

EL NICHU ECOLÓGICO DE LOS HOMÍNIDOS DEL PLEISTOCENO MEDIO DE ATAPUERCA

José María Bermúdez de Castro Risueño*, J. Carlos Díez Fernández-Lomana*, Marina Mosquera Martínez*, M. Elena Nicolás Checa*, Alejandro Pérez Pérez**, Jesús Rodríguez Méndez*, Antonio Sánchez Marco*¹

RESUMEN.- Las excavaciones sistemáticas que desde hace trece años se realizan en rellenos fosilíferos del karst de la Sierra de Atapuerca (Burgos) han proporcionado un importante registro arqueológico y paleontológico sobre los ecosistemas del Pleistoceno de la región y sobre la paleobiología y las actividades de las poblaciones de homínidos. Si bien el potencial de los yacimientos augura un enriquecimiento considerable de esta información en los próximos años, este trabajo presenta la primera síntesis sobre el nicho ecológico de los homínidos del Pleistoceno Medio de Atapuerca, como hipótesis de trabajo para futuros trabajos en éste y otros conjuntos de cronología similar. El nicho se caracteriza por la inespecificidad, la complejidad de las estrategias de obtención de recursos, la diferenciación respecto del nicho de carnívoros de talla media y grande, evitando el conflicto con los especialistas en la caza y el carroñeo, y la orientación preferencial hacia los recursos vegetales.

ABSTRACT.- The systematic excavations made for the last thirteen years in some fossiliferous cave fillings of the Sierra de Atapuerca karst system (Burgos) have yielded an important archaeological and palaeontological record on the regional Pleistocene ecosystems and the Paleobiology and behaviour of the hominid populations. Although the potential of the sites augurs a substantial increase of this information during the next years, we present in this paper the first synthetic view on the ecological niche of the Atapuerca Middle Pleistocene hominids, as a work hypothesis to test in other Palaeolithic sites of similar chronology. The niche can be characterized by its non-specificity, the complexity of the strategies to obtain food resources, a well defined differentiation from the niche of big and medium sized carnivores, avoiding the clash of interests with the specialized hunters and scavengers, and the tendency to use preferentially vegetable resources.

PALABRAS CLAVE: Pleistoceno Medio, Homínidos, Paleocología, Sierra de Atapuerca.

KEY WORDS: Middle Pleistocene, Hominids, Palaeoecology, Sierra de Atapuerca.

1. INTRODUCCIÓN

La Sierra de Atapuerca se encuentra en la Meseta septentrional de la Península Ibérica, prácticamente en las estribaciones del Sistema Ibérico (borde nororiental de la Cuenca del Duero). Se trata de un enclave situado a unos 15 km al este de la ciudad de Burgos, constituido por un suave relieve de calizas cretácicas (Zazo *et al.* 1983, 1987), y recorrido en su borde sur y de este a oeste por el río Arlanzón. Esta elevación es un anticlinal desmantelado en su mitad norte, que deja al descubierto un núcleo de areniscas y gravas infracretácicas de facies Utrillas, mientras que en la mitad sur aparecen las calizas

fuertemente karstificadas. El flanco este de la Sierra de Atapuerca está constituido por un depósito brechoso de cantos y matriz calcárea. Sobre estos materiales hay formación de margas arenosas y margas de color gris claro, que rellenan la depresión neógena hasta la colmatación de la Meseta (Zazo *et al.* 1987).

Zazo *et al.* (1983) realizaron la geomorfología de la Sierra, distinguiendo una serie de unidades fundamentales en su entorno. Estos autores hablan de una superficie erosiva desnuda de supuesta edad oligocena desarrollada sobre las calizas que constituyen el relieve, cuya cota máxima es de unos 1080 metros. Esta superficie forma un "monadnock" que destaca sensiblemente sobre la llanura. Al pie de la cercana

* Dpto. Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales. C/ J. Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid.

** Dpto. Biología Animal. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona. Avda. Diagonal, 645. 08028 Barcelona.

¹ En orden alfabético.

Sierra de la Demanda, al NW de la cual se encuentra nuestro enclave, se extienden hasta cuatro superficies con depósito. La más antigua se desarrolla sobre la facies correspondiente al "Páramo Inferior", y el resto son contemporáneas con la "Raña". Se señala también la existencia de superficies estructurales, cuya correlación es difícil al estar presentes en esta cuenca dos formaciones correspondientes a las "calizas de los páramos" (Páramo Inferior, Mioceno Superior-Plioceno Inferior; y Páramo Superior, con probable Plioceno Medio).

El río Arlanzón sería el principal cauce responsable de las terrazas formadas en la zona durante el Cuaternario. Sus depósitos, según Zazo *et al.* (1983), se distribuyeron de forma asimétrica a ambos lados del río, con mayor potencia en la margen derecha, distinguiéndose hasta 14 niveles, cuatro asignados al Pleistoceno Inferior, cinco al Pleistoceno Medio, tres al Pleistoceno Superior y dos al Holoceno. Otros autores (Pérez González *et al.* 1995), sin embargo, establecen un número distinto de terrazas, distinguiendo únicamente hasta siete en la margen derecha del río. Al pie de esta elevación se desarrollarían también glaciares, que actuarían como vertientes de enlace entre zonas altas y zonas deprimidas (Zazo *et al.* 1987).

El proceso de karstificación de las calizas de la Sierra, que daría origen a las cavidades del gran complejo de Atapuerca, tendría un origen freático, y pudo comenzar antes de la formación de la superficie erosiva (Zazo *et al.* 1983). Indudablemente, este proceso continuó durante el Cuaternario hasta el Pleistoceno Superior. Durante este período se produjeron distintas reactivaciones del karst relacionadas con descensos del nivel de base del Arlanzón así como con cambios climáticos y comunicaciones directas con el exterior (Zazo *et al. op. cit.*).

La apertura del karst, fenómeno que tendría lugar tal vez durante el Pleistoceno Inferior en algunos de los rellenos del sistema kárstico, permitiría las consiguientes primeras ocupaciones y la conservación posterior de los primeros registros paleoambientales. Las cavidades que actualmente están en proceso de excavación se colmatan a finales del Pleistoceno Medio, continuando desde entonces los procesos de fosilización.

Los yacimientos que actualmente están en curso de excavación y estudio se ubican (ver Figura 1) en la denominada Trinchera del Ferrocarril y en Cueva Mayor (Aguirre 1987). Los yacimientos de la Trinchera son Penal (TP), Gran Dolina (TD) (Foto 1), Sima del Elefante (TF) y el Complejo Tres Simas (TS), formado por el conjunto de tres rellenos (Foto 2): Trinchera Zarpazos (TZ), Trinchera Galería (TG),

que constituye la parte central del complejo, y Trinchera Norte (TN). La estratigrafía de estos rellenos ha sido estudiada por Gil *et al.* 1987, Giralt *et al.* (en Carbonell y Rodríguez 1994); Pérez González *et al.* (1995) y Fernández Jalvo (1995) (Ver Figura 2). En Cueva Mayor se encuentra el yacimiento de la Sima de los Huesos (SH), (Arsuaga *et al.* 1993). Los datos geocronométricos obtenidos hasta el momento están resumidos en la Tabla 1.

El yacimiento de la Sima de los Huesos (SH) ha proporcionado hasta la campaña de 1994 un registro de homínidos del Pleistoceno Medio singular, por la cantidad y calidad de los fósiles recuperados. Este registro constituye una fuente de posibilidades única para aproximarnos a numerosos aspectos de la biología de una población de este período, desconocidos hasta el momento. Además, durante los trece años de excavaciones sistemáticas en los yacimientos de la Trinchera del Ferrocarril de Atapuerca, se ha obtenido un registro arqueopaleontológico en el que se infieren una parte, sin duda importante, de las actividades de los homínidos en la sierra y de sus relaciones con otras especies de los sucesivos paleoecosistemas del Pleistoceno. En este trabajo intentamos, por primera vez, ofrecer una visión sintética de esta información, circunscrita fundamentalmente al Pleistoceno Medio (estadios isotópicos 9 al 5, entre hace unos 350 y 120 ka), período al que podemos adscribir los homínidos de SH y los niveles superiores de la Trinchera de Atapuerca (ver siguiente apartado). En definitiva, nos proponemos realizar la primera aproximación al estudio del nicho ecológico de los homínidos de Atapuerca, con la novedad que supone el conocimiento de las características biológicas de esta población pretérita del Pleistoceno Medio.

