometric Dating. Philosophical Transactions of the Royal Society* Princeton University Press series B, vol. 337, no. 1280, 1993 pp. 225-234

Mellars PA "La Revolución del Paleolítico Superior" in: Cunliffe B (Ed) *Prehistoria de Europa* Crítica, Barcelona 1994 pp. 47-81

Mellars PA *The Neanderthal legacy: An archaeological perspective from Western Europe* Princeton University Press, Princeton 1996

Mellars PA "The impact of climatic changes on the demography of late Neandertal and early anatomically modern populations in Europe" in: Akazawa T, Aoki K & Bar-Yosef O (Eds) *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*. Plenum Press, New York 1998 pp. 493-507

Mellars PA (1999) The Neandertal problem continued *Cur Anthropol* **40**: 341-364

Mellars PA (2004a) Neanderthals and the modern human colonization of Europe *Nature* **432**: 461-465

Mellars PA (2004b) Reindeer specializacion in the early. Upper Palaeolithic: the evidence from south west France *J Archaeol Sci* **31**: 613-617

Mellars PA (2005) The impossible coincidence. A single-species model for the origins of modern human behavior in Europe *Evol Anthropol* **14**: 12-27

Mellars PA (2006) A new radiocarbon revolution and the dispersal of modern humans in Eurasia *Nature* **439**: 931-935

Mellars PA, Gravina B & Ramsey CB (2007a) Confirmation of Neanderthal/modern human interstratification at the Chatelperronian type-site *PNAS* **104**(9): 3657-3662

Mellars PA, Boyle K, Bar-Yosef O & Stringer C *Rethinking the human revolution* McDonald Institute Monographs Cambridge 2007b

Mellars PA & Gravina B (2008) Châtelperron: Theoretical Agendas, Archaeological Facts, and Diversionary Smoke-Screens *PaleoAnthropology* pp. 43-64

Mellars PA (2010) Neanderthal symbolism and ornament manufacture: The bursting of a bubble? *PNAS* **107**(47): 20147-20148

Menéndez M, Jimeno A & Fernández VM *Diccionario de Prehistoria* Alianza Editorial, Madrid 1997

Merceron G, Escarguel G, Angibault JM & Tixier H (2010) Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? *PloS ONE* **5**(3): e9542

Mercier N, Valladas H, Joron JL Reyss JL, Lévêque F & Vandermeersch B (1991) Thermoluminescence dating of the late Neanderthal remains fron Saint-Césaire *Nature* **351**: 737-739

Mercier N, Valladas H, Joron JL, Schiegl S, Bar-Yosef O & Weiner S (1995a) Thermoluminescence dating and the problem of geochemical evolution of sediments - a case study - the Mousterian levels at Hayonim Israel *Journal of Chemistry* **35**: 137-141

Mercier N, Valladas H, Valladas G, Reyss JL, Jelinek A, Meignen L & Joron JL (1995b) TL Dates of Burnt Flints from Gelinek's Excavations at Tabun and their Implications *J Archaeol Sci* **22**: 495-509

Mercier N & Valladas H (2003) Reassessment of TL age estimates of burnt flints from the Paleolithic site of Tabun Cave *J Hum Evol* **45**: 401-409

Méroc L (1963) Les eléments de datation de la mandibule humaine de Montmaurin (Haute Garonne) *Bull Soc Geol Fr* **7**: 508-515

Michel A, d'Errico F, Lenoble A, Vanhaeren M, Ramirez-Rozzi F, Grootes P, Renou S, Rendu W, Daulny L, Verna C & Roger G "Nouvelles fouilles sur le site aurignacien Chez les Rois (Mouthiers-sur-Boëme, Charentes)" in : Jaubert J, Bordes J-G & Ortega I

(Eds) *Nouvelles fouilles paléolithiques dans le grand sud-ouest*, Société préhistorique française, Paris 2008 pp. 289-299

Michel V, Delanghe D, Bard E, Pettitt P, Yokoyama Y & Barroso C "Datation C-14, U-Th, ESR des niveaux moustériens de la grotte du Boquete de Zafarraya" in: Barroso Ruiz C & de Lumley H (Eds) *La Grotte du Boquete de Zafarraya (Malaga, Andalousie)* 2006 Vol. I: 487-518

Mihlbachler MC, Beatty BL, Caldera-Siu A, Chan D & Lee R (2012) Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy *Palaeontologia Electronica* **15** (1):12A palaeo-electronica.org/content/2012-issue-1-articles/195-microwear-observer-error

Miles AEW (1958) The assessment of age from the dentition *Proc R Soc Med* **51**: 1057-1060

Miles AEW "The dentition in the assessment of individual age in skeletal material" in: Brothwell DR (Ed) *Dental Anthropology* Pergamon Press, London 1963 pp. 191-209

Miles AEW "Teeth as an indicator of age in man" in: Butler PM & Joysey KA (Eds) *Development, Function and Evolution of Teeth* London Academic Press 1978 pp. 455-462

Miles AEW (2001) The Miles method of assessing age from tooth wear revisited *Journal of Archaeological Science* **28**: 973-982

Milisaukas S *European Prehistory: A survey* Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York 2002

Milisauskas S "Early Neolithic, the first farmers in Europe, 7000-5500/5000 BC" in: Milisauskas S (Ed) *European prehistory* Springer, New York 2011 pp. 153-222 (2nd Ed)

Millard AR & Pike AWG (1999) Uranium-series dating of the Tabun Neanderthal: a cautionary note *J Hum Evol* **36**: 581-585

Miller GH, Magee JW, Johnson BJ, Fogel M, Spooner NA, McCulloch MT & Ayliffe LK (1999) Pleistocene extinction of Genyornis newtoni: human impact on Australian megafauna *Science* 283: 205-208

Mills JRE (1955) Ideal dental occlusion in the primates *Dent Pract* **6**: 47-61

Milner GR & Larsen CS "Teeth as artifacts of human behavior: intentional mutilation and accidental modification" in: Larsen CS & Kelly MA (Eds) *Advances in dental anthropology* Wiley-Liss, New York 1991 pp. 357-378

Milton K (1999) A hypothesis to explain the role of meat-eating in human evolution *Evol Anthropol* **8**: 11-21

Milton K (2000) Hunter-gatherer diets: a different perspective *Am J Clin Nutr* **71**: 665-667

Milton K "Hunter-Gatherer diets: wild foods signal relief from diseases of affluence" (Chap. 8) in: Ungar PS & Teaford MF (Eds) *Human diet: Its origin and evolution* Bergin & Garvey, London 2002 pp. 111-122

Minozzi S, Manzi G, Ricci F, Di Lernia S & Borgognini SM (2003) Nonalimentary tooth use in prehistory: an example from early Holocene in central Sahara (Uan Muhuggiag, Tandrat Acacus, Libya) *Am J Phys Anthropol* **120**: 225-232

Miracle PT, Mauch Lenardic J & Brajkovic D (2010) Last Glacial Climates, "Refugia", and Faunal Change in Southeastern Europe: Mammalian Assemblages from Veternica, Velika pećina, and Vindija Caves (Croatia) *Quat Int* **212**: 137-148

Mitani JC & Watts DP (2001) Why do chimpanzee hunt and share meat? *Animal Behaviour* **61**: 915-924

Mithen S (1993) Technology and society during the Middle Pleistocene: hominid group size, social learning and industrial variability *Cambridge Archaeological Journal* **3**(2): 1-18

Mithen S *The Prehistory of the Mind* Thames & Hudson, London 1996

Mitteroecker P & Gunz P (2009) Advances in Geometric Morphometrics *Evol Biol* **36**: 235-247

Moigne AM, Palombo MR, Belda V, Heriech-Bricki D, Kacimi S, Lacombat F, De Lumley MA, Moutoussamy J, Rivals F, Quilès J & Testu A (2006) Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biocronologique des faunes du Pléistocène moyen italien: An Inter relation of a large mammal fauna from la Caune de l'Arago (France) in comparison to a Middle Pleistocene biochronological frame from Italy *L'Anthropologie* **110**: 788-831

Molleson T & Cohen P (1990) The progression of dental attrition staged used for age assessment *J Archaeol Sci* **17**: 363-371

Molleson T & Jones K (1992) Dental evidence for dietary change at Abu Hureya *J Arch Sci* **18**: 525-539

Molnar S (1971) Human tooth wear tooth function and cultural variability *Am J Phys Anthropol* **34**: 175-90

Molnar S (1972) Tooth wear and culture: a survey of tooth functions among some prehistoric populations *Curr Anthropol* **13**: 511-526

Molnar S, Barrett MJ, Brian L, Brace CL, Brose DS, Dewey JR, Frisch JE, Ganguly P, Gejvall NG, Greene DL, Kennedy KAR, Poirier FE, Pourchet MJ, Rhine S, Turner II CG, Valen L, Von Koenigswald GHR, Wilkinson RG, Wolpoff MH & Wright GA (1972) Tooth wear and culture: a survey of tooth functions among prehistoric populations *Curr Anthropol* **13**(5): 511-526

Molnar S & Ward SC (1976) On the Hominid Mastleatory Complex: Biomechanical and Evolutionary Perspectives *J Hum Evol* **6**: 557-568

Molnar S, Mckee JK & Molnar I (1983) Measurements of tooth wear among Australian aborigines I Serial loss of the enamel crown *Am J Phys Anthropol* **61**: 51-65

Molnar S & Molnar I (1985) Observations of dental diseases among prehistoric populations of Hungary *Am J Phys Anthropol* **67**(1): 51-63

Molnar S & Molnar IM (1990) Dental arch shape and tooth wear variability *Am J Phys Anthropol* **82**: 385-395

Molnar S, Hildebolt C, Molnar IM, Radovcic J & Gravier M (1993) Hominid enamel thickness: I, the Krapina Neandertals *Am J Phys Anthropol* **92**: 131-138

Moncel MH & Svoboda J (1998) L'industrie lithique des niveaux eemiens de Předmostí II: (Brno, République Tchèque). Fouilles de 1989-1992. Étude des méthodes d'exploitation, des objectifs du débitage et de l'outillage d'un assemblage microlithique du Paléolithique moyen *Préhistoire européenne* **12**: 11-48

Moncel MH, Daujeard C, Cregut-Bonnoure E, Fernandez P, Faure M & Guerin C (2004) L'occupation de la grotte de Saint Marcel (Ardèche, France) au Paléolithique moyen : stratégie d'exploitation de l'environnement et type d'occupatiom de la grotte. L'exemple des couches i, j et j' *Bull Soc préhist française* **101**: 257-304

Moncel MH, Moigne AM & Comber J (2005) Pre-neandertal behavior during isotopic stage 9 and the beginning of stage 8. New data concerning fauna and lithics in the different occupation levels of Orgnac 3 (Ardèche, South-Est France): occupation types *J Arch Sci* **32**(9): 1283-1301

Moncel MH (2010) Oldest human expansions in Eurasia: Favouring and limiting factors *Quaternary International* **223-224**: 1-9

Moncel MH, Moigne AM, Sam Y & Combier J (2011) The emergence of neandertal technical behavior: New evidence from Orgnac 3 (level 1, MIS 8), southeastern France *Curr Anthropol* **52**(1): 37-75

Monnier JL, Hallegouet B, Hinguant S, Laurent M, Auguste P, Bahain JJ, Falgueres C, Gebhardt A, Marguerie D, Molines N, Morzadec H & Yokoyama Y (1994) A new regional group of the Lower Paleolithic in Brittany (France), recently dated by electron spin resonance *C R Acad Sci* Serie II **319**: 155-160

Monteiro LR & Abe AS (1999) Functional and historical determinants of shape in the scapula of Xenarthran mammals: Evolution of a complex morphological structure *J Morphol* **241**: 251-263

Monteiro LR (2000) Why Morphometrics is Special: The Problem With Using Partial Warps as Characters for Phylogenetic Inference *Syst Biol* **49**(4): 796-800

Montuire S & Marcolini F (2002) Paleoenvironmental significance of the mammalian faunas of Italy since the Pliocene *J Quat Sci* **17:**87-96

Moomaw W, Sims K & Wright P *The environment encyclopedia and directory 2001* European Publications limited United Kingdon 2001

Moran EF *Human adaptability as a response to constraints* Westview Press USA 2000

Morin E, Tsanova T, Sirakov N, Rendu W, Mallye JB & Lévêque F (2005) Bone refits in stratified deposits: testing the chronological grain at Saint-Césaire *J Arch Sci* **32**(7): 1083-1098

Morin E (2008) Evidence for declines in human population densities during the early Upper Paleolithic in western Europe *PNAS* **105**(1): 48-53

Morin E & Laroulandie V (2012) Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals *PLoS One* **7**(3): e32856

Morwood MJ, Brown P, Jatmiko T, Sutikna T, Wahyu Saptomo E, Westaway KE, Awe Due R, Roberts RG, Maeda T, Wasisto S & Djubiantono T (2005) Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia *Nature* **437**: 1012-17

Moss SJ (1998) Dental Erosion *Int Dent J* **48**: 529-539

Mounier A, Marchal F & Condemi S (2009) Is Homo heidelbergensis a distinct species? New insight on the Mauer mandible *J Hum Evol* **56**: 219-246

Mounier A, Condemi S & Manzi G (2011) The Stem Species of Our Species: A Place for the Archaic Human Cranium from Ceprano, Italy *PLoS One* **6**(4): e18821

Moure-Romanillo JA & Cano-Herrera M (1979) Tito Bustillo Cave (Asturias, Spain) and the Magdelanian of Cantabria *World Archaeology* **10**(3): 280-289

Mouton P & Joffroy R *Le Gisement Aurignacien des Rois a Mouthiers (Charente)* IX Supplément à "Gallia" CNRS Paris 1958

Movius HL (1975) Summary of the stratigraphic sequence. Excavation of the Abri Pataud (I) *Bulletin of the American School of Prehistoric Research, Peabody Museum* **30**: 7-18

Müller UC, Pross J & Bibus E (2003) Vegetation response to rapid climate change in Central Europe during the past 140,000 yr based on evidence from the Füramoos pollen record *Quat Res* **59**: 235-245

Müller UC, Pross J, Tzedakis PC, Gamble C, Kotthoff U, Schmiedl G, Wulf S & Christanis K (2011) The role of climate in the spread of modern humans into Europe *Quat Sci Rev* **30**: 273-279

Mulvaney J & Golson J (Eds) Aboriginal Man and Environment in Australia Canberra: Australian National University Press 1971

Münzel SC & Conard NJ (2004) Change and continuity in subsistence during the Middle and Upper Palaeolithic in the Ach Valley of Swabia (south-west Germany) *Int J Osteoarchaeol* **14**: 225-243

Murdock GP (1967) Ethnographic atlas: a summary *Ethnology* **6**: 109-236

Murdock GP "The current status of the world's hunting and gathering peoples" in: Lee RB & DeVore I (Eds) *Man the Hunter* Aldine, Chicago 1968 pp. 13-20

Murphy T (1959a) The changing patter of dentine exposure in human tooth attrition *Am J Phys Anthropol* **17**: 167-178

Murphy T (1959b) Gradients of dentine exposure in human molar attrition *Am J Phys Anthropol* **17**: 179-186

Musil R & Valoch K (1966) Beitrag zur Gliederung des Würms in Mitteleuropa *Eiszeitalter und Gegenwart* **17**: 131-138

Musil R "The fauna" in: Svoboda J (Ed) *Pavlov I: Excavations 1952–53* Eraul 66, Liège, Belgium 1994 pp. 181-209

Musil R "The environment in Moravia during the stage OIS 3" in: Orschiedt, J & Weniger GC (Eds), *Neanderthals and Modern Humans -discussing the transition: central and eastern Europe from 50.000-30.000 BP* Neanderthal Museum, 2000 pp. 68-76

Musil R "The Middle and Upper Paleolithic Game Suite in Central and Southeastern Europe" in: Van Andel TJ & Davies W (Eds) *Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape during the last Glaciation* McDonald Institute Monographs, 2003 pp. 167-190

Mussi M "Continuity and change in Italy at the last glacial maximum" in: Soffer O & Gamble C (Eds) *The world at 18.000 BP, Volume 1: High Latitudes* Unwin Hyman London 1990 pp. 126-147

Mussi M & Roebroeks W (1996) The big mosaic *Cur Anthropol* **37**: 697-699

Mussi M *Earliest Italy. An Overview of the Italian Paleolithic and Mesolithic* Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York 2001 (also 2002)

Mussi M "Women of the Middle Latitudes. The earliest peopling of Europe from a female perspective" in: Roebroecks W (Ed) *Guts and Brains: an integrative approach to the hominin record* Leiden University Press, Leiden 2007 pp. 165-184

N

Nakazawa Y, Strauss LG, González-Morales MR, Cuenca Solana D & Caro Saiz J (2009) On stone-boiling technology in the Upper Paleolithic: behavioral implications from an Early Magdalenian hearth in El Mirón Cave, Cantabria, Spain *J Arch Sci* **36**: 684-693

Nealis SE *The Effect of Freshwater Mussel Consumption on Dental Wear During the Late Archaic Period* MA, 2011

Nelson AJ & Thompson JL "Adolescent Postcranial growth in *Homo Neanderthalensis*" in: Minugh-Purvis N & McNamara KJ *Human Evolution through Developmental change* The Johns Hopkins University Press, London 2002 pp. 442-463

Niewoehner W (2001) Behavioral inferences from the Skhul/Qafzeh early modern human hand remains *PNAS* **98**(6): 2979-2984

Nitychoruk J, Bińka K, Hoefs J, Ruppert H & Schneider J (2005) Climate reconstruction for the Holsteinian Interglacial in eastern Poland and its comparison with isotopic data from Marine Isotope Stage 11 *Quat Sci Rev* **24**: 631–644

Noback ML, Harvati K & Spoor F (2011) Climate-related variation of the human nasal cavity *Am J Phys Anthropol* **145**(4): 599-614

Nogués-Bravo D (2009) Predicting the past distribution of species climatic niches *Global Ecology and Biogeography* **18**: 521-531

Nougier LR (1954) Essai sur le Peuplement Préhistorique de la France *Population* **9**: 241-274

O

O'Connell JF, Hawkes K & Blurton Jones NG (1999) Grandmothering and the evolution of *Homo erectus J Hum Evol* **36**: 461-485

O'Connell JF, Hawkes K, Lupo KD & Blurton-Jones NG (2002a) Male strategies and Plio-Pleistocene archaeology *J Hum Evol* **43**: 831-872

O'Connell JF, Hawkes K & Blurton Jones NG "Meat-eating, grandmothering and the evolution of early human diets" (Chap. 5) in: Ungar PS & Teaford MF (Eds) *Human diet: Its origin and evolution* London, Bergin & Garvey 2002b pp. 49-60

O'Connell JF "How did modern humans displace Neandertals? insights from hunter-gatherer ethnography and archaeology" in: Conard NJ (Ed) *When Neanderthals and Modern Humans Met* Kerns Verlag, Tübingen 2006 pp. 43-64

O'Connor CF, Franciscus RG & Holton NE (2005) Bite force production capability and efficiency in Neandertals and modern humans *Am J Phys Anthropol* **127**: 129-151

O'Higgins P (2000) The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry *J Anat* **197**: 103-120

Oakley K (1964) The problem of man's antiguity: an Historical survey *Bull Brit Mus (Nat Hist-Geol)* **9**(5): 155

Oakley K, Campbell BG & Molleson TI *Catalogue of Fossil Hominids Part II: Europe* Trustees of the British Museum (Natural History) London 1971

Oakley K, Campbell BG & Molleson TI *Catalogue of fossil hominids Part 1: Africa* Trustees of the British Museum (Natural History) 2nd ed. London, 1977

Obermaier H *El Hombre Fósil* Junta para la amplificación de estudios e investigaciones científicas, Madrid 1925 (2ª Ed)

Oglivie MD, Curran BK & Trinkaus E (1989) Incidence and patterning of dental enamel hypoplasia among the Neandertals *Am J Phys Anthropol* **79**(1): 25-41

Ohel M (1979) The Clactonian: An independent complex or an integral part of the Acheulean? *Curr Anthropol* **20**: 685-726

Ohnuma K, Aoki K & Akazawa T (1997) Transmission of tool-making through verbal and non-verbal communication: preliminary experiments in Levallois flake production *Anthropological Science* 105: 159-168

Olejniczak AJ, Smith TM, Feeney RNM, Macchiarelli R, Mazurier A, Bondioli L, Rosas A, Fortea J, de la Rasilla M, Garcia-Tabernero A, Radovcic J, Skinner MM, Toussaint M & Hublin JJ (2008a) Dental tissue proportions and enamel thickness in Neandertal and modern human molars *J Hum Evol* **55**: 12-23

Olejniczak AJ, Smith TM, Skinner MM, Grine FE, Feeney RNM, Thackeray JF & Hublin JJ (2008b) Three-dimensional molar enamel distribution and thickness in Australopithecus and Paranthropus *Biol Lett* **4**: 406-410

Opravil E (1976) Ergebnisse der Holzkohlenanalyse von Brno-Bohunice *Studie Arch ústavu CSAV v Brnel* **1**: 72-74

Opravil E (1988) "Ergebnisse der Holzkohlenanalyse aus der Kulna-Höhle" in : Valoch K (Ed) *Die Erforschung der Kulna-Höhle 1971-1976* Anthropos Studien zur Anthropologie, Paläoethnologie, Paläontologie und Quatärgeologie **24**(NF 16): 211-214

Osborn JW (1982) Helicoidal plane of dental occlusion *Am J Phys Anthropol* **57**: 273-281

Otte M "The northwestern European plain around 18,000 BP" in: Soffer O & Gamble C (Eds) *The World at 18,000 BP*, Vol. 1. Unwin Hyman, London 1990 pp. 54-68

Otte M (1994) Origine de l'homme moderne: approche comportmentale *C R Acad Sci Paris* **318**: 267-273

Otte M *Le Paléolithique inférieur et moyen en Europe* Armand Collin, Paris 1996

Otte M & Kozlówski JK "Constitution of the aurignacian through Eurasia" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 19-27

Otte M "Arguments for population movement of anatomically modern humanms fromcentral Asia to Europe" in: Mellars P, Boyle K, Bar-Yosef O & Stringer C (Eds) *Rethinking the human revolution* McDonald Institute monographs, Cambridge 2007 pp. 359-366

Otte M (2012) The management of space during the Paleolithic *Quat Int* **247**: 212-229

Otuyemi OD (1997) Eruption times of third molars in young rural Nigerians *Int Dent J* **47**(5): 266-270

Ovchinnikov IV, Gotherstrom A, Romanova GP, Kharitonov VM, Liden K & Goodwin W (2000) Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus *Nature* **404**: 490-493

Owen LR "Reed tents and straw baskets? Plant resources during the Magdalenian of Southwest Germany" in: Mason SLR & Hather JG (Eds) *Hunter-Gatherer Archaeobotany: Perspectives from the Northern Temperate Zone* Hather Institute of Archaeology, London 2002 pp. 156-172

P

Pacher M "Large mammal remains from the Mladeč caves and their contribution to site formation processes" in: Teschler-Nicola M (Ed) *Early modern humans at the Moravian Gate: The Mladeč caves and their remains* Vienna: Springer 2006 pp. 99-143

Palma di Cesnola A (1965) Notizie preliminari sulla terza campagna di scavi nella Grotta del Cavallo (Lecce) *Rivista di Scienze Preistoriche* 25: 3-87

Palma di Cesnola A "Il musteriano della Grotta del Poggio a Marina di Camerota (Salerno)". In *Estratto dagli Scritti sul Quaternario in onore di Angelo Pasa*, Museo Civico di Storia Naturale, Venosa 1969 pp. 95-135

Palma di Cesnola A *Le Paléolithique supérieur en Italie* Jerume Millon 2001

Palmqvist P, Pérez Clarós JA, Gibert J & Santamaria JL (1996) Dibujo de la phalange fósil de Cueva Victoria, con indicación de las medidas estudiadas *J Arch Sci* **23**: 95-107

Pap I, Tillier AM, Arensburg B, Weiner S & Chech M (1995) First scanning electron microscope analysis of dental calculus from European Neanderthals : Subalyuk, (Middle Paleolithic, Hungary). Preliminary report *Bull Mém Soc Anthrop Paris* **7**(1-2): 69-72

Parés JM, Pérez-González A, Rosas A, Benito A, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E, Huguet R, (2006) Matuyama-age lithic tools from the Sima del Elefante site, Atapuerca (northern Spain) *J Hum Evol* **50**: 163-169

Parfitt SA, Barendregt RW, Breda M, Candy I, Collins MJ, Coope GR, Durbridge P, Field MH, Lee JR, Lister AM, Mutch R, Penkman CR, Preece RC, Rose J, Stringer CD, Symmons R, Whittaker JE, Wymer JJ & Stuart AJ (2005) The earliest record of human activity in northern Europe *Nature* **438**: 1008-1012

Parfitt SA, Ashton N, Lewis S, Abel R, Coope GR, Field M, Gale R, Hoare P, Larkin N, Lewis M, Karloukovski V, Maher B, Peglar S, Preece R, Whittaker J & Stringer C (2010) Early Pleistocene human occupation at the edge of the boreal zone in northwest Europe *Nature* **466**: 229 - 233

Paterne M, Guichard F, Labeyrie J, Gillot PY & Duplessy JC (1986) Tyrrhenian Sea tephrochronology of the oxygen isotope record for the past 60,000 years *Marine Geology* **72**(3-4):259-285

Pathou-Mathis M (2000) Neanderthal Subsistence Behaviours in Europe *Int J Osteaoarchaeol* **10**: 379-395

Patou-Mathis M (2004) Subsistence Behaviours in a Middle Palaeolithic Site in Poland: the Raj Cave *Int J Osteaoarchaeol* **14**: 244-255

Patte E (1941) Usures artificielles des dents chez le Sinanthrope *Comptes-Rendus* **212**: 1010-1012

Patte E (1959) La dentition des Néanderthaliens *Ann Paléontol* **45**: 221-305

Paunescu A La passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur entre les Carpates et le Prut in: Kozlówski JK (Ed) L'homme de Néanderthal. La mutation, Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège 31, vol. 8, Liège 1988 pp. 133-147

Paunescu A (1989) Le Paléolithique et le Mésolithique de Roumanie (un bref aperçu) *Anthropologie* **93**: 123-158

Pavlov P, Svendsen JI & Indrelid S (2001) Human presence in the European Arctic nearly 40,000 years ago *Nature* **413**: 64-67

Pavlov P, Roebroeks W, Svendsen JI (2004) The Pleistocene colonization of northeastern Europe: a report on recent research *J Hum Evol* **47**: 3-17

Pawley SM, Bailey RM, Rose J, Moorlock BSP, Hamblin RJO, Booth SJ & Lee JR (2008) Age limits on Middle Pleistocene glacial sediments from OSL dating, north Norfolk, UK *Quat Sci Rev* **27**(13-14): 1363-1377

Pearson OM (2000) Activity, Climate, and Postcranial Robusticity: Implications for Modern Human Origins and Scenarios of Adaptive Change *Curr Anthropol* **41**: 569-607

Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M & Peterson AT (2007a) Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar *J Biogeograph* **34**: 102-117

Pearson OM, Cordero RM & Busby AM "How diferent were Neanderthals habitual activities. A comparative analysis with diverse groups of recent humans" in: Harvati K & Harrison T (Eds) *Neanderthals revisited: New approaches and perspectives, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology* Springer, Dordrecht 2007b pp. 135-156

Penck A & Brückner E *Die Alpen im Eiszeitalter Tauchnitz* Leipzig 1909

Penkman KEH, Kaufman DS, Maddy D & Collins MJ (2008) Closed-system behaviour of the intra-crystalline fraction of amino acids in mollusc shells *Quat Geochronol* **3**: 2-25

Pereira L, Richards M, Goios A, Alonso A, Albarrán C, García O, Behar DM, Gölge M, Hatina J, Al-Gazali L, Bradley DG, Macarulay V & Amorim A (2005) High-resolution mtDNA evidence for the late-glacial resettlement of Europe from an Iberian refugium *Genome Res* **15**: 19-24

Peresani M, Fiore I, Gala M, Romandini M & Tagliacozzo A (2011) Late neandertals and the intentional removal of feathers as evidence from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 Ky BP, Italy *PNAS* **108**(10): 3888-3893

Pérez PJ, Arsuaga JL & Bermúdez de Castro JM (1982) Atypical toothwear in fossil man *Palepathology Newsletter* **39**: 11-13

Pérez PJ & Gracia A "Los homínidos de Atapuerca: información sobre los modos de vida a partir de datos epidemiológicos" in: Aguirre E (Ed) *Atapuerca y la Evolución humana* Fundacion Ramón Areces, Madrid 1998 pp. 333-360

Pérez SI, Bernal V & Gonzalez PN (2006) Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation *J Anat* **208**: 769-784

Pérez SI, Diniz-Filho JAF, Bernal V & González PN (2010) Alternatives to the partical Mantel test in the study of environmental factors shaping human morphological variation *J Hum Evol* **59**: 698-703

Pérez SI, Lema V, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN, Gobbo D & Pucciarelli HM (2011) The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: an approach based on spatial regression and divergence rate tests *J Biogeograph* **38**(1): 148-163

Pérez-Pérez A *Evolucion de la dieta en Cataluna y Baleares desde el paleolitico hasta la edad Media a partir de restos esqueléticos* PhD 1990

Pérez-Pérez A & Lalueza C (1992) Human Paleoecology Revealed from Bones *Journal of Human Ecology* **3**(2): 391-398

Pérez-Pérez A, Lalueza C & Turbón D (1994) Intradividual and intragroup variability of buccal tooth striation pattern *Am J Phys Anthropol* **94**: 175-187

Pérez-Pérez A, Bermúdez de Castro JM & Arsuaga J (1999) Non-occlusal Dental Microwear Analysis of 300,000- Year-old *Homo heildbergensis* Teeth from Sima de Los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain) *Am J Phys Anthropol* **108**(4): 433-457

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

Pérez-Pérez A (2004) Why buccal Microwear? *Anthropologie* **42**(1): 1-3

Perlès C "Greece, 30,000–20,000 BP" in: Roebroeks W, Mussi M, Svoboda J & Fennema K (Eds), *Hunters of the Golden Age: The Mid Upper Paleolithic of Eurasia 30,000–20,000 BP* University of Leiden, The Netherlands, Leiden 2000 pp. 375-397

Perzigian AJ (1984) Human odontometric variation: an evolutionary and taxonomic perspective *Anthropologie* **22**: 193-198

Peters C (1982) Electron-optical microscope study of incipient dental microdamage from experimental seed and bone crushing Am J Phys Anthropol 57: 283-301

Pétillon JM *Des Magdaléniens en armes. Technologie des armatures de projectile en bois de cervidé du magdalénien supérieur de la grotte d'Isturitz (Pyrénées-Atlantiques)* Treignes, Artefacts 10, Ed. CEDARC 2006

Petraglia MD (2003) The Lower Paleolithic of the Arabian Peninsula: Occupations, adaptations, and dispersals *Journal of World Prehistory* **17**: 141-179

Petraglia MD & Allchin B *The Evolution and History of Human Populations in South Asia* Inter-disciplinary Studies in Archaeology, Biological Anthropology, Linguistics and Genetics, Netherlands: Springer Press 2007

Pettitt PB (1999) Disappearing from the world: an archaeological perspective on Neanderthal extinction *Oxford Journal of Archaeology* 18(3): 217-240

Pettitt PB & Bader ON (2000) Direct AMS Radiocarbon dates on the Sunghir mid Upper Palaeolithic burials *Antiquity* **74**: 269-70

Peyron O, Guiot J, Cheddadi R, Tarasov P, Reille M, de Beaulieu JL, Bottema S & Andrieu V (1998) Climatic reconstruction in Europe for 18,000 yr B.P. from pollen data *Quat Res* **49**: 183-196

Peyron O, Bégeat C, Brewer S, Heiri O, Magny M, Millet L, Ruffaldi P, Van Campo E & Yu G (2005) Lateglacial climate in the Jura mountains (France) based on different quantitative reconstruction approaches from pollen, lake-levels and chironomids *Quat Res* **64**(2): 197-211

Peyrony D (1933) Les industries aurignaciennes dans le basin de le Vezére *Bull Soc préhist française* **30** (10): 543-559

Pfeiffer JE (1986) Cro-magnon hunters were really us, working out strategies for survival *Smithsonian magazine* Oct pp. 74-85

Pickles MJ "Tooth Wear" in: Duckworth RM (Ed) *The Teeth and Their Environment* Monogr Oral Sci. Basel, Karger 2006 vol. 19 pp. 86-104

Pike-Tay A, Cabrera Valdés V & Bernaldo de Quiros F (1999) Seasonal variations of the Middle-Upper Paleolithic transition at El Castillo, Cueva Morin and el Pendo (Cantabria, Spain) *J Hum Evol* **36**: 283-317

Pinhasi R, Higham TFG, Golovanova LV & Doronichev VB (2011) Revised age of late Neanderthal occupation and the end of the Middle Paleolithic in the northern Caucasus *PNAS* **108**(21): 8611-8616

Pinilla B, Galbany J, Estebaranz F, Martínez L, Alroussan M & Pérez-Pérez A "La influencia del Clima en la dieta de H. neanderthalensis y H. sapiens: Microestriación Vestibular y Fluctuaciones Climáticas" en: Nieto JL, Obón JA & Baena S (Eds) *Genes, Ambiente y Enfermedades en Poblaciones Humanas* Universidad de Zaragoza 2008 pp. 573-586

Pinilla B & Pérez-Pérez A (2009) Buccal dental microwear and tooth crown morphology in Neandertals and modern humans show significant correlations with prevailing climatic conditions thoughout the Middle and Upper Paleolithic in Europe *Am J Phys Anthrop* S**48**: 211-212 (Abstract)

Pinilla B, Romero A & Pérez-Pérez A (2011) Age-related variability in buccal dental microwear in Middle and Upper Pleistocene human populations *Anthropological Review* **74**: 25-37

Piperno D *Phytolith analysis: an archaeological and geological perspective* Academic Press, San Diego 1988

Piperno D & Ciochon R (1990) Scratching the surface of evolution *New Scientist* (10 Nov), 47-49

Piperno D, Weiss E, Holst I, Nadel D (2004) Processing of wild cereal grains in the Upper Palaeolithic revealed by starch grain analysis *Nature* 430: 670-673

Plassard J *Rouffignac. Le sanctuaire des mammouths* Coll. Arts rupestres, París, Le Seuil 1999

Poisson P, Maureille B, Couture C, Tournepiche JF & Miquel JL (2002) Contribution à l'étude des sillons subverticaux intéressant des facettes interproximales. Applications aux dents néandertaliennes de Rochelot (Saint-Amant-de-Bonnieure, Charente, France) *Bull Mem Soc Anthropol Paris* **14**: 75-87

Polanski JM & Franciscus RG (2006) Patterns of craniofacial integration in extant Homo, Pan and Gorilla *Am J Phys Anthropol* **131**: 38-49

Ponce de León MS & Zollikofer CPE (2001) Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity *Nature* **412**: 534-538

Ponce de León MS, Golovanova L, Doronichev V, Romanova G, Akazawa T, Kondo O, Ishida H & Zollikofer PE (2008) Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history *PNAS* **105**(37): 13764-13768

Ponel P (1995) Rissian, Eemian and Würmian Coleoptera assemblages from La Grande Pile (Vosgues, France) *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* **114**: 1-41

Pope GG "Paleoanthropological research traditions in the Far East" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 269-282

Porter AWM (1999) Modern human, early modern human and Neanderthal limb proportions *Int J Osteoarch* **9**: 54-67

Power WL & Tullis TE (1991) Euclidean and fractal models for the description of rock surface-roughness *J Geophys Res* **96**: 415-424

Prat S, Péan SC, Crépin L, Drucker DG, Puaud SJ, Valladas H, Láznicková-Galetová M, van der Plitcht J & Yanevich A (2011) The oldest Anatomically Modern Humans from far southeast Europe: direct dating, culture and behavior *PLoSONE* **6**(6): e20834

Preece RC, Parfitt SA, Coope GR, Penkman KEH, Ponel P & Whittaker JE (2009) Biostratigraphic and aminostratigraphic constraints on the age of the Middle Pleistocene glacial succession in north Norfolk, UK *J Quat Sci* 24: 557-580

Preece RC, Gowlett JAJ, Parfitt SA, Bridgland DR & Lewis SG (2006) Humans in the Hoxnian: hábitat, context, and fire use at Beeches Pit, West Stow, Suffolk, UK *J Quat Sci* **21**: 485-496

Prentice IC (1985) Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis *Quaternary Research* 23: 76-86

Price S *A radiographic study of the impact of race and sex on first and second molar development* PhD 2005

Price TD & Gebauer AB "New perspectives on the transition to agriculture" in: Price TD & Gebauer AG (Eds), Last Hunters-First Farmers: NewPerspectives on the Prehistoric Transition to Agriculture, School of American Research Press, Santa Fe 1995 pp. 3-19

Prieto JL (2005) *Hallazgos paleopatológicos en la mandíbula Sdr-7-8 del Sidrón* Museo de Altamira MONOGRAFÍAS **20**: 397-38

Puech PF (1976) "Recherche sur le mode d'alimentation des hommes du Paleolithique par l'etude microscopique des couronnes dentaires" in: de Lumley H (Ed) *La Prehistoire Francaise* tome 1, C.N.R.S. Paris 1976 pp. 709-710

Puech PF (1978) L'alimentation de l'homme préhistorique. *La Recherche* **94**: 1029-1031

Puech PF (1979) The diet of early man: Evidence from abrasion of teeth and tools *Curr Anthropol* **20**: 590-592

Puech PF (1980a) L'alimentation de l'home prehistorique *Archeologia* (París) **140**(1): 6-12

Puech PF *Les premiers hommes en Eurasie : étude au microscope de l'usage des dents* Master Thesis 1980b

Puech PF & Pant R (1980) Un modele d'estude de l'alimentation des homes fossils *Bull Mém Soc Anthrop Paris* **7**(13): 61-64

Puech PF, Albertini H & Mills NTW (1980) Dental Destruction in Broken-Hill Man *J Hum Evol* **9** (1): 33-39

Puech PF (1981) Tooth wear in La Ferrassie Man *Curr Anthropol* **20**: 590-592

Puech PF, Prone A & Albertini H (1981) Reproduction expérimentale des processus d'altération de la surface dentaire par friction non abrasive et non adhésive: application à l'alimentation de l'Homme fossile *C R Acad Sci Paris* Ser II, **293**: 729-734

Puech PF "L'usure dentaire de l'homme de Tautavel" in: *L'Homo erectus et la place de l'homme de Tautavel parmi les hominides fossiles* Colloque International du CNRS, Nice 1982 pp. 249-275

Puech PF, Prone A & Kraatz R (1982) Microscopie de l'usure dentaire chez l'Homme fossile: bol alimentaire et environnement *Comptes Rendues Academie Sciences Paris*, Series D **290**: 1413-1416

Puech PF, Albertini H & Serratrice C (1983a) Tooth microwear and dietary pattern in early hominids from Laetoli, Hadar and Olduvai *J Hum Evol* **12**: 721-729

Puech PF, Serratrice C & Leek FF (1983b) Tooth wear as Observed in Ancient Egyptian Skulls *J Hum Evol* **13**: 617-629

Puech PF (1984) Acidic food choice in Homo habilis at Olduvai *Curr Anthropol* **25**: 349-350

Puech PF & Albertini H (1984) Dental microwear and mechanisms in early hominids from Laetoli and Hadar *Am J Phys Anthropol* **65**: 87-91

Puech PF, Cianfarani F & Albertini H (1986) Dental microwear features as an indicator for plant food in early hominids: a preliminary study of enamel *Hum Evol* **1**: 507-515

Puech PF (1986) Tooth microwear in Homo habilis at Olduvai *Mem Mus Histl Natur Paris* (Ser. C.) **53**: 399-414

Puech PF & Cianfarani F (1988) Interproximal grooving of teeth: additional evidence and interpretation Serie 13 pp. 105-115

Puech PF, Cianfarani F & Trafi FR (1989) Maxillary canine microwear in *Dryopithecus* from Spain *Am J Phys Anthropol* **80**(3): 305-312

Puech PF & Puech S "L'usure des dents de Banyoles" in: Maroto J (Ed) *La mandíbula de Banyoles en el context dels fossils humans del Pleistocè* Centre d'investigacions arqueològiques, Girona 1993

Purnell M, Seehausen O & Galis F (2012) Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes *J R Soc Interface* doi: 10.1098/rsif.2012.0140

Q

Quam R, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Díez CJ, Lorenzo C, Carretero JM, García N & Ortega AI (2001) Human remains from Valdegoba Cave (Huérmeces, Burgos, Spain) *J Hum Evol* **41**(5): 385-435

Quam R, Bailey SE & Wood BA (2009) Evolution of M1 crown size and cusp proportions in the genus *Homo J Anat* **214**: 655-670

Quam R, Martínez I & Arsuaga JL (2011) New Observations on the Human Fossils from Petit-Puymoyen (Charente) *PaleoAnthropology* 95-105

R

Radovcic J "Neanderthals and their contemporaries" in: Delson E (Ed) *Ancestors: the hard evidence* Alan Liss Inc, 1985 pp. 310-318

Rae TC, Koope T & Stringer C (2011) The Neanderthal face is not cold adapted *J Hum Evol* **60**: 234-239

Rafferty KL, Teaford MF & Jungers WL (2002) Molar microwear of subfossil lemurs: improving the resolution of dietary inferences *J Hum Evol* **43**: 645-657

Rahmstorf S (2002) Ocean circulation and climate during the past 120,000 years *Nature* **419**: 207-214

Raichlen DA, Armstrong H & Lieberman DE (2011) Calcaneus length determines running economy: Implications for endurance running performance in modern humans and neandertals *J Hum Evol* **60**: 299-308

Rak Y (1986) The Neanderthal: a new look at an old face *J Hum Evol* **15**: 151-164

Rak Y & Arensburg B (1987) Kebara 2 Neanderthal Palvis: First Look at a complete inlet *Am J Phys Anthropol* **73**: 227-231

Rak Y (1990) On the differences between two pelvises of mousterian context from the Qafzeh and Kebara caves, Israel *Am J Phys Anthropol* **81**: 323-332

Rak Y "Morphological variation in *Homo neanderthalensis* and *Homo sapiens* in the Levant: A biographic model" in: Kimbel WH & Martin LB (Ed) *Species, Species concepts and Primate Evolution* Plenum Press, New York 1993 pp. 523-535

Rak Y, Hovers E & Kimbel WH (1994) A Neandertal infant from Amud cave, Israel *J Hum Evol* **26**: 313-324

Rak Y, Ginzburg A & Geffen E (2002) Does Homo neanderthalensis play a role in modern human ancestry? The mandibular evidence *Am J Phys Anthrop* **119**: 199-204

Rak Y & Hylander WL (2009) Opposing extremes of jaw mechanics: *Australopithecus boisei* vs. *Homo neanderthalensis Am J Phys Anthropol* S48: 217

Ramawamy V (1992) Explosive start to the last ice age *Nature* **359**: 14

Ramírez Goicoechea E *Evolución, Cultura y Complejidad. La Humanidad que se hace a sí misma.* Madrid: Editorial Universitaria Ramón Areces 2009 (2ª Ed)

Ramirez Rozzi FV (1993) Microstructure and development of the enamel tooth of the Neanderthal from Zafarraya, Spain *C R Acad Sci Paris* **316**: 1635-1642

Ramirez Rozzi FV (1996) Líneas de crecimiento en el esmalte dentario. Aplicación a los homínidos del Plio-Pleistoceno *Revista Argentina de Antropología Biológica* **1**: 181-197

Ramirez Rozzi FV & Bermudez de Castro JM (2004) Surprisingly rapid growth in Neanderthals *Nature* **428**: 936-939

Ramirez Rozzi FV, d'Errico F, Vanhaeren M, M.Grootes P, Kerautret B & Dujardin V (2009) Cutmarked human remains bearing Neandertal features and modern human remains associated with the Aurignacian at Les Rois *J Anthropol Sci* **87**: 153-185

Ramos Muñoz J *La Europa Prehistórica* Ed. Sílex, Madrid 1999

Raynal JP, Magoga L & Bindon P "Tephrofacts and the first human occupation of the French massif" in: Roebroecks W and van Kolfschoten T (Eds) *The earlies occupation of Europe* University of Leiden and European Science Foundation 1995 pp. 129-146

Reader J *Man on earth* University of Texas Press EUA 1988

Reed DNO (1997) Contour mapping as a new method for interpreting diet from tooth morphology *Am J Phys Anthropol* **24**(S), 194 (Abstract)

Reich D, Green RE, Kircher M, Krause J, Patterson N, Durand EY, Viola B, Briggs AW, Stenzel U, Johnson PLF, Maricic T, Good JM, Marques-Bonet T, Alkan C, Fu Q, Mallick S, Li H, Meyer M, Eichler EE, Stoneking M, Richards M, Talamo S, Shunkov MV, Derevianko AP, Hublin J-J, Kelso J, Slatkin M & Pääbo S (2010) Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia *Nature* **468**: 1053-1060

Reid DJ & Dean MC (2006) Variation in modern human enamel formation times *J Hum Evol* **50**: 329-346

Reid DJ, Guatelli-Steinberg D & Walton P (2008) Variation in modern human premolar enamel formation times: Implications for Neanderthals *J Hum Evol* **54**: 225-235

Reimer PJ, Baillie MGL, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Bertrand CJH, Blackwell PG, Buck CE, Burr GS, Cutler KB, Damon PE, Edwards RL, Fairbanks RG, Friedrich M, Guilderson TP, Hogg AG, Hughen KA & Kromer B (2004) IntCal04 terrestrial radiocarbon age calibration, 0–26 cal kyr BP *Radiocarbon* **46**: 1029-1058

Reimer PJ, Baillie MGL, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Blackwell PG, Bronk Ramsey C, Buck CE, Burr GS, Edwards RL, Friedrich M, Grootes PM, Guilderson TP, Hajdas I, Heaton TJ, Hogg AG, Hughen KA, Kaiser KF, Kromer B, McCormac FG, Manning SW,

Reimer RW, Richards DA, Southon JR, Talamo S, Turney CSM, van der Plicht J & Weyhenmeyer CE (2009) IntCal09 and Marine09 radiocarbon age calibration curves, 0–50,000 years cal BP *Radiocarbon* **51**: 1111-1150

Renault-Miskovsky J "Étude palynologique de remplissagede la Caune de l'Arago, Tautavel. Signification chronologique, paléoclimatique et paléthnographique" in: VVAA *Datations absolutes et analyses isotopiques en Préhistoire. Méthodes et limites. Datation du remplisage de la Caune de l'Arago* CNRS. Ed. Laboratoire de Préhistoire du Musée de l'Homme. Paris 1981 pp: 253-258

Renault-Miskovsky J & Girard M (1998(Palynologie des grottes de Montmaurin (Haute-Garonne) et du versant nord pyrénéen. Corrélations interséquantielles du Pleistocène moyen à l'Holocène *Quaternaire* **9**: 185-201

Renault-Miskovsky J (1998) Palynologie *Gallia Préhistoire* **40**:65-68

Rensberger JM "Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores" in: Butler PM, Joysey KA (Eds) *Development, Function, and Evolution of Teeth* Academic Press, New York 1978 pp. 415-438

Revedin A, Aranguren B, Becattini R, Longo L, Marconi E, Mariotti Lippi M, Skakun N, Sinitsyn N, Spiridonova E & Svoboda J (2010) Thirty thousand-year-old evidence of plant food processing *PNAS* **107**(2): 18815-18819

Reynolds T "The Middle-Upper Paleolithic Transition in southwestern France: interpreting the lithic evidence" Mellars P (Ed) *The emergence of modern humans: am archaeological perspective* Edinburgh University press, Edinburgh 1990 pp. 262-275

Rhodes JA & Churchill SE (2009) Throwing in the Middle and Upper Paleolithic: inferences from an analysis of humeral retroversion *J Hum Evol* **56**: 1-10

Richards LC (1984) Principal axis analysis of dental attrition data from two Australian aboriginal populations *Am J Phys Anthropol* **65**: 5-13

Richards LC & Miller SLJ (1991) Relationships between age and dental attrition in Australian Aboriginals *Am J Phys Anthrop* **65**: 5-13

Richards MP, Pettitt PB, Trinkaus E, Smith FH, Paunovic M & Karavanić I (2000) Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: The evidence from stable isotopes *PNAS* **97**: 7663-7666

Richards MP, Pettitt PB, Stiner MC & Trinkaus E (2001) Stable isotope evidence for increasing dietary breadth in the European mid-Upper Paleolithic *PNAS* **98**: 6528-6532

Richards MP, Mays S & Fuller BT (2002) Stable carbon and nitrogen isotope values of bone and teeth reflect weaning age at the Medieval Wharram Percy site, Yorkshire, UK *Am J Phys Anthropol* **119**(3): 205-210

Richards MP, Schulting RJ & Hedges REM (2003) Sharp shift in diet at onset of Neolithic *Nature* **425**: 366

Richards MP, Jacobi R, Cook J, Pettitt PB & Stringer CB (2005) Isotope evidence for the intensive use of marine foods by Late Upper Paleolithic humans *J Hum Evol* **49**(3): 390-394

Richards MP "Diet shift at the Middle/Upper Paleolithic transition in Europe? The stable isotope evidence" in: Roebroecks W (Ed) *Guts and Brains: an integrative approach to the hominin record* Leiden University Press, Leiden 2007 pp. 223-234

Richards MP, Harvati K, Grimes V, Smith C, Smith T, Hublin JJ, Karkanas P & Panagopoulou E (2008a) Strontium isotope evidence of Neanderthal mobility at the site of Lakonis, Greece using laser-ablation PIMMS *J Archaeol Sci* **35**: 1251-1256

Richards MP, Taylor G, Steele T, McPherron SP, Soressi M, Jaubert J, Orschiedt J, Mallye JB, Rendu W & Hublin JJ (2008b) Isotopic dietary analysis of a Neanderthal and associated fauna from the site of Jonzac (Charente-Maritime), France *J Hum Evol* **55**: 179-185

Richards MP & Schmitz RW (2008c) Isotope evidence for the diet of the Neanderthal type specimen *Antiquity* **82**: 553-559

Richards MP & Trinkaus E (2009a) Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans *PNAS* **106**: 16034-16039

Richards MP & Trinkaus E (2009b) Reply to Bocherens: Freshwater reservoir radiocarbon correction of Peştera cu Oase 1 *PNAS* **106**(41): E118

Richards MP "Stable Isotope Evidence for European Upper Paleolithic Human Diets" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds) *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence* Springer Science + Business Media BV 2009 pp. 251-257

Richerson PJ, Boyd R & Bettinger RL (2001) Was agriculture impossible during the Pleistocene but mandatory during the Holocene? A climate change hypothesis *Am Antiq* **66**: 387-411

Rieder H "Erprobung der holzspeere von Schöningen (400.000 jahre) und folgerungen daraus" in: Wagner GA & Mania D (Eds) *Frühe Menschen in Mitteleuropa Chronologie, Kultur, Umwelt, Aachen* Heidelberg, 2001

Rieder H (2003) Nachbau altsteinzeitlicher speere der groâe wurf der frühen jäger *Biologie in unserer Zeit* 33: 156-160

Riel-Salvatore J & Clark GA (2001) Grave markers. Middle and Upper Paleolithic burials and the use of chronotypology in contemporary Paleolithic research *Curr Anthropol* **42**: 449-479

Rigaud JPh "Passages et transitions du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur" in: Cabrera V (Ed) *El origen del hombre moderno en el suroeste de Europa* Universidad Nacional de Educación a Distancia, Madrid 1993 p. 117-126

Rightmire GP *The Evolution of Homo erectus. Comparative Anatomical Studies of an Extinct Human Species* Cambridge University Press, Cambridge 1990

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

Rightmire GP (2001a) "Patterns of hominin evolution and dispersal in the Middle Pleistocene" in: Strauss LG & Bar-Yosef O (Eds) *Out of Africa in the Pleistocene* Colloquium Durban 1999 *Quat Int* **75**: 77-84

Rightmire GP "Comparison of Middle Pleistocene Hominids from Africa and Asia" in: Barham L Robson-Brown K (Eds) *Human Roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene* Western Academic and Specialist Press, Bristol 2001b pp. 123-133

Rightmire GP (2008) Homo in the middle pleistocene: Hypodigms, variation, and species recognition *Evol Anthropol* **17**: 8-21

Rink WJ, Schwartz HP, Smith FH & Radovic J (1995) ESR dating of tooth enamel from the Neanderthal site of Krapina, Croatia *Nature* **378**: 24

Rink WJ, Schwarcz HP, Valoch K, Seitl L & Stringer CB (1996) ESR dating of Micoquian Industry and Neanderthal remains at Kulna Cave, Czech Republic *J Arch Sci* **23**: 889-901

Rios-Garaizar J (2010) Organización económica de las sociedades neandertales: el caso del nivel VII de Amalda (Zestoa, Gipuzkoa) *Zephyrus* **65**: 15-37

Rivals F, Schulz E & Kaiser TM (2009) A new application of dental wear analyses: estimation of duration of hominid occupations in archaeological localities *J Hum Evol* **56**: 329-339

Roberts MB & Parfitt SA (Eds) *Boxgrove; A Middle Palaeolithic Pleistocene Hominid Site at Eartham Quarry, Boxgrove, West Sussex* English Heritage: London 1999

Roberts MB "Quarry 2 GTP 17" in: Roberts M B & Parfitt SA A (Eds) *Boxgrove, A Middk Pleistocene hominid site at Earthham Quarry, Boxgrove, West Sussex*, vol 17, English Heritage Archaeological Reports. English Heritage: London 1999 pp. 372-378

Roberts N "Holocene Climates" in: Gornitz V (Ed) *Encyclopedia of Paleoclimatology and ancient environments* The Netherlands, Springer 2009 pp. 438-442

Robinson DL, Blackwell PG, Stillman EC & Brook AH (2002) Impact of landmark reliability on the planar Procrustes analysis of tooth shape *Arch Oral Biol* **47**: 545-554

Robinson GM, Derry PM & Peterson RW (1991) Optical interferometry of surfaces *Scientif Amer* **265**(1): 66-71

Robinson JT "Adaptive radiation in the Australopithecines and the origin of man" in: Howell FC & Bourlierw F (Eds) *African Ecology and Human Ecology* Wenner-Gren Foundation for Anthropology Research, Viking Fund Publications in Anthropology **36**, 1963 pp. 385-416

Rockman M "Knowledge and learning in the archaeology of colonization" in: Rockman M & Steele J (Eds) *Colonization of unfamiliar landscapes. The archaeology of adaptation* Routledge Taylor & Francis group, New York 2003 pp. 3-24

Rockman M & Steele J (Eds) *Colonization of unfamiliar landscapes. The archaeology of adaptation* Routledge Taylor & Francis group, New York 2003

Roebroeks W, Kolen J & Rensink E (1988) Planning depth, anticipation and the organization of Middle Paleolithic technology: the archaic natives meet Eve's descendants *Helenium* **28**: 17-34

Roebroeks W, Conard NJ & van Kolfschoten T (1992) Dense forests, cold steppes and the Paleolithic settlement of northern Europe. The "archaic natives" meet Evés descendants *Curr Anthropol* **33**: 551-567

Roebroeks W (1994) Updating the earliest occupation of Europe *Curr Anthropol* **35**: 301-305

Roebroeks W & van Kolfschoten T (1995a) The earliest occupation of Europe: A reappraisal of the evidence *Analecta Prehistorica Leidensia* **27**: 297-315

Roebroeks W & van Kolfschoten T (Eds) *The earliest occupation of Europe* university of Leiden 1995b

Roebroeks W & Tuffreau A "Palaeoenvironment and settlement patterns of the Northwest European Middle Palaeolithic" in: Roebroeks W & Gamble C (Eds) *The Middle Palaeolithic occupation of Europe* Leiden University Press, Leiden 1999

Roebroeks W, Musi M, Svoboda J & Fennema K (Eds) Hunters of the Golden Age *The Mid Upper Paleolithic of Eurasia 30.000-20.000 BP* The Netherlands, University of Leyden, Leiden 2000

Roebroeks W (2001) Hominid behaviour and the earliest occupation of Europe: An exploration *J Hum Evol* **41**: 437-461

Roebroeks W & Speleers B "Last interglacial (Eemian) occupation of the North European plain and adjacent areas," in: Tuffreau A & Roebroeks W (Eds) *Le dernier interglaciare et les occupations humaines du Paléolithique moyen* Vol. 8, Publications du CERP. Université des Sciences et Technologies de Lille, Lille 2002 pp. 31-39

Roebroeks W "Landscape learning and the earliest peopling of Europe" in: Rockman M & Steele J (Eds) *Colonization of unfamiliar landscapes. The archaeology of adaptation* Routledge Taylor & Francis group, New York 2003 pp. 99-115

Roebroeks W "Guts and Brains: an integrative approach to the hominin record" in: Roebroecks W (Ed) *Guts and Brains: an integrative approach to the hominin record* Leiden university Press, Leiden 2007 pp. 7-16

Roebroeks W (2008) Time for the Middle to Upper Paleolithic transition in Europe *J Hum Evol* **55**: 918-926

Roebroeks W & Villa P (2011) On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe *PNAS* doi: 10.1073/pnas.1018116108

Rohlf FJ & Marcus LF (1993) A revolution in morphometrics *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 129-132

Rohlf FJ "Morphometric spaces, shape components and the effect of linear transformations" in: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor G & Slice DE (Eds) *Advances in morphometrics* Plenum, New York 284, 1996 pp. 117-130

Rohlf FJ (1998) TpsUtil; TpsRelw Department of Ecology and Evolution, SUNY, Stony Brook, New York

Rohlf FJ (2005) TpsDig2 Department of Ecology and Evolution, SUNY, Stony Brook, New York

Rohlf FJ (2007) TpsPower Department of Ecology and Evolution, SUNY, Stony Brook, New York

Rolland N (1981) The interpretation of Middle Paleolithic variability *Man* **16**:15-42

Rolland N & Dibble H (1990) A new synthesis of Middle Paleolithic Assemblage variability *Am Antiguity* **55**: 480-499

Rolland N "The behavioral significance of Quina assemblage type: exploring the "charentian" succession case study in Aquitaine in: Carbonell E & Vaquero M The last Neandertals and the first anatomically modern humans. Cultural change and human evolution: the crisis at 40 Ka BP Fundació Catalana per la Recerca, Universitat Rovira i Virgili 1996 pp. 129-145

Romero A, Martínez-Ruiz N & De Juan J (2004). Non-occlusal dental microwear in a Bronze-Age human sample from East Spain *Anthropologie* **42**(1): 65-70

Romero A *Ecología y subsistencia de las comunidades humanas prehistóricas en el Valle del vanalopó (Alicante, España): El patrón de microdesgaste dental en la reconstrucción de la dieta* PhD 2005

Romero A & De Juan J (2005) Scanning microscopy exam of hominoid dental enamel surface: Exploring the effect of abrassives in the diet *Current Issues on Multidisciplinary Microscopy Research and Education* pp. 1-17

Romero A & De Juan J (2007) Intra- and Interpopulation Human tooth surface microwear analysis: Inferences about diet and formation processes *Anthropologie* **45**(1): 61-70

Romero A, Galbany J, Martínez-Ruíz N & De Juan J (2009) *In vivo* turnover rates in human buccal dental-microwear *Am J Phys Anthropol* S**48**: 223

Romero A, Ramírez-Rozzi FV, Froment A, De Juan J & Pérez-Pérez A (2010) Buccal dental microwear analysis among Pygmy hunter-gatherers from Western Central Africa *Am J Phys Anthropol* **141**(S50): 200-201

Ronen A "The emergence of blade technology: cultural affinities" in: Akazawa T, Aoki K & Kimura T (Eds) *The Evolution and Dispersal of Modern Humans in Asia*. Hokusen-sha, Tokyo 1992 pp. 217-228

Ronen A (2006) The oldest human groups in the Levant *Comptes Rendus Palevol* **5**(1-2): 343-351

Rosas A & Aguirre E (1999) Restos humanos neanderthales de la cueva del Sidrón, Piñola, Asturias. Nota preliminar *Estudios Geológicos* **55**(3-4): 181-190

Rosas A, Martínez-Maza C, Bastir M, García Tabernero A, Lalueza Fox C, Huguet R, Ortiz JE, Julià R, Soler V, Torres T, Martínez E, Cañaveras JC, Sanchez Moral S, Cuezva S, Lario J, Santamaría D, Rasilla M & Fortea J (2006) Paleobiology and comparative morphology of a late Neanderthal sample from El Sidrón, Asturias, Spain *PNAS* **103** (51): 19266-19271

Rosas A *Los Neandertales* Los Libros de la Catarata, CSIC, Madrid 2010

Rose L & Marshall F (1996) Meat eating, hominid sociality, and home bases revisited *Curr Anthropol* **37**: 307-38

Rosell J, Blasco R, Campeny G, Díez JC, Alonso Alcalde R, Menéndez L, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM & Carbonell E (2011) Bone as a technological raw material at the Gran Dolina site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) *J Hum Evol* **61**(1): 125-131

Roselló E & Morales A (2006) Ictiofaunas musterienses en la peninsula ibérica: ¿evidencias de pesca neandertal? *Munibe* **57**(1): 1283-195

Rosemberg K (1995) Bipedalism and human birth: The obstetrical dilemma revisited. *Evolutionary anthropology: issues, news and reviews* **4**(5): 161-168

Rosen AM "Middle Paleolithic Plant Exploitation: The Microbotanical Evidence" in: Henry DO (Ed) *Neanderthals in the Levant: Behavioral Organization and the Beginnings of Human Modernity* Continuum, London 2003 pp 156-171

Rosendahl W, Maureille B & Trinkaus E (2003) Rediscovery of the Badegoule 5 skeletal remains (Badegoule, Le Lardin-saint-Lazare, Dordogne, France *Paleo* **15**: 273-278

Rösing FW (1983) Sexing immature human skeletons *J Hum Evol* **12**: 149-55

Rösing FW & Kvaal SI "Dental age in adults –a review of estimation methods" in: Alt KW, Rössing FW & Teschler-Nicola M (Eds) *Dental Anthropology: Fundamentals, Limits and Prospects.* Springer-Verlag New York 1998 pp. 443-468

Roucoux KH, de Abreu L, Shackleton NJ & Tzedakis PC (2005) The response of NW Iberian vegetation to North Atlantic climate oscillations during the last 65 kyr *Quat Sci Rev* **24**: 1637-1653

Rougier H "Sur les traces des premiers Européens" in : *Neandertal*. Éditions Tallandier, Col. La Recherche Paris 2006 pp. 51-60

Rougier H, Crevecoeur I & Wolpoff MH (2006) Lower third premolar rotation in the Krapina dental sample *Period Biol* **108**: 269-278

Rougier H, Milota S, Rodrigo R, Gherase M, Sarcina L, Moldovan O, Zilhão J, Constantin S, Franciscus R G, Zollikofer C P E, d. León M P &Trinkaus E (2007) Pestera cu Oase 2 an the cranial morphology of early modern humans *PNAS* **104**: 1165-1170

Ruebens K (2007) Bifacial Elements in Continental Northwestern Europe during the Last Glacial Cycle (MIS5d-3): The Relationship between Mousterian, Micoquian and 'Mixed' Assemblages *Papers from the Institute of Archaeology* **18**: 84-100

Ruff CB (1994) Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids *Ybk Am J Phys Anthropol* **37**: 65-107

Ruff CB, Trinkaus E & Holliday TW (1997) Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo Nature* **387**: 173-176

Russell MD (1985) The supraorbital torus: a most remarkable peculiarity *Curr Anthropol* **26**: 337-360

Rutter N, Ding Z & Liu T (1991) Comparison of isotope stages 1–61 with the Baoji-type pedostratigraphic section of north-central China *Canadian Journal of Earth Sci* **28**: 985–990

Ryan AS (1979) A preliminary scanning electron microscope examination of wear striation direction on primate teeth *J Dent Res* **58**: 525-530

S

Saint-Périer R & de Saint-Périer S *La grotte d'Isturitz. III. Les Solutréens*, *les Aurignaciens et les Moustériens* Mem 25 Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine, Paris 1952

Sampson PD, Bookstein FL, Sheehan FH & Bolson EL "Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms" in: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP & Slice DE (Eds) *Advances in Morphometrics* Plenum Press, New York 1996 pp. 211-233

Sánchez Cortés M *El Paleolítico Medio y Superior en el sector central de Andalucía (Córdoba y Málaga)* Monografías Museo de Altamira 22, 2007

Sánchez-Goñi MF (1991) On the Last Glacial Maximum and Interstadials during the Solutrean: A contradiction? *Curr Anthropol* **32**(5): 573-575

Sánchez Goñi MF, Cacho I, Turon J-L, Guiot J, Sierro FJ, Peypouquet J-P, Grimalt JO & Shackleton NJ (2002) Synchroneity between marine and terrestrial responses to millennial scale climatic variability during the last glacial period in the Mediterranean region *Climate Dynamics* **19**: 95-105

Sánchez-Goñi MF & d'Errico F (2005) La historia de la vegetación y el clima del último ciclo climático (OIS5-OIS1, 140.000-10.000 años BP) en la Península Ibérica y su posible impacto sobre los grupos paleolíticos *Museo de Altamira. Monografías* **20**: 115-129

Sánchez-Goñi MF (1991) On the last glaciation and the interstadials during the solutrean. A contradiction? *Curr Anthropol* **4**: 573-575

Sánchez-Goñi MF & d'Errico F (2005) La historia de la vegetación y el clima del último ciclo climático (OIS5-OIS1, 140.000-10.000 años BP) en la Península Ibérica y su posible impacto sobre los grupos paleolíticos, *Museo de Altamira, monografías* **20**: 115-129

Sánchez-Goñi MF, Landais A, Fletcher WJ, Naughton F & Desprat S & Duprat J (2008) Contrasting impacts of Dansgaard-Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters *Quat Sci Rev* **27**: 1136-1151

Sanchez-Goni MF & Harrison SP (2010) Millennial-scale climate variability and vegetation changes during the Last Glacial: Concepts and terminology *Quat Sci Rev* **29**: 2823-2827

Sandgathe M & Hayden B (2003) Did Neanderthals eat inner Bark? *Antiquity* **77**: 709-718

Sandgathe DM, Dibble HL, Goldberg P, McPherron SP, Turq A, Niven L & Hodgkins J (2011) Timing of the appearance of habitual fire use *PNAS* **108**(29): E298

Sanson GD, Kerr SA & Gordon KA (2007) Do silica phytolits really wear mammalian teeth? *J Arch Sci* **34**(4): 526-531

Santonja M & Pérez-González A (2010) Mid-Pleistocene Acheulean industrial complex in the Iberian Peninsula *Quat Int* **223-224**: 154-161

Sasaki C, Suzuki K, Mishima H & Kozawa Y "Age determination of the Dederiyeh 1 Neanderthal child using enamel cross-striations" in: Akazawa T & Muhesen S (Eds) *Neanderthal burials: excavations of the Dederiyeh Cave, Afrin, Syria* Kyoto: International Research Center for Japanese Studies 2003 p 263–267

Sassaman KE (2004) Complex hunter-gatherers in Evolution and history: a North American perspective *J Arch Res* **12**(3): 227-280

Schild R, Wendorf F & Close A "Northern and Eastern Africa climate changes between 140 and 12 thousand years ago" in: Klees F & Kuper R (ed) *New light on the Northeast African past: Current Prehistoric Research.* Heinrich-Barth Institut, Cologne, Germany 1992 pp. 40-78

Schmeling A (2003) Forensische Altersdiagnostik bei Lebenden im Strafverfahren, *Informe de la Universidad de Berlín; facultad de Medicina de la Charité*

Schoeller D (1999) Isotope fractionation: why aren't we what we eat? *J Arch Sci* **26**: 667-673

Schoeninger MJ (1982) Diet and the Evolution of Modern Human Form in the Middle East *Am J Phys Anthrop* **58**(1): 37-52

Schoeninger MJ (1995) Stable isotope studies in human evolution *Evol Anthropol* **4**(3):83-98

Schoetensack O "Der unterkiefer des Homo Heidelbergensis". *Aus den sandem von Mauer bei Heidelberg.* Ein Beitrag zur Paläontologie des Menschen, Englemann, Leipzig 1908

Schreve DC *Mammalian biostratigraphy of the later Middle Pleistocene in Britain* PhD, 1997

Schuer L & Black S *Developmental Juvenile osteology* Elseviewer 2000

Schultz AH (1956) The occurrence and frequency of pathological and teratological conditions and of twinning among non-human primates *Primatologia* **1**: 965-1014

Schulz (1977) Task activity and anterior tooth grooving in prehistoric California Indians *Am J Phys Anthropol* **46**: 87-91

Schumann B *Biological evolution and population change in the European Upper Palaeolithic* University of Cambridge 1995

Schwarcz HP, Grün R, Vandermeersch B, Bar-Yosef O, Valladas H & Tchernov E (1988) ESR dates for hominid burial site of Qafzeh in Israel *J Hum Evo* **17**: 733-737

Schwarcz HP & Schoeninger M (1991) Stable isotope analyses in human nutritional ecology *Ybk Am J Phys Anthropol* **34**: 283-321

Schwarcz HP, Simpson J & Stringer C (1998) Neanderthal skeleton from Tabun: U-series dating by gamma ray spectrometry *J Hum Evol* **35:** 635-645

Schwarcz HP "Problems and limitationsof absolute dating in regard to the appearance of Modern Humans in Southwestern Europe" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 89-106

Schwartz JH & Tattersall I (2000) The human chin revisited: what is it and who has it? *J Hum Evol* **38**: 367-409

Schwartz JH & Tattersall I *The human fossil record. Europe* Ed Wiley-Liss (Vol 1) 2002

Schwartz JH & Tattersall I *The human fossil record. Craniodental morphology of genus* Homo *(Africa and Asia)* Wiley-Liss (Vol 2) 2003

Schweitzer PP "The Chukchi and Siberian Yupik of the Chukchi Peninsula, Russia" in: Lee RB & Daly R (Eds) *Hunters and Gatherers* The Cambridge Encyclopedia. Cambridge University Press 1999 pp. 137-141

Sciulli PW (2003) Dental asymmetry in a Late Archaic and Late Prehistoric skeletal sample of the Ohio Valley area *Dental Anthropology* **16**: 33-44

Scott EC (1979) Dental wear scoring technique *Am J Phys Anthropol* **51**: 213-18

Scott GR & Gibert L (2009) The oldest hand-axes in Europe *Nature* **461**: 82-85

Scott RG & Turner II CG (1988) Dental Anthropoloy *Ann Review of Anthropol* **17**: 99-126

Scott RG & Turner II CG *The anthropology of modern human teeth: dental morphology and its variation in recent human populations* Cambridge University Press 1996 (also 1997 and 2004 Ed)

Scott RG & Turner II CG (1998) Dental anthropology *Ann Rev Antrophol* **17:** 99-126

Scott RS, Ungar PS, Bergstrom TS, Brown CA, Grine FE, Teaford MF & Walker A (2005) Dental microwear texture analysis reflects diets of living primates and fossil hominins *Nature* **436**: 693-695

Scott RS, Ungar PS, Bergstrom TS, Brown CA, Childs BE, Teaford MF & Walker A (2006) Dental microwear texture analysis: technical considertations *J Hum Evol* **51**: 339-349

Sealy J, Armstrong R & Schrire C (1995) Beyond lifetime averages: tracing life histories through isotopic analysis of different calcified tissues from archaeological human skeletons *Antiguity* **69**: 290-300

Segre AG & Ascensi A (1984) Fontana Ranuccio: Italy's earliest Middle Pleistocene hominid site *Curr Anthropol* **25**: 230-233

Semal P, Rougier H, Crevecoeur I, Jungels C, Flas D, Hauzeur A, Germonpre M, Bocherens H, Pirson S, Cammaert L, de Clerck N, Hambucken A, Higham T, Toussaint M & van der Plicht J (2009) New data on the late neandertals: Direct dating of the Belgian Spy fossils *Am J Phys Anthrp* **138**(4): 421-428

Semino O, Passarino G, Oefner PJ, Lin AA, Arbuzova S, Beckman LE, De Benedictis G, Francalacci P, Kouvatsi A, Limborska S, Marcikiæ M, Mika A, Mika B, Primorac D, Santachiara-Benerecetti AS, Cavalli-Sforza LL, Underhill PA (2000) The Genetic Legacy of Paleolithic *Homo sapiens sapiens* in Extant Europeans: A Y Chromosome Perspective *Science* **290**: 1155-1159

Semprebon GM, Godfrey LR, Solounias N, Sutherland MR & Jungers WL 2004, Can low magnification stereomicroscopy reveal diet? *J Hum Evol* **47**: 115-144

Sepulchre P, Ramstein G, Kageyama M, Vanhaeren M, Krinner G, Sánchez-Goñi MF & d'Errico F (2007) H4 abrupt event and late Neanderthal presence in Iberia *Earth and Planetary Science Letters* **258**: 283-292

Serge D & D'Errico F (1993) Analyse technologique de l'art mobilier: le cas de l'abri des Cabônes à Ranchot (Jura) *Galla Préhistoire* **35**: 139-176

Sergi S (1948) L'uomo di Saccopastore *Paleontogr Italica* **42**: 25-164

Sergi S (1954) La mandibola Neandertaliana Ciurceo II *Rivista di Antropologia* **41**: 305-344

Sergi S & Ascenzi A (1956) La mandibola neanderta- liana Circeo III *Riv Anthrop* **42**: 337-403

Shackelford LL & Trinkaus E (2002) Late Pleistocene human femoral diaphyseal curvature *Am J Phys Anthropol* **118**(4): 359-370

Shackleton NJ (1967) Oxygen isotope analyses and Pleistocene temperatures reassessed *Nature* **215**: 15-17

Shackleton NJ (1969) The last interglacial in the marine and terrestrial records *Proceedings of the Royal Society of London* B **174**: 135-154

Shackleton NJ & Opdyke ND (1973) Oxygen isotopes and paleomagnetic stratigraphy of Equatorial Pacific core V28-238: oxygen isotopes, temperatures and ice volumes on a 105 and 106 years scale *Quat Res* **3**: 39-55

Shackleton NJ (1987) Oxygen isotopes, ice volume and sea level *Quat Sci Rev* **6**: 183-190

Shackleton NJ "New data on the evolution of Pliocene climatic variability" in: Vrba ES, Denton GH, Partridge TC & Burckle LH (Eds) *Paleoclimateand Evolution, with Emphasis on Human Origins* Yale University Press, New Have 1995 pp. 242-248

Shackleton NJ, Chapman M, Sánchez-Goñi MF, Pailler D & Lancelot D (2002) The classic marine isotope substage 5e *Quat Res* **58**: 14-16

Shah AA, Elcock C & Brook AH (2005) Posterior tooth morphology and lower incisor crowding *Dent Anthrop* **18**(2): 37-42

Shea JJ (2001) The Middle Paleolithic: Early Modern Humans and Neandertals in the Levant. *Near Eastern Archaeology* **64**(1-2): 38-64

Shea JJ (2003a) The Middle Paleolithic of the East Mediterranean Levant *Journal of World Prehistory* **17**(4): 313-394

Shea JJ (2003b) Neandertals, Competition, and the Origin of Modern Human Behavior in the Levant *Evol Anthropol* **12**(4): 173-187

Shea JJ "The boulebard of broken dreams: evolutionary discontinuity in the late Pleistocene in Levant", in: Mellars P, Boyle K, Bar-Yosef O & Stringer C (Eds) *Rethinking the human revolution* McDonald Institute for Archaeological Research Monographs, Cambridge 2007 pp. 219-232

Shea JJ & Sisk ML (2010) Complex Projectile Technology and *Homo sapiens* Dispersal into Western Eurasia *PaleoAnthropology* 100-122

Sheets HD (2001) IMP (Integrated Morphometric Package) http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html