2. LAS PRIMERAS OCUPACIONES

Antes de intentar una caracterización en profundidad de las relaciones entre los homínidos y su medio, basada en los registros que mejor conocemos (TG10-11 y SH), vamos a exponer brevemente nuestros conocimientos sobre los primeros pobladores de la Sierra.

Las primeras trazas que se poseen en Atapuerca de la presencia de seres humanos corresponden a los niveles inferiores del yacimiento Dolina (TD). Los niveles TD1 a TD3 son estériles tanto a nivel arqueológico como paleontológico, y sus sedimentos nos informan que se formaron bajo un régimen autóctono correspondiente a una cueva cerrada. Sólo al final de TD3 comienzan las primeras ocupaciones de microvertebrados, que nos indican la pre-

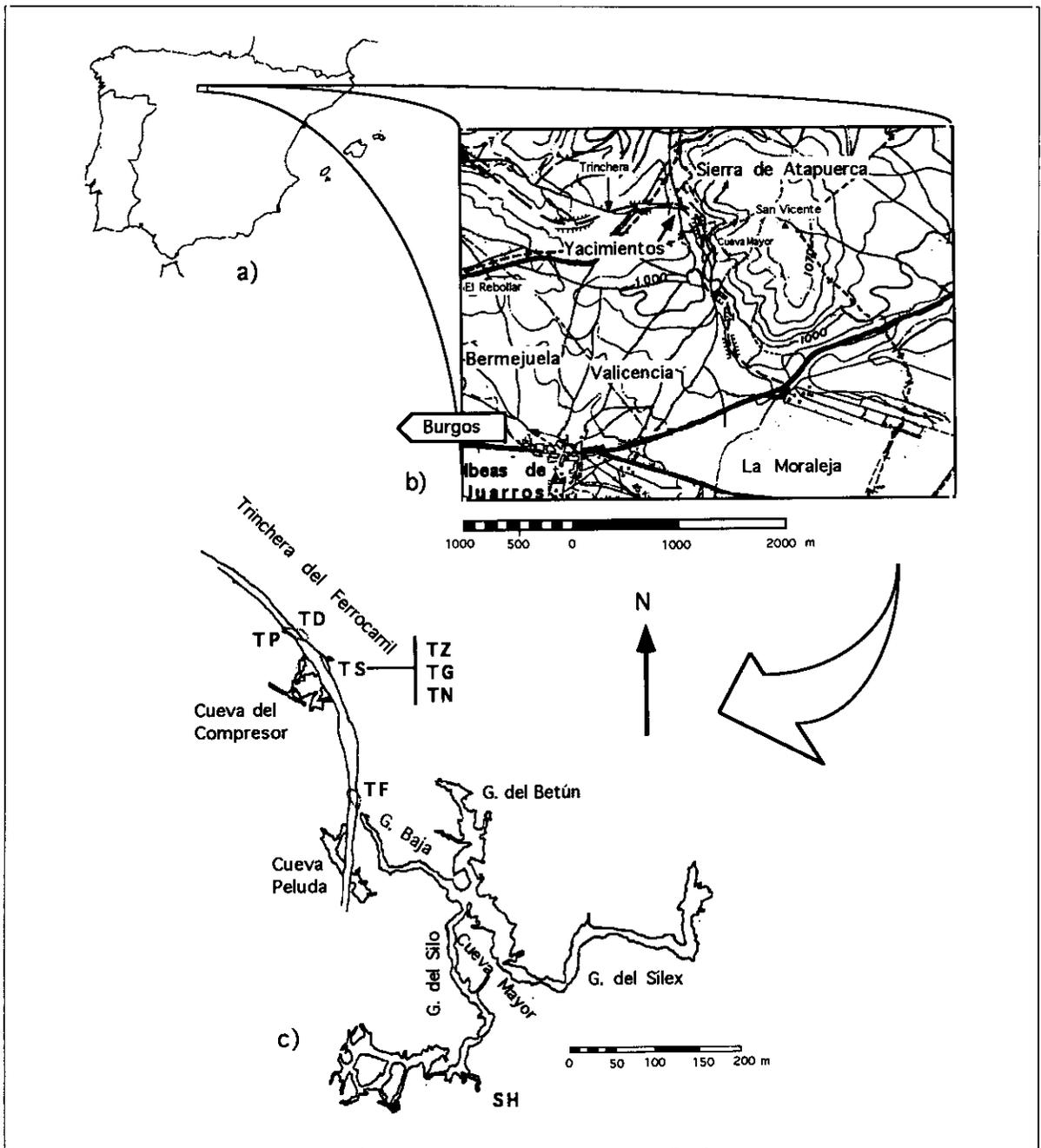


Figura 1.- Situación de los yacimientos en la Península Ibérica (a), en su marco local (b), y plano del complejo kárstico (modificado de Domingo 1993).

sencia de pequeñas grietas empleadas por rapaces, principalmente el búho real (Fernández Jalvo 1992).

Durante 1990 y 1991 se desarrollaron excavaciones en el lado NW de la base de Dolina (TD4-TD5), en sedimentos que se encontraban en talud debido a la erosión natural que afectaba a esa zona. El nivel TD4 corresponde a la primera ocupación de la cueva por macrovertebrados. Han sido identificadas numerosas especies, en particular rinocerontes y cér-

vidos, con gran abundancia de astas de muda de los cérvidos, y es destacable la débil fragmentación osteológica y el bajo número de huesos mordidos o roídos.

La hipótesis explicativa que manejamos procede del estudio llevado a cabo por Rosell (1993). Según este autor, habría que pensar en la existencia de una trampa abierta al exterior del karst, de gran tamaño además, en la que caerían los individuos y es-