Sheets HD, Kim K & Mitchell CE "A Combined landmark and outline-based approach to ontogenic shape change in the Ordovician trilobite *Triarthrus becki*" in: Elewa AMT (Ed) *Morphometrics. Applications in Biology and Paleontology* Springer, Heidelberg 2004 pp. 67-81

Sheets HD, Covino KM, Panasiewicz JM & Morris SR (2006) Comparison of geometric morphometric outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape *Frontiers in zoology* **3**: 1-15

Shennan S (2002) Archaeology and evolutionary ecology *World Archaeology* **34**: 1-5

Shipman P, Foster G & Schoeninger M (1984) Burnt bones and teeth: an experimental study of color, morphology, crystal structure and shrinkage *J Arch Sci* **11**: 307-325

Shipman P & Walker A (1989) The costs of becoming a predator *J Hum Evol* **18**: 373-392

Sholl SA & Moody GH (2001) Evaluation of dental radiographic identification; an experimental study *Forensic Science Internacional* **115**: 165-169

Shourie KL (1946) Eruption age of teeth in India *Ind J Med Res* **34**:105-118

Shrenk F & Müller S *The Neanderthals* verlag CH Beck oHG, München 2005

Siffre A (1911) Note sur une usure spéciale des molaires du squelette de la Quina *Bull Préhist Soc Fr* pp. 741-743

Siffre A (1923) L'alimentation des hominids mousteriens et l'usure de leurs dents *Review d'Anthropologie* **33**:291-293

Simán K "The Evolution and Culture of Modern man" in Biró KT "The Paleolithic and Mesolithic" in: Visy Z & Nagy M (Eds) *Hungarian archaeology at the turn of the Millenium* Ministry of National Cultural Heritage Teleki Lászó Foundation, Budapest 2003 pp. 75-95

Simek JF & Price HA "Chronological change in Périgord Lithic Assemblage Diversity" in: Mellars P (Ed) *The emergence of modern humans: am archaeological perspective* Edinburgh University press, Edinburgh 1990 pp. 243-261

Simon JMD (2002) The mammals and birds from the Gruta do Caldeirão, Portugal *Revista Portuguesa de Arqueologia* **5**(2): 29-98

Singleton M (2002) Patterns of cranial shape variation in the Papionini (Primates: cercopithecinae) *J Hum Evol* **42**: 547-578

Sirocko F, Claussen M, Sánchez-Goñi MF & Litt T *The climate of past Interglacials* Developments in Quaternary Elsevier Science 7, 2007

Skinner MF & Sperber GH *Atlas of radiographs of early man* New York, Alan Liss 1982

Skinner MF, Dupras TL & Moyà-Solà S (1995) Periodicity of linear enamel hypoplasia among Miocene Dryopithecus from Spain *J Palontol* **9**: 195-222

Skinner MF (1996) Developmental stress in immature hominines from Late Pleistocene Eurasia: evidence from enamel hypoplasia *J Arch Sci* **23**: 833-852

Skinner MF (1997a) Age at death of Gibraltar 2 *J Hum Evol* **32**: 469-470

Skinner MF (1997b) Dental wear in Immature Late Pleistocene European Hominines *J Arch Sci* **24**: 677-700

Skinner MM, Gunz P, Wood BA & Hublin JJ "How Many Landmarks? Assessing the Classification Accuracy of *Pan* Lower Molars Using a Geometric Morphometric Analysis of the Occlusal Basin as Seen at the Enamel-Dentine Junction" in: Koppe T, Meyer G & Alt KW (Eds) *Comparative Dental Morphology* Front Oral Biol. Basel, Karger 2009 vol 13 pp. 23-29

Slice DE (Ed) *Modern morphometrics in Physical Anthropology* Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York 2005

Slice DE (2007) Geometric morphometrics *Annu Rev Anthropol* **36**: 261-281

Slimak L & Giraud Y (2007) Circulations sur plusieurs centaines de kilomètres durant le Paléolithique moyen. Contribution à la connaissance des sociétés néandertaliennes *C R Palévol* **6**: 359-368

Slimak L, Svendsen JI, Mangerud J, Plisson H, Presthys Heggen H, Brugère A & Yrievich Pavlov P(2011) Late Mousterian Persistence near the Artic Circle *Science* 332(6031): 841-845

Smith BGN & Knight JK (1984) An index for measuring the wear of teeth *Brit Dent Journal* **156**: 435-438

Smith BH (1984) Patterns of molar wear in hunter-gatherers and agriculturalists *Am J Phys Anthropol* **63**: 39-56

Smith BH (1986) Development and evolution of the helicoidal plane of dental occlusion *Am J Phys Anthropol* **69**: 21-35

Smith EA (1983) Anthropological applications of optimal foraging theory: A critical review *Curr Anthropol* **24**: 625-651

Smith FH (1976) *The Neandertal Remains from Krapina* Dept Anthropol Univ Tenn Rep Invest **15**: 1-359

Smith FH (1978) Evolutionary Significance of the Mandibular Foramen Area in Neandertals *Am J Phys Anthrop* **48**: 523–531

Smith FH (1982) Upper Pleistocene hominid evolution in South-Central Europe: a review of the evidence and analysis of Trends *Curr Anthropol* **23**: 667-703

Smith FH "A behavioural interpretation of changes in craniofacial morphology across the Archaic/Modern *Homo sapiens* transition" in: Trinkaus E (Ed) *The Mousterian legacy: human biocultural change in the Upper Pleistocene* Brit Archaeol Rep 1983 (S)164 pp. 141-164

Smith FH "Fossil hominids from the Upper Pleistocene of Central Europe and the origin of Modern Europeans" in: Smith FH & Spencer F (Eds) *The origins of modern humans: a world survey of the fossil evidence* Alan R. Liss New York 1984 pp. 137-209

Smith FH, Boyd DC & Malez M (1985) Additional Upper Pleistocene human remains from Vindija cave, Croatia, Yugoslavia *Am J Phys Anthropol* **68**: 375-383

Smith FH (1991) The Neandertals: evolutionary dead ends or ancestors of modern people? *J Anthropol Res* **47**: 219-238

Smith FH, Trinkaus E, Pettitt P, Karavanić I & Paunović M (1999) Direct radiocarbon dates for Vindija G1 and Velika Pećina hominid remains *PNAS* **96**: 12281-12286

Smith FH, Janković I & Karavanić I (2005) The assimilation model, modern human origins in Europe, and the extinction of Neandertals *Quatern Int* **137**: 7-19

Smith GE *Essays on the Evolution of Man* London, Oxford University Press 1918

Smith P (1977a) Selective pressures and dental evolution in hominids *Am J Phys Anthropol* **47**: 453-458

Smith P (1977b) Regional variation in tooth size and pathology in fossil hominids *Am J Phys Anthropol* **47**: 459-466

Smith P (1978) Evolutionar changes in the deciduous dentition of Near Eastern populations *J Hum Evol* **7**: 401-408

Smith P & Zilberman U (1994) Thin enamel and other tooth components in Neanderthals and other hominids *Am J Phys Anthropol* **95**: 85-87

Smith TM, Toussaint M, Reid DJ, Olejniczak AJ & Hublin JJ (2007) Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal *PNAS* **104**: 20220-20225

Smith TM & Tafforeau P (2008) New visions of dental tissue research: Tooth development, chemistry, and structure *Evolutionary Anthropology* **17**: 213-226

Smith BGN (1989) Toothwear: Aetiology and Diagnosis *Dental Update* June: 204-211

Snodgrass JJ & Leonard WR (2009) Neandertal energetic revisited: insights into population dynamics and life history evolution *Paleoanthropology Society* Philadelphia, PA 27-28 March 2007 (Abstract)

Soffer O "Patterns of intensification as seen from the Upper Paleolithic of the central Russian Plain" in: Price TD & Brown JA (Eds) *Prehistoric Hunter–Gatherers: The Emergence of Cultural Complexity*, Academic Press, San Diego 1985 pp. 235-270

Soffer O "The Middle to Upper Palaeolithic transition on the Russian Plain" in: Mellars P & Stringer C (Eds) *The Human Revolution: Behavioural and biological perspectives on the origins of moder humans* Edinburgh University Press, Edinburgh 1989 pp. 714-742

Soffer O "Ancestral lifeways in Eurasia. The Middle and Uper Palaeolithic records" in: Nitecki MH & Nitecki DV (Eds) *Origins of anatomically modern humans* Plenum, New York 1994 pp. 101-119

Soficaru A, Dobos A & Trinkaus E (2006) Early modern humans from the Pestera Muierii, Baia de Fier, Romania *PNAS* **103**: 17196-17201

Soficaru A, Petrea C, Dobos A & Trinkaus E (2007) The human cranium from the Pestera Cioclovina Uscata? Romania: context, age, taphonomy, morphology and paleopathology *Curr Anthropol* **48**: 611-619

Solheim T (1992) Amount of secondary dentin as an indicator of age *Scandinavian J Dent Res* **100**: 193-9

Solounias N & Semprebon G (2002) Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids *American Museum Novitates* **3366**: 1-49

Sommer M (2006) Neanderthal as Image and 'Distortion' in Early 20th-Century French Science and Press *Social Studies of Science* **36**/2 April: 207-240

Sonneville Bordes D & Deffarge R (1974) Lames retouchées Magdaléniennes du Morin (Gironde) *Zephyrus* **25**: 96-105

Sorensen MV & Leonard WR (2001) Neandertal energetics and foraging efficiency *J Hum Evol* **40**: 483-495

Soressi M "Le Moustérien de tradition acheuléenne du sud-ouest de la France" *Discussion sur la signification du faciès à partir de l'étude comparée de quatre sites : Pech-de-l'Azé I, Le Moustier, La Rochette et la Grotte XVI* PhD 2002

Soressi M "From Mousterian of acheulian tradition type A to type B: technical tradition, raw material, task, or settlement dynamic changes?" in: Conard N (Ed) *Settlement dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age*, Tübingen Publications in Prehistory v.2 Tübingen 2004 pp. 343-366

Soressi M & d'Errico F "Pigments, gravures, parures: les comportements symboliques controversés des Néandertaliens" in: Vandermeersch B & Maureille B (Eds) *Les Néandertaliens, Biologie et Cultures* C.T.H.S., Documents Préhistoriques 23, Paris 2007 pp. 297-309

Souday C *Analyse morphométrique des molaires déciduales et défenitives dans le genre Homo : perspectives phylogénétiques et biogéographiques* PhD, 2008

Sparks S, Self S, Grattan J, Oppenheimer C, Pyle D & Rymer H *Supereruptions: Global Effects and Future Threats* Report of a Geological Society of London Working Group 2nd ed. The Geological Society, London 2005

Spencer MA & Demes B (1993) Biomechanical analysis of masticatory system configuration in neandertals and inuits *Am J Phys Anthropol* **91**: 1-20

Spencer MA & Ungar PS (2000) Craniofacial morphology, diet and incisor use in three Amerind populations *Int J Osteo* **10**: 229-241

Speth JD (1989) Early hominid hunting and scavenging: the role of meat as an energy source *J Human Evol* **18**: 329-343

Speth JD (1991) Protein selection and avoidance strategies of contemporary and ancestral foragers: unresolved issues *Philosophical Transactions of theRoyal Society, London, Series B* **334**: 265-270

Speth JD & Tchernov E "The role of hunting and scavenging in neandertal procurement strategies" in: Akazawa T, Aoki K & Bar-Yosef O (Eds) *Neandertals and Modern Humans in Western Asia* New York: Plenum Press 1998 pp. 223-239

Speth JD & Tchernov E "Neandertal hunting and meat-processing in the Near East Evidence from Kebara Cave (Israel)" in: Stanford CB & Bunn HT (Eds) *Meat-eating and human evolution* Oxford University Press. Oxford 2001 pp. 52-72

Speth JD & Tchernov E "Paleoclimatic and behavioral implications of Middle Palaeolithic tortoise use at Kebara Cave (Israel)" in: Pathou-Mmathis M & Bocherens (Eds) *Le rôle de l'environnement dans les comportements des chasseurs-cueilleurs préhistoriques*, Bar International Series. Edited by Oxford: Archeopress 2003 pp. 9-21

Speth JD *The Paleoanthropology and archaeology of Big-Game hunting. Protein, Fat, or Politics?* Springer Science+Bussiness Media, New York 2010

Spinage CA (1972) Age estimation of zebra *East African Wildlife Journal* **10**: 273-77

Sroubek P, Diehl JF, Kadlec J & Valoch K (2001) A Late Pleistocene palaeoclimate record based on mineral magnetic properties of the entrance facies sediments of Kulna Cave, Czech Republic *Geophysical Journal International* **147**(2): 247-262

Stahl AB (1984) Hominid Dietary selection before fire *Current Anthropology* **25**: 151-167

Stanford CB & Bunn HT (Eds) *Meat-eating and Human Evolution* Oxford University Press, Oxford 2001

Steegmann ATJ, Cerny FJ & Holliday TW (2002) Neandertal cold adaptation: Physiological and energetic factors *Am J Hum Biol* **14**: 566-583

Steele DG & Bramblett CA *The anatomy and biology of human skeleton* Texas A&M University Press, Texas 1988

Steele J (1994) Communication networks and dispersal patterns in human evolution: a simple simulation model *World Archaeology* **26**: 126-143

Steele TE *Red Deer: Their ecology and how they were hunted by Late Pleistocene hominids in Western Europe* 2002 PhD

Steele TE (2004) Variation in mortality profiles of Red deer (Cervus elaphus) in Middle Palaeolithic assemblages from Western Europe *Int J Osteoarchaeol* **14**: 307-320

Stefan VH & Trinkaus E (1998a) Discrete trait and dental morphometric affinities of the Tabun 2 mandible *J Hum Evol* **34**: 443-468

Stefan VH & Trinkaus E (1998b) La Quina 9 and Neandertal mandibular variability *Bull Mem Soc Anthropol Paris* **10**: 293-324

Steward JH *Theory of Culture Change: The Methodology of Multilinear Evolution* Urbana, University of Illinois Press 1955

Stewart JR & Lister AM (2001) Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota *Trends in Ecology and Evolution* **16**(11): 608-613

Stewart JR, van Kolfschoten M, Markova A & Musil R "Neanderthalsas part of the broader Late Pleistocene megafaunal extinctions?" in: van Andel T & Davies W (Eds) *Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation* Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research 2003 pp. 221-231

Stewart JR (2004) Neanderthal-Modern human competition? A comparison between the mammals associated with Middle and Upper Palaeolithic industries in Europe during OIS 3 *Int J Osteoarchaeol* **14**: 178-189

Stewart JR (2005) The ecology and adaptation of Neanderthals during the non-analogue environment of Oxygen Isotope Stage 3 *Quat Int* **137**: 35-46

Stiner MC (1992) Overlapping species "Choice" by Italian Upper Pleistocene predators *Cur Anthropol* **33**: 433-451

Stiner MC & Kuhn SL (1992) Subsistence, technology and adaptive Variation in Middle Paleolithic Italy *American Anthropologist* **94**: 306-339

Stiner MC "Small animal exploitation and its relation to hunting, scavenging, and gathering in the Italian Mousterian" in: Peterkin GL, Bricker H & Mellars P (Eds) *Hunting and Animal Exploitation in the Later Palaeolithic and Mesolithic of Eurasia*, Archeological Papers, Vol. 4 American Anthropological Association, Washington DC 1993 pp. 101-119

Stiner MC *Honor among Thieves: A Zooarchaeological Study of Neandertal Ecology* Princeton University Press, Princeton 1994

Stiner MC & Tchernov E "Pleistocene species trends at Hayonim Cave: Changes in climate versus human behavior" in: Akazawa T, Aoki K & Bar-Yosef O (Eds) *Neanderthals and Modern Humans in West Asia*, Plenum, New York 1998 pp. 241-262

Stiner MC (1999) Trends in Palaeolithic mollusc exploitation at Riparo Mochi (Balzi Rossi, Italy): food and ornaments from the Aurignacian Through Epigravettian *Antiquity* **73** (282): 735-754

Stiner MC, Munro ND, Surobell TA, Tchernov E & Bar-Yosef O (1999) Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation *Science* **283**: 190-194

Stiner MC, Munro ND & Surovell TA (2000) The tortoise and the Hare: Small-game use, the broad spectrum revolution, and Paleolithic demography *Curr Anthropol* **41**: 34-74

Stiner MC (2001) Thirty years on the "Broad spectrum revolution" and Palaeolithic demography *PNAS* **98**: 6993-6996

Stiner MC (2002) Carnivory, coevolution, and the geographic spread of the genus *Homo J Arch Res* **10**: 1-63

Stiner MC & Munro ND (2002) Approaches to prehistoric diet breadth, demography, and prey ranking systems in time and space, in: Hockett B (Ed) Advances in Paleolithic zooarchaeology *J Archaeol Method Theory* **9**: 181-214

Stiner MC (2003) Zooarchaeological evidence for resource intensification in Algarve, southern Portugal. *Promontoria: Revista do Departamento de História, Arqueologia e Património da Universidade do Algarve* **1**: 27-61

Stiner MC *The faunas of Hayonin Cave, Israel: A 200,000-year record of Paleolithic diet, demography and society* American School of Preistoric Research Bulletin Cambridge: Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University 2005

Stiner MC & Kuhn SL "Paleolithic diet and the division of labor in Mediterranean Eurasia" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds) *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence*. Springer Science + Business Media B.V. 2009 pp. 157-169

Stinson S (1992) Nutritional adaptation *Ann Rev Anthropol* **21**: 143-170

Strait DS & Grine FE (2004) Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa *J Hum Evol* **47**(6): 399-452

Strauss LG "From Mousterian to Magdalenian: cultural evolution viewed from Cantabrian Spain and Pyrenean France" in: Trinkaus E (Ed) *The Mousterian legacy: Human biocultural change in the Upper Pleistocene* British archaeological reports international Series, Oxford 1983 S**164**: pp. 73-111

Strauss LG & Clark G *La Riera Cave: stone age hunter–gatherer adaptations in Northern Spain* Anthropological Research Papers 36, Arizona State University, Tempe 1986

Strauss LG "The Early Upper Paleolithic of southwest Europe. Cro-magnon adaptations in the Iberian Peripheries 40.000-20.000 BP" in: Mellars P (Ed) *The emergence of modern humans: am archaeological perspective* Edinburgh University press, Edinburgh 1990 pp. 276-302

Strauss LG *Iberia before the Iberians: The Stone Age Prehistory of Cantabrian. Spain*: University of New Mexico Press Albunquerque 1992

Strauss LG (1995) The Upper Paleolithic of Europe: an overview *Evol Anthropol* **4**: 4-16

Strauss LG "Continuity or rupture; convergence or invasion; adaptation or catastrophe; mosaic or monolith: views on the Middle to Upper Paleolithic transition in Iberia" in: Carbonell E & Vaquero M (Eds) *The last Neandertals and the first anatomically modern humans. Cultural change and human evolution: the crisis at 40 Ka BP* Fundació Catalana per la Recerca, Universitat Rovira i Virgili 1996 pp. 203-218

Strauss LG "The Iberian situationbetween 40.000 and 30.000 BP in light of European models of migration", in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 235-252

Strauss LG "The Aurignacian"? Some thoughts" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 11-17

Strauss LG (2005) A mosaic of change: the Middle-Upper Paleolithic transition as viewed from New New Mexico and Iberia *Quat Int* **137**: 47–67

Strauss LG, Morales MR & Steward EB (2008) Early Magdalenian Variability: New Evidence from El Mirón Cave, Cantabria, Spain *Journal of Field Archaeology* **33**(2): 197-218

Strauss LG "Faunal exploitation by the last Neandertals and by early Upper Paleolithic humans on the Iberian Peninsula: Continuity and/or change?" in: *Variability in human hunting behavior during Oxygen Isotope Stages (OIS) 4/3 : implications for understanding modern human origins* 11th International Conference of ICAZ (International Council for Archaeozoology), Paris 23-28 August 2010 (Abstract)

Street M, Terberger T & Orschiedt J (2006) A critical review of the German Paleolithic hominid record *J Hum Evol* **51**: 551-579

Streeter M, Stout S, Trinkaus E, Stringer C, Roberts M & Parfitt SA (2001) Histomorphometric age assessment of the Boxgrove 1 tibial diaphysis *J Hum Evolution* **40**: 331-338

Stringer CB (1974) Population relationships of Later Pleistocene hominids: a multivariate study of available crania *J Archaeol Sci* **1**: 317-142

Stringer CB (1984a) The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe *Courier Forschungsinst. Senckenberg* **69**: 131-143

Stringer CB "The hominid remains" in: Green HS (Ed) *Pontnewydd Cave: A Lower Palaeolithic Hominid Site in Wales.* National Museum of Wales: Cardiff 1984b pp. 159-170

Stringer CB, Hublin JJ & Vandermeersch B "The origin of anatomically modern humans in Western Europe" in: Smith FH & Spencer F (Eds) *The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence* Alan R. Liss, New York 1984 pp. 51-135

Stringer CB "Middle Pleistocene hominid variability and the origin of Late Pleistocene humans" in: Delson E (Ed) *Ancestors, the hard evidence* Alan R Liss Inc, New York 1985 pp. 289-295

Stringer CB & Andrews P (1988) Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans *Science* **239**(4845): 1263-1268

Stringer CB, Grün R, Schwartz HP & Goldberg P (1989) ESR dates for the hominid burial site of Es Skhúl in Israel *Nature* **338**: 756-758

Stringer CB, Dean MC & Martin RD "A comparative study of cranial and dental development in a recent british population and Neandertals" in: DeRousseau CJ (Ed) *Primate life history and evolution* Wiley-Liss, New York 1990 pp. 115-152

Stringer CB "Replacement, continuity and the origin of *Homo sapiens*" in: Bräuer G & Smith F (Eds) *Continuity or replacement: controversies in* Homo sapiens *evolution* AA Balkena, Rotterdam, 1992a pp. 9-24

Stringer CB (1992b) Reconstructing recent human evolution *Phil Trans R Soc Lond* B **337**: 217-224

Stringer C & Gamble CS *In search of neandertals* Thames & Hudson 1993 (also Ed. 1994; *En busca de los neandertales* Ed. 2001, 2003 and 2009)

Stringer CB & Dean MC (1997) Age at death of Gibraltar 2: A Reply *J Hum Evol* **32**: 471-472

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

Stringer CB (2002) Modern human origins: Progress and prospects *Phil Trans R Soc Lond* B **357**: 563-579

Stringer CB, Palike H, van Andel TH, Huntley B, Valdes P & Allen JRM "Climatic stress and the extinction of Neanderthals" in: van Andel T & Davies W (Eds) *Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation*. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research 2003 pp. 233-240

Stringer CB *Homo Britannicus. The incredible story of human life in Britain* Allen Lane, London 2006

Stringer CB, Finlayson JC, Bartond RNE, Fernández-Jalvo Y, Cáceres I, Sabin RC, Rhodes EJ, Currant AP, Rodríguez-Vidal J, Giles-Pacheco F & Riquelme-Cantal JA (2008) Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar *PNAS* **105**(38): 14319-14324

Stuart AJ & Lister AM (2011) Extincyion chronology of cave lion *Panthera spelea Quat Sci Rev* **30**(17-18): 2329-2340

Suarez BK (1974) Neandertal dental asymmetry and the probable mutation effect *Am J Phys Anthropol* **41**: 411-16

Subirà ME, Campillo D, Chimenos E, Aparicio J, Fiego J, Pérez-Pérez A & Vila S (2003) Estudio de los restos humanos procedentes de la Cova Foradá (Oliva, Valencia) in: Aluja MP, Nogués M & Malgosa A (Eds) *Antropología y Biodiversidad* Vol.1 pp. 520-528

Suc JP & Zagwing WH (1983) Plio-Pleistocene correlations Between the north western Mediterranean región and northwestern Europe according to recent biostratigraphic and palaeoclimatic data *Boreas* **12**: 153-166

Sugita S (1994) Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation *Journal of Ecology* **82**: 881-897

Suwa G, Wood BA & White TD (1994) Further analysis of mandibular molar crown and cusp areas in Pliocene and early Pleistocene hominids *Am J Phys Anthropol* **93**: 407-426

Suwa G, White TD, Howell F, (1996) Mandibular postcanine dentition from the Shungura formation, Ethiopia: crown morphology, taxonomic allocations, and Plio-Pleistocene hominid evolution *Am J Phys Anthropol* **101**: 247-282

Svendsen JI & Pavlov P "Mamontovaya Kurya: an enigmatic nearly 40000 years old Paleolithic site in the Russian Artic" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 109-122

Svensson A, Andersen KK, Bigler M, Clausen HB, Dahl-Jensen D et al (2008) A 60,000 year Greenland stratigraphic ice core chronology *Clim Past* 4: 47-57

Svoboda JA (1988) A new male burial from Dolni Vestonice *J Hum Evol* **16**: 827-830

Svoboda JA & Simán K (1989) The Middle-Upper Paleolithic Transition in Southeastern Central Europe (Czechoslovakia and Hungary) *Journal of World Prehistory* **3**(3): 283-322

Svoboda JA, Ložek V, Svobodová H & Škrdla P (1994) Předmostí after 110 years *Journal of Field Archaeology* **21** (4): 457-472

Svoboda JA, Lomek V & Vlek E *Hunters between East and West. The Palaeolithic of Moravia* Plenum, New York & London 1996

Svoboda JA, Klíma B, Jarosová L & Skrdla P "The gravettian in Moravia : climate, behaviour and technological complexity" in: Roebroecks W, Mussi M, Svoboda J & Fennema K (Eds) *Hunters of the Golden Age. The Mid Upper Paleolithic of Eurasia 30.000-20.000 BP* Leiden The Netherlands, University of Leiden 2000 pp. 197-217

Svoboda JA, van der Plicht J & Kuzelka V (2002) Upper Palaeolithic and Mesolithic human fossils from Moravia and Bohemia (Czech Republic): some new 14C dates *Antiquity* **76**: 957-962

Svoboda JA "The Bohunician and the Aurignacian" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 123-131

Svoboda JA, van der Plicht J, Vlcek E & Kuzelka V (2004) New radiocarbon datings of human fossils from caves and rockshelters in Bohemia (C7~ch Republic) *Anthropol Brno* **42**: 161-166

Svoboda JA (2005) The Neandertal extinction in eastern Central Europe *Quat Int* **137**: 69-75

Svoboda JA, Péan S & Wojtal P (2005) Mammoth bone deposits and subsistence practises during mid-upper paleolithic in central Europe: Three cases from Moravia and Polland *Quat Intern* **126**(8): 209-221

Svoboda JA "On Modern Human Penetration into northern Eurasia: the multiple advances hypothesis" in: Mellars P, Boyle K, Bar-Yosef O & Stringer C (Eds) *Rethinking the human revolution* McDonald Institute monographs, Cambridge 2007a pp. 329-339

Svoboda JA (2007b) The Gravettian on the Middle Danube *Paléo* **19**: 203-220

Svoboda JA (2008) The Upper Paleolithic burial area at Předmostí: Ritual and taphonomy *J Hum Evol* **54** (1): 15-33

Svobodova H "The pollen analysis of Dolni Vestonice II-western slope" in: Svoboda JA (Ed) *Dolni Vestonice II* ERAUL 54, Universite de Liege 1991 pp. 75-88

Swisher III CC, Rink WJ, Anton SC, Schwarcz HP, Curtis GH, Suprijo A & Widiasmoro (1996) Latest *Homo erectus* of Java: potential contemporaneity with *Homo sapiens* in Southeast Asia *Science* **274**: 1870-1874

Szabó J (Abstract) *Skeletal Remains of Early Man in cave named "Subalyuk"* in: Gies WJ (Ed) International Association For Dental Research Proceedings of the Thirteenth General Meeting. Stevens Hotel, Chicago, Illinois March 1935 pp. 204

Szmidt CC, Normand C, Burr GS, Hodgins GWL & LaMotta S (2010) AMS ^{14}C dating the Protoaurignacian/Early Aurignacian of Isturitz, France. Implications for Neanderthal–modern human interaction and the timing of technical and cultural innovations in Europe *J Arch Sci* **37**: 758-768

T

Taborin Y *La parure en coquillage au Paléolithique* CNRS, Gallia Préhistoire **29**. Paris 1993

Tattersall I (1992) Species concepts and species identification in human evolution *J Hum Evol* **15**: 165-175

Tattersall I & Schwartz JH (1999) Hominids and hybrids. The place of Neanderthals in human evolution *PNAS* **96**: 7117-7119

Tattersall I *The last Neanderthal. The rise, success and mysterious extinction of our closest human relatives* Oxford: Westview Press 1999

Tattersall I & Schwartz JH *Extinct Humans* Westview Press, New York 2000 (also: 2001)

Tattersall I (2006) Neanderthal skeletal structure and the place of *Homo neanderthalensis* in the Europen hominoid phylogeny *Hum Evol* **21**(3-4): 269-274

Tattersall I "Before the Neanderthals: Hominid Evolution in Middle Pleistocene Europe" in: Condemi S & Weniger GC (Eds) *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe. One hundred fifty years of Neanderthal study* Springer 2011 pp. 47-54

Tavoso A, Grégut-Bonnoure E, Guérin C, Pernaud-Orliac J & Cammas R (1990) La Grotte de la Niche à Mont-maurin (Haute-Garonne, France) Nouvelles donnés biostratigraphiques et approche taphonomique *C R Acad Sci Paris* **310**(3): 95-100

Tchernov E "Biochronology of the Middle Paleolithic and dispersal events of hominids in the Levant" in: Laville H (Coord) *L'Homme de Neandertal. L'Environment*. Vol. 2 Actes du colloque international de Liège. Études et Reserches Archéologiques de l'Université de Liège, 29, Liège 1988 pp. 113-145

Tchernov E (1992a) The Afro-Arabian component in the Levantine mammalian fauna-a short biogeographical review *Israel Journal of Zoology* **38**: 155-192

Tchernov E (1992b) Eurasian-African biotic exchanges through the Levantine corridor during the Neogene and Quaternary *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **153**: 103-123

Tchernov E (1998) Are Late Pleistocene environmental factors, faunal changes and cultural transformations causally connected? The case of the southern Levant *Paléorient* **23**: 209-228

Teaford MF & Walker A (1984) Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of Sivapithecus *Am J Phys Anthropol* **64**: 191-200

Teaford MF (1988) A review of dental microwear and diet in modern mammals *Scanning Microsc* **2**: 1 149-1 166

Teaford MF & Oyen OJ (1989a) Differences in the Rate of Molar Wear between Monkeys Raised on Different Diets *J Dent Res* 68: 1513-1518

Teaford MF & Oyen OJ (1989b) *In vivo* and *in vitro* turnover in dental microwear *Am J Phys Anthropol* **80**: 447-460

Teaford MF & Tylenda CA (1991) A new approach to the study of tooth wear *J Dent Res* **70**: 204-207

Teaford MF "Dental microwear: what can it tells us about diet and diet and dental function?" in: Kelley MA & Larsen CS *Advances in dental anthropology* Wiley-Liss 1991 pp. 341-356

Teaford MF & Runestad JA (1992) Dental Microwear and diet in Venezuelan primates *Am J Phys Anthropol* **94**: 339-363

Teaford MF (1994) Dental microwear and dental function *Evol Anthropol* **3**(1): 17-30

Teaford MF & Lytle J (1996) Brief Communication: Diet-Induced Changes in Rates of Human Tooth Microwear: A Case study Involving Stone-Ground Maize *Am J Phys Anthropol* **100**: 143-147

Teaford MF "What do we know and not know about diet and enamel structure?" In: Ungar PS (ed) *Evolution of the Human Diet: The Known, the Unknown and the Unknowable* Oxford University Press, New York 2007 pp. 56-76

Templeton AR (1999) Human Races: A Genetic and Evolutionary Perspective *American Anthropologist* **100**(3): 632-650

Templeton AR (2002) Out of Africa again and again *Nature* **416**: 45-51

Terberger T & Street M "New evidence for the chronology of the Aurignacian and the question of Pleniglacial settlement in western central Europe" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003 pp. 213-221

Teschler-Nicola M & Trinkaus E (2001) Human remains from the Austrian Gravettian: The Willendorf femoral diaphysis and mandibular symphysis *J Hum Evol* **40**: 451-465

Teschler-Nicola (Ed) *Early modern humans at the Moravian Gate. The Mladeč caves and their remains* Springer-Verlag, Austria 2006

Thieme H (1997) Lower Palaeolithic hunting spears from Germany *Nature* **385**: 807-811

Thoma A (1966) L'occipital de l'homme mindelien de Vértesöllos *L'Anthropologie* **70**(5-6): 495-534

Thompson JL & Bilsborough A (1997) The current state of the Le Moustier 1 skull. *Acta Praehistorica et Archaeologia* **29**: 17-38

Thompson JL & Illerhaus B (1998) A new reconstruction of the Le Moustier 1 skull and investigation of internal structures using 3-D-muCT data *J Hum Evol* **35**(6): 647-65

Thompson JL & Nelson AJ (2000) The place of Neandertals in the evolution of hominid patterns of growth and development *J Hum Evol* **36**: 22-23

Thorne A & Wolpoff MH (1981) Regional continuity in Australasian Pleistocene hominid evolution *Am J Phys Anthropol* **55**(3): 337-349

Thorne A & Wolpoff MH (1992) The multiregional evolution of humans *Scientific American* **266**: 76-83

Thorpe SKS, Li Y, Crompton RH & Alexander RM (1998) Stresses in human leg muscles in running and jumping determined by force plate analysis and from published magnetic resonance images *J Exp Biol* **201**: 63-70

Tillier AM (1979) La dentition de l'enfant mousterien Chateauneuf 2 decouvert a L'abri de Hauteroche (Charente) *L´Anthropologie* **83**: 417-438

Tillier AM (1982) Les enfants neanderthaliens de Devil's Tower (Gibraltar) *Z. Morph Anthrop* **73**(2): 125-148

Tillier AM (1983) La crane d'enfant d'Engis 2: Un exemple de distribution des caractères juveniles, primitives et néanderthaliens *Bull. Soc. R. Belg. Anthrop Préhist* **94**: 51-75

Tillier AM, Arensburg B, Rak Y & Vandermeersch B (1995) Middle Palaeolithic dental caries: new evidence from Kebara (Mount Carmel, Israel) *J Hum Evol* **29:** 189-192

Tillier AM, Kaffe I, Arensburg B & Chech M (1998) Hypodontia of permanent teeth among Middle Palaeolithic Hominids: An early case dated ca. 92.000 +/- 5.000 years BP at Qafzeh Site *Int J Osteoarch* **8**: 1-6

Tillier AM (2007) The earliest Homo sapiens (sapiens): biological, chronological and taxonomic perspectives *Diogenes* **214**: 110-121

Tillier AM "Human Pleistocene Pathologies" Oral Communication 17th EAA Congress 2010

Tillier AM "Facts and ideas in Paleolithic growth studies (Paleauxiology)" in: Condemi S & Weniger GC (Eds) *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe. One hundred fifty years of Neanderthal study* Springer 2011 pp. 139-154

Tobias PV (1971) Human squeletal remains from the Cave of Hearths, Makapansgat, Northern Transvaal *Am J Phys Anthropol* **34**(3): 335-368

Tobias PV (1980) The natural history of the helicoidal occlusal plane and its evolution in early *Homo Am J Phys Anthropol* **53**: 173-187

Tompkins RL & Trinkaus E (1987) La Ferrassie 6 and the development of Neandertal pubic morphology *Am J Phys Anthropol* **73**: 233-239

Tompkins RL (1996a) Relative dental development of Upper Pleistocene hominids compared to human population variation *Am J Phys Anthropol* **99**: 103-118

Tompkins RL (1996b) Human population variability in relative dental development *Am J Phys Anthropol* **99**: 79-102

Tooby J & DeVore I "The reconstruction of hominid behavioral evolution through strategic modeling" in: Kinzey WG (Ed) *The evolution of human behavior: Primate models* SUNY Press, New York 1987 pp. 183-237

Torres J, Campillo-Boj M & Avilés-Fernández A (forthcoming 2012) Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar (Murcia, Spain): A late Early Pleistocene hominin site with an "Acheulo-Levalloiso-Mousteroid" Palaeolithic assemblage *Quaternary International;* presented at the 15th Annual Meeting of the European Association of Archaeologists at The Hague, The Netherlands, 1-5 September (2010)

Toussaint M &Pirson S (2006) Neandertal Studies in Belgium: 2000-2005 *Period Biol* **108**: 373-387.

Townsend GC & Brown T (1978) Heritability of permanent tooth size *Am J Phys Anthropol* **49**(4): 497-503

Travan L, Biasotto M, Antoniolli F, Saccheri P, Pipan P & Cavalli F "Estimación de la edad de muerte en los individuos procedentes de la necrópolis altomedieval de San Pietro al natisone (nordeste Italia): análisis de los anillos de crecimiento del cemento de los dientes y análisis metrológica superficial del esmalte" in: Nieto JL, Obón JA & Baena S (Eds) *Genes, Ambiente y Enfermedades en Poblaciones Humanas* Universidad de Zaragoza 2008 pp. 369-380

Trinkaus E (1980) Sexual differences in Neanderthal limb bones *J Hum Evol* **9**: 377-397

Trinkaus E "Neandertal Limb proportions and cold adaptation" in: Stringer C (Ed) *Aspects of Human Evolution* Taylor and Francis, London 1981 pp. 187-224

Trinkaus E *The Shanidar neandertals* New York: Academic Press 1983a

Trinkaus E "Neandertal postcrania and the adaptative shift to modern humans" in: Trinkaus E (Ed) *The mousterian legacy: human biocultural change in the Upper Pleistocene* Brit Archaeol Rep 1983b S**164** pp. 165-200

Trinkaus E (1983c) Functional aspects of Neandertal pedal remains *Foot Ankle* **3**: 377-390

Trinkaus E (1984) Neandertal pubic morphology and gestation length *Curr Anthropol* **25**: 509-514

Trinkaus E (1985) Pathology and the posture of the La Chapelleaux-Saints Neandertal *Am J Phys Anthropol* **67**: 19-41

Trinkaus E & Smith FH "The fate of the Neandertals" in: Delson E (Ed) *Ancestors: the hard evidence* Alan Liss Inc 1985 pp. 325-333

Trinkaus E (1986) The Neandertals and modern human origins *Annual Review of Anthropology* **15**: 193-218

Trinkaus E (1987) The Neandertal face: evolutionary and functional perspectives on a recent hominid face *J Hum Evol* **16**: 429-443

Trinkaus E "The Upper Paleolithic Transition" in: Trinkaus E (Ed) *The Emergence of Modern Humans. Biocultural adaptations in the later Pleistocene* Cambridge University press 1989 pp. 42-66

Trinkaus E & Shipman P *The Neandertals. Changing the image of mankind*, Londres, Jonathan Cape 1993

Trinkaus E (1995) Neanderthal mortality patterns *J Arch Sci* **22**: 121-142

Trinkaus E & Hilton CE (1996) Neandertal pedal proximal phalanges: diaphyseal loading patterns *J Hum Evol* **30**: 399-425

Trinkaus E & Jelinec J (1997) Human remains from the Moravian Gravettian: the Dolni Vestonice 3 postcrania *J Hum Evol* **33**(1): 33-82

Trinkaus E (1997) Appendicular robusticity and the paleobiology of modern human emergence *PNAS* **94**: 13367-13373

Trinkaus E & Ruff CB (1999) Diaphyseal cross-sectional geometry of Near Eastern Middle Paleolithic humans: the femur *J Arch Sci* **26**: 409-424

Trinkaus E, Lebel S & Bailey S (1999) Middle Paleolithic and recent human dental remains from the Bau de l'Aubesier Monieux (Vaucluse) *Bull Mem Soc Anthrop Paris* **12**: 207-226

Trinkaus E, Svoboda JV, West DL, Sladek V, Hillson SW, Drozdova E & Fisakova M (2000) Human Remains from the Moravian Gravettian: Morphology and Taphonomy of Isolated Elements from the Dolni Vestonice II Site *J Arch Sci* **27**(12): 1115-1132(18)

Trinkaus E & Pettitt PB (2000) The Krems-Hundssteig "Gravettian" human remains are Holocene *Homo* **51**(2–3):258-260

Trinkaus E, Bailey SE & Zilhão J (2001) Upper Paleolithic human remains from the gruta do Caldeirao, Tomar, Portugal *Revista Portuguesa de Arqueologia* **4**(2): 5-17

Trinkaus E, Marks AE, Brugal JP, Bailey SE, Rink WJ & Richter D (2003a) Later Middle Pleistocene human remains from the Almonda Karstic system, Torres Novas, Portugal *J Hum Evol* **45**: 219-226

Trinkaus E, Moldovan O, Milota S, Bilgar A, Sarcina L, Athreya S, Bailey S E, Rodrigo R, Mircea G, Higham T, Ramsey C B & van der Plicht J (2003b) An early modern human from the Pestera cu Oase, Romania *PNAS* **100**(20): 11231-11236

Trinkaus E "Dental crown dimensions of Middle and Late Pleistocene European Humans" in: Rubio S (Ed) *Miscelánea en Homenaje a Emiliano Aguirre III Paleoantropología* Museo Arqueológico Regional. Alacá de Henares 2004 pp. 393-398

Trinkaus E (2005) Early Modern Humans *Ann Rev Anthropol* **34**: 207-230

Trinkaus E & Svoboda J (Eds) *Early Modern Human Evolution in Central Europe. The People of Dolni Vestonice and Pavlov* Oxford University Press 2006

Trinkaus E (2006) Modern human versus Neandertal evolutionary distinctiveness *Curr Anthropol* **47**: 597-620.

Trinkaus E, Hillson S, Franciscus R & Holliday T "Skeletal and dental paleopathology" in: Trinkaus E & Svoboda J (Eds) *Early Modern Human Evolution in Central Europe. The People of Dolní Věstonice and Pavlov* Human Evolution Series Oxford University Press Oxford 2006 pp. 419-458

Trinkaus E (2007) European early modern humans and the fate of the Neandertals *PNAS* **104**(18): 7367-7372

Trinkaus E & Pinilla B (2009) Dental caries in the qafzeh 3 Middle Paleolithic Modern Human *Paléorient* **35**(1): 69-76

Trinkaus E, Soficaru A, Dobos A, Constantin S, Zilhão J & Richards M (2009) Stable Isotope Evidence for Early Modern Human Diet in Southeastern Europe: Peştera cu Oase, Peştera Muierii and Peştera Cioclovina Uscată *Materiale Şi Cercetări Arheologice* (serie nouă) **5**: 5-14

Trinkaus E (2011) Late Pleistocene adult mortality patterns and modern human establishment *PNAS* **108**(4): 1267-1271

Trinkaus E, Bailey SE & Zilhão J (*in prep*) Magdalenian Human remains from Galeria da Cisterna (Almonda karstic system, Torres Novas, Portugal)

Tuffreau A & Antoine P "The earliest occupation of Europe: continental nortwestern Europe" in: Roebroeks W & van Kolíschoten T (Eds) The earliest occupation of Europe University of Leiden and European Science Foundation, Leiden 1995 pp. 147-163

Tuffreau A, Lamotte A & Goval E (2008) Les industries acheuléennes de la France septentrionale *L'Anthropologie* **112**: 104-139

Turbon D, Perez-Perez A & Stringer C (1997) A multivariate analysis of Pleistocene hominids: testing hypotheses of European origins *J Hum Evol* **32:** 449-468

Turner II CG (1979) Dental anthropological indications of agriculture among the Jomon people of central Japan *Am J Phys Anthropol* **51**: 619-635

Turner II CG (1992) The dental bridge between Australia and Asia: Following Macintosh into the East Asian hearth of humanity *Persp Hum Biol 2 Archaeol Oceania* **27**: 120-127

Turney CSM, Kershaw AP, Moss P, Bird MI, Fifield LK, Cresswell RG, Santos GM, di Tada ML, Hausladen PA, Youping Z (2001) Redating the onset of burning at Lynch's Crater (North Queensland): implications for human settlement in Australia *J Quat Sci* **16**: 767-771

Turq A (1989) Approche technologique et économique du faciès Moustérien de type Quina: étude preliminaire *Bulletin de la Société Préhistorique Française* **86**: 244-255

Turq A (1990) Exploitation des matières premières lithiques dans le Moustérien entre Dordogne et Lot *Cahiers du Quaternaire* **17**: 415-427

Tzedakis PC (1993) Long-term tree populations in northwest Greece though multiple Quaternary climatic cycles *Nature* **364**: 437-440

Tzedakis PC, Hughen KA, Cacho I & Harvati K (2007) Placing late Neanderthals in a climatic context *Nature* **449**: 206-208

U

Ubelaker DH, Phenice T & Bass WM (1969) Artificial interproximal grooving of the teeth in American Indians *Am J Phys Anthropol* **30**: 145-150

Ubelaker DH *Human Skeletal Remains* Chicago: Aldine 1978

Ubelaker DH "Human Skeletal Remains: Excavation, Analysis, Interpretation" *Smithsonian Manuals on Archaeology 2 Taraxacum Press: Washington DC* 1989

Ucko PJ & Dimbledy GW *The domestication and exploitation of plants and animals* Adeline Pub University of London, Institute of Archaeology 1969

Ulhaas L, Kullmer O & Schrenk F "Tooth wear and diversity in early hominid molars: A case study" in: Bailey SE & Hublin JJ (Eds) *Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Paleoanthropology* Springer 2007 pp. 369-390

Ulijaszek SJ (1992) Human energetics methods in biological anthropology *Am J Phys Anthropol* **35**: 215-242

Ulijaszek SJ & Strickland SS *Nutritional Anthropology: Prospects and Perspectives* Smith Gordon Nishimura, Eldred, Kent 1993

Ulijaszek SJ (2002) Human eating behavior in an evolutionary ecological context *Proc Nutr Soc* **61**:517-526

Ullrich H *The Neandertal Adolescent Le Moustier 1. New Aspects, New Results* Berliner Beiträge zur Vor-und Frühgeschichte Menghin Vol 12 2005

Ungar PS & Grine FE (1991) Incisor size and wear in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus J Hum Evol* **20**: 313-340

Ungar PS (1992) Feeding behaviour and dental microwear in Sumatran Anthropoids *Am J Phys Anthrop* **88**: 347-364

Ungar PS (1995) A semiautomated image analysis procedure for the quantification of dental microwear II *Scanning* **17**: 57-59

Ungar PS & Teaford MF (1996) Preliminary examination of non-occlusal dental microwear in Anthopoids: implications for the study of fossil primates *Am J Phys Anthropol* **100**: 101-113

Ungar PS (1996) Dental microwear of European Miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use *J Hum Evol* **31**: 335-366

Ungar PS, Fennell K J, Gordon K & Trinkaus E (1997) Neandertal incisor beveling *Journal of Human Evolution* **32**: 407-421

Ungar PS (1998) Dental allometry, morphology, and wear as evidence for diet in fossil primates *Evol Anthropol* **6**(6): 205-217

Ungar PS & Williamson M (2000) Exploring the effects of tooth wear on functional morphology: A preliminar study using dental topographic analyses *Palaeontologia Electronica* **3**(1): 1-18

Ungar PS, Grine FE, Teaford MF & Pérez-Pérez A (2001) A review of interproximal wear grooves on fossil hominin teeth with new evidence from Olduvai Gorge *Arch Oral Biol* **46**(4): 285-292a

Ungar PS & Teaford MF (Ed) *Human diet: Its origin and evolution* Bergin & Garvey, London 2002

Ungar PS, Brown CA, Bergstrom TS & Walker A (2003) Quantification of Dental Microwear by Tandem Scanning Confocal Microscopy and Scale Sensitive Fractal Analyses *Scanning* **25**(4): 185-193

Ungar PS (2004) The evolution of human diet: The known, the Unknown, and the Unknowable *Evol Anthropol* **13**: 45-46

Ungar PS, Scott RS, Scott JR & Teaford MF "Dental microwear analysis: historical perspectives and new approaches" in: Irish JD & Nelson GC (Eds) *Technique and Application in Dental Anthropology* Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology Cambridge University Press 2008 pp. 389-425

V

Valensi P (2000) The archaeozoology of Lazaret Cave (Nice, France) *Int J Osteaoarchaeol* **10**: 357-367

Valensi P & Psathi E (2004) Faunal Exploitation during the Middle Palaeolithic in South-eastern France and North-western Italy *Int J Osteaoarchaeol* **14**: 256-272

Valladas H, Reyss J, Joron JL, Valladas G, Bar-Yosef O & Vandermeersch B (1988) Thermoluminiscense dating of the mousterian "proto-cro-magnon" remains from Israel and the origin of modern man *Nature* **313**: 159-160

Vallois HV (1949) The Fontéchevade fossil man *Am J Phys Anthropol* **3**: 339-362

Vallois HV (1956) The pre-mousterian human mandible from Montmaurin *Am J Phys Anthropol* **14**: 319-323

Vallois HV (1958) La grotte de Fontéchevade (L'Anthropologie) *Arch Inst Paléont Hum* **29**: 6-164

Valoch K (1968) Evolution of the Paleolithic in Central and Eastern Europe *Curr Anthropol* **9**(5): 351-390

Valoch K "Die Erforschung der Kulna Höhle 1961-1976" Moravske Muzeum Anthropos 24 Brno 1988

van Andel TH & Tzedakis C (1996) Palaeolithic landscapes of Europe and environs, 150,000-25,000 years ago: an overview *Quat Sci Rev* **15**: 481-500

van Andel TH (2002) The Climate and Landscape of the Middle Part of the Weichselian Glaciation in Europe: The Stage 3 Project *Quat Res* **57**: 2-8

van Andel TH "Glacial environments I: the Weschselian climate in Europe between the end of the OIS 5 Interglacial and the Last Glacial Maximum" in: Van Andel TJ & Davies W (Eds) *Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape during the last Glaciation* McDonald Institute Monographs 2003 pp. 9-19

van Andel TH, Davies WD & Weninger B "The Human presence in Europe during the Last Glacial Period I: Human migrations and the changing climate" in: Van Andel TJ & Davies WD (Eds) *Neanderthals and Modern Humans in the European Landscape during the last Glaciation* McDonald Institute Monographs 2003 pp. 31-56

van Andel TH & Davies WD (Eds) *Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation: archaeological results of the Stage 3 Project.* Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research, University of Cambridge 2003

van den Boggard P, Hall CM, Schmincke HU & York D (1989) Precise single grain dating of a cold to warm climate in central Europe *Nature* **342**: 523-525

van Reenen JF, Reid C & Groeneveld HT "Maxillary molar cusp and crown base areas in recent and early hominids" in: Smith P & Tchervov E (Eds) *Structure, function*

and evolution of teeth Freund Publishing House Ltd, London & Tel Aviv 1992 pp. 335-348

van Valen L (1962) A study of fluctuating asymmetry *Evolution* **16**: 125-42

Vandermeersch B (1965) Position stratigraphique et chronologie relative des restes humains du Paléolithique moyen du Sud-Ouest de la France *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* **51**(1): 69–126

Vandermeersch B *Les hommes fossiles de Qafzeh (Israel)* Cahiers de Paléontologia CNRS, Paris 1981

Vandermeersch B "The origin of Neandertals" in: Delson E (Ed) *Ancestors: the hard evidence* Alan Liss Inc, 1985 pp. 306-309

Vandermeersch B & Bar-Yosef O (1988) Évolution biologique et culturelle des populations du Levant au Paléolithique Moyen, les données récents de Kebara et Qafzeh *Paleorient* **14**: 115-117

Vandermeersch B "The Near East and Europe. Continuity or discontinuity?" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 107-116

Vandermeersch B & Garralda MD "Neanderthal geographic and chronological variation" in: Condemi S & Weniger GC (Eds) *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe. One hundred fifty years of Neanderthal study* Springer 2011 pp. 113-126

Vanhaeren M & d'Errico F (2006a) Aurignacian ethno-linguistic geography of Europe revealed by personal ornaments *J Archaeol Sci* **33**: 1105-1128

Vanhaeren M, d'Errico F, Stringer C, James SL, Todd JA & Mienis HK (2006b) Middle Paleolithic shell Beads in Israel and Algeria *Science* **312**: 1785-1787

Vaquero M, Vallverdú J, Rosell J, Pastó I & Allué E (2001) Neandertal behaviour at the Middle Paleolithic site of Abric Romaní, Cappellades, Spain. *Journal of Field Archaeology* **28**: 93-114

Vaquero M, Esteban M, Allué E, Vallverdú J, Carbonell E & Bischoff J (2002) Middle Paleolithic refugium or archaeological misperception? A new U-series and radiocarbon chronology of Abric Agut (Capellades, Spain) *J Archaeol Sci* **29**: 953-958

Vega-Toscano LG (2005) El final del Paleolitico Medio y el inicio del Paleolitico Superior: más allá de los datos Cantábricos *Museo de Altamira. Monografías* **20**: 541-556

Veleminska J & Bruzek J (Eds) *Early Modern Humans from Předmostí nr. Prerov: A new reading of old documentation* Prague: Academia 2008

Velichko AA & Zelikson EM (2005) Landscape, climate and mammoth food resources in the east European Plain during the late Paleolithic epoch *Quat Int* **126-128**: 137-151

Velichko AA, Kurenkova EI & Dolukhanov PM (2009) Human socio-economic adaptation to environment in Late Paleolithic, Mesolithic and Neolithic Eastern Europe *Quat Int* **203**: 1-9

Vermeersch PM, Paulissen E, Stokes S, Charlier C, Van Peer P, Stringer C & Lindsay W (1998) A Middle Paleolithic burial of a modern human at Taramsa Hill, Egypt *Antiquity* **72**(277): 475-484

Vermeersch PM (Ed) *Paleolihic quarrying sites in Upper and Middle Egypt Leuven* University Press, Belgium 2002

Verna C *The mousterian human remains from La Quina (Charente, France)* PhD 2006

Verna C, Dujardin V & Trinkaus E (2012) The Aurignacian human remains from La Quina-Aval (France) *J Hum Evol* **62**: 605-617

Vernal V (2007) Size and shape analysis of human molars: Comparing traditional and geometric morphometric techniques *Homo Journal of Comparative Human Biology* **58**: 279-296

Vernet JL & Terral JF "Les charbons de bois des niveux mousteriens et protoaurignaciens de la Grotte du Boquete de Zafarraya" in: in : Barroso C & de Lumley H (Eds) *La Grotte du Boquete de Zafarraya (Malaga, Andalousie)* 2006 Vol II pp. 661–673

Vidal HJ "The Yamana of Tierra de Fuego" in: Lee RB & Daly R (Eds) *Hunters and Gatherers* The Cambridge Encyclopedia. Cambridge University Press 1999 pp. 114-118

Villa G & Giacobini G (1995) Subvertical grooves of interproximal facets in Neandertal posterior teeth *Am J Phys Anthropol* **96**: 51-62

Villa G (1996) Hunter-Schreger band orientation in interproximal enamel of modern human molars with complex morphological traits *Human Evolution* **11**(1): 85-96

Villa P, Castel JC, Beauval C, Bourdillat V & Geoldberg P (2004) Human and carnivore sites in the European Middle Palaeolithic: Similarities and differences in the bone modification and fragmentation *Revue de Paléobiologie* **23**: 705-730

Villa P & Lenoir M "Hunting and Hunting Weapons of the Lower and Middle Paleolithic of Europe" in: Hublin JJ & Richards MP (Eds) *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence* Springer Science + Business Media B.V. 2009 pp. 59-86

Villotte S, Churchill SE, Dutour OJ & Gambier DH (2010) Subsistence activities and the sexual división of labor in the European Upper Paleolithic and mesolithic: Evidence from upper limb enthesopathies *J Hum Evol* **59**: 35-43

Vlcek E (1978) A new discovery *of Homo erectus* in Central Europe *J Hum Evol* **7**: 239-251

Vlcek E (1991) L'Homme fossil en Europe Centrale *L'Anthropologie* **95**: 409-472

Vogel JC & Waterbolk HT (1967) Groningen radiocarbon dates VII *Radiocarbon* **9**: 107-155

Voisin JL "Speciation by distance and temporal overlap: a new approach to understanding Neanderthal evolution" in: Harvati K & Harrison T (Eds) *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives* Springer 2006 pp. 299-314

von Cramon-Taubadel N, Frazier BC & Mirazon Lahr M (2007) The Problem of Assessing Landmark Error in Geometric Morphometrics: Theory, Methods, and Modifications *Am J Phys Anthropol* **134**: 24-35

W

Wagner GA, Maul LC, Löscher M & Schreiber HD (2010a) Mauer - the type site of Homo heidelbergensis: palaeoenvironment and age *Quat Sci Rev* **30**(11-12): 1464-1473

Wagner GA, Krbetschek M, Degering D, Bahain JJ, Shao Q, Falguères C, Voinchet P, Dolo JM, Garcia T & Rightmire GP (2010b) Radiometric dating of the type-site for *Homo heidelbergensis* at Mauer, Germany *PNAS* **107**(46): 19726-19730

Walker A, Hoeck HN & Perez L (1978) Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet *Science* **201**: 908-910

Walker MJ, Gibert J, López Mariano V, Lombardi A, Pérez-Pérez A, Zapata J, Ortega J, Higham T, Pike A, Schwenninger JL, Zilhão J & Trinkaus E (2008) Late Neandertals in Southeastern Iberia: Sima de las Palomas del Cabezo Gordo, Murcia, Spain. PNAS **105**: 20631-20636

Walker MJ, Lombardi AV, Zapata J & Trinkaus E (2010) Neandertal mandibles from the Sima de la Palomas del Cabezo Gordo, Murcia, southeastern Spain *Am J Phys Anthropol* **142**:261-272

Walker MJ, Zapata J, Lombardi AV & Trinkaus E (2011) New evidence of dental pathology in 40,000-year-old Neandertals *J Dent Res* **90**(4):428-432

Walker PL, Dean G & Shapiro P "Estimating age from tooth wear in archaeological populations" in: Kelley MA & Larsen CS (Eds) *Advances in Dental Anthropology* New York: Wiley-Liss 1991 pp. 169-178

Walker PL & Thornton R "Health, nutrition and demographic change in native California" in: Steckel RH & Rose JC (Eds) *The back bone of history: a history of health and nutrition in the western hemisphere project* Cambridge: Cambridge University Press 2002 pp. 16-29

Washburn SL & Lancaster CS "The evolution of hunting" in: Brace CL & Metress J (Eds) *Man in Evolutionary Perspective Wiley* 1973 pp. 57-69

Watts WA, Allen JRM & Huntley B (1996) Vegetation history and palaeoclimate of the last glacial period at Lago Grande di Monticchio southern Italy *Quat Sci Rev* **15**: 133-153

Watts WA, Allen JRM & Huntley B (2000) Palaeoecology of three interstadial events during oxygen-isotope stages 3 and 4: a lacustrine record from Lago Grande di Monticchio, southern Italy *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **155**: 83-93

Weaver TD & Roseman CC (2005) Ancient DNA, late Neandertal survival, and Modern-human–Neandertal genetic admixture *Curr Anthropol* **46**: 677-83

Weaver TD & Steudel-Numbers K (2005) Does climate or mobility explain the differences in body proportions between Neandertals an their Upper Palaeolithic succcessors *Evolutionary Anthropology* **14**: 213-218

Weaver TD, Roseman CC & Stringer CB (2007) Were Neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? *J Hum Evol* **53**: 135-45

Weaver TD (2010) The meaning of Neandertal skeletal morphology *PNAS* **106**(38): 16028-16033

Weckler JE (1954) The Relationships between Neanderthal Man and *Homo Sapiens*. *American Anthropologist* **56**: 1003-1025

Weidenreich F (1947) The trend of human evolution *Evolution* **1**: 221-236

Weisdorf JL (2005) "From Foraging To Farming: Explaining The Neolithic Revolution" *Journal of Economic Surveys* **19**(4): 561-586

Weiss E, Watterstrom W, Nadel D & Bar-Yosef O (2004) The broad spectrum revisited: Evidence from plant remains *PNAS* **101**: 9551-9555

Weiss E, Kislev ME, Simchoni O, Nadel D & Tschauner H (2008) Plant-food preparation area on an Upper Paleolithic brush hut floor at Ohalo II, Israel *J Arch Sci* **35**: 2400-2414

Weninger B & Jöris O "Glacial Radiocarbon Calibration. The CalPal Program" in: Higham T, Bronk Ramsey C & Owen C (Eds) *Radiocarbon and Archaeology. Fourth International Symposium, Oxford* 2002

Weninger B, Jöris O & Danzeglocke U (2007) CalPal-2007, Cologne Radiocarbon Calibration and Palaeoclimate Research Package, http://www.calpal.de/.

Weninger B & Jöris O (2008) A 14C age calibration curve for the last 60 ka: the Greenland-Hulu U/Th timescale and its impact on understanding the Middle to Upper Paleolithic transition in Western Eurasia *J Hum Evol* **55**: 772-781

Whitbridge P (2001) Zen fish: A consideration of the discordance between artifactual and zooarchaeological indicators of Thule Inuit fish use *J Anthrop Arch* **20**:3-72.

White MJ (2006) Things to do in Doggerland when you're dead: Surviving OIS3 at the northwestern-most fringe of Middle Palaeolithic Europe *World Archaeology* **38**(4): 547-575

White MJ, Scott B & Ashton N (2006) The early Middle Palaeolithic in Britain: archaeology, settlement history and human behavior *J Quat Sci* **21**(5): 525-541

White MJ & Pettitt PB (2011) The British Late Middle Palaeolithic: An interpretative Synthesis of Neanderthal Occupation at the Northwestern Edge of the Pleistocene World *J World Prehist* **24**(1): 25-97

White RK (1982) Rethinking the middle/upper paleolithic transition *Curr Anthropol* **23**: 169-76, 87-92

White R "Technological and social dimensions of Aurignacien-age body ornaments across Europe" in: Knecht H, Pike-Tay A & White R *Before Lascaux: the complex record of the Early Upper Paleoliyhic* Boca-Raton CRC press 1993 pp. 277-299

White R "Substancial acts: from materials to meaning in Upper Palaeolithic representation", in: Conkey MW, Soffer O, Stratman D & Jablonski NG (Eds) *Beyond art: Pleistocene image and symbol* Wattis Symposium Series in Anthropology, Memoirs of the california Academy of Sciences 23, San Francisco 1997 pp. 93-121

White TD (1978) Early hominid enamel hypoplasia with abnormal events of gestation and birth *Am J Phys Anthropol* **49**: 79-84

White TD, Asfaw B, DeGusta D, Gilbert H, Richards GD, Suwa G & Howell FC (2003) Pleistocene Homo sapiens from Middle Awash, Ethiopia *Nature* **423**: 742-747

Whittaker RH *Communities and Ecosystems* Macmillan, 2nd Ed. New York 1975

Wild EM, Paunovic M, Rabeder G, Steffan I & Steier P (2001) Age determination of fossil bones from the Vindija Neanderthal site in Croatia *Radiocarbon* **43**: 1021-1028

Wild EM, Teschler-Nicola M, Kutschera W, Steier P, Trinkaus E & Wanek W (2005) Direct dating of Early Upper Paleolithic human remains from Mladeč *Nature* **435**: 332-335

Williams FL (1997) Multivariate analysis of craniofacial heterochrony in Neandertals and modern humans *Am J Phys Anthropol* **24**(S): 241

Williams FL, Godfrey LR & Sutherland MR "Heterocrony and the evolution of Neandertal and modern human craniofacial form" in: Minugh-Purvis N & McNamara KJ (Eds) *Human Evolution through Developmental change* The Johns Hopkins University Press, London 2002 pp. 405-442

Williams FL (2006) A Comparison of the Krapina Lower Facial Remains to an Ontogenetic Series of Neandertal Fossils *Periodicum Biologorum* **108**(3): 279-288

Williams MAJ, Ambrose SH, van der Kaars S, Ruehlemann C, Chattopadhyaya U, Pal J & Chauhan PR (2009) Environmental impact of the 73 ka Toba super-eruption in South Asia *Palaeogeogr, Palaeoclim, Palaeoecol* **284**: 295-314

Willis KJ, Rudner E & Sümegi P (2000) The full glacial forests of central and southeastern Europe *Quat Res* **53**: 203-213

Willis KJ & Whittaker RJ (2000) The refugial debate *Science* **287**: 1406-1407

Willis KJ & van Andel TH (2004) Trees or no trees? The environment of central and eastern Europe during the Last Glaciation *Quat Sci Rev* **23**: 2369-2387

Winterhalder B "The Behavioral Ecology of Hunter-Gatherers" in: Panter-Brick C, Layton R & Rowley-Conwy P (Eds) *Hunter-Gatherers. An Interdisciplinary Perspective* Cambridge University Press 2001 pp.12-38.

Witkop CJJ (1988) Amelogenesis imperfecta, dentinogenesis imperfecta and dentin dysplasia revisited, problems in classification *J Oral Pathol* **17**: 547-553

Woillard GM (1978) Grande Pile peat bog: A continuous pollen record for the last 140,000 years *Quat Res* **9**: 1-21

Woillard GM & Mook WG (1982) Carbon-14 dates at Grande Pile: Correlation of land and sea chronologies *Science* **215**: 159-161

Wolf EW, Chappellaz J, Blunier T, Rasmussen SO & Svensson A (2009) Millenial-scale variability during the last glacial: The ice core record *Quat Sci Rev* **27**: 18-28

Wolpoff MH *Metric trends in hominid dental evolution* Press of Case Western Reserve University, Cleveland 1971a

Wolpoff MH (1971b) Interstitial wear *Am J Phys Anthropol* **34**(2): 205-228

Wolpoff MH (1973) Posterior tooth size, body size, and diet in South African Gracile Australopithecines *Am J Phys Anthropol* **39**: 375-394

Wolpoff MH (1979) The Krapina dental remains *Am J Phys Anthropol* **50**(1): 67-113

Wolpoff MH (1980) Cranial remains of Middle Pleistocene European hominins *J Hum Evol* **9**: 339-358

Wolpoff MH, Smith FH, Malez M, Radovcic J & Rukavina D (1981) Upper Pleistocene human remains from Vindija cave. Croatia, Yugoslavia *Am J Phys Anthropol* **54**: 499-545

Wolpoff MH "The Arago dental sample in the context of hominid dental evolution" in : de Lumley H (Ed) *L'*Homo erectus *et la place de l'homme de Tautavel parmi les hominidés fósiles* Colloque International de Centre National de la Recherche Scientific 1Congrés International de Paleontologie Humaine, Louis-Jean Scientific and Literary, Nice 1982 pp. 389-410

Wolpoff MH, Spuhler J, Smith F, Radovcic J, Pope G, Frayer D, Eckhardt R & Clark G (1988) Modern human origins *Science* **241**: 772-774

Wolpoff MH "Multiregional evolution: the fossil alternative to Eden" in: Mellars P & Stringer CB (Eds) *The Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans* Princeton University Press. Princeton, NJ 1989 pp. 62-108

Wolpoff MH *Human Evolution* McGraw-Hill, New York 1996

Wolpoff MH & Caspari R "What does it mean to be modern?" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 28-44

Wolpoff MH (1998) Neandertals: not so fast *Science* **282**: 1991

Wolpoff MH *Paleoanthropology* McGraw Hill (2nd Ed) 1999

Wolpoff MH, Hawks J & Caspari R (2000) Multiregional, not multiple origins *Am J Phys Anthropol* **112**: 129-136

Wolpoff MH, Hawks J, Frayer DW & Hunley K (2001) Modern Human Ancestry at the Peripheries: A Test of the Replacement Theory *Science* **291**: 293-297

Wolpoff MH, Mannheim B, Mann A, Hawks J, Caspari R, Rosenberg KR, Frayer DW, Gill GW & Clark GA (2004) Why Not the Neandertals? *World Archaeology* **36**(4): 527-546

Wolpoff MH, Frayer DW & Jelínek J "Aurignacian female crania and teeth from the Mladeč caves, Moravia", Czech Republic in: Teschler-Nicola M (Ed) *Early modern humans at the Moravian Gate: The Mladeč caves and their remains* Springer-Verlag, Austria 2006 pp. 273-340

Wood BA & Abbott SA (1983) Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids: I. Mandibular molars: crown area measurements and morphological traits *J Anat* **136**: 197-219

Wood BA, Abbott SA & Graham SH (1983) Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids: II. Mandibular molars - study of cusp areas, fissure pattern and cross sectional shape of the crown *J Anat* **137**: 287-314

Wood BA & Uytterschaut H (1987) Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids: III. Mandibular premolar crowns *J Anat* **154**: 121-156

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

Wood BA & Engleman CA (1988) Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids: V. Maxillary postcanine tooth morphology *J Anat* **161**: 1-35

Wood BA & Strait D (2004) Patterns of resources use in early *Homo* and *Paranthropus J Hum Evol* **46**: 119-162

Wood BA *Human Evolution. A very short introduction* Oxford University Press, New York 2005

Woodward AS (1921) A New Cave Man from Rhodesia, South Africa *Nature* **108**: 371-372

Wragham RW, Jones JH, Laden G, Pilbeam D & Conklin-Brittain NL (1999) The raw and the stolen: Cooking and the ecology of human origins *Curr Anthropol* **40**(5): 567-593

Wragham RW "The cooking enigma" in: Ungar PS (Ed) *Early hominin diets: the known, the unknown, and the Unknowable* Oxford University Press, New York 2006 pp. 308-323

Wright T (2007) The molecular control of and clinical variations in root formation. *Cells Tissues Organs* **186**: 86-93

Wu X (1990) The evolution of human kind in China *Acta Anthropologica Sinica* **9**(4): 312-321 (Abstract)

Wu X & Poirier FE *Human Evolution in China* Oxford University Press, Nueva York 1995

X

Xinzhi W "On the descent of Modern Humans in East Asia" in: Clark GA & Willermet CM (Eds) *Conceptual issues in Modern Human Origins Research* Aldine de Gruyter, New York 1997 pp. 283-293

Y

Yengoyan AA "Demographic and ecological influences on aboriginal Australian marriage systems" in: Lee RB & DeVore I (Eds) *Man the Hunter* Aldine, Chicago 1968 pp. 185-199

Yesner DR, Figuerero Torres MJ, Guichón RA & Borrero LA (2003) Stable isotope analysis of human bone and ethnohistorical subsistence patterns in Tierra del Fuego *J Anthropol Arch* **22**: 279-291

Yezerinac SM, Lougheed SC & Handford P (1992) Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience *Sys Biol* **41**(4): 471-482

Yokoyama Y & Nguyen HN (1981) Datation directe de l'Homme de Tautavel par la spectrométrie gamma, non destructive, du crâne humain fossile Arago XXI *C R Acad Sci Paris* **292**: 741-744

Yokoyama Y, Quaegebeur JP, Bibron R, Léger C, Nguyen HV & Poupeau G (1982) Datation du site de l'Homme de Tautavel par la résonance de spin électronique (ESR) *C R Acad Sci Paris* **294**: 759-764

Yokoyama Y, Falguères C & Quaegebeur JP (1985) ESR dating of quartz from quaternary sediments: first attempt *Nuclear Tracks* **10**: 921-928

Yokoyama Y, Falguères C, Sémah F, Jacob T & Grün R (2008) Gamma-ray spectometric dating of late Homo erectus skulls from Ngandong and Sambungmacan, central Java, Indonesia *J Hum Evol* **55**(2): 274-277

Yotova V, Lefebvre JF, Moreau C, Gbeha E, Hovhannesyan K, Bourgeois S, Bédarida S, Azevedo L, Amorim A, Sarkisian T, Avogbe PH, Chabi N, Dicko MH, Kou' Santa Amouzou ES, Sanni A, Roberts-Thomson J, Boettcher B, Scott RJ & Labuda D (2011) An X-Linked Haplotype of Neandertal Origin Is Present Among All Non-African Populations *Mol Biol Evol* **28**(7): 1957-1962

Z

Zagwijn WH "Migration of vegetation during the Quaternary in Europe" in: von Koenigswald W & Werdelin L (Eds) *Mammalian migration and dispersal events in the European Quaternary* Courier Forschungsinstitut Senckenberg 153 1992 pp. 9-20

Zelditch ML, Fink WL & Swiderski DL (1995) Morphometrics, homology, and phylogenetics: Quantive characters as synapomorphies *Syst Biol* **44**: 179-189

Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD & Fink WL *Geometric morphometrics for biologists: a primer* Elsevier, San Diego 2004

Zilberman U, Skinner M & Smith P (1992) Tooth components of mandibular deciduous molars of *Homo sapiens sapiens* and *Homo sapiens neanderthalensis*: a radiographic study *Am J Phys Anthropol* **87**: 255–262

Zilberman U & Smith P (1992a) A comparison of tooth structure in Neanderthals and early *Homo sapiens sapiens*: a radiographic study *J Anat* **180**: 387–393.

Zilberman U & Smith P "Evolutionary trends in hominid tooth components: a radiographic study" in: Smith P & Tchernov E (Ed) *Structure, function, and evolution of teeth* Freund, London (1992b) pp 349-359

Zilhão J (Ed) *Gruta do Caldeirão. O Neolítico Antigo* Instituto Português do Património Arquitectónico e Arqueológico, Trabalhos de Arqueologia 6, Lisboa 1992

Zilhão J "*Le passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur dans le Portugal*" in: Cabrera V (ed) *El orígen del hombre moderno en el Suroeste de Europa* UNED Madrid, 1993 pp. 127-145

Zilhão J *O Paleolítico Superior da Estremadura Portuguesa*, Lisboa: Ed. Colibri 1997 (2 vol)

Zilhão J & d'Errico F (1999) The chronology and taphonomy of the earliest Aurignacian and its implications for the understanding of Neanderthal extinction *J World Preh* **13**: 1-68

Zilhão J ***"Nature and culture in Portugal from 30,000 to 20,000 bp"*** in: Roebroeks W, Mussi M, Svoboda J & Fennema K (Eds) *Hunters of the Golden Age: The Mid Upper Palaeolithic of Eurasia 30,000-20,000 BP* University of Leiden, 2000 p. 337-354

Zilhão J & d'Errico F (2000) La nouvelle "bataille aurignacienne". Une révision critique de la chronologie du Châtelperronien et de l'Aurignacien ancien *L'Anthropologie* **104**(1): 17-50

Zilhão J "Middle Paleolithic settlement patterns in Portugal" in: Conard NJ (Ed) *Settlement Dynamics of the Middle Paleolithic and Middle Stone Age* Kerns Verlag, Tübingen 2001a pp. 597-608

Zilhão J *Anatomically Archaic, Behaviorally Modern: The last Neanderthals and their destinity* Drieëntwintigste Kroon-Voordracht, gehouden voor de Stichting Nederlands Museum voor Anthopologie en Praehistorie te Amsterdam, Vol. 23 Amsterdam: Stichting Nederlands museum voor Antropologie en Prehistorie 2001b

Zilhão J & Trinkaus E (Eds) *Portrait of the Artist as a Child. The Gravettian Human Skeleton from the Abrigo do Lagar Velho and its Archeological Context* Instituto Português de Arqueologia, Trabalhos de Arqueologia 22, Lisboa 2002

Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003a

Zilhão J & d'Errico F "The chronology of the Aurignacian and Transitional technocomplexes. Where do we stand?" in: Zilhão J & d'Errico F (Eds) *The Chronology of the Aurignacian and of the Transitional Technocomplexes: Dating, Stratigraphies, Cultural Implications* Proceedings of Symposium 6.1 of the XIVth Congress of the UISPP (University of Liège, Belgium, September 2-8, 2001) Trabalhos de Arqueologia 33, 2003b pp. 313-349

Zilhão J (2006a) Chronostratigraphy of the Middle-to-Upper Paleolithic Transition in the Iberian Peninsula *Pyrenae Journal of western Mediterranean prehistory and antiquity* **1**: 7-84

Zilhão J (2006b) Neandertals and Moderns Mixed, and It Matters *Evol Anthropol* **15**: 183-195

Zilhão J (2006c) Genes, Fossils, and Culture. An Overview of the Evidence for Neandertal–Modern Human Interaction and Admixture *Proceedings of the Prehistoric Society* **72**: 1-20

Zilhão J, d'Errico F, Bordes J-G, Lenoble A, Texier J-P & Rigaud J-P (2006) Analysis of Aurignacian interstratification at the Châtelperronian-type site and implications for the behavioral modernity of Neandertals *PNAS* **103**:12643-12648

Zilhão J (2007) The emergence of ornaments and art: An archaeological perspective on the origins of "Behavioural Modernity" *J Archaeol Res* **15**: 1-54

Zilhão J, Trinkaus E, Constantin S, Milota S, Gherase M, Sarcina L, Danciu A, Rougier H, Quilès J & Rodrigo R "The pestara cu Oase people, Europe's earliest Modern Humans" in: Mellars P, Boyle K, Bar-Yosef O & Stringer C (Eds) *Rethinking the human revolution* McDonald Institute monographs, Cambridge 2007 pp. 249-262

Zilhão J, d'Errico F, Bordes J-G, Lenoble A, Texier J-P & Rigaud J-P (2008) Grotte des Fées (Châtelperron): History of Research, Stratigraphy, Dating, and Archaeology of the Châtelperronian Type-Site *PaleoAnthropology* **6**: 1-42

Zilhão J "Szeletian, not aurignacian: a review of the chronology and cultural associations of the Vindija G1 neandertals" in: Camps M & Chauan P (Eds) *Sourcebook of Paleolithic Transitions: Methods, Theories and Interpretations* Springer 2009 pp. 407-426

Zilhão J "Aliens from outer time? why the "Human Revolution" is wrong, and where do we go from here?" in: Condemi S & Weniger GC (Eds) *Continuity and discontinuity in the peopling of Europe: one hundred fifty years of Neanderthal study* Springer 2011 pp. 331-366

Zöller L "Die Schichtenfolge der Fundstelle Grafenrain in Mauer" in: Wagner GA & Beinhauer KW (Eds) *Homo heidelbergensis von Mauer. Das Auftreten des Menschen in Europe* Heidelberg 1997 pp. 108-123

Zollikofer CPE, Ponce de León MS, Vandermeersch B & Lévêque F (2002) Evidence for interpersonal violence in the St. Césaire Neanderthal *PNAS* **99**(9): 6444-6448

Zubov AA (1992b) The epicristid or middle trgonid crest defined *Dent Anthropol* **6**: 9-10

Zubov AA (1992a) Some dental traits in different evolutionary lines leading to modern man *Dent Anthropol Newsletter* **6**: 4-8

Zubrow EBW "The demographic modeling of Neanderthal extinction" in: Stringer PMC (Ed) *The human revolution* Edinburgh University Press Edinburgh 1989 pp. 212-231

Zuccotti LF, Williamson MD, Limp WF & Ungar PS (1998) Technical note: Modeling primate occlusal topography using geographic information systems technology *Am J Phys Anthropol* **107**(1): 137-142

IX. ANEXOS

ANEXO 1

14. STATISTICAL ANALYSES

"The data do not speak for themselves. I have been in rooms with data and listened very carefully. They never say a word".

Wolpoff 1975: 15

One of the main problems in paleoanthropological studies is the scarcity of specimens. Samples are frequently the result of the mixture of fossil individuals from different geographic areas, climates and/or chronologies, generating groups that we may consider homogeneous for convenience (Finlayson 2004: 76). This limitation results in statistical analyses that provide incomplete answers and unsatisfactory conclusions.

14.1. Variables

As a result of the methodological procedures used in the present research, a number of variables were measured in each analyzed tooth. The 15 buccal microwear variables were measured in all available and preserved teeth. In addition, variables accounting for tooth size and gross wear were also considered, including total occlusal area, diameters and perimeter, dentine exposure, crown height, enamel roughness and geometric morphometrics. Bothe intra- and inter-group comparisons of all variables were made. For each analyzed specimen the archaeological site, geographical area, level and stratigraphic position, chronology, OIS period, climatic conditions, landscape characteristics, as well as sex and age were recorded from the literature. Each chapter in the results section specifies the samples and variables used for each analysis. Some descriptive variables (especially the OIS classification) depend on the dating of the fossil remains, which may change if new dates are obtained.

14.2. Statistics

Each chapter in the results section describes the specific statistical analyses performed, which usually include normality tests, correlation analyses, ANOVAs, Principal Components and Linear Discriminant Analyses. GM is a specific methodology that has its own statistical procedures described in their own chapter (*see annex 7 chapter 20*). All statistical analyses were performed using primary *SPSS 15* (2006) and *18* (2010). In some cases *PAST*

1.98 (Hammer & Harper 2001, 2010) and *XLSTAT* (Addinsoft™ 2011) were also used.

14.2.1. Normality test

The Normality of the frequency distributions of the analyzed variables was tested with the *Kolmogorov-Smirnov* (KS) test for the groups considered to have biological significance. This non-parametric test does not assume *a priori* normality. The null hypothesis checks whether the overall distribution is equal in two univariate samples (Hammer & Harper 2006: 31). This is a basic step to apply other statistical tests constrained to normal distributions. Homogeneity of variances was tested with the Levene test (Landau & Everitt 2004) included within the ANOVA tests (see below). KS tests were applied to the microwear, roughness, size and wear variables each time the sample was segmented.

Following Pérez-Pérez *et al* (1999), individuals showing an abnormal microwear pattern (high density) were deleted considering outliers those values in a given sample that exceeded the range defined by the equation median±1.58×IQR (IQR is the inter-quartile-range, from the 25% to the 75% quartiles). Normal distributions are expected in all cases, though for the microwear variables the absence of normality can be caused due to reduced sample sizes or small numbers of some striations (frequently the horizontal) or to intragroup heterogeneity (Alrousan 2009).

14.2.2. Correlation analysis

Correlation between discrete variables was checked using the Chi^2 and Fisher's exact test (Hammer & Harper 2006: 58). Correlation between variables was analyzed using Pearson's correlation coefficient (*r*). Significance of *r*-values was indicative of association between variables, although not causation or direction of the association can be drawn since both can be dependent of a third variable (Hammer & Harper 2006). The microwear variables tend to show significant correlations, since the total variables (NT, XT and ST) result from the 12 variables divided by their orientation. Some authors (Romero & De Juan 2005) suggested that density of striations (NT) and length (XT) might also be correlated in a way that, the higher the density of scratches is, the shorter they are. However, within the sample analyzed in this thesis, this was not always the case. Regression analysis was used to model the relationship between a single response variable and a single explanatory variable (which may be either continuous or categorical). The

coefficient of correlation represents the fit of the model and r^2 (R) gives the proportion of the total variability explained by the linear association (Landau & Everitt 2004). Residuals were computed to check whether the divergence from the expected regression could be explained by a third variable.

14.2.3. ANOVA test

Simple and multiple ANOVA tests were used to compare mean striation variables among groups (Pérez-Pérez *et al* 1994, 1999, 2003; Galbany & Pérez-Pérez 2004; Estebaranz *et al* 2009; Galbany *et al* 2009, 2010) and to test for differences between groups defined by the descriptive variables, as well as to infer intertooth differences within the sample. The Bonferroni or Tukey *post-hoc* tests were used to check between-groups differences. The equality of variances was tested within the ANOVA (Levene test) that allows significant but small differences on variances (Hammer & Harper 2006). In some cases this approach was a preliminary procedure for the sample selection. Multiple factor ANOVA was performed as univariate general linear models (GLM) on SPSS or with MANOVA on PAST and XLSTAT. Bivariate plots and boxplots were used to visualize tendencies among groups.

14.2.4. Principal Components and Linear Discriminant analyses

Principal Components Analysis (PCA) was used to reduce the number of variables while keeping the maximum between-groups variability. Principal Components (PC), as combinations of the original variables, account for much of the variance on the multidimensional data (Hammer & Harper 2006). Canonical analyses (CVA) or Linear Discriminant Analyses (LDA) were used to look for differences between groups when individuals within the sample can be pre-grouped in mutually exclusive groups for which differences are tested. Similarly to PCA, the LDA generates a new system of values (discriminant functions) that are linear combinations of the original variables. The canonical correlation within LDA is the Pearson correlation coefficient between the discriminant function scores and the group membership. The Wilk's Lambda test (*F*) provides significance of the new-generated coordinates (Hammer & Harper 2006) and has been preferred, though Pillai and Roy tests were also considered. The correlation between factors and original variables provides information on the relative importance of the variables on the definition of group. The LDA requires equality of the covariance matrices and the analysis was performed for unequal sample sizes (Guy *et al* 2003) instead of considering all groups with equal prior probabilities.

Although LDAs are frequently used to classify individuals into known groups, this was not the main objective of this dissertation. It was used, mainly, to summarize differences between groups. Some researchers prefer this method to PCA when groups are known *a priori* (Grine *et al* 2009). In buccal microwear papers, this has been the preferred analysis too (Galbany *et al* 2004; Estebaranz *et al* 2009; Martínez 2010), even though LDA makes some assumptions that PCA does not: Apart from normality, which is required in both multivariate analyses, LDA assumes equally of covariances[216]. Of greater importance is that the number of variables entering the analysis is recommended to be smaller than the least represented group. This is not always respected as sometimes groups become smaller when segmented. One option might be to select only the most informative variables, either after a descriptive LDA or by applying a PCA. Microwear studies have either used PCs (Pérez-Pérez *et al* 2003) or original variables (Estebaranz *et al* 2009) for the LDA. The use of the original variables makes easier the explanation of functions so they have been preferred to PCs[217].

Ellipses within the LDA were drawn with XLSTAT, and represent 95% confidence intervals of the sample (otherwise it would be specified). Leave-one-out *jackknife* test for percentages of correct classification was always indicated as this is the only valid statistic on LDA when sample sizes are small (Pearson *et al* 2007a). Mahalanobis distance from individuals to the group centroids was also used (Grine *et al* 2009). Finally, hierarchical cluster analyses were perform to identify groups in multivariate datasets, though they lack statistical power (Hammer & Harper 2006). Dendograms based on square Euclidean distance were drawn on the cluster analyses.

[216] Similarly to what happened on the ANOVA, small violations are tolerated.

[217] However, in all cases that both analyses were performed, PCs showed higher *post-hoc* correct classifications.

ANEXO 2

15. LABRETS

15.1. Introduction

Lip plates are considered a cultural practice implying body modification of the oral cavity. It has been briefly described in some text books and general papers of dental anthropology (Scott & Turner 1988, 1997: XIX) as a cultural practice which leaves a distinctive mark on teeth. Reasons for wearing labrets are group identity, status, etc. Once the lip plate is inserted, the internal face of the labret become in contact to the buccal surface of the teeth. Depending on the place and size of the labret and the time worn, result would be a distinct polished facet of varying length on two or more teeth (*Figure 171*).

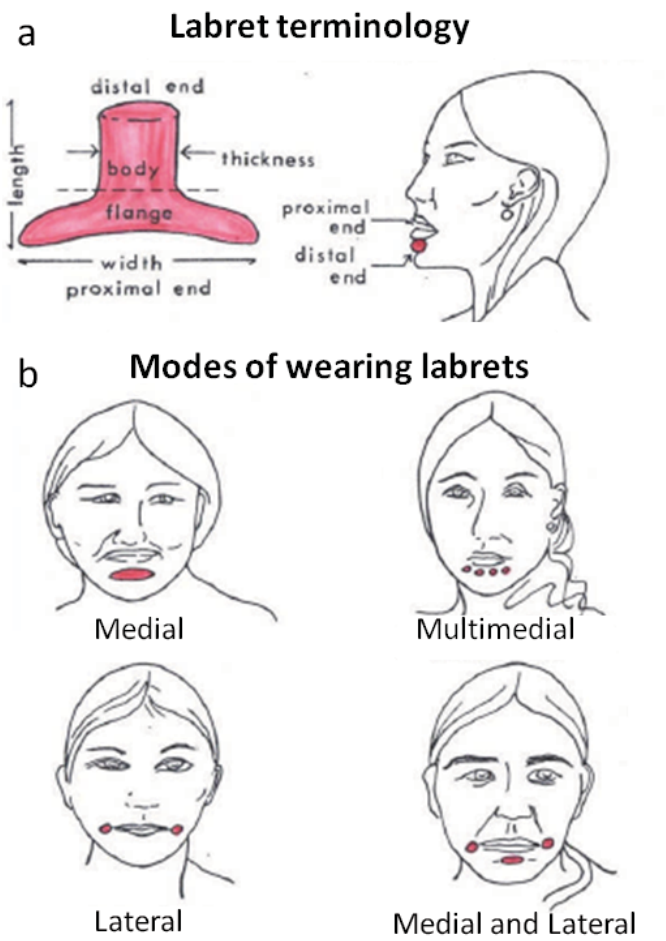


***Figure 171**. a) Labret terminology and modes of wearing labrets described by Keddie (1989).*

Although the name “labret” is commonly used for all types of objects placed on the lip, the proper name to described the modifications I am talking about would be “cheek piercing” that are the labrets that damage premolars and molars (Barnes 2010: 24). They can have different shapes and can be made of different materials like stone, glass, bone, ivory, wood and even the leather, but the most frequent is stone (*Figure 172*).

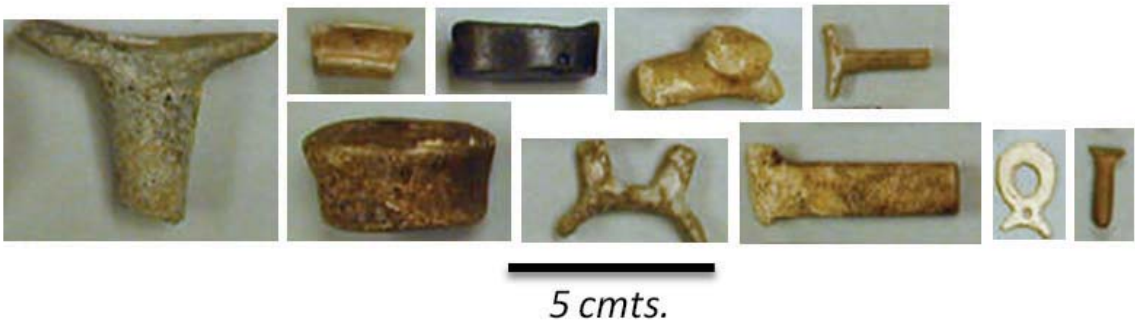


***Figure 172**. Different types of labrets (images from Keddie 1989).*

This practice has been described in various populations: Eskimos in Alaska and Northwest Coast, Amazonia and the area of Andes, Mesoamerican agriculturalists, Central Africa and SE Asia (Keddie 1989). In the northwestern coast of North America at 6000BP, labrets were worn by ~10% including both males and females alike but ~2400BP, labrets were associated to men mainly (Sassaman 2004). Within prehistoric populations, labrets were used in Neolithic of the Near East (Milisauskas 2011: 181), including Irak, Iran and Bulgarian populations (Keddie 1989). In the Paleolithic, this phenomenon has not been systematically described. Matiegka (1934), Vlcek (1991, 1997)[218]. Drozdová (2002) and Hillson (2006: 220) have provided evidence of labrets occurrence at: Dolni Vestonice (DV3, DV10, DV13, DV14 and DV15; *Figure 173*), Pavlov (PV1, PV2 and PV6), Předmostí (PREDXXI) and Brno (Brno III).

The most complete description of labrets in Paleolithic people is provided by Hillson (2006: 220-221). His conclusions pointed that it was unlikely that labrets were used similarly as they are used in other cultures as the quantity of teeth involved, would have needed a very large piercing. Largest check plug are found within oldest people as incisions are normally small and they become bigger by adding wider objects in the incision. However, within the sample, the quantity of teeth affected is not clearly related to age: PV1 (36-45 y.o.) presents 5 consecutive teeth but also does DV15 (21-25 y.o.) while DV3 (36-45 y.o.) only presents three. Moreover, it

[218] Matiegka (1934) and Vlcek (1991, 1997) are cited in Hillson (2006).

would not be easy to explain the presence on two consecutive deciduous molars at PV6. Moreover, the occurrence on both upper and lower jaws is difficult to explain as labrets tend to move towards the mandible affecting mostly mandibular teeth (see: Keddie 1989 characterization; *Figure 171*). Vlcek suggested that plebes could have been held in the cheek to increase salivation to relieve thirst and Hillson (2006: 221) added some other possible explanations like holding an implement or processing food. In all those cases, more than a labret, the wear facets would have been formed by a hard object loose in the cheek.

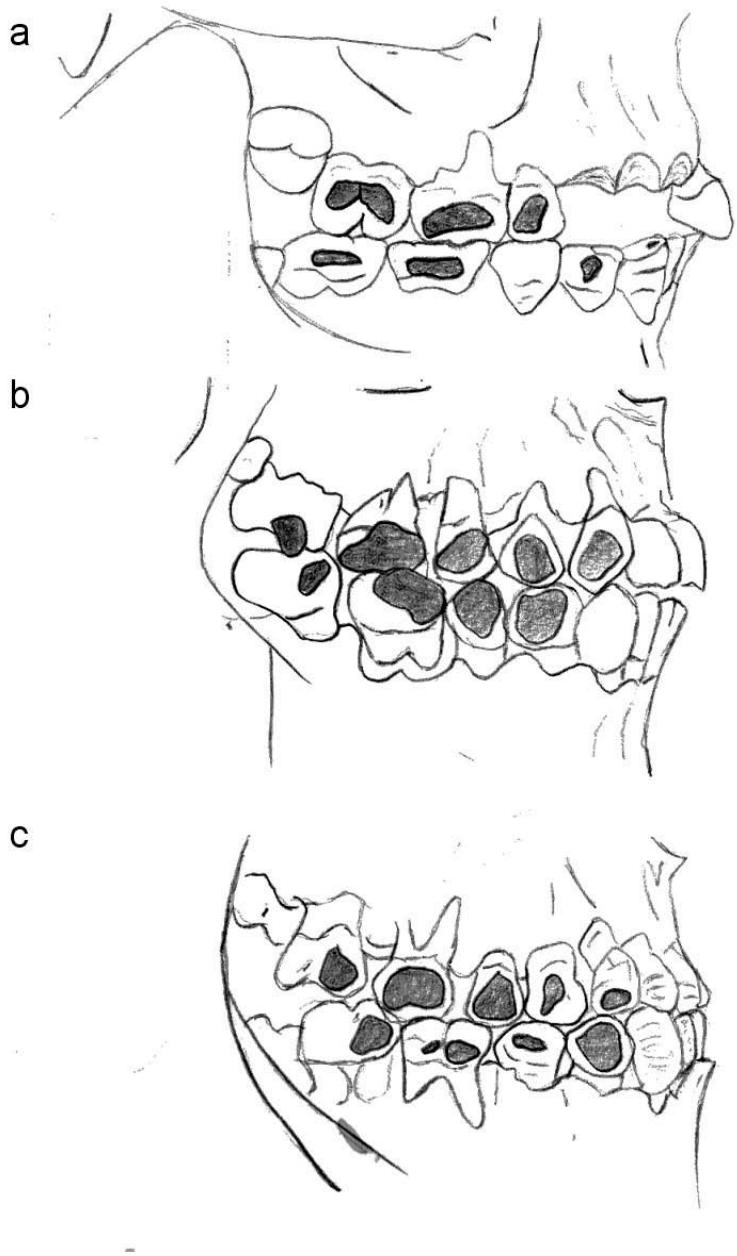


Figure 173. *Labrets position in Dolni Vestonice 13 (a), 14 (b) y 15 (c) individuals. Based on Vlcek's image printed in a divulgative book (provided by Ivana Jarosova and Miroslav Maixner).*

15.2. Material

The entire collection of the Middle and Upper Pleistocene at the University of Barcelona (*see chapter 5*), including hunter-gatherer analyzed in this project N=1119), has been observed under a magnifying lent (30X) looking for teeth affected by polished areas on the buccal surfaces similar to those described as labrets. The aim was to characterize the polished areas presence and their influence in the microwear analyses.

15.2.1. Buccal facets worn: Labrets incidence

Within the available sample only Pavlovian individuals[219] present this abnormality although not all Pavlovians wore labrets (*Table 73*).

SITE	INDIVIDUAL	POSTCANINE TEETH	LABRETS	LABRETS N	LABRETS INCIDENCE
DOLNI VESTONICE	DV-III	19	$LP_3LP_4LP^3LP^4LM^1LM^2RP^3RM^1$	8	42,10
	DV-13	18	$RP^4RM^1RM^2$	3	16,66
	DV-14	12	$RP_3RP_4RM_1$	3	25
	DV-15	20	$RP^3RP^4RM^1RM^2RP_3RP_4RM_1$	7	35
	DV-16	5	RM^2LM^2	2	40
	DV-31	1		**0**	**0**
	DV-32	1		0	0
	DV-37	1		**0**	**0**
PŘEDMOSTÍ	A17088 PRED-XXVI	5		0	0
	PRED-XXX	5		0	0
PAVLOV	PV-1	16	$LP_3LP_4LM_1LM_2LP^3LP^4$ $LM^1LM^2RP^3RP^4RM^1RM^2$	12	75
	PV-2	7	$RP^3RP^4RM^1RM^2LM^1LM^2$	6	85,71
	PV-3	3		0	0
	PV-20	1		0	0
	PV-28	1	LM_3	**0**	**0**

Table 73. *Individuals from Pavlovian culture analyzed indicating polished facets' presence.*

Some individuals have been described but have not been observed in this study: Brno 3, Předmostí 21, Pavlov 6 and Dolni Vestonice 10. Other individuals have already been characterized: Dolni Vestonice 3, Dolni Vestonice 13, Dolni Vestonice 14 and Dolni Vestonice 15 and Pavlov 1 and Pavlov 2. The only new individuals described here are: Dolni Vestonice 16, not included in Hillson (2006) characterization and the possible polished facet of DV31, not considered by Hillson (2006), so it might be a molding abnormality. Polished facets have not been observed on Předmostí (PRED26 and PRED30), Pavlov (PV3 and isolated PV20 and PV28) nor Dolni Vestonice isolated DV31, DV32 and DV37 (already noticed by Hillson 2006). Therefore, their presence on Dolni Vestonice and Pavlov didn't

[219] It remains to be known the exact cultural context of Brno 3 although Jelinek associated it to the Dolni Vestonice people, and therefore a Pavlovian horizon can be assumed (Smith 1982).

seem to have affected all the individuals although the cases within those sites on which those facets have not been found are constrained to isolated teeth (which might have not been affected although the individual might have worn labrets) and PV3[220].

INDIVIDUAL	*MICROWEAR ANALYSES*
DV-III	$LP_3LP_4LP^3LM^2$
DV-13	$RP^4RM^1RM^2LP^3LM^1RP_4RM_1RM_2RM_3LM_2$
DV-14	$RP_3RP_4RM_1RM_2LP^3$
DV-15	$RP^3RP^4RM^1RM^2LP^3LP^4LM^1RP_3RP_4LP_3LP_4$
DV-16	
DV-31	RM_3
DV-32	
DV-37	LM_2
A17088 PRED-XXVI	$RP_3RP_4RM_1RM_2RM_3$
PRED-XXX	$RM_1LM_1LM_2LM_3$
PV-1	LP^3RM^2
PV-2	$RP^3RP^4RM^2LM^1$
PV-3	
PV-20	
PV-28	LM_3

Table 74. *Individuals from Pavlovian culture with microwear preserved.*

15.2.2. Labrets' influence on microwear pattern: Dolni Vestonice

DVIII[221]: The individual presents polished surfaces on most of the upper postcanine teeth observed (6/8). From the 19 postcanine teeth observed, 8 presented labrets (42.10%). Anterior teeth include mandibular C, RI^2-RC and LI^1-LC, although none of presents polished facets. Teeth affected are both premolars and first and second molar (*Figure 174*). LM_1-M_2 present loss of enamel that makes impossible any observation although in LM_2, where enamel is somewhat preserved seems to indicate absence of those features. RM_1-M_3 also shows no evidence of labrets so; the presence on the maxillary teeth did not involve presence on the mandibular dentition. The only description of polished surfaces on DVIII was performed by Hillson (2006) and he noticed the presence on 6 teeth but not on LM^2, RP^3 and RM^1. If those teeth effectively presented polished buccal surfaces, would mean a bilateral occurrence on DV3[222].

[220] This individual with RP_3-M_1 is clearly free of polished surfaces although enamel is not well preserved (similarly to PV20 and PV28), which limits the comparison of individuals with and without labrets.
[221] DV3 polished facets are first described by Hillson (2000: 220); however, some discrepancies between his results and results from this project were found relating quantity of teeth affected.
[222] Only this individual showed left side occurrence on Hillson summary. If the right teeth included in this result were confirmed, there would be no individual showing unilateral left occurrence.

***Figure 174**. Dolni Vestonice III. Maxillary dentition showing polished surfaces. a Left) Right maxilla occlusal view; a Right) Left maxilla occlusal view. b) Detail of the right maxilla on the buccal surface.*

All teeth with available microwear data present polished facets (*Table 73 and 74*) and therefore no comparison can be performed. The analysis of NT/XT shows that LM^2 presents more and shorter scratches (NT=>250; XT=<100*µm*) than the rest of the teeth (mean NT=<200; XT=>120 *µm*). Nevertheless, as all the teeth show polished surfaces the difference between this tooth and the rest might be related to other causes (premolars *vs* molars). It should be noted that from the 8 teeth with polished surfaces, 4 (50%) present microwear preserved (*Figure 175a*), 1 (LP^4; 12.5%) present an abraded surface (*Figure 175b*) and 3 (37.5%) present an eroded surface with some small pits, free of microstractes or presenting them smooth and superficial (*Figure 175d*). However, pits and microcracks also occur on teeth free of polishing (*Figure 175c*). Therefore, no clear distinction between surfaces affected by polishing and without can be drawn.

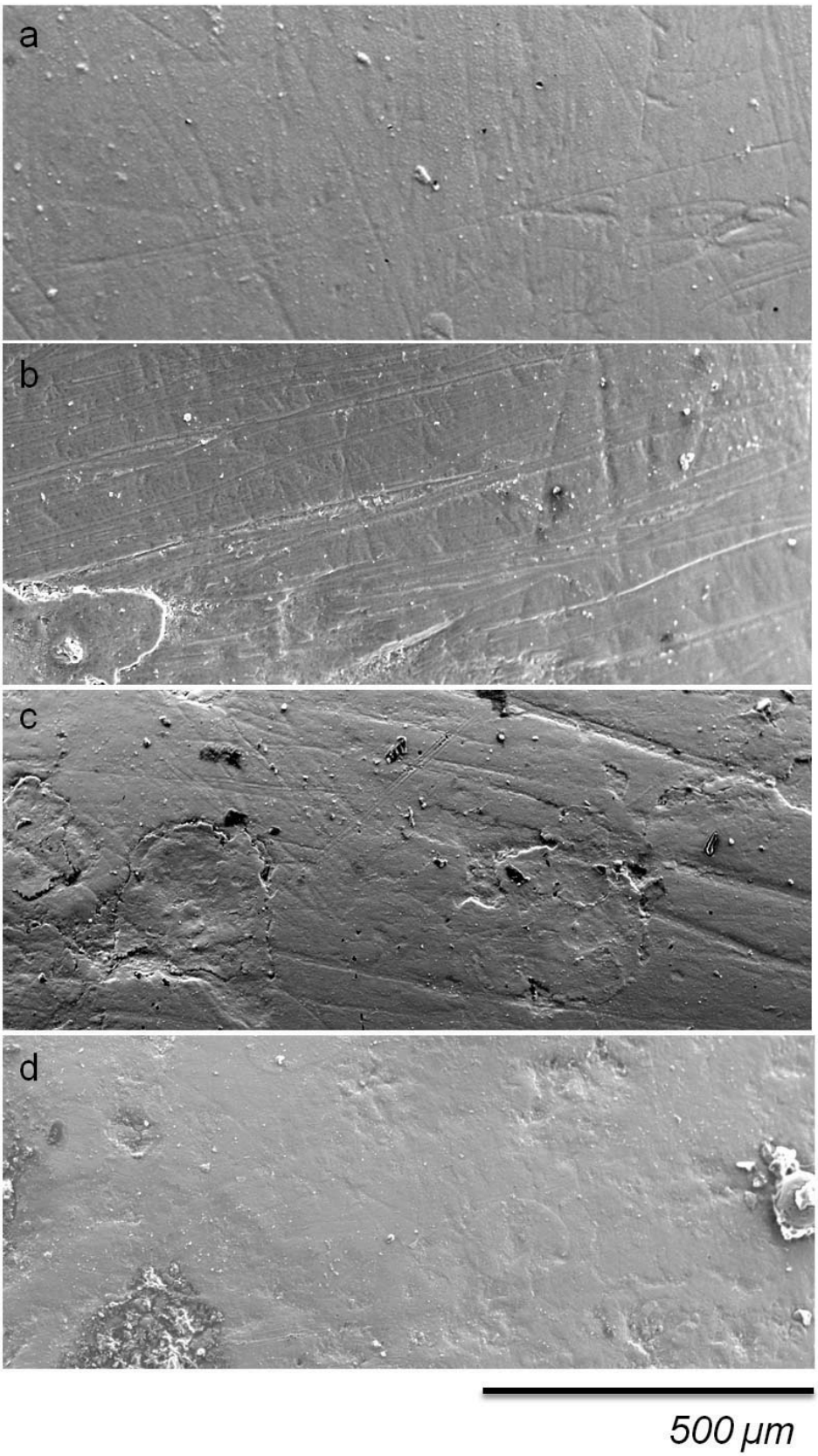


Figure 175. *SEM images from DVIII a) well preserved surface of LP_3 with labrets; b) unpreserved facet due to abrasion on LP^4 with labrets; c) unpreserved tooth including pits, microcracks and abrasion on RM_3 without polished surface and d) unpreserved surface in the LM^1 with labrets.*

DV13: This individual presents polished surfaces only in the maxillary teeth on both sides. From the 17 postcanine teeth observed, 3 presented labrets (17.64%). Vlcek (*Figure 173*) also considered RP_3 and RM_{1-3}, which would increase prevalence to 35.29%; however, as Hillson (2006) noticed, there does not seem to be polished surfaces. In any case, presence would be confined to the right hemimandible (*Figure 176*). From the anterior teeth observed (N=9), none showed labret surfaces.

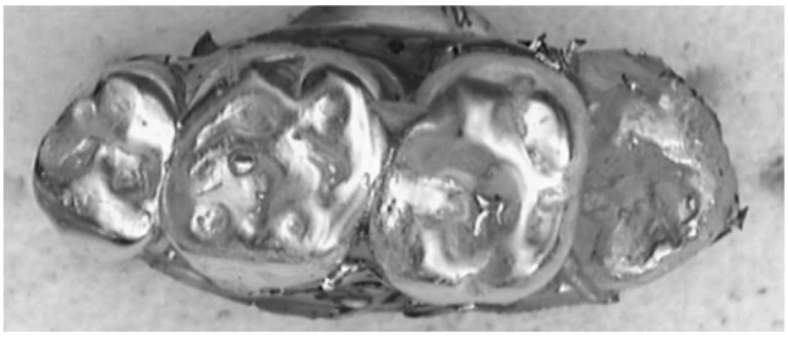


***Figure 176**. Dolni Vestonice 13. Maxillary RP^4-M^2 affected by buccal polished surfaces.*

Well preserved microwear surfaces were obtained in all teeth presenting labrets. The individual also presented analyzable surfaces at LP^3, RM^1 and mandibular teeth (*Tables 73 and 74*). When compared to the rest of the sample, those teeth affected by labrets do not show a different pattern to that observed in other teeth presenting mean values on density (229.5 *vs* 296.33) slightly lower due to the presence of two high density teeth which distort the pattern (*Figure 177*).

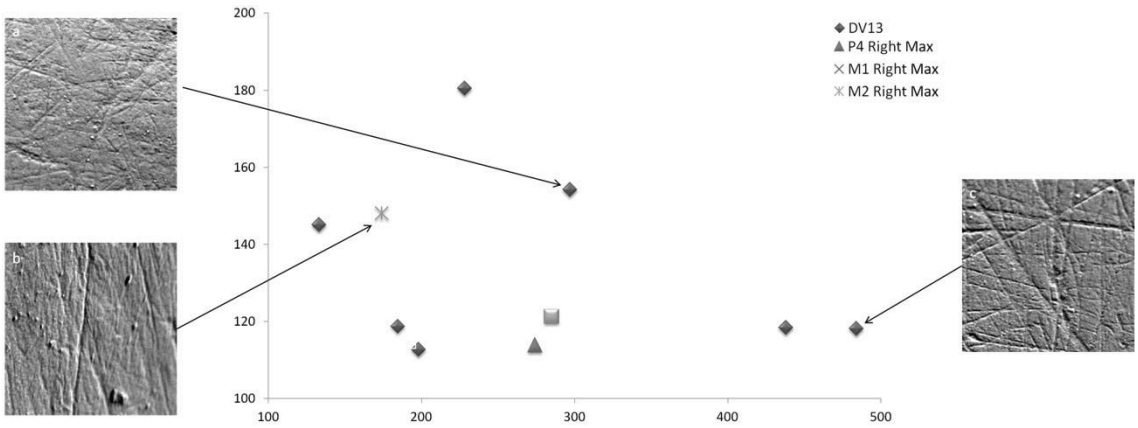


***Figure 177**. Density and length of the scratches on the Dolni Vestonice 13 individual. SEM images at 100X from a) RM_3; b) RP^4 and c) LP_4.*

DV14: This individual presents polished surfaces only in the right mandibular side. From the 12 postcanine teeth observed, 3 presented labrets (25%). Teeth affected are both premolars and first molar while

RM_2 doesn't show any sign of polished surface (although Vlcek considered a small surface on the mesial half; *Figure 178*). Both Vlcek and Hillson (2006) observed polished surfaces on the maxillary right teeth which are not part of the UB collection. From the anterior teeth, (N=7), the only one presenting polished surfaces is the mandibular right C, which implies that the labret affected four teeth.

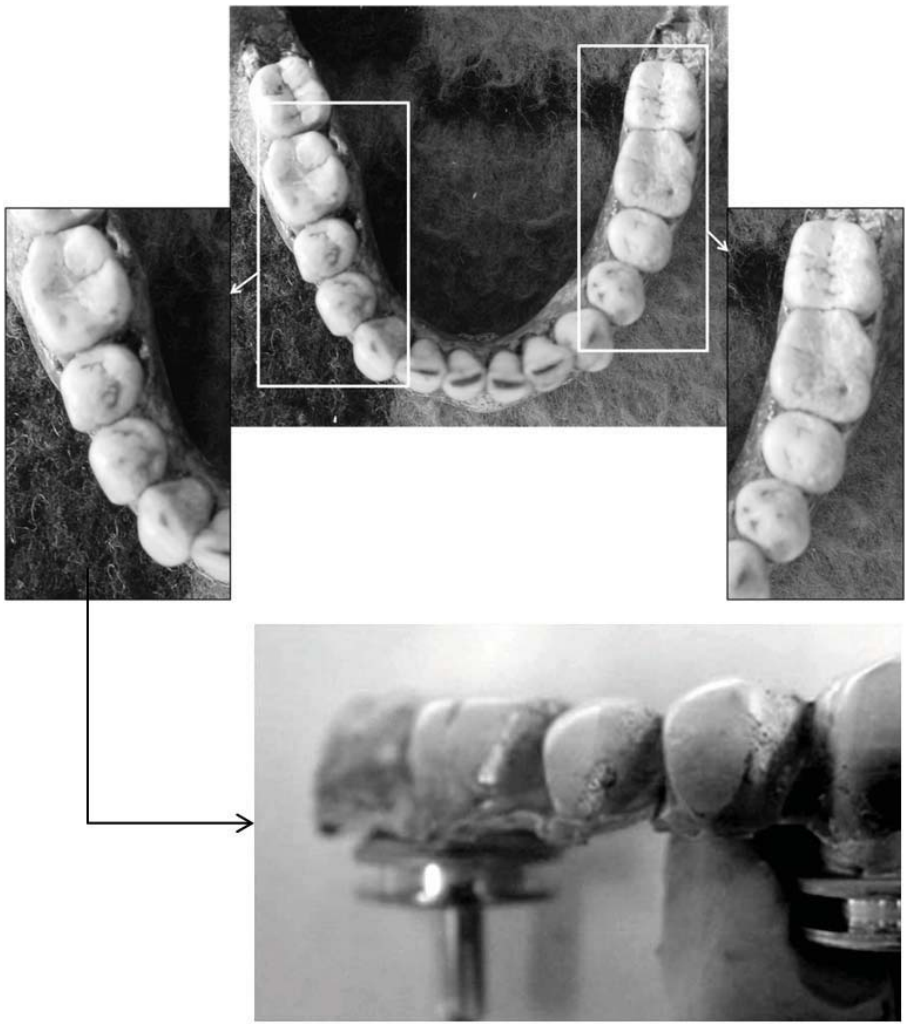


***Figure 178**. Dolni Vestonice 14. Mandibular right dentition affected by buccal polished surfaces and left side without the polished areas. At the bottom detail of the mandibular right hemimandible with polished surfaces.*

Microwear analysis has been possible on all the teeth presenting labrets (*Figures 179 and 180*) as well as two more teeth: RM_2 and LP^3. Position of teeth with labrets indicates that they present more scratches than the mean of the individual (mean NT with polished surfaces=295; mean NT without polished surfaces=240) and also, in the case of RM_1 scratches are larger (XT=171 *µm* mean XT=~145 *µm*). Those differences are not significant, although they appear as clear tendencies, probably due to the small sample size.

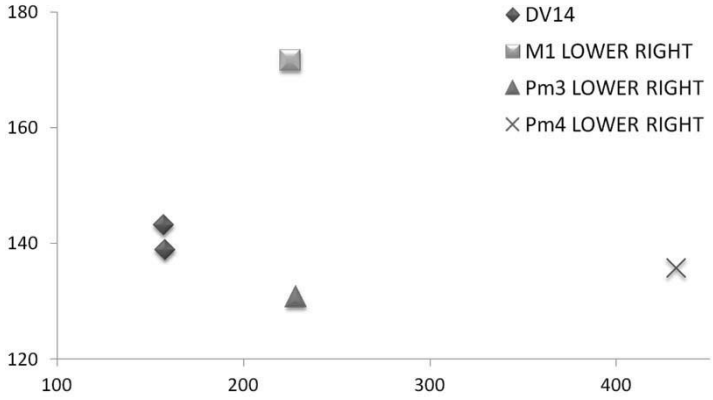


***Figure 179**. Density and length of the scratches on the Dolni Vestonice 14 individual.*

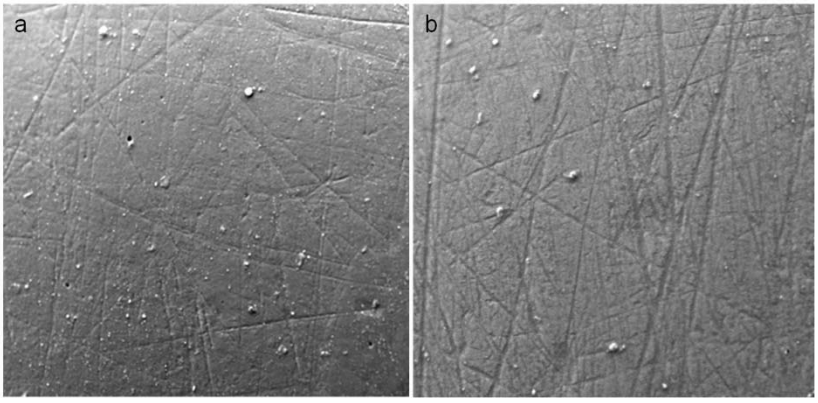


***Figure 180**. 100X micrograph at SEM. DV14 RM_1 and RP_4.*

DV15: This individual presents polished surfaces unilaterally, only in the right side from both jaws (*Figure 181*). All postcanine teeth are casted (N=20) although M3s are in some cases still emerging (*Figure 181*). The quantity of polished surfaces is 7 (35%). Both Vlcek and Hillson (2006) observed the right maxillary series: C-M^2 and mandibular C-M_2; however, on the casts available, upper canine and lower M_2 do not clearly present polished surfaces so, they will not be taken into account[223].

Buccal well preserved surfaces for microwear analyses are found in all teeth showing polished surfaces except on RM_1. Compared to the rest of the teeth available there is no clear pattern differentiating polished surfaces from those without this affection and SEM images from the teeth affected are not specifically different from the rest. Moreover, although lowest densities occur on polished surfaces, also the highest density happens in labret influenced tooth (*Figure 182*). Mean values show a slightly lower NT value on polished surfaces (mean NT= 218 *vs* 236) although they did not greatly differ on length (mean XT= 132 *µm vs* 134

[223] If considered, percentage of incidence on the postcanine dentition will increase up to 40%.

µm). However, no significant differences are found on any microwear variable.

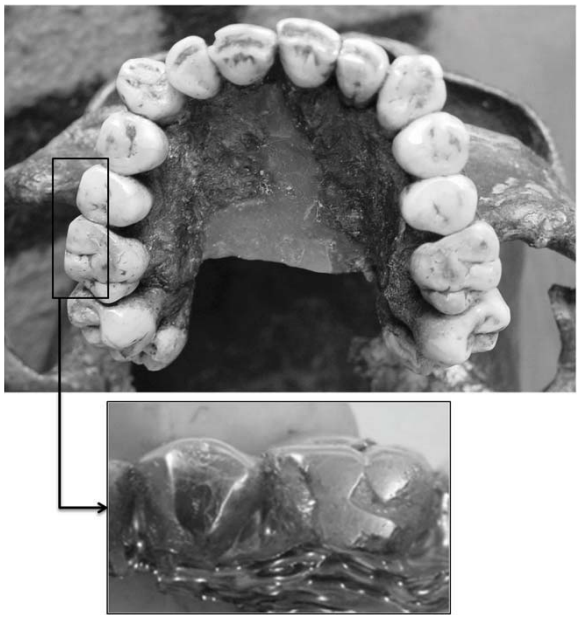


Figure 181. *Dolni Vestonice 15. Maxillary dentition affected by buccal polished surfaces. Detail of the* RP^4 *and* RM^1*.*

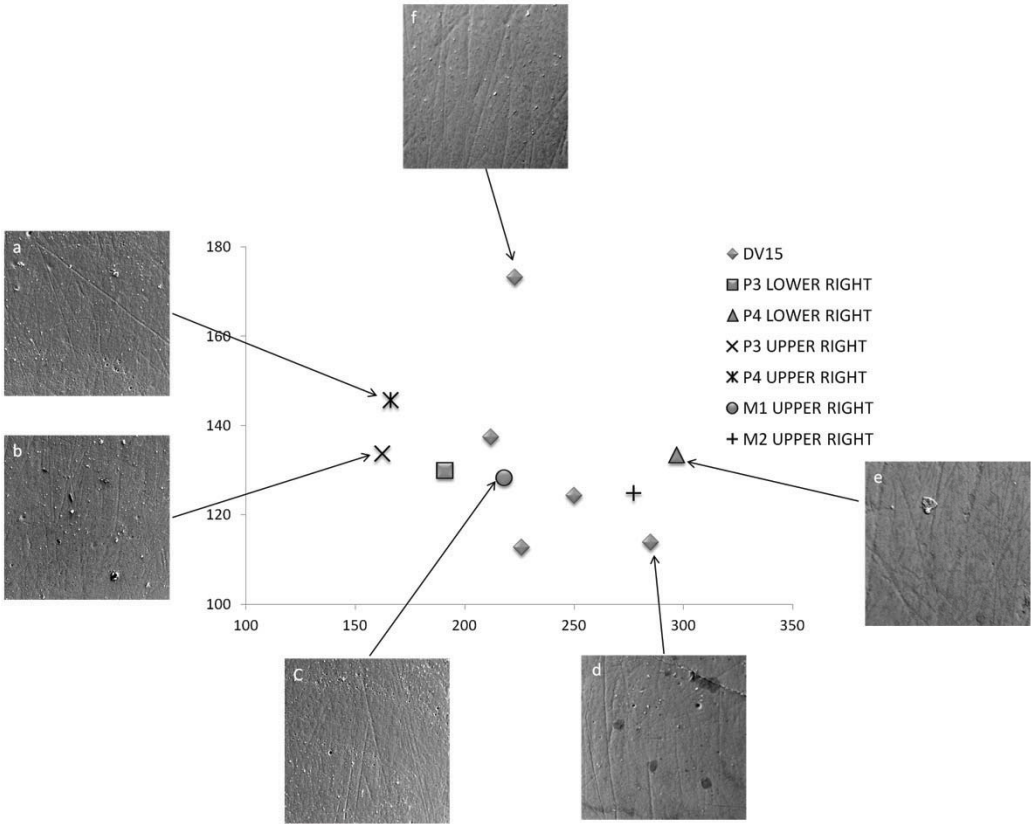


Figure 182*. Density and length of the scratches on the Dolni Vestonice 15 individual including 100X micrographs at SEM on teeth with polished surfaces a)* RP^4*, b)* RP^3*, c)* RM^1 *and e)* RP_4 *and teeth without polished surfaces d)* LP^3*, f)* LP_3*.*

DV16: This individual presents a highly worn dentition in all teeth (Smith stage greater than 8 in some cases), which prevented molding; so only M^2-M^3 of both maxillary sides and LM_2 are available. From those five teeth observed, both maxillary M^2 present polished surfaces (*Figure 183*). This individual was not included in Hillson (2006) observations so, this is the first time that it is described. However, results should be considered carefully as teeth are highly worn and only casts have been observed. If the presence of polished surfaces on those teeth is confirmed, prevalence of the individual will be 40%. Unfortunately, none of the 5 postcanine teeth showed well preserved enamel for microwear analysis so, no comparisons can be performed. However, SEM images were obtained from all teeth and there does not seem to be a common pattern between polished and unpolished surfaces as RM^2 shows an abrasion-like surface while buccal area on LM^2 looks more eroded-like including pits. Buccal surfaces on non-polished teeth are also variable, including both microcracks and erosion (*Figure 184*).

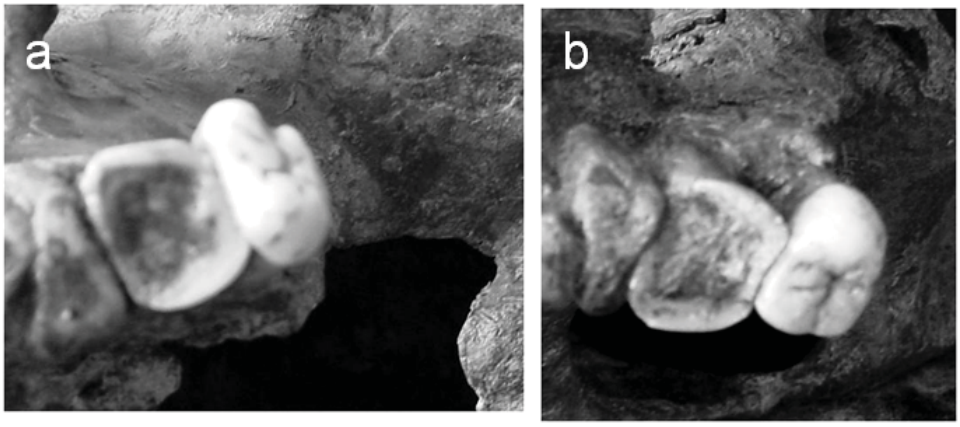


***Figure 183**. Dolni Vestonice 16. Maxillary M^2 polished surfaces on a) left and b) right sides.*

Other DV remains: Isolated DV31, DV32 and DV37 are available in the cast's collection and were observed, but none of them showed polished buccal surfaces as already stated by Hillson (2006). Moreover, Hillson (2006) described labrets-like surfaces on deciduous teeth of DV10 and maybe on DV27 (maxillary canine and first molar)[224].

[224] On the teeth description, the researcher states that DV10 is an isolated upper canine (probably left) while on the polished surfaces analysis he goes for a $L?m^1$. Similarly, on the DV27 description, Hillson (2006) considered the deciduous tooth to be an Lm^1 while on the labret-like surfaces presence he considered it a canine. We assume that the description is correct and the table 11.11 (p. 222) contains typographic errors.

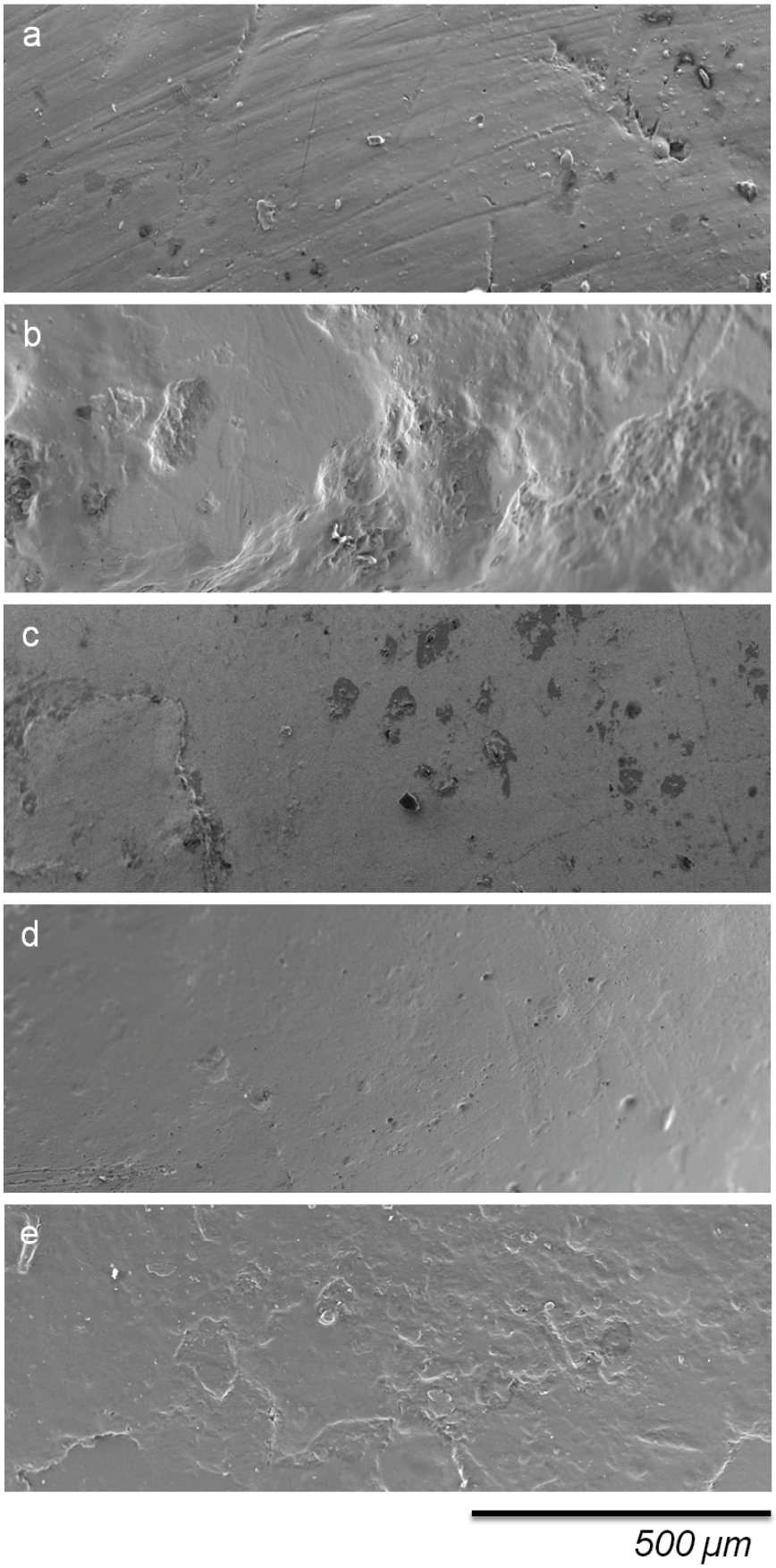

a
b
c
d
e
500 µm

***Figure 184**. Dolni Vestonice 16 SEM images on teeth with polished surfaces: a) RM^2 and b) LM^2 and without this affection: c) LM_2, d) RM^3 and e) LM^3.*

15.2.3. Labrets' influence on microwear pattern: Dolni Vestonice

PV 1: This individual presents polished surfaces in both maxillary sides as well as the lower left side of the mandible. 16 postcanine teeth were observed: RP_4-M_2, LP_3-M_3, RP^3-M^2 and LP^3-M^2. From those, all the teeth showed polished buccal surfaces (*Figure 185*) except for mandibular right side and LM_3. The third mandibular molar is the only one observed and, as Hillson (2006) stated, it is free of polishing. On the right hemimandible, Hillson (2006) did not observed P_{3-4}; within the UB collection the P_3 is missing but P_4 is preserved together with the first molar presenting no polishing. Percentage of incidence in the observable teeth is 75%.

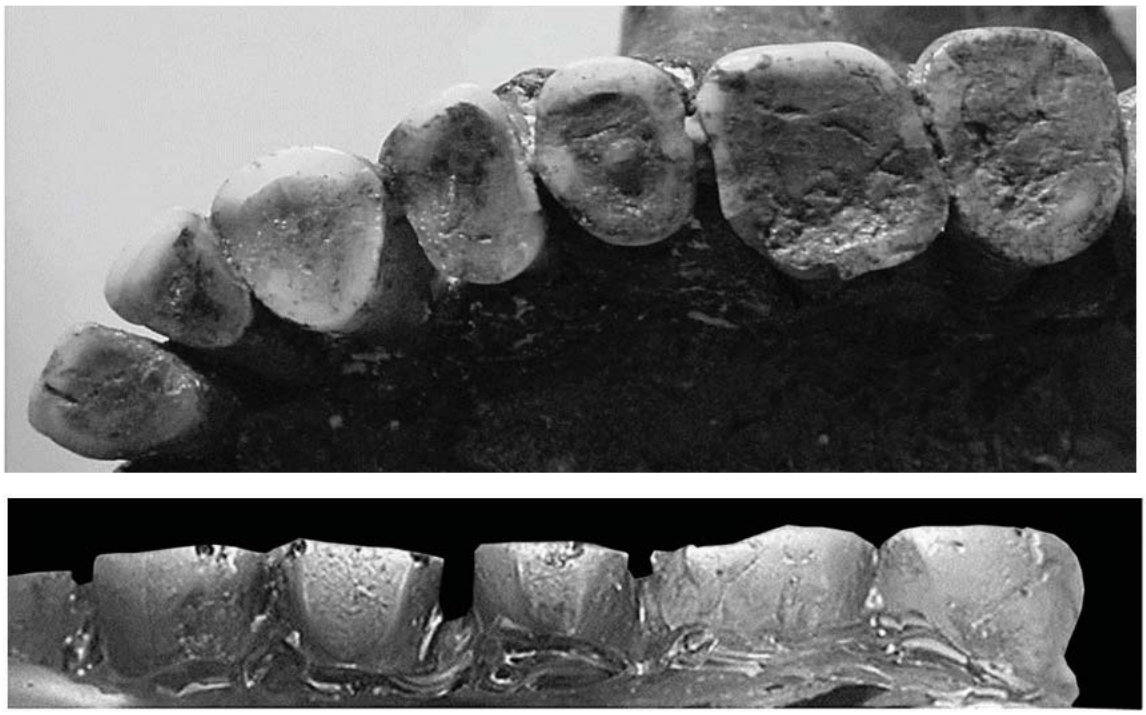


***Figure 185**. Pavlov 1. a) Maxillary and b) mandibular left teeth with polished surfaces.*

Microwear from PV1 is not well preserved (12.5%) and only two teeth show surfaces available for analyses: LP^3 and RM^2 (*Figure 186*). However, as already seen in other individuals, there is no clear pattern on the affected surfaces as abrasion (*Figure 186a and 186f-h*) and erosion including microcracks and pits (*Figure 186b-c and 186e-g*) occurs in both affected and non affected surfaces.

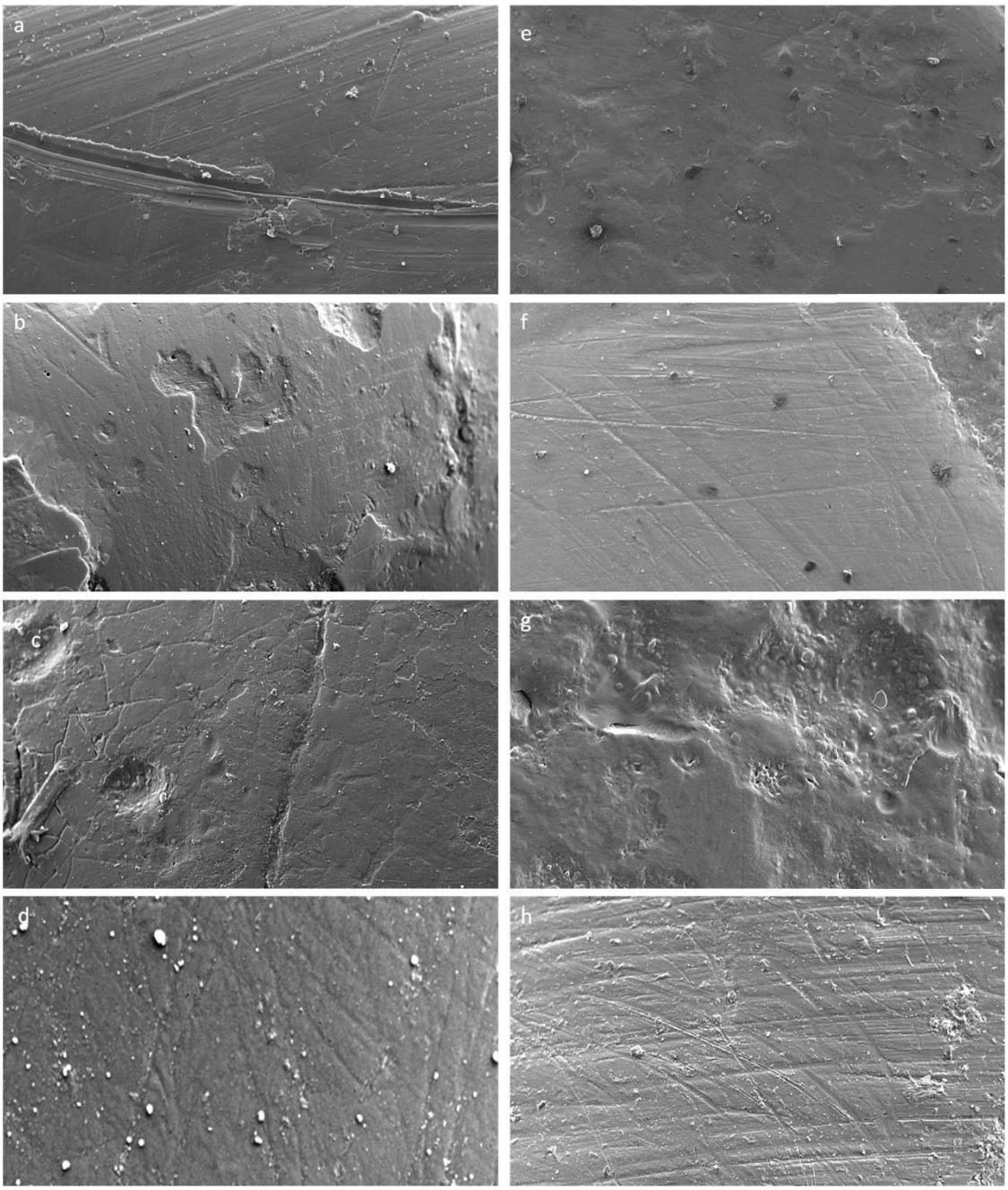


Figure 186. *Pavlov 1 SEM images at 100X on teeth with un-polished surfaces: a) RM_2, b) RP_4 and c) LM_3 and with this affection e) LP^4, f) LM^1 g) LM^2 and h) RP^4. Image d) is an affected tooth with buccal microwear preserved (RM^2).*

PV 2: The individual only includes maxillary teeth (LP^4-M^2 and RP^3-M^2). From the 7 teeth observed, 6 present polished surfaces (which is in agreement with previous descriptions; Hillson 2006) which represents an 85.71% (*Figure 187*). It might be that RP^4 also presented those surfaces although enamel is not completely preserved and polished surface is not clearly distinguished (if this tooth presented this anomaly, percentage would increase to 100%).

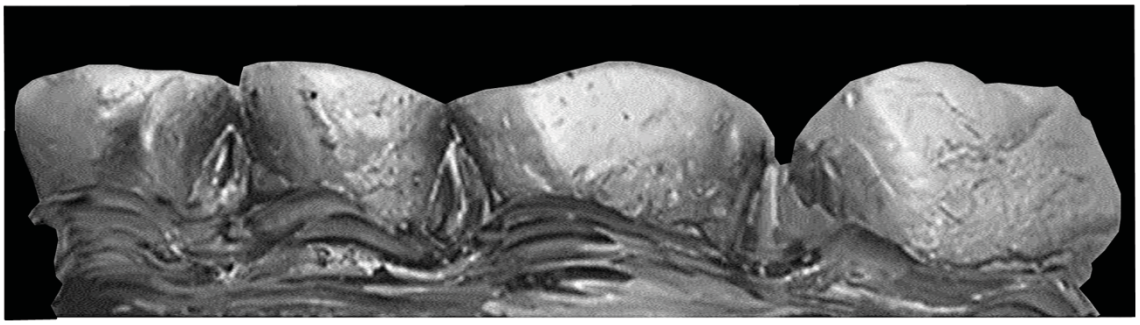


***Figure 187**. Pavlov 2. Right maxillary teeth affected by buccal polished surfaces.*

Teeth in which microwear analyses can be performed are all affected by polishing and therefore no comparison can be performed. Figure 188 shows two well preserved surfaces with polishing (RP^4 and RM^2) and an affected tooth not available from microwear analyses (LM^2).

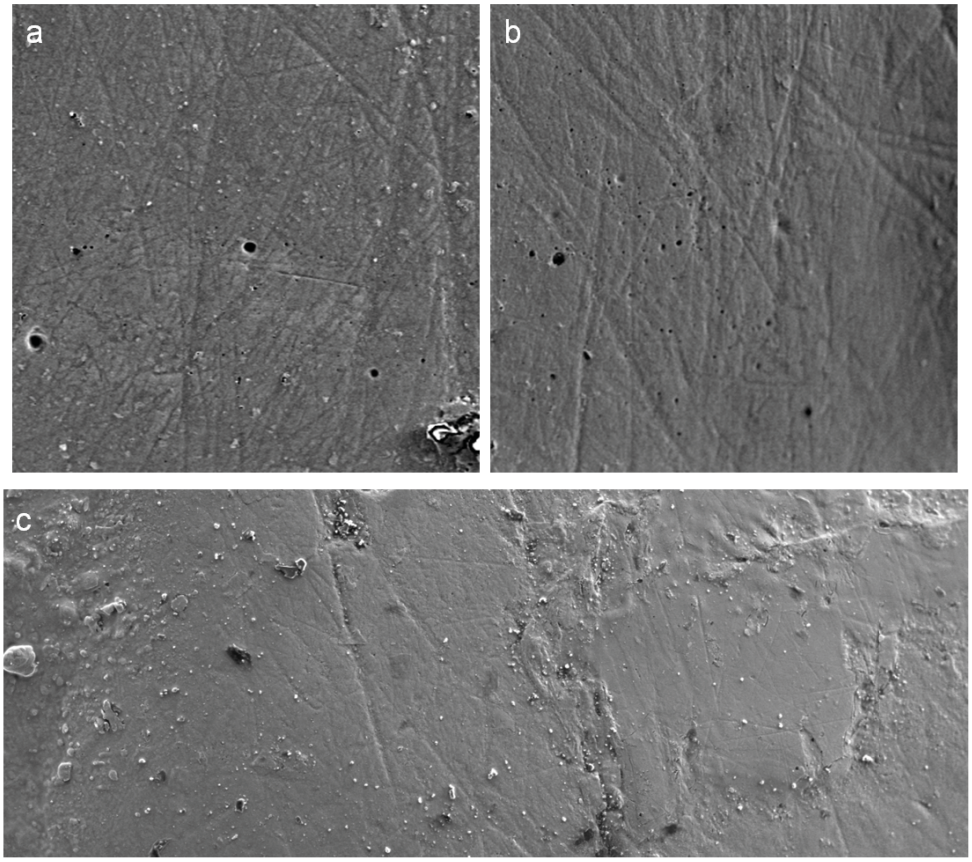


***Figure 188**. Pavlov 2. Right maxillary teeth affected by buccal polished surfaces: a) RP^4; b) RM^2 and c) LM^2.*

Other Pavlov remains: Within the collection available, three more individuals were observed: PV3 (including 3 postcanine teeth) and two isolated remains: PV20 and PV28. As already noticed by Hillson (2006) no polished surfaces are observed within these teeth. On the complete

collection of Pavlov, analyzed by him, he noticed only one more case: Pavlov 6, an infant left maxilla including Lm^{1-2}.

15.3. Summary

Polished areas on buccal surfaces have been previously described and a complete summary was performed by Hillson (2006). Teeth show a buccal wear similar to that of individuals wearing labrets in some cultures.

In the available collection not all teeth from the Pavlovian culture have been observed; some more teeth should be added to the presence percentage but within the sample it exceeds 36%[225]. The percentage of presence is especially high in the case of Pavlov, where, from the 28 postcanine teeth observable, 18 showed polished surfaces (64.28%). Prevalence at Dolni Vestonice is lower: from the 77 teeth observed, 23 showed labrets-like areas (29.87%), however, it should be mentioned that none of the individuals from the early Pavlovian (see: Trinkaus & Svoboda, 2006: 7) are affected and only the evolved Pavlovian individuals show those polished surfaces.

It is noticeable the fact that labrets or cheek piercing appear mostly on the posterior dentition and sometimes as distally as affecting M2 surface (although none of the available M3 showed polished areas). Within the anterior teeth Hillson (2006) analysis is much more detailed than the present one: he did not notice those facets on any of the 21 I1 nor the 18 I2 observed and only on 4 from the 19 canines (21.05%; those 4 polished areas correspond to DV14, DV15 and PV1)[226]. On the posterior teeth, polished areas affected mainly premolars (20 premolars affected out of 40 observations; 50%; 21 molars from 65 observations; 30%). Therefore, if labrets were the cause of the polishing, they would have been lateral according to Keddie (1989) classification. Maximum number of teeth affected consecutively is 5 (from C to M2), happening on PV1 (both maxillas, although this will imply a big piercing, those described by Keddie (1989) are within the range of the artifacts size, however, it remains to be known whether big artifacts are only related to anterior teeth piercings as available images suggest. If this was the case, Hillson (2006) hypothesis that check piercings are not the cause of the facets would be reinforced; moreover, there is no tendency in which older individuals show more teeth affected consecutively. However, although polished surfaces occur either in one side (always the right side) or

[225] If only Pavlov and Dolni Vestonice sites are considered percentage increases arriving to 39.04%.
[226] It should be added the deciduous upper c from DV10.

bilateral. Two important things are derived from this asseveration. First, if the cause of the polished surfaces was pebbles introduction in the mouth, as Vlcek suggested (1997; *cit. in:* Hillson 2006), or by processing of a food or material, as suggested by Hillson (2006: 221), the right preference (100% of the cases) when only one side is affected, could be indicative of laterality. Secondly, and related with age, when polishing occurs bilaterally, individuals are older than 26 years old (*Table 75*).

INDIVIDUAL	*LATERALITY*	*AGE*
DV-III	BILATERAL	36-45 (Trinkaus & Jelinek 1997)
DV-13	UNILATERAL	21-25 (Trinkaus & Svoboda 2006: 34)
DV-14	UNILATERAL	13-15 (Trinkaus & Svoboda 2006: 35)
DV-15	UNILATERAL	21-25 (Trinkaus & Svoboda 2006: 37)
DV-16	BILATERAL	45 (Trinkaus & Svoboda 2006: 38)
PV-1	BILATERAL	36-45 (Trinkaus & Svoboda 2006: 41
PV-2	BILATERAL	26-35 (Trinkaus & Svoboda 2006: 42)

Table 75. *Occurrence of unilateral/bilateral polished surfaces on teeth together with age of the individuals.*

No clear tendency by sexes can be outlined because only DVIII is a female. This is indicative that labrets, or whichever artifact worn buccal surfaces, affected both sexes, but few more inferences can be made.

The SEM images of teeth from individuals affected by polished areas show no clear pattern on the buccal worn surfaces. According to the etiologies proposed, surfaces could present: a) higher densities of scratches due to the fact that labrets could be made sometimes from wood, leather (M. Maixner *p.com*); they would also be expected if polished surfaces are caused by food processing (ex. DV14 RP_4, DV15 RP_4); b) an abraded surface similar to *postmortem* dragging for the same reasons as in option "a" (ex. DV16 RM^2, PV1 RP^4); c) if pebbles held in the check were the main cause, a pitted surface, probably including microcracks would be expected (ex. PV1 LM^2) and d) in all cases an eroded surface including prisms' exposition could be present (ex. DVIII LM^1).

The SEM images obtained do not show only one kind of microscopic surface and in any case a clear distinctive pattern appears, but it is clear that the polished surfaces did not affect the microwear analyses (only in the case of DV14, polished surfaces show a lower density of scratches but this pattern is not significant and is not happening in any other individual). Moreover, two important facts should be considered: 1) within the same individual different affections (even in the same side) occur and 2) the same features appear on un-polished surfaces: a) ex. DV15 LP^3; b) ex. PV1 RM_2; c) ex. PV1 LM_3; and d) ex. DVIII RM_3, DV16 LM^3.

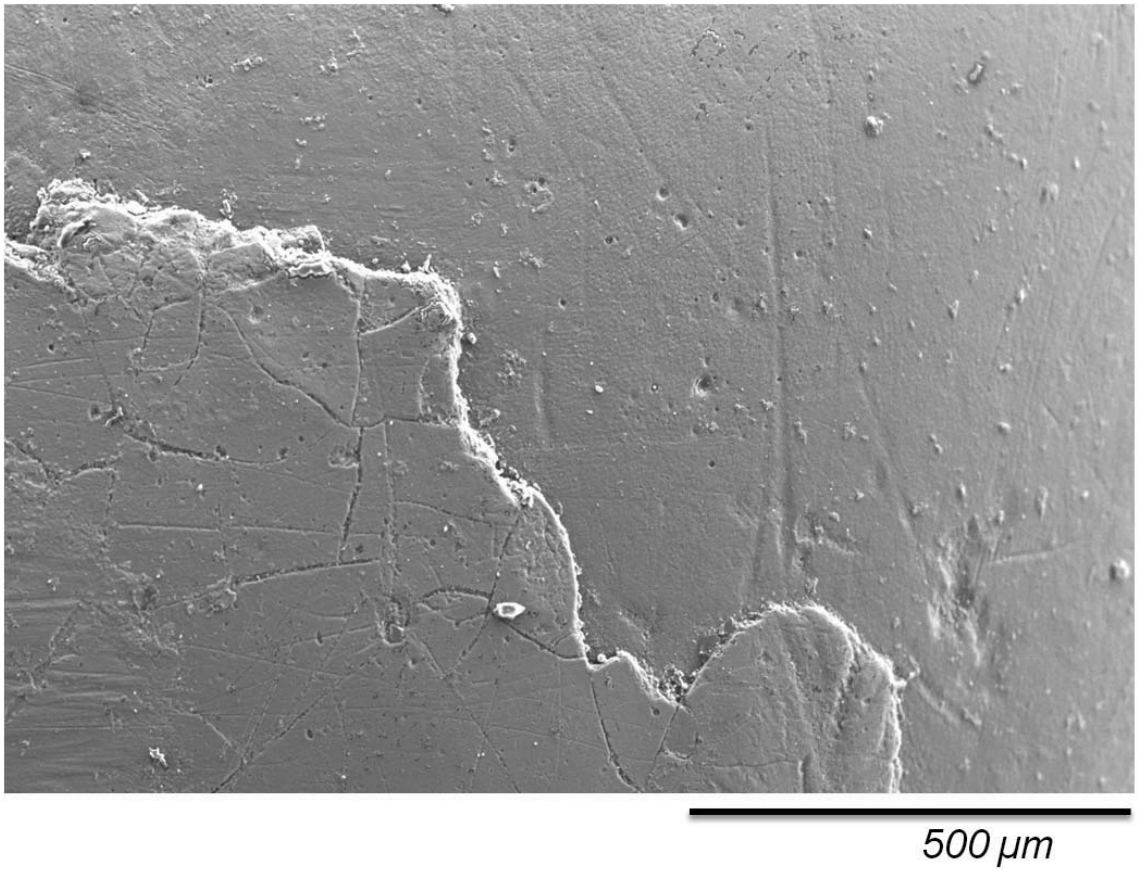


Figure 189. *SEM image of Pavlov 1 LM_1 presenting areas with enamel exposition (including prisms) and scratches similar to those caused by mastication, so tooth might have been functional after loosing of buccal enamel. However, those surfaces have not been used on microwear analyses, first because enamel has different properties and hardness and therefore scratches formation processes are not known and second because enamel surface present diagnostic pits which prevent analyzing them. In the same image, enamel patches are present showing abrasion (lower left corner) and microcracks.*

When comparing those individuals to the rest of the sample, it is true that central European individuals present a high density but there is no difference between those with and without polished areas. Finally, individuals with teeth affected are far from being the densest.

ANEXO 3

16. SUBVERTICAL GROOVES

16.1. Introduction

Subvertical grooves have been widely but inconsistently described on modern and fossil populations from *Homo habilis* to Upper Paleolithic (Vandermeersh 1981; Borgognini-Tarli 1983; Giacobini *et al* 1984; de Lumley 1987; Puech & Cianfarani 1988; Antunes & Santinho 1992; Kaidonis *et al* 1992; Villa & Giacobini 1995; Poisson *et al* 2002; Egocheaga *et al* 2004; Bailey & Hublin 2006; Rosas *et al* 2006; Ramirez-Rozzi *et al* 2009; Estalrrich *et al* 2011). SG consist on large furrows observed in the interproximal wear facets of some teeth. The name received is due to their orientation ocluso-cervical (subvertical) with a radial disposition. Cross-sectionally, they are semicircular varying in number between 1 and 8 grooves and in width between 0.1-0.5 mm (Egocheaga *et al* 2004; Estalrrich *et al* 2011). They normally occur on postcanine dentition although anterior teeth have been reported too at Genay (Villa & Giacobini 1995), Rochelot (Poisson *et al* 2002) and El Sidrón (Rosas *et al* 2006; Estalrrich *et al* 2011). The best quantification on anterior teeth SG is that of Estalrrich *et al* (2011) in which they found that number of grooves decrease on smaller surfaces varying between 1-8 on molars; 1-5 on canines and 1-4 on incisors. They also characterized width, length, and depth of the grooves concluding that those variables vary depending on tooth type: longest grooves appear on incisors while widest and deepest ones are related to molars; however, width and depth vary within the groove (being bigger at the oclusal end) and within the tooth (being not homogeneous along the facet) The amount of teeth analyzed within a single population allowed Estalrrich *et al* (2011) to state real percentages of prevalence of SG: 50% on the anterior teeth and 76.5% on the postcanine dentition. Interestingly, SG seem unrelated to age or occlusal wear which lead the authors to propose that grooves might form early during the “adolescence”.

Etiology of SG is not well understood and a number of explanations have been proposed as main causes of those furrows however, there is no clear consensus. A review of the literature highlights the following causes:

1) Some researchers considered those grooves as forming due to postdepositional processes (Antunes & Santinho 1992) although most of

the researches feel they might have been formed during the individual life related to abrasion (Egocheaga *et al* 2004).

2) It might be a genetic component of this trait as Kaidonis *et al* (1992) noticed that frequency of SG on aboriginal Australians was 60% while on white Australians it decreases down to 30%.

3) According to Villa & Giacobini (1995) SG would be related to high loading forces during chewing. Vertical cracks would then be generated in the inner enamel. Microcracks would be worn by abrasion and especially by chemical erosion, appearing the subvertical grooves (Villa 1996). The main support of this hypothesis was the description of a pitted surface on the SG areas (*vs* Estalrrich *et al* 2011). One of the weakest points on this explanation is that microcracks are only present in some of the grooves (Villa & Giacobini 1995) and not in all the individuals (Estalrrich *et al* 2011 found no microcracks at the bottom of the grooves on any teeth from El Sidrón).