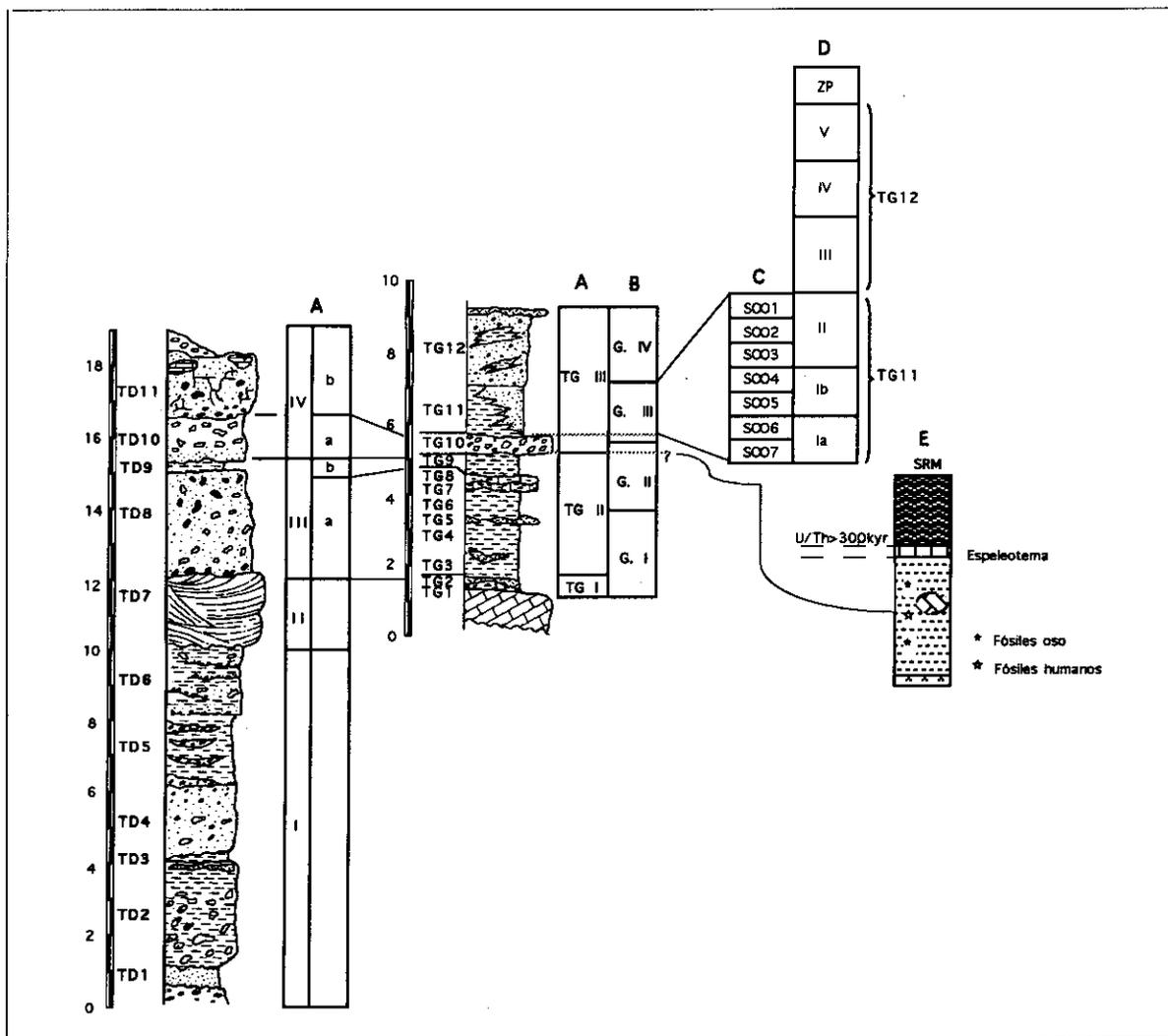


Figura 2.- Columnas estratigráficas de los yacimientos Dolina, Galería y Sima de los Huesos. A: según Gil *et al.* (1987); B: según Pérez González *et al.* (1995); C: Ocupaciones según Díez (1993a); D: Zonas polínicas de Galería según García Antón (1989); E: según Arsuaga *et al.* 1993.

ESTADIO ISOTÓPICO	TD	TG/TN	SH	DATAACIONES
5/4		TN10-11	*CPV	>70 Ka (U) (Bischoff)
6/5		TG12		118+71/-49 Ka (U-Th) (Grün) 177,3±23 Ka (ESR) (Grün) 211±32 Ka (ESR) (Falgüeres)
7	TD11/10sup.	TG11=TN8		256±33 Ka (ESR) (Falgüeres)
8?	TD10inf.	TG10	*CR	>300 Ka (U) (Bischoff)
9	TD 8-9	TG5-9		
		espeleot. inf.		317,6 ± 60 Ka (ESR) (Grün) > 350 (U-Th) (Grün)

Tabla 1.- Cuadro de las dataciones obtenidas por diferentes autores en los distintos yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Se presentan las correspondencias con la curva de paleotemperaturas y las correlaciones propuestas entre niveles de TD, TG/TN y SH.

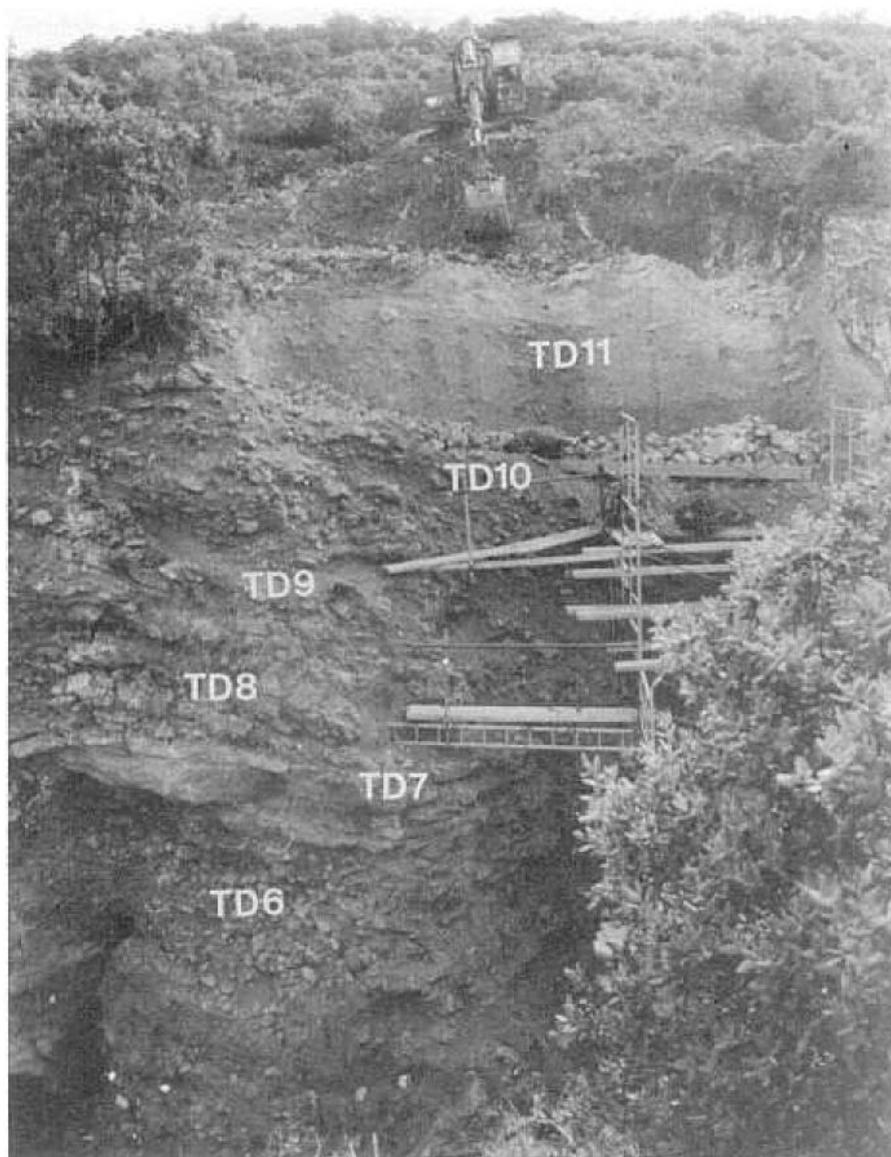


Foto 1. Visión frontal del Tramo superior del yacimiento Dolina. Son señalados sobre la fotografía los distintos niveles estratigráficos reconocidos. Foto: J. M. Bermúdez de Castro.

pecies de mamíferos en proporción bastante aproximada a la real que tuvieron en el ecosistema. Si esta interpretación es acertada, el registro de TD4 constituiría un pequeño censo, apenas sesgado, del medio circundante. Aunque no existe industria lítica asociada, para dicho autor cabe la posibilidad de que los homínidos hubieran tenido acceso a la cavidad, basándose en la existencia de fracturas en fresco, con señales de percusión, de algunos huesos largos. La evidencia no es concluyente, pero en el registro se

documenta la presencia de puercoespín, úrsidos y otros carnívoros que debieron utilizar la cueva como refugio. Por tanto, todo parece indicar que la apertura de la cavidad al exterior se manifestó por la aparición de simas, por las que caían distintos herbívoros, y pasos más o menos asequibles por donde se introducían algunos roedores, carnívoros y homínidos. En este caso, la única motivación para la entrada de homínidos sería la obtención de cadáveres. Independientemente de la veracidad de tales resultados, la

práctica por parte de los grupos de homínidos de la exploración de las simas en busca de cadáveres será una práctica que se va a extender en el tiempo sobre este territorio.

Los restos óseos de TD4 se encuentran desarticulados pero apenas fragmentados, y pueden establecerse asociaciones entre distintos elementos óseos del mismo individuo. Se detectan fases de encharcamiento y una distribución diferencial de los elementos que puede explicarse por la existencia de un muro rocoso en un lado de la superficie excavada. La presencia de las astas de muda de los cérvidos pudiera deberse a su traslado por parte de los puercoespines, muy aficionados a esta pieza esquelética. Un reiterado desmogue en/junto a la cavidad nos parece menos probable.

Es ya manifiesta la presencia de los homínidos en el tramo superior de TD4. Durante la excavación se denominó a este nivel TD4B, y Rosell (*op. cit.*) ha demostrado que se trata de una fase deposicional claramente diferenciable del conjunto anterior. Consiste en un tramo en el que alternan niveles de arcilla y de microconglomerados, y es en estos últimos donde se documentaron cinco piezas líticas (Carbonell *et al.* 1993). La exclusiva presencia de estos restos en los tramos cíclicos de microconglomerados sugiere la existencia de corrientes hídricas que han desplazado los elementos menos densos del registro; así, entre las piezas óseas, que aparecen en bajo número, es llamativa la gran abundancia de dientes y fragmentos. Hay por tanto un claro sesgo en el registro de vertebrados, y quizá también en el industrial. Es difícil interpretar en términos funcionales los restos industriales hallados. En principio, la exclusiva presencia de instrumental de cuarcita de gran formato (Carbonell *et al.* 1993) sugiere su empleo en labores que requerirían fuerza o dureza; ante la inexistencia documentada de que el lapso de ocupación fuese largo debemos suponer su empleo en el interior de la cueva para el desmembramiento o fragmentación de cadáveres. En contra de dicha hipótesis, podemos referir que el número de herbívoros se reduce drásticamente respecto al nivel inferior, denotando que la presunta apertura de trampa kárstica es de menores dimensiones, que el número de carnívoros, úrsidos en particular, aumenta, lo que debe interpretarse en el sentido de que se reduce la comunicación con el exterior, y que cabe interpretar la exclusiva presencia de industria de gran formato en sentido tafonómico, y considerar que algunas lascas y restos de talla han sido desplazados.