4) Wolpoff (1971) suggested that the determinant factor in interproximal wear was the mesial migration of the dentition under the occlusal pressure. According to Kaidonis (1992), SG presence would confirm the up-to-down movement of the cheek teeth. Poisson *et al* (2002) accepted Villa & Giacobini (1995) etiology but considered that the interproximal facet appeared prior to the microcracks. Once the facet is worn, enamel would become less resistant, favoring the microcracking. Therefore, on Poisson *et al* (2002) paper main factor would be mechanical forces and not chemical erosion. Lack of SG on facets without interproximal wear reinforces Poisson *et al* (2002) explanation. The main objection of the high masticatory forces proposed is that some researches (Anton 1994; O'Connor *et al* 2005) considered neandertal facial configuration incapable of producing high bite forces without damaging the temporomandibular joints (TMJ) so, the high presence of SG on neandertals would not be easy to explain. It should be said, however that the relation between TMJ degeneration and attrition is contradictory and there is no clear correlation between those two factors (see: Hillson 2002: 242 for references).

5) Egocheaga *et al* (2004) proposed multifactorial processes including a particular diet composition, specific dietary related habits and higher masticatory forces involved in food chewing (Egocheaga *et al* 2004). Similarly, Estalrrich *et al* (2011) in the recent review of the etiology of SG with a complete analysis on El Sidrón remains suggested that solid

exogenous factor like food remains, sedimentary or bone particles "*may have worked into the interproximal space to make the grooves*". The weakest point of this statement is that no microwear was found on the interproximal facet not within the groove (only Villa & Giacobini 1995 had found pits).

Corresponding grooves on adjacent teeth have only been described on Australians (Kaidonis *et al* 1992); and the prehistoric sites of Genay (Villa & Giacobini 1995), Rochelot (Poisson *et al* 2002) and El Sidrón (Estalrrich *et al* 2011) although evidence seems to be contradictory. Kaidonis proposed interdigitazion of the grooves while Villa & Giacobini (1995), Poisson *et al* (2002) and Estalrrich *et al* (2011) found channels. As Egocheaga *et al* (2004) noticed, the subvertical and radial position of the grooves along with the possible interdigitalized morphology on adjacent teeth would limit movements of the tooth during mastication in occluso-cervical and bucco-lingual directions which might be non-adaptative as it would eventually generate complete enamel abrasion and greater susceptibility to pathological conditions (such as caries). However, under some specific conditions (such as highly abrasive diets) it could be advantageous as interproximal wear would be reduced and efficiency when chewing would increase. Those factors might explain the higher presence of SG in populations who inhabit arid environments and present abrasive diets. Natural selection could have favored distinct enamel prism disposition in the interproximal tooth facets of those populations with highly abrasive diets.

16.2. Material

The complete teeth collection was composed of 1802 Paleolithic teeth corresponding to 529 individuals from those available at the University of Barcelona[227] and those hosted at the Washington University in St. Louis by Prof. E. Trinkaus (*Table 76*). In Europe and the Near East, individuals were divided into 4 chronological periods: Late Upper Paleolithic (AMH, N=33 individuals), Early Upper Paleolithic (AMH, N=58 individuals), Middle Paleolithic (AMH, N=12 individuals; Neandertals, N=343 individuals), and Middle Pleistocene (Heidelbergensis, N=31 individuals). In Africa, individuals were classified into 3 chronological periods: Upper Pleistocene (N=9 individuals), Middle Pleistocene (N=2

[227] Dolina individuals (*H. antecessor*) have not been properly analyzed but from the 19 teeth available at the University of Barcelona collection, surfaces were observed on 15 (78.9%): 3 distal surfaces, 6 mesial surfaces and 6 mesiodistal. From those ATD/6-9 (LP^4) looks like if it presented SG on the distal surface and ATD/6-10 (RM^1) and ATD/6-11 (LM^1) on the mesial surface.

individuals from South Africa and 5 from northern Africa). Best represented group is the Middle Paleolithic with 1137 teeth corresponding to 343 individuals[228] (*Table 76*).

	Teeth	Individuals	SITES
Upper Paleolithic *H. sapiens*	555	91	St. Germain, Lachaud, Farincourt, Solutre, Pataud, Rond du Barry, Ranchod, Mourin, Bois Ragot, Rochereil, Gramat, Montclus, Badegoule, Figuier, La Madelaine, Grotte des Enfants, Caldeirao, Almonda, Abric Agut, Tito Bustillo, Pirulejo, Ohalo, Les Rois, Isturitz, Brassempouy, La Quina, Fontechevade, Grotte des Enfants, Barma Grande, Cavillón, Jeune Prince, Vindija, Mladeč, Pavlov, Předmostí, Dolni Vestonice, Sungir
Middle Paleolithic *H. sapiens*	171	12	Skhûl, Qafzeh
Middle Paleolithic *H. neanderthalensis*	966	343	Dederiyeh, Tabun, Saccopastore, Guattari, Grotte Breuil, Archi, Vindija, Krapina, Banyoles, Cova Foradá, Sima de las Palomas, Zafarraya, Figueira Brava, El Sidrón, Devil's Tower, Forbes Quarry, Malarnaud, Le Moustier, Saint Césaire, Montgaudier, La Quina, Engis, Kulna, Ochoz, Subalyuk, Spy, Shovakh, Shanidar, Regoudou, Pettit Puy Moyen, Pech de l'Azé, Monsempron, Marillac, La Ferrassie, La Chapelle, La Chaise, Abri des Merveilles, Chateauneuf, Arcy, Amud, Kebara, Combe Grenal
Middle Pleistocene *H. heidelbergensis*	102	41	Mauer, Arago, Sima de los Huesos, Boxgrove, Steinheim, La Niche, Coupe-Gorge, Pontnewydd
Upper Pleistocene Africa	20	9	Border Cave, Cave of Hearths, El-Aliya
Middle Pleistocene Africa	7	2	Kabwe
Middle Pleistocene North Africa	41	5	Sidi-Abderrhaman (Rabat), Thomas Quarry, Ternifine
TOTAL	**1.802**	**529**	

***Table 76**. Sites, number of teeth and individuals analyzed in the study. In grey, African material.*

From those only 489 mesial and 336 distal facets were observed. Moreover, as a comparison sample, material[229] from modern hunter-gatherers, east African Holocene sample from Nairobi Museum and

[228] Krapina, due to the size of the sample will be considered separately.
[229] All this material is hosted at the University of Barcelona.

Natufian individuals from Shovakh, Kebara and El Wad (*Table 77*) were analyzed looking for SG at mesial/distal intertooth contact facets. None of the comparison sample teeth analyzed showed visible subvertical grooves.

		N
Hunter-gatherers	Aleut	58
	Australian	57
	Bushmen	55
	Tierra de Fuego	21
	Tierra de Fuego (*Dr. El-Zaatari*)	35
	Hindu	20
	Maorí	48
	Eburne	65
	Chuckee	6
	Cook Inlet	6
	British Columbia	47
	Indian Point	15
	North Star Bay	20
	Pond's Inlet	5
	Smith Sound	14
	Southampton Island	2
	St. Lawrence	7
	Point Hope	67
	Pygmy (*Dr. Ramirez-Rozzi*)	571
	TOTAL HUNTER-GATHERER	**1119**
Holocene East African	Nairobi Museum	737
Natufian Near East	Shovakh	41
	Kebara	126
	El Wad	127
	TOTAL NATUFFIAN	**294**
	TOTAL	**2150**

Table 77. *Sample available at the University of Barcelona for which no Subvertical Grooves has been found. No detailed analysis has been carried out.*

16.3. Methods

16.3.1. Subvertical grooves characterization

In the complete available Paleolithic sample it was first recorded whether mesial and distal areas could be observed, recording the tooth facet as "observable" or "unobservable"[230]. Intertooth facets have been therefore treated as individuals (Note that the observance of both sides doubles the individual).

[230] The molding methodology might be affecting the prevalence of this abnormality since individuals in which teeth are in situ and adjacent cannot be observed. In some cases, the kind of occlusal image derived is similar to that photographed by Kaidonis *et al*(1992) in which SG were present (*ex. Point Hope, Alaska 99.1/514 AMNH, New York; Steinheim*). At Steinheim, it seems clear that there won't be SG between RM^1-M^2 but the kind of intertooth contact raises reasonable doubts about the possible SG between RP^4-M1, RM2-M^3 and LM^1-M^2. However, as the facet itself was not observable, they were not recorded. This caution on considering those results should also be considered on the above mentioned sample and percentages of prevalence should be considered as minimums.

All observable facets were analyzed under binocular lents (x30). Most of the grooves can be easily recognized by eye but the use of some magnification would be helpful. From the "observable" sample[231], it was recorded whether they present or not SG and in case the facet presented SG, the quantity of grooves was also counted. SG presence has never been reported on interproximally unworn teeth (Ramirez-Rozzi *et al* 2009); therefore, distal M3 will not account as a distal observation. It should also be taken into account that % of grooves on each facet are derived from the total of facets observed for each observation, therefore, % of mesiodistal grooves (grooves on both facets) has not account for each facet %[232] in order to avoid overrepresentation.

In all the cases where teeth were molded together there is no opportunity to check whether they could have SG. Some teeth, however, resemble those photographed by Kaidonis *et al* (1992) and could therefore present SG. This caution on considering those results should also be considered on the above mentioned sample and percentages of prevalence should be considered as minimums.

16.3.2. Contact facet area measurement reliability

Contact facet area (width, specially) could be related to subvertical grooves number, as described by Estalrrich *et al* (2011). Error images were preselected in different tooth in which contact area and subvertical grooves were clearly distinguished. Teeth were positioned at SEM in the way that the surface was as parallel to the focus as possible two different days in two different teeth: Figueira Brava premolar and Barma Grande 2 molar. Each measurement was taken twice in one week interval (*Figure 190)*. The same measures were also taken with a photograph camera on Spy 2 molar (both mesial and distal surfaces present subvertical grooves) and Monsempron premolar.

Error rates indicate that PE is consistently lower on photographs than on SEM images. At the scanning microscope, the researcher has to deal with contrast or other mechanical variables and the area is not always clearly delimited in the resulting image. Although SEM can be more precise with higher magnification, orientation is more difficult and

[231] Some of the teeth presenting SG were photographed on the interesting facet with a digital camera following the same caption considerations described in the methodology (*see chapter X*) and some were also micrographed at SEM.

[232] Said in another words: a tooth with SG on both facets will be counted in the % of mesiodistal grooves but not on the mesial and distal facets again.

therefore, resulting measurements on those kinds of images are more variable.

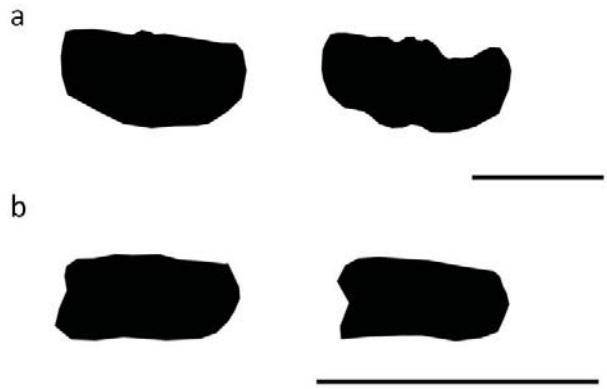


***Figure 190**. Areas from two different images a) upper images correspond to Figueira Brava SEM image (mesial intertooth facet) and b) lower images correspond to Spy 2 photograph image (mesial intertooth facet).*

Contact facet area, as well as interproximal wear (*see chapter 6.4.4*), presents the higher errors, maybe due to the structure's small size, however, contact facet area PE do not overpass 8% in photographic images and width measurement error is as low as 2.4, perfectly assumable. Within photographs, maximum errors appear on premolar (Monsempron) areas (but not on width values) highlighting that special care should be taken into account when analyzing small surfaces. Although error rates are similar to those from intertooth wear, they exceed by far all the rest of the errors even in the photograph image (*Table 78*).

	PE AREA	PE WIDTH
SEM IMAGE	14.12	9.77
PHOTOGRAPH	7.94	2.40

***Table 78**. PE on area and width measurements on the Intertooth contact facet using SEM images and Photographic images.*

It can be due to the increased difficulty in orienting adequately a round-like surface with a small pit somewhat flat. As already seen in other measurements, error rates are higher on smaller surfaces and in some cases they overpass 10%; although difference in mm^2 can be small, as the area gets smaller, percentage of error increases. This is clearly seen as premolar measurements are subject to higher errors. Therefore, the intertooth area measurement were not further developed in this PhD although it can also be useful to continue improving the methodology to try to correlate these measurements with subvertical grooves as Estalrrich

et al (2011) did but also with other variables as tooth type; interproximal wear or series size.

16.4. Aim of the chapter

This study intends to be a preliminary approach to: 1) Generate a database of the teeth showing SG incidence and indicating the unilateral or mesiodistal presence of SG on interproximal facets and 2) check whether teeth showing SG present a high density of scratches on buccal microwear analysis which could be related to a highly abrasive diet and high masticatory forces. Microwear pattern was examined: a) on the tooth affected compared to other teeth from the individual and site; b) on the teeth affected compared to other tooth from the same period and c) on the individual affected compared to other individuals from the same period.

16.5. SG presence in the Paleolithic

SG have been analyzed within each population considering both geographic and chronological variations. Tables 82, 83 and 84 summarize number of teeth, observations on each facet and SG presence.

North Africa Middle Pleistocene: From the 41 teeth only 12 intertooth surfaces could be observed. From those, only Sidi Abderraman RM_1 presents subvertical grooves on the mesial surface (*Figure 191).*

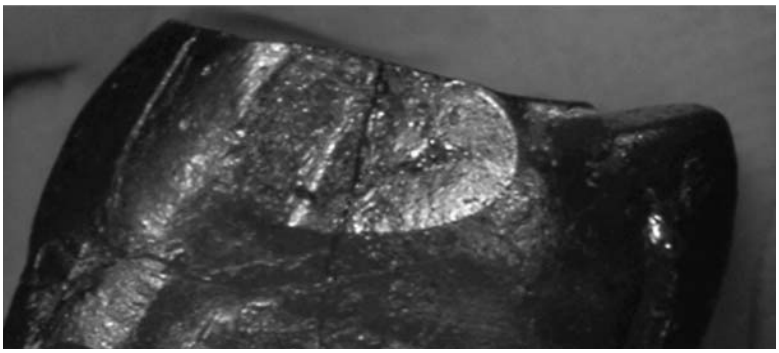


***Figure 191**. Sidi Abderraman RM_1 mesial surface with SG*

Africa Upper Pleistocene: Three sites were included in this analysis: Border Cave (BC) and Cave of Hearths (CH), from South Africa and Muharet El'Aliya (MHA), from northern Africa (Morocco). Nine Intertooth facets were observed, although it should be noticed that 5 are from BC and CH, showing no presence of SG (0%) and 4 (two of them are mesiodistal observations) were observed at MHA. From those 4, two facets presented SG: PB008 RM_2 mesial (*Figure 192)* and PB011 $RM^?$

mesiodistal; which accounts the 50% of the observed surfaces at the site while the chronological period prevalence is only 33%.

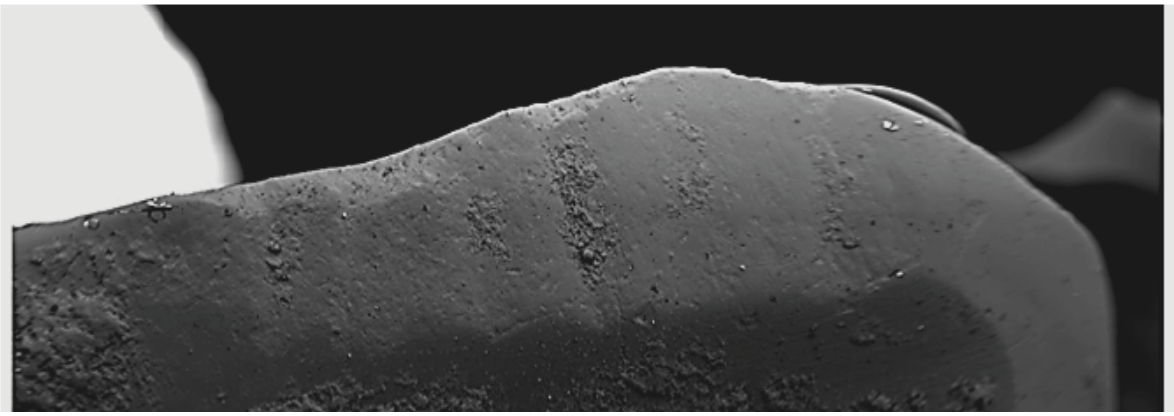


***Figure 192**. SG on PB008 interproximal facet.*

Africa Middle Pleistocene: It includes only Kabwe individuals (7 teeth including 100% of observations). However, none of the analyzed teeth showed SG.

Near East (Neandertals). None of the individuals analyzed presented SG on the interproximal surfaces. It should be noted that at least one tooth per site was observed except on Kebara mandible.

Near East (AMH). Only 16.34% of the teeth could be observed. Ohalo presents no surface observable. From the observable teeth, only Qafzeh 7 RP_3 presents a strange shape on the mesial facet (*Figure 193*) although it is too occlusal and more vertical than radial in orientation so, this data should be re-examined. The presence of SG will range from 0 to 3.03% depending on the acceptance of the wrinkles as SG.

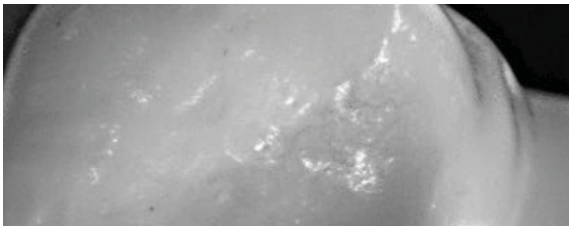


***Figure 193**. Mesial surface on Qafzeh 7 RP_3.*

European Middle Pleistocene: In this period, 102 teeth composed the sample. From those, 51 teeth were observed corresponding to 49 mesial and 32 distal facets. Presence of SG is the highest of the European sample ~18% (and could be as much as ~24%) (*Table 79*).

MESIAL	DISTAL	MESIODISTAL
Arago (A40, A54, A6, A13, A21); Pontnewydd (PN11), Montmaurin (MM1); Sima de los Huesos (AT-100, AT270, AT-273, AT-3179), Boxgrove? (BX3?)	Pontnewydd (PN1, PN20); Sima de los Huesos (AT-970, AT946)	Sima de los Huesos (AT-20, AT-3178)

***Table 79**. Presence of SG on the European Middle Pleistocene divided by Intertooth facet affected.*

Sima de los Huesos comprises 22 teeth being all of them observable. From those, 8 facets present SG (2-4 on mesial areas, 2 on distal and 2 at mesiodistal facets) which means between 27.27-36.36% of the sample. SG affect all type of molars (maxilla and mandible) although not premolars. On AT946, SG (2 furrows) look small and superficial but it is definitively not a flat surface (*Figure 194*). Pontnewydd site is represented by 20 teeth, half of them observed. From these 10 teeth, 3 presented SG (30%), but only one tooth presents SG on the mesial surface: LM_1 (PN11) and only 2 individuals on the distal facets (PN1 and PN20). PN20 SG pattern is different to the rest as it does not show a radial configuration but a ~45º orientation to the cervico-lingual area being grooves parallel to each other (*Figure 195*).

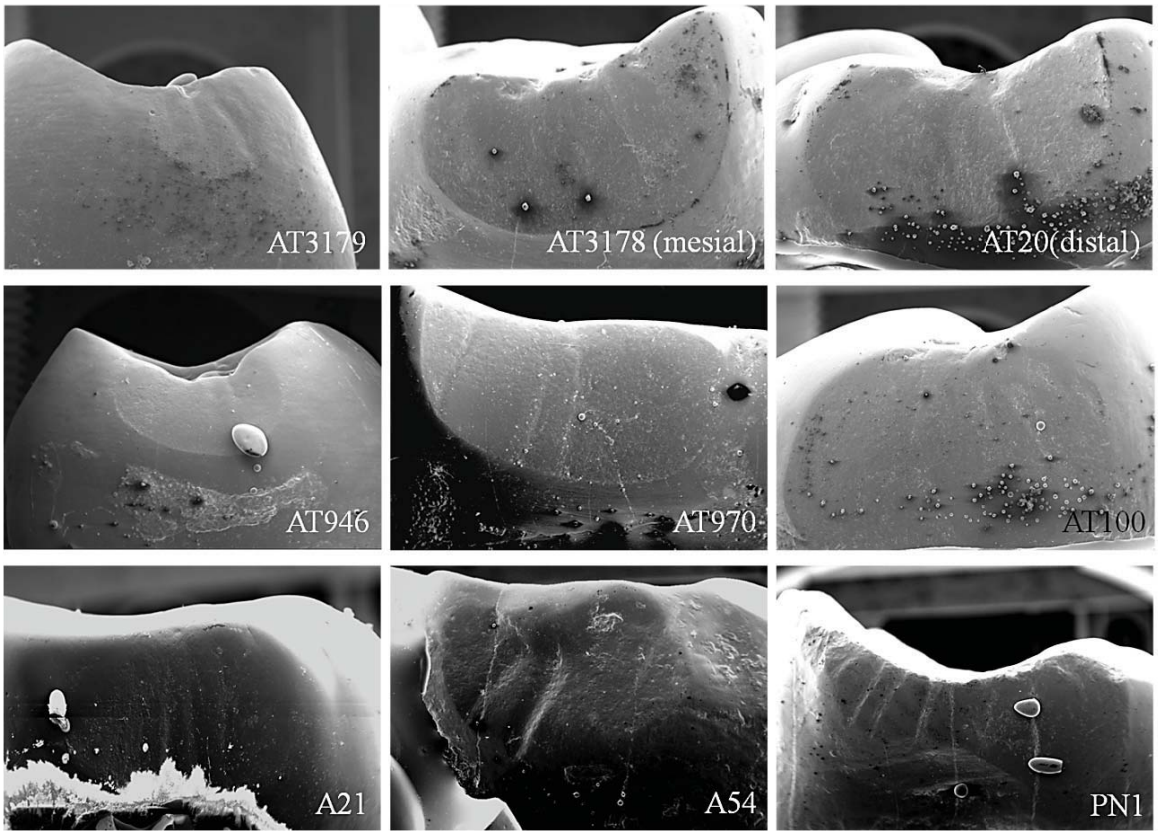


***Figure 194**. SG on Middle Pleistocene sample. Not to scale. Individual detailed on each image.*

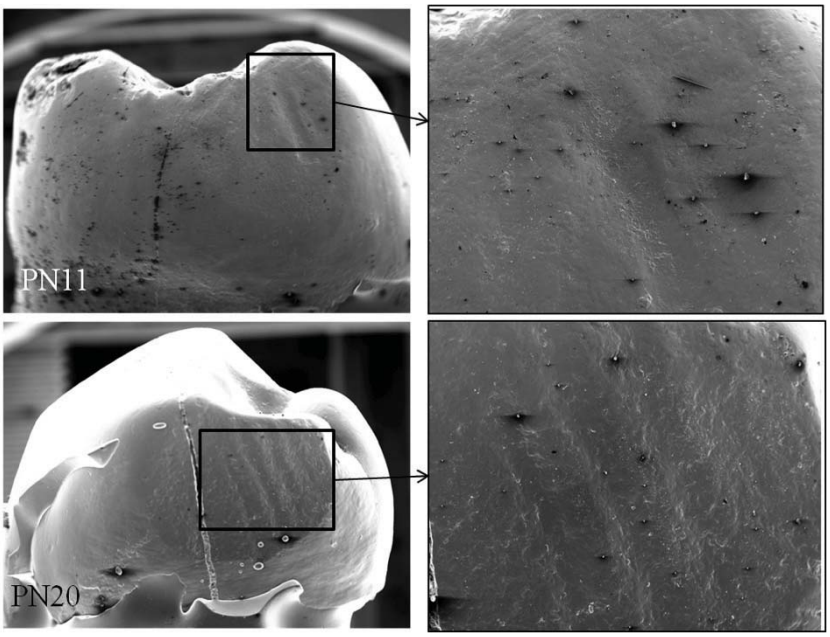


***Figure 195**. Detail of SG morphology on two Pontnewydd individuals.*

At Montmaurin (La Niche and Coupe Gorge site) individuals can be observed at three facets but only presents a probable SG the individual of La Niche LM_1 mesial surface. Boxgrove incisors have been recently described (Hillson *et al* 2010) without noticing the presence of one groove on the mesial surface of RI^1. Actually, there is only one furrow on B3 so it might be considered carefully. In the publication image of the original, it also looks like it presents a groove on the distal surface; however, under SEM, it looks like a broken surface, similarly to the breakage seen on mesial BX2 surface (*Figure 196*). If B3 presented a SG, presence at the site will be 50% (25% of the observable surfaces).

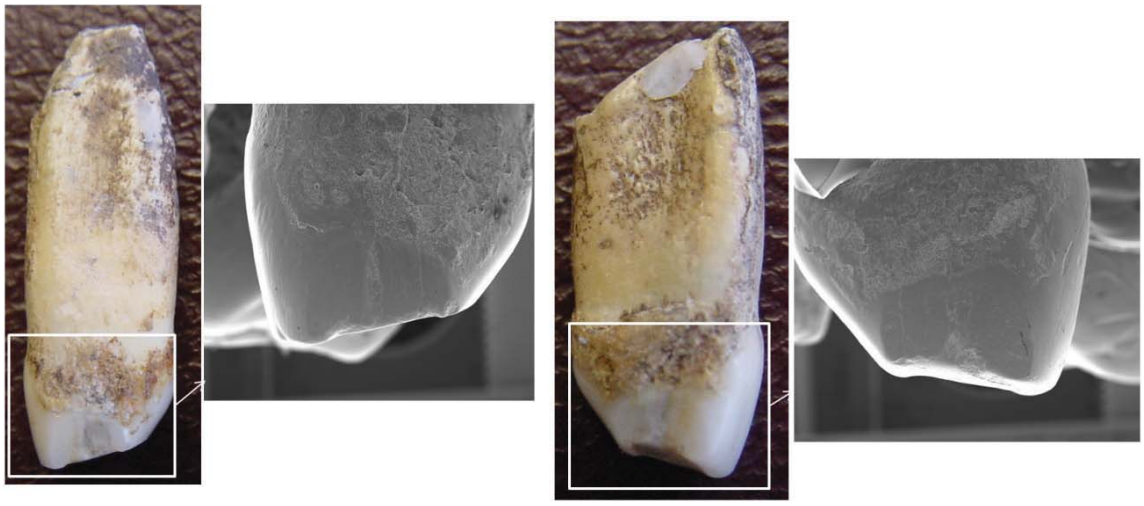


***Figure 196.** Mesial surface of BX3 (left) with SEM image of the groove and mesial surface of BX2 with loose of enamel but no clear groove.*

At Arago, from 25 teeth only 9 surfaces were observed: 3 mesial and 6 mesiodistal. From those, 5 presented SG (55.55%) but in all cases SG appear only on the mesial surface (A13 RP_3, A21 RM^1, A40 RM_1, A6 RM_2 and A54[233] RM^1).

Middle Paleolithic: Almost half of the available teeth have been observed on their mesial or distal (or both) intertooth facets (43.67%). Moreover, on almost all the sites (not the individuals), at least one facet has been observed (except for Banyoles, Marillac and Pech de l'Azé). SG are only reported in 16.88% of the observable teeth (*Table 80*) being equally distributed between mesial and distal facets, presenting 21 intertooth areas SG on each side while mesiodistal SG are only present on 11 surfaces. However, the quantity of observable mesial areas is greater so, the percentage of SG on each facet relatively to the observable areas indicate that it is on the distal area were higher presence of SG occur (11 SG out of 47 observable=23%[234]). Only on 11 teeth out of 135 SG occur bilaterally (8.14%)[235], including both anterior and posterior dentition, premolars and molars and mandibular and maxillary teeth. There are two cases that should be mentioned on the anterior dentition: Monsempron 3 RI^2 presents a mesial facet similar to that observed on Boxgrove BX3 and Angles sur l'Anglin LI^1 presents an irregular surface similar to that observed on Qafzeh 7 RP_3 so, they should be considered cautiously. Also Combe Grenal Unn (RM_3 mesial) and Gibraltar (Forbes Quarry RP^4 distal) present SG on the surface similar to those described in PN20, more oblique than vertical-radial and parallel.

MESIAL	DISTAL	MESIODISTAL
Vindija (VI-86f); Spy (Spy1, Spy2); Sidrón (mand 1: SDR005a, mand 2: SDR007f); Saccopastore (SCC1); Saint Césaire (SC1); Monsempron (M1, M3); Le Placard; Le Moustier; Combe Genal (Unn); Krapina (KR41, KR133, KR187);	Sidrón (SDR0012); Spy (Spy2); Saint Césaire (SC1); Gibraltar? (GB1?); Ochoz; Petit Puy Moyen (PPM2); Monsempron (M1, M3); La Ferrassie (LF2); Kulna (K1); Krapina (KR40, KR79); Arcy (Arcy9); Angles sur l'Anglin?	Sidrón (SDR0015); Saint Césaire (SC1); La Quina (LQ20); La Ferrassie (LF2); Krapina (KR001); Figueira Brava; Abri des Merveilles

***Table 80**. Presence of SG on the European Middle Paleolithic divided by Intertooth facet affected.*

[233] The surface of A54 should be reexamined as it presents a different configuration including only two but deep furrows and the Intertooth facet shows a strange shape.

[234] On the mesial are, 16 SG out of 132 observable areas = 12.12% and on the mesiodistal observations (N=135), 4.4% occur only on the mesial surface, 7.4& occur only on the distal area and 8.14%, on both surfaces.

[235] Abri des Merveilles RM_1, Krapina 001 RM_2, La Quina 20 RP^4, Spy 2 (LI^2, LP^3 and LP^4), Figueira Brava LP^4, Saint Césaire LP^3 and SDR-015 RM_2.

Due to the quantity of teeth included, Krapina was analyzed separately. Most of the teeth are isolated and therefore, the quantity of observed surfaces is quite high (122 out of 218 teeth, 55.96%). However, the quantity of SG is low; only 6 surfaces presented this abnormality (4.91%). On the distal observable facets (N=9) none presented SG; on the mesial observations (N=38), 1 showed SG (2.63%) while on the mesiodistal (N=75), 2 mesial, 2 distal and 1 mesiodital facets presented SG (2.66% mesial facets, 2.66% distal facets and 1.33% mesiodistal). It is remarkable the fact that within Middle Paleolithic appears for the first time a deciduous tooth KR187 presenting SG (*Figure 197*). Deciduous have never been described showing this abnormality; however, their presence might have been low; from the 14 deciduous m2 observed, only 1 presents SG (7.14%). On the m1, from the 14 observations, none showed SG. On Middle Pleistocene only one deciduous tooth was observed on the mesial facet (PN4 m2) and it didn't present SG.

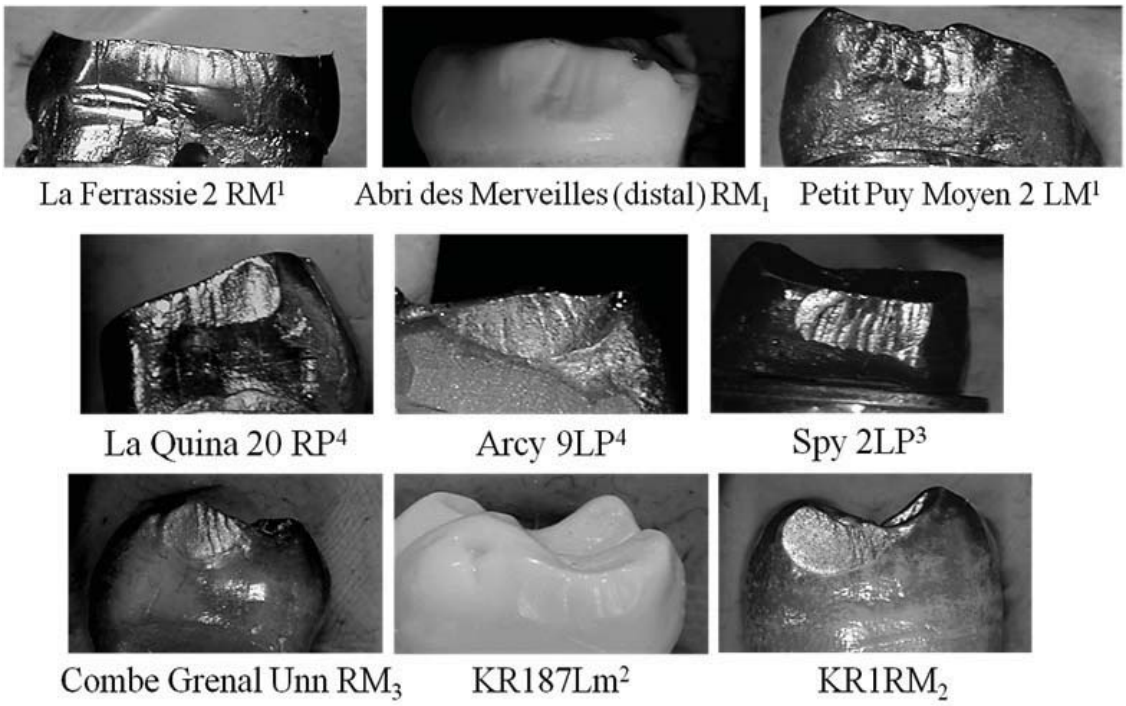


***Figure 197**. SG on Neandertal individuals. Individual and tooth indicated on each image (Not to scale).*

It should be note that on some individuals there is more than one tooth presenting SG: Arcy 9 (2 out of 6 observations, 22.22%), Monsempron 1 (all observed teeth 3/3, 100%), Monsempron 3 (2 out of 4 observations 50%), La Ferrassie 2 (3 out of 5 observations, 60%), Spy 2 (9

out of 12 observations, 75%) and Saint Césaire n.1[236] (7 out of 9 observations, 77.77%; *Figure 198*) are notable for the quantity of teeth presenting SG.

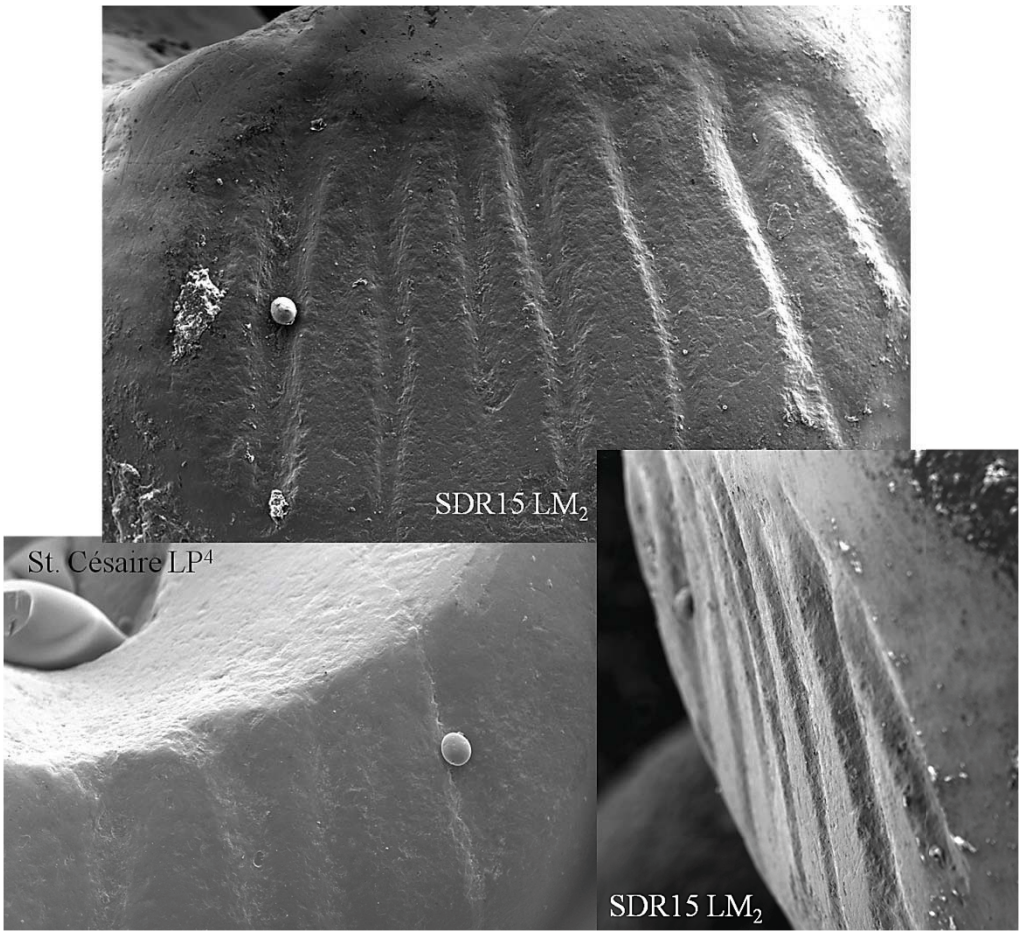


Figure 198. *St Césaire and Sidrón SG.*

Upper Paleolithic: Only 25.96% of the teeth were successfully observed. Percentage of SG on AMH is the lowest of Europe (4.86%); however, modern humans present the highest percentage of bilateral incidence (*Table 81*). Only 5 individuals show SG: Isturitz III, Isturitz IV, Barma Grande 2 (*Figure 199*), Montgaudier 3 and Bois Ragot 3.

MESIAL	DISTAL	MESIODISTAL
Montgaudier (MG3); Isturitz (Ist IV); Bois Ragot (BR3)	Barma Grande (BG2)	Isturitz (Ist III; Ist IV)

Table 81*. Presence of SG on the European Upper Paleolithic divided by Intertooth facet affected.*

[236] Saint Césaire mandible teeth have not been observed; only the LI_1 was observed at the mesial surface showing no SG. The individual Saint Césaire 1 consists on isolated teeth.

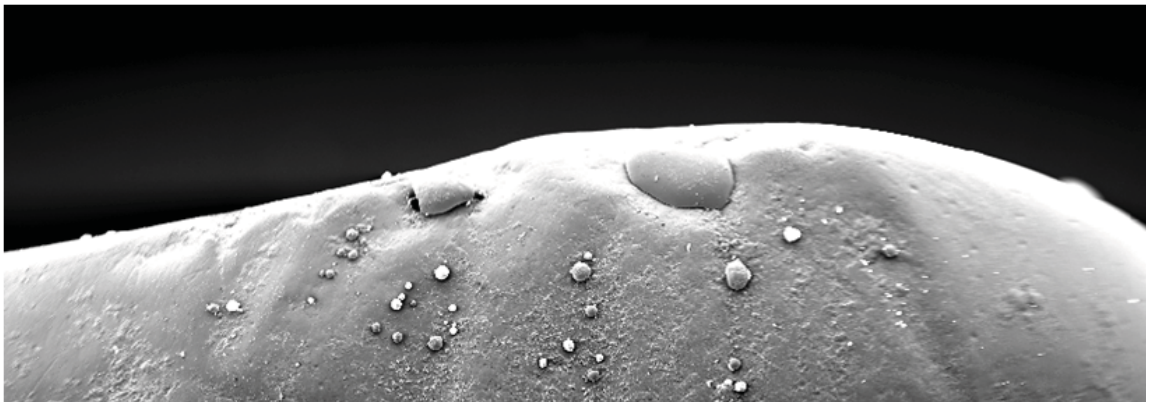


Figure 199. *Barma Grande 2 LM_2.*

It is noticeable the fact that Isturitz (*Figure 200*) presents SG on the two individuals analyzed (Ist III and Ist IV) including a high percentage of prevalence within each individual. At Ist. III, 2 out of 5 observed facets presented SG (40%) and at Ist IV, 2 facets out of 3 observable show SG (66.6%). Les Rois has also been reported to present SG (Ramirez-Rozzi *et al* 2009) although in this sample, from the 20 teeth, only 7 presented surfaces observable (3 were observable mesiodistally) and none presented SG[237].

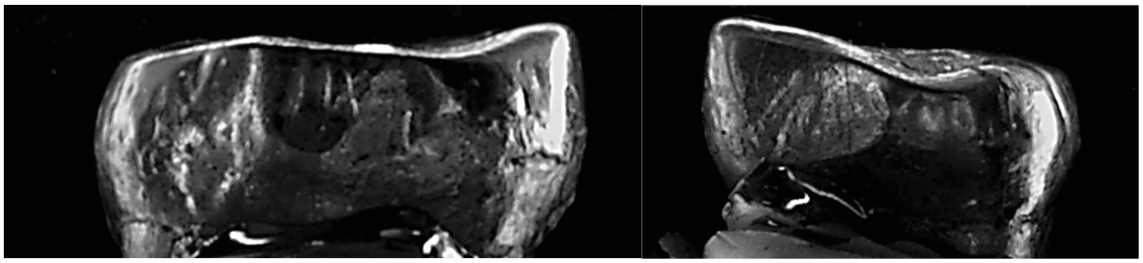


Figure 200*. Isturitz IV 1942-50 RM_1 distal (left) and mesial (right) intertooth surfaces with SG.*

Within the same site, Mont-Gaudier 5 (Mousterian) didn't show SG while Mont-Gaudier 3 (Magdalenian) presents them. Interestingly Bois Ragot Rm_2[238] also presents SG, being the only deciduous teeth showing this abnormality on the AMH too.

Finally, teeth from Rond du Barry (RB8) were molded together and therefore intertooth facets could not be properly examined. It seems unnprobable to find SG on LI^1-RI^1 (distal facets are broken), LC-LP^3, RC-RP^3. However, the Intertooth shape does not allow making any inference on the LP^3-P^4-M^1 and M^2, but the possibility of SG on the distal facet of both M^2 seems reasonable. If there was effectively SG on those facets, the

[237] Brassempouy and Mladeč, the other Aurignacien sites included do not show any SG.
[238] The only description found on the teeth is provided in Gambier (2005).

percentage of presence would increase to 6.25%, but it would be among the lowest percentages. Moreover, if RB8 presented SG, it will be the only individual presenting maxillary grooves.

As a conclusion it is important to mention that all populations (*H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*) present SG; however its incidence is smaller in AMH and Near East individuals (both neandertals and AMH). In the Near East, only Qafzeh (already described by Vandermeersh 1981) present SG, which means that prevalence on this area is very low (0.8% of the observable facets of the area). On Africa only human remains from Morocco show those grooves: Sidi Abderraman and Muharet El'Aliya. The percentage of prevalence in Africa is 12%, although if one considers only the Morocco sample, the percentage increases to 20%. In Europe, total percentage of incidence is between 11.12-11.86%; occurring the maximum percentage of SG in the Middle Pleistocene and the lowest in the Upper Paleolithic (*Tables 82, 83 and 84*).

	TEETH	MESIAL OBSERVED	DISTAL OBSERVED	MESIAL SG	DISTAL SG	MESIODISTAL SG
UPPER PALEOLITHIC	547	90	52	3	1	2
MIDDLE PALEOLITHIC	719	267	182	21	21	11
MIDDLE PLEISTOCENE	102	49	32	10+4?	3+1?	2
AFRICA UPPER PLEISTOCENE	20	3	3		1	1
NORTH AFRICA M. PLEISTOCENE	41	8	4	1	0	0
AFRICA MIDDLE PLEISTIOCENE	7	5	2	0	0	0
NEAR EAST NEANDERTAL	232	50	39	0	0	0
NEAR EAST AMH	202	14	19	1?	0	0

Table 82. *Number of teeth, observations of each Intertooth facet (mesial and distal) and number of SG on each facet.*

	% OBSERVED	% GROOVES	% MESIAL SG	% DISTAL SG	% MD SG
UPPER PALEOLITHIC	25.96	4.23	50	16.67	33.33
MIDDLE PALEOLITHIC	43.67	16.88	39.62	39.62	20.75
MIDDLE PLEISTOCENE	79.41	18.52-24.69	66.66-70	20-20	13.33
AFRICA UPPER PLEISTOCENE	30.00	33.33	0	50	50
NORTH AFRICA M. PLEISTOCENE	29.27	8.33	100	0	0
AFRICA MIDDLE PLEISTIOCENE	100.00	0	0	0	0
NEAR EAST NEANDERTAL	38.36	0	0	0	0
NEAR EAST AMH	16.34	0-3.03	0-100	0	0

Table 83*. Percentage of observations, SG and each facet SG.*

SG affect all tooth types [239](including permanent and deciduous[240] teeth and anterior and posterior dentition; although sample is biased towards the postcanine dentition in this collection). Both, mesial and distal facets are affected; although there is a preference towards the

[239] Confirming the results derived from El Sidrón (Rosas *et al* 2006; Estalrrich *et al* 2011).
[240] Deciduous teeth present SG as deep and marked as those present on the permanent dentition.

higher percentage of subvertical grooves on the mesial surface (*Table 86*). A close look at percentages of prevalence on each tooth type indicates that M1 is more affected than any other tooth type and anterior dentition is less affected than posterior teeth (*Table 84*).

	TEETH	OBSERVATION	% OBSERV	SG	% SG
I1	141	35	24.82	4	11.43
i1	20	4	20	0	0
I2	154	52	33.77	3	5.77
i2	16	2	12.5	0	0
C	189	60	31.75	4	6.67
c	20	6	30	0	0
P3	217	66	30.41	9	13.64
P4	212	66	31.13	15	22.73
M1	286	92	32.16	24	26.08
m1	50	20	40	0	0
M2	274	88	32.12	10	11.36
m2	71	27	38.03	2	7.41
M3	218	47	21.56	8	17.02

Table 84. *Prevalence of SG on each tooth type. Note that some teeth analyzed have not been properly described and they lack specific tooth type. They have not been taken into account on these percentages.*

If masticatory forces were somehow responsible from SG presence, the higher incidence on M1s would be the expected as it loads the higher stress (Kupzick & Hublin 2010). The absence of differences between maxilla and mandible (*Table 85*) might reinforce the fact that SG are due mainly to loading biomechanical forces as a result of tooth migration reduction. Tooth migration normally occurs towards the mesial area and mesial surfaces are, actually, the most affected (*Table 86*; note that mesiodistal SG are not included but they would increase both sides equally).

	TEETH	OBSERVATION	% OBSERV	SG	% SG
MANDIBLE	1015	294	28,96	39	13,26
MAXILLA	1033	345	33,40	43	12,46

Table 85. *Prevalence of SG on each maxilla. Note that some teeth analyzed have not been properly described and they lack this information. They have not been taken into account on these percentages.*

	OBSERVED	SG	% SG
MESIAL	487	40	8,21
DISTAL	334	27	8,08

Table 86. *Prevalence of SG on each intertooth side. Mesiodistal observation account on each side observation and mesiodistal presence is not account as they would affect both sides equally.*

The number of grooves within each SG facets is quite variable[241]. Table 87 summarizes results. Within Middle Pleistocene, lowest number of furrows occurs on mesial surfaces, but there is no clear pattern relating number of grooves and tooth type or maxilla except on the bilateral presence, that appears only on Sima de los Huesos RM[1]. Neandertals show SG on the different areas in all tooth types (including incisors and canines) and maxillas. Number of grooves is quite variable but lowest range occurs on distal intertooth facets (3 to 5) and higher grooves number occurs on mesials[242].

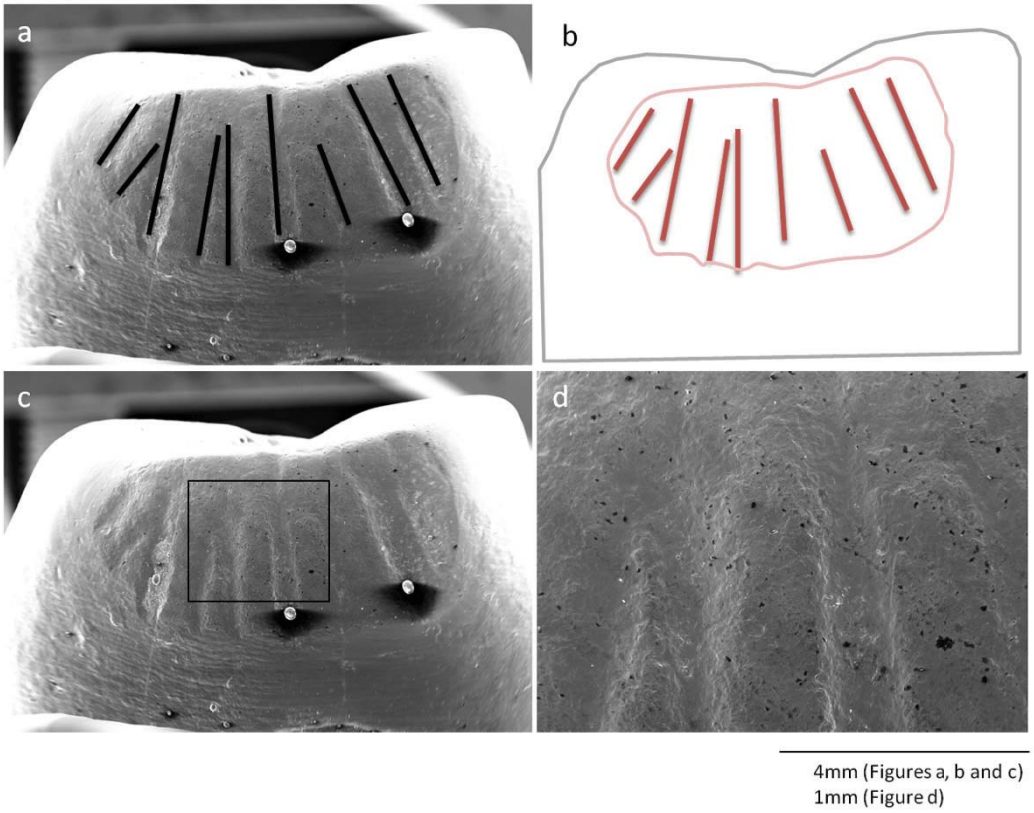


***Figure 201**. Figueira Brava mesial Intertooth contact area showing higher density of SG (N=9); a) image showing SG number; b) scheme of SG number and location; c) general image with area of interest in the square and d) 40X of the area of interest showing SG.*

Finally, AMH present only SG on mandibular teeth as already noticed. Distal SG occur only on one tooth (LM_2 from Barma Grande 2) and mesial SG occur only on lower molars (including a decidual tooth): BG3 and MG3

[241] Number of grooves is only considered in European Middle and Upper Pleistocene sites. Near east have either no SG (Neandertals) or only one individual with possible SG (Qafzeh); Dolina presents only three facets with SG and the number is quite low, ranging from 1 to 3; North Africa is only represented by two sites. Grooves number in this area ranges from 3 to 5 involving only molars both mandibular and maxillary.

[242] FB facet shows the highest number of grooves being SG bilateral presenting 7 grooves on the distal facet and 9 on the mesial area (*Figure 201*).

present 2 furrows while Isturitz IV (a RM_3) presents 7 grooves. Finally, bilateral grooves occur on Isturitz site (individuals III and IV) showing 3 mesial and 4 distal grooves.

	DISTAL		MESIAL		MESIODISTAL	
	Presence	Number	Presence	Number	Presence	Number
MIDDLE PLEISTOCENE	All tooth types Both maxillas	1/6	All tooth types. Both maxillas	3/6	RM1 (SH)	2/4
MIDDLE PALEOLITHIC	All tooth types Both maxillas	3/5	All tooth types Both maxillas	2/9	All tooth types. Both maxillas	5/9
UPPER PALEOLITHIC	Only BG2 (LM2)	6	Only mand teeth	2/7	Only Isturitz III and IV	3/4

***Table 87**. Summary Table of grooves number on each Intertooth facet and tendencies of the SG prevalence. Number represents the minimum and maximum observation density. See text for details.*

16.6. SG influence in the Paleolithic dietary reconstruction

A comparison between SG presence and microwear variables has been performed in order to look for differences or tendencies between those individuals and the rest of the sample checking if they were suffering from especially abrasive diets characteristic to high loading masticatory forces.

Not all the teeth presenting SG were effectively analyzed on microwear due to the lack of 1) available high resolution casts and 2) preservation (*see chapters 6.5.1 and 6.5.2*). The exclusion of some individuals involves the loose of the population: 1) No Africa Middle Pleistocene has been analyzed (only Kabwe was available for microwear analyses) and 2) Near east populations are not analyzed as the only individual with SG is from Qafzeh and no teeth from the site is available.

Within Late Pleistocene from North African populations, PB008 RM_2 presented well-preserved surfaces. It has been compared to the rest of the Paleolithic remains from the site as well as Border Cave, Cave of Hearths and Kabwe. Its position compared to the rest of the El'Aliya sample is well within the range of variation for density and length of the scratches although presenting the longest scratches and lowest density (*Figure 202*). Compared to the rest of the African material, the same pattern is maintained. On the indexes, PB008 is far from being in the vegetarian range of variation. Its position in the plot fits with the arid environments inhabitants (*see chapter 7.2*).

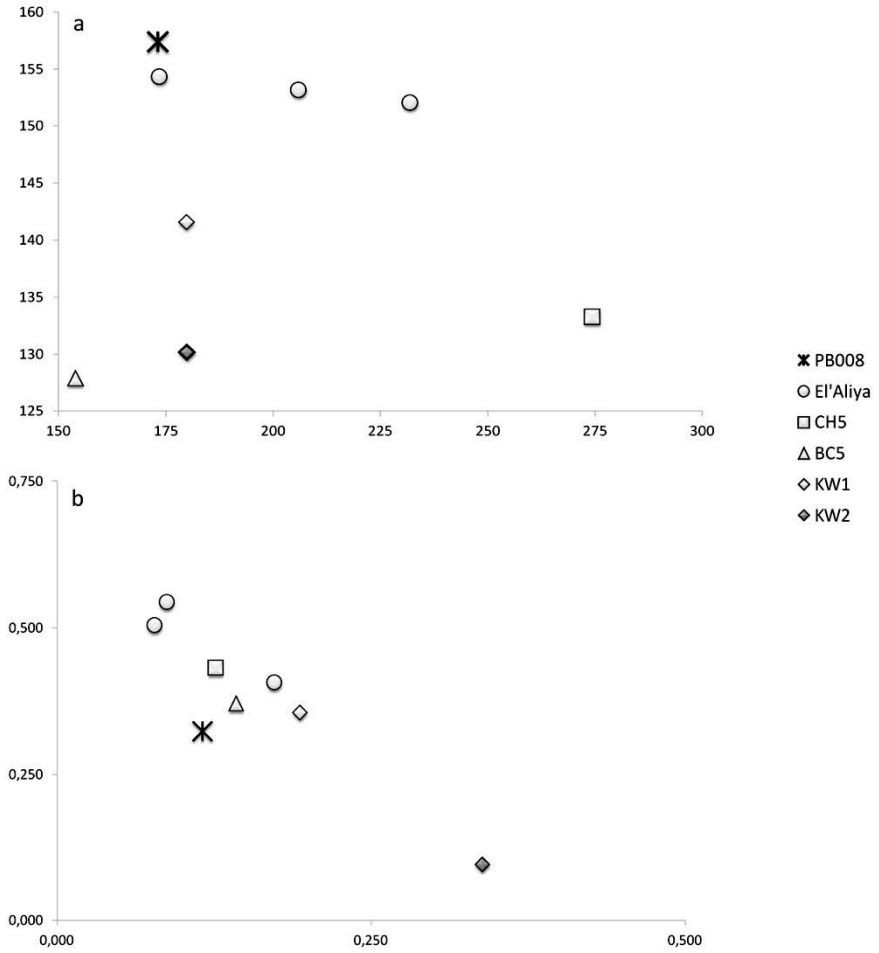


Figure 202. *PB008 RM_2 position compared to the rest of the African material on a) density (axis x) and length (axis y) of the scratches and b) the index NH/NT (axis x) and the index NV/NT (axis y).*

Within Europe, sample was divided into the three chronologies already explained: Middle Pleistocene, Middle Paleolithic and Upper Paleolithic. Middle Pleistocene analysis indicates no abnormal pattern on the teeth or individuals presenting SG. Analysis of MW includes all the individuals that present SG except for Boxgrove from which only anterior teeth have been found and Sima de los Huesos (*Figure 203*). The final sample including both SG presence and MW preserved is confined to: PN1 LM^2, PN11 LM_1; MM LM_1 and Arago A13 RP_3, A54 RM^1 A6RM_2 and A40 RM_1. The position of these teeth in comparison to the rest of the available teeth of the sites involved shows that there is no clear pattern separating teeth presenting SG from those without grooves. Within Arago SG teeth are within the range of variation of the sample; however, A40 and A13 present a lower bivariate index (NT/XT), showing larger scratches than expected to their density. When analyzing the index NH/NT and NV/NT, A54 shows the highest value of NH/NT (0.303); but this is not shared on the rest of the teeth with SG and its value is close to teeth from individuals

1 and 3 without SG. Moreover, in the individuals in which more than one tooth is available (Ind. 3 and Ind. 5), the position of the tooth with SG is close to the rest of the teeth of the individual. In Montmaurin, the SG teeth are within the range of variation of the site and specially close the rest of the teeth of MM1 both on NT/XT and NH/NT-NV/NT values. Finally, Pontnewydd (PN1 and PN11) do appear different to the rest of the sample showing shorter scratches than the other individuals from the site (Pontnewydd mean XT=172.96; PN1 XT=136.91 and PN11 XT=142.25). In the indexes, those two individuals present the highest NV/NT value (only over passed by PN4, which should be considered cautiously as it is an infant individual.

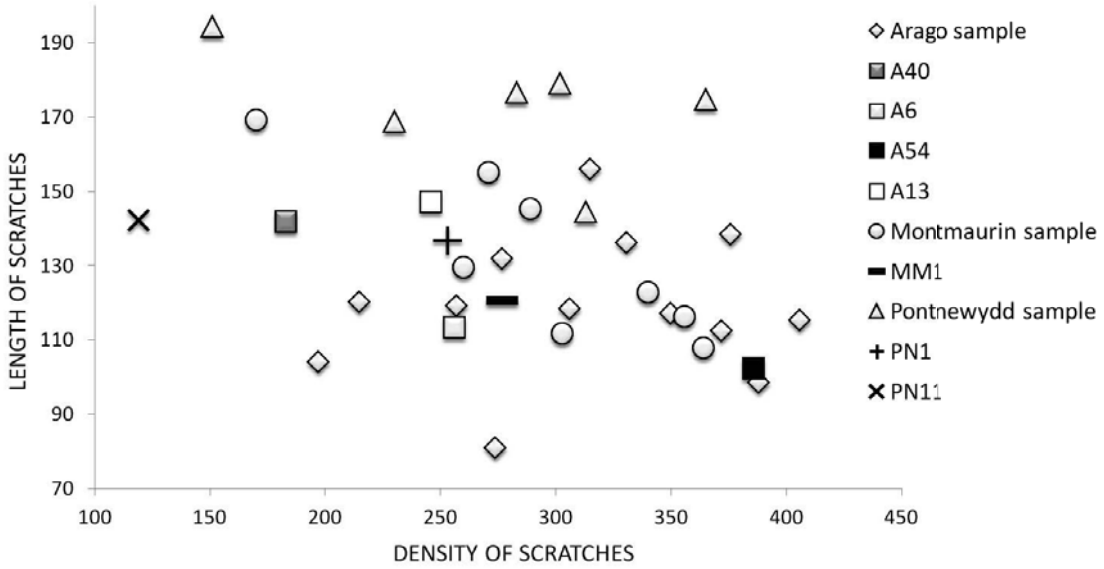


Figure 203. *Middle Pleistocene density of scratches (axis x) and length of the scratches (axis y), representing teeth from Arago, Montmaurin and Pontnewydd highlighting the position of the individuals from those sites showing SG.*

When considering the complete sample and median values as representation of the individual (*see chapter 8.2*), the position of the individuals with and without grooves is not related to the abnormality presence.

Middle Paleolithic including both SG and MW analyses is scarce (22.22%). The cause of exclusion is mainly the lack of high quality casts (66.66% of the casts belong to WUST). Within the UB collection causes of exclusion includes the anterior dentition (ex. Vi-86f) and lack of well-preserved surfaces (ex. Saccopastore 1). So, final sample is confined to: Figueira Brava, Kulna, Le Moustier, Ochoz, Saint Césaire and Sidrón. From those the tooth of interest presents well preserved surfaces in all cases

except Saint Césaire[243] and Sidrón SDR-007f. Bivariate plot (*Figure 204*) shows a heterogeneous distribution of SG teeth. Within Sidrón two individuals appear far from the sample: SDR-0015, presenting the highest density of scratches and SDR-0012 showing the shortest scratches. SDR-005a is well within the range of variation of the rest of the teeth, and almost overlapping SDR-006f (which corresponds to the same individual as SDR-005a: Mandible 1). Although the distribution of the two isolated remains is abnormal within the site, it does not seem to be the presence of SG which makes the teeth different[244]. Ochoz and le Moustier SG teeth are completely within the range of variation of the rest of the individual's teeth. At Kulna, three teeth are considered (RP^3-RM^1) and the most distinct tooth is the RP^4 while RM^1 is almost overlapped with RP^3. Finally, only one tooth is available at Figueira Brava and therefore no intra-individual or intra-site comparison can be performed although, compared to the considered sample, it presents among the longest scratches (*Figure 204*).

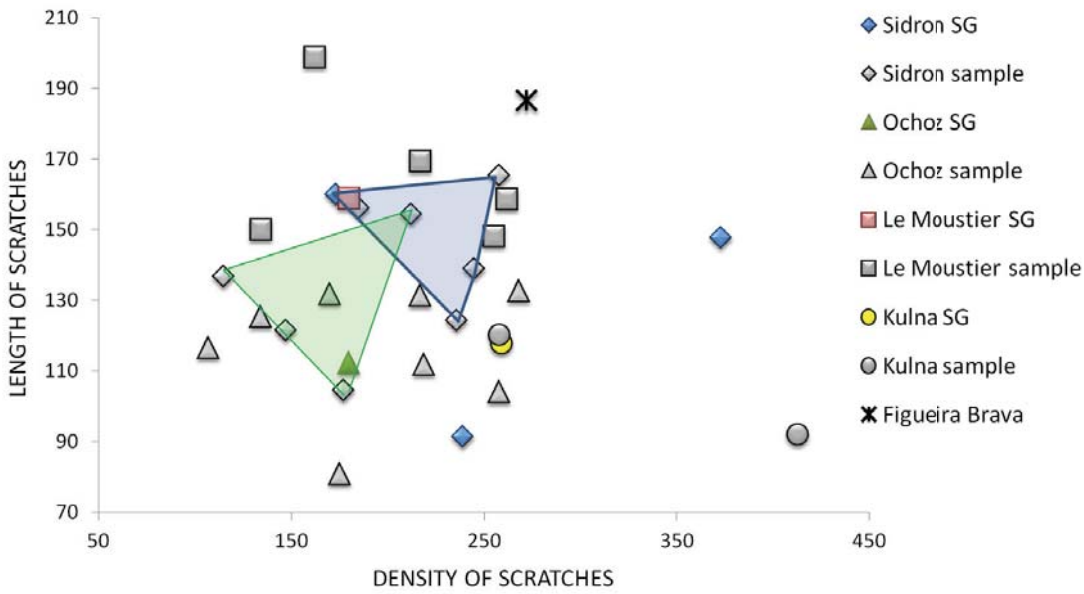


Figure 204. *Middle Paleolithic (points represent teeth not individuals) variability of density (axis x) and length (axis y) of the scratches highlighting the teeth with SG. Marked in colors the Mand. 1 (blue) and Mand. 2 (green) from Sidrón, the only analyzed site in which more than one individual is considered.*

If indexes are considered, configuration is similar. At Sidrón, again SDR0012 and SDR0015 present a different position in the plot with higher values of NV/NT but this is not consistent with SDR005a position, in the

[243] Microwear includes teeth from the hemimandible and SC1 RP^4-RM^1 but none of the affected teeth.
[244] All the individuals would have presented SG (Mandible 2 includes SDR-007f) so, the heterogeneity of the site cannot be explained based on SG presence or absence.

middle of the rest of sample. Similarly, at Kulna, the most different tooth is the RP^4, but not the RM^1. Ochoz RM_2 and Le Moustier RM_1 are also within the range of variation of their own individual[245]. Finally, Figueira Brava cannot be compared to other teeth from the same individual/site but its position within this comparison sample shows the highest percentage of horizontal scratches (NH/NT=0.37) and among the lowest NV/NT (0.22) which places FB among the most vegetarian individuals. This could be related to the highest masticatory forces responsible of SG formation/presence but it is only one case in which this is happening and it should be remembered that all the analyzed individuals present SG. If this sample is compared to the rest of the individuals, no clear pattern appears within the bivariate NT/XT or the indexes.

On the Upper Paleolithic, only two individuals present both SG and MW preserved: Isturitz III and Barma Grande 2 (*Figure 205*).

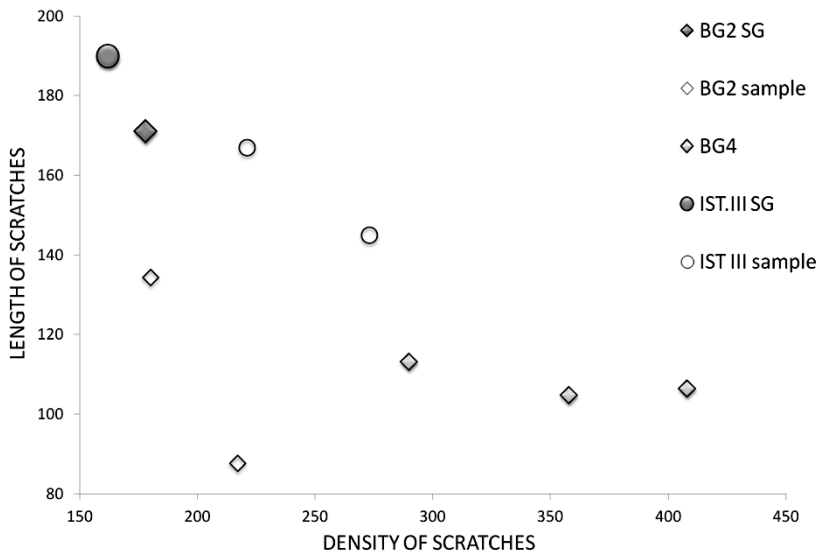


***Figure 205**. Upper Paleolithic (points represent teeth not individuals) variability of density (axis x) and length (axis y) of the scratches. SG teeth are highlighted.*

When teeth affected by SG are compared to the rest of the teeth from the individual and the site, results show a tendency to present lower densities and larger scratches teeth with SG from both sites. When analyzing the indexes, both teeth with SG present higher horizontal scratches percentage (NH/NT) although the most vegetarian pattern appears on Ist. III, who also presents a low NV/NT value. The inclusion of BG4 in the comparison highlights the tendency to present lower densities

[245] Although at Ochoz, the tooth of interest presents a high value on both indexes and at Le Moustier, the tooth presents the lowest NV/NT value.

individuals with SG, although this pattern is not clearly defined when analyzing the complete UP sample.

Microwear analysis on the individuals and teeth presenting SG doesn't show any evidence of a highly abrasive diet that could be the main cause of the SG formation or evidence of a high NH/NT index. Only in the AMH sample (confined to 2 individuals) and in FB there seems to be a relation between SG presence and 1) length of scratches and 2) high NH/NT values[246]. However, these results should be considered cautiously as sample is very small. Moreover, from the teeth analyzed not all of them were effectively observed and might happen that some also present SG. A deep analysis including only those teeth observed on each SG position (mesial, distal and both) could provide more information about the abrassivity of the diet of the individuals presenting this abnormality.

[246] This is only happening in some cases and the correlation between MW values and SG presence is not significant.

ANEXO 4

17. BUCCAL MICROWEAR VARIABILITY IN CENTRAL EUROPE

17.1. Introduction

The knowledge of the subsistence strategies is crucial for the understanding of both biological and cultural adaptations on human populations, especially when trying to compare dietary habits of Upper Pleistocene Neanderthal and Anatomically Modern Humans (Mellars 1989; Stiner & Kuhn 1992; Pike-Tay *et al* 1999; Enloe 2001; Richards *et al* 2001; Bar-Yosef 2004; Banks *et al* 2008a; Richards & Trinkaus 2009a). Neanderthal buccal microwear pattern was first analyzed by Lalueza *et al* (1996), who showed that some Neandertal specimens resembled carnivorous modern hunter-gatherers while others had microwear patterns similar to mixed-diet populations. Pérez-Pérez *et al* (2003) suggested that the buccal microwear patterns of Neandertals could be correlated with OIS periods. Stable isotope analysis from bone collagen has provided dietary information from 14 Neandertal adult individuals, spanning from ~80-130 *Ka* (Scladina 4A-2) to 32.4±0.8 *Ka* (Vindija 207), and 19 AMH from both the Middle and Upper Paleolithic. Isotopic content in bone collagen can be used to predict the source of ingested proteins (for methodological problems see: Richards & Trinkaus 2009; Richards 2009; Bocherens 2009a,b,c), differentiating between terrestrial and marine (^{15}N) and between plant food types (^{13}C) (Richards *et al* 2000; Bocherens *et al* 2005). However, these analyses have not considered the intra-group variability of these markers in relation to climatic fluctuations (Pérez-Pérez *et al* 2003; Pinilla *et al* 2008; Hardy 2010).

Climatic shifts have been largely studied in the last decade (Martrat *et al* 2004; Jiménez-Espejo *et al* 2007; Clark *et al* 2009; Wolf *et al* 2009; Hetherington & Reid 2010) showing important variations in intensity and duration in different areas. Würm glaciations started around 75 *Ka* and finished around 10 *Ka* ago with the onset of the Holocene. This period includes three Oxygen Isotope Stages (OIS): two cold phases (OIS 4 and OIS 2) and one mild phase (OIS 3). However, the homogeneity of these divisions has been questioned due to the marked and continuous oscillations known as Heindrich events (Heinrich 1988; Allen *et al* 1999; Van Andel 2003: 14; d'Errico & Sánchez-Goñi 2003).

Würm period (Middle and Upper Paleolithic) presents a series of changes in human biological and behavioural evolution; being a key epoch in

transitional debates. AMH dispersed and entered in Europe and Neanderthals, the population who had inhabited Europe until then, were eventually replaced by those new groups. The strategic position of the Danube basin in central Europe was determinant of human migrations across the continent in the Upper Pleistocene. Climatic oscillations in the area, located in the periglacial belt, have been clearly distinguished (Svoboda *et al* 1996: 16). Extensive paleoclimatic, zooarchaeological, cultural and anthropological record have been recovered and described (Svoboda *et al* 1996; Churchill & Smith 2000; Roebroeks *et al* 2000; Trinkaus & Svoboda 2006; Teschler-Nicola 2006; etc.), which allow environmental contextualization of fossil specimens. Despite some remains come from old excavations, most of them are stratigraphically well defined and have been assigned not only to an OIS but to specific oscillations (Van Andel & Davies 2003; Finlayson & Carrión 2007; Tzedakis *et al* 2007). The first half of the OIS 3 is thought to have been relatively temperate, although with ice sheets advances and retreats until 37-34 *Ka,* when conditions began to deteriorate, decreasing temperatures and rainfall (van Andel & Davies 2003). Pollen analyses from Pavlovian levels showed fairly continuous landscapes dominated by both coniferous forests and deciduous trees. Arboreal pollens content exceeds 50% in most sites (Mason *et al* 1994; Trinkaus & Svoboda 2006: 6). However, Kovanda (1991) suggested colder conditions, with a landscape dominated by cold subarctic tundra based on malacology analyses. Analyses of remains of large mammals also point to open and arid conditions with forest galleries along the valleys (Musil 2002 *cit. in*: Trinkaus & Svoboda 2006: 6).

The aim of this paper is to look for variations in the dietary patterns of Neandertal and AMH groups that could be related to climatic oscillations and environmental changes in central Europe, a closed area with enough fossil remains to study transitions in dietary patterns. The main objective was to trace for differences and similarities in dietary-related responses to environmental and climatic fluctuations in both human groups. Answering these questions could bring light about behaviour and adaptation of Pleistocene human groups.

17.2. Material and methods

17.2.1. Material

The dental sample analyzed included 159 teeth belonging 32 fossil specimens from 8 archaeological sites (Subalyuk, Ochoz, Kulna, Vindija, Mladeč, Předmostí, Dolni Vestonice, Pavlov) in central Europe (Check Republic,

Hungary, Croatia), spanning from OIS 4 to OIS 3 and including both Neanderthals and AMH individuals (*see chapters 5.3.1, 5.3.4.e, 5.4.1 and 5.4.2*) The Neanderthal's teeth included in the analysis come from Ochoz (OIS 4/5. Moravia), Subalyuk (OIS 4/5, Hungary), Kulna (OIS 3, Moravia) and Vindija (OIS 3, Croatia) The AMH sample included fossil specimens from Dolni Vestonice (Moravia), Pavlov (Moravia), Předmostí (Moravia), Vindija (Croatia) and Mladeč (Bohemian Massif), all spanning from ~31 to 25 *Ka* (OIS 3) (*Table 88*).

Site	N	OIS	Population	Dating
Subalyuk	1	4/5	Neandertal	Early Würm
Ochoz	1	4/5	Neandertal	Early Würm/ Amersfoort Interstadial
Kulna	1	3	Neandertal	50 ±5 Ka
Mladeč	5	3	Modern Humans	31190+400-390 Ka (ML1); 31320+410-390 (ML2); 30680+380-360 (ML8); 31500+420-400 (ML9); 30-31 Ka (ML10)
Předmostí	2	3	Modern Humans	27-29 Ka
Dolni Vestonice	8	3	Modern Humans	25,950±630/580 Ka (DVIII); 26,640 ±110 (DV13-DV15); 25,570 ±280 (DV16); 27-29 Ka (DV31, DV32; DV37)
Pavlov	5	3	Modern Humans	26.170±450 Ka (PV1 to PV3); 25-26 Ka (PV20, PV28)
Vindija	9	3	Both Populations	42.4±3 Ka (layer G3); 49-59 Ka (VI-299); <27 Ka (levels D and D/E)

***Table 88**. Samples included in this analysis (For details on each site/individual see tables A1 3.1 to 3.4).*

17.2.2. Methods

Buccal microwear patterns have been successfully used to infer dietary habits in both extinct and extant hominids and primates (Puech 1981; Pérez-Pérez *et al* 1994; Lalueza *et al* 1996*;* Pérez-Pérez *et al* 2003*;* Galbany & Pérez-Pérez 2004*;* Galbany *et al* 2009*;* Martínez *et al* 2004*;* Estebaranz *et al* 2009). The buccal microwear procedures have been detailed described by Pérez-Pérez (1994) and Galbany & Pérez-Pérez *et al* (2004). Dental moulds were obtained at the Moravian Museum from the original teeth using *President Jet* regular body *Coltene* silicones. Positive casts were made with *Epo-Tek* 301 resin. All teeth were centrifuged during 2 minutes at ~2000 *rpm* to eliminate air bubbles and then mounted in an aluminium stub with thermofusible gum and colloidal argent (*Electrodag* 1415M, Acheson) to prevent electrostatic charges. The casts were sputter-covered with a 15-30 *nm* golden layer in a BALZERS SCD 004

Sputter Coater. Buccal enamel surfaces were observed with a Hitachi S3000N SEM (SSTT-IUA) with secondary electrons (SE) at 10-15 *KV* obtaining images at 100× magnification (1.280×960 pixels) at the middle third of the vestibular enamel surfaces. Images were the treated with Photoshop (*Adobe*) cutting a standardized square area of 0.56 mm^2 (750 *µm* each side). A high-pass 50 pixels filter and automatic grey scale levels adjustments were made to maximize image resolution.