En principio, consideramos que los homínidos no tallaron en el lugar, que su estancia en el lugar fue corta y que su principal objetivo al adentrarse

en la cueva fue la obtención de biomasa cárnica caída por la trampa kárstica. En una muestra tan reducida de elementos líticos es difícil pronunciarse sobre su adscripción a algún tipo de tecnocomplejo, aunque *a priori* no se asemeja a la documentada en TD 10 y TG 10, encuadrada en el Achelense (Mosquera y Carbonell 1992).

En la época de la apertura de esta cavidad y de sus primeros niveles, parece evidente que los homínidos nunca realizaron en su interior estancias prolongadas. A juzgar por lo que acontece en otros yacimientos de inicios del Pleistoceno Medio, la intensidad de ocupación era baja y los vestigios al aire libre eran más frecuentes que en las cavidades. Todo ello sirve para mantener las tesis clásicas que nos hablan de grupos poco numerosos y de carácter itinerante. En esta fase, en las inmediaciones de la Sierra se han formado varias terrazas del río Arlanzón. A diferencia de lo que acontece para terrazas posteriores, su sistemática prospección no ha ofrecido vestigios industriales, lo que contribuye a reforzar la hipótesis de itinerancia y baja densidad poblacional, aunque no nos permita confirmar la preferente ocupación de espacios al aire libre.

Desde este nivel suprayacente a TD4 hasta el final de la secuencia de Dolina, la mayoría de los tramos sedimentarios son fértiles a nivel arqueológico y paleontológico. Sin embargo su contenido sólo nos es conocido por elementos caídos del corte expuesto, muestreos para microvertebrados, recuperación de elementos visibles y que amenazaban caída, y un sondeo de 6 m² abierto a partir del año 1991.

Hay industria lítica en TD6, 7 y TD 10 inferior, pero estos niveles no pueden estudiarse de forma conjunta dada su disparidad cronológica. Según los estudios realizados sobre micromamíferos y las correlaciones estratigráficas, TD5 y 6 no presentan discontinuidad respecto a TD4. Hay discordancia clara en la base de TD8, y su fauna de microvertebrados es de mediados del Pleistoceno Medio. El nivel TD10 inferior se correlaciona bien con el nivel 10 del yacimiento TG y debe corresponder a nivel crono-ambiental con el estadio isotópico 8 (Ver Tabla 1).

La industria de TD6 inferior ya ha sido referida en otras ocasiones (Mosquera y Carbonell 1992, Carbonell *et al.* 1993). Lo más destacable es la presencia de dos grandes bloques de sílex desbastados en volumen. Tras la campaña de excavaciones de 1994 se ha alcanzado con el sondeo el tramo superior de TD6, descubriéndose varios restos esqueléticos de homínidos (muy diferentes en sus rasgos anatómicos de los de SH) y un gran número de piezas líticas de tecnología pre-achelense (E. Carbonell, com. pers.) en una amplia variedad de materias primas. Se de-

muestra así la fertilidad de la Unidad Inferior de TD y la posibilidad de realizar estudios industriales diacrónicos. En TD6 los sondeos polínicos han ofrecido resultados interesantes, ya que de un clima frío y seco en la parte inferior, se aprecia como de forma progresiva aumenta la temperatura y la humedad, en un ciclo que parece representar bien el paso de condiciones glaciares a interglaciares.

Hay que mencionar los vestigios de TD7. Aquí sólo ha aparecido un resto lítico, en concreto una lasca de sílex, que nos informa exclusivamente de la presencia de homínidos en la Sierra en esta época. Junto a ella, aunque creemos que no existe asociación con ella, se ha identificado gran parte del esqueleto de un bóvido en conexión anatómica, sin que se detecte su consumición por carnívoros u homínidos, y de varios restos postcraneales de úrsidos. Este patrón de conservación y disposición es diferencial respecto a lo conocido en otros niveles de TD, por lo que cabe plantear aquí que seguía existiendo la trampa natural pero que ningún predador aprovechó los despojos del bisonte.

TD8 es estéril en cualquier resto, al igual que TD9, pero éste presenta un interés evidente. Se trata de un depósito de murcielaguina bastante potente, indicativo de que la comunicación con el interior era mínima y que durante la formación de TD8 se produjo un cierre brusco de la cavidad (fase de colmataciones, erosión y colapsos, en Aguirre 1995).

3. OCUPACIONES HUMANAS EN DOLINA SUPERIOR

Según ascendemos en la secuencia de Dolina (Foto 1) nos apercibimos de que las ocupaciones humanas parecen ganar en intensidad y complejidad, ya que detectamos un mayor número de piezas líticas y una mayor intervención sobre los restos faunísticos. En concreto, la primera fase de la Unidad Superior, correlacionable con el nivel 10 de TG y quizá con buena parte de los homínidos de SH, se presenta como la de mayor impacto humano sobre los depósitos de la Sierra.

La Unidad Superior de TD (TDIV de Gil *et al.* 1987) comprende los niveles 10 y 11, por encima de los cuales se desarrolla la ladera actual de la Sierra. Su adscripción temporal dentro de un Pleistoceno Medio avanzado viene avalada por los estudios arqueológicos (Achelense Superior), cronológicos (dataciones entre 120.000 y 350.000 años) y paleontológicos (fines del Bihariense e inicios del Oldenburgiense).

El tramo inferior de TD10 nos es conocido

sobre todo por el sondeo realizado a partir de 1991, pero su parte superior, así como el nivel TD11, han sido objeto de excavaciones en extensión, que permiten extraer aspectos de interés sobre la ocupación de esta cavidad por las comunidades humanas, y que con posterioridad serán puestas en relación con las actividades inferidas en TG.

En la base de TD10 registramos la primera y última ocupación estable de grupos humanos en el karst. Es verdad que ya en el nivel 6 habíamos constatado la talla de la piedra en el interior y señales de consumición sobre huesos de herbívoros, pero la formación del conjunto ergológico podía haberse realizado por un pequeño número de homínidos y en un lapso temporal reducido. La abundancia de restos industriales en este tramo es anómala dentro del conjunto de yacimientos y niveles excavados en Atapuerca, por lo que debe ponerse en relación con la existencia en este momento y lugar de una ocupación más estable y/o de mayor número de individuos.

Lo que llama poderosamente la atención de este nivel, y lo va a diferenciar asimismo de los restantes de la Sierra, es el conjunto osteológico. Se han identificado una amplia variedad de especies, sin apenas carnívoros. Este repertorio de TD10 inferior es destacable cuando se pone en relación con el registrado en TG11, ya que contiene una imagen invertida de lo recuperado en este depósito. En TD encontramos buena parte de los segmentos óseos que no se han recuperado en Galería: los huesos largos, en particular fragmentos epifisarios, muchos de ellos con señales inequívocas de fracturación antrópica, y con un índice de fragmentación en fresco muy elevado. Los huesos mordidos por carnívoros son esporádicos, lo mismo que los elementos adscritos a estos predadores. Los homínidos que ocuparon este espacio no emplearon el fuego ni (*a priori*) dejaron ningún tipo de estructuras, pero la intensidad ocupacional es mucho más elevada que la registrada en otros lugares de la Sierra, con una biomasa animal aportada y consumida numerosa. La presencia de especies exokársticas, la selección anatómica, y por tanto un transporte diferencial de biomasa, las marcas de cortes, la talla lítica en el lugar, la abundancia de instrumentos y el bajo porcentaje de carnívoros nos hacen presumir la posible existencia en este momento y lugar de un campamento. Sólo cuando se amplie el área de excavación podremos contrastar este planteamiento.

Los niveles terminales, TD10 superior y TD11, nos muestran el progresivo abandono de la cavidad por parte de los homínidos, el descenso del número de herbívoros y de grandes carnívoros y la reducción en la talla de los ocupantes, tanto entre los herbívoros (ahora predominan el gamo y el ciervo)

como entre los carnívoros (zorros y mustélidos). La cavidad se está colmatando y la boca de ingreso se ha reducido, por lo que el hábitat ya no es apreciado por los superpredadores.