Micro scratches were counted on the digital images, with a semiautomatic procedure with *Sigma Scan* V (*SPSS*). considering all linear microwear features caused by *ante mortem* abrasion that were longer than 15 *µm* and at least four times longer than wide without considering the curvature. *Sigma Scan* automatically registered the length and the slope of each observed scratch by defining its start and end points. The buccal microwear pattern was defined by a set of 15 variables derived from those measurements (Pérez-Pérez *et al* 1994). Scratch slopes were transformed into four 45-degress orientation categories depending on the analysed tooth: Horizontal (0-22º and 158-180º, H), vertical (67-112º, V), mesio-occlusal to disto-cervical (112-157º, MD) and disto-occlusal to mesio-cervical (22-67º, DM). For each orientation, as well as for all the observed striations, the number of scratches (N), their average length (X) and the standard deviation of the length (S) were measured.

17.3. Results and Discussion

All microwear variables followed Normal distributions (K-S P≥0.005). One-way ANOVA tests comparing tooth-types showed significant differences for SH (P=0.028) and NV (P=0.028), but the *post-hoc* paired comparisons did not show microwear differences between teeth, neither Bonferroni, Tukey's or Scheffé–Box tests, however, median values of all teeth available on each individual was preferred to the selection of one teeth as representative of the individual (*see chapter 6.5.5*).

17.3.1. Preservation

From the 159 postcanine teeth analyzed corresponding to 32 individuals only 91 teeth (57.23%). corresponding to 28 individuals, showed well-preserved buccal enamel surfaces (*Table 89, Figure 206*). Ochoz, Subalyuk, Kulna and Vindija (both Neandertal and Modern Human) showed 100% preservation; followed by Mladeč (90.91%) and Předmostí (90%). Dolni Vestonice and Pavlov, on the other hand, had less than 50% of well-preserved teeth: 41% Dolni Vestonice (DVI 27.27%; DVII 47.27%) and 25% Pavlov. This

preservation pattern could not be attributed to the type of site or chronological differences (*See chapter 9.1 and 10.1*).

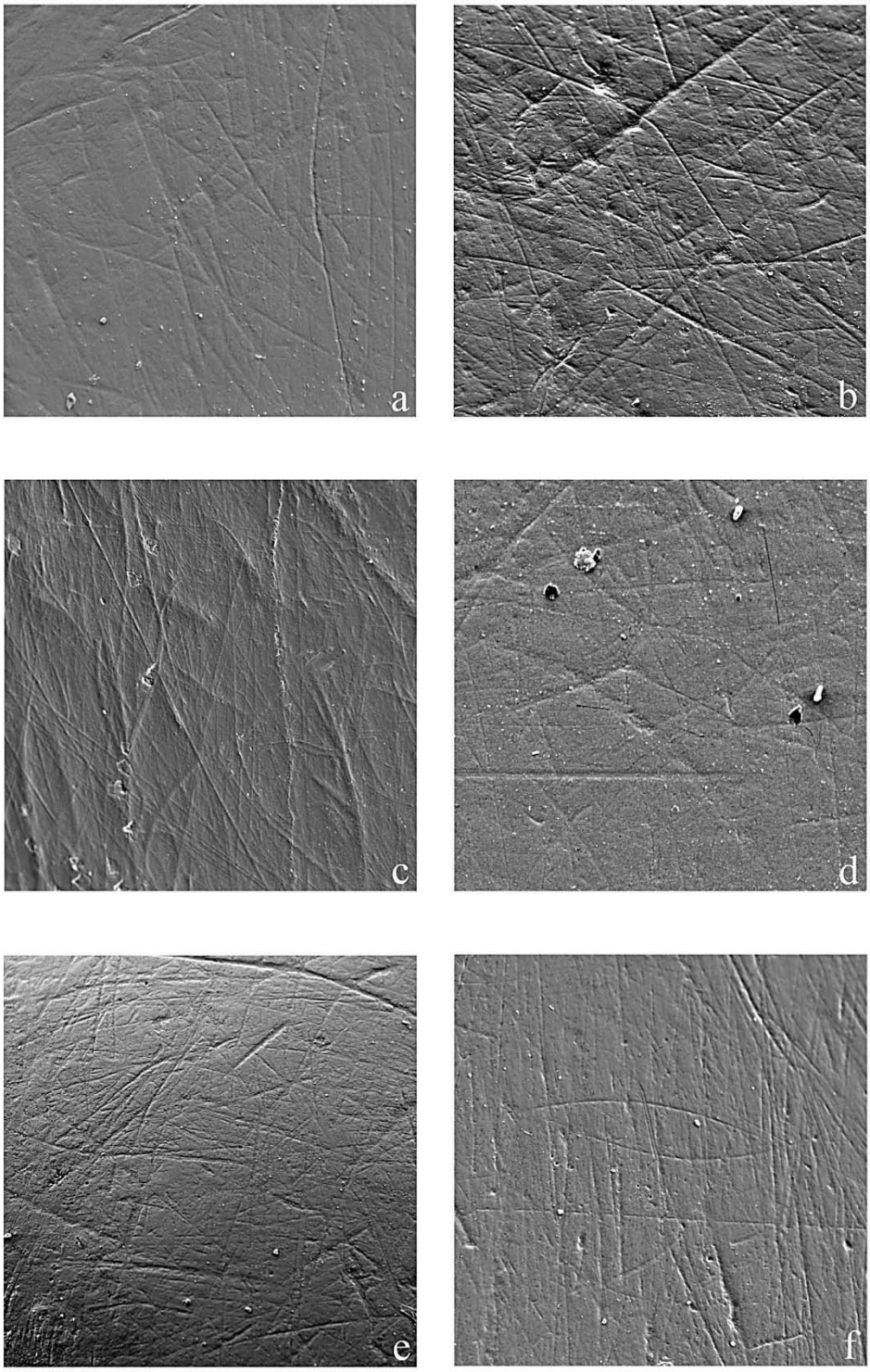


***Figure 206**. Well-preserved buccal enamel surfaces at 100×. a) Ochoz 1 LP_4; b) Vindija VI-206 RM_1; c) Mladeč 1 LM^1; d) Předmostí XXVI RM_1; e) DV13 RM_3 and f) Vindija VI-232 RM_1.*

POPULATION	SITE	NP	P	%
Neandertals	Subalyuk	3	3	100. 00
	Ochoz	9	9	100. 00
	Kulna	3	3	100. 00
	Vindija	10	10	100. 00
Modern Humans	Mladeč	10	9	90. 91
	Předmostí	10	9	90. 00
	Dolni Vestonice (All)	77	32	41. 56
	DVI	22	6	27. 27
	DVII	55	26	47. 27
	Pavlov	28	7	25. 00
	Vindija	9	9	100. 00

***Table 89**. Preservation of samples; NP: number of postcanine teeth analyzed; P: samples showing well-preserved buccal enamel surfaces; %: percent of tooth preservation.*

17.3.2. Age-related variability

Within the available sample, there is one infant individual (VI-232; VI-21.20), aged 6-10 years old, according to dental eruption schedule. Although it has been argued that excluding infant individuals from microwear analyses is unnecessary (El-Zaatari & Hublin 2009; Gamza 2010), age-related buccal microwear results point to an important difference in infant *vs* adult patterns (Pérez-Pérez *et al* 1994; Pinilla *et al* 2011). In this analysis, the infant specimen from Vindija did not diverged from the range of variation of the complete sample, despite it showed less and longer scratches than adult specimens' mean and significant differences were found on mesiodistal density (P=0.045). When all the individuals for which ages are described are considered, there are no significant differences on the microwear variables despite a tendency to a decrease in scratch density towards older ages was seen; a trend that disappeared when the samples was divided into populations (Neandertals and AMH).

17.3.3. Inter- and Intra-population Variability

One-way ANOVA tests for the whole sample indicated that Neandertals and AMH differed in microwear density variables (NV P=0.030; NMD P=0.032); having Neanderthals lower densities than modern humans. According to Lalueza *et al* (1996) and Pérez-Pérez *et al* (2003) high scratch densities could be related to an increased consumption of abrasive plant foods. This results is, therefore consistent with isotopes results (Richards & Trinkaus 2000; Richards *et al* 2001; Bocherens *et al* 2005; Bocherens 2009a: 241-250; Richards 2009: 151-257; Richards & Trinkaus 2009), indicating that Neandertals would have

had dietary habits more dependent on soft foods, such as meat, than modern humans that might have had more variable diets. If only specimens from OIS 3 are analysed, (discarding Subalyuk and Ochoz), significant differences between the two groups were observed again, although only for NMD (P=0.005). If only the chronologically closer sites are considered (Vindija Neanderthals ~42 *Ka versus* Mladeč modern humans ~30 *Ka*), differences were found again on a density variable (NV, P=0.010) showing AMH a more abrasive pattern in all the cases[247] (*Table 90*). A LDA considering both populations shows no significance (Wilks Lambda P= 0.067) although correct classification of the individuals is 100% (after jacknife 66.67%).

POPULATION	Statistic	NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD
Neandertal	Mean	59.92	120.32	85.13	68.80	122.12	86.57	79.72
N=25	*Median*	*44.00*	*128.63*	*87.94*	*57.00*	*117.60*	*79.92*	*70.00*
	std	43.41	18.94	23.45	41.56	29.69	34.14	46.82
AMH	Mean	49.06	128.62	92.08	116.55	138.25	109.76	63.30
N=66	*Median*	*42.50*	*125.86*	*90.29*	*113.00*	*128.74*	*107.17*	*55.00*
	std	29.69	31.91	35.59	55.31	31.93	28.94	34.17

POPULATION	Statistic	XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT	ST
Neandertal	mean	107.04	85.29	46.84	100.81	69.32	255.28	112.98	86.21
N=25	*median*	*107.55*	*83.42*	*43.00*	*98.47*	*70.27*	*258.00*	*116.39*	*86.90*
	std	15.96	24.34	28.93	17.39	26.16	108.29	15.06	18.18
AMH	mean	110.36	88.49	50.74	108.82	91.32	279.65	125.65	104.44
N=66	*median*	*107.22*	*82.37*	*48.00*	*105.52*	*84.64*	*263.50*	*122.45*	*102.59*
	std	25.17	30.87	27.46	22.64	38.45	99.25	22.26	21.80

***Table 90**. Descriptive statistics. Sample segmented by population (all teeth included).*

A bivariate plot of NT *vs.* XT showed that the two groups greatly overlap (*Figure 207*) and that most of the variation is found within each population (*Figure 208*). The correlation between NT and XT is not significant (r=-0.38; P=0.34), while on modern humans, the same correlation is significant (r=0.92; P=0.001) showing individuals with higher densities, shorter scratches. Principal Components Analysis, showed similar distribution than that obtained from the bivariate analysis (*Figure 209*). The first PC (40.3%) was mainly explained by NT (r=-0.67), XT (r=0.94), and SH (r=0.88). The second component (14.44%) was correlated with NH (r=0.69), XH (r=0.65), and SH (r=0.76).

[247] Moreover, in all these analyses, the same tendency appeared in all the density orientations (except for NMD) as well as in the total density of scratches, showing modern humans more and also longer scratches

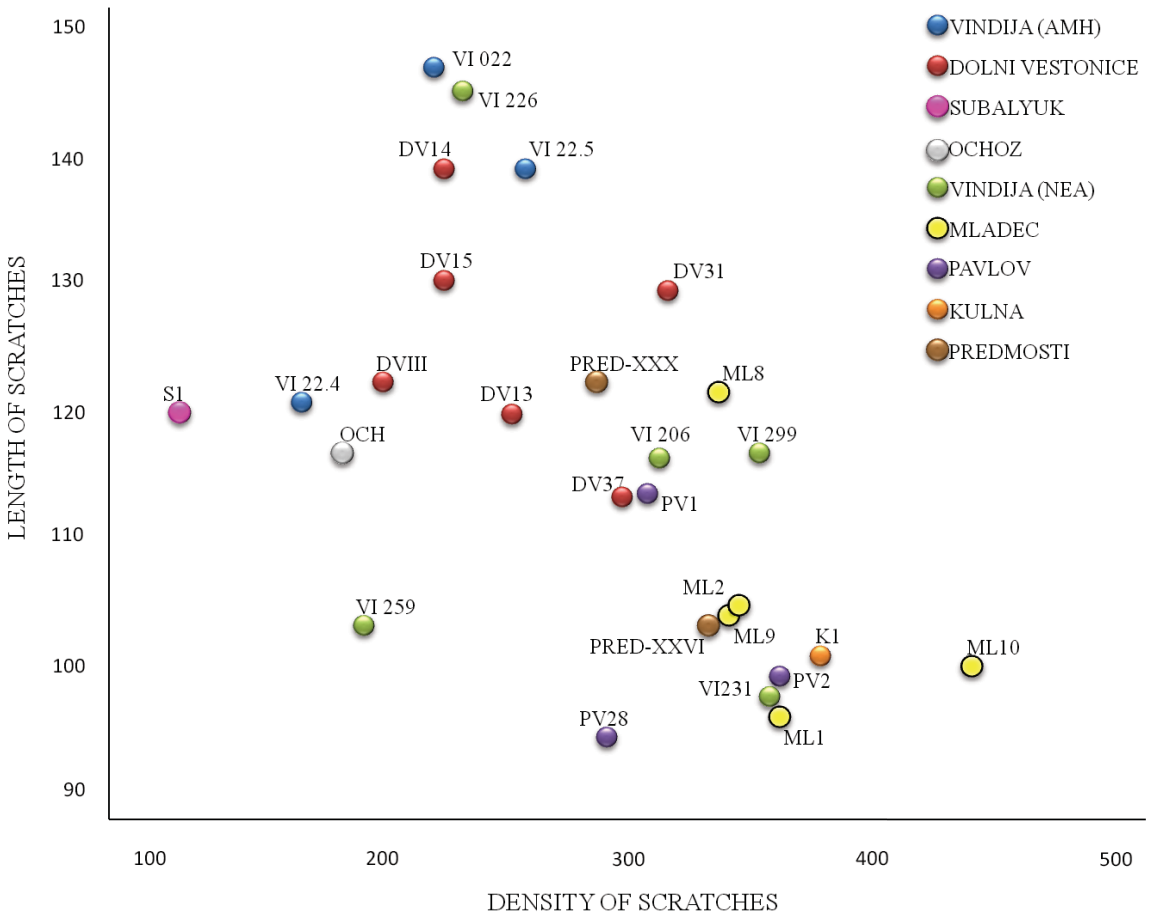


***Figure 207**. Bivariate plot of NT (X-axis) versus XT (Y-axis) for the whole sample.*

Neandertals showed clear differences between the cold OIS 4 specimens (Subalyuk and Ochoz) and the warmer OIS 3 ones (Vindija and Kulna) presenting the OIS 4 specimens less abrasive patterns (NMD P=0.047; NT P=0.038)[248] which is in agreement with the idea that Neanderthals who lived in richer and more diverse environments, exploited a wide range of resources, possibly including abrasive plant foods too (Rolland & Dibble 1990; Mellars 1996; Gamble 1999: 201-205; Hockett & Haws 2003; Lee-Thorp & Sponheimer 2006; El-Zaatari 2007; Richards 2009; El-Zaatari *et al* 2011; Fiorenza *et al* 2011a) (*Figure 208*).

Within AMH, a clear chronological shift is observed, showing more ancient modern humans (Mladeč), more abrasive diets than recent ones. The observed

[248] Kulna, from the warm Brørup interstadial and associated to Miccoquian technology, showed the highest striation density. Ochoz and Subalyuk, from a deteriorating climatic event at the beginning of the Würm, showed the lowest striation densities. Vindija individuals are widely dispersed, presenting VI229 and VI226 lower densities; however, the most different individual is VI226, who present few scratches but longer than any other neandertal

chronological shift is towards a steadily decrease of diet abrassivity[249] (*Figure 208*). When considering climatic stages (following either Van Andel *et al* 2003: 33 or Musil 2003: 170 divisions) some significant differences occur: Early Cold Period individuals (corresponding to Code D "cold event" in Musil approximation; N=9), present more scratches than Last Glacial Maximum inhabitants (N=10) who present longer scratches (NV P=0.033; NMD P=0.007; XMD P=0.031 and NT P=0.001). According to Musil & Valoch (1966) periods stadials present more horizontal scratches (NH P=0.031) with a higher dispersion of the length of the vertical scratches (SV P=0.032). Within interstadials (Podharem and Stillfried), there are also significant differences (NV P=0.006; NMD P=0.0028 and NT P=0.002). However, those trends are, at the end, pointing at the previously described chronological tendency towards a decrease in abrasiveness in AMH (*Figure 208*).

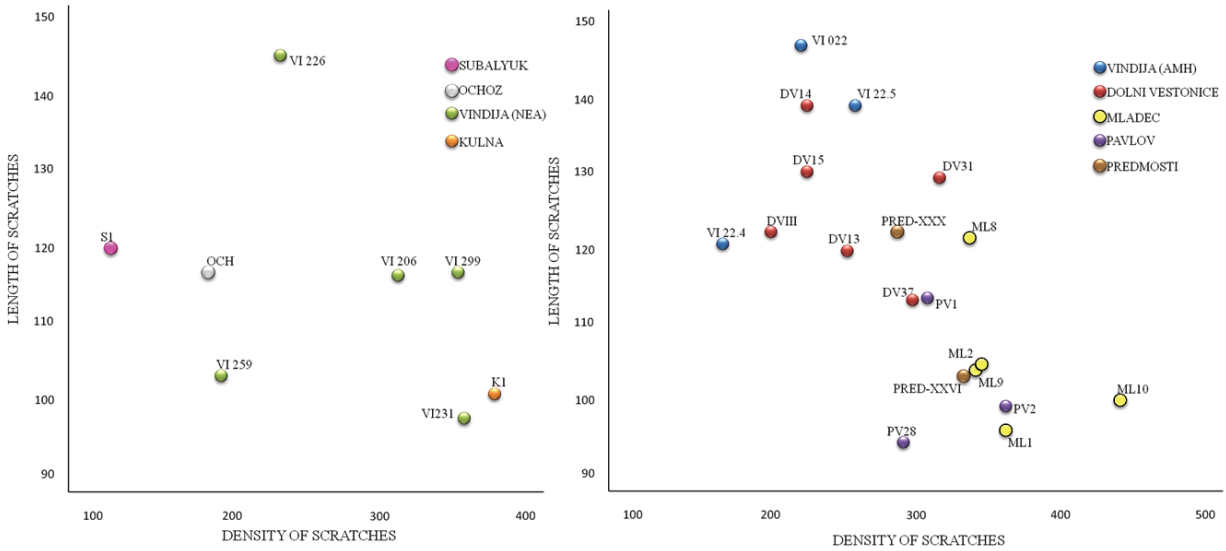


***Figure 208**. Bivariate plots of NT versus XT of the analysed sample by population; left: Neandertals; right: Anatomically Modern Humans.*

The patterns drawn by Neandertals and Modern Humans, in front of a climatic change are therefore, not equal. When climate ameliorates, Neandertals increase the density of scratches, probably related to an increase in the dietary breath, while AMH responded to the climatic deterioration by increasing the density of scratches.

[249] This trend is also visible within Dolni Vestonice sites, presenting higher densities individuals from lower layers (DVI; DV31 and DV37) than the individuals unearthed from upper/more recent levels (DV13, DV14, DV15 and DVIII).

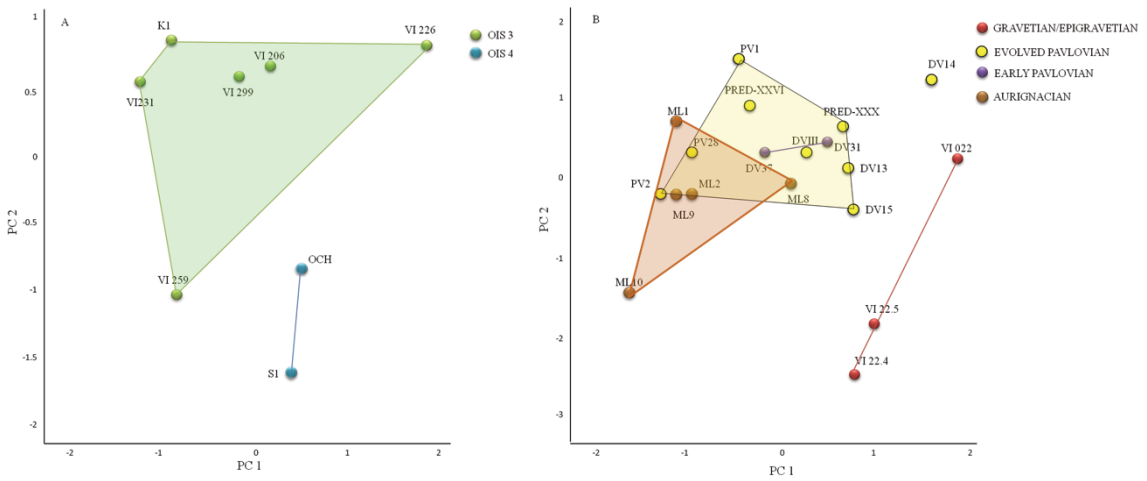


***Figure 209**. Principal Components Analysis of A)Neanderthals and B) Anatomically Modern Humans. Neandertals configuration is grouped by OIS periods/climatic events. AMH is grouped by technotipes.*

When considering the complete sample, main differences (LDA Wilks Lambda P=0.018; *Figure 210*) on climatic reconstructions are due to the modern humans from Vindija, which present a tendency to present less scratches but significantly longer (XT P=0.012; *Figures 207, 208b*).

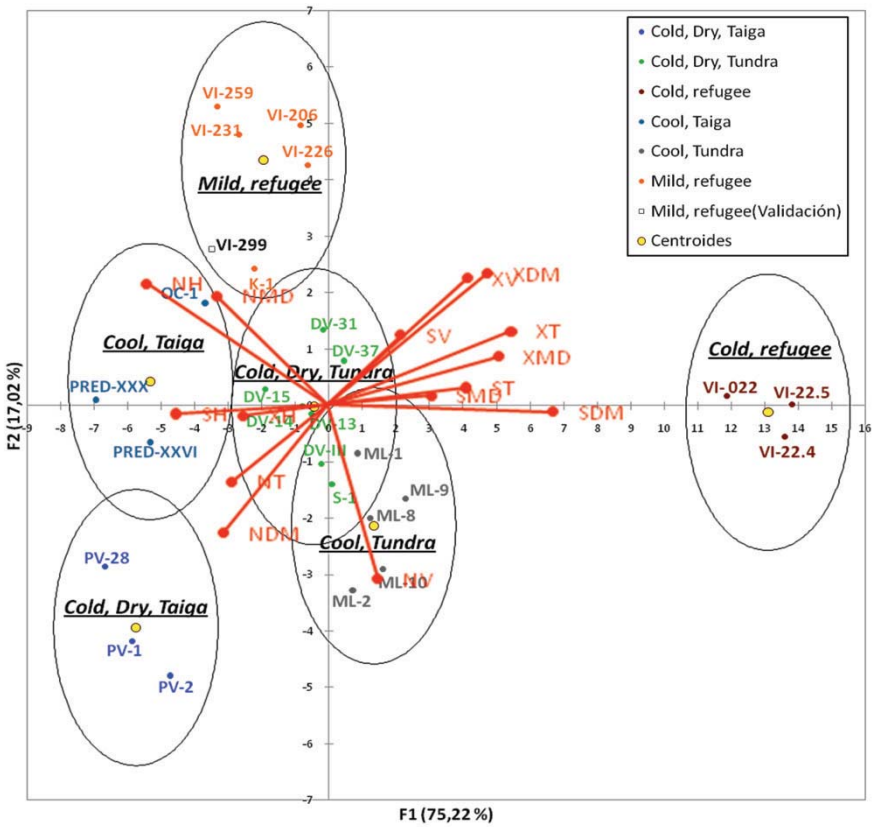


***Figure 210**. Canonical Analysis Functions 1 and 2 (more than 94% of the variability explained) with divisions by environmental reconstruction. In red weight of each variable in the configuration.*

According to climatic reconstructions at Vindija, although both might have represented refugees, environment in layers D and E is described as cold (Svoboda *et al* 1994; Kovanda 1991) while, on G3 level, it is considered warmer (Genty *et al* 2005; Musil 2003: 173). Within this site, both populations greatly differ on the microwear pattern presenting neandertals a more abrasive diet, well because of the diet itself, well because of a shift in proceeding techniques.

If the individuals are grouped according to their technology (*Figure 209b*), significant differences occur in 9 out of the 15 microwear variables (60%) including at least one variable significantly different at each technotype (*Table 91*).

	N	***NH***	***NV***	***XV***	***XMD***
F		***0.021***	***0.007***	***0.037***	***0.023***
MOU	8-Subalyuk, Ochoz Kulna Vindija	AUR P=0.002			
AUR	5 - Mladeč	-	EPI P=0.042 PAV P=0.008 MOU P=0.002	EPI P=0.034	EPI P=0.025
PAV	11-Dolni Vestonice, Pavlov, Předmostí	EPI P=0.022	AUR P=0.008	-	
EPI	3 - Vindija	PAV P=0.022	AUR P=0.042	AUR P=0.034)	AUR P=0.025

	N	***XDM***	***SDM***	***NT***	***XT***	***ST***
F		***0.038***	***0.042***	***0.002***	***0.020***	***0.021***
MOU	8-Subalyuk, Ochoz Kulna Vindija	EPI P=0.014				
AUR	5-Mladeč	EPI P=0.036	-	EPI P=0.002 PAV P=0.016	EPI P=0.018	EPI P=0.021
PAV	11-Dolni Vestonice, Pavlov, Předmostí	-	EPI P=0.042	AUR P=0.016	-	-
EPI	3-Vindija	AUR P=0.036	PAV P=0.042 MOU P=0.014	AUR P=0.002	AUR P=0.018	AUR P=0.021

***Table 91**. Technological significant differences in the variables in One-way ANOVA and Bonferroni Post-hoc. MOU: Mousterian; AUR: Aurignacian; PAV: Pavlovian; EPI: Eppigravettian.*

No significant differences are only found between Early and Evolved Pavlovian[250], although sample size in Early Pavlovian is quite small (N=2) and therefore, those individuals (DV31 and DV37) were lumped into the Pavlovian category in the statistical analyses.

When considering technology and climatic reconstructions, it should be taken into account that some technotypes are only represented by one climate/site and *vice versa*[251], making it difficult to assess whether differences are due to environmental factor or to technological changes (or both), as factors are associated (*Table 92*). Only pavlovian culture appears in different landscapes: Cold and Dry Tundra, which includes early and evolved pavlovian from Dolni Vestonice, Cold Dry Taiga, including Pavlov individuals and Cool Taiga, represented by Předmostí inhabitants[252].

Figure 211 represents the plot derived from the first two functions (93%) of the discriminant analysis (Wilks Lambda P=0.000). Within Pavlovian individuals, DV37 present values closer to the mousterian group (which makes the 95% confidence ellipse overlap with neandertals)[253]. The proximity to mousterians is, however, a characteristic shared by all the Dolni Vestonice individuals (both sites) while Předmostí and Pavlov individuals, clearly differ from mousterian on F2. Within this group, the climatic shift observed in the overall sample occurs again, showing colder inhabitants (tundra; Dolni Vestonice) less scratches than individuals from warm habitats (taiga; Předmostí and Pavlov) showing significant differences on NDM (F=11.62; P=0.008), NT (F=6.85; P=0.028) and XT (F=9.78 P=0.012).

A one-way ANOVA comparing sex groups showed no significant differences, neither for the entire sample nor in the Neanderthals group. However, significant sex-related differences within the AMH sample were found for XH (P=0.048), XMD (P=0.038), XT (P=0.034) and ST (P=0.024), showing females shorter scratches than males (*Table 93; Figure 212*).

[250] Only within Dolni Vestonice, differences appear between those two technotypes on density variables (NV F=2.881 P=0.048; NMD F=3.250 P=0.032 and NT F=6.106 P=0.003) showing early Pavlovian low densities of scratches.

[251] This is the case of Mladeč individuals (all representing aurignacian culture and Cool Tundra) and Vindija individuals (representing eppigravettian technology and refugee environment).

[252] However , in this case, other factors (ex. site) are also associated and making it difficult to find the final cause.

[253] Even in this case, the first probable group in the LDA analysis is the pavlovians (43%).

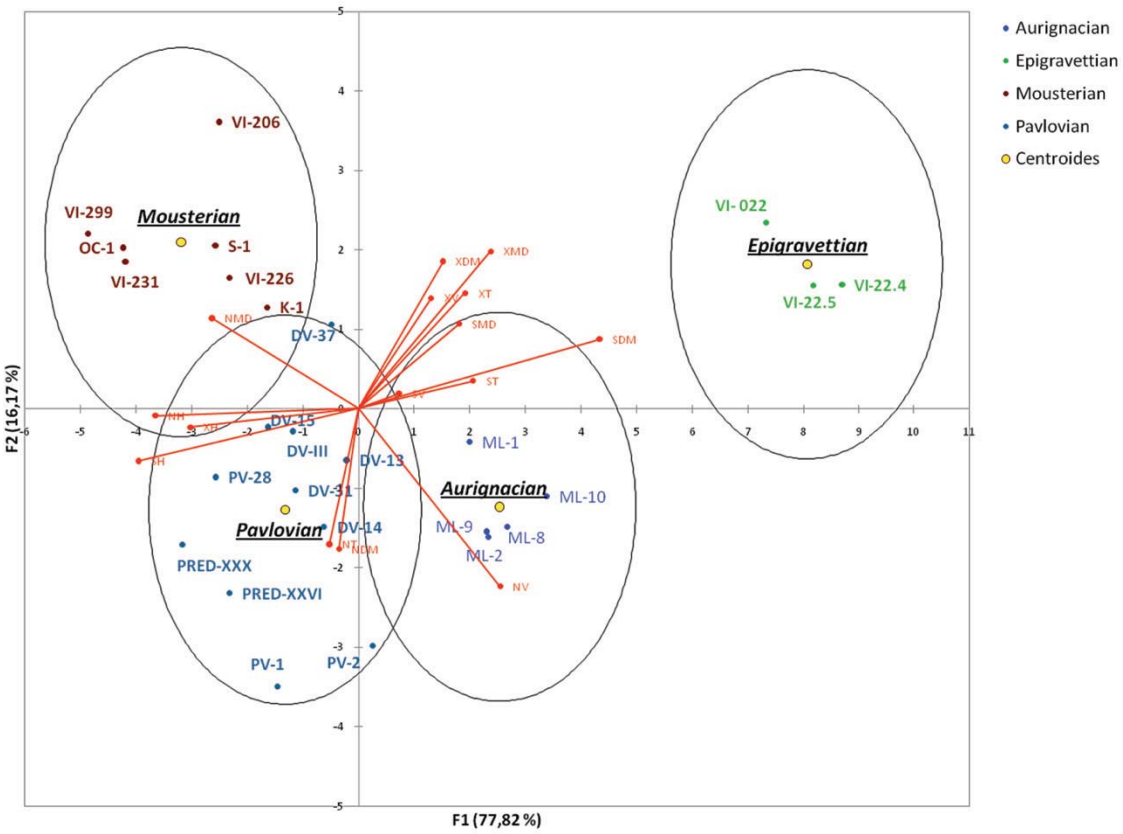


***Figure 211**. Canonical Analysis Functions 1 and 2 (more than 93% of the variability explained) with divisions by technology. In red weight of each variable in the configuration.*

SITE				
POP	P=0.021			
SEX	P=0.043	P=0.610		
CLIMATE	P=0.000	P=0.000	P=0.000	
STAD/INT	P=0.010	P=0.008	P=0.039	P=0.004
ENV	P=0.000	P=0.000	P=0.580	P=0.002
LAND	P=0.000	P=0.011	P=0.760	P=0.000
ENV/LAND	P=0.000	P=0.001	P=0.780	P=0.000
TECH	P=0.000	P=0.000	P=0.560	P=0.001
	SITE	**POP**	**SEX**	**CLIMATE**
STAD/INT				
ENV	P=0.029			
LAND	P=0.349	P=0.002		
ENV/LAND	P=0.021	P=0.000	P=0.000	
TECH	P=0.022	P=0.000	P=0.000	P=0.000
	STAD/INT	**ENV**	**LAND**	**ENV/LAND**

***Table 92.** Association between factors considered in the analyses. SITE corresponds to the archaeological site (in the case of Vindija includes both populations); POP: Population; SEX is based on male/females literature references; CLIMATE corresponds to Van Andel et al 2003: 33 periods; STAD/INT: Stadial/Interstadial following Musil & Valoch 1966; ENV: Environment; LAND: Landscape; ENV/LAND: Environment and Landscape; TECH: Technology.*

POPULATION	INDIVIDUAL	SEX	NT	XT
NEA	S-1	Female (Jelinek 1969)	113	119.13
	VI-206 -(VI-11.39)	Female (Wolpoff *et al* 1981)	312	116.39
	VI-226 -(VI-11.40a)	Female (Wolpoff *et al* 1981)	229	144.83
	VI-259 -(VI-11.46)	Female (Wolpoff *et al* 1981)	192	103.1
	MEAN NEA FEMALE		**211.50**	**120.86**
	OC-1	male (Frayer *et al* 2006)	180	116.6
	K-1	Male (Frayer *et al* 2006)	379.5	100.61
	VI-231 (Vi-76-231-G3A)	Male (Wolpoff *et al* 1981)	362.5	98.44
	MEAN NEA MALE		**307.33**	**105.22**
AMH	ML-1	Female (Wolpoff *et al* 2006)	364	95.82
	ML-2	Female (Wolpoff *et al* 2006)	344.5	104.9
	DV-III	Female (Trinkaus & Jelinek 1997)	197	121.98
	A17088 PRED-XXVI	Female (Veleminska & Bruzek 2008)	334	103.01
	MEAN AMH FEMALE		**309.88**	**106.43**
	DV-13	Male (Trinkaus & Svoboda 2006: 48)	251	119.87
	DV-14	Male (Trinkaus & Svoboda 2006: 49)	225	138.92
	DV-15	Male? (Trinkaus & Svoboda 2006: 51)	223	129.92
	PV-1	Male (Trinkaus & Svoboda 2006: 57)	308	113.49
	ML-8	Male (Frayer *et al* 2006)	340.5	121.64
	MEAN AMH MALE		**269.50**	**124.77**

***Table 93**. Individuals included in the sex-related analysis including the density (NT) and length (XT) of the scratches as well as mean values for each sex at each population (NEA= Neandertals; AMH=Modern Humans).*

Sex-related differences in scratch lengths have already been described by Pérez-Pérez *et al* (1999) at Sima de los Huesos although in their analysis females showed longer scratches. In the PCA (*Figure 212b*), although females tend to cluster, DVIII falled within the male range of variation, maybe due to her old age. This result should be taken cautiously and look for sexual differences in larger samples to check whether possible gender specialization, thought to have occurred within UP populations (Stiner & Kuhn 2009) could have been reflected somewhat in food access, procurement or proceedings (*see chapter 11.2)*.

17.4. Conclusion

Both populations widely overlap on the dietary habits; therefore, although dietary habits (including diet itself and food proceeding techniques) varied between groups, intra-group variation is higher. However, to assess competition hypothesis (Pike-Tai *et al* 1999; Banks *et al* 2008a), our results are not conclusive but point to the statement of "*eating what is there*" (Bar-Yosef 2004). Overlapping indicates some kind of similar resources exploitation although the chronological gap in this sample is too wide (~42 the last

Neanderthal to ~31Ka the first AMH) to make any inference. Moreover, the response of each population in front of the climatic change was not similar.

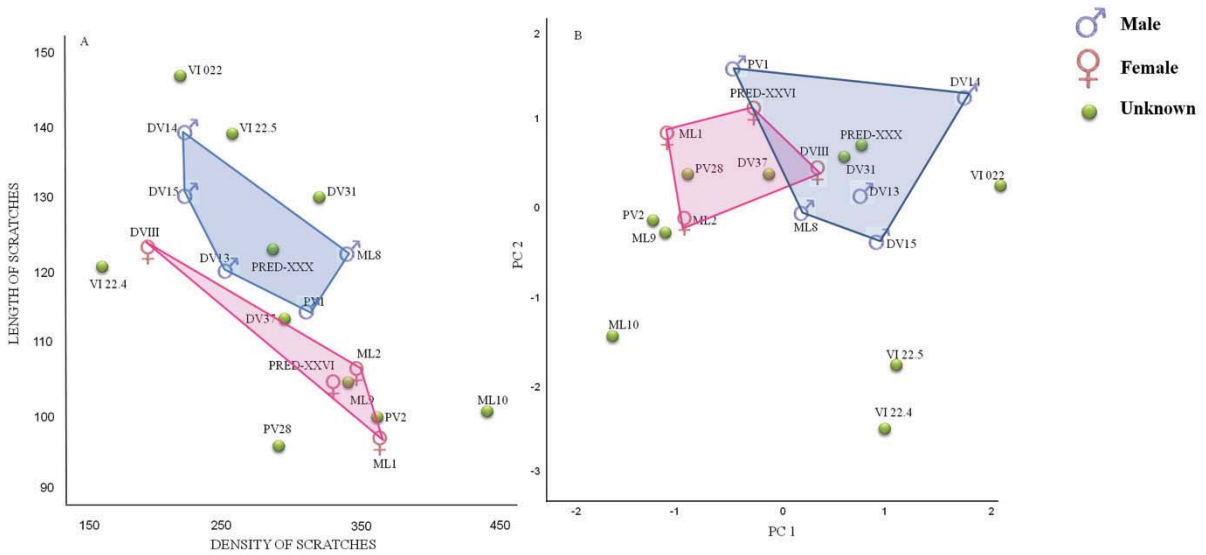


***Figure 212**. A) Bivariate analysis (density/length) and B) PCA of AMH indicating sex of the individuals. (Male=Blue; Female=Pink; Unknown=Green)*

Results show that Neanderthals' diet was "*highly variable and that they were capable of adapting and shifting their dietary strategies according to environmental constraints*" (Pérez-Pérez *et al* 2003) presenting inhabitants from warm environments a more abrasive diet. AMH, show a chronological shift that might have been accompanied by technological innovation and climatic changing conditions towards a deteriorating landscape from 30 Ka onwards until the advent of the LGM. The association of factors makes it difficult to assess whether changes observed are due to one or multiple causes. However, in any case, the most different individuals are those chronologically more recent, which correspond to a southern area, closer to the Mediterranean sea and associated with a recent technology (either gravettian or eppigravettians) from Vindija. Before this chronology, individuals clearly overlap so; the shift from Neanderthals to AMH is not higher than shifts within AMH.

The chronological tendency indicates that, on neandertals, there is a kind of recursive pattern (cyclical) which might represent an adaptation to local conditions while the general trend in AMH could point towards a higher control over the resources as microwear signatures show a continuous more or less lineal tendency towards the reduction of abrassivity.

ANEXO 5

18. DENTAL SIZE

18.1. Introduction

Frayer (1977) was one of the first researchers in considering the possible internal shifts within the Upper Paleolithic dental size, finding a clear difference between EUP and LUP as well as between LUP and Mesolithic. The idea that there was a dental reduction that occurred along the Upper Pleistocene (not being an specific trait) had been already noticed but nobody had ever considered the internal dynamics of pre-agriculture populations in Europe (Brace 1967; Greene 1970; Brace & Mahler 1971). His conclusions pointed towards size changes in relation with the increase of cultural complexity showing EUP teeth intermediate sizes between Neandertals and LUP teeth (Frayer 1977). In 1987, Brace, Rosenberg & Hunt published a similar paper analyzing Krapina, Neandertals, EUP, LUP, Mesolithic, Neolithic and nowadays modern humans. Their results showed that distance between teeth sizes were as big between Krapina and Neandertals as between Neandertals and UP[254], confirming Frayer (1977) results.

In general there is the idea that postcanine teeth did not varied substantially in the Pleistocene (Boule & Vallois 1957) although intra-population variability is huge (Smith 1977a,b; Manzi & Passarello 1995 *vs* Lee-Thorp & Sponheimer 2006). In 2004, Trinkaus published the wider sample analyses of tooth size in the Mid-Late Pleistocene. Following Ruff *et al* (1997), it could be hypothesized that changes and *stasis* observed could reflect attrition loadings and not body weight (Kay 1975). Trinkaus (2004: 393-398), after analyzing 1525 teeth, concluded that there is no significant difference in size between populations in any postcanine teeth or in the molars indexes M1-M3. The only chronological shifts occur on the anterior dentition (mandible and maxilla, individual teeth and index values), much more influenced by paramasticatory activities (Robinson 1963; Brace 1967: 814; Trinkaus 1983a; Larsen 1985).

[254] M1 showed the same distance between Krapina and Neandertals than between Neandertals and nowadays modern humans. Moreover, while Brace & Mahler (1971) considered the maximum difference to occur on canines, Brace *et al* (1987) considered that the canine size variation is similar to that observed in premolars (sometimes even smaller).

18.2. Material and Methods

Material included all available postcanine teeth from the Mid-Late Pleistocene from the UB collection (*see chapter 5*) as well as the sample available at Washington University in St. Louis hosted by Prof. E. Trinkaus (*Table 96*). The complete sample includes 1802 teeth from 529 fossil individuals[255]. The materials (*Table 94*) include 4 periods in Europe: Middle Pleistocene (*H. heidelbergensis*) with 31 individuals, Middle Paleolithic with 157 individuals (*H. sapiens,* 12 individuals and *H. neanderthalensis,* 145 individuals), Early Upper Paleolithic (*H. sapiens*) with 58 individuals and Late Upper Paleolithic (*H. sapiens*) with 33 individuals. African sites were classified in 3 periods: Upper Pleistocene with 9 individuals and Middle Pleistocene from sub-Saharan with 2 individuals and North African with 5 individuals. The best represented group is the Middle Pleistocene with 919 teeth (157 individuals) from which 748 are *H. neanderthalensis* and 171 are *H. sapiens* from the Near East (Skhûl y Qafzeh). Some groups are poorly represented as sub-Saharan African Middle Pleistocene represented only by Kabwe (2 individuals, 7 teeth)[256].

	Teeth	Individuals	Sites
Late Upper Paleolithic *H. sapiens*	268	33	St. Germain, Lachaud, Farincourt, Solutre, Pataud, Rond du Barry, Ranchod, Mourin, Bois Ragot, Rochereil, Gramat, Montclus, Badegoule, Figuier, La Madelaine, Grotte des Enfants, Caldeirao, Almonda, Abric Agut, Tito Bustillo, Pirulejo, Ohalo
Early Upper Paleolithic *H. sapiens*	287	58	Les Rois, Isturitz, Brassempouy, La Quina, Fontechevade, Grotte des Enfants, Barma Grande, Cavillón, Jeune Prince, Vindija, Mladeč, Pavlov, Předmostí, Dolni Vestonice, Sungir
Middle Paleolithic *H. sapiens*	171	12	Skhûl, Qafzeh
Middle Paleolithic *H. neanderthalensis*	748	145	Dederiyeh, Tabun, Saccopastore, Guattari, Grotte Breuil, Archi, Vindija, Banyoles, Cova Foradá, Sima de las Palomas, Zafarraya, Figueira Brava, El Sidrón, Devil's Tower, Forbes Quarry, Malarnaud, Le Moustier, Saint Césaire, Montgaudier, La Quina, Engis, Kulna, Ochoz, Subalyuk, Spy, Shovakh, Shanidar, Regoudou, Pettit Puy Moyen, Pech de l'Azé, Monsempron, Marillac, La Ferrassie, La Chapelle, La Chaise, Abri des Merveilles, Chateauneuf, Arcy, Amud, Kebara, Combe Grenal

[255] The sample includes 267 individuals from Europe as well as 198 from Kaprina, 12 from the Near East and 16 from Africa.

[256] North African sample of this period includes only Sidi-Abderrhaman, Thomas Quarry and Ternifine (5 individuals, 41 teeth). Modern humans from Africa are also subrepresented (9 individuals from 3 sites: El-Aliya, Border Cave and Cave of Hearths.

Krapina	218	198	Krapina
Middle Pleistocene *H. heidelbergensis*	78	31	Mauer, Arago, Boxgrove, Steinheim, La Niche, Coupe-Gorge, Pontnewydd
Upper Pleistocene Africa	20	9	Border Cave, Cave of Hearths, El-Aliya
Middle Pleistocene Sub-Saharan Africa	7	2	Kabwe
Middle Pleistocene North Africa	41	5	Sidi-Abderrhaman (Rabat), Thomas Quarry, Ternifine
TOTAL	**1.802**	**529**	

***Table 94**. Teeth analyzed, Individuals and sites of the materials. Grey boxes include african materials. Final sample depended on preservation.*

Causes of exclusion of the TOA analysis includes three options: 1) molding of the teeth, including only the buccal surface (ex. Banyoles, Grotte des Enfants, Sungir, etc.), 2) molding defect (ex.Cova Foradá) and 3) tooth deformation, breakage or excessive occlusal wear (ex. Kabwe 1).

Modern hunter-gatherers analyzed include 745 postcanine teeth from which 65 were discarded due to unpreservation (final sample includes 680 teeth; *Table 95*).

Population	N	Preserved
Australians	58	58
Maori	47	40
Hindu	20	15
Baka Pygmies[257]	209	204
Bushmen	40	35
Fueguians (Ona, Tehuelche, Yámana)	56	49
Eskimos (Point Hope, Eburne, Chuckee, Cook Inlet, Fort Rupert, Indian Point, Kwakiutl, North Star Bay, Smith Sound, Southampton, St. Lauren Island, Pond's Inlet, Aleutian, Amanak Island)	315	279
TOTAL	745	680

***Tabla 95**. Analyzed teeth (N) and preservation in the reference sample.*

[257] Those Individuals will not appear on the results as their analysis is being undertaken in another dissertation.

SITE	INDIVIDUALS
Amud	Amud 1, Amud 3
Angles sur l'anglin	Angles sur l'Anglin 1
Arcy	Arcy 8, Arcy 9, Arcy 59, Arcy H, Arcy R
Badegoule	Badegoule H412
Badger Hole	BH1, BH2
Blanchard	Blanchard 1
La Chaise	H13
La Chapelle aux Saints	La Chapelle aux Saints
Chateauneuf	Chateauneuf 2
Combe Grenal	CG1, CG4, CG8, CG9, CG12, CG13
Farincourt	Farincourt 3
La Ferrassie	LF1, LF2, LF8
Figuier	Figuier 1
Fontechevenue	Fontechevenue 2
St. Germain	St. Germain B3
St. Germain	St. Germain B4
Krapina	Kr 1 to 190, Mand A, B, C, D, E, G, H, J, Max A, B, C
Kebara	Kebara 1, Kebara 2
Abri Labattutt	Abri Labattutt
La Madelein	La Madelein 1
Marillac	Marillac
Abri des Mervilles	Abri des Mervilles
Monsempron	Monsempron 1 to Monsempron 4
Montgaudier	Montgaudier 5
Oetrange	Oetrange
Ohalo	Ohalo II
Pataud	Pataud 242, 243, 236
Le Placard	Le Placard
Pech de l'Aze	Pech de l'Aze 1
Petit Puy Moyen	PPM1to PPM4
Qafzeh	Q3, Q5, Q6, Q7, Q8, Q9, Q11
Quina	LQ4, LQ9, LQ17, LQ18, LQ20, LQ25
Rabat	Rabat 1 to 11
Regourdou	Regourdou 1
Shanidar	Shanidar 1to Shanidar 6
Shovakh	Shovakh
Skhûl	Skhûl 4
Solutre	Solutre
Spy	Spy 1, Spy 2
Subalyuk 2	Subalyuk 2
Tarte	Tarte 1
Tabun	Tabun C2, Tabun E2
Ternifine	Ternifine 1 toTernifine 3
Vergranne	Vergranne

***Table 96**. Material used in this dissertation belonguing to Prof. E. Trinkaus, hosted at the Arts and Sciences Department at Washington University in St Louis (individuals N=97 from 45 sites).*

Methodology of image caption has been already explained in chapter 6.1.1 and TOA measurement in chapter 6.1.2. PE rates of the method can be found in chapter 6.4.2.

18.3. Results

18.3.1. Hunter-gatherers TOA

HG show a great variability on the postcanine teeth (*Table 97*). Sample segmented by tooth type and population is not really big but some patterns arise: on the one hand, Australians show the biggest molars and premolars except on M_3 and P^3. The biggest M_3 occurs on Aleutians and the P^3 on Maoris. The smallest teeth are more variable. M1s and M^2 smallest teeth appear on Hindus; M_2, on Fueguians; M_3, P_3 and P^4, on Indian Point and Chuckees; M^3 and P^3 on Aleutians and finally smallest P_4 occur on Eskimos (excluding Aleutians, Eburne, Point Hope and Siberian - Chuckee and Indian Point- groups).

Significant differences between populations occur in all maxillary teeth except on P^3. The *post-hoc* Bonferroni test only show significant differences on M^1 and M^2 but not on P^4 (P=0.026) nor M^3 (P=0.004). Differences on M^1-M^2 are mostly related to Australians distinction; on M^1 compared to Eskimos (P=0.005), Hindus (P=0.003) and Maoris (P=0.022) and on M^2 compared to Aleutians (P=0.000), Eskimos (P=0.001), Fueguians (P=0.017) and Maoris (P=0.004). When considering cold/warm populations, differences occur on P^4 (F=6.379 P=0.017) and M^2 presenting cold adapted inhabitants smaller teeth (the tendency although not significant occurs in all the maxillary teeth).

On the mandible, significant differences occur again on M_1 and M_2. The *post-hoc* Bonferroni test only show significant differences on M_1 (P=0.000) but not on M_2. Differences are, again, due to the bigger Australian teeth. Variability due to environment is smaller than in the maxilla, being only significant on premolars (P_3 P=0.013; P_4 P=0.007) showing colder environments inhabitants, similarly to what occurs on the maxilla, smaller teeth (the tendency although not significant occurs in all the mandibular teeth).

POPULATION		N	N TOTAL	TEETH	mean	max	min
ALEUT	Mand	3	3	P3	42.3	44.3	39.2
		4	4	P4	45.67	50.7	40.8
		6	11 (5 broken)	M1	109.84	127.4	100.6
		4	4	M2	103.65	113.2	83.2
		2	2	M3	110.5	132.5	88.5
		3	5 (1 broken)	m1	43.08	46.2	41.1
		4	5	m2	80.42	87.9	70.3
	Max	2	2	P3	52.9	60.3	45.5
		3	3	P4	51.9	55	46.1
		4	8 (4 broken)	M1	115.82	124.9	106.5
		5	6 (1 broken)	M2	88.84	103.7	80.7

		3	4 (1 broken)	M3	55.43	57.9	52.3
				m1			
				m2			
AUSTRALIAN	Mand	1	1	P3	58.6		
		2	2	P4	54.5	57.7	51.3
		6	6	M1	127.63	135.6	109.9
		5	6	M2	111.92	113.5	109.1
		1	1	M3	108.8		
		2	2	m1	57.1	61.7	52.5
		2	2	m2	89.45	92.1	86.8
	Max	3	4	P3	59.56	64.6	55.8
		6	7	P4	66.43	82	55.6
		9	10	M1	124.93	144.4	106.2
		9	10	M2	120.03	145.6	97.9
		1	1	M3	106.2		
		2	2	m1	50.8	55.7	45.9
		2	2	m2	83.3	85.9	80.7
CHUCKEE/INDIAN POINT (SIBERIA)	Mand	1	1	P3	48.2		
			1 (1 broken)	P4			
		2	3	M1	111.17	111.9	108.8
		1	1	M2	95.5		
		1	1	M3	65		
		1	2	m1	46.35		
		1	2	m2	78.25		
	Max	1	1	P3	54.6		
		2	2	P4	50.75	52.1	49.4
		3	3	M1	109.03	119	104
		3	3	M2	98.53	109.03	91.02
		1	1	M3	70.6		
				m1			
				m2			
Eburne	Mand	5	5	P3	44.06	48.6	37.7
		8	9 (1 broken)	P4	50.67	60.3	45.1
		12	18 (5 broken)	M1	110.95	132.2	102.2
		13	12 (1 broken)	M2	98.43	112.1	87.8
		8	9	M3	102.46	117.1	80.6
			1 (broken)	m1			
			2 (broken)	m2			
	Max	1	1	P3	60.3		
		1	1	P4	57		
		1	2	M1	111.7		
		1	1	M2	99.5		
		1	1	M3	94.8		
				m1			
				m2			
POINT HOPE	Mand	1	1	P3	42		
		1	1	P4	44.4		
		10	10	M1	110.26	130.4	98
		1	1	M2	97.5		
				M3			
		11	14 (2 broken)	m1	48.94	66.5	36.3
		11	15 (3 broken)	m2	87.19	111.8	70.4
	Max	2	2	P3	53.7	55.1	52.3
		2	2	P4	51.4	55.6	47.2
		6	6	M1	104.41	114.9	97.7
		2	2	M2	90.3	92.4	88.2

				M3			
		6	6	m1	48.3	62	41.9
		6	7 (1 broken)	m2	82.16	95.7	68.5
ESKIMOS	Mand	4	4	P3	44.37	47.1	40.9
		4	4	P4	43.45	45	40.6
		8	13 (2 broken)	M1	110.57	119.2	100.5
		7	10 (1 broken)	M2	99.93	110.6	95.5
		6	7	M3	104.37	107.1	92.95
		2	2	m1	51.95	52	51.9
		2	2	m2	84.45	84.6	84.3
	Max	3	4	P3	54.93	57.7	51.2
		4	4	P4	54.55	58	49.5
		23	26 (2 broken)	M1	109.54	136.8	75.6
		14	17	M2	102.04	116.9	89.95
		2	2	M3	84.65	93.3	76
		2	2	m1	49.3	52.6	46
		3	3	m2	82.86	98.1	71.8
FUEGO	Mand	1	1	P3	45.3		
		2	2	P4	48.1	51.5	44.7
		2	2	M1	113.6	114.8	112.4
		1	1	M2	78.6		
		1	1	M3	99.1		
				m1			
				m2			
	Max	2	2	P3	61.4	62.5	60.3
		6	9 (3 broken)	P4	52.65	57.1	47.5
		14	15 (1 broken)	M1	111.17	131.34	99.16
		13	15 (2 broken)	M2	102.35	122.79	85.57
		7	8 (1 broken)	M3	79.48	94.25	64.72
				m1			
				m2			
HINDU	Mand			P3			
		1	2	P4	52.65		
		5	7 (2 broken)	M1	100.74	115	84.2
		3	4 (1 broken)	M2	84.93	106	70.4
				M3			
				m1			
				m2			
	Max			P3			
				P4			
		3	4 (1 broken)	M1	95.33	110.33	84.3
		2	3 (1 broken)	M2	92.05	105.2	78.9
				M3			
				m1			
				m2			
MAORI	Mand	2	2	P3	49.95	53	46.9
		2	2	P4	53.6	55.2	52
		4	4	M1	106.47	118	99.2
		4	5	M2	104.42	108.8	101
		1	1	M3	102.8		
				m1			
				m2			
	Max	1	2 (1 broken)	P3	68.2		
		4	7 (2 broken)	P4	56	70.1	45.9
		7	12 (4 broken)	M1	106.78	119.8	96.3
		9	10	M2	102.32	115.1	83

	1	1	M3 m1 m2	83.4

***Table 97**. Mean of TOA values on each HG population segmented by tooth type. Maximum and minimum values of each tooth included.*

18.3.2. Middle and Upper Pleistocene TOA

Results obtained in postcanine TOA analyses (N=581; *Table 98*) agree with previous results, pointing to a great overlap between all the populations in all analyzed teeth. However, some patterns arise from the analysis of the mean (*Figure 213*).

POPULATION	TOOTH	MAX	N	MEAN	S	MAX	N	MEAN	S
Heidelbergensis (N=71)	P3	*Maxilla*	4	80.16	5.08	*Mandible*	4	83.77	15.2
	P4	*Maxilla*	4	72.98	6.3	*Mandible*	3	77.78	10.4
	M1	*Maxilla*	9	119.82	5.74	*Mandible*	11	121.02	5.41
	M2	*Maxilla*	12	122.79	5.75	*Mandible*	14	133.57	6.24
	M3	*Maxilla*	3	97.63	13.16	*Mandible*	7	117.29	10.17
Neandertal (N=263)	P3	*Maxilla*	23	64.85	2.5	*Mandible*	28	56.99	2.19
	P4	*Maxilla*	22	67.37	2.82	*Mandible*	29	56.75	1.95
	M1	*Maxilla*	27	122.6	3.03	*Mandible*	36	115.94	2.61
	M2	*Maxilla*	23	114.36	3.29	*Mandible*	37	115.76	2.7
	M3	*Maxilla*	11	105.39	3.04	*Mandible*	27	111.67	3.99
AMH (N=247)	P3	*Maxilla*	21	55.32	2.66	*Mandible*	26	50.8	1.31
	P4	*Maxilla*	19	60.63	2.35	*Mandible*	26	52.82	1.68
	M1	*Maxilla*	25	113.35	2.5	*Mandible*	34	113.35	2.64
	M2	*Maxilla*	26	113.37	2.95	*Mandible*	42	112.38	2.11
	M3	*Maxilla*	10	94.18	3.98	*Mandible*	18	103.96	2.63

***Tabla 98**. Number of Teeth analyzed[258], mean and estándar deviation on each tooth and population.*

Maximum differences between populations occur on premolars (both maxillas) as already noted by Brace *et al* (1987), where the chronological shift towards the reduction in size is more evident (Trinkaus 2004); specially the P3. Interestingly, mean values show that P3s are bigger than P4s in Middle Pleistocene individuals only; similarly in *H. heidelbergensis*, on both maxillas, M2s are bigger than M3s and only from Neandertals on, there is a tendency to decrease molars size according to the sequence: M1-M2-M3.

[258] N= number of teeth. If an individual presented both sides, the two teeth were measured and mean values were computed in order to not over-represent individuals following (Trinkaus 2004: 393). No laterality analyses was performed although it could be of a great interest.

On the maxilla (*Figure 213a*) differences between populations are more heterogeneous than on the mandible (*Figure 213b*): while premolars' size (between the three populations' means) is clearly different and both teeth show a chronologically decrease; this pattern is not so clear on the molars being the biggest M^1 and M^3 the neandertals' teeth. On the mandible, a double pattern occurs. On the one hand, the chronological decrease in tooth size occurs in all the teeth; and on the other hand, the distance between Middle Pleistocene and Upper Pleistocene is obvious while Neandertals to AMH variation is smaller.

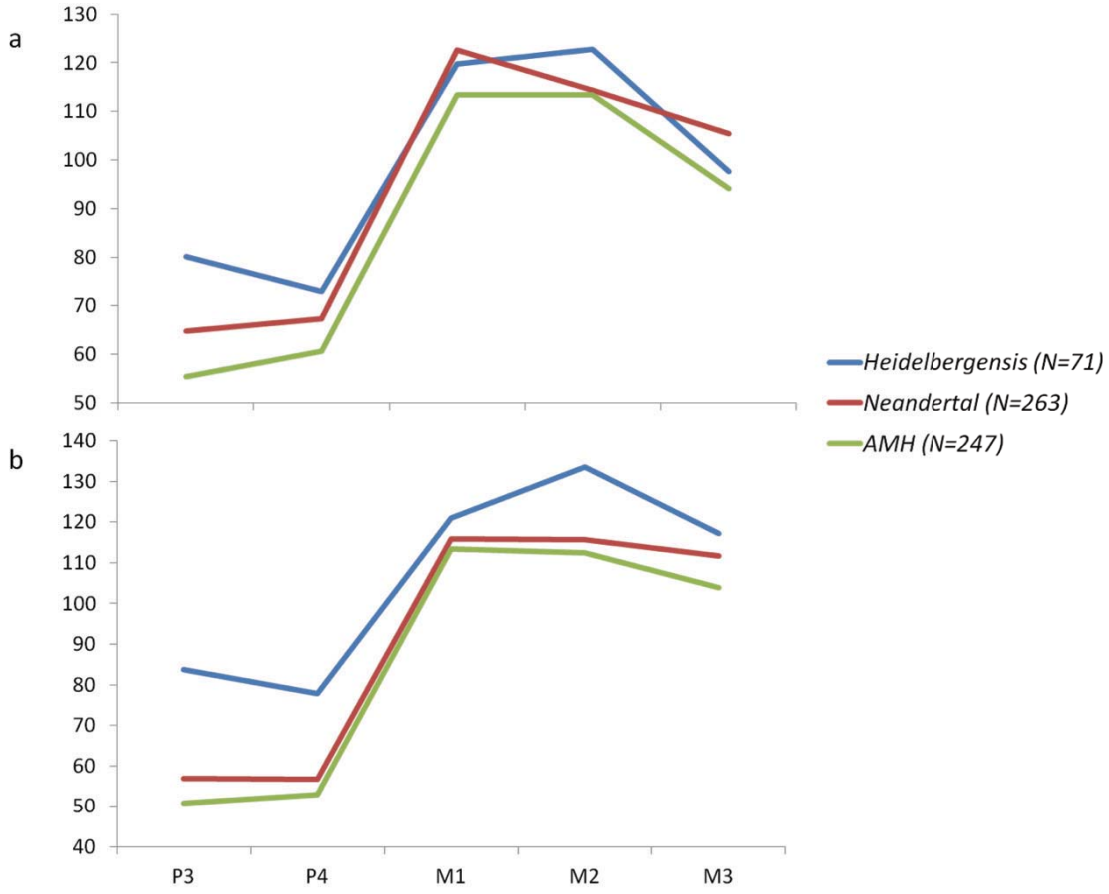


Figura 213. *Mean TOA values of the postcanine dentition on H. heidelbergensis, H. neanderthalensis and H. sapiens (includes Skhûl) in the a) Maxilla and b) Mandible.*

However, variation within groups is very important and populations show values overlapped in all the postcanine teeth (*Figure 214 and 215*). As already said, premolars (*Figure 214*) show higher variation and a clearer chronological pattern towards the reduction of size in more recent populations.

Some of the individuals appear far from the range of variation of the group, although most of them were already noticed in previous fossil descriptions. Among *H. heidelbergensis*, Arago teeth are bigger than mean values on the Middle Pleistocene (Bermúdez de Castro *et al* 2004); however, only two individuals appear as an outlier: A13 on M_1 and M_3 and A21 on M^1 although A13 does not show specially big premolars nor M_2.

Hortus and Farincourt teeth were described as especially small compared to neandertals and AMH groups respectively by Trinkaus (2004). The absence of data on those teeth prevents from confirming or not this data, although it should be mentioned that, within the analyzed teeth no neandertal individual appear as an outlier neither in premolars or molars and including both maxillas.

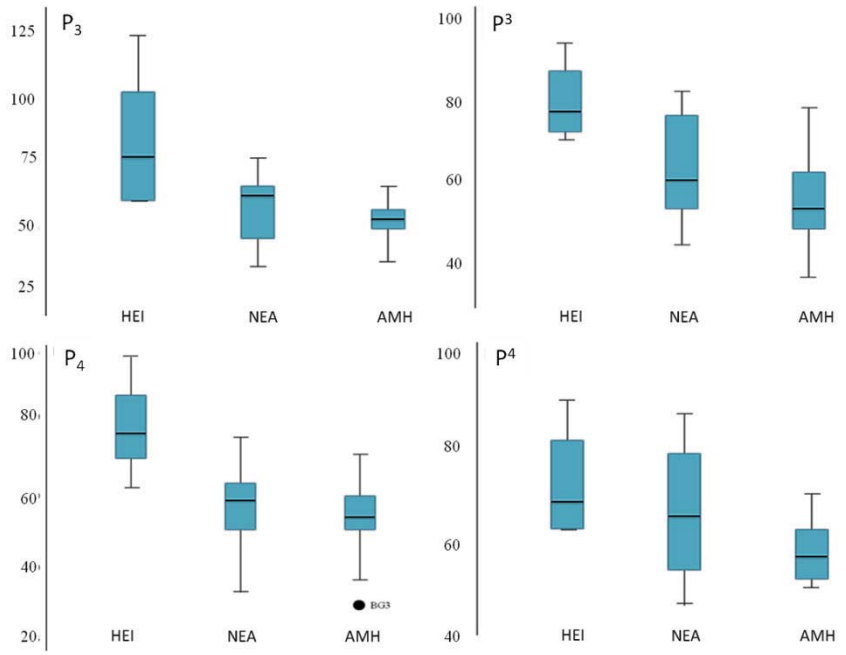


Figure 214. *Boxplot of molar size variation in the three analyzed groups: HEI= H. heidelbergensis; NEA= H. neanderthalensis and AMH= H. sapiens (includes Skhûl).*

On the other hand, Trinkaus (2004) pointed towards the bigger Teeth of Abri Pataud. Only AP1 is included in the analyses but the data obtained confirms the big teeth of the individual, although only in the M_2 it appears as an outlier. It is outstanding the small teeth of Steinheim, especially in the M^1 and the DVIII M^3 [(ref.259)]. In the premolars, only BG3 (AMH) show the smallest P_4.

[259] This last date should, however be considered cautiously as the high occlusal wear can be influencing in the results. Curiously if this was the case it is not influencing the rest of the teeth (much worn than the M3).

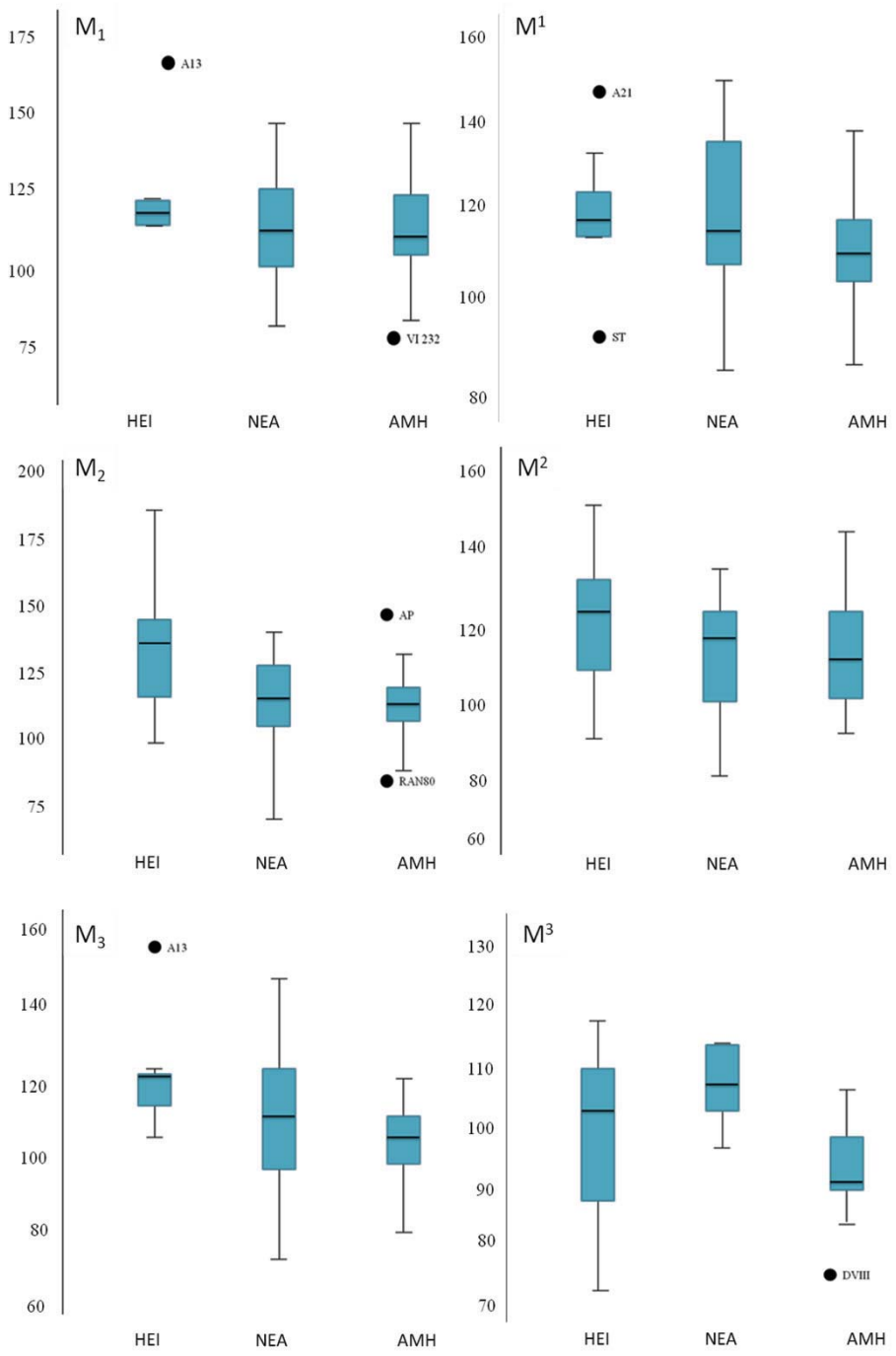


***Figure 215**. Boxplot of molar size variation in the three analyzed groups: HEI= H. heidelbergensis; NEA= H. neanderthalensis and AMH= H. sapiens (includes Skhûl).*

Significant differences between populations occur mainly on the mandible (3 out of 5 teeth in the mandible; 1 out of 5 teeth on the maxilla) and mainly due to the Middle Pleistocene difference on P^3 between *H. heidelbergensis* and AMH (P=0.001), on P_3, P_4 and M_2 between *H. heidelbergensis* and 1) Neandertals (P=0.000; P=0.002 and P=0.000 respectively) and 2) AMH (P=0.000; P=0.001 and P=0.000 respectively).

When including the HG with the fossils, significant differences between extinct and extant populations occur on:

- 3 mandibular teeth: a) P_3 and P_4 between HG and 1) Heidelbergensis (P=0.000 and P=0.000 respectively) and 2) Neandertals (P=0.016 and P=0.037 respectively); b) on M_2 between HG and 1) Heidelbergensis (P=0.000), 2) Neandertals (P=0.002) and AMH (P=0.002) and

- All the maxillary teeth: a) P^3 between HG and Heidelbergensis (P=0.001); b) P^4 between HG and 1) Heidelbergensis (P=0.025) and 2) Neandertals (P=0.006); c) on M^1 and M^3 between HG and Neandertals (P=0.002 and P=0.000 respectively) and d) on M^2 between HG and 1) Heidelbergensis (P=0.000), 2) Neandertals (P=0.015) and 3) AMH (P=0.011).

When analyzing each population from HG independently no clear pattern appear on the groups with significant differences to the fossils being all HG groups different to one or more fossil populations except for the Hindus. When segmenting HG into cold/warm habitats, significant differences with fossils occur on the same teeth as already observed in the HG-fossils comparison (*Table 99*). In all postcanine teeth, however, the tendency points to bigger teeth on fossil remains and smaller on more recent populations (HG) being significant differences between HG groups and AMH from the UP restricted to both M2 (M_2 P=0.004 and M^2 P=0.003).

	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3
HG COLD	HEI (P=0.002)	HEI (P=0.011) NEA (P=0.002)	NEA (P=0.003)	HEI (P=0.000) NEA (P=0.004) AMH (P=0.003)	NEA (P=0.000) AMH (P=0.031)
HG WARM				HEI (P=0.041)	

	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3
HG COLD	HEI (P=0.000) NEA (P=0.013)	HEI (P=0.000) NEA (P=0.022)		HEI (P=0.000) NEA (P=0.003) AMH (P=0.004)	
HG WARM	HEI (P=0.003)	HEI (P=0.003)		HEI (P=0.000)	

***Table 99**. Significant differences on each tooth type between Mid-Late Pleistocene fossil remains and modern hunter-gatherers divided into cold environments (Eskimos from America and Siberia including Eburne, Aleutians, etc. and Fueguians) and warm environments (including Australians, Maoris, Hindus and Bushmen).*

18.3.3. Sexual dimorphism

Modern humans show sexual dimorphism on tooth size (Hillson 2002: 80) although thought to be small: between 6% in canines (it reaches 7.5% on maxillary canines) and 3% in incisors (Hillson 2005: 268; 4% following Keene 1998). Canines are, therefore, the most dimorphic tooth in humans (Bailit & Hunt 1964).

Moss & Moss-Salentijin (1977) considered that the sexual differences were related to amelogenesis, which happens during more time in men than females. Teeth shape has also been proved to be different between sexes (Garn *et al* 1967a,b; Biggerstaff 1975) being males shape of postcanine teeth more quadrangular than those of females. Percentages of good classification using teeth is between 87% on permanent dentition (Garn *et al* 1967a, 1979; Rösing 1983 got classifications as high as 90%) and 60-90% on deciduous teeth (Black 1978; De Vito & Saunders 1990).

Brace & Ryan (1980) tried to analyze dental size and function in human populations (although the researchers admitted that this association had not been even found on primates). To some extent, dental size will be related to body mass in a way that, bigger individuals in a given population will show bigger teeth; therefore, the presence of dimorphism on teeth could be used to infer body mass sexual differences. Frayer (1977) analyzed the sexual dimorphism on teeth from the Upper Paleolithic showing percentages of ~12%[260]. According to Brace & Ryan (1980), this percentage of sexual differences exceeds all modern populations and only Australians from Murray Valley will be close to those differences. Major distances occurred on canines but, astonishingly, when including gorillas, the differences found on the UP M_2 were closer to those primates' differences than to other modern hunter-gatherer percentages (~14,6% at the UP; ~12,5% in Mesolithic populations and ~16% in gorillas). This data was interpret as a chronological tendency towards the decrease of the sexual dimorphism, more or less independently of the diet, although highly dependent on the technology, which will have affected body mass of males (directly implicated in defense and hunting labors) while body mass diminution on females will have started before due to the absence of risky labors (*Figure 216*).

[260] Mesolithic, curiously also showed higher differences between sexes than modern hunter-gatherers.

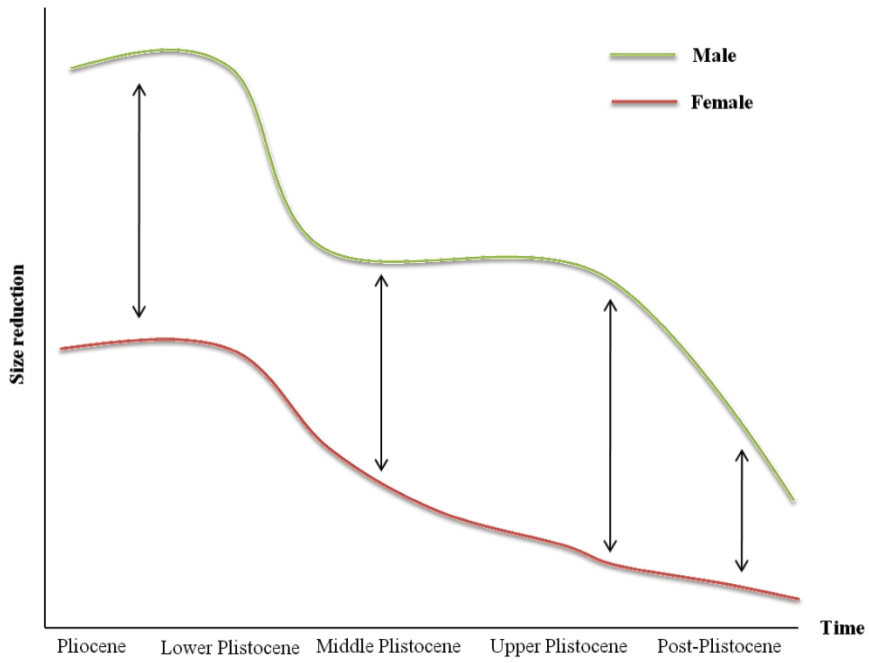


***Figura 216**. Theory of the reduction of the sexual dimorphism (Brace & Ryan 1980).*

However, more recent analyses have shown smaller sexual dimorphism ratios in Middle Pleistocene (~10-20%; Arsuaga 2000; Carbonell *et al* 2007: 504). Middle Paleolithic differences between sexes point toward different labors of each sex although dimorphism is not thought to have been significantly high (Ben-Itzhak *et al* 1988; Berger & Trinkaus 1995).