La industria de TD10 sup. y TD11 es indistinguible (ver *supra*) y ello nos lleva a tratar los aspectos tafonómicos, que son reveladores.

Estos niveles presentan una inclinación de 10 grados y su matriz consiste en lutitas con grandes bloques. Todos los restos industriales y la gran mayoría de los faunísticos proceden de bolsas de arcilla desplazadas, quizá por procesos de solifluxión y entrada de materiales del exterior de la cavidad. A juzgar por el tipo de elementos óseos encontrados y la realización de un par de remontajes con la industria lítica, debemos suponer que existió un ligero transporte gravitacional del material, de exterior a interior. Los homínidos debieron realizar ocupaciones cortas pero reiteradas a la entrada de la cueva, y mediante aluviaciones fueron transportados a corta distancia los desechos alimenticios e industriales hacia el interior. La estratigrafía arqueológica reconocida en el área excavada de TD no es por tanto la real, ya que la deposición de los restos fue discontinua y no mantuvo las relaciones verticales entre los distintos eventos.

Aguirre (1995) plantea con buen criterio la posibilidad de que tras la fase denominada TD10 inferior se produjeran grandes desplomes y se formasen en TD amplios y profundos abrigos. Esta hipótesis permitiría dar explicación a la presencia de un mayor número de vermiculaciones y trazas de exposición subaérea entre el material óseo de TD10 que en el de TD11 (tanto de macro como de micromamíferos, según Díez 1993a y Fernández Jalvo 1992, respectivamente).

Otro aspecto importante de estos niveles superiores de TD es que aunque la riqueza comparativa respecto a TD10 inferior se ha reducido, todavía se desarrollan en esta parte del karst actividades de talla lítica y de consumición de herbívoros. Es por tanto un punto de referencia dentro del conjunto de ocupaciones de la Sierra que todavía permitía la realización de las relaciones económicas. No cabe duda sin embargo que ya no constituye un lugar apropiado para instalar un campamento más o menos estable. La información que nos suministran estos niveles es de la existencia de grupos de cazadores itinerantes que eligen este lugar para actividades de muy corta duración. El ciervo y el caballo son las especies preponderantes, representadas en particular por sus elementos craneales y apendiculares, con alta fragmentación y gran abundancia de marcas de cortes, primordialmente de descarnación. El esquema referido parece

encajar con el transporte a la cavidad de piezas seleccionadas de taxones de talla media, realizando aquí una consumición secundaria de los cadáveres. La representación de los herbívoros de mayor talla (Bos/Bison) y la de los carnívoros, se caracteriza por la abundancia de los elementos más numerosos, resistentes y densos de estas especies, lo que sugiere causas naturales en su aportación y conservación (Díez 1993b).

La competencia dentro del ecosistema pudo ser elevada, ya que son numerosos los despojos aprovechados/aportados por otros predadores (cánidos en su gran mayoría). No hemos encontrado evidencias que nos indiquen el orden de acceso a los cadáveres, en particular debido a las numerosas alteraciones post-deposicionales registradas, pero la presencia de gran número de diáfisis intervenidas por los homínidos nos parece indicativa de su acceso primario. La comparación con el registro de Galería sirve para abundar en dicha caracterización.

La cronología de esta parte del depósito parece ser muy cercana a la de TG11, asimilable por tanto al estadio isotópico 7. En esta época, en el resto de Europa existen yacimientos de gran entidad, por lo que no puede sostenerse que los homínidos de Atapuerca llevaran un régimen de vida diferencial. La explicación más plausible pasa por considerar que TD era ante todo un lugar de paso dentro de este medio, y que dadas las reiteradas visitas que se produjeron a la Sierra, deberían existir lugares no muy lejanos que hubieran funcionado durante este lapso temporal como establecimientos más estables.

La prospección de las terrazas del río Arlanzón ha deparado que la máxima concentración lítica corresponde a la procedente de las terrazas 9 (+20m) y 10 (+15m), que según Zazo y colaboradores (1987) pueden adscribirse al final del Pleistoceno Medio e inicios del Superior respectivamente. Los caracteres industriales sin embargo permiten su inclusión conjunta dentro del Achelense superior, con tipología y métodos de desbastado semejantes a los reconocidos en TG10 y TD10, por lo que consideramos que ambas terrazas deben encuadrarse dentro del Pleistoceno Medio.

4. EL MEDIO Y LAS OCUPACIONES DE GALERÍA

Al igual que TD, el yacimiento Galería quedó expuesto con la construcción de una trinchera para el ferrocarril minero. Bajo el nombre de Galería entendemos en sentido amplio un complejo kárstico constituido por una cavidad en la actualidad cegada

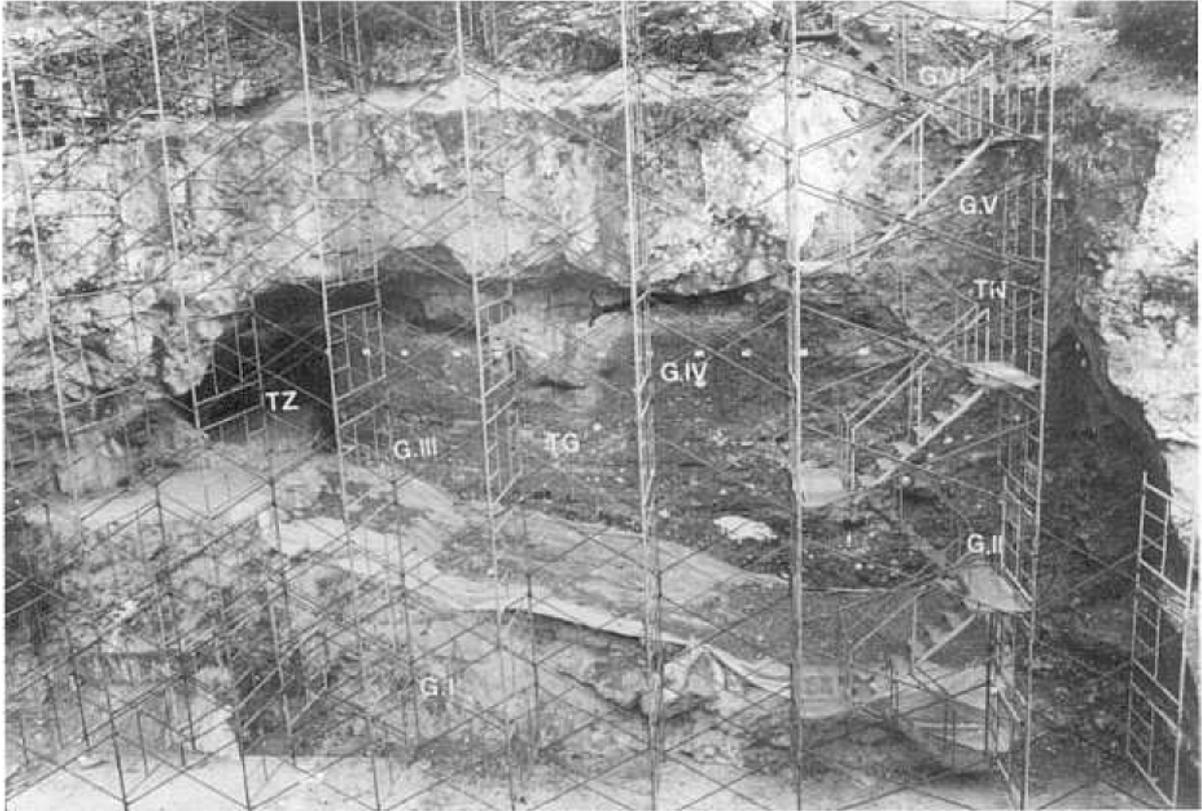


Foto 2. Visión frontal del conjunto Tres Simas (TZ, TG y TN). Las unidades estratigráficas de Pérez González *et al.* (1995) son señaladas con números romanos. Foto: J. M. Bermúdez de Castro.

(Covacha de los Zarpazos o TZ), un conducto vertical que ha funcionado como sima durante un período prolongado (Sima Norte o TN), y una superficie intermedia entre las anteriores, de estabilización sedimentaria, en ocasiones con niveles subhorizontales y en otros deformados (Galería *sensu stricto* o TG) (Foto 2). Este complejo ha sido sistemáticamente excavado desde 1982 y las áreas denominadas TG y TN se han dado por finalizadas tras la campaña de 1995.

El número de restos líticos y óseos no es abundante, no hay talla autóctona en gran parte del registro, no existe estructuración discernible, no hay restos de carbón y, como luego veremos, las actividades desarrolladas por los homínidos no fueron ni intensas ni diversificadas. Esta baja utilización de TG no implica que no proporcione información sobre las actividades humanas.

En Galería se pueden distinguir, de base a techo, cuatro unidades o grupos y trece niveles estratigráficos (ver Figura 2). La unidad I comprende los 4 primeros niveles, autóctonos, propios de cueva cerrada. Esta unidad no ofrece registro antrópico ni paleontológico. A techo se desarrolla una costra estalagmítica datada en más de 350.000 años por series del Uranio y en 317.000 ± 60.000 años por ESR

(Grün y Aguirre 1987) (ver Tabla 1). La Unidad II comprende ya niveles alóctonos (TG5-TG9). El registro arqueológico y paleontológico es reducido. Consiste en un ciclo de limos y lutitas con estructura laminar. Hay cementaciones discontinuas entre los distintos niveles, y tramos muy ennegrecidos por deposición de manganeso. El ambiente de formación es por tanto cálido, y se sugiere su correlación con el estadio isotópico 9 (Díez y Moreno 1995). Al final de esta secuencia se abre hacia el sureste la sima TN.

Unidad III: TG10 a TG12. 4,60 m de potencia. El nivel 10, de 70 cm de espesor, está deformado y reposa en discordancia sobre el anterior. Es una matriz rojiza arcillosa con cantos angulosos y cierta brechificación zonal. Contiene numerosos restos líticos y óseos.

TG11 es un nivel de arcillas prismáticas alternadas con microconglomerados de forma cíclica en 140 cm de potencia. Los restos se disponen de forma horizontal sobre el sedimento arcilloso. Los cantos angulosos casi desaparecen, al tiempo que aumentan las lajas desprendidas del techo de la cavidad. Como hemos visto, los estudios polínicos (García Antón 1989) muestran para la base de TG11 la abundancia de taxones templados, sugiriendo un bos-

que de *Quercus*. Hacia el techo se desarrolla en el área de TN una costra estalagmítica datada por ESR en 256.000 ± 33.000 años (Falguères 1986), fecha un poco antigua para el carácter no riguroso de la sedimentación, la fauna y el polen.

TG12, en discontinuidad con el anterior, es un nivel estéril de 2,50 m de potencia. Consiste en microconglomerados mayores que los del nivel anterior, coronados por una costra estalagmítica que cierra la secuencia del noreste. La costra ha sido datada por ESR en 211.000 ± 32.000 años (Falguères *op. cit.*) y en $118.000 + 71.000/- 49.000$ años (Grün y Aguirre *op. cit.*), y por la serie del Uranio en 177.300 ± 23.000 años (Idem). Para García Antón (*op. cit.*), TG12 se inicia con un bosque mixto de tipo mediterráneo, con una ruptura posterior caracterizada por un paisaje desforestado bajo un clima frío; bajo la costra datada hay una recuperación climática en un ambiente de nuevo mediterráneo. La costra de TG12 correspondería al subestadio isotópico 5c, en torno a los 120.000 años, y la fase polínica fría y desforestada anterior a algún subestadio del 6 (Diez y Moreno 1995).

La Unidad IV está formada por TN10 y TN11, con 7 m de potencia. Estos niveles se registran con la abreviatura TN debido a que sólo están representados al sureste de la cavidad. Se trata de rellenos gravitacionales posteriores a la colmatación de la zona central de TG. Están constituidos por grandes bloques calcáreos en una matriz arcillosa. No contienen restos líticos ni osteológicos, y son erosionados por aportes recientes de la ladera.

5. EL MEDIO

5.1. Vegetación actual

En la Sierra de Atapuerca el clima actual es mediterráneo semiárido, moderadamente cálido, no muy seco, con precipitaciones medias anuales en torno a 500-650 mm, y el diagrama ombrotérmico de la zona puede corresponderse con el calculado para la ciudad de Burgos, por su proximidad con la zona aludida, aunque tal vez con un volumen algo mayor de precipitaciones (García Antón 1989). Desde la zona de la Sierra de la Demanda se constituye en la actualidad, a través del norte de la provincia de Burgos, un corredor de influencia atlántica que pone en contacto el clima oceánico de la región eurosiberiana con la zona bioclimática mediterránea, que constituye casi en su gran mayoría —salvo por las áreas más septentrionales, que son indudablemente eurosiberianas— la Comunidad de Castilla-León. La sierra se

encuentra en el centro de este enclave de mayor humedad, lo que se refleja en la presencia de especies vegetales atlánticas significativas. Sobre las calizas de la sierra se desarrolla actualmente un encinar-quejigar continental aclarado en fase de recuperación. La regeneración de estas formaciones de influencia atlántica, puesta de manifiesto por ejemplo por la presencia de brezos (*Erica vagans*), es lenta debido a la pobreza del suelo y a la continentalidad del clima. La extracción de leña y la elaboración de carbón vegetal han alterado sobremanera el paisaje, tal que su fisonomía actual corresponde a un carrascal, formación de porte arbustivo de encinas y quejigos y por las razones ya expuestas, de cierta pobreza florística (ver Foto 3). Se dan el *Quercus rotundifolia* (carrasca) y el *Quercus faginea* (quejigo) respectivamente para las laderas en solanas y zonas de menor insolación en las umbrías. En el sotobosque hay pocas lianas como madreselvas (*Lonicera*), o yedras (*Hedera*). Géneros como *Rhamnus*, *Crataegus*, *Prunus*, *Rosa* y *Rubus* crecen como respuesta al nivel de agresión —pastoreo, pisoteo— a que se ven sometidos estos terrenos. En los claros se desarrolla un ahulagar-tomillar a base de *Genista scorpius* y *Thymus zizis* (ver catena de vegetación potencial en la Figura 3).

Las especies que indican un matiz atlántico como *Erica vagans* o *Calluna vulgaris* aparecen en pequeñas depresiones arcillosas, que acumulan mayor humedad e informan acerca del proceso de lavado de bases que han debido sufrir los suelos en relación con la influencia atlántica. Fuera de la sierra se da el melojar de *Quercus pyrenaica*, en zonas llanas, sobre materiales silíceos de las terrazas del Arlanzón, aunque hoy son mayoritariamente zonas de cultivo.

La singularidad de la vegetación de la zona reside en que existe una mezcla de cortejos florísticos de influencias atlántica, mediterránea y continental, que se traduce en un aumento de la biodiversidad. Es necesario tener en cuenta esta complejidad actual al interpretar la vegetación pretérita de la sierra, y los cambios en los ecosistemas de la zona.

5.2. Reconstrucción paleoambiental

En TG el contenido en polen es irregular. Existe una mayor concentración en los niveles superiores de la unidad III (Figura 2), TG11 y TG12 (G. III y G. IV, respectivamente, de la nomenclatura de Pérez-González *et al.* 1995), siendo las unidades estratigráficas I y II prácticamente estériles desde el punto de vista palinológico. El análisis del polen ha permitido dividir esta unidad en cinco zonas polínicas (García Antón 1989) hasta cierto punto de características un tanto uniformes salvo por una parte in-



Foto 3. Vista de la vegetación actual desde la Sierra de Atapuerca. Se aprecian en primer término el encinar degradado y detrás las llanuras cerealísticas con algún roble aislado, resultado del uso antrópico. Foto: J. M. Bermúdez de Castro.

termedia, la zona IV, en general mucho más pobre. Sobre todo en la zona I, que se corresponde con los suelos de ocupación SOO4 a SOO7 de Díez (1993a), hay una predominancia exclusiva de taxones templados frente a mediterráneos —los *Quercus* caducifolios dominan sobre los perennifolios por ejemplo— además de la existencia de otros componentes más exigentes, como hayas (*Fagus*), abedul (*Betula*) y aliso (*Alnus*), aunque están presentes taxones mediterráneos como el acebuche (*Olea*) y otros (*Viburnum/Sambucus*). El paisaje podía estar representado por bosques mixtos planocaducifolios semiacclarados. De hecho, la escasa fluctuación de los valores de polen arbóreo/polen no arbóreo podría estar indicándonos la existencia de formaciones forestales no demasiado cerradas, con espacios abiertos —la llamativa representación de polen de Ericáceas ha de interpretarse como la presencia de formaciones de brezal, formando parte del sotobosque o como etapas de sustitución en zonas abiertas. Los taxones mediterráneos se hallarían refugiados en enclaves particulares favorables de la sierra, constituyendo series edafófilas que desplazaban a las restantes especies en determinadas zonas. García Antón (1989) interpreta estas asociaciones florísticas como propias de condiciones templa-

do-húmedas no excesivamente frías.