The analysis of the sexual differences on teeth was performed using the same tooth type on each population, obtaining the mean of each sex (this analysis requires both sexes represented in each tooth type) and performing the PE from the mean of all the teeth (*see chapter 6.4 for PE and chapter 7.2.3 for sexual differences analysis*). Moreover the difference from both means (males and females) in absolute terms (mm^2) was included (*Table 100*).

		%	DIFF			%	DIFF
	M1L	5.304	6.9		M1L	11.293	12.66
	M1U	0.869	1.09		M1U		
	M2L	1.048	1.18		M2L	19.291	18.5
	M2U	7.017	8.19		M2U		
AUSTRALIAN (39)	M3L			***ALASKA (12)***	M3L	27.219	25.3
	M3U				M3U		
	P3L				P3L		
	P3U				P3U		
	P4L				P4L		
	P4U	17.863	11.7		P4U		
		%	DIFF			%	DIFF
BUSHMEN (35)	M1L	10.844	10.6	***MAORI (38)***	M1L	-3.992	-4.25
	M1U	11.604	12.06		M1U	-12.201	-13.04

	M2L	7.699	7.73		M2L	-0.058	-0.06
	M2U	14.207	13.15		M2U	-11.493	-11.68
	M3L				M3L		
	M3U				M3U		
	P3L				P3L		
	P3U	3.608	1.85		P3U		
	P4L	-3.282	-1.58		P4L		
	P4U				P4U	-37.329	-20.15
		%	DIFF			%	DIFF
	M1L	-2.113	-2.4		M1L	0.596	0.66
	M1U	13.237	14.75		M1U	-23.359	25.9
	M2L				M2L	3.879	3.84
	M2U	6.905	7.05		M2U	-7.366	7.43
TIERRA DE FUEGO (18)	M3L			***BRITISH COLUMBIA (80)***	M3L	-0.422	0.44
	M3U				M3U		
	P3L				P3L	10.554	4.76
	P3U				P3U		
	P4L	14.137	6.8		P4L	2.587	1.26
	P4U	2.482	1.4		P4U		

***Table 100**. Percentage of differences (%) between sexes on each tooth type in each population and difference (DIFF) in absolute terms in the HG populations.Negative values indicate that females show bigger teeth. L (lower) and U (upper).*

All available HG and all sexed individuals (*see chapters 8.2.2; 9.2.2 and 10.2.2*) were considered[261]. Within modern hunter-gatherers, no clear directional pattern arises except on Maoris (where all teeth are bigger on females than males) and Australians and Alaska inhabitants (where males present bigger teeth). There is also no clear tendency of cold/warm populations to present higher or lower differences.

Heidelbergensis differences between sexes have only been possible to analyze on M^3 (N=3). Differences are as big as 21%, which seems huge, but those percentages of differences also occur on British Columbia (M^1) and Alaska (M_3) inhabitants (*Table 100*). It should be noted that teeth included correspond to KW1, KW2 and Steinheim. PE between KW1 and KW2 is really small (0.008%) and therefore, differences are due to Steinheim inclusion, which leads to think about multiple causes of the tooth size difference apart from the sex of the fossils (geography, chronology, climate, etc.).

[261] To those Individuals some neandertals for which sex was available were included: Saccopastore 1, female and Saccopastore 2, male (Manzi *et al* 2001a), La Ferrassie 1, male (Fennell & Trinkaus 1997) and La Chapelle, male (Trinkaus 1985). Similarly, some AMH were added: BG3, female (Formicola 1989), BG5, male (Churchill & Formicola 1997); DV16, male (Trinkaus & Svoboda 2006: 52) and Ohalo, male (Hershkovitz *et al* 1995). Skhûl 5 was not included in the AMH group due to the chronology of the remain nor on the Neandertals due to the fact that it is an AMH.

Total sexual differences were computed from mean values of the differences observed in each tooth (*Table 101*). Results show lower PE and differences than those described by Frayer (1977). However, the difference in the dimorphism could be due to the fact that he analyzed also the anterior teeth and here those teeth were discarded. As highest differences between sexes occur on canines, it seems reasonable to think that the absence of this tooth will reduce the observed variation.

	%	DIFF
AUSTRALIAN	6.42	5.81
BUSHMEN	7.45	7.30
FUEGUIAN	6.93	5.52
MAORI	-13.01	-9.84
BRITISH COLUMBIA	-1.93	-3.32
ALASKA	19.27	18.82
MP*	21.84	22.43
PM	8.71	9.39
MIS3	9.59	11.50
MIS4	6.03	6.25
MIS5	10.81	10.00
UP	7.40	6.48
EUP	7.01	5.65
LUP	9.04	8.26

* Limited to upper M3 (see text for details)

Table 101. *Mean sexual differences and percentages between sexes in each analyzed population.*

Generally speaking, data show an increase of the differences between Middle-Upper Paleolithic; however, the observed differences are rather small (~1.3%). The chronological analysis of the UP periods show no clear pattern on the differences observed; said in another words, from the sample included in this dissertation, it cannot be said that there is a chronological trend towards the reduction of the sexual dimorphism or that the highest differences are related to determinate climates[262]. However, it is interesting to observe, considering climates (based on OIS) that sexual differences within neandertals when climate ameliorates are bigger than during the cold OIS 4[263] (*Figure 217*).

[262] Actually, the pattern on the UP shows a chronological increase of the differences. The increase from EUP to LUP could be related to the increase in robusticity observed around the LGM (Pearson 2000; Formicola & Holt 2007) but more analyses considering robusticity increase are still need.

[263] Most of the OIS 4 individuals come from central Europe (60%) and within OIS 5 only three sites are included: Montgaudier, Tabun and Saccopastore.

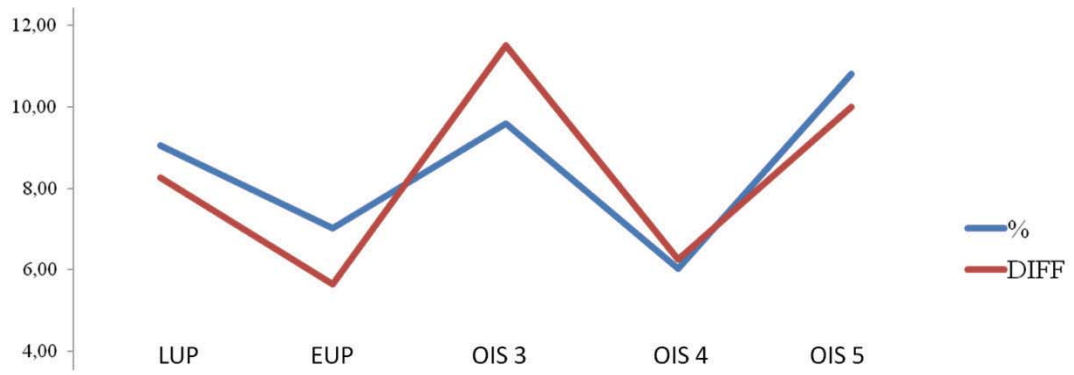


***Figura 217**. Evolution of the dental size differences (absolute values distinction and percentage) within OIS 5-OIS 2 individuals.*

The particular analyses of each tooth show that there is no clear tendency neither within each period (*Figure 218*). Within each sex there is no clear chronological tendency neither and therefore, Brace & Ryan (1980) hypothesis that during the Mid-Late Pleistocene big teeth were maintained on males but the pressure was relaxed on females provoking the increase of sexual differences cannot be assessed.

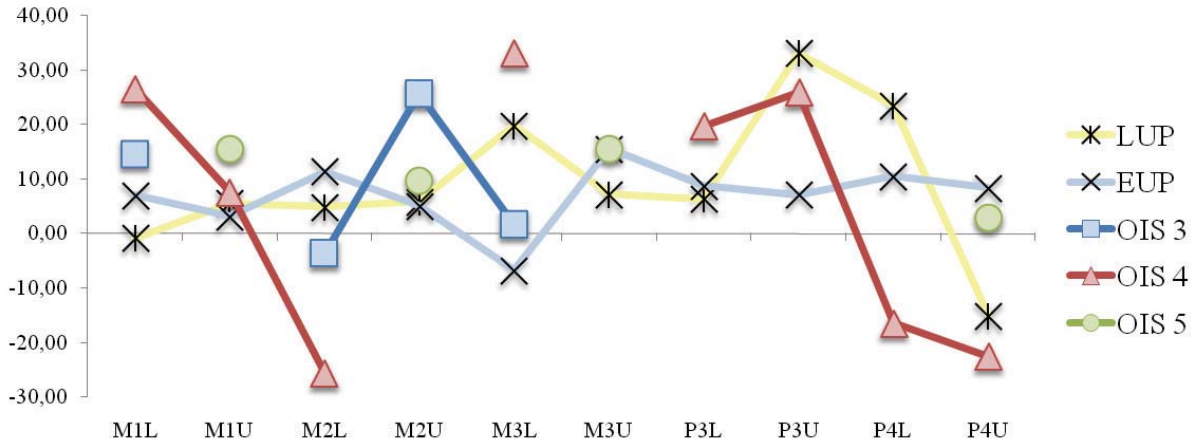


***Figure 218.** Evolution of percentage differences between sexes on each individual tooth and Upper Pleistocene period.*

18.3.4. Sphericity

The sphericity value was automatically generated by IMAT and Image J software when the AOT and derived values are obtained (*see chapter 6.1*). The analyzed individuals show a great similarity among means, overlapping ranges of variation of the three populations (*Table 102*). Sphericity varies between 0.920-0.978[264]. Therefore, it seems that this variable is poorly informative of population differences. Moreover, it is

[264] Being 0 the absence of sphericity and 1 the perfect sphere.

hard to think about the possible adaptative advantage of showing more spheric crowns.

POPULATION	TOOTH	MAX	N	MEAN	S	MAX	N	MEAN	S
Heidelbergensis (N=71)	P3	Upper	4	0.94	0.01	Lower	4	0.96	0.00
	P4	Upper	4	0.94	0.01	Lower	3	0.96	0.01
	M1	Upper	9	0.95	0.00	Lower	11	0.95	0.00
	M2	Upper	12	0.95	0.00	Lower	14	0.96	0.00
	M3	Upper	3	0.94	0.01	Lower	7	0.96	0.01
Neandertal (N=263)	P3	Upper	23	0.92	0.01	Lower	28	0.95	0.00
	P4	Upper	22	0.93	0.00	Lower	29	0.95	0.00
	M1	Upper	27	0.94	0.00	Lower	36	0.96	0.00
	M2	Upper	23	0.94	0.00	Lower	37	0.96	0.00
	M3	Upper	11	0.93	0.01	Lower	27	0.96	0.00
AMH (N=247)	P3	Upper	21	0.92	0.01	Lower	26	0.96	0.00
	P4	Upper	19	0.92	0.00	Lower	26	0.96	0.00
	M1	Upper	25	0.94	0.00	Lower	34	0.96	0.00
	M2	Upper	26	0.94	0.00	Lower	42	0.96	0.00
	M3	Upper	10	0.91	0.01	Lower	18	0.96	0.00

Tabla 102. *Mean values and standard deviation of the sphericity values in the Mid-Late European Pleistocene simple.*

Variation is even small between maxillas and between tooth types. In the maxilla, *H. heidelbergensis* show the most spheric teeth, while AMH the lowest sphericity. Neandertals are closer to AMH in all teeth except on P^4 and M^3. In the maxilla, the smallest difference of the value along the serie is found on the AMH (~0.959 in all postcanine teeth).

18.3.5. Dental size and Microwear patterns

Since differences in tooth size between populations have been described (Dean *et al* 1998; Hublin 2001; Mounier *et al* 2009; Dennell *et al* 2010), we have analyzed if buccal microwear patterns were correlated to dental size. Mahoney (2006a) showed some correlations between occlusal microwear and mandibular morphology, suggesting that chewing forces could be affecting both types of variables (Gordon 1982; Spencer & Ungar 2000).

To perform these analyses there was an important limitation: the abailability on the same tooth of both datasets; which limited the sample to 225 teeth (87 AMH, 89 neandertals and 49 heidelbergensis). Whenever teeth from both sides were available, left side was arbitrarily chosen as representative of the specimen and right data was discarded.

a. Modern humans

87 teeth with both microwear and TOA values were included. Neither the analysis of the complete sample or the analysis of EUP and LUP separately showed significant correlations between any microwear variable and TOA. Only when segmenting the sample by technology significant correlation occurs in the Magdalenian (N=11) between size and density of scratches (NT r=-0.52 P=0.045); however, the limited sample size obligated to lump all teeth together and the correlation might be, therefore, artificial as premolars show the smallest teeth and the highest densities (N=4) while molars are bigger and showed less scratches (N=11).

b. Neandertals

None of the 89 teeth for which both microwear and TOA values are available showed significant correlations[265]. Only when segmenting the sample into OIS, within OIS 5 significant (P=0.005) correlations occur between TOA and XV (r= 0.711; P=0.020) but no clear pattern related to OIS can be stablished (*Figure 219*).

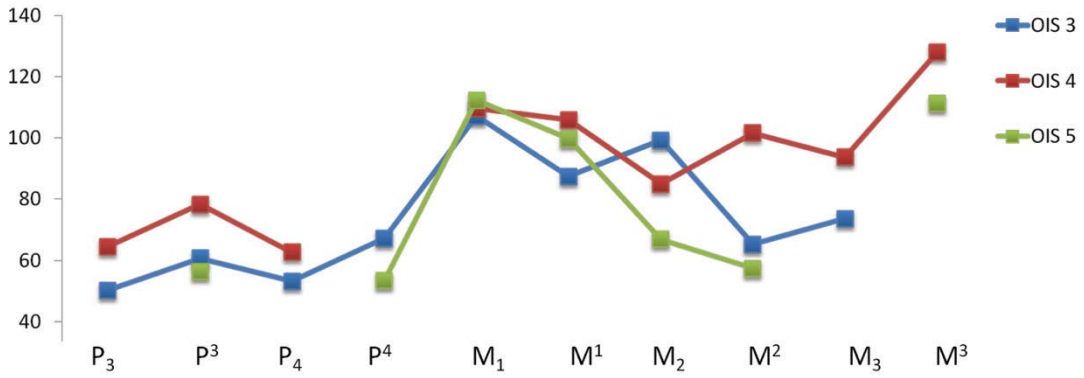


***Figure 219**. Variation of tooth size for which microwear data is available segmented by OIS on each tooth type.*

c. Heidelbergensis

A total of 49 teeth[266] had well-preserved crowns and both total occlusal area (TOA) and microwear patterns were measured. No significant correlations between any microwear variable and TOA were observed for the whole sample. By tooth types, only 4 microwear variables showed significant correlations with dental size: XDM (P=0.049)

[265] Moreover no significant differences occur when considering only one tooth type and analyzing if there are differences between OIS in TOA values.

[266] One tooth was a decidual (PN-4 Rm^2) and therefore, the lack of more teeth prevents from using it in this analysis.

and SMD (P=0.043) for M_1 (N=5); NMD (P=0.041) for P_4 (N=3); and SMD (P=0.039) for M^2 (N=3). Sample sizes are too small, though, to draw definitive conclusions. However, total occlusal area tends to decrease throughout the chronological sequence Early Middle Pleistocene–Holstein–Saalian in 50% of the cases[267] (*Table 103*). However, when considering climate, individuals from warm environments showed smaller teeth than those from cold epochs (*Figure 220*), the contrary pattern than that observed in the HG (*Table 100*).

	Mandible			***Maxilla***		
Tooth	***EMP***	***Holstein***	***Saalian***	***EMP***	***Holstein***	***Saalian***
P3	69.99	-	62.63	76.59	-	83.00
P4	70.65	-	68.06	-	64.03	83.56
M1	150.13	121.31	119.56	127.00	116.00	124.27
M2	139.27	110.78	127.42	147.00	118.29	135.80
M3	138.92	123.90	146.68	102.37	72.83	117.68

Table 103*. Total occlusal area (mean values) for each period by tooth type; sample sizes are small, ranging from 1 to 5 teeth per group.*

Mandible (*Figure 220A*): $\underline{M_1}$ (N=5) represents a similar pattern to that shown by maxillary teeth. Chronologically there is shift towards a decrease in size but there is a drastic decrease associated with Holstein period (MM1 and Pontnewydd) compared to older teeth (Mauer and Arago Ind.1). Saalians (Pontnewydd and Arago Ind. 5) show similar size as Holstein. Actually Arago 5 and Arago 1 are completely different in size presenting Arago 5 smaller teeth than Arago 1. $\underline{M_2}$ (N=7) shows a different pattern. Mauer (OIS 15) present small teeth while Arago (OIS 12) present the largest teeth. In OIS 11 size decreases having similar size than OIS 15 and even decreases more in OIS 7 (Pontnewydd). However, in OIS 6 (MM2), size increases again. The fluctuation pattern in dental size seemed to vary according to climatic conditions: warm interstadials were characterized by small teeth and cold stadials showed larger teeth. Despite the overall tendency was towards a decrease in dental size, maximum occlusal area of the second molar (M_2) during warm periods was 110.78 mm^2 while the minimum occlusal area during cold periods was 124.20 mm^2. Pattern drawn by $\underline{M_3}$ remembers the maxillary pattern of molars with a decrease in Holstain while both ECP and Saalian periods presenting larger teeth. Both first and second premolar (P_3 N=4; P_4 N=3)

[267] Lower M2-M3, Upper P3-P4 and M3 does not show this tendency.

show Arago (OIS 12 inhabitants) present the largest teeth while both Mauer and Pontnewydd present smaller teeth.

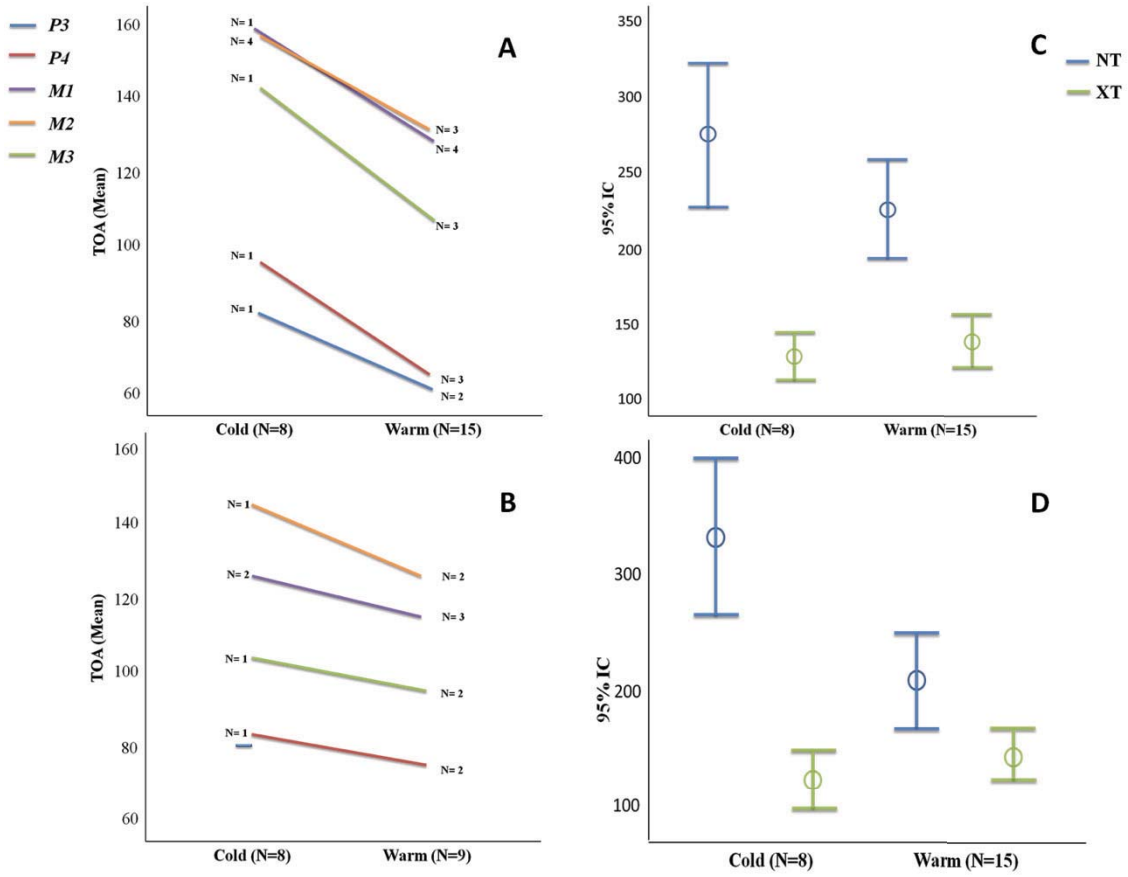


Figure 220 *Tendency from cold to warm environments in both: tooth size per teeth (left) and microwear in all teeth (right). Upper figures are mandible values and Lower ones are maxillary teeth. 12a) Mandibular size; 12b) Maxillary size; 12c) Mandibular microwear 12d) Maxillary microwear.*

Maxilla (*Figure 220B*): Maxillary $\underline{M^1}$ (N=5) shows no significant correlation with microwear variables or factors analyzed although there is a tendency towards the decrease of size in interstadials corresponding to Holstein (OIS 9) individuals (N=1, Steinheim). However, it has to be highlighted that, cold inhabitants (Arago Ind. 1 and Ind 7) present the extreme values (Arago 1= 147 mm^2 and Arago 7= 107 mm^2) while Steinheim and Pontnewydd (warmer habitats individuals) are closer to each other differing only on 10 mm^2. This pattern is similar to that drawn by geometric morfometrics (Gómez-Robles *et al* 2007). $\underline{M^2}$ show a chronological decreased in size although Steinheim (OIS 9) is smaller than PN1 (OIS 7). The last molar ($\underline{M^3}$ N=3) is the most variable (45 mm^2). In this analysis BH1 (OIS 6) is included, showing the largest tooth and only OIS 6

Kabwe is included after Steinheim. First premolar (N=3), is bigger on Arago than on the more recent individual of MM4 (both ass. to cold environments). Second premolar (N=3) confirms the small teeth of Steinheim (OIS 9) compared to Pontnewydd (OIS 7) and MM4 (OIS 6).

	TEETH	N	CORR. MW	PATTERN
MANDIBLE	M1	5	XDM (P=0.049), SDM (P=0.043)	Chronological decrease. Warm inhabitants smaller teeth
	M2	7		Warm individuals present smaller teeth
	M3	4		Holstein (MM1) present smaller teeth
	P3	4		Warm individuals present smaller teeth
	P4	3	NMD (P=0.041)	Warm individuals present smaller teeth
MAXILLA	M1	5		Steinheim (Holstein interglacial warm inhabitants) present smaller M1
	M2	3	SMD (P=0.039)	Steinheim (Holstein interglacial warm inhabitants) present smaller M1
	M3	3		Steinheim present smaller teeth than Arago although Kabwe1 present the largest
	P3	3		Larger teeth in older individuals
	P4	3		Larger teeth in older individuals

***Table 104**. Summary table of the postcanine teeth analyzed on occlusal area and microwear pattern indicating the quantity of teeth included on each tooth type (N), the correlation (if any) with microwear values) and the overall pattern shown by the TOA values within the tooth type.*

Smith (1977a) study on dental material size an attrition demonstrated no correlation between those two values, stating that dietary demands didn't constrained size of the teeth and that diet was quite stable (inferred from attrition) during the Middle Pleistocene. In this dissertation (*see chapter 8.3*) diet does not seem to have been stable, according to microwear values but quite variable as it seems to happen with size, especially when comparing cold and warm environments. Although the observed correlations between dental size and microwear were not significant in most cases (*Table 104*), individuals with smaller teeth tended to have fewer scratches and larger teeth tend to present higher densities. This pattern is actually represented also when dividing the sample between cold and warm climates resulting in the tendency of large teeth to present higher density of scratches in cold environments while smaller teeth show lower densities and are associated with warmer climates (*Figure 220*).

If wider analyses, considering all teeth available, showed the same tendency as the one drawn here, it might be logic to assume that

differences in size of the teeth during the Middle Pleistocene could have had an adaptative function. While larger teeth can be useful for greater forces (assumed from higher densities of scratches), when those forces were not significantly important, costs of maintaining larger teeth would have been relaxed allowing to reduce them as microwear density decrease. The recursivity drew in these results states a non-continuous decrease in size but an adaptative signal to environmental conditions that is shown in both maxillas and all teeth[268].

Together with the presented data from microwear analyses in chapters 8 and 11, this result is again pointing to a change in the pattern from Middle to Upper Pleistocene being *H. heidelbergensis* more affected by environmental changes (on abrasiveness of the diet; see chapter 11.4 and also on postcanine size) than neandertals and modern humans, which could have started to rely more on technology than biology, although far from being independent of their environment.

18.4. Conclusion

The analysis of the oclusal area derived from the hypothesis that size might have been environmentally constrained as the higher area the tooth crown presented, the lower relative wear the teeth will show and therefore, bigger teeth will be functionally advantageous in individuals with highly abrasive diets. This pattern is more or less present at the Middle Pleistocene but not in more recent periods; which, together with data from chapter 11.4 and the fact that climate is also clearly related to microwear signatures (see also chapter 8.2.4) will point towards a highly environmental constrain[269]. However, this idea should be considered cautiously as the sample of HG does not confirm this association being bigger teeth more or less independent of the abrassivity of the diet.

[268] Upper P3 is only represented on cold individuals and, therefore, pattern on this tooth cannot be assessed

[269] Even this assumption should be cautious as Kabwe is associated to warm climates and shows big teeth; being the association mainly due to the Arago teeth. If Arago and Kabwe are deleted, no association related to chronology, climate or diet can be inferred (Smith 1977a).

ANEXO 6

19. AGE-RELATED MACRO AND MICROWEAR PATTERNS

19.1. Introduction

It has long been considered that tooth wear is caused by multiple factors (Molnar 1972; Hillson 1979, 1996; Hinton 1981; Osborn 1982; Smith 1984; Molnar & Molnar 1990; Kaidonis *et al* 1998; Kieser *et al* 2001a; Johansson *et al* 2001; Walker & Thornton 2002; Scott & Turner 2004: XX; Grippo *et al* 2004, Pickles 2006: 86), including the diet and proceeding techniques and also the quantity of time the crown has been exposed (functional age)[270]. Multiple works have developed scales to asses' individual's age based on occlusal wear (Molnar 1971; Hillson 1998; Meindl & Russell 1998; see: Galbany *et al* 2010 for a review). In 1991 it was published that relationship between cheek tooth attrition and age, was non-linear (Richards & Miller 1991) indicating the possibility that M1 wear at a faster rate than M2 (even considering teeth functional age) and that the trajectory of the difference (the comparison between both teeth at different stages of wear) was altered over time (Constandse-Westermann 1997). Difference in wear quickness could be explained because of bite-force between an infant and an adolescent and masticatory buffering effect. M1 comes into wear in association with the deciduous m2, which provides less buffering effect than that provided by the permanent M1 when M2 comes into wear (Jackes 2000: 449). Recently, Galbany *et al* (2010) found that regression between wear and age was quadratic, indicating an accelerating process of dentine exposure with age; which might be related to the fact once dentine is exposed, its lower hardness wears quicker.

Anderson (1965) was the first author to analyze the different wear experienced by different dietary groups suggesting that attrition is highly correlated with population's subsistence. Since the 60s, literature (see: Deter 2009 for references) has continuously reported cases and comparisons showing that, hunter-gatherers present higher levels of attrition on anterior dentition (maybe related to a major use of incisors and canines as a tool or third hand) and less on the posterior dentition (mainly molars, being premolars wear pretty similar in both groups; see: Smith 1984). Jackes & Lubell (1999) and Lubell *et al* (1994) found that even subtle changes in the rates of attrition occur between

[270] Wear might also be related to sex (see methods) but those differences should be analyzed within the same population and ages and requires a far more detailed analysis in wider sample sizes.

samples that are separated by the minimum of dietary change. Although wear patterns can vary between hunter-gatherers with different main diets (big game hunters versus broad spectrum foragers), reflecting also different daily tasks and proceeding techniques, they share common features when compared to agriculturalists (Kaifu *et al* 2003; Deter 2009). However, similarly to what happens on microwear signatures, occlusal wear is related not only with the food intaken but also by the preparation procedures and other particles added (voluntary or involuntary to food). Sometimes it can provoke higher occlusal wear than expected to a given diet (Scott & Turner 1988: 110).

In 1965, Carbonell studied Devil's Tower Neanderthal child reporting more wear than expected following modern children schemes. This was the first paper considering wear on fossils. However, the bulk of the studies didn't appear until the 70s, with Smith's papers on Pleistocene teeth wear and pathologies. In 1977 (Smith a) showed that classic Neandertals' wear was more similar to Upper Paleolithic than to Riss and Riss-Würm wear pattern. The same year, a deeper study on Würm middle Paleolithic clearly indicated geographic differences on the amount of wear presenting Near East populations lower wear rates than western populations. This tendency was however, only significant on P^4 and M^3 (it should be remembered that the microwear pattern of the individuals from this area showed actually among the lowest abrassivity; *see chapter 9.2.5*). Results from those studies led Smith (1977b) to conclude that recent hominids, with smaller teeth and faces showed higher levels of wear indicating that there was no reduction of the functional demands. However, as Skinner (1997b) pointed out, the study lacked the age composition of the sample. In his paper, Skinner compared tooth age and tooth wear between immature individuals spanning from Middle to Upper Paleolithic (including some Mesolithic individuals) on 403 teeth corresponding to 82 individuals. His results were the first in including individual age-at-death and also tooth-age to make comparisons. One of the most important results on his paper was the demonstration that when comparing Middle and Upper Paleolithic populations' anterior teeth, they had a different wear pattern than postcanines being actually the only teeth showing significant differences in wear rates. Primary anterior dentition starts to show wear earlier on Upper Paleolithic (UP) individuals while on the permanent anterior teeth, Neanderthals show a faster rate of wear.

If Neanderthals really matured quicker, this would imply a less abrasive diet on Upper Paleolithic Modern Humans (Skinner 1997b). This last assumption could support soups theories (Hadingham 1979 and Pfeiffer 1986), however, although soups might have started in the UP, storage, smoking and

drying might have also started (Soffer 1985; Hayden 1993; de Beaune 1993; Hoffecker 2002) producing the contrary effect. Skinner (1997b), following ethnographic studies, relates it to the supplementation in children diet indicating that the advent of wear does not necessarily indicate weaning, as Bullington (1991) demonstrated by analyzing onset of dental microwear in three prehistoric groups who were thought to differ on weaning age. Pérez-Pérez *et al* (1994) results from buccal microwear in a Medium Ages population from la Olmeda (Spain) found a highly abrasive diet on infants that cautiously explained by weaning, masticatory modifications or changes in the consistency of food. If Skinner assumes a quicker rate of dental development on Neanderthals (80% as proposed by Stringer *et al* 1990), then," *their diet would have been proportionally more weaning (i.e. 1.25X)*" (Skinner 1997b). Nevertheless, his conclusion is that, neither diet nor overall growth rate differed between the two samples ontogeny. The effect of thicker enamel in the MP populations do not explain the fewer wear in the posterior decidual dentition and only reinforce that, UP infant diet was, at least, as hard as that of MP infants.

Moreover, UP infants have been found to be under more stress than MP individuals based on quantity of hypoplasias. Skinner (1996) associated this phenomenon to social crowding, vitamin AS malnutrition and/or infections. In 1997, he included on the causes, like dietary supplementation, which can introduce pathogens *(see chapter 3.12.2)*. He also concludes that there was a delay in weaning among Neanderthals. This would support the longer average birth spacing within MP populations than in the UP individuals (Bocquet-Appel & Demars 2000) leading to demographic advantages (*see chapter 2.3.4.c*).

In 2004, Estebaranz *et al* analyzed the correlation between size (AOT) and DE with microwear values unsuccessfully, obtaining similar results than those of Galbany & Pérez-Pérez (2006) confirming the uncorrelation of oclusal wear and microwear signatures (abrassivity of the diet) suggesting that occlusal wear could be highly correlated with cultural and occupational activities instead of diet (Estebaranz *et al* 2004). However, any of those papers considered the relationship of individual and tooth functional age.

The aim of this chapter is multiple: 1) on the one hand, a methodological approach using various wear recording methods to check whether they can be indistinctively used and 2) on the other hand, to check whether a) a correlation between wear and age can be traced, b) whether there were differences between populations and if so, c) if they can be related to an increase in abrasiveness on food.

19.2. Material and Methods

Material included in this analysis is described in table 53 (*chapter 11.1; Table 105*). Both individual age and tooth functional age were considered and, as previously mentioned (*chapter 11.1*), all analyses were performed twice: 1) assuming the same emergence schedule and 2) different timing on neandertals and heidelbergensis than on AMH[271]. So, there would be two tooth functional age variables and also two individual ages' variables: "Qualitative age" would refer to a general qualitative assessment dividing the sample into infant-juvenile-adult[272]. "Individual age" variable refers the individual age-at-death considering 8 ranges of age including: 2-5; 6-10; 11-13; 14-17; 18-25; 26-35; 36-45 and more than 45.

	teeth	INFANT DEC	INFANT PERM (6-10)	INFANT PERMANENT (10-12)	JUVENILE	ADULT	TOTAL
AMH	P3	0	0	2	4	9	15
	P4	0	0	2	3	9	14
	M1	0	1	4	7	11	23
	M2	0	1	2	10	12	25
	M3	0	0	0	1	6	7
	m1	1	0	0	0	0	1
	m2	5	0	0	0	0	5
	Total	**6**	**2**	**10**	**25**	**47**	**90**
NEA	P3	0		1	1	8	10
	P4	0		0	3	9	12
	M1	0		1	7	17	25
	M2	0		0	5	13	18
	M3	0		0	3	8	11
	m1	2		0	0	0	2
	m2	2		0	0	0	2
	Total	**4**		**2**	**19**	**55**	**80**
HEI	P3	0	1		1	3	5
	P4	0	0		1	2	3
	M1	0	2		1	6	9
	M2	0	0		2	7	9
	M3	0	0		1	4	5
	m2	1	0		0	0	1
	Total	**1**	**3**		**6**	**22**	**32**

Table 105. *Population composition. Teeth analyzed on each age category on each population*

Methods used to score wear have been described in chapter 6.1. and include the analysis of digital images of the occlusal and lateral (buccal and lingual) facets to assess DE (dentine exposure), IW (intertooth wear) and CH (crown height). DE was recorded subtracting the dentine area to the TOA and

[271] Previous analysis didn't find any difference on results depending on the pattern chosen so it would be easier to keep the same pattern (Thompkins 1996a,b; Skinner 1997b; Ponce de Leon *et al* 2008; Gunz *et al* 2010) even more when age-at-death is an average value indicating "around" more than a real age but, to avoid possible effects both have been kept.

[272] Infants were divided into: 1) deciduous teeth (which only includes 2-5 years old individuals), 2) permanent teeth from 6 to 10 years old and 3) permanent teeth from 10 to 12 years old.

multiplying this value to 100 to get a percentage of DE: DE = (Σ (DE $area_1$ + DE $area_2$ + DE $area_n$) –TOA)*100. IW was obtained from the subtraction of real DM to reconstructed DM values: IW= $MD_{reconstructed}$ -MD_{real}. Finally, crown height derived from mean value of the 4 main cusps on teeth*bucco-lingual/mesiodistal value: CH= (Σ ($H_{mesiobuccal\ cusp}$ + $H_{mesiolingual\ cusp}$ + $H_{distobuccal\ cusp}$ +$H_{distolingual\ cusp}$)/4)*(BL/MD). A semi-qualitative assessment of DE was included: 1) including 4 DE grades from less than 25% to more than 75% and 2) two variables differentiating teeth without DE into: "No wear" and "some wear"[273].

19.3. Results and Discussion

Age (individual and tooth-functional age) is correlate with tooth wear in all the methodologies used except on IW, which is not correlated to any age variable but to CH, although presenting low correlation values[274] (*Table 106*). In general, individuals' age factor[275] shows lower correlations than more detailed assessment on age at death (Deter 2009).

Although some of the microwear variables are correlated with tooth wear (NH, XH, SH, XDM, SMD, XT, ST and NT)[276], however, they don't follow any general homogeneous pattern and correlations (r) are low (*Table 107*). In general, there is a clear increase of CH (together with a decrease in DE and IW)[277] on early erupted teeth on the "permanent 6-10 years old" occurring in all populations (*Table 108*), which makes sense as teeth included in this category are M1 and some M2 and in both cases teeth are functionally young.

[273] Although DE=0 is happening in 80 individuals out of 197 (40,60% of the entire sample) it seems to be not affecting the results as DE and DE qualitative are also highly correlated.

[274] It should be remembered the high PE of IW.

[275]). The four variables related to age (Individual and tooth age and tooth functional age considering both schedules) are highly correlated too and, as noted on microwear analysis (*see chapter 11.1*), the use of same or different emergence pattern is not affecting results.

[276] CH is correlated with horizontal scratches density and distomesial length of the scratches; IW is correlated with all the horizontal values, mesiodistal standard deviation of the length and total standard deviation. DE is correlated with length (distomesial and total) and standard deviation of the distomesial scratches length. The qualitative assessment of DE is only correlated with density of scratches. One way ANOVA show significant differences by individual range of age, by age at death and tooth age (whichever schedule).

[277] On heidelbergensis, only CH is correlated with individual age and age-at-death but not with tooth age. However, the plot of CH on heidelbergensis shows that what makes the value significant is the low height of the deciduous teeth on Pontnewydd that is actually heavily worn (PN4, 8 years old; Green 1984).

Adults present always the higher DE, IW and lowest crowns and finally, interproximal wear is only significantly different on tooth age (and only on AMH populations)[278] (*Table 109*).

INDIVIDUAL AGE	ALL	AMH	NEA	HEI
DE	0.000	0.006	0.000	0.160
DE (qualitative)	0.000	0.015	0.000	0.086
IW	0.254	0.461	0.400	0.882
CH	0.000	0.003	0.000	0.001
AGE-AT-DEATH				
DE	0.000	0.000	0.000	0.093
DE (qualitative)	0.000	0.000	0.003	0.106
IW	0.538	0.329	0.425	0.816
CH	0.000	0.007	0.000	0.006
TOOTH AGE (same schedule)				
DE	0.000	0.000	0.000	0.766
DE (qualitative)	0.000	0.000	0.004	0.842
IW	0.136	0.003	0.660	0.576
CH	0.000	0.000	0.003	0.022
TOOTH AGE (different schedule)				
DE	0.000	0.000	0.000	0.375
DE (qualitative)	0.000	0.000	0.000	0.089
IW	0.116	0.003	0.335	0.249
CH	0.001	0.000	0.003	0.114

Table 108. *One-way ANOVA by populations and wear methodology on four age categories.*

The analysis of each tooth by "tooth age" considering DE shows that there is a great correlation with the time tooth has been exposed except on some cases (*Table 110*).

- AMH: CC2[279] (M3 presents less wear than expected to its age);

- Neandertals[280]: Ochoz (on M_1 and M_2), Subalyuk (on M_1-M_3), St. Césaire (between mandible and maxilla), Grotta Breuil 2 (on M1), VI 231 (on M1)[281] and La Quina 5 (M_3)[282].

- Heidelbergensis, A13 (Ind 1 differs on M1 pattern being DE higher than expected to its age; more similar to a tooth age of 14-17 years)[283].

[278] However, when values are plotted there is no continuous increase on IW. However if IW is plotted against DE, correlations are high in all populations, with a steady increase in median and mean values on both values, except on heidelbergensis where IW is astonishing stable. It should be remembered that IW shows a great intraobserver error (see *chapter 6.4.4*).
[279] Now the Mesolithic (Hoffmann *et al* 2011) chronology of the fossil is confirmed it should be considered in a wider Mesolithic population to check whether differences are related to postcanine teeth on this chronology.
[280] All the individuals are adults from ~24 to ~36 *yo*
[281] GB2 and VI 231 present lower DE values than expected.
[282] La Quina 5 shows more DE tan expected, similar to a 18-25 *yo* tooth age.

		QUALITATIVE AGE	INDIVIDUAL AGE	TOOTH AGE (equal schedule)	TOOTH AGE (different schedule)	DE	DE qualitative	IW	CH
QUALITATIVE AGE	r	1.000	0.733	0.572	0.663	0.189	0.114	0.129	-0.087
	P		0.000	0.000	0.000	0.008	0.110	0.080	0.245
INDIVIDUAL AGE	r	0.733	1.000	0.867	0.839	0.436	0.329	0.094	-0.293
	P	0.000		0.000	0.000	0.000	0.000	0.204	0.000
TOOTH AGE (equal schedule)	r	0.572	0.867	1.000	0.890	0.539	0.500	0.134	-0.347
	P	0.000	0.000		0.000	0.000	0.000	0.069	0.000
TOOTH AGE (different schedule)	r	0.663	0.839	0.890	1.000	0.482	0.478	0.140	-0.183
	P	0.000	0.000	0.000		0.000	0.000	0.057	0.014
DE	r	0.189	0.436	0.539	0.482	1.000	0.705	0.097	-0.360
	P	0.008	0.000	0.000	0.000		0.000	0.190	0.000
DE qualitative	r	0.114	0.329	0.500	0.478	0.705	1.000	0.104	-0.230
	P	0.110	0.000	0.000	0.000	0.000		0.159	0.002
IW	r	0.129	0.094	0.134	0.140	0.097	0.104	1.000	0.152
	P	0.080	0.204	0.069	0.057	0.190	0.159		0.047
CH	r	-0.087	-0.293	-0.347	-0.183	-0.360	-0.230	0.152	1.000
	P	0.245	0.000	0.000	0.014	0.000	0.002	0.047	

Table 106. *Correlation and significance between age and tooth age variables and ED, IW and CH.*

[283] The age information comes from Wolpoff (1999:530) and actually the rest of the teeth from the individual fit well with the expected age.

		ED	ED qualitative	IW	CH	NH	XH	SH	NV	XV	SV
ED	**r**										
	P										
ED qualitative	r	0.705									
	P	0									
IW	r	0.097	0.104								
	P	0.19	0.159								
CH	r	-0.36	-0.23	0.152							
	P	0	0.002	0.047							
NH	r	0.001	-0.05	0.176	0.154						
	P	0.987	0.488	0.016	0.038						
XH	r	-0.073	0.028	0.149	0.102	-0.005					
	P	0.311	0.694	0.042	0.173	0.949					
SH	r	-0.042	0.037	0.231	0.125	0.127	0.813				
	P	0.554	0.606	0.002	0.094	0.073	0				
NV	r	-0.027	-0.058	-0.017	-0.123	0.001	-0.148	-0.108			
	P	0.71	0.421	0.818	0.099	0.985	0.036	0.126			
XV	r	-0.122	0.004	0.103	0.108	-0.149	0.482	0.227	-0.071		
	P	0.089	0.96	0.163	0.148	0.035	0	0.001	0.314		
SV	r	-0.075	-0.014	0.102	0.052	-0.113	0.387	0.221	0.084	0.829	
	P	0.298	0.842	0.166	0.491	0.111	0	0.002	0.235	0	

		ED	ED qualitative	IW	CH	NH	XH	SH	NV	XV	SV	NMD	XMD	SMD	NDM	XDM	SDM	NT	XT
NMD	r	-0.042	-0.108	0.055	0.077	0.441	-0.169	-0.08	0.292	-0.197	-0.122								
	P	0.555	0.132	0.46	0.303	0	0.016	0.256	0	0.005	0.085								
XMD	r	-0.068	0.041	0.096	0.062	-0.098	0.491	0.275	-0.156	0.584	0.395	-0.152							
	P	0.343	0.563	0.192	0.406	0.165	0	0	0.026	0	0	0.031							
SMD	r	-0.098	-0.012	0.164	0.091	0.054	0.411	0.349	-0.057	0.417	0.342	0.003	0.794						
	P	0.172	0.869	0.026	0.222	0.449	0	0	0.421	0	0	0.966	0						
NDM	r	-0.001	-0.089	0.022	0.119	0.451	-0.148	-0.047	0.023	-0.19	-0.114	-0.13	-0.127	-0.173					
	P	0.986	0.214	0.766	0.11	0	0.035	0.51	0.744	0.007	0.107	0.066	0.072	0.014					
XDM	r	-0.219	-0.095	0.075	0.16	-0.058	0.592	0.414	-0.12	0.559	0.385	-0.031	0.478	0.312	-0.096				
	P	0.002	0.184	0.313	0.031	0.414	0	0	0.09	0	0	0.661	0	0	0.175				
SDM	r	-0.172	-0.072	0.086	0.053	0.035	0.443	0.443	-0.014	0.358	0.344	-0.047	0.283	0.242	0.066	0.75			
	P	0.016	0.312	0.243	0.48	0.623	0	0	0.848	0	0	0.51	0	0.001	0.354	0			
NT	r	-0.023	-0.157	0.082	0.032	0.647	-0.212	-0.093	0.641	-0.234	-0.085	0.661	-0.203	-0.054	0.428	-0.121	0.015		
	P	0.747	0.027	0.269	0.672	0	0.002	0.186	0	0.001	0.229	0	0.004	0.449	0	0.085	0.83		
XT	r	-0.163	-0.006	0.112	0.1	-0.127	0.765	0.504	-0.092	0.852	0.662	-0.221	0.746	0.557	-0.204	0.751	0.52	-0.244	
	P	0.022	0.937	0.129	0.183	0.072	0	0	0.193	0	0	0.002	0	0	0.004	0	0	0	
ST	r	-0.127	-0.01	0.156	0.066	-0.059	0.698	0.648	0.05	0.701	0.754	-0.149	0.551	0.569	-0.144	0.603	0.631	-0.102	0.838
	P	0.075	0.889	0.034	0.375	0.401	0	0	0.484	0	0	0.034	0	0	0.041	0	0	0.147	0

Table 107. *Pearson's correlation between wear variables and microwear.*

	TOOTH AGE	AMH			NEA			HEI		
		DE	IW	CH	DE	IW	CH	DE	IW	CH
	0-2 (3)	0.784	0.009	309.728	0	0	425.393	0	0	811.096
	2-5 (3)	0.997	0.216	362.935						
	6-10 (0)				7.617	0.609	586.72	5.254	0	717.73
P3	11-13 (5)	6.741	0.172	391.805				16.079	0.154	395.236
	14-17 (0)				23.225	0	308.535			
	18-25 (1)	26.562	0.419	222.951	24.583	0.302	343.722			
	26-35 (3)	65.796	0.579	154.778	3.73	0				
	36-45 (0)									
	0-2 (2)	1.507	0.155	231.783						
	2-5 (3)	0	0.248	325.407	0	0.161	395.214			
	6-10 (0)				3.474	0.328	502.835	0	1.139	772.578
P4	11-13 (6)	0.455	0.213	364.653				0	0.527	444.607
	14-17 (0)				10.387	0.26	391.778	0	0.193	354.761
	18-25 (1)	16.088	0.151	212.724	13.163	0.179	313.625			
	26-35 (2)	21.231	0.36	224.133						
	36-45 (0)									
	0-2 (1)	0	0.205	986.035				0.95	0.164	899.399
	2-5 (1)	0	0.822	635.216	0.979	0.967	936.374			
	6-10 (8)	2.834	0.672	600.022	1.814	0.344	750.871	6.149	0.91	916.283
M1	11-13 (2)	0.003	0.219	582.719	16.501	0.784	571.03	1.499		653.098
	14-17 (4)	6.793	0.483	594.73	27.124	0.9	623.628	6.088	0.502	633.213
	18-25 (2)	21.755	0.351	395.247	23.276	0.768	499.258	11.182	0.513	628.216
	26-35 (2)	42.726	0.451	679.219	4.522	0.282	669.148			
	36-45 (3)	37.81	0.596	475.516						
	0-2 (7)	0	0.299	659.056						
	2-5 (3)	0	0.12	492.858	1.158	0.502	811.111	0	0.178	947.406
	6-10 (6)	0	0.483	642.528	10.055	0.892	744.633	3.723	0.178	711.775
M2	11-13 (3)	0	0.628	581.073	3.149	0.128	578.509	0	0.455	581.481
	14-17 (2)	2.206	0.786	704.283	10.307	0.914	699.346			
	18-25 (1)	0.009	0.355	411.478	10.307	0.914	699.346			
	26-35 (3)	24.062	0.806	442.425						
	36-45 (0)									
	0-2 (1)	0	0.222	432.207	4.334	0.336	758.173	0	0	1.015.966
	2-5 (2)	0	0.400	667.222	0.005	0	565.355	3.150	1.644	654.489
	6-10 (2)	0	0.637	697.77	3.236	0.951	848.187	0	0.400	290.521
M3	11-13 (0)				0	0.364	534.126			
	14-17 (0)									
	18-25 (1)	3.733	0.094		10.775	0	271.327			
	26-35 (1)	0	1.028	381.390						
	36-45 (0)									

m1	0-2 (1) 2-5 (0) 6-10 (0) 11-13 (0)	0		309.099	6.545	0.333	367.595				
m2	0-2 (3) 2-5 (0) 6-10 (1) 11-13 (0)	1.904 33.261	0.593 0.475	386.107 453.663	4.051	0.270	563.363	11.046	0.260	425.412	

***Table 109**. Mean values on each population and tooth for the wear values (in brackets sample size of each age category.*

	LA QUINA (20-30)	OCHOZ (25)	SUBALYUK (25-35)	ST. CÉS (36)	VI-231 (24)
P4-P3	6	6		0	
M1-P4	18	11		4	
M1-M2	6	13	14	1	20
P3-M2	0	-4		-2	6
M2-M3	7	6	6	5	7

***Table 110.** Distance (in mean ~ages) found in the sample deferring from the general pattern. In brackets, individual age.*

Except for Grotta Breuil, the rest of the individuals include more than one tooth so, differences have been drawn within the individual's variability. La Quina presents higher DE than expected on RM^1 and M_3 (*Figure 221*)[284].

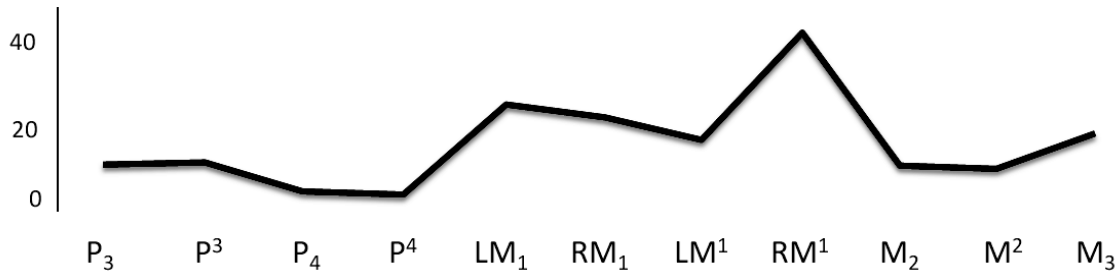


***Figure 221**. DE values of each tooth of La Quina.*

Ochoz presents a clear lateral asymmetry (directional as it happens in all the teeth from the side) showing left side teeth much more wear than the right. The asymmetry is much more evident on P3 (48%) followed by M1 (24%), P4 (16%) and finally M2 (6%) (*Figure 222)*. The asymmetry affects CH too although not IW.

[284] Although RM^1 DE is higher than expected within the individual, the only surprising value in the tooth age of the complete sample happens on the M_3

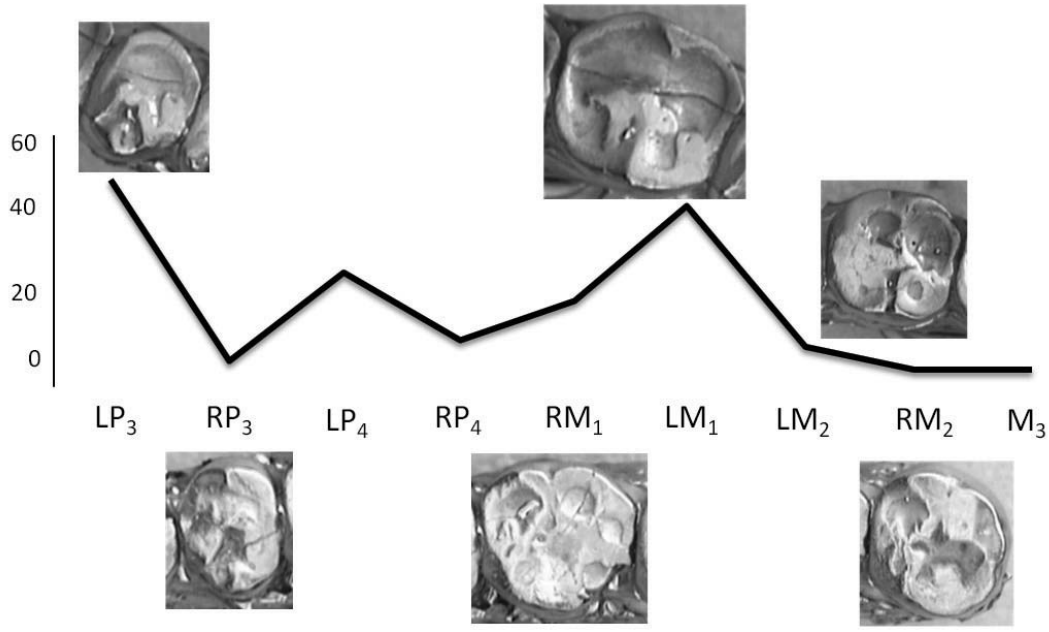


***Figure 222**. DE values of each tooth of Ochoz. The asymmetry is clear having left teeth higher DE values than right ones. Images of the individual show the occlusal caption. Teeth on the upper part of the figure are left side and at the bottom, right side. Teeth represent (from left to right): P_3, M_1 and M_2.*

Saint Césaire[285], Vindija 231 (*Figure 223*) and Subalyuk on the contrary, present completely normal patterns internally, related to the emergence schedule. Therefore, the differences observed affected all teeth, being "normal" within the individual. However, at Vindija, teeth DE's distance (the wear quickness) between each pair of teeth is higher than expected on the M_1, which could be related to the buffering effect of the last tooth of the series (Richards & Miller 1991; Constandse-Westermann 1997; Jackes 2000: 449).

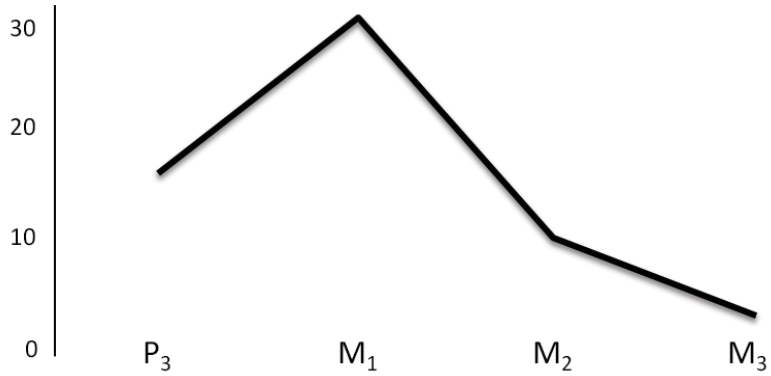


***Figure 223**. DE values of each tooth of Vindija 231.*

[285] The differences on Saint Césaire shows that it is M_1 and M_2 that present slightly more wear than the maxillary teeth but this is not happening in the premolars, showing similar patterns. Moreover, in any of those cases, there is an asymmetry in the individuals' microwear (*see chapter 6.5.4*)

Considering the complete sample, CH tends to decrease with tooth age; however, the minimum decrease occurs on M1-M2 in all populations. This might be indicating higher pressures to keep those teeth functional more time. Main differences between populations are related to the smaller DE on neandertals and even less on heidelbergensis to a given tooth age (Smith 1976; Skinner 1997b). It is especially noticeable that AMH worn slowly at first stages varying between 0-2 and 11-13, ~0- ~15% DE, but from 13 years on, AMH teeth wear quicker than Neandertals and Heidelbergensis (*Figure 224*). This result fits well with the conclusion that Gambarotta (1995) reached after examining Middle and Upper Paleolithic populations in North Africa, finding higher rates of wear on UP individuals. However, it is not easily explainable as enamel is thicker on AMH, which would be related to slowly attritional rates on permanent teeth (Olejniczak *et al* 2008b). Finally, it should be noted the deciduous place in the plot. All individual values present higher DE to a given age than the permanent teeth. In the AMH, were two ages are present, the increase on wear between m1-2 is astonishing (from ~3% to ~33%)[286].

Results point towards a lack of correlation with emergence, as highlighted by Smith (1977a,b); however, wider sample sizes would be needed as segmentation by age, tooth and population makes comparisons unfeasible. Only when considering qualitative ages (and only on "adults"; older than 18 years old category), sample is big enough. However, this category includes too much ages-at-death.

The last attempt on this chapter is the characterization of populations' diet and rate of wear. Skinner (1997b) found no differences on wear rates between MP and UP on postcanine teeth. Infant and juvenile individuals actually appear in this sample completely overlapped. However, there is no relation with food abrassivity derived from NT (density of scratches) or XT (length of the scratches) and regression is not significant (neither lineal nor quadratic and residuals are not explaining any microwear variable). If values equaling 0 are deleted, quadratic correlation is significant between individual age (r=0.22 P=0.013) and on tooth age (r=0.52 P=0.000) and DE. However, in none of the cases, residuals from macrowear regression with age, are correlated to density of scratches (individual age P=0.90; tooth age P=0.39). Therefore, from

[286] However, age is very different from ~5-7 (St. Germain 3 and 5, Solutre and Caldeirao 11) to ~11 (Caldeirao 2) and teeth come from different levels, cultures and areas. Solutre is not surely Paleolithic and Caldeirao 2 would be the older individual. But all of them belong to the LUP on Western Europe so, differences found can be assumed to be real although sample on 6-10 years is only 1.

those analyses, Skinner (1997b) hypothesis concerning dietary shifts in the Upper Pleistocene cannot be proven nor rejected.

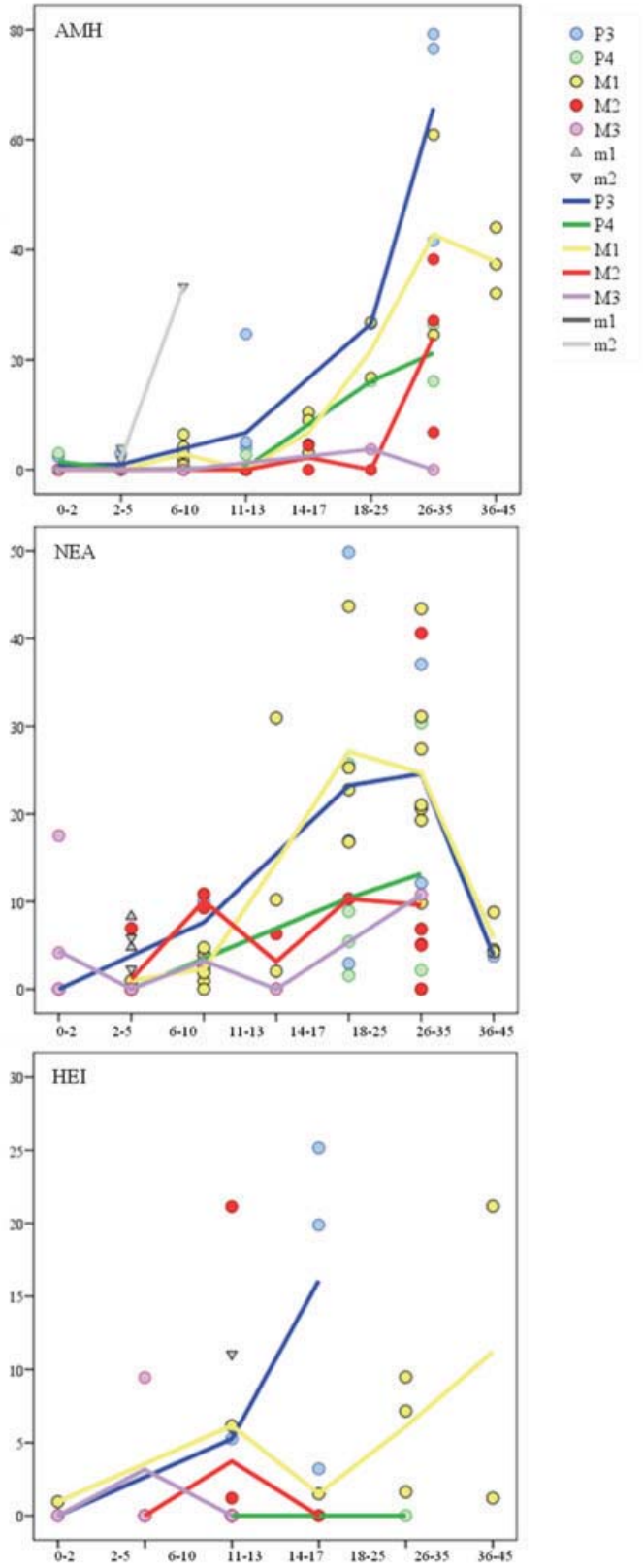


***Figure 224**. Wear rates on each tooth type by population. Axis Y represents DE quickness and axis X represents tooth functional age. Not to scale.*

In a methodological way, it could be interesting to assess changes on DE, IW and CH on series of teeth within the same individual independently of the age to establish wear rates (similar to the tentative analysis made on the individuals differing from the pattern expected) within populations following the methodology developed by Miles (1958, 1963, 1978). This approach would require wider samples with multiple teeth and it is not exempt of criticism (Miles 2001) but it would contribute to the understanding of wear rates within populations as it is calibrated by internal data rather than external standards (Murphy 1959a,b; Lavelle 1970; Scott & Turner 1988). Further improvements on each tooth emergence schedule would tentatively lead to the establishment of a year-based sequence which could allow comparisons between populations. As differences between mandible and maxilla have been reported (Hillson 2002; Mahoney 2005: 22), this variable should be included. In this sample, it would have made results even less reliable as sample would have become too small.

Compared to other analyses, the preliminary results presented here point to the better representation of correlations in quadratic equations (Galbany *et al* 2010); and, contrary to what shown by Molleson & Cohen (1990) Benazzi *et al* (2008), in this sample CH and DE correlations are low but significant (r=-0.360; P=0.000). IW, although might be informative of age or masticatory forces (Begg 1954; Wolpoff 1971a,b; Smith 1976) in this sample, it has not show significant correlations with other wear methods and ages (Biggerstaff 1975)[287].

[287] Probably because of the heterogeneity of the sample. Nevertheless, partial analysis within the individual doesn't seem to reinforce Begg's correlation on aboriginal Australian dentitions in which P_4 presents the lower IW (~5.2%) and M_1 the highest (~17.7%).in any case, it should be remember the high PE shown by this method (*see chapter 6.4.4*), which prevents from any conclusion.

ANEXO 7

20. TOOTH SHAPE VARIABILITY

20.1. Introduction

Human tooth crowns consist on small elements (cusps), varying in number, surrounded by occlusal and marginal ridges, and grooves or fissures of varying depths, which divide the tooth occlusal surface into the cuspal and ridge components (van Reenen *et al* 1992: 355; Scott & Turner 1997: 3). The presence/absence variation and qualitative assessment of the combination of these features can be used to define the non-metric variation of teeth and to assess the occlusal morphological variation.

Morphological variation has a deep and wide history in human evolution, especially since 1970s (Wolpoff 1971a, 1979, 1982 Tillier 1979; Johanson et al 1982; Wood & Abbott 1983; Wood *et al* 1983, 1988; Wood & Uytterschaut 1987; Grine 1989; Bermúdez de Castro 1986, 1988, 1993; Wood & Englema 1988; Scott & Turner 1997), although size has been more widely used in human dental variation (in both extinct and extant species). The variability of dental traits of human populations was early analysed by Campbell (1925), Dahlberg (1945, 1950, 1963, 1965) and Pederson (1949) (*cit. in*: Katzenberg & Saunders 2000: 114). Those researches already noticed the problems regarding interobserver results comparisons. Dahlberg tried to solve this problem by constructing a set of dental moulds including an standard range of 12 characters in the permanent dentition (Katzenberg & Saunders 2000: 114). In 1990s, the development of ASUDAS (*Arizona State University Dental Anthropology System*) was used to quantify discrete characters (Turner *et al* 1991; Scott & Turner 1997) and soon incorporated to fossil description (Bailey 2000, 2002a,b; Irish & Guatelli-Steinberg 2003; Martinón-Torres *et al* 2006, 2007). More recently, the introduction of geometric morfometrics (Bailey & Lynch 2005; Martinón-Torres *et al* 2006; Gómez-Robles *et al* 2007, 2008, 2011a,b; Gómez-Robles 2010) allowed analyses on structures with little variation (Pérez *et al* 2006), visualizing subtle differences (Rohlf & Marcus 1993). There are also statistical reasons for using GM instead of classic morphometrics derived from the vast statistical theory developed in the field (Adams *et al* 2004). Some researchers have pointed out the problem of working with 3D structures while analysing them as 2D planes, mainly relative to the distortion of the original size and shape (Frieß 2003).

The differences between the two approaches (2D or 3D), evaluating possible advantages and disadvantages, have been summarized by Gómez-Robles (2010: 79).

The geometric morphometrics analysis made in this dissertation do not focus on taxonomy/phylogeny issues, as most morphological studies do (Wood & Abbot 1983; Wood *et al* 1983; Wood & Engleman 1988; Suwa *et al* 1996; Bermúdez de Castro *et al* 2003; Strait & Grine 2004; Bailey & Linch 2005; Martinón-Torres *et al* 2006, 2007; Gómez-Robles *et al* 2007, 2008; Skinner *et al* 2008, 2009; Bailey *et al* 2009; Gómez-Robles 2010), but on the variability within populations (Hanihara & Ishida 2006; Hanihara 2008) that might, or might not, be related to dietary/ecological factors (Bernal *et al* 2010; Pérez *et al* 2010, 2011). One of the first researchers who established a relationship between size, shape and function on the human dentition was Weidenreich (1947), who described the reduction of dental size and the loss of cusps complexity as a result of brain expansion in an integrating approach of the craneo-facial complex. His theory suggested that the expansion of the brain reduced the cerebral space provided to teeth. As teeth became smaller they could accommodate fewer cusps, which led to a reduction of their complexity. The same year, Abbie (1947) demonstrated the inconsistence of this theory because within living *H. sapiens*, large brains show no correlation with smaller teeth. However, Greene revisited the idea of complexity reduction on teeth along human evolution in 1970s, with its greatest impact on the Neolithic. It should be emphasized that differences in tooth shape are the result of long-term evolutionary processes, through many generations, and are not specific of individual's adaptations (Brace 1967; Greene 1970). Therefore, analyses on tooth shape have finite resolution limits; *i.e.* differences in tooth shape between closely related species or within a single species can be functionally meaningless (Teaford 1994). Nevertheless, developmental analyses on occlusion functionality showed that the *protocone* was the most important tooth cusp in functional terms (Kay & Hiiemae 1974) and recent studies showed that this cusp is the less affected from sexual dimorphism in modern humans (Kondo *et al* 2005), also being the biggest of the molar cusp (Reenen et al 1992: 340).

The morphological variation of teeth among the Upper Pleistocene populations has already been studied by Zilberman & Smith (1992a,b); who used classic morphology and tooth size to establish phylogenies. Their study showed that Neandertals and modern humans wear clearly

different in their tooth shape and classification of the individuals was correct in 93-94% of the cases. Recent quantitative and qualitative studies (Bailey 2000, 2002a,b, 2004a,b, 2006a,b; Bailey & Linch 2005) confirm the specific classification of the individuals. These researchers, however, have not paid enough attention to intra-specific variation. In 2002, Bailey included teeth from Cova de l'Aragó (Tautavel, France) and Mauer (Germany) as comparative samples for Neandertal teeth, and sometime later Gómez-Robles (2010) also used Arago in her study. Although their methods were not completely equal and the samples differed, both studies highlighted the specificities of Arago, which showed mixed "proto-neandertal" traits (Bailey 2002a,b), though no further analyses was performed on those distinctive teeth.

20.2. Material

Sample size is the same as used in chapter 18 (*see chapter 18.2*) including casts from the University of Barcelona (Prof. A. Pérez-Pérez) as well as from Washington University (Prof. E. Trinkaus).

Phylogenetic analyses of dental shape with geometric morphometrics have focused on a single tooth in a number of species (Bailey 2002a,b, 2004a,b; Bailey and Linch 2005; Martinon-Torres *et al* 2006; Gómez-Robles *et al* 2007, 2008; Quam *et al* 2009). In the present analyses only two populations were considered (Neandertals and modern humans) and both the within and between populations variability was studied. The European fossil species studied included fossil specimens ranging from ~200 *Ka* to ~30 *Ka* (*H. neanderthalensis*) and from ~40 *Ka* to ~10 *Ka* (*H. sapiens*). Skhûl and Qafzeh populations from the Near East were also included in the analysis. All the post-canine teeth (Pm3, Pm4, M1, M2 and M3), both mandibular and maxillary, were analyzed. The overall sample analyzed included 1,802 teeth, of which 1,061 were postcanine corresponding to 529 individuals (*Table 111*). The anterior dentition has been recently analyzed with GM by Gómez-Robles (2010) and Gorka *et al* (submitted).

POPULATION	SITE	INDIVIDUAL	COUNTRY	CRONOLOGY	OIS	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3
	QAFZEH	Q5	Israel	90-100 Ky (1)	5	×		×							
Early AMH		Q9	Israel	90-100 Ky (1)	5	×	×	×	×	×	×	×		×	×
		Q11	Israel	90-100 Ky (1)	5		×	×	×		×	×	×	×	
	SKHÛL	SK6	Israel	119 Ky (2)	6										×
Early	ARCY	Arcy 8	France	Würm I (18)	4							×	×	×	

Neanderthal		Arcy Unn B9IV66 99	France	Würm I (18)	4								×	
	COMBE GRENAL	CGIV	France	85-75 (5,6,7)	5a						×	×		
		CGXIII	France	85-75 (5,6,7)	5a			×						
	COUPE GORGE	MM4	France	130 Ky (10)	6	×	×							
	KULNA	KU-1	Check	50±5 (10)	3	×	×	×						
	LA QUINA	La Quina 9	France	65 Ky (23)	4									×
	MONSEMPRON	Monsempron2	France	Early Wurm (14)	4			×						
		Monsempron3	France	Early Wurm (14)	4	×	×							
	MONT GAUDIER	MG5	France	130 (11)	6							×		
	MONTMAURIN	MM1	France	130 Ky (10)	6	×	×					×	×	
	PONTNEWYDD	PN11	Great Britain	200 ±25 kyr (3)	7							×		
		PN12	Great Britain	200 ±25 kyr (3)	7			×						
		PN19	Great Britain	200 ±25 kyr (3)	7					×				
		PN4	Great Britain	200 ±25 kyr (3)	7			×						
		PN5	Great Britain	200 ±25 kyr (3)	7						×			
		PN7	Great Britain	200 ±25 kyr (3)	7						×			
		PN8	Great Britain	200 ±25 kyr (3)	7								×	
	SHOVAK	Shovak	Israel	Early Last Glacial (19)	4									×
	STEINHEIM	ST	Germany	250 Ky (4)	9		×	×	×	×				
	SUBALYUK	S-1	Hungary	Early Würm (19)	4								×	
	TABUN	TB misc	Israel	170 Ky (9)	7								×	
		TB-1	Israel	116 Ky (8)	6			×						
	KRAPINA	K001	Croatia	130 Ky (48)	6								×	
		K006	Croatia	130 Ky (48)	6								×	
		K007	Croatia	130 Ky (48)	6									×
		K010	Croatia	130 Ky (48)	6								×	
		K025	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K026	Croatia	130 Ky (48)	6		×							
		K026	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K027	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K028	Croatia	130 Ky (48)	6	×								
		K028	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K029	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K030	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K031	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K032	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K033	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K034	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K035	Croatia	130 Ky (48)	6						×			
		K038	Croatia	130 Ky (48)	6	×								
		K040	Croatia	130 Ky (48)	6		×							
		K041	Croatia	130 Ky (48)	6		×							
		K042	Croatia	130 Ky (48)	6		×							
		K043	Croatia	130 Ky (48)	6		×							
		K044	Croatia	130 Ky (48)	6		×							
		K045	Croatia	130 Ky (48)	6	×								
		K047	Croatia	130 Ky (48)	6		×							
		K049	Croatia	130 Ky (48)	6		×							
		K050	Croatia	130 Ky (48)	6						×			

		K053	Croatia	130 Ky (48)	6	×									
		K055	Croatia	130 Ky (48)	6	×									
		K058	Croatia	130 Ky (48)	6					×					
		K077	Croatia	130 Ky (48)	6								×		
		K079	Croatia	130 Ky (48)	6								×		
		K080	Croatia	130 Ky (48)	6								×		
		K081	Croatia	130 Ky (48)	6								×		
		K086	Croatia	130 Ky (48)	6									×	
		K096	Croatia	130 Ky (48)	6				×						
		K097	Croatia	130 Ky (48)	6				×						
		K098	Croatia	130 Ky (48)	6				×						
		K099	Croatia	130 Ky (48)	6					×					
		K100	Croatia	130 Ky (48)	6			×							
		K101	Croatia	130 Ky (48)	6				×						
		K107	Croatia	130 Ky (48)	6									×	
		K108	Croatia	130 Ky (48)	6										×
		K109	Croatia	130 Ky (48)	6					×					
		K110	Croatia	130 Ky (48)	6	×									
		K111	Croatia	130 Ky (48)	6						×				
		K112	Croatia	130 Ky (48)	6		×								
		K113	Croatia	130 Ky (48)	6							×			
		K114	Croatia	130 Ky (48)	6						×				
		K115	Croatia	130 Ky (48)	6		×								
		K116	Croatia	130 Ky (48)	6	×									
		K116	Croatia	130 Ky (48)	6			×							
		K117	Croatia	130 Ky (48)	6		×								
		K118	Croatia	130 Ky (48)	6							×			
		K134	Croatia	130 Ky (48)	6			×							
		K135	Croatia	130 Ky (48)	6				×						
		K136	Croatia	130 Ky (48)	6			×							
		K163	Croatia	130 Ky (48)	6					×					
		K165	Croatia	130 Ky (48)	6				×						
		K169	Croatia	130 Ky (48)	6				×						
		K170	Croatia	130 Ky (48)	6					×					
		K171	Croatia	130 Ky (48)	6			×							
		K176	Croatia	130 Ky (48)	6					×					
		K177	Croatia	130 Ky (48)	6				×						
		K178	Croatia	130 Ky (48)	6					×					
		K180	Croatia	130 Ky (48)	6					×					
		Kr 45 (MAX A)	Croatia	130 Ky (48)	6			×							
		Kr 46 (MAX B)	Croatia	Level 7 (48)	4			×							
		Kr 47 (MAX C)	Croatia	Level 5 (48)	5			×							
		Kr 49 (MX E)	Croatia	Level 4 (48)	6	×	×								
		Kr 52 (MD B)	Croatia	Level 5 (48)	5								×		
		Kr 55 (MD E)	Croatia	Level 5 (48)	5						×		×	×	
		Kr 57 (MD G)	Croatia	level 6 (48)	4									×	×
		Kr 58 (MD H)	Croatia	Level 3 (48)	6						×	×	×		
		Kr 59 (MD J)	Croatia	Level 4 (48)	6	×						×	×	×	
		Kr54 (MD D)	Croatia	Level 4 (48)	6							×	×	×	
Modern Neanderthal	ENGIS	Engis 2	Belgium	26820 ± 340 (20)	3			×					×		
	FONTECHEVENUE	Fontechevenue 2	Francia	Würm III (21, 22)	3			×							
	GIBRALTAR	GB2	Spain	50 *Ka* (33)	3								×		
	LA FERRASSIE	LF 8	France	35-45 *Ka* (36)	3			×					×		
	LE MOUSTIER	LM	France	40,9±2,0 (24)	3	×	×	×	×			×	×	×	

	MALARNAUD	Malarnaud	France	40 Ky (15)	3								×		
	MARILLAC	M71-C10F11-88	France	40-45 Ky (42)	3					×					
		M70-C9F13-9	France	40-45 Ky (42)	3		×								
	PETIT PUY MOYEN	PPM1	France	Würm II (17)	3						×	×	×	×	
		PPM3	France	Würm II (17)	3						×		×		
		PPM4b	France	Würm II (17)	3										×
		PPM2	France	Würm II (17)	3					×					
	PLANCARD	P1	France	Mousterian (34, 37)											×
	SIDRÓN	SDR007	Spain	42-44 ky (25)	3								×	×	
		SDR005	Spain	42-44 ky (25)	3									×	×
		SDR015	Spain	42-44 ky (25)	3									×	
		SDR012	Spain	42-44 ky (25)	3			×							
	SIMA DE LAS PALOMAS	SP84	Spain	43-40 Ky (47)	3								×		
		SP29	Spain	43-40 Ky (47)	3									×	
		SP80	Spain	43-40 Ky (47)	3									×	
	ST CÉSAIRE	St Cesaire	France	36,5 ± 2,7 (35)	3			×	×	×				×	×
	VINDIJA	VI-206	Croatia	29-45 Ky (30)	3								×	×	×
		VI-259	Croatia	29-45 Ky (30)	3				×						
	ZAFARRAYA	Z7	Spain	33,400-27 Ky (34)	3		×	×							
		Z25	Spain	33,400-27 Ky (34)	3			×							
		Z13	Spain	33,400-27 Ky (34)	3									×	
	ABRI PATAUD	AP-3	France	20 Ky (16)	2			×	×						
		AP-1	France	20 Ky (16)	2	×	×				×		×	×	
	ALMONDA	Cisterna1	Portugal	18 Ky (40)	2						×				
		Cisterna2	Portugal	18 Ky (40)	2	×	×	×							
	BADGER HOLE	BH 1	France	proto-solutrien (33)	2								×		
	BARMA GRANDE	BG16692	Italy	25 Ky (41)	3								×		
		BG4	Italy	25 Ky (41)	3		×	×					×	×	
		BG16697	Italy	25 Ky (41)	3									×	
	BLANCHARD	Les Rocges 2	France	Würm-aurignacien (33)	3										×
	BOIS RAGOT	BR03	France	12,6-11,5 Ky	2									×	
	BRASSEMPOUY	884	France	34-30 Ky (38)	3									×	
	DOLNI VESTONICE	DV13	Check	26,640 ± 110 (26)	3			×		×			×	×	×
		DV14	Check	26,640 ± 110 (26)	3			×							
		DV15	Check	26,640 ± 110 (26)	3			×						×	×
	ISTURITZ	IV 1942 1950 10	France	16-12 Ky (43)	2								×		
AMH		IV 1942 Aurign Sup	France	Aurignacien	3										×
		Aurign 1946 1950	France	Aurignacien	3					×					
	LA MADELAINE	La Madeleine1	France	11.940 ± 300 (39)	2		×	×							
	LES ROIS	R50-4	France	~ 20 Ky (45)	2								×		
		Rois 16	France	~ 20 Ky (45)	2								×		
		R-51,30	France	~ 20 Ky (45)	2								×		
		Rois 148	France	~ 20 Ky (45)	2										×
		R-51,14	France	~ 20 Ky (45)	2										×
		R-51,23	France	~ 20 Ky (45)	2						×				
		Unn	France	~ 20 Ky (45)	2			×							
		R-51,15	France	~ 20 Ky (45)	2					×					
		Germ Rois Germ	France	~ 20 Ky (45)	2					×					
	MLADEČ	Mladeč 2	Check	31,320 + 410 - 390 (27, 28)	3	×		×		×					
		Mladeč 10	Check	30-31 Ky (27, 28)	3					×					
	MONT GAUDIER	MG3	France	15 Ky (12, 13)	2			×							

MOURIN	Mou-1	France	magdalenien IV (10-14 Ky) (33)	2					×		
OETRANGE	O1	France	Würm-aurignacien (33)	3							×
PŘEDMOSTÍ	PRED-XXX	Check	15-18 Ky (29)	2							×
RANCHOD	Ran80	France	10 Ky (46)	2		×					
	Ran15	France	10 Ky (46)	2						×	
VINDIJA	VI-232	Croatia	27 Ky (31,32)	3					×		
	VI- 022	Croatia	27 Ky (31,32)	3				×	×	×	

Table 111. *Teeth analyzed in each individual. Numbers in parenthesis indicate reference: (1) Valladas 1988; (2) Mercier et al 1993; (3) Green et al 1989; (4) Street et al 2006; (5) Farizy C 1990; (6) Laville et al 1980; (7) Garralda & Vandermeersch 2000; (8) Grün & Stringer 2000; (9) Mercier & Valladas 2003; (10) Rink et al 1995; (11) Mann & Vandermeersch 1997; (12) Duport 1969; (13) Gambier D 1986; (14) Oakley et al 1971; (15) Wolpoff 1999; (16) El Mansouri et al 1996; (17) Vandermeersch 1965. According to Valoch 1968, ~ 40 Ka; (18) Leroi-Gourhan 1958; (19) Trinkaus E 1987; (19) Thoma 1966 ; (20) Toussaint & Pirson 2006; (21) Vallois 1958b: 157; (22) Debénath 1975; (23) Mellars 1996; (24) Mellars & Grün 1991; (25) Lalueza-Fox et al 2005; (26) Moncel MH & Svoboda J 1998; (27) Wild et al 2005 ; (28) Teschler-Nicola 2006 ; (29) Veleminska & Bruzek 2008;(30) Smith et al 1985; (31) Wolpoff et al 1981; (32) Ahern et al 2004; (33) Oackley et al 1971 ; (34) Hublin et al 1995; (35) Mercier et al 1991; (36) Blades 2002; (37) Genet-Varcin E 1972; (38) Gambier et al 2004; (39) Laville et al 1980; (40) Trinkaus et al 2003a; (41) Schumann 1995; (42) Fizet et al 1995; (43) Pétillon 2006; (44) Gambier D 1990/1991; (45) Debénath 1975; (46) d'Errico & Giacobini 1985; (47) Walker et al 2008; (48) As isolated teeth cannot be ascribed to any particular layer, the general average dates (Rink et al 1995; Karavanić 2004) are given. Only mandibles and maxillas can be ascribed to a particular layer. In these cases, Smith F (1976) has been followed.*

From the 1,061 available teeth, the final effective analyzed sample only included 247 teeth (*Table 112*), since teeth not showing clear oclusal reliefs for landmarck definition were not considered. The whole dental collection was revised and dental crowns suitable for GM analysis were imaged and analyzed. Five distinct population categories were considered: 1) early *H. sapiens* (N=19, including Skhûl & Qafzeh from the Near East), 2) early *H. neanderthalensis* 250-50 *Ka* (N=44, not including OIS-3 specimens), 3) Krapina Neandertals, considered separately because it included a large sample that could represent an homogeneous population (for species comparisons with LDA they were included into the Neandertal sample), 4) late *H. neanderthalensis* OIS 3 (N=37), 5) modern *H. sapiens* 40-10 *Ka* (N=60, Upper Paleolithic).