La zona II, que comprende, según la clasificación de Díez (*op. cit.*) que estamos considerando, los suelos SOO1 a SOO3, ajusta su patrón específico, salvo por ligeras diferencias, básicamente al mismo esquema. Seguiríamos con un bosque mixto, además de la regresión del brezal y la aparición de *Pistacia*, aunque con una menor diversidad de especies arbóreas, características que se han interpretado como un ligero deterioro de las condiciones ambientales anteriores, menos humedad y un enfriamiento incipiente.

Las zonas polínicas III a V corresponden a niveles estériles desde el punto de vista arqueológico y paleontológico. Según el polen, en la zona III se produce principalmente una regresión de *Fagus* y un incremento de *Olea* y otros taxones indicadores de carácter mediterráneo (*Ligustrum*, *Rhamnus*) y los *Quercus* caducifolios dominan sobre los perennifolios. La estacionalidad podía haber estado más marcada, al tiempo que pudo haber un descenso en las precipitaciones. En realidad estas dos zonas son otra variante del bosque mixto con elementos mediterráneos como *Olea* y *Pistacia*, más representados en detrimento de los templados. Sin embargo, en la zona IV, que se interpreta como un período frío y seco, se

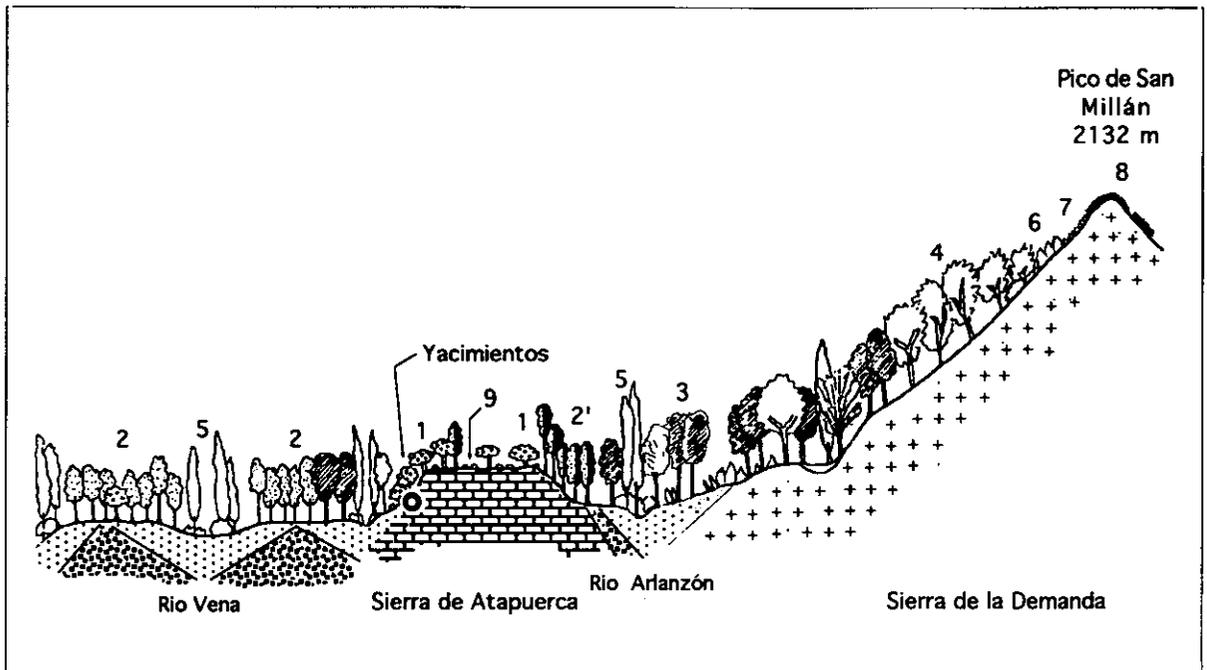


Figura 3.- Catena de vegetación potencial, previa a la intervención antrópica, en un transecto que atraviesa la Sierra de Atapuerca hasta la Sierra de La Demanda. Tomado de García Antón (1995). 1. Carrascales subrupícolas. 2. Quejigares continentales. 2'. Quejigares húmedos. 3. Melojares. 4. Hayedos. 5. Formaciones riparias. 6. Brezales. 7. Enebrales rastreros. 8. Pastizales psicroxerófilos. 9. Tomillares de paramera.

da una predominancia del conjunto herbáceo estepario (Asteráceas, Ligulifloras y Poáceas), además de la presencia de *Pinus*. A continuación se produciría la recuperación, en la zona V, de los taxones de carácter mediterráneo.

Sin embargo, la coexistencia de elementos florísticos de características ecológicas dispares, puede no estar indicando siempre un cambio climático. De hecho las zonaciones altitudinales en relación con la Sierra de la Demanda serían responsables del aporte de taxones de características más atlánticas, así como la diversidad de sustratos litológicos —ácidos en terrazas a básicos en la sierra— lo son de la alternancia de taxones según óptimos específicos. El efecto de solanas y umbrías permitiría también esa alternancia en función de la orientación, y las calizas kársticas, sin capacidad para retener agua, impiden la sustitución de taxones termófilos por otros más templados en períodos de mayor rigor climático. La presencia de cauces próximos como el del río Arlanzón implicaría la posibilidad de la existencia de taxones con requerimientos de elevada humedad edáfica, es decir, desarrollo de series edafófilas condicionadas por suelos semiterrestres o acuáticos que aparecen en cursos de agua, y no asociadas a determinado clima como en el caso de las series climatófilas.

5.3. Recursos tróficos disponibles

Como hemos visto más arriba, el período re-

presentado en Galería por los suelos de ocupación que corresponden a la zona polínica I fue una etapa en la que podemos considerar que las condiciones ecológicas fueron más o menos homogéneas. La vegetación estaba formada por un bosque mixto planocaducifolio, no muy denso, de tipo atlántico, aunque con influencias mediterráneas. A partir de la información que nos proporcionan los suelos SOO4 a SOO7 sobre la fauna y flora de Atapuerca, podemos obtener una estimación de los recursos potencialmente disponibles en el ecosistema para una población de cazadores-recolectores.

Podemos hacer una clasificación de los vegetales presentes en la Sierra de Atapuerca durante el Pleistoceno en función de su potencial aprovechamiento por los homínidos, partiendo del análisis palinológico realizado por García Antón (1989). En la Tabla 2 se muestra una relación de las familias y géneros que son potencialmente aprovechables para el consumo humano (Rivera y Obón 1991), bien sea en forma de partes vegetativas —Veg—, como frutos o frutos secos —Fr y Fs—, semillas —Se— o legumbres —Le—.

Aunque algunas de las especies que aparecen en la tabla podrían no ser consumidas realmente por los homínidos, probablemente también el número de especies detectadas en el registro infrarrepresenta las que con toda seguridad podrían estar disponibles en el ecosistema. Existen taxones de cuyo aprovecha-

Género/Familia	Veg	Fr	Fs	Rt	Se	Le
Apiaceae				*		
Asteraceae						
Boraginaceae	?					
Brassicaceae	?					
Campanulaceae	*					
Cariophyllaceae	?					
<i>Castanea</i>			*			
<i>Celtis</i>		*				
<i>Cerantia</i>						*
<i>Corylus</i>			*			
<i>Convolvulus</i>	?					
Cupressaceae			?			
Cyperaceae	*				*	
Chenopodiaceae	*					
Dipsacaceae	*					
<i>Ephedra</i>			*			
Ericaceae		*				
Fabaceae/Geraniaceae						*
<i>Fagus</i>	*					
<i>Juglans</i>			*			
Lamiaceae	?					
Liliaceae	*	*				
<i>Myrtus</i>	*					
<i>Olea</i>		*				
<i>Pinus</i>			*			
<i>Pistacia</i>		?				
<i>Plantago</i>	*					
Plumbaginaceae	?					
Poaceae	*		*		*	
<i>Potamogeton</i>	*					
<i>Quercus</i>			*			
Rosaceae		*				
<i>Rubia</i>	*					
<i>Rumex</i>	*					
<i>Salix</i>	*					
Typhaceae	*					
<i>Ulmus</i>	*	*				
<i>Urtica</i>	*					
<i>Viburnum/Sambucus</i>	*	*				
<i>Vitis</i>		*				

Tabla 2.- Géneros/Familias de vegetales presentes en el registro polínico de Galería (a partir de García-Antón 1989) que poseerían alguna parte potencialmente consumible por los homínidos de la Sierra de Atapuerca. Veg, partes vegetativas; Fr, fruto carnoso; Fs, fruto seco; Rt, raíces o tubérculos; Se, semillas; Le, legumbres.

miento no se puede tener una certeza absoluta (señalados en la Tabla 2), aunque las pautas nutricias de la población del Pleistoceno Medio de Atapuerca incluirían seguramente los frutos de aquéllos como *Corylus*, *Juglans*, *Olea*, Poaceae, *Quercus*, Rosaceae, y tentativamente otros. Se dan además muchos otros taxones que ofrecerían partes vegetativas aprovechables —Chenopodiaceae, Dipsacaceae, *Fagus*, *Ulmus*, *Potamogeton*—, oferta alimenticia en consonancia con la información que aporta para nuestra población el estudio del patrón de estriación dentaria (ver *infra*).