Group	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3	Total
Early *H. sapiens*	2	2	3	2	1	2	2	1	2	2	19
Early Neanderthal	4	5	7	2	3	3	4	7	7	3	44
Krapina	9	12	8	7	8	10	11	9	9	3	87
Late Neanderthal	1	2	8	2	2	0	1	8	9	4	37
Modern *H. sapiens*	3	5	11	2	6	3	1	12	9	8	60
TOTAL	**19**	**26**	**37**	**15**	**20**	**18**	**19**	**37**	**36**	**20**	**247**

***Table 112**. Effective sample analyzed by tooth and population. During the text analyses will be performed considering the populations (Neandertals-Modern Humans) and groups (Early AMH, Early Neandertals, Modern AMH, Modern Neandertals). Due to the quantity of Krapina individuals included, in bivariate analyses, they will be highlighted and separated from the rest of the groups but on the statistical analyses, they will not account as another group or population.*

20.3. Methods

Geometric Morphometrics has revolutioned comparative anthropology studies by reinterpreting size and shape concepts. Although the first studies applying Geometric Morphometrics appeared by the end of the 20th century (Bookstein 1991, 1997; Rohlf & Marcus 1993), teeth were not analysed until recently, being the pioneering works of Bailey & Linch (2005), Martinón-Torres *et al* (2006) and Gómez-Robles *et al* (2007, 2008). Methodologies are not completely equal but the analytical procedures were similar. Methods and theoretical perspectives have been brilliantly described by Gómez-Robles (2010). In this thesis the methodology described by Martinón-Torres *et al* (2006) and Gómez-Robles *et al* (2007) was followed and, therefore, no deep description of all the procedures will be made.

GM can be defined as a quantitative description of the shape. The method aims at the study of the form from the displacement in the plane (2D) and the space (3D) of *landmarks* preserving the complete information of the spatial order relatively to data by superposing homologous landmarks of various individuals. The available software reduces the distances between landmarks minimizing rotation, translation and scaling. Values obtained represent components of the transition between shapes represented as a point in the space referred to a mean value (centroid) from the available sample. GM analysis can be structured in four main steps: a) landmark definition, b) tooth selection, c) digitalization, and d) statistical analyses.

20.3.1. Landmark definition

Human crowns are composed of small elements referred as cusps, which highlight on the surface by the presence of marginal ridges (Reenen *et al* 1992: 355). Grooves and fissures divide the crown into several cuspal areas and despite general shapes tend to be conservative, variation in cusps, grooves number, location and relative importance vary a lot within populations (Scott & Turner 1997). Landmarks provide a means to sampling form (O'Higgins 2000) and, by definition, they need to be homologous points among analysed individuals, both in location and function (Bookstein 1991; O'Higgins 2000; Robinson *et al* 2002; Zelditch *et al* 2004; Catalano *et al* 2010). Therefore, the definition of landmarks needs to be made only on homologous points. GM analysis on cusps need to include the minimum number of cusps observed in the sample, which implies using *type II* landmarks (Bookstein 1991), with the landmarks located at maximum (cusp tip) or minimum (valley) points of a given structure.

Robinson *et al* (2002) focused on the importance of predefining landmarks on teeth. If landmarks are not reliably located, they can lead to inconsistencies in the analyses and/or dilution of "real" differences. They focused on the landmark positioning impact on planar procrustes analysis and found poorly reliable results on the occlusal surface. However, the complexity of their landmarks was greater than that used in this dissertation. They also described orientation problems when acquiring images, which have been considered in this research (*Annex 2.8*). Newly developed software might help to account for the errors due to multiple causes, such as *TPSbias* by Rohlf (http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html), although nowadays it can only account for error in estimating average shapes.

It is, though, more important the correct definition of the points to be analysed. Cusps are the easiest points to be recorded, although some researchers have indicated that they play little (if any) role in mastication, at least on primates. Cusps might be useful only as a positioning mechanism during tooth eruption (Campbell 1939; Schwartz 1959; Wolpoff 1973; *cit. in*: Molnar & Ward 1976). Therefore, reassessment of landmarks should be considered. In this project I chose to use the landmarks defined by Martinón-Torres *et al* (2006) and Gómez-Robles *et al* (2007) because their locations were easily replicable and they could be

found in all specimens. However, I am aware they might not be the most informative points for analyses on masticatory forces. On molars, landmarks used correspond with apex of cusps (type II): only on M_1 the *hypoconulid* was included; on M^3 the *hipoconid* was not included as it was not always present in all samples; on premolars, landmarks corresponded with apex of cusps (type II) and foveas (the deepest point of the fovea or the point in which the central groove meets the lateral grooves; type I-II).

Semi-landmarks were also used (Gomez-Robles *et al* 2007) since some interesting structures do not present proper landmarks (Pérez *et al* 2006). Some analyses also allow the use of contour points (*ex*. Fourier Analysis; Souday 2008), but they are unable to put together information from landmarks and contours (Gómez-Robles 2010), since cusps are not only located in relation to their inner distance but also relative to a finite internal space delimited by the outline, which can be defined by the semilandmarks (Bookstein 1997). Moreover, in some cases, outlines and semilandmarks offer the same result on classification (Sheets *et al* 2004).

Semilandmarls are usually defined as a set of points that draw a curve functioning as type III landmarks (Bookstein 1991). These landmarks are defined as extreme points with at least one deficient coordinate. They are not completely homologous among individuals and are the least reliable points (Gómez-Robles 2010). However, semilandmarks, as opposed to from type III landmarks, have fewer degrees of freedom than the number of coordinates, which define their position. They are dependent on two other points (contiguous semilandmarks) so that its position is considered relative to other coordinates. They can be analysed in two different ways: as type III landmarks, which will weight both data sets equally (cusps –type II landmarks– and outline –type III landmarks), or as sliding semilandmarks along the curve (Pérez *et al* 2006). The sliding can be performed reducing the procrustes distance between each specimen and the consensus (Sampson *et al* 1996; Bookstein *et al* 2002; Kieser *et al* 2007) or by sliding the semilandmarks along a parallel line on the curve to the minimum energy required between each specimen and the consensus (Bookstein 1997; Sheets *et al* 2004; Gunz *et al* 2005). Although points on semilandmarks are not homologous between specimens, the area (contour/curve) they define should be (Slice 2005; Pérez *et al* 2006). Mean values and discriminant analyses derived in all instances are mostly similar and independent on the algorithm, but the configuration of the PCA might result different and functions of the

discriminant analyses (DA) might be explained mostly by different structures. Pérez *et al* (2006) advised to avoid differences due to the use or one or another method by using a large set of semilandmarks. However, this could lead to the increased weight of the curves and to parametric statistical problems (Gunz *et al* 2005).

In this dissertation, the *procrustes distance* method was preferred following Gómez-Robles *et al* (2007) and Gómez-Robles (2010), although some authors (Slice 2007) disagree that this method is effective for limited samples. Its use in teeth seems, though, justified following Bernal (2007). The semilandmarks were defined from 30 lines automatically drawn on the teeth digital image from the centroid to the edges. The centroid was derived from the four most extreme cusps in molars and from the two main cusps and the two foveas (mesial and distal) on premolars. This decision limited the number of teeth that could be analysed to those in which those structures were possibly identified. The presence of more cusps (Gómez-Robles *et al* 2011) was not taken into account but the absence of a necessary cusp provoked the loss of the individual. The centroid was generated with *MakeFan 6.0* (IMB software; Sheets 2001). From this point, 30 radial equidistant lines were thrown in 360º. If the four cusps/points were not centered (and this might be more common on premolars than molars), the outline closer to the centroid would be over-represented, while the contrary outline will appear under-represented. Some researchers (Pérez *et al* 2006; Gómez-Robles 2010) have used the *outline* tool in TpsDig (Rohlf 2005) to select the landmarks as it can automatically detect the contour, by selecting equidistant points up to the desired number. We have not performed this procedure because it requires highly contrasted images (pre-selecting the contour in black or white images to allow the program to discriminate the contour). Consistently deriving the centroid from the main cusps and foveas, which will constitute the finally defined landmarks, seems appropriate as a standardization procedure, although it is true that main differences on the future configurations might be biased due to the cusps/foveas initial positions. The image with the 30 drawn lines was saved and used to define the 30 semilandmarks on the tooth contour, always starting the count of semilandmarks as original from this point on (*Figure 225*).

Figure 225. *Landmarks on each tooth type (from left to right: premolars, M_1 and M^1; this last representing all molars except M_1 and M^3). The first semilandmark was always defined as the intercept of the line from the centroid to the first landmark, the rest of the semilandmarks were marked from this first semilandmark to the right in a clockwise direction.*

A *configuration* is a group of landmarks and semilandmarks that represent the shape of teeth. Superimposition methods align landmark configurations and the differences in shape are determined from shifts in the relative position of each individual landmark (Catalano *et al* 2010). The method used was the *procrustes superimposition* (Bookstein 1991), widely used in teeth morphometrics (Gómez-Robles 2010), although other methods may also be used. Procrustes is based on three steps: a) *translation* of all landmark configurations to fit the centroid (defined as the mean of the landmarks for each coordinate x and y), b) *scaling* of all configurations as the centroid size equals 1, in order to remove size from the results, and c) *rotation* of all configurations to obtain the same orientation at the minimum square distance between each pair. When more than two sets of landmarks are used, Procrustes is called *generalized* (GPA), in which there actually exist more than one rotation, with the first one used as a mean parameter to adjust the rest of the configurations. Distances between landmarks and the mean configuration (consensus) are called *residual procrustes* and the sum of the residuals square root is called *procrustes distance* and can be used as a similarity values between configurations from which principal components are derived (Dryden & Mardia 1998; O'Higgins 2000; Adams *et al* 2004). After superimposition each configuration corresponds to a unique point in the morphometric multidimensional space, the Kendall space (Gómez-Robles 2010), constructed from the (non-linear) distance to the procrustes mean (O'Higgins 2000).

20.3.2. Tooth selection

Environmental stresses may influence the development of the genetic pattern in both antimeres resulting in fluctuating asymmetry (Klingenberg & McIntyre 1998). However, asymmetry in dental morphology tends to be minor and does not imply heterozygosity (Scott & Turner 1997). Although asymmetry may be significant in size comparisons, it not the case in morphological analyses (Turner *et al* 1991). We have randomly chosen the left antimere for our analyses. In order to maximize sample sizes, when the left tooth was absent or when the landmarks were less clear, the right tooth was mirror-imaged with Adobe Photoshop. Analyses of differences due to laterality are not included in this dissertation although its quantification would be of great interest. Teeth with severe attritional wear were not included following Gómez-Robles *et al* (2007). The tip of the crowns was set at the centre of the dentine exposure area whenever tooth cusps were slightly worn. We have been conservative when selecting unworn teeth, although this meant reducing the available samples. Since cusps tips are used type II landmarks, wear is a clear handicap in sample selection. Only teeth with degrees of wear of 3 or less (following Johansson *et al* 2001) were considered for GM analysis. Grade 1 implies no macro-morphological changes; grade 2 is when macro-morphology has changed, but without dentine exposure. We have tried to only analyse teeth with grades 1 and 2, but some teeth with wear grade 3 were used, but only if landmarks were clearly discernible. These wear degrees would correspond to degrees 2+/3 on Molnar's wear scale (1971) and to 3b on Smith's (1984). Semilandmarks, on the other hand, may be affected by interproximal wear more intensively than by oclusal wear, and thus the interproximal wear facets were dismissed and the original contours were 'reconstructed' to avoid shape changes due to inter-proximal wear. The number of cusps on teeth is also a limiting factor. The criterion was to include as many landmarks as the minimum number of cusps present on the sample. On M^3s the number of cusps is highly variable, as well as the complexity of the crenulations (*Figure 226*), making it difficult to distinguish the cusp tips; those teeth were excluded from the analysis.

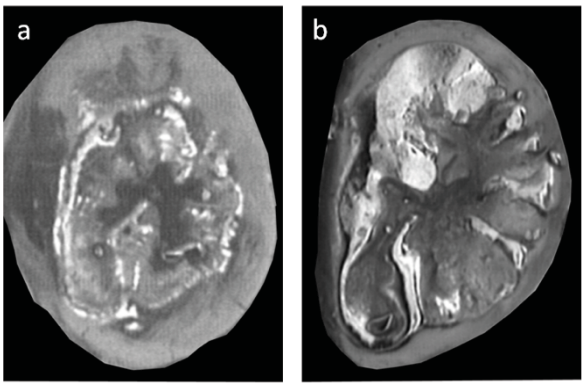


***Figure 226**. M^3 teeth excluded from the analysis due to cusps patterns not clearly visible. a) Pontnewydd PN17; b) Arago A21 (Ind 1) (not to scale).*

20.3.3. Digitalization

Digitalization was performed using TPSutil and TPSdig2 software (Rohlf 1998, 2005). TPS is the abbreviation of Thin Plate Spline, a function that allows visualization of morphological deformations from a grid in which energy is used to deform the grid to change the shape. The greater the changes, the more energy the deformation would require. Changes in areas without landmarks are extrapolations of a continuous under the premise that changes would be the minimum possible (Mitteroecker & Gunz 2009). The energy required is called bending energy. While in physics it is a real quantity, in morphometrics it is a metaphor of the idealize energy required on each landmark movement from a uniform tilt to the displacement. Although those values cannot be considered as measures of divergence between two forms, they are used on the partial warp scores, the base in the tangent space that shows how principal warps (group of traits that can be combined to form all possible shifts in shape from consensus) have to be align on the X and Y coordinates to yield the change from the starting configuration to the actual configuration (*Figure 227*). Therefore, the partial warps are indicative of the weight for each partial warp and direction. The principal components of warps are called relative warps (Bookstein 1991), showing main patterns of morphological change (Frieß 2003). If no energy is used, with a uniform component (Rohlf & Marcus 1993), principal component analysis derives from the covariance matrix of the procrustes residuals that actually represent the main morphological variability within the sample (Mitteroecker & Gunz 2009).

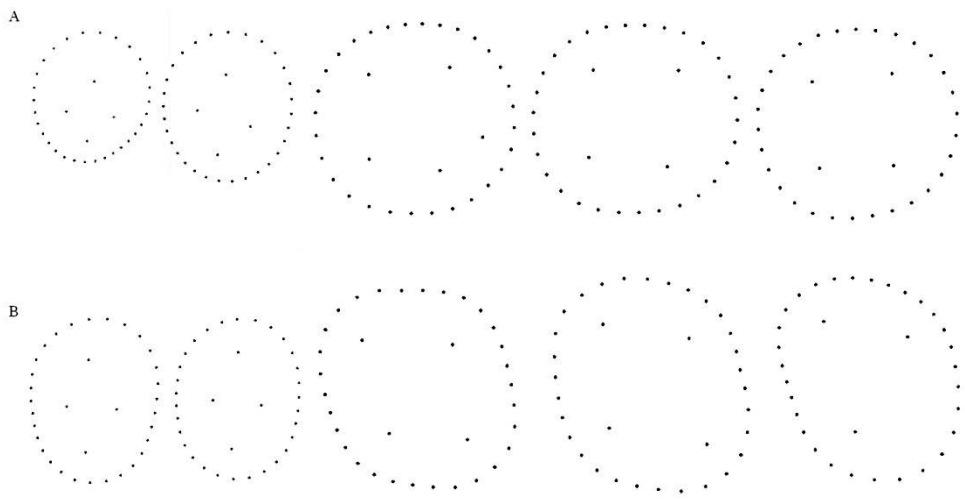


Figure 227*. Centroid configurations showing landmarks (internal points) and semilandmarks (outline) on several analysed teeth: A) mandible, B) maxilla.*

20.3.4. Statistical analyses

The TPS package was used not only for digitalizing but also to analyse most of the data (*TpsRelw*) (Rohlf 1998, 2005). *Morpheus* (without exaggeration if it is not indicated) was used to visualize shifts between groups' mean configurations. The analyses made were exploratory and so, the main statistical procedure used was the *Principal Components Analysis* (PCA) derived from the relative warps, which were generated by *TpsRewl* that reduces the number of analysed variables, keeping most of the variability explained. The only assumption this test makes is that variables follow Normal distributions, while the number of individuals analysed does not affect the results. Principal components provide the closest approximation to the variation on the original dataset. In this dissertation, the *Partial Least Square* (PLS) procedure was not used, though it has been shown to be useful on GM analysis of teeth (Gómez-Robles 2010). Its application is similar to that of PCA although with some methodological differences: PLS shows the relationship between two matrices, covariation and/or modularity and integration (Slice 2007). After PCA analyses, Mantel tests were used to analyse the similarities between the covariance matrices derived from the microwear pattern and GM analysis. This test has already been used on morphometrics (McKeown & Jantz 2005) searching for a group of quantitative data correlation with the morphometric dataset, and it is commonly used on ecological datasets (Pérez *et al* 2010), although its informative properties are still debated

(Harmon & Glor 2010) and other techniques, such as spatial regression techniques, might to be more adequate (Pérez *et al* 2010).

Discriminant analyses were also performed on the relative warps with SPSS *v.* 18. Some authors used partial warps instead (Guy *et al* 2003) but their use is quite controversial; some consider they are inadequate for phylogenetic analysis as they might lack biological significance when treated as coordinates variables (Monteiro 2000). This is because they are projections of data on the principal warps, which are eigenvectors of a bending energy matrix (Bookstein 1991; Rohlf 1996). However, if one is interested in the major trends of shape variation within groups, "*relative warps (…) gives a good approximation because it rotates the shape space to lie along the direction of maximum within-group variation*" (Monteiro 2000: 798); while for intergroup differences this author recommends *Canonical Variates* (CV) analysis, which allows to find shape variation between the selected groups. Zelditch *et al* (1995) argued that CVs are good predictors of biological signal, as the starting form determines them and arbitrariness will always be a problem in any subdivision of an organism into discrete groups. Actually, the debate is focused on phylogeny, but not into variability itself: "*outside the context of phylogenetic inference, the partial warps can be more informative than the traditional lengths and widths directly measured*" (Monteiro & Abe 1999). In this dissertation, however, we used relative warps for practical reasons: the partial warps represent the coordinates of each landmark and therefore the scores generated (original or raw data) are very large. The PCA only assumes Normality of data, but the CV analysis has some additional requirements: homogeneity of covariance matrices and significantly large samples. Covariance matrices need to be similar, though not necessarily equal; some deviations are allowed (Klingenberg 2007 *cit. in*: Gómez-Robles 2010) but space transformation might not produce comparable variations within groups in all possible directions (Gómez-Robles 2010). Variation within groups can also be analysed with Goodall's *F* in the *TwoGroup6* software (IMP package, Sheets 2001), which carries out pairwise tests of shape differences between groups. If matrices are not similar or Normality is not met, permutation tests can be made to test the population distribution (Good 2000).

In the *Discriminant Analysis* (DA) the number of individuals in the smallest group should be higher than the number of variables included on the analysis. The sample sizes used on GM in this thesis will almost never

reach this premise (the number of warps is always very large compared to the number of analysed individuals). One option to solve this limitation is to include in the DA only a few PCs, less than the number of specimens in the less represented group (Sheets *et al* 2006; Gómez-Robles 2010). Therefore, 5 first components were used in the LDA analyses. *TPS* offers an alternative test to compare populations mean shapes (*TpsPower*), although it assumes uncorrelated landmarks (Rohlf 2007).

20.4. Reliability

Measurement error in morphometric analysis has important implications and has been subject to analysis since the 90s of the XXth century. Bailey and Byrnes (1990: 124) defined this error as the variation obtained from the repeatability of different measurements "*of a particular character taken on the same individual, relative to its variability among individuals*". Yezerinac *et al* (1992) pointed out the fact that in this sense, there is no fixed value associated with the degree of precision/imprecision and variation in *mm* would be size dependent; therefore it is more useful the use percentages of variation (error % ME) and strength the importance of comparing measurements to the population analyzed as configuration in morphometrics is highly dependent of the sample analyzed. Many of the methods used to analyze GM data, however, assume isotropic random normal errors in landmark digitalization (Bookstein 1996) but not systematic errors (see: Arnqvist & Martensson 1998 for a detailed theoretical description of both errors and statistical violation of premises and von Cramon-Taubadel *et al* 2007).

One of the problems recently noted (Benazzi *et al* 2009; Gómez-Robles *et al* 2008; *Figure 228*) is the fact that the oclusal surface orientation is rather problematic as teeth are not flat structures but irregular. This fact is somewhat related to the disruption in orientation caused by 2D images highlighted by Gharaibeh (2005); therefore, two different images from the same mold were taken by two researches (BP and KG) in some cases to analyze the error. Each image was analyzed two times in different days generating different .txt documents. Six sets of points were derived from each individual (tooth) and those were included in the PCA set of points to analyze their proximity. By this means I quantified two of the three sources of error described by Gómez-Robles (2010: 81). The third error is due to oclusal wear. It has been analyzed by Gorka *et al* (submitted) on the anterior dentition by using all teeth

available, indicating a qualitative assignment to wear stages and analyzing when different wear stages disturb results. The same analysis would be useful in postcanine dentition to assess at which point tooth wear starts to distort result. Results on M^1 (Gómez-Robles *et al* 2007) showed no influence on results when maximum wear is "moderate". Gómez-Robles *et al* (2008) analyzed photograph orientation and digitalizing error obtaining percentages of error of less than 5% also after analyzing all premolars (Gómez-Robles 2010).

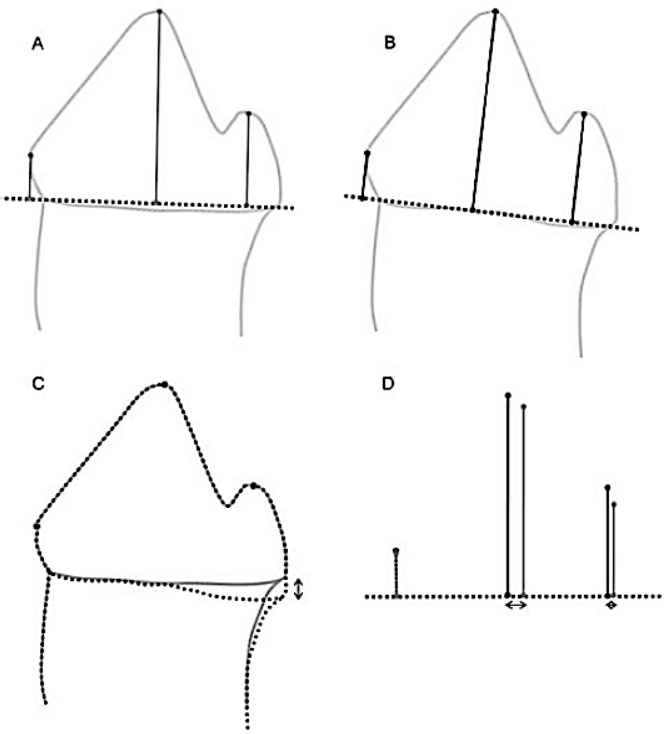


***Figure 228**. Differences in occlusal orientation between two teeth with the same morphology (A and B) but different amelocent junction. This difference is related to a change in the orientation plane (C). Results (D) indicate an artefactual change in landmarks disposition in a 2D image (From: Gómez-Robles 2010: 66)*

Images were taken by BP and KG with the premise of placing tooth of interest as parallel to the objective plane (camera focus) as possible (*Figure 229*). Therefore the position of the amelocemental junction position is not included in the orientation premises, as not always it can clearly be distinguish on moulds. This handicap, however, is simplifying the source of error described by Gómez-Robles (2010: 66).

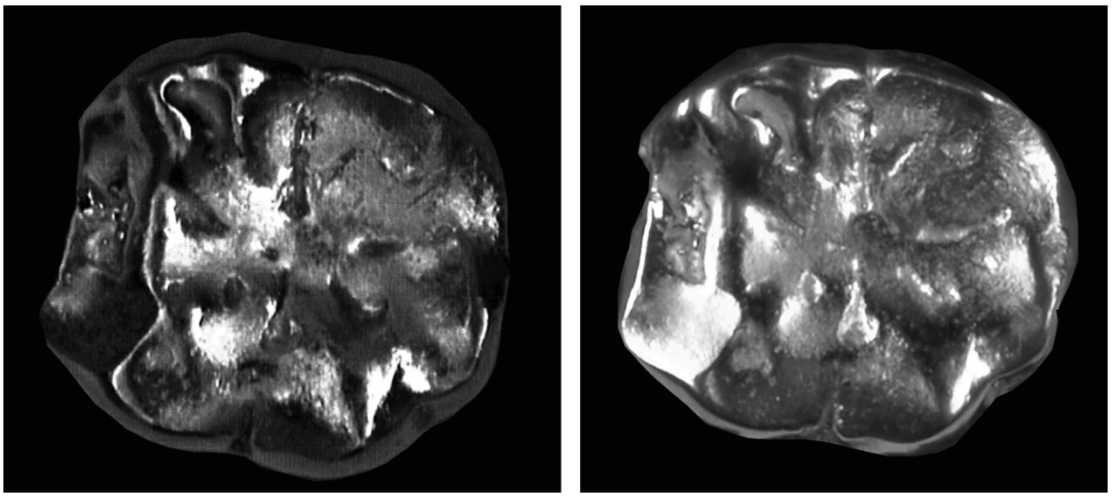


***Figure 229**. Different images by the same researcher (BP) on Malarnaud.*

Basic information on methodology was provided to the observers about landmarks and "semilandmarks" position. The inclusion of further comparisons using MorfoJ *versus* TPS and derived functions as well as the inclusion of different landmarks (see: Gómez-Robles *et al* 2011a) should also be taken into account but has not been analyzed here.

Different tooth types were analyzed as error might be different depending on different shapes and structures: P_4, M_1, M_2 and M^2. Each analysis includes two individuals called "Error" and numbered 1 and 2.

Percentages of error (PE) were calculated for each landmark and semilandmark. The final measurement error derives from: each landmark independently; mean all landmaks; mean all semilandmarks and mean landmarks and semilandmarks. PE were obtained from the distance of each landmark (configuration X and Y) to the centroid (obtained depending on the quantity and values of each image included; methodology follows Gómez-Robles 2010 and references in there). Firstly, PE (dig) was calculated on each image (two sets of error per individual) and mean values per individual obtained. Secondly, PE was calculated for the four measurements derived from two photographs. Each measurement on the second PE included the digitalization error too. To assess photograph error, First error (dig) was subtracted (in absolute numbers) to second error[288].

[288] Problems on using this method (and other methods) have been summarized by Cramon-Taubadel *et al* (2007), however, we have decided to follow Gómez-Robles (2010) because she is working on the same structures as us.

2.4.1. Inidvidual variation of the configuration

P_4 configuration of PCA including only measurement errors shows that within each photograph, there is little variation while differences between images are greater (*Figure 230a)*, even higher than differences to other individuals when compared to the entire sample (especially on the second individual). Its position on the configuration doesn't change greatly but closer individuals vary (*Figure 230b*).

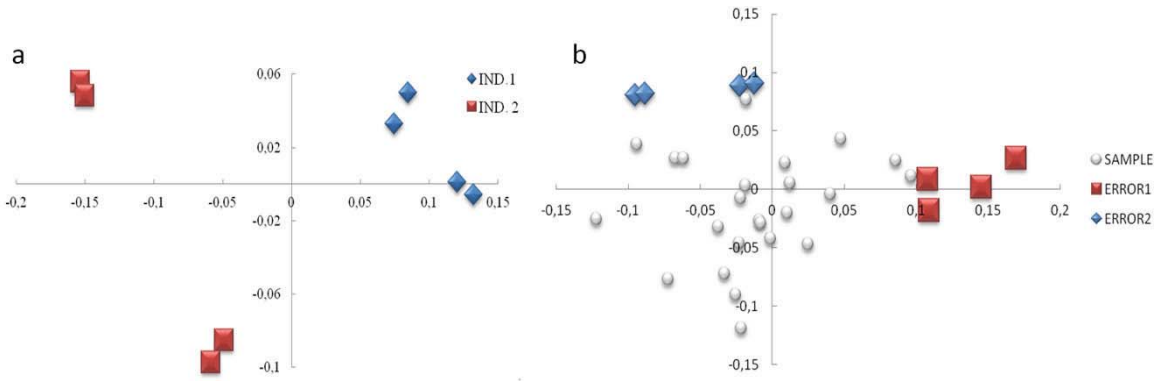


Figure 230 *P_4 two individuals analyzed a) each image was taken by a different researcher. b) Error 1 and Error 2 compared to the rest of the sample.*

There seems to be no difference between the fact that same research take the image twice and the error due to different researchers taking the image on the M_1 (*Figure 231a)*. Actually, when plotted within the entire sample size, variability increases in the individual photographed twice by the same researcher. This could be due to the fact that this tooth (Malarnaud) presents a high mesial wear and "hipothetical reconstruction" of the contour on the semi landmarks might be an important source of error increasing the internal distances (*Figure 229*). Actually, most of the differences are found within one of the images digitalization (*Figure 231b)*.

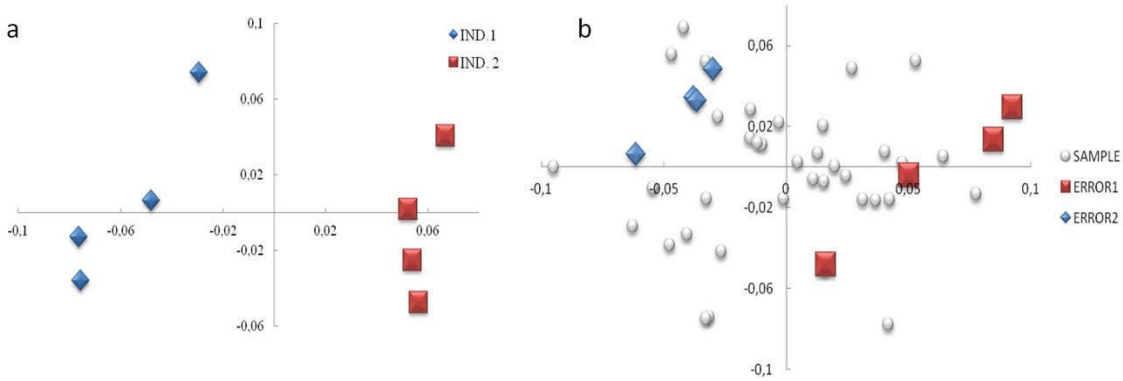


***Figure 231**. M_1 two individuals analyzed. Individual 1 images were taken twice by the same researcher (BP) and individual 2 by different researchers (KG and BP). a) Variation between the two individuals b) Error 1 and Error 2 compared to the rest of the sample.*

Although M_2 includes only one tooth, configuration shows differences depending more on image adquisition[289] than on digitalization (*Figure 232* and *233*). It should be noted that in this case two different molds were used. So, it might also be afecting results (*Figure 232*).

***Figure 232**. Different images from same researcher (BP) on Předmostí M2 from different molds.*

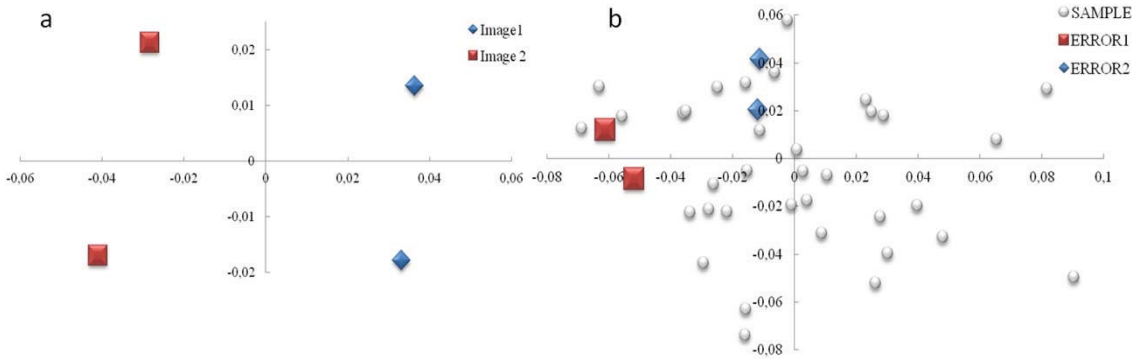


***Figure 233.** M_2 one individual analyzed with two images taken twice by the same researcher (BP) a) Distribution of the two images and b) Error 1 and Error 2 (referred to image caption) compared to the rest of the sample.*

It is astonishing to note how variables results are on the M^2 (*Figure 235*). Each image configuration appears close to the same image; however, in the same individual, different images are rather difficult to interpret. First individual is Le Moustier and qualitatively presents a more complex surface than Individual 2 (Dolni Vestonice 13); this might be causing the difference in occlusal orientation while "simpler" surfaces might be easely orientable (*Figure 234*). When compared to the entire sample size, results are even clearer; while differences in second

[289] Even in this case where the same researcher acquired the image.

individual are not changing the pattern, configuration nor position on the PCA, Le Moustier image adquisition is importantly afecting position of the individual (*Figure 235b*).

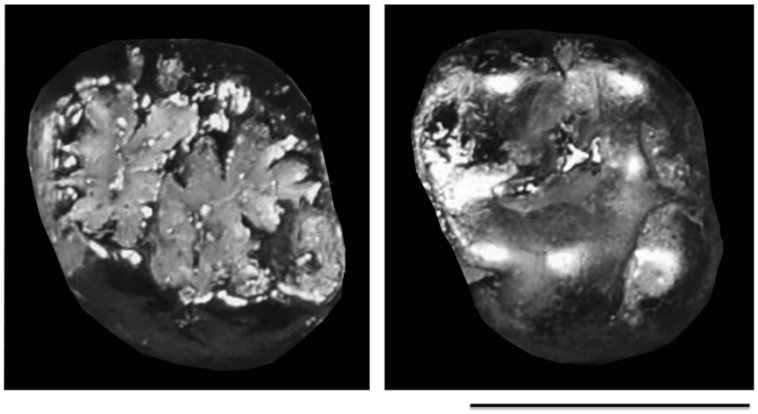


Figure 234. *Qualitative assessment of "complex" and "simpler" oclusal surfaces on* M^2

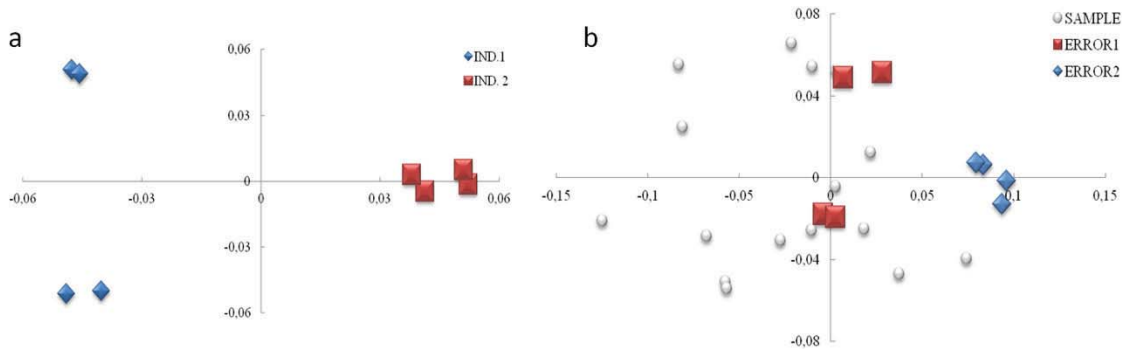


Figure 235 *M^2 two individuals analyzed. a) Configuration of the two individuals photographed by different researchers (KG and BP) and b) Error 1 and Error 2 compared to the rest of the sample.*

2.4.2. Error rates in GM

PE indicates level of errors higher in some cases than those described in Singleton (2002), Harvati (2003), Gómez-Robles *et al* (2007, 2008) and Gómez-Robles (2010). Table 113, summarizes error rates for landmarks (mean of each landmark), semilandmarks (mean of all semilandmarks) and both (L & S):

A) P_4	DIG error	PHOTO error
Landmarks	0.860	19.930
Semilandmarks	0.771	20.377
L & S	0.816	20.154
B) M_1		

Landmarks	7.053	12.517
Semilandmarks	8.369	14.988
L & S	7.406	13.752
C) M_2		
Landmarks	4.044	5.804
Semilandmarks	4.995	7.735
L & S	4.519	6.770
D) M^2		
Landmarks	2.384	13.872
Semilandmarks	0.596	18.822
L & S	1.490	16.347

Table 113. *Error rates summary for landmarks (mean of each landmark), semilandmarks (mean of all semilandmarks) and both (L & S) on A) P_4, B) M_1; C) M_2 and D) M^2.*

Maximum photograph error occurs on P_4 and is only lower than 10% in M_2. This tooth has been photographed by the same observed so, lower error rates can be somewhat explained by this cause; although two casts were used. However, on M_1 first individual was photographed by the same researcher while the second one by two observers and results do not show a great difference on the error values. Moreover, when digitalization error within the same image is subtracted to the four measurements error of each individual, results indicate that, only on P_4 and M^2 resulting errors are greater than the digitalization error itself. As already said, Premolar result can be explained as it is a small object and this result is consistent with that described by Gómez-Robles (2010) in P_3 with a similar explanation. Digitalization error is normally lower than 5% except on M_1 that present values higher than 7% in both landmarks and semilandmarks. Semilandmarks, by definition (Pérez *et al* 2006), should present a higher PE; however, there are two factors contributing to minimize its error. On the one hand, as you "slide" them along the contour, you force them to close their positions as well as being positioned along the same perpendicular line minimizing artificially the PE. On the other hand, the fact of using a high number of semilandmarks minimize too the PE as each one can minimally vary respect the others. The error might increase if a lower number was used (Gómez-Robles *p. comm.*). In P_4 and M^2, semilandmarks PE is even lower than landmarks PE. This is also the case described by Gómez-Robles (2010) on the P_3. On M_1 and M_2, however, errors are lower on landmarks. In our case, higher values on PE on P_4 can be explained by the fact that two of the landmarks are foveas and their exact point can be harder to achieve. Results, however, indicate that

maximum error appears on the second landmark on both images (the lingual cusp) so, errors do not seem to be related to the kind of structure analyzed (fovea or cusp) but to how recognizable it is.

20.5. Objective

Geometric Morphometrics (GM) analyses have been extensively applied to the characterization of dental shape in human populations (Bailey 2002a,b, 2004a,b; Bailey & Linch 2005; Robinson *et al* 2002; Martinon-Torres *et al* 2006; Gómez-Robles *et al* 2007, 2008; Quam *et al* 2009; Gómez-Robles 2010) due to its great methodological potential. Most researchers have focused on phylogenetic and taxonomic issues, as in Gómez-Robles (2010) evolutionary study of *Homo* dental remains, because tooth size and shape have shown great genetic stability (Alvesalo 1970; Alvesalo & Tigerstedt 1974; Scott & Turner 1988) and reduced environmental or functionality variability (Brace & Molnar 1967; Brace & Mahler 1971; Brace 1972; Brose & Wolpoff 1971; Wolpoff 1971a; Smith 1976; Campbell 1998: 279). The association of dietary adaptations (function) and occlusal dental shape variation through time (shape) has not been tested yet. The aim of this analysis is to determine if dental shape variability in human populations during the Upper Pleistocene in Europe could be functionally explained. In order to test this hypothesis, shape of Neandertals' and AMH's postcanine teeth were analyzed looking for climatic-related shift both within and between populations.

20.6. Results

20.6.1. Mandibular P_3-M_3

a. P_3: PC2 (23.66%) show significant differences between Neandertals and AMH P_3 dental shapes (F= 11.655; P=0.003) while PC1 (34.40%) does not differentiate populations but OIS (especially OIS 4, restricted to Krapina, and 7, restricted to Pontnewydd), which show higher PC1 values than OIS 5, 3 and 2. The main distinction between Neandertals and modern humans is that the first group shows cusps compression, already described in the literature, while AMH tend to have rounded and symmetric contours (Gómez-Robles *et al* 2008). When sample is segmented by groups (Early-Late in both populations), results show that there is a tendency (not significant) in both populations towards a decrease in PC1 in more recent individuals. The derived shape in both groups will be towards an increase in the cusps and foveas distance. When

a LDA is performed, no significant functions are derived to discriminate both individuals (Wilks Lambda P=0.602) although correct classification after jacknife is higher than 71%. The plot of both PCs (more than 55% of the variability) shows that Early AMH (Qafzeh 9 and 11; *Figure 236 numbers 1 and 2*) are close to each other with a small dispersion. However, Modern Neandertals are quite dispersing[290]. Only two individuals represent the group and both come from the same site: Petit Puy Moyen (which is even more astonishing); however, individual 3 (*Figure 236; number 4*) is clearly far from the Early Neandertals and PPM1 (*Figure 236; number 3*) configurations. Recent modern humans, show a disperse pattern mainly due to Almonda specimen (*Figure 236; number 5*) that presents a buco-lingual enlongated shape with foveas and the lingual cusp, lingually placed (*Figure 236*).

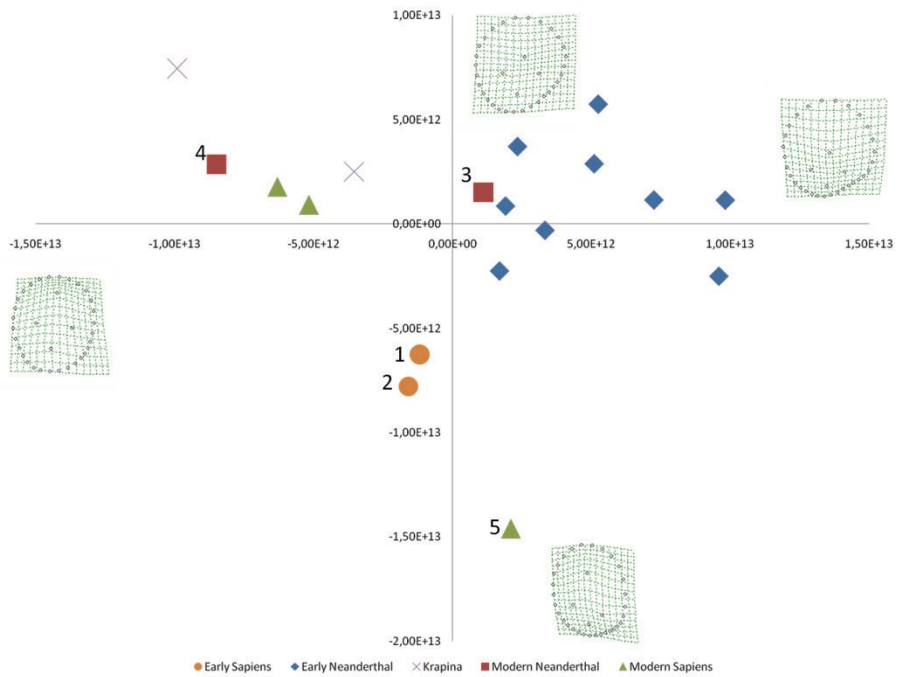


***Figure 236**. P_3 PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=Qafzeh 9; 2=Qafzeh 11; 3=PPM1; 4=PPM3 and 5=Almonda*

b. P_4: The shape of the second mandibular premolar is more heterogeneous than that of the P_3 and no significant differences occur on any of the first 5 components (84.67% of the variability) on any variable (population, group, OIS, chronology, geography or climate).

[290] This is the same tooth Gómez-Robles *et al* (2007) analyzed and results concerning homogeneity of Neanderthals (modern and early groups) are in agreement with these results.

c. M₁: The first 5 Principal Components (77.80% of the variability) did not show significant differences between populations, group, OIS or chronology. Geography shows significant differences on PC1 (25.09%; F=4.69; P=0.037) but mainly related to the distinctiveness of Qafzeh (N=1) compared to the rest of the European individuals (*Figure 237*).

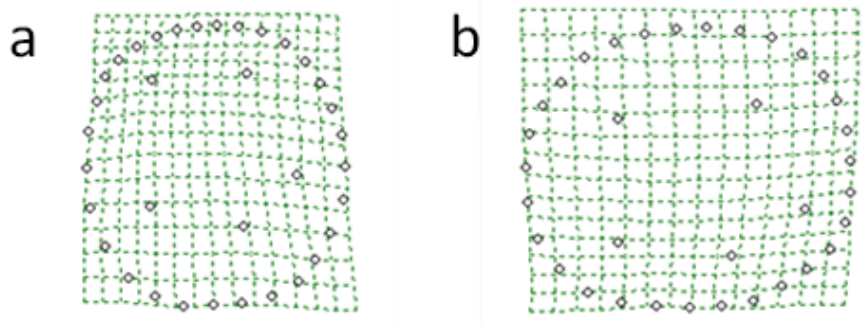


***Figure 237**. Configuration of the PC1 extremes representing shape variation between a) Qafzeh shape and b) European groups. Main differences occur in the buco-lingual enlongation in Qafzeh together with more buccally placed cusps on European specimens.*

Climate also shows significant differences although in PC5 (7.39% of the variability explained; F=4.69; P=0037). Differences related to climates, are however, small, being mostly related to a metaconid lingualization, protoconid, entoconid and hypoconulid centralization and the hipoconid mesialization (*Figure 238*).

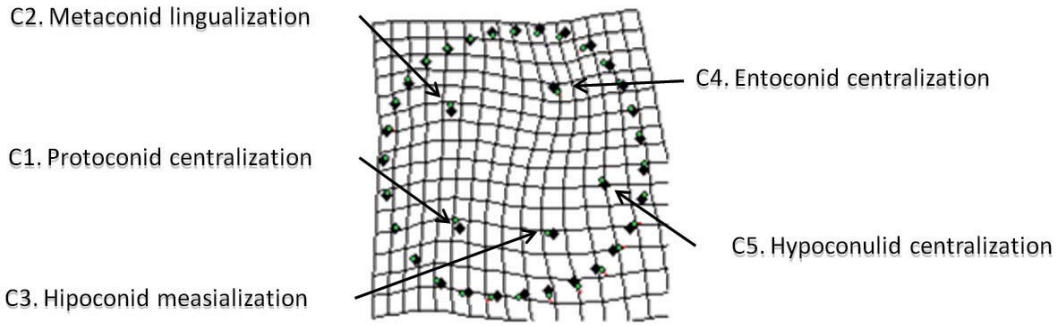


***Figure 238**. Summary of the configuration differences between climates related to PC5 (figure derived from Morpheus). Black points represent warm inhabitants mean and green points cold habitats specimens.*

LDA analysis is not significant for any of the considered variables when considering only the first 5 PCs although differences between populations and between OIS occur when considering partial warps[291].

[291] See abstract Pinilla & Pérez-Pérez 2009.

The differences are, however, really small (*Figure 239*) and the quantity of individuals *per* group does not allow the inclusion of more PCs.

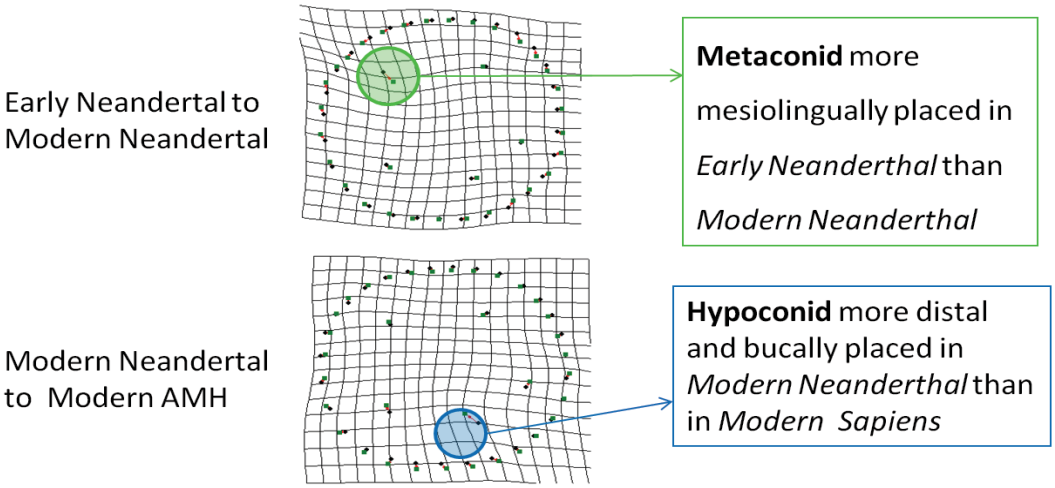


Figure 239. *M_1 configuration changes between Early to Modern neandertals and between Modern Neandertals to AMH. Shapes obtained with Morpheus software.*

d. M_2: Second molar shape shows significant differences between neandertals and modern humans (F=6.130; P=0.018) on PC2 (22.03%). This component is mainly related to a wider mesiodital size in a rounded-like shape on neanderthals and a quadrangular shape (enlongated buco-lingually) on AMH. First PC (29.12%) show significant differences between cold and warm inhabitants (F=5.145; P=0.030) being the main difference related to cusps disto-buccally (on cold environments) or mesio-lingually relative position (on warmer habitats). Finally, PC5 (6.28% of the variability explained) show significant differences (F=2.64; P=0.043) between OIS, although a deep analysis of those differences show that the only distinct period is OIS 7 (*Figure 240; number 1*) which shows buccally placed cusps; however, it could also be related to the geographical position of the individual or the older chronology (factors association P=0.000) always keeping in mind that sample is restricted to one individual (N=1) and therefore, it might also be an outlier within the population. The first two components plot (more than 50% of the variability explained) show that Early AMH from Qafzeh (Q9 and Q11; *Figure 240; numbers 2 and 3*) are close to each other with mean values on both PCs. Tabun (misc III; *Figure 240; number 4*) is plotted with the lowest Early Neandertal values but within the range of the variation of the complete sample and farther from Qafzeh than other European individuals.

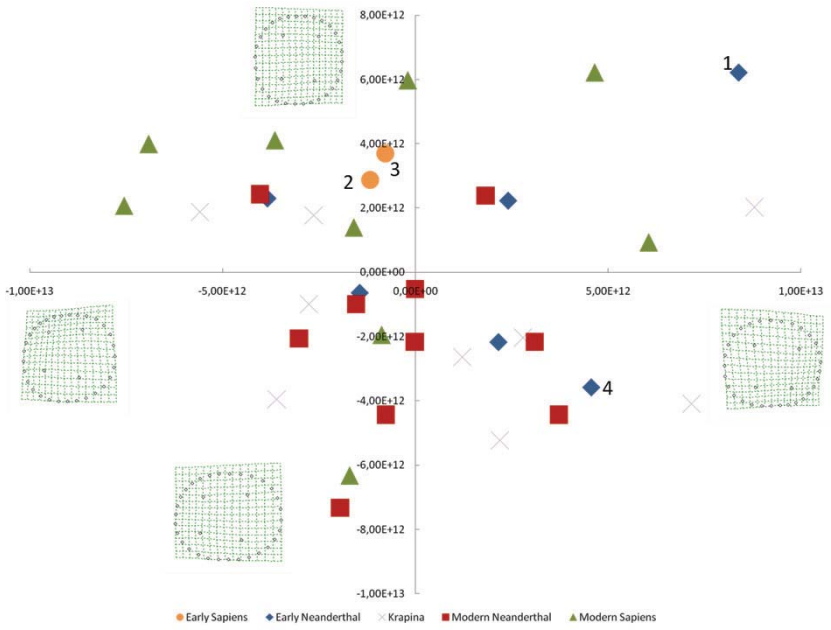


***Figure 240**. M_1 PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=Pontnewydd (OIS 7); 2=Qafzeh 9; 3=Qafzeh 11 and 4=Tabun.*

LDA including the first 5 components (82.04%) is only significant to discriminate Neanderthals from AMH (Wilks Lambda P=0.018)[292] and not internal variation of the populations nor OIS or climates.

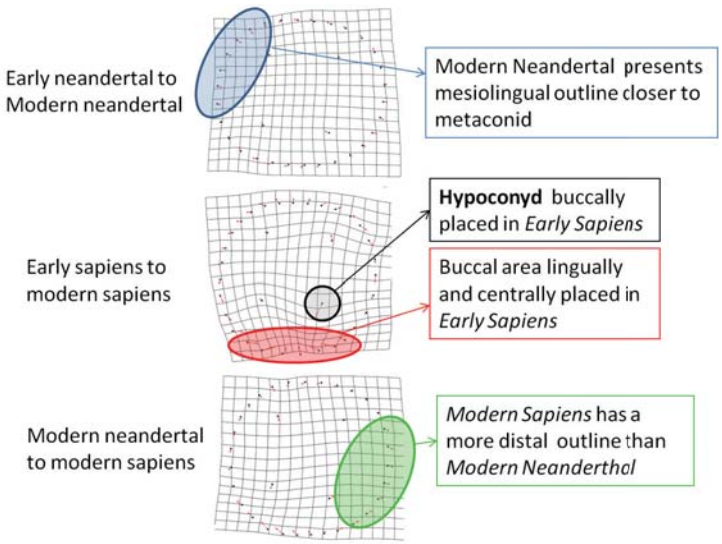


***Figure 241**. M_2 main changes between groups. Shapes obtained with Morpheus software. Changes observed are small and mainly related to Early AMH-Modern AMH.*

[292] The inclusion of all the partial warps showed significant differences between groups (Early AMH, Modern AMH, Early Neandertals and Modern Neandertals (Wilk's Lambda P=0,000; r=0,992). This distribution highlights the distinction of Early AMH (N=2) showing an enlongated buco-lingual shape distinct from the rest of the populations. Moreover, the distance between modern AMH and Early AMH is greater than the distance between Early and Modern Neandertals.

e. M_3: Mandibular M3 is the most variable teeth within and between populations and groups (Steele & Bramblett 1988: 96). However, one-way ANOVA[293] showed significant differences (F=5.133; P=0.036) between Neandertals' and modern humans' shape on the first PC (33.88% of the variability explained) showing neandertals: cusps' mesialization as well as a general lingualization of the lingual cusps and a shorter distance between entoconid and metaconid[294]. Moreover, some interesting patterns can be drawn from the PC1-PC2 plot (55.81% of the variability). Firstly the Early AMH included come from two different sites (Skhûl and Qafzeh; *Figure 242; numbers 1 and 2*) and appear quite disperse in both components[295]. Dispersion of Early neandertals, although important is restricted to PC2 and the differences between the two individuals could be related to the fact that they come from different geographic areas (Shovak from the Near East; *Figure 242; number 3*; La Quina V; *Figure 242; number 4*). Within modern neandertals, only one individual appears with negative values on PC1: PPM4b (*Figure 242; number 5*) and not St. Césaire (*Figure 242; number 6*) which is far from the modern AMH on the mandibular M3 shape. Finally, within modern AMH, Isturitz IV is the only Aurignacian specimen included and its position shows the lowest value on both components (*Figure 242; number 7*). Its provenance is doubtful but, the increase of aurignacien specimens sample could be useful to test the Gravettians-Pavlovians biological origin. The Moravian individuals from Dolni Vestonice and Předmostí (*Figure 242; numbers 8 to 10)* show a homogeneous shape appearing close to each other.

[293] LDA functions are not significant on any of the variables considered in the analyses.

[294] Second component (17,93%) is explaining the contraction of the buccal facet and the approximation of the paraconid and hypoconid cusps, which is a similar result to that obtained by Gómez-Robles (2010) although differences are not significant for any of the analyzed variables.

[295] In the rest of the analyses performed on the mandibular teeth, all Early AMH came from Qafzeh site and plot showed a great similarity on the shapes. In this tooth, however, two sites are included and dispersion is high enough to consider, at least as a probability that the similarities found before are artefactual, derived from the intra-site homogeneity and not the Near East Early AMH homogeneity.

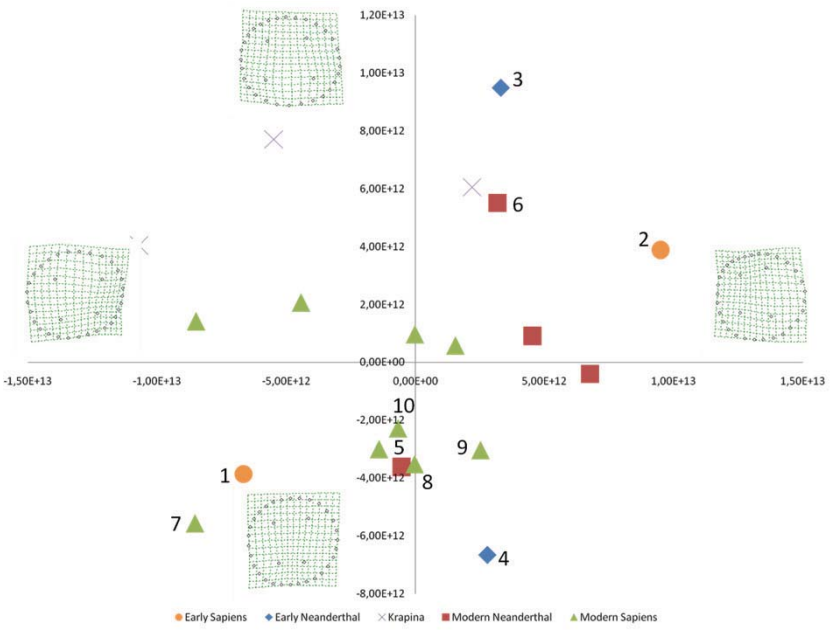


***Figure 242**. M_3 PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=Skhûl 6; 2=Qafzeh 9; 3=Shovak; 4=La Quina V; 5=PPM4b; 6=Saint Césaire; 7=Isturitz IV; 8=Dolni Vestonice 15; 9=Předmostí XXVI and 10=Dolni Vestonice 13.*

20.6.2. Maxilla P^3-M^3

a. P^3: No significant differences are found on any of the considered variables for any of the 5 first PCs (84.90% of the variability explained)[296] which is consistent with previous analyses of the P^3 shape, considering it to be undiagnostic in the Upper Pleistocene (Bailey 2002a; Martinón-Torres *et al* 2008; Gómez-Robles 2010). However, the plot of the first two components (58% of the variability explained) shows a distinction between populations. First component (32.56%) explains mainly the bucalization of the protoconid favouring the compression of the landmarks. PC2 (26.08%) explains mainly the overall (outline) compression as well as the general cusps (protoconid especially) centralization. It should be noted that on the mandibular P_3 analysis, Almonda-Cisterna 1 appeared far from the rest of the modern AMH (*Figure 236*) while on the same maxillary tooth, its position is well within the group's variation

[296] LDA considering the first 5 PCs is not significant for any considered variable; however, when considering all the partial warps values derived, Discriminant function shows significant differences by both OIS (Wilk's lambda F1 P=0.029; r=0.993) and population (Wilk's lambda F1 P=0.021; r=0.990). Population differences on first function (82%) separates clearly early from modern sapiens while neandertals' groups are close to each other. OIS discriminant first function (88,9%) separates OIS 2-3-6 from OIS 4 and especially OIS 5. However, maybe more interestingly there seems to be a recursivity in shape variations showing OIS 2-4-6 higher values on axis y while OIS 3 and 5 present lower values. Main changes are related to protoconid position being bucally placed in warmer OIS.

(*Figure 243; number 3*) and it is Abri Pataud the most different individual compared to the AMH sample (*Figure 243; number 4*). Similarly, Early AMH individuals (although they come from the same site: Qafzeh) appear more distant than in the mandibular first premolar analysis (*Figure 243; numbers 1 and 2)*.

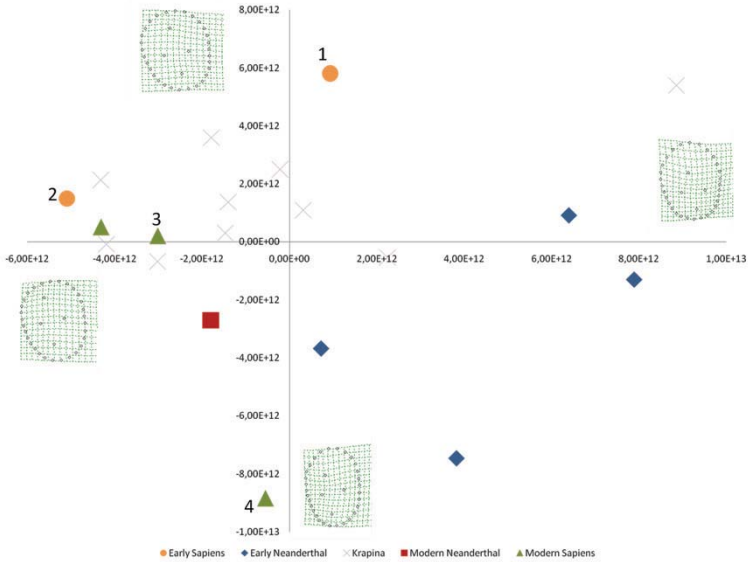


***Figure 243**. P^3 PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=Qafzeh 5; 2=Qafzeh 9; 3=Almonda and 4=Abri Pataud.*

b. P^4: Significant differences between populations and groups occur on third and fourth components but no differences on any of the analyzed variables is significant on PC1 nor PC2. Differences on PC3 (14.83% of the variability explained; F=5.500; P=0.006) are mainly due to the distinctiveness of Early AMH from Qafzeh compared to the rest of the sample. However, although less marked, the mean tendency in both populations is the same: towards a more enlongated shape with a buccalization of the cusps and foveas in more recent groups (*Figure 244*).

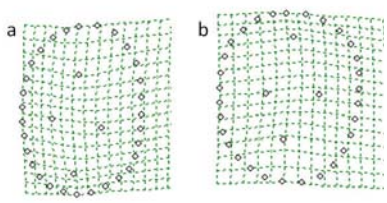


***Figure 244.** Variation from extreme shapes of P^4 in PC3 a) extreme of the negative values of PC3 (represents the tendency of more recent specimens in both groups); b) extreme of the negative values of PC3 (represents the tendency of the earlier individuals in both groups).*

Differences on PC4 (12.24%) mainly distinguish the two populations (F=11.815; P=0.002) showing AMH a wider relative distance between cusps (lingual cusp more lingually placed) and between foveas (more centrally placed in neandertals) (*Figure 245*).

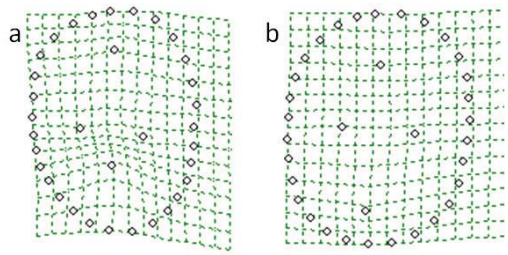


Figure 245. *Variation from extreme shapes of P^4 in PC4 a) extreme of the negative values of PC3 (represents the tendency of neandertals); b) extreme of the negative values of PC3 (represents the tendency of the AMH).*

One-way ANOVA also showed significant differences between isotope periods (OIS) on PC3 (F=2.970; P=0.038) but the difference was mostly related to OIS 5 distinction to the rest of the OIS showing OIS 5 individuals a shape closer to that of Figure 244b[297]. However, this component shows a tendency towards a decrease of this component from OIS 5 to OIS 2 (*Figure 246*).

Figure 246. *Mean configuration on each OIS with more than two individuals included: a) OIS 5; b) OIS 4; c) OIS 3 and d) OIS 2.*

LDA is not significant on groups, climates, OIS nor populations although when considering Neandertals and AMH, the DF is almost significant (P=0.058) and correct classification after cross-validation is as high as 80%[298].

[297] Variables analyzed are associated (P=0.000) and therefore, with the available sample, it is not possible to know whether the distinct shape is due to OIS, population/group or both.

[298] When considering all the partial warps, Discriminant functions are significant in populations and OIS periods being for the first time greater the significance on OIS (P=0.000; r=0.996) than on groups

c. M¹: Maxillary M1 shows significant differences on PC1 (36.85% of the variability explained) on climatic reconstructions (F=7.538; P=0.009); on PC2 (15.79%) on geography (F=5.392; P=0.026) and OIS (F=3.025; P=0.020) and on PC3 (12.65%; *Figure 247*) on populations (F=15.488; P=0.000), groups (F=6.148; P=0.002) and on OIS (F=3.092; P=0.018). The main group distinction occurs on the Early Neandertals and within OIS (due to OIS 4 different shape). The main shit is related to the hypocone area expansion. Those differences are highlighted in the LDA analyses showing populations the best discrimination (Wilks Lambda P=0.003; correct classification after cross-validation=70.3%)[299].

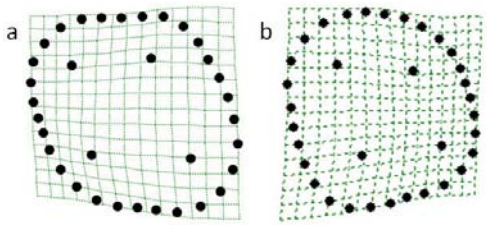


Figure 247. *Extremes of the PC3 morphotypes. This PC is significantly different on populations (Neanderthals resemble more the "a" shape), groups (Early and Modern Neandertals resemble more the "a" shape) and OIS (OIS 11, 9, 7 and 4 resemble more the "a" shape -note that only OIS 4 is well represented-). See text for details.*

The plot of the first two PCs (52.64% of the variation) shows that modern humans are mainly occupying the space of positive values on both PCs showing an enlongated buco-lingual shape and cusps lingualization. Three individuals show a different pattern: Barma Grande 4 (BG4; *Figure 248; number 1*), Montgaudier 3 (MG3; *Figure 248; number 2*) and Ranchod (RAN; *Figure 248; number 3*). Krapina and Early Neandertals clearly differ in the PC2; however, both overlap with modern neandertals. Early AMH

(P=0.026; r=0.983). First function on OIS LDA (60%) separates OIS 5 (which is composed by Qafzeh 9, 11 and Kr. 59) from the rest of the OIS and second Function (20.2%) separates OIS 3 specimens. However, more than the most distinct groups which is more interesting is the fact that F1 clearly separates cold OIS (2 and 4) from warmer ones (3 and 5) by the 0 value. Individuals with higher values are from colder environments. OIS 6 and 9 were not included in the LDA as are represented by one individual only; however, their position in the plot will confirm this distinction as OIS 6 is close to OIS 4 and 2 and OIS 9 shows negative F1 values.

[299] Compared to Gómez-Robles *et al* (2007) results, they found rhomboidal *versus* squared occlusal polygon on neandertals-sapiens (Bailey 2004a,b). These results are not pointing to a significant change on the outline apart from that derived from the mesiodistal hypoconid expansion. They also found cusps "*do not project in the external outline*" of the sapiens configuration (Gómez-Robles *et al* 2007) while in this analysis, buccal cusps appear closer to the buccal edge on AMH.

are composed of Qafzeh specimens only, being Qafzeh 5 (*Figure 248; number 4)* far from the rest of the individuals.

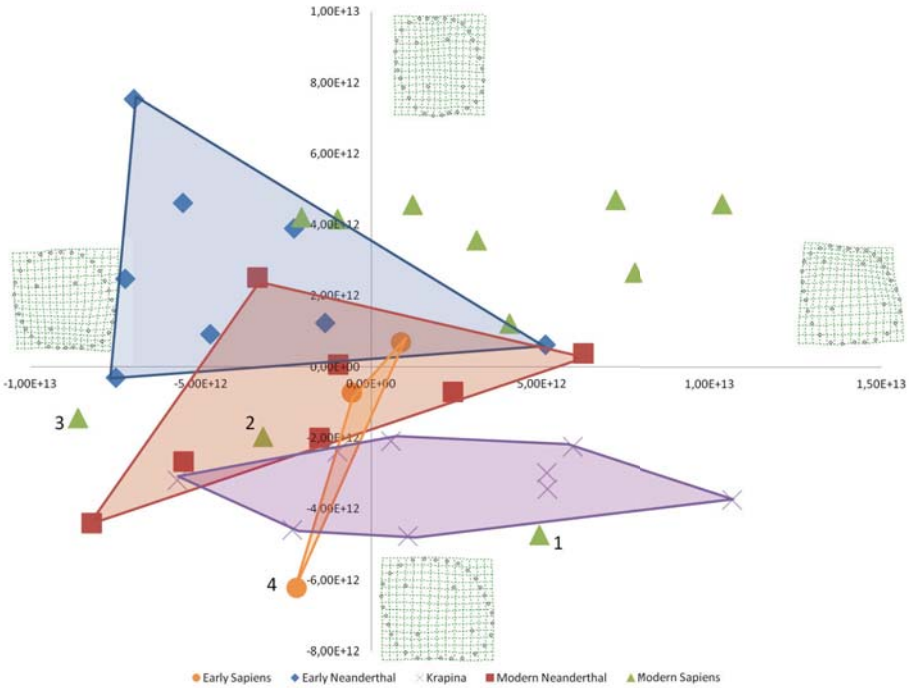
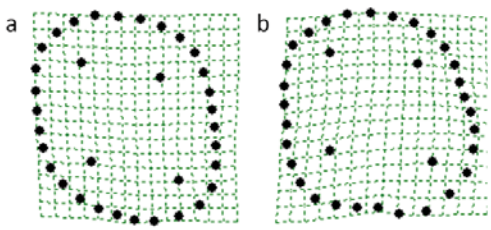


***Figure 248**. M[1] PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=BG4; 2=MG3; 3=RAN and 4=Qafzeh 5.*

d. M[2]: Second maxillary molar shows significant differences on second component (25.43% of the variability) between groups (F=5.236; P=0.017), geographic areas (F=8.426; P=0.012) and OIS (F=4.600; P=0.023); however, those differences are related to Early AMH (Near East; OIS 5 individuals)[300]. PC5 (4.91%) shows significant differences between groups (F=4.532; P=0.027) and also populations (F=13.492; P=0.003) showing neandertals a more enlongated buco-lingual shape with lingual cusps centralized.



[300] Association between factors is significant (P=0.000) and therefore it can be one or all those variables which are responsable of the differences observed.

Figure 249. *Extremes of the PC5 morphotypes. This PC is significantly different on populations (Neanderthals resemble more the "a" shape) and groups (Early and Modern Neandertals resemble more the "a" shape). See text for details.*

LDA shows a clear distinction between groups (Wilks Lambda P=0.006) and OIS (Wilks Lambda P=0.014) but the best classification occurs when considering populations (Wilks Lambda P=0.001) reaching a 93.3% of correct classification after cross-validation. Nevertheless, it should be kept in mind that sample size is small (N=12 Neandertals and 3 AMH -including 2 Near East individuals-).

e. M³: No significant differences are found on any of the considered variables for any of the 5 first PCs (91.02% of the variability explained).

20.7. Conclusion

One of the main limitations of those results is the sample size. Initially, it is the widest Mid-Upper Pleistocene sample sizes used in these kinds of analyses but once worn teeth, broken or incomplete crowns are deleted and sample is segmented by population and OIS, it becomes too small. Even the limitation to the first 5 PCs is sometimes a statistical violation. While geometric morphometrics could be useful to infer evolutionary shifts and adaptation to a determinate morphology due to functional selective pressures along a linage, sample available although huge considering the quantity of fossil remains (N=1061 postcanine teeth) appears to be insufficient for the initial purposes. Those results, however, are useful as a comparison sample to test hypothesis of similarities between groups, to analyze shifts when Mesolithic and Neolithic populations expanded, etc.

Moreover, results obtained should be considered cautiously for two main reasons: on the one hand, factors included in the analyses are most of the times associated (Population, Group, Geography, OIS and Climate) and, on the other hand, error rates obtained are higher than assumable, maybe due to the inexperience of the researcher (BP[301]) as noted by other authors (Yezerinac *et al* 1992) or due to the use of molds instead of the original; which can also cause a disruption and increase the error levels.

[301] The researcher started the Project in 2007 and error rates were performed in July 2011 so 4 years using the method should not be considered "inexperience" although it is true that some researchers with smaller PE have been working only on this method and are therefore, more experienced.

Moreover, the lack of the amelocental junction to orient the occlusal plane might be difficulting the process too.

Even taking all those limitations in mind, the kind of changes observed are too small within the teeth so their implication on possible adaptations cannot be straightforward. Within the sample a great overlap in all postcanine teeth was observed[302]. However, some trends can be highlighted. Firstly, Early Modern Humans (Qafzeh & Skhûl) tend to appear separated from the rest of the sample as outgroup. In the discriminant analysis, if they are not pre-grouped, they tend to classify with Upper Paleolithic modern humans prior to similar chronology neandertals (*ex.* M_1)[303]. Actually, in the two cases in which neandertals from Tabun are considered (Tabun Misc III, from layer E on M_2 and Tabun 1 on M^1); the position of the two populations is not close even though they are from the same area. TBmisc is within modern neandertals and Krapina individuals range of variation while TB1 is an extreme of the Early neandertals group. Generally, modern and early neandertals are close to each other being more homogeneous compared to modern humans (which was already highlighted by Gómez-Robles *et al* 2007). On the other hand, when discriminants are performed, the closer group to Upper Paleolithic modern humans tend to be early neandertals and not modern neandertals. As already said, sample is too small but within the analyzed sample there is no clear reason for inferring a possible admixture (although individually, some fossils might be closer to the shape of modern humans). Moreover, when considering the possible adaptation shifts, represented by OIS, distinctions are related mainly to some distinctive OIS and not a distinction between cold-warm OIS. Only when considering partial warps (instead of 5 PCs), P_4 showed a kind of "recursive" pattern.

Infant individuals' morphology has been just briefly described in the 80s by Smith and recently by Souday (2008) in her dissertation. Their variability can be as informative as adults on taxonomy, as oclusal complexity is thought to decrease with the advent of Upper Paleolithic modern individuals (Trinkaus & Shipman 1993); and also to see if the adult

[302] This result is consistent with Gómez-Robles (2010) in which differences within the Upper Pleistocene are really small and overlap occur even with modern samples used as comparison.
[303] However, the sample size is too small in the case of AMH from the Near East in the Middle Pleistocene to make any definitive assumption.

patterns of variation are kept on deciduous teeth; as many crown traits expressed in the deciduous teeth foreshadow the presence of the trait on the permanent dentition (Scott & Turner 1997: 308). However, they might be even less environmentally constrained than permanents as they are considered "more primitive or evolutionary constrained" (Brabant 1967: 897) and are supposed to show less crown size reduction, to be more stable in terms of metrical variation with significantly lower frequencies of missing/extra teeth (Scott & Turner 1997: 309). Further work should include modularity (Gómez-Robles *et al* 2011b) and probably the selection of Robinson *et al* (2002) or other landmarks avoiding semilandmarks. A methodological approach to those aspects has not been yet conducted and is probably basic to be defined (Skinner *et al* 2009). Also methodological comparisons of the outlines information (fourier analysis) to morphometrics and classical non-metric characterization (ASUDAS) could be useful to assess whether the inclusion of GM is justified and what kind of new information it is providing (Vernal 2007). Moreover, intergration of different tooth type (at least general series: premolars-molars) or M1-M2 (which could be related to masticatory forces) would be interesting to check whether teeth from the same individual (group) are behaving in the same direction and how changes on one tooth can imply general changes in the individual (Scott & Turner 1997: 110). In this last approach the use of both mandible and maxilla teeth should be greatly related as they would be constrained by the occlusion processes of functionality (Hillson 2002: 106-117; Ash & Nelson 2004: 433-483). If there was a correlation between series and shapes are somewhat related to the rest of the teeth shapes, this method would be of great interest in the analysis of minimal number of individuals in archaeological excavations were teeth are sometimes found isolated. Similarly, the inclusion of both sides (whenever possible) could be interesting to raise light into the asymmetry.

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

Tabla 1. Principales glaciaciones y periodos interglaciales (Gamble 1990).

Tabla 2. Peridización de Valoch (1968), para centro-Europa en el Pleistoceno.

Tabla 3. Tabla de Finlayson (2003 en: Finlayson 2004: 61-62): C=frío; W=cálido; S=estable; U=inestable. En sombra gris eventos colonizadores; en recuadro destacado los eventos de extinción (que no tienen porqué representar la desaparición de la población aunque sí diezmarla).

Tabla 4. Recurso primario de subsistencia según la latitud en 58 poblaciones de cazadores-recolectores actuales (Lee 1968: 43).

Table 5. Teeth (N) and individuals (Ind.) from the Pleistocene analyzed.

Table 6. Teeth and adult individuals and infants analyzed. Infants include all teeth available with microwear preserved (number of individuals in brackets). Infant Eskimos include: Aleutians (N=4 individuals); Eburne, Chuckee, Kwakiutl, Point Hope, Smith Sound and North Star Bay populations (N=13 individuals).

Table 7. Material used in this dissertation for microwear analysis hosted at the Biology Faculty (U. Barcelona). Repository indicates if molds were obtained directly at the hosting institution or were provided by a researcher (indicated in brackets).

Tabla 8. Variables cuantitativas de microestriación.

Tabla 9. Variables de la rugosidad derivadas del análisis interferométrico.

Tabla 10. Muestra analizada en los valores de rugosidad del esmalte y microestriación bucal. Todos los dientes corresponden a M_1 excepto los marcados con el símbolo *. El análisis ANOVA no mostró diferencias significativas según el tipo de diente.

Tabla 11. Mean values and variation (maximum & minimum) of the adults and juveniles in the sample.

Tabla 12. Correlaciones significativas entre las variables de microrugosidad (en gris).

Tabla 13. Densidad de estrías de cada individuo (media) incluyendo la variable más sensible en cada caso y el porcentaje de error de la misma donde se observa que no hay una tendencia clara a que la densidad de estrías favorezca el aumento o descenso del error para ninguna de las variables de resumen.

Tabla 14. Porcentaje de Error (PE) en las mediciones del área oclusal total (AOT), área oclusal total de dentina expuesta (AOTDE) y porcentaje de exposición de dentina (%DE).Media de cada medición en los individuos y Media del método.

Tabla 15. Medias de los PE de cada individuo y totales para las mediciones de tamaño buco-lingual (BL), mesio-distal reconstruyendo el borde en caso de IW (MD), mesio-distal real, sin incluir la reconstrucción (RMD) y la diferencia entre el tamaño MD reconstruido y el real (DIFFMD-MDR). *Se incluye el mismo dato debido a la ausencia de desgaste. Si no se contabiliza este error en la media total, el error se reduce ligeramente a 0,85%.

Tabla 16. Diferencias absolutas de tamaño entre los valores máximos y mínimos de desgaste interproximal. La columna de la izquierda indica un valor cualitativo del grado de IW. Todos los valores son $^{-10}$.

Tabla 17. Medias de los PE de cada individuo y medias totales para las mediciones de cada altura (ALT), la media de las alturas de la cara bucal (ALTBUC) y lingual (ALTLING) así como la media de la altura de la corona (ALTMED). En este último caso se realizó la medición en base a la media de la altura bucal y la altura lingual, por lo que en el individuo de Předmostí no tiene datos, ya que no se

pudo medir la altura 4. Si se considera, la media de errores sin esa altura, la media de la altura total final aumenta a un 2,13%.

Tabla 18. Número total de dientes analizados por población (HEI: Homo heidelbergensis – NEA: Homo neanderthalensis – AMH: Homo sapiens) y dientes excluidos. N_T: número total de dientes estudiados; N_e: número efectivo de dientes bien preservados y porcentaje ($\%_T$). Entre las causas de exclusión están ser un diente anterior (sólo los postcaninos se utilizaron para estudiar el patrón de microestriación), no erupcionado, moldes defectuosos, abrasión o erosión del esmalte (se indican los porcentajes en cada caso).

Tabla 19. Variables que mostraron diferencias significativas según el lado analizado en individuos con dientes de ambas maxilas; entre paréntesis se indica la probabilidad de significación (P) del ANOVA.

Tabla 20. Diferencia en cada variable de microestriación para el factor lado segmentando la muestra por población.

Tabla 21. Variables que mostraron diferencias significativas según la maxila analizada en individuos con dientes en ambos lados; entre paréntesis se indica la probabilidad de significación (P) del ANOVA.

Tabla 22. Diferencia en cada variable de microestriación para el factor maxila segmentando la muestra por población.

Tabla 23. Diferencias significativas entre piezas dentales en la mandíbula y la maxila.

Tabla 24. Muestra para cada pieza dental en cada población segmentada por mandíbula y maxila.

Tabla 25. PE según el tipo de diente (combinando pieza dental mandíbula y maxila) en cada población.

Table 26. Inter-teeth differences. Note that most of the differences are related to P3

Table 27. Population differences. Note that most of the differences are caused by Pygmies

Table 28. Differences within each population including differences between molars and premolars and whether inter-tooth differences are due to one tooth vs the rest of the sample or one tooth vs another tooth. *No enough sample to perform ANOVA; † No differences due to tooth type. For details concerning significance of the differences see text.

Table 29. Mean values for each sex on each population analyzed. In light grey, populations in which significant differences.

Table 30. Within population differences between males in females (in absolute terms). Differences (Diff) derive from the subtraction of males minus females absolute value (values in negative indicate that females present either higher density -in density- or longer scratches -in length-). "Value Diff" columns indicate the qualitative assessment of the difference (see text for details). The last two columns inform of which sex presents the most abrasive pattern and the longest scratches.

Table 31. Mean values of NH/NT and NV/NT for each sex within each population.

Table 32. Differences in the index proportions (following previously explained methodology). See text for details.

Table 33 and 34. Mean values of male/female Individuals from Middle Pleistocene (LP), considering climates (HEIWARM= Middle Pleistocene inhabitants of warm environments; HEICOLD= Middle Pleistocene individuals from cold climates. At

the bottom, differences between males and females (see methodological procedure in chapter 7.2.3.) on density and length of scratches (absolute values; negative differences represent females higher value. Second and third columns indicate qualitative assessment of sexual differences.

Table 35. Sample size segmented by climatic conditions, landscape, OIS and geographical area; N is the sample well-preserved for each group.

Table 36. Mean values of decidual teeth (Devil's Tower including m1 and m2) and permanent teeth (N=95).

Tables 37 (previous page) and 38. Table 37 show mean microwear values within Middle Paleolithic (MP) between males and females and values when population is segmented by OIS and climate. Table 38 show differences between males and females for each population (including groups segmented. Differences derived from males minus females values on density and length of scratches in absolute terms. Negative values indicate females present higher densities or longer scratches. Third and Fourths columns indicate qualitative assessment of the difference (for methodological details see chapter 7.2.2.

Table 39. Mean values of the index NH/NT and NV/NT on each geographical area.

Table 40. Mean values of summary microwear variables (NT, XT, ST) and index variables of horizontal and vertical scratches. Chronology of OIS 3 substages in brakes.

Tabla 41. Mean values of summary microwear variables of density (NT), length (XT) and standard deviation of the length (SH) together with the indexes derived from horizontal and vertical scratches proportion. Includes individuals from Montmaurin 4 (OIS-6), Kabwe (OIS-6/7), Montgaudier (OIS-5), European Neandertals (OIS 3/4) and Tabun (individual values and mean site values) and Skhûl 5.

Table 42. Mean microwear values of the sample segmented by age-groups.

Table 43. Specimens and teeth of infants with known age-at-death showing well-preserved buccal microwear patterns. Functional tooth age was derived by subtracting tooth eruption age for modern humans (Granat & Heim 2003) from estimated age-at-death.

Tables 44 and 45. Mean values of male/female Individuals from Upper Paleolithic (UP), considering periods: Early Upper Paleolithic (EUP) and Late Upper Paleolithic (LUP) and climates: AMHWARM= UP inhabitants of warm environments; AMHCOLD= UP individuals from cold climates. Table 43 shows differences between males and females (see methodological procedure in chapter 7.2.3.) on density and length of scratches (absolute values; negative differences represent females higher value. Second and third columns indicate qualitative assessment of sexual differences.

Table 46. Mean and median values of scratch density (NT) and length (XT) by chronology.

Table 47. Mean and median values of the different areas analyzed considering density and length.

Table 48. Mean and median values of NT and XT by climatic phase and geographic area. BG isolated teeth are not included due to the reasonable doubts about their chronology.

Table 49. Mean and median NT and XT values for the groups defined by Van Andel et al (2003) climatic phases.
Table 50. Mean and median values of the density (NT) and length (XT) of scratches by climatic conditions associated to the studied sample.
Table 51. Mean and median values of the density and length by landscape associated to the sample.
Table 52. Mean and median values of total striation density (NT) and average length (XT) by technological type.
Table 53. Individuals with known ages-at-death and microwear preserved.
Table 54. Sample composition including all teeth available.
Table 55. Pearson correlation between microwear variables and age of the Individuals. "Age" was a discrete category (Infant: up to 12 yo; Subadult: up to 18 yo and Adult: more than 18 yo). "Individual Age" derives from the age groups (0-5, 6-13, 14-25, 26-45 years old). Finally "Tooth age" includes both analyses: assuming the same erupting schedule and different erupting tempos.
Table 56. Post-hoc tests showing significant differences between time related groups periods (Neandertal and AMH samples together), only including the European sample.
Table 57. Mean, Median and standard deviation of each population considered.
Table 58. Significant differences on one-way ANOVA between areas (both neandertals and modern humans are analysed together).
Table 59. Mean density (NT) and length (XT) values on each geographical area for Neandertals and AMH and variables significantly different between both groups. In black the highest value. AMH show higher densities and length of scratches in all the areas except on the western Mediterranea, where Neandertals show longer scratches.
Table 60. Mean, median and standard deviation of the periods analysed.
Table 61. Mean values of density, length and standard deviation of the length of scratches of each technotipe analyzed within OIS 3. MOU (Mousterian), AUR (Aurignacian), PAV (Pavlovian) and GRA (Gravetian). It does not include Sungir.
Table 62. Significant differences between geographical areas within OIS 3.
Table 63. Significant differences between geographical areas within OIS 3 segmented by population.
Table 64. Mean values of each microwear variables as well as index in each geographic area in OIS 3 segmented by population (WM AMH is not represented).
Table 65. Population showing higher values on each variable in each geographical area. WM is not included as it is only represented by NEA.
Table 66. Neandertal and modern humans from cold-mild-warm environments.
Tabla 67. Mean values of indexes NH/NT, NV/NT and NH/NV at Isturitz, St. Césaire, mousterian sample (N=17) and Mladeč (N=4)
Table 68. Significant differences in microwear variables and derived indexes (NH/NT and NV/NT) on fossil populations and HG.
Table 69. Significant differences in microwear variables. Near East, African and Eastern Plains individuals are excluded.
Table 70. Median values of density and length of scratches as well as NV/NT index on each isotopic period in CE and WE.

Tabla 71. NT and XT mean values by population and climate. Only two kinds of environments were considered: Cold and warm, in order to obtain the same quantity of factors on each population. Includes the PE (see chapter 6.4 for methodological procedure of the quantification), which is used as a distance value between climates within populations.

Table 72. Summary of data and interpretation of each population according to indexes values (NH/NT and NV/NT) and abrassivity of the diet derived from density (NT) and length (XT) of scratches.

Table 73. Individuals from pavlovian culture analyzed indicating polished facets' presence.

Table 74. Individuals from pavlovian culture with microwear preserved.

Table 75. Occurrence of unilateral/bilateral polished surfaces on teeth together with age of the individuals.

Table 76. Sites, number of teeth and individuals analyzed in the study. In grey, African material.

Table 77. Sample available at the University of Barcelona for which no Subvertical Grooves has been found. No detailed analysis has been carried out.

Table 78. PE on area and width measurements on the Intertooth contact facet using SEM images and Photographic images.

Table 79. Presence of SG on the European Middle Pleistocene divided by Intertooth facet affected.

Table 80. Presence of SG on the European Middle Paleolithic divided by Intertooth facet affected.

Table 81. Presence of SG on the European Upper Paleolithic divided by Intertooth facet affected.

Table 82. Number of teeth, observations of each Intertooth facet (mesial and distal) and number of SG on each facet.

Table 83. Percentage of observations, SG and each facet SG.

Table 84. Prevalence of SG on each tooth type. Note that some teeth analyzed have not been properly described and they lack specific tooth type. They have not been taken into account on these percentages.

Table 85. Prevalence of SG on each maxilla. Note that some teeth analyzed have not been properly described and they lack this information. They have not been taken into account on these percentages.

Table 86. Prevalence of SG on each intertooth side. Mesiodistal observation account on each side observation and mesiodistal presence is not account as they would affect both sides equally.

Table 87. Summary Table of grooves number on each Intertooth facet and tendencies of the SG prevalence. Number represents the minimum and maximum observation density. See text for details.

Table 88. Samples included in this analysis (For details on each site/individual see tables A1 3.1 to 3.4).

Table 89. Preservation of samples; NP: number of postcanine teeth analyzed; P: samples showing well-preserved buccal enamel surfaces; %: percent of tooth preservation.

Table 90. Descriptive statistics. Sample segmented by population (all teeth included).

Table 91. Technological significant differences in the variables in One-way ANOVA and Bonferroni Post-hoc. MOU: Mousterian; AUR: Aurignacian; PAV: Pavlovian; EPI: Eppigravettian.

Table 92. Association between factors considered in the analyses. SITE corresponds to the archaeological site (in the case of Vindija includes both populations); POP: Population; SEX is based on male/females literature references; CLIMATE corresponds to Van Andel et al 2003: 33 periods; STAD/INT: Stadial/Interstadial following Musil & Valoch 1966; ENV: Environment; LAND: Landscape; ENV/LAND: Environment and Landscape; TECH: Technology.

Table 93. Individuals included in the sex-related analysis including the density (NT) and length (XT) of the scratches as well as mean values for each sex at each population (NEA= Neandertals; AMH=Modern Humans).

Table 94. Teeth analyzed, Individuals and sites of the materials. Grey boxes include african materials. Final sample depended on preservation.

Tabla 95. Analyzed teeth (N) and preservation in the reference sample.

Table 96. Material used in this dissertation belonguing to Prof. E. Trinkaus, hosted at the Arts and Sciences Department at Washington University in St Louis.

Table 97. Mean of TOA values on each HG population segmented by tooth type. Maximum and minimum values of each tooth included.

Tabla 98. Number of Teeth analyzed, mean and estándar deviation on each tooth and population.

Table 99. Significant differences on each tooth type between Mid-Late Pleistocene fossil remains and modern hunter-gatherers divided into cold environments (Eskimos from America and Siberia including Eburne, Aleutians, etc. and Fueguians) and warm environments (including Australians, Maoris, Hindus and Bushmen)

Table 100. Percentage of differences (%) between sexes on each tooth type in each population and difference (DIFF) in absolute terms in the HG populations.Negative values indicate that females show bigger teeth. L (lower) and U (upper).

Table 101. Mean sexual differences and percentages between sexes in each analyzed population.

Tabla 102. Valores medios y desviación estándar de esfericidad en la muestra del Pleistoceno Medio y Superior europeo.

Table 103. Total occlusal area (mean values) for each period by tooth type; sample sizes are small, ranging from 1 to 5 teeth per group.

Table 104. Summary table of the postcanine teeth analyzed on occlusal area and microwear pattern indicating the quantity of teeth included on each tooth type (N), the correlation (if any) with microwear values) and the overall pattern shown by the TOA values within the tooth type

Table 105. Population composition. Teeth analyzed on each age category on each population

Table 106. Correlation and significance between age and tooth age variables and ED, IW and CH.

Table 107. Pearson's correlation between wear variables and microwear.

Table 108. One-way ANOVA by populations and wear methodology on four age categories.

Table 109. Mean values on each population and tooth for the wear values (in brackets sample size of each age category.

Table 110. Distance (in mean ~ages) found in the sample deferring from the general pattern. In brackets, individual age.

Table 111. Teeth analyzed in each individual. Numbers in parenthesis indicate reference: (1) Valladas, 1988; (2) Mercier et al, 1993; (3) Green et al, 1989 (4) Street et al, 2006; (5) Farizy C, 1990; (6) Laville et al, 1980; (7) Garralda & Vandermeersch, 2000; (8) Grün & Stringer del 2000; (9) Mercier & Valladas, 2003 (10) Rink et al, 1995; (11) Mann & Vandermeersch, 1997; (12) Debénath & Duport, 1972; (13) Gambier D, 1986; (14) Oakley et al, 1971; (15) Wolpoff, 1999; (16) Mansouri et al, 1996; (17) Vandermeersch, 1965. According to Valoch, 1968, ~ 40 Ka; (18) Leroi-Gourhan, A, 1958; (19) Trinkaus, E 1987; (19) Thoma, 1966 ; (20) Toussaint & Pirson, 2006; (21) Vallois, 1958:157; (22) Debénath 1975; (23) Mellars, 1996; (24) Mellars & Grün, 1991; (25) Lalueza-Fox et al, 2005; (26) Moncel, MH & Svoboda, J 1998; (27) Wild et al, 2005 ; (28) Teschler-Nicola 2006 ; (29) Veleminska & Bruzek, 2008¸(30) Smith et al, 1985; (31) Wolpoff et al, 1981; (32) Ahern et al, 2004; (33) Oackley et al, 1971 ; (34) Hublin et al, 1995; (35) Mercier et al, 1991¸(36) Blades, 2002; (37) Genet-Varcin E, 1972; (38) Gambier et al, 2004; (39) Laville et al, 1980; (40) Trinkaus et al, 2003; (41) Schumann, 1995; (42) Fizet et al, 1995; (43) Pétillon, 2006; (44) Gambier D, 1990/1991; (45) Debénath, 1975; (46) D'Errico & Giacobini, 1985; (47) Walker et al, 2008; (48) As isolated teeth cannot be ascribed to any particular layer, the general average dates (Rink et al, 1995; Simek & Smith 1997 and Karavanić, 2004) are given. Only mandibles and maxillas can be ascribed to a particular layer. In these cases, Smith, F (1975) has been followed.

Table 112. Effective sample analyzed by tooth and population. During the text analyses will be performed considering the populations (Neandertals-Modern Humans) and groups (Early AMH, Early Neandertals, Modern AMH, Modern Neandertals). Due to the quantity of Krapina individuals included, in bivariate analyses, they will be highlighted and separated from the rest of the groups but on the statistical analyses, they will not account as another group or population.

Table 113. Error rates summary for landmarks (mean of each landmark), semilandmarks (mean of all semilandmarks) and both (L & S) on A) P_4, B) M_1; C) M_2 and D) M^2.

Figura 1. Curva isotópica del registro Pacífico V28-238 (Shacleton & Opdyke, 1973) y cronología estimada (Bassinot et al 1994). Los números 1 a 23 indican los periodos OIS.

Figura 2. Esquema basado en Delpech (2000), donde se indica la presencia de fauna asociada a ambientes concretos.

Figura 3. Distribución de algunas especies características de paleoambientes diferentes (Griggo 1996).

Figura 4. Oscilaciones de la temperatura atmosférica en los últimos 50 Ka con la variación de las dataciones calibradas y sin calibrar (Stewart & Líster 2001).

Figura 5. Esquema del carácter de un refugio (C. Gibraltar) ante un cambio climático (imagen basada en Finlaynson & Carrion 2007) con datos de (A) De Beaulieu et al (2006); (B) Carrion & van Geel (1999) y (C) Finlaynson & Carrion (2007).

Figura 6. Reconstrucción de un ambiente de estepa de mamut (Hofreiter & Stewart 2009).

Figura 7. Diferencia entre ambientes de estepa de mamut y del holoceno basado en Guthrie (1984).

Figura 8. Fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (1,6 ma-400 Ka) y rasgos climáticos principales de diversas regiones en Europa indicando el tipo de hábitat en función de los macromamíferos encontrados (Imagen de Kahlke et al 2010; basado en Lisiecki & Raymo 2005).

Figura 9. Reconstrucción del clima y el nivel del mar en el OIS 6 (imagen de Van Andel y Tzedakis 1996).

Figura 10. Mandíbula de Mauer, holotipo de la especie Homo heidelbergensis.

Figura 11. Árbol evolutivo de las cuatro subespecies de H. heidelbergensis 1) H. h. heidelbergensis; 2) H. h. steinheimensis 3) H. h. rhodesiensis y 4) H. h. daliensis. Las líneas representan las principales trayectorias evolutivas y la flecha discontinua flujo génico (GF) entre los grupos. En este escenario Ceprano representaría uno de los individuos más antiguos del grupo 1, lo que explicaría su similitud con individuos africanos (Mallegni 2011). La diversificación alopátrida explicaría las diferencias morfológicas entre zonas geográficas.

Figura 12. Características dentales diferenciales en el Pleistoceno entre Eurasia y África (Martinón-Torres et al 2007).

Figura 13. Bifaz achelense (basado en: Depaepe 2009: 24).

Figura 14. Análisis Discriminante del patrón de microestriación dental del Pleistoceno Medio y Superior. Intervalos canónicos al 85% (Fig. 6 en Pérez-Pérez et al 2003; "R—Arago; T—Sima de los Huesos; U—Upper Paleolithic and Mesolithic; 1—Middle Paleolithic from the Near East and Spain; 2—Middle Paleolithic from France; 3—Middle Paleolithic Hortus; m—Montmaurin 1; k—Kabwe; s—La Chaise Suard; b—La Chaise Bourgeois; u—Skhûl 4; q—Qafzeh 9; d1—Gran Dolina TD6-7; d2—Gran Dolina TD6—10).

Figura 15. Reconstrucción del clima y del nivel del mar en el OIS 5 (imagen de Van Andel y Tzedakis 1996).

Figura 16. Reconstrucción del clima y el nivel del mar en el OIS 4 (imagen de van Andel y Tzedakis 1996).

Figura 17. Reconstrucción del clima y del nivel del mar en el OIS 3 (imagen de Van Andel y Tzedakis 1996).

Figura 18. Temperaturas actuales y simuladas del Cuaternario en Europa durante el verano (Junio-Agosto; izquierda) y el invierno (Diciembre-Febrero; derecha). Arriba: Clima presente; centro (Stage 3 Warm Phase): Dansgaard-Oeschger (~40 ka). Abajo: LGM hace ~21 Ka. (van Andel 2002).

Figura 19. Mapa de Europa en el LGM ~20 Ka. La línea azul discontinua indica la extensión de los hielos permanentes. Los bordes marrón y azul indican la línea de costa (Tattersall 1999). La línea negra delimita el límite de la fauna adaptada al frío. Fauna y flora más común (Finlayson & Carrion 2007).

Figura 20. Primera reconstrucción de un neandertal basada en: Hermann Schaaffhausen 1888 (Stringer & Gamble 2010: 37).

Figura 21. Raedera sobre lasca levallois. Basada en Ríos-Garaizar (2010).

Figura 22. Distribución de las industrias de transición; el chatelperroniense está englobado en la elipse (imagen de Bar-Yosef & Bordes 2010).

Figura 23. Analisis de Componentes Principales (A) y Dendograma con la distancia euclídea al cuadrado (B) a partir de variables de textura del esmalte dental realizado por El-Zaatari et al (2011). El ACP muestra que no hay una clara división geográfica, aunque se distingue bien el OIS 4 del 5. La discriminación por climas no fue significativa (Lambda de Wilk's =0,073) en este trabajo y la comparación de los neandertales con los cazadores-recolectores (B) indicó que los neandertales de ambientes abiertos se asocian con los fueguinos. La conclusión de los autores fue que los neandertales de ambientes abiertos consumirían proporcionalmente más carne que los de ambientes boscosos (datos de: El-Zaatari et al 2011).

Figura 24. Rutas de entrada en Europa de los humanos modernos según Otte & Kozlówski (2003) y Mellars (2004a, 2006). Las fechas son calibradas (aunque véase Zilhão & d'Errico 1999, 2003a,b). (Basado en Mellars 2006).

Figura 25. Venus de Willendorf (Austria). Las estatuillas antropomorfas en el Paleolítico Superior son, junto con el arte parietal, uno de los icónos culturales del periodo.

Figura 26. Buril "pico de loro" magdalaniense (Delson et al 2000:829).

Figura 27. Resultados de los análisis de microestriación dental a) y b) en que aparecen los valores de los neandertales y los humanos modernos (AMH). a) Análisis Dicriminante de las variables de microestriaciónsitua situando a los fósiles en el contexto de los cazadores recolectores, diferenciándose sólo los neandertales del Próximo Oriente (Lalueza et al 1996). b) densidad (NT) y longitud (XT) de las estrías vestibulares observadas por periodo isotópico, mostrando cambios en el que los periodos fríos presentan una mayor densidad de estrías que los cálidos (Pérez-Pérez et al 2003).

Figura 28. Distribución global de la temperatura efectiva (ET) según los valores de productividad del suelo en g/m^2 producido anualmente (NAGP). Los puntos representan poblaciones de cazadores recolectores post-pleistocenicas con densidades menores de 9,09 personas/km^2 segmentadas según el tipo primario de subsistencia practicada. En: Binford 2007: 187.

Figura 29. Retracción del nicho en los neandertales tras el GI8 y ampliación del mismo en los AMH. El H4 habría afectado a las dos poblaciones de manera similar pero los neandertales no se recuperaron (Banks et al 2008a).

Figura 30. Variaciones en $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en los niveles tróficos de Pleistoceno Superior europeo (Bocherens 2009a: 243).

Figura 31. Grosor del esmalte dental en varios primates y fósiles de A. africanus, P. robustus y H. neanderthalensis (Olejniczak et al 2008b).

Figura 32. Diagrama de la proporción de las variables del desgaste relativo de las facetas oclusales (fase bucal I, fase lingual I y fase II) en a) cazadores-recolectores actuales y b) fósiles (Fiorenza et al 2011a). Los vértices del triángulo representa el 100%. Los cazadores modernos se dividen en: poblaciones eminentemente carnívoras (Inuit, Vancouver y Fueginos), poblaciones de dietas mixtas (bosquimanos) y aborígenes australianos. Los fósiles se han agrupado en: bosques deciduales (verde), bosques perennes mediterráneos (naranja) y bosque de coníferas/estepa (azul). Leyenda de los fósiles: Amu: Amud; BG: Barma

Grande; Kra: Krapina; Mla: Mladečˇ; Mon: Monsempron; Mou: Le Moustier; Pat: Abri Pataud; Qaf: Qafzeh; Sha: Shanidar; Sun: Sungir; Tab: Tabun; V: Vindija.

Figura 33. Percusión difusa para la muela de vegetales. A la izquierda, adoquín (cobble) probablemente utilizado como muela, encontrado en los nievels gravetienses de Isturitz (6,5 cm de diámetro); a la derecha adoquín volcánico probablemente usado como afilador en los niveles musterienses de Petit Abri de Laussel (7,5 cm de largo) (de Beaune 2004).

Figura 34. Estructura de combustión en el nivel 7 de Roc de Marsal (Sandgathe et al 2011).

Figura 35. Imagen de la dentición de Archi (2,5 años) y radiografía (Granat & Heim 2003), que según los estándares actuales de crecimiento indican que el individuo italiano tendría unos 5 años de edad (Ascenzi & Segre 1971).

Figure 36. Analyzed populations' locality.

Figure 37. European Middle Pleistocene material analyzed in this thesis.

Figure 38. Middle Pleistocene teeth from Mauer: RI_2-RM_3.

Figure 39. Middle Pleistocene teeth from Boxgrove: LI_1, RI_1.

Figure 40. Middle Pleistocene skull (left) and teeth (right) from Steinheim: LP^4-M^3, RM^{1-3}.

Figure 41. Teeth from Montmaurin–La Niche (MM-1) a) RM_{1-3} and b) LM_{1-3}.

Figure 42. Teeth from Montmaurin–Coupe-Gorge: a) MM-4 RP^{3-4} ref. CG6B3 n.14188; b) MM-2 RM_3 ref. CG2D3 n.2671.

Figure 43. Middle Pleistocene teeth from Pontnewydd: a) PN-4, Rm^2-M^1; b) PN-11, LM_1; c) PN-12, LM^1.

Figure 44. Middle Pleistocene teeth from Kabwe (Rhodesia); BH-1: a) RM^{1-2}, b) LM^{2-3}; BH-2: c) RM^{2-3} .

Figure 45. European Middle Paleolithic material analyzed in this thesis.

Figure 46. Middle Pleistocene specimen A-17-089 from Ochoz.

Figure 47. Middle Pleistocene specimen from Kulna 1 (RC^1-M^1).

Figure 48. Middle Pleistocene specimen Engis II from True Chabeur. From left to right: Rc^1, Ri^1, Li^2c^1 (upper row); RM^1, Rm^2, Rm^1 (central row); RM_1, Rm_2, Rm_1 (bottom row).

Figure 49. Middle Pleistocene specimen La Quina H5 RP^3-M^3.

Figure 50. Middle Pleistocene specimen Saint Césaire 1 from La Roche-à-Pierrot: mandible (RI_2-LM_3).

Figure 51. Middle Paleolithic mandible from Le Moustier.

Figure 52. Middle Paleolithic specimen from Malarnaud (RM_1).

Figure 53. Middle Paleolithic specimen from El Sidrón (SDR-007, LI_2, c_1, LP_3-M_3).

Figure 54. Middle Paleolithic specimen from Figueira Brava (LP^4).

Figure 55. Middle Paleolithic specimens GB-1, Forbes' Quarry (left, LI^2-P^4, M^3), and GB-2 Devil's Tower b) Rm^{1-2} and c) RM_1 from Gibraltar.

Figure 56. Middle Paleolithic specimens SP-1: a) RC^1-M^3, b) LP^3-M^3; and SP-1: c) LM_{1-3}, d) RC_1-M_3; from Sima de las Palomas (Cabezo Gordo).

Figure 57. Middle Paleolithic specimens from Vindija: a) Vi-206 (RM_{1-3}), b) Vi-231 (LM_{1-3}), c) Vi-226 (LM_1), d) Vi-259 (LM^2), e) Vi-229 (RM^2).

Figure 58. Middle Paleolithic mandible of Tabun 1 from Mont Carmel.

Figure 59. European Middle Paleolithic material analyzed in this thesis.

Figure 60. Dental remains from Mladeč 8 Ind. 5457, LM_{1-2}.

Figure 61. Dental remains from Dolni Vestonice; a) DV-16, skull, b) DV-15, right maxilla.

Figure 62. Dental remains from Pavlov I (right maxilla).

Figure 63. Dental remains from Předmostí A17 088 (RM_{1-3}).

Figure 64. Dental remains from Vindija: a) VI022 (LP_4, LM_{1-3}), b) VI014 (Vi-21-20, Rm_{1-2}, RM_1), c) VI021 (Vi-22.7, LM^1).

Figure 65. Dental remains from Abri Pataud LP_3, LM_{1-3}, RP_3, RM_{1-3}.

Figure 66. Dental remains from Rond du Barry (RP^{3-4}, M^{1-3}).

Figure 67. Dental remains from Tito Bustillo (left, LI^1, vestibular and lingual views; right, LP^4, occlusal view).

Figura 68. Variación de la dureza (escala de color de 2,5 a 6) y grosor del esmalte de la dentición de humanos actuales (Mann & Dickinson 2006).

Figura 69. Variación en la orientación de la muestra según captemos la imagen del primer molar RM^1 (izquierda) o del segundo molar RM^2 (derecha) siguiendo a Farincourt (1960-7).

Figura 70. a) Imagen derivada del análisis del área y perímetro oclusales. Además del perímetro (PER), área oclusal total (AOT) y los diámetros máximo ($Ø_{max}$) y perpendicular máximo ($Ø_{per \cdot max}$), también se midieron las áreas de exposición de dentina (en gris en la imagen), sumando todas las áreas para obtener en área total de exposición de dentina (ED). Individuo de La Quina V, primer molar inferior izquierdo: LM_1. b) Obtención del área oclusal total (azul, centro) y área de exposición de dentina (verde, derecha) mediante Photoshop e ImageJ. RM_1 VI-11.39 (206) de Vindija.

Figura 71. Imagen en ESEM del diente de Rochelot con presencia de surcos interproximales. La imagen B muestra un detalle del surco, donde se observan estrías paralelas y largas (Imagen de: d'Incau et al 2012).

Figura 72. Dentición de Lachaud 3: RM_1 con exposición de dentina (izquierda), LM_2 con desgaste oclusal pero sin dentina expuesta (centro) y RM_3 sin desgaste.

Figura 73. RM_1 (A) y RM^1 (B) de Arene Candile (Génova, Italia); orientación: A) cara bucal en primer plano y mesial a la derecha; B) cara bucal en primer plano y mesial a la izquierda. Las mayores áreas de exposición de dentina se observan en la zona bucal en el diente mandibular (A) y en la zona lingual en el maxilar (B).

Figura 74. Medición del desgate interproximal a partir A) del diámetro MD reconstruido (verde) y real (rojo), y B) de la medición del área reconstruida (verde) y real (rojo), con la medición del área hipotéticamente reconstruida (azul); imágenes a escalas distintas (diente molar de Malarnaud).

Figura 75. Dientes analizados para la medición de la altura de las coronas en los que la línea amelocementaria está bien delimitada. a) St. Césaire; b) Kulna; c) Ochoz; d) Cave of Hearths 5.

Figura 76. Mediciones de la altura de las coronas en molares (arriba; Malarnaud) y premolares (abajo; St. Césaire).

Figura 77. Estrías culturales en la dentición anterior de a) Boxgrove y b) Mauer.

Figura 78. Procedimiento de análisis de la microestriación bucal. El proceso estandarizado incluye la selección de la muestra mediante observación con lupa binocular, selección del área a analizar en el SEM, captación de la imagen y tratamiento digital de la imagen SEM con Abode Photoshop CS, incluyendo el recorte de la imagen, eliminación de la iluminación diferencial (efecto de la curvatura) y aumento del contraste (expansión automática de los niveles de gris).

Figura 79. Contaje de estrías bucales con Sigma Scan 5. La estrías verdes son horizontales, las amarillas verticales y las azules y rojas serían mesio-distales o disto-mesiales dependiendo de la maxila y lado de la pieza dental.

Figura 80. Procedimiento de obtención de la imagen tridimensional con el microscopio interferométrico Veeco y aplicación de filtros.

Figura 81. Imágenes de microestriuación y rugosidad en el mismo diente de diferentes individuos y yacimientos analizados en la comparación metodológica.

Figura 82. ACP de las 4 mediciones realizadas en los 3 individuos(cada color representa un individuo).

Figura 83. Diferentes áreas seleccionadas a priori en el individuo de Jeune Prince M_1 mostrando variaciones según la zona. Estas imágenes se obtuvieron el mismo día con el fin de representar gráficamente las diferencias observadas en varias zonas. Las imágenes obtenidas en el análisis de error se realizaron en días diferentes por lo que la zona micrografiada puede coincidir. Sería interesante analizar las diferencias entre áreas deliberadamente diferentes del diente aunque este análisis no se ha realizado aquí (Jeune Prince no está incluido en los análisis de esta tesis).

Figura 84. Análisis del área oclusal en el individuo de Předmostí. La figura "a" corresponde a la imagen 1 contaje 1; la figura "b" a la imagen 1 contaje 2; la figura "c" a la imagen 2 contaje 1 y la figura "d" a imagen 2 contaje 2.

Figura 85. Contajes de DE en el individuo con mayor PE: St. Césaire RP_4. La figura "a" representa la imagen 1 contaje 1; la figura "b", la imagen 1 contaje 2; la figura "c", imagen 2 contaje 1 y la figura "d" a la imagen 2 contaje 2.

Figura 86. Faceta de contacto interproximal (Pérez-Pérez et al 2003).

Figura 87. Faceta bucal de Malarnaud RM_1 con áreas alteradas (A) bajo el hipocónido y zonas de esmalte bien preservado (B) en la zona del protocónido-hipocónido del mismo diente.

Figura 88. Moldes con agujeros producidos por burbujas de aire; A) Kulna 1 LM^1 (lingual); B) Ochoz RM_2.

Figura 89. Micrografías a A) 30-40× con alteraciones del esmalte; B) 100× con alteraciones del esmalte y C) 200× en que se observan áreas de esmalte dental bien preservadas. Cada fila representa el mismo diente.

Figura 90. Coronas dentales no erupcionados completamente; A) Abri Pataud RM_3; B) Le Moustier RM_3; C) Engis LM^1.

Figura 91. Superficies de esmalte no preservadas debido a alteraciones posiblemente relacionadas con el proceso de obtención de la réplica A) Dederiyeh LP_4, y D) Mladeč 1 LM^1.

Figura 92. Superficies de esmalte erosionadas. A) Border Cave 5 RM_2 B) St. Césaire RM^3, C) Naivasha burial site Knm nv 2ab LM^1 y D) Kisese 1269 Kmn Ib 162 LM_2. La fragmentación del esmalte de este individuo podría ser similar a la descrita por Hillson (2005: 159) indicativa de alteración térmica. Las imágenes c y d corresponden a individuos no analizados en esta tesis procedentes del Museo Nacional de Kenya (Muestras del Holoceno).

Figura 93. Facetas no preservadas debido a arrastre A) PN13 LM_2, B) BG5 LM^3, C) Pavlov 1 LM^2 y D) Cavillon RM_3.

Figura 94. Superficies de esmalte no preservadas por presencia de aguas o 'wrinkles' en los moldes. A) Pontnewydd 15 RM_2, B) Barma Grande 5 RM^1(arriba), LM_2 (abajo).

Figura 95. Posición de Kabwe respecto a la muestra del Pleistoceno Medio analizada. Los cuadros son los dientes maxilares derechos mientras que las líneas son los izquierdos. **+** es el primer premolar; x son los molares. El eje x representa la densidad total de estrías mientras que el eje y representa la longitud de éstas.

Figura 96. Posición de Banyoles respecto a la muestra del MIS 4 analizada. + es el RM_3 y x es el LM_3. El eje x representa la densidad total de estrías mientras que el eje y representa la longitud de éstas.

Figura 97. Proporción de estrías horizontales (eje x) y verticales (eje y) respecto al total de estrías. X=SP59.

Figura 98. Variación interna de DV15 en los diferentes dientes analizados.

Figura 99. Posición de los individuos del Paleolítico medio con periodontitis.

Figura 100. Lateralidad de las variables del patrón de microestriación bucal para las poblaciones analizadas. Las diferencias se calcularon por la substracción del valor del lado izquierdo menos el derecho para cada variable. Las diferencias negativas indican valores mayores en el lado izquierdo y los positivos, en el derecho.

Figura 101. Diferencias por maxila de las poblaciones analizadas. Se calcularon por la substracción del valor del lado izquierdo menos el derecho para cada variable. Las diferencias positivas indican valores mayores en la mandíbula mientras que los negativos, en la maxila.

Figura 102. a) Densidad y b) longitud de estrías en el total de la muestra para el factor diente.

Figure 103. Surfaces analyzed A) Point Hope, B) Fueguian, C) Aleutian, D) Maori, E) Bushmen, F) Australian.

Figure 104. Bivariate analysis of length (axis x) and density (axis y) of scratches considering males and females from each population. Each group is represented by a color. Females are squares and males are circles.

Figure 105. PCA of the hunter-gatherers populations segmented by sex. Each population is represented by a pair of points corresponding to M= male and F=female).

Figure 106. Bivariate plot of length of scratches (XT; axis x) and density of scratches (NT; axis y). PCA configuration is rather similar and therefore is not included. In both analyses, main differences occur due to length of the scratches as well as NT/XT values of the Pygmies.

Figure 107. Proportion of scratches NH/NT and NV/NT on adult individuals. Pygmies excluded.

Figure 108. Well-preserved buccal enamel surfaces; a) Mauer RM_1; b) MM-1 RM_1; c) PN-20 LP_3 and d) BH-1 RM^1 and unpreserved buccal enamel surfaces; bar scale=600 µm. e) BH-2 RM^3; f) A-71 Ind.15 RP_3; g) PN-9 $RM^?$; and h) Steinheim RP^4.

Figure 109. SEM micrographs of Mauer teeth; A) well-preserved enamel on the RM_1; B) unpreserved enamel on the LM_1.

Figure 110. Enamel preservation percents of the Middle Pleistocene samples by site.

Figure 111. Age-related microwear density pattern on Middle Pleistocene sample. Bars indicate density of scratches on known ages-at-death individuals.
Figure 112. Density (axis x) and Length (axis y) of scratches on sexed Individuals from the Middle Pleistocene.
Figure 113. Bivariate plot of buccal microwear density versus striation length of all studied Middle Pleistocene specimens.
Figure 114. Cluster analysis Euclidean distance; numbers indicate % of trees showing that branch after 100 bootstrap permutations.
Figure 115. LDA of the Middle Pleistocene sample divided by geographical area.
Figure 116. Discriminant analysis (one function) on climate (cold-warm) using all 15 microwear variables; the red line indicates weight (correlation) of each original variable on the discriminant function variable.
Figure 117. Discriminant analysis for landscape reconstructions; red lines indicate weight of each original variable in the configuration; 95% confidence ellipses under equal covariance matrixes were included.
Figure 118. Percents of well-preserved enamel surfaces of the Middle Paleolithic sample by geographical area (Central Europe includes northwestern Engis individual with 6 postcanine teeth and none preserved (considering central European groups strictly –Czech Republic and Hungary-, preservation is 100%).
Figure 119. Non-preserved enamel surfaces of teeth from A) Engis Lm_2 and B) Tabun 1 (LM^1).
Figure 120. Density (NT; in grey) and Length (XT; in black) microwear values on Devil's Tower infant on each analyzed tooth.
Figure 121. Bivariate analysis of density and length of scratches (NT vs. XT) between sexes in the Middle Paleolithic.
Figure 122. Bivariate plot of striation densities (axis x) and lengths (axis y).
Figure 123. Bivariate plot of striation densities (x axis) and lengths (y axis) in the Spanish materials.
Figure 124. Bivariate plot of scratch densities (x axis) and lengths (y axis) in the analyzed Middle Paleolithic specimens (Spanish remains excluded).
Figure 125. Sex-related variability of scratch density (NT) at Vindija; numbers indicate estimated age of individuals (see chapter 5.3.4.e).
Figure 126. Striation lengths (left) and density (right) of specimens from Grotta Breuil and Guattari.
Figure 127. Average values of striation lengths (x axis) and densities (y axis) by geographic area.
Figure 128. Average values of scratch density (x axis) and length (y axis) by OIS periods.
Figure 129. Linear Discriminant Analysis by landscape.
Figure 130. Length (XT, left) and density (NT, right) of scratches on the Near East sample.
Figure 131. Mean values of the proportion of horizontal vs vertical scratches (NH/NV). MM4: Montmaurin Coupe Gorge 4; KW: Kabwe 1; MG: Montgaudier; Nea (mean European Neandertals N=30); Tabun: includes the three individuals from Tabun (Tabun C1, Tabun s.II and Tabun s.II) and Skhûl: Skhûl 5.
Figure 132. Well preserved enamel surfaces at 100X from a) Vindija VI 20-6 LM_1, b) Abri Pataud AP1 RP_3, c) Almonda AMD2 LP_3, d) Caldeirao CA1 LM^2, e) Mladeč

ML2 LM^1, f) Předmostí PREDXXVI RM_2, g) Vindija VI 232 RM_1 and h) Tito Bustillo TB75A LP^4.

Figure 133. Non-preserved buccal surfaces of (A) Pavlov 1 LM_2 and (B) Dolni Vestonice 16 LM^3.

Figure 134. Percentage of enamel preservation of the UP-AMH sites by geographical area.

Figure 135. Sample confidence interval of (90%) for NT mean values by age groups, showing that subadults and adults had non-significant higher striation densities that the infants.

Figure 136. Variation in density (NT) and length (XT) of scratches between males and females associated to warm and cold environments in UP. Lines represent correlation (R^2 value in black) of NT/XT.

Figure 137. Bivariate analysis of NT (scratch density) vs. XT (scratch length) for the UP sample.

Figure 138. Box-plot displaying density of scratches. Individuals older than 30 Ka show a denser microwear pattern than the rest of the individuals.

Figure 139. Linear Discriminant Analysis by geographic area; F1 differentiated eastern (central Europe) from western individuals, and F2 discriminates SE from NE samples. Sungir individuals and BG isolated teeth are excluded.

Figure 140. Distribution of mean values by geography and phase on density (NT) and length (XT) of scratches. ECPI3: Early Cold Phase Interstadial OIS 3; ECPS3: Early Cold Phase stadial OIS 3; LGM3: Last Glacial Maximum OIS 3; LGM2: Last Glacial Maximum OIS 2 and LLGM: Late Last Glacial Maximum (see chapter 2.3.1). Numbers represent geographical areas. 1: Southwest; 2: Southeast; 3: Northwest and 4: Northeast. Mean values on Table 48.

Figure 141. LDA following Van Andel et al (2003) climatic classification showing the shift from ECP3 to LGM and from LGM to LLGM. The transition phase was represented by a single specimen.

Figure 142. Variation of the sample on a) density and length of scratches and b) index values of NH/NT and NV/NT. Points represent mean values of each technology.

Figure 143. LDA by lithic technology of all microwear variables 85% of the variability explained (P=0.010).

Figure 144. Variability of microwear density for the 3 human populations considered (Homo heidelbergensis, H. neanderthalensis, and H. sapiens) by age groups (0-5, 6-13, 14-25, 26-45 years old) considering individual age-at-death.

Figure 145. Variability of microwear density for the 3 human populations considered (Homo heidelbergensis, H. neanderthalensis, and H. sapiens) by age groups (0-5, 6-13, 14-25, 26-45 years old) considering and dental age-since-emergence.

Figure 146. Infant m2 from H. Heidelbergensis (PN4: ~8 yo), H. Neanderthalensis (GB2: ~5 yo) and AMH (CA11: ~4 yo; Solutre: ~5 yo; St. Germain la Rivière B5-7: ~5 yo; St. Germain la Rivière B3: ~7 yo and CA2: ~11 yo). For references see chapter 5.

Figure 147. Tooth type (M1 left; M2 right) analysis of the density of scratches (axis y) and the age at death of the individual in A) heidelbergensis; B) neandertals and C) AMH. Similar results were obtained on premolars and M3 but sample sizes were smaller. Heidelbergensis M1 N=8; M2 N=7; Neandertals M1 N=13; M2 N=10 and AMH M1 N=17; M2 N=19.

Figure 148. Differences (absolute values) in density (upper) and length (lower) microwear values between sexes on each population including HG and fossil specimens. Data available in Tables 30, 34, 38 and 45.

Figure 149. Male and Female variation in NH/NT and NV/NT (each population includes two points: 1=Male and 2=Female).

Figure 150. Bivariate plot of striation density (NT) and length (XT) including all the specimens analyzed for the three time periods considered: MP (Middle Paleolithic), EUP (Early Upper Paleolithic) and LUP (Late Upper Paleolithic).

Figure 151. Mean values of density indexes (NH/NT; NV/NT and NH/NV) (Lalueza et al 1996) on MP, EUP and LUP individuals.

Figure 152. Linear Discriminant Analysis (LDA) of the three time periods considered.

Figure 153. PCA showing values on each geographical area segmented by population (NE is only one individual, Sungir, and therefore no analysis has been performed).

Figure 154. Discriminant analysis of OIS periods separating OIS 3 Neandertals (green) from OIS 3 AMH (red).

Figure 155. Variability of microwear density (NT, X-axis) and length (XT, Y-axis) of the Neandertal and AMH specimens from Vindija.

Figure 156. Discriminant analysis between ANH and Neandertals from OIS 3.

Figure 157. Discriminant analysis of OIS-3 sample by technological type.

Figure 158. Bivariate analysis of NH/NT and NV/NT of the OIS 3 individuals segmented by geographical area. Neandertals consistently show higher NH/NT values and lower NV/NT (data on table 64).

Figure 159. SEM image at 100X of the Saint Césaire RM[1].

Figura 160. Similarity dendogram between Saint Césaire, mousterians and aurignacians (Euclidean distance).

Figure 161. Isturitz and Saint Césaire position on density indexes A) NH/NT (X axis) and NV/NT (Y axis) and B) NH/NV

Figure 162. Comparison of the microwear pattern in human fossil populations and modern hunter-gatherers from different geographic and environmental areas (see chapter 5.1). Dendogram show similarities between groups (Euclidean distance). Numeric values represent bootstrap percentage of each branch (100 bootstrap). Distribution slightly varies depending on the distance measurement. Single linkage and Ward method show similar distribution but when using Gower, Hindus appear as an outgroup and Australians are closer to Maoris while the distribution of the fossil remains does not change substantially being NEA and HEI; LUP and ESK and EUP and BUS sister branches.

Figure 163. Principal Components Analysis of the analyzed groups mean microwear values.

Figure 164. a) Horizontal scratches proportion (NH/NT; axis x) and vertical's (NV/NT; axis y) and b) PCA; lines correspond to weight of each variable in the distribution of PC1 and PC2. Blue points represent European fossils and HG and red points represent non-European individuals of Skhûl 5, Tabun y Kabwe.

Figure 165. Mean values derived from the PCA of the sample segmented by geographic area. Near East, African and Eastern Plains individuals are excluded. Lines represent the weight of each original variable.

Figure 166. PCA in each geographic area highlighting population (points) and OIS (lines) in: Central Europe (upper left), Western Europe (upper right), Western Mediterranea (lower left) and Central Mediterranea (lower right).

Figure 167. Evolution of density (blue) and NV/NT index (green) in CE (upper) and WE (lower). Left axis represent NT and right axis NV/NT. Horizontal axis represent each OIS. OIS 3 is segmented into Neandertals (NEA) and modern humans (AMH). Sample size on each OIS is shown in table 70. Discontinuous lines indicate absence of continuity in the data.

Figure 168. Tendency of the mean of OIS periods on density of scratches (NT) and indexes (NH/NT and NV/NT). Numbers in the right represent sample size on each OIS. Neandertals and Modern Humans from OIS 3 have been divided for analytical purposes.

Figure 169. Index values of NH/NT (axis x) and NV/NT (axis y). Hunter-gatherers are represented by colored stars (see chapter 7.3) while fossil remains values are segmented by climates.

Figura 170. NT (axis x) and XT (axis y) on each population considered segmented by climates (cold-warm). Data is shown on table 71.

Figure 171. a) Labret terminology and modes of wearing labrets described by Keddie (1989.)

Figure 172. Different types of labrets (images from Keddie 1989).

Figure 173. Labrets position in Dolni Vestonice 13 (a), 14 (b) y 15 (c) individuals. Based on Vlcek's image printed in a divulgative book (provided by Ivana Jarosova and Miroslav Maixner).

Figure 174. Dolni Vestonice III. Maxillary dentition showing polished surfaces. a Left) Right maxilla occlusal view; a Right) Left maxilla occlusal view. b) Detail of the right maxilla on the buccal surface.

Figure 175. SEM images from DVIII a) well preserved surface of LP_3 with labrets; b) unpreserved facet due to abrasion on LP^4 with labrets; c) unpreserved tooth including pits, microcracks and abrasion on RM_3 without polished surface and d) unpreserved surface in the LM^1 with labrets.

Figure 176. Dolni Vestonice 13. Maxillary RP^4-M^2 affected by buccal polished surfaces.

Figure 177. Density and length of the scratches on the Dolni Vestonice 13 individual. SEM images at 100X from a) RM_3; b) RP^4 and c) LP_4.

Figure 178. Dolni Vestonice 14. Mandibular right dentition affected by buccal polished surfaces and left side without the polished areas. At the bottom detail of the mandibular right hemimandible with polished surfaces.

Figure 179. Density and length of the scratches on the Dolni Vestonice 14 individual.

Figure 180. 100X micrograph at SEM. DV14 RM_1 and RP_4.

Figure 181. Dolni Vestonice 15. Maxillary dentition affected by buccal polished surfaces. Detail of the $RP^4$and RM^1.

Figure 182. Density and length of the scratches on the Dolni Vestonice 15 individual including 100X micrographs at SEM on teeth with polished surfaces a) RP^4, b) RP^3, c) RM^1 and e) RP_4 and teeth without polished surfaces d) LP^3, f) LP_3.

Figure 183. Dolni Vestonice 16. Maxillary M^2 polished surfaces on a) left and b) right sides.

Figure 184. Dolni Vestonice 16 SEM images on teeth with polished surfaces: a) RM^2 and b) LM^2 and without this affection: c) LM_2, d) RM^3 and e) LM^3.

Figure 185. Pavlov 1. a) Maxillary and b) mandibular left teeth with polished surfaces.

Figure 186. Pavlov 1 SEM images at 100X on teeth with un-polished surfaces: a) RM_2, b) RP_4 and c) LM_3 and with this affection e) LP^4, f) LM^1 g) LM^2 and h) RP^4. Image d) is an affected tooth with buccal microwear preserved (RM^2).

Image 187. Pavlov 2. Right maxillary teeth affected by buccal polished surfaces.

Image 188. Pavlov 2. Right maxillary teeth affected by buccal polished surfaces: a) RP^4; b) RM^2 and c) LM^2.

Figure 189. SEM image of Pavlov 1 LM_1 presenting areas with enamel exposition (including prisms) and scratches similar to those caused by mastication, so tooth might have been functional after loosing of buccal enamel. However, those surfaces have not been used on microwear analyses, first because enamel has different properties and hardness and therefore scratches formation processes are not known and second because enamel surface present diagnostic pits which prevent analyzing them. In the same image, enamel patches are present showing abrasion (lower left corner) and microcracks.

Figure 190. Areas from two different images a) upper images correspond to Figueira Brava SEM image (mesial intertooth facet) and b) lower images correspond to Spy 2 photograph image (mesial intertooth facet).

Figure 191. Sidi Abderraman RM_1 mesial surface with SG

Figure 192. SG on PB008 interproximal facet.

Figure 193. Mesial surface on Qafzeh 7 RP_3.

Figure 194. SG on Middle Pleistocene sample. Not to scale. Individual detailed on each image.

Figure 195. Detail of SG morphology on two Pontnewydd individuals.

Figure 196. Mesial surface of BX3 (left) with SEM image of the groove and mesial surface of BX2 with loose of enamel but no clear groove.

Figure 197. SG on Neandertal individuals. Individual and tooth indicated on each image (Not to scale).

Figure 198. St Césaire and Sidrón SG.

Figure 199. Barma Grande 2 LM_2.

Figure 200. Isturitz IV 1942-50 RM_1 distal (left) and mesial (right) intertooth surfaces with SG.

Figure 201. Figueira Brava mesial Intertooth contact area showing higher density of SG (N=9); a) image showing SG number; b) scheme of SG number and location; c) general image with area of interest in the square and d) 40X of the area of interest showing SG.

Figure 202. PB008 RM_2 position compared to the rest of the African material on a) density (axis x) and length (axis y) of the scratches and b) the index NH/NT (axis x) and the index NV/NT (axis y).

Figure 203. Middle Pleistocene density of scratches (axis x) and length of the scratches (axis y), representing teeth from Arago, Montmaurin and Pontnewydd highlighting the position of the individuals from those sites showing SG.

Figure 204. Middle Paleolithic (points represent teeth not individuals) variability of density (axis x) and length (axis y) of the scratches highlighting the teeth with SG. Marked in colors the Mand. 1 and Mand. 2 from Sidrón, the only analyzed site in which more than one individual is considered. Blue= Mand. 1 Green= Mand. 2.

Figure 205. Upper Paleolithic (points represent teeth not individuals) variability of density (axis x) and length (axis y) of the scratches. SG teeth are highlighted.

Figure 206. Well-preserved buccal enamel surfaces at 100×. a) Ochoz 1 LP_4; b) Vindija VI-206 RM_1; c) Mladeč 1 LM^1; d) Předmostí XXVI RM_1; e) DV13 RM_3 and f) Vindija VI-232 RM_1.

Figure 207. Bivariate plot of NT (X-axis) versus XT (Y-axis) for the whole sample.

Figure 208. Bivariate plots of NT versus XT of the analysed sample by population; left: Neandertals; right: Anatomically Modern Humans.

Figure 209. Principal Components Analysis of A)Neanderthals and B) Anatomically Modern Humans. Neandertals configuration is grouped by OIS periods/climatic events. AMH is grouped by technotipes.

Figure 210. Canonical Analysis Functions 1 and 2 (more than 94% of the variability explained) with divisions by environmental reconstruction. In red weight of each variable in the configuration.

Figure 211. Canonical Analysis Functions 1 and 2 (more than 93% of the variability explained) with divisions by technology. In red weight of each variable in the configuration.

Figure 212. A) Bivariate analysis (density/length) and B) PCA of AMH indicating sex of the individuals. (Male=Blue; Female=Pink; Unknown=Green)

Figura 213. Mean TOA values of the postcanine dentition on H. heidelbergensis, H. neanderthalensis and H. sapiens (includes Skhûl) in the a) Maxilla and b) Mandible.

Figure 214. Boxplot of molar size variation in the three analyzed groups: HEI= H. heidelbergensis; NEA= H. neanderthalensis and AMH= H. sapiens (includes Skhûl).

Figure 215. Boxplot of molar size variation in the three analyzed groups: HEI= H. heidelbergensis; NEA= H. neanderthalensis and AMH= H. sapiens (includes Skhûl).

Figura 216. Theory of the reduction of the sexual dimorphism (Brace & Ryan 1980)

Figura 217. Evolution of the dental size differences (absolute values distinction and percentage) within OIS 5-OIS 2 individuals.

Figure 218. Evolution of percentage differences between sexes on each individual tooth and Upper Pleistocene period.

Figure 219. Variation of tooth size for which microwear data is available segmented by OIS on each tooth type.

Figure 220 Tendency from cold to warm environments in both: tooth size per teeth (left) and microwear in all teeth (right). Upper figures are mandible values and Lower ones are maxillary teeth. 12a) Mandibular size; 12b) Maxillary size; 12c) Mandibular microwear 12d) Maxillary microwear.

Figure 221. DE values of each tooth of La Quina.

Figure 222. DE values of each tooth of Ochoz. The asymmetry is clear having left teeth higher DE values than right ones. Images of the individual show the occlusal caption. Teeth on the upper part of the figure are left side and at the bottom, right side. Teeth represent (from left to right): P_3, M_1 and M_2.

Figure 223. DE values of each tooth of Vindija 231.

Figure 224. Wear rates on each tooth type by population. Axis Y represents DE

Figure 225. Landmarks on each tooth type (from left to right: premolars, M_1 and M^1; this last representing all molars except M_1 and M^3). The first semilandmark was always defined as the intercept of the line from the centroid to the first landmark, the rest of the semilandmarks were marked from this first semilandmark to the right in a clockwise direction.

Figure 226. M^3 teeth excluded from the analysis due to cusps patterns not clearly visible. a) Pontnewydd PN17; b) Arago A21 (Ind 1) (not to scale).

Figure 227. Centroid configurations showing landmarks (internal points) and semilandmarks (outline) on several analysed teeth: A) mandible, B) maxilla.

Figure 228*. Differences in occlusal orientation between two teeth with the same morphology (A and B) but different amelocent junction. This difference is related to a change in the orientation plane (C). Results (D) indicate an artefactual change in* landmarks disposition in a 2D image (From: Gómez-Robles 2010: 66)

Figure 229. Different images by the same researcher (BP) on Malarnaud.

Figure 230 P_4 two individuals analyzed a) each image was taken by a different researcher. b) Error 1 and Error 2 compared to the rest of the sample.

Figure 231. M_1 two individuals analyzed. Individual 1 images were taken twice by the same researcher (BP) and individual 2 by different researchers (KG and BP). a) Variation between the two individuals b) Error 1 and Error 2 compared to the rest of the sample.

Figure 232. Different images from same researcher (BP) on Předmostí M2 from different molds.

Figure 233. M_2 one individual analyzed with two images taken twice by the same researcher (BP) a) Distribution of the two images and b) Error 1 and Error 2 (referred to image caption) compared to the rest of the sample.

Figure 234. Qualitative assessment of "complex" and "simpler" oclusal surfaces on M^2

Figure 235 M^2 two individuals analyzed. a) Configuration of the two individuals photographed by different researchers (KG and BP) and b) Error 1 and Error 2 compared to the rest of the sample.

Figure 236. P_3 PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=Qafzeh 9; 2=Qafzeh 11; 3=PPM1; 4=PPM3 and 5=Almonda

Figure 237. Configuration of the PC1 extremes representing shape variation between a) Qafzeh shape and b) European groups. Main differences occur in the buco-lingual enlongation in Qafzeh together with more buccally placed cusps on European specimens.

Figure 238. Summary of the configuration differences between climates related to PC5 (figure derived from Morpheus). Black points represent warm inhabitants mean and green points cold habitats specimens.

Figure 239. M_1 configuration changes between Early to Modern neandertals and between Modern Neandertals to AMH. Shapes obtained with Morpheus software.

Figure 240. M_1 PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=Pontnewydd (OIS 7); 2=Qafzeh 9; 3=Qafzeh 11 and 4=Tabun.

Figure 241. M_2 main changes between groups. Shapes obtained with Morpheus software. Changes observed are small and mainly related to Early AMH-Modern AMH.

Figure 242. M_3 PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=Skhûl 6; 2=Qafzeh 9; 3=Shovak; 4=La Quina V; 5=PPM4b; 6=Saint Césaire; 7=Isturitz IV; 8=Dolni Vestonice 15; 9=Předmostí XXVI and 10=Dolni Vestonice 13.

Figure 243. P^3 PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=Qafzeh 5; 2=Qafzeh 9; 3=Almonda and 4=Abri Pataud.

Figure 244. Variation from extreme shapes of P^4 in PC3 a) extreme of the negative values of PC3 (represents the tendency of more recent specimens in both groups); b) extreme of the negative values of PC3 (represents the tendency of the earlier individuals in both groups).

Figure 245. Variation from extreme shapes of P^4 in PC4 a) extreme of the negative values of PC3 (represents the tendency of neandertals); b) extreme of the negative values of PC3 (represents the tendency of the AMH).

Figure 246. Mean configuration on each OIS with more than two individuals included: a) OIS 5; b) OIS 4; c) OIS 3 and d) OIS 2.

Figure 247. Extremes of the PC3 morphotypes. This PC is significantly different on populations (Neanderthals resemble more the "a" shape), groups (Early and Modern Neandertals resemble more the "a" shape) and OIS (OIS 11, 9, 7 and 4 resemble more the "a" shape -note that only OIS 4 is well represented-). See text for details.

Figure 248. M^1 PCA configuration. Individuals mentioned in the text are highlighted: 1=BG4; 2=MG3; 3=RAN and 4=Qafzeh 5.

Figure 249. Extremes of the PC5 morphotypes. This PC is significantly different on populations (Neanderthals resemble more the "a" shape) and groups (Early and Modern Neandertals resemble more the "a" shape). See text for details.

ABSTRACT

During the European Middle and Upper Pleistocene a lot of changes occurred in human evolution including environmental, settlement, behavioral, technological and biological changes. The continent was permanently occupied by various human populations (there is a consensus that three populations occupied the continent in the period although the possible overlap and the kind of interaction is not clear enough) even though climate greatly fluctuated. The variation observed would have for sure affected the environments changing landscapes and the potential resources exploited, requiring adaptations and innovations from the human inhabitants, including also the possibility to migrate (following the resources) which would have attenuated the change as the environment would not be completely new.

An important quantity of methods are being applied to help increasing the knowledge of the subsistence practices and adaptation responses of the inhabitants of the period including ethnographic comparisons, morphological studies (including structure analyses of teeth), indirect evidences (vegetables remains, zooarqueological analyses, etc.) and direct evidences (isotopes analyses, microwear, etc.). Those methods aim to increase the understanding of a key period in human evolution changing the main question from taxonomy and phylogeny to behaviour and adaptations. Although in some cases the evidence from the different methodologies and researchers derive in different conclusions, the increase of studies, analyses and samples sizes will, for sure, end up with an interaction and complementation of the evidences.

The present research have focused on the dental evidence analyzing buccal microwear signatures started by Puech, following the standardized methodology developed by Pérez-Pérez in his PhD and later by Lalueza and the research group lead by Dr. A. Pérez-Pérez. In 1996 Lalueza *et al* published the first paper analyzing the Mid-Upper Pleistocene dietary variability using this method and comparing the fossil individuals with modern hunter-gatherers from known diets and various environments and economies. In 2003, Pérez-Pérez *et al*, increased the sample size (after having analyzed the intra-site variation of Sima de los Huesos) and found that the variability of the fossils could be partly explained by the climatic fluctuations of the period and raised doubts about the adequacy of using modern hunter-gatherers as a comparison. This project is therefore a continuation of previous analyses increasing considerably the sample

reaching the highest sample of this period ever used in microwear analyses (665 teeth corresponding to 186 fossil individuals and 96 pre-selected modern hunter-gatherers individuals).

Some other analyses were performed, including dental size quantification, shape of the tooth crown and some methods to infer the macrowear (dentine exposure, crown height and interproximal wear) and relate those variables to adaptations, diet, internal shifts and age (in those analyses, when possible, sample was wider, reaching 1802 teeth corresponding to 529 fossil individuals and 745 hunter gatherers). However, the main focus and the most detailed study is related to the buccal microwear interpretation.

Special caution was kept on the methodology selection and reliability as well as preservation of the sample and collateral factors that might influence the patterns: laterality, asymmetry, tooth type, etc. Although in some cases, it would be required a deep analysis with a more adequate sample (not fossil) in which all teeth from different individuals is preserved, the results point to a percentage of error similar to that found on the method itself, and it was therefore considered acceptable micrographing all teeth available in each individual and using the median of all teeth preserved within the individual to avoid over representation. The affection of pathologies and dental alterations considered (subvertical grooves and polished buccal surfaces -labrets-) does not seem to be modifying the pattern and therefore, if the SEM image was adequate for the analyses they were included. Only in the case of Middle Pleistocene and Middle Paleolithic individuals, carious lesions might be related to an increase of vegetables in the diet. Moreover age-related patterns were considered and generally, from 13 years old onwards, the pattern is stable and, therefore, all teeth can be used, however, differences found in younger and infant individuals prevent from using those sample in the intra-population analysis; up to this age, there is a relatively accumulative pattern related to age in modern humans and a high density of scratches in deciduous teeth followed by a dramatically decreased in the early erupted permanent teeth. However, considering all individuals of known ages, functional tooth age is not influencing the results.

The analyzed fossil remains are comparable with modern hunter-gatherers and the variation observed shows a great overlap of all groups' ranges of variation suggesting that shifts were small. However the analysis of the Principal Component Analyses (PCA), Linear Discriminant Analyses (LDA), bivariate (density/length; NT/XT) and horizontal and vertical

scratches proportion with respect to the total density of scratches, suggest that there were some tendencies, different on each population and in some cases, significantly distinct. It should be noted that, in this sample (not in the Middle Pleistocene) there is a disagreement between interpretations depending on the fact that abrassivity (NT/XT) is used or index values derived from horizontal and vertical scratches respect to the total density, which might be indicating the importance of proceeding techniques and non-strictly food intaklen in the abrassivity.

The most distinct group is the *H. heidelbergensis* as it presents a high density of scratches, indicative of a very abrasive diet as well as a high proportion of horizontal scratches, which leads to think that the population consumed mainly vegetables. Moreover, its diet was highly variable in front of a climatic change. Neandertals and modern humans (AMH) differ among them but the difference is as important in the change from neandertals to Early Upper Paleolithic (EUP) individuals as from EUP to Late Upper Paleolithic (LUP) groups; suggesting an acceleration of the change. Main changes among those groups occur in abrassivity (higher in modern humans, especially in the EUP) and along vertical scratches' proportion (higher in modern humans, especially in the EUP). Therefore, the extremes of the Upper Pleistocene are represented by neandertals on the one hand and EUP AMH on the other hand. The discriminant analysis between populations is significant and percentage of correct classification after re-sampling reaches the 85% when considering only neandertals and modern humans from OIS 3. Moreover if the climatic conditions of each group are considered, the response is different in each case, both in the direction and the intensity (being only similar: 1- the highest density of scratches in tundra landscapes, which is a common result in all the three groups and 2- the percentage of difference in abrassivity between cold and mild climates). All those evidences led to think that the diet of both groups was not the same and therefore, although competition could have occurred, it is not the straight forward explanation. The LUP, is showing values closer to neandertals than EUP individuals but differ in an important detail and is the response to a climatic change. They more recent sample is the one that varies less the diet when the environment is different. Another important difference occurs between sexes not because the analyzed groups show an especially marked sexual difference in the dietary signals but because the response to the climatic change of each sex varies on each group: 1- affecting in a similar way both sexes in heidelbergensis, 2- not affecting neandertals and 3- affecting differently

modern humans males and females. This result might represent important differences in the social structure as well as in demographic changes.

Moreover, technological variation (especially within the AMH) and geography appear as key factors in the analysis of the Mid-Upper Pleistocene sample. This last, the area within Europe, is especially important as some other factors (population, climate and chronology) are clearly defined within the areas but not in the complete sample where overlap of the individuals is huge. The analysis of the geographic areas separately also indicated: 1-that the changes and responses of the individuals and groups were not the same in all the areas and, therefore, extrapolations should be made cautiously and 2- that some areas (specially the northwestern -mainly confined to southwestern France-) might have acted as a refugee or recursive settlements as the kind of microwear pattern of the individuals is very similar and more independent of the chronology, climate or population than in any other area. Moreover, although sample is small, when considering areas from far away (Near East and Eastern Plains), the microwear signatures of those individuals differ from the pattern of the properly European groups. Climate is not always (except after segmenting the sample into geographical areas) the easiest group explaining the variation and, except on the heidelbergensis, the discriminant analysis is not significant; however, when considering OIS (as generic climatic approaches), mean values show a kind of recursive response (not equal but similar in the direction) and distinct between neandertals and modern humans (heidelbergensis are too scarce and does not represent a continuous register but it seems that it is not following any pattern).