A continuación se realiza un intento de aproximación a la dinámica trófica del ecosistema, considerando sólo a las macropresas y grandes predadores, con el objeto de lograr así una estimación de los recursos disponibles, en forma de grandes herbívoros, para las poblaciones de homínidos.

Conocer el peso medio de los individuos de una especie proporciona mucha información indirecta sobre la fisiología y biología de dicha especie. Integrando esta información para las distintas especies de una comunidad podemos obtener una aproximación a la dinámica trófica del ecosistema. En los últimos años se han publicado numerosos trabajos en los que se realizan estimaciones del peso de animales fósiles (v.g. Anderson *et al.* 1985; Anyonge 1993; Gingerich 1977; Scott 1983). La metodología empleada consiste en construir ecuaciones que correlacionen alguna dimensión fácilmente medible en los fósiles (longitud y/o anchura de los dientes, diámetro transversal de las diáfisis, anchura de la superficie articular, etc) con el peso. Esta relación no es lineal, por lo que las ecuaciones toman la forma $Y=aX^b$, donde Y es el peso, X la dimensión lineal, y a y b son constantes. Para trabajar más cómodamente, estas curvas suelen expresarse en forma logarítmica, como $\ln(Y)=b.\ln(X)+\ln(a)$.

En la práctica, estas rectas se construyen midiendo esqueletos de individuos de especies actuales y construyendo la recta con la media de estas medidas y el peso medio de los individuos de dichas especies. Metodológicamente sería más correcto construir la recta empleando la medida y el peso del mismo individuo en cada par de datos, pero este tipo de información muy raramente figura en los ejemplares de las colecciones.

El peso obtenido por interpolación en la recta pretende ser una estimación del peso medio de los individuos de la especie, o al menos de la población. El que este valor calculado se ajuste al real depende en gran parte de lo buena que sea la correlación de la variable x con el peso. El coeficiente de correlación r de Pearson, comúnmente empleado, no es un buen indicador de la idoneidad de la recta para estimar el peso (Smith 1984), ya que depende del rango de valores de x y de la pendiente de la recta de regresión (b_{xy}):

$$r_{xy}=b_{xy}(S_x/S_y)$$

Donde b_{xy} es la pendiente y S la variancia. Anyonge (1993) propone emplear el Porcentaje del Error Estandard de la Estimación (%SEE), definido como:

$$\%SEE=\text{antilog}(2+\log_{10}SEE)-100$$

Esto significa que, si asumimos una distribución normal de los residuos y el %SEE es del 2%, el 68% de los casos caerán entre el +2% y -2% del valor estimado (Smith 1984).

En general, las mejores estimaciones se obtienen a partir de medidas de anchura de las articulaciones o diámetro de las diáfisis. Sin embargo, el postcraneal no siempre está disponible, o bien no es fácil de determinar a nivel de especie, por lo que con frecuencia se emplean medidas de las piezas dentarias. En este último caso, los molares dan siempre correlaciones mejores que los premolares.

Nosotros hemos empleado medidas del postcraneal, siempre que ha sido posible, y en su defecto medidas de los molares para estimar el peso. En todo caso, siempre se han empleado aquellas rectas en que el %SEE es menor del 35%. Como señala Gingerich (1992), el %SEE depende de la relación que exista entre el peso de la especie más grande y el de la más pequeña, de las empleadas para la construcción de la recta, por lo que un error incluso mayor del 30% puede resultar aceptable.

Se han intentado calcular los pesos a partir de restos procedentes de los suelos de ocupación que corresponden a la unidad de polen I, pero esto no ha sido siempre posible, ya que en algunos casos los restos recuperados son fragmentarios o no permiten su empleo para la estimación del peso. Así, el peso del bóvido, al que nos referimos como *Bos/Bison*, se ha calculado a partir de un metápodo procedente del SOO4. El peso de *Cervus elaphus* se ha calculado a partir de dentición procedente del SOO7. Para calcular el peso de *Stephanorhinus hemitoechus* se ha construido una recta empleando como variable independiente el diámetro anteroposterior de la articulación distal del Metatarso IV. Para construir esta recta se han empleado las 5 especies actuales de rinoceros, tomando las medidas de Guérin (1980). Para eliminar el error producido por la destransformación logarítmica se ha empleado el factor de corrección QMLE (Smith 1993). En la Tabla 3 se muestra el peso estimado para *Stephanorhinus hemitoechus* y las características de la recta.

En la Tabla 4 se muestran los pesos calcula-

Recta	r ²	%PE	%SEE	QMLE	Peso estimado
Log(P)=6.39 x Log(DAPa)-6.92	0.84	18	26	1.20	1.316

Tabla 3.- Recta empleada para la estimación del peso de *Stephanorhinus hemitoechus*, y peso estimado una vez aplicado el factor de corrección. r², coeficiente de correlación de Pearson; %PE, porcentaje del error de predicción; %SEE, porcentaje del error estándar de la estimación; QMLE, estimador de la cuasimáxima semejanza (Smith 1993).

dos como la media de los pesos estimados a partir de diferentes medidas, las medidas empleadas y la fuente de la que se tomó la recta de regresión utilizada.

Estas estimaciones merecen algún comentario. El peso calculado para el bóvido (678 Kg) se ajusta bastante a los pesos de *Bison bison* y *Bison bonasus*, (Janis 1990), de 865 Kg en el caso del macho y 450 Kg en el de la hembra, en ambas especies, es decir una media de 657 Kg. El peso calculado para *Stephanorhinus hemitoechus* es de 1128 Kg. Este cálculo se asemeja al peso del rinoceronte negro africano, *Diceros bicornis* (1200 Kg) (Janis *op. cit.*). Hay que destacar que *Stephanorhinus hemitoechus* experimenta un incremento de talla a lo largo del Pleistoceno, y que el tamaño de los ejemplares peninsulares se sitúa entre el mínimo y la media de los del resto de Europa (Cerdeño 1990). Con el fin de comparar esta estimación, se ha calculado también el peso a partir de las dimensiones máximas y mínimas de los M₁ y M₂ publicadas por Guérin (1980), empleando las rectas de Janis (1990). El peso estimado para la población del Pleistoceno Medio de Atapuerca se sitúa próximo al mínimo calculado para la especie, que estaría en torno a los 1300 Kg, y muy alejado del peso máximo, que rondaría los 3100 Kg. El caso de los cérvidos es algo diferente. El peso calculado para *Cervus elaphus* de Galería (159 Kg) es algo mayor que los pesos de los ciervos actuales de la Península, 130 a 150 Kg para los machos y 80 a 100 Kg para las hembras (Castells y Mayo 1993). Sin embargo el peso calculado para *Dama cf clactoniana* (127 Kg) está muy por encima del peso medio de los machos de gamo *Dama dama* en Doñana, que es de 58 Kg (Castells y Mayo 1993), e incluso muy por encima del peso medio que proporciona Janis (*op.cit.*) para los machos, que es de 67 Kg. Esta estimación implica que los individuos de *Dama cf clactoniana* eran 1.9 veces más pesados que los machos del gamo actual, o un 130% más que la media de la especie actual. No obstante, hay que tener en cuenta que la especie *Dama clactoniana* se distingue fundamentalmente del gamo actual, aparte de por la forma de las astas, por un mayor tamaño (Lister 1986), por lo que esta discrepancia no indica por sí misma un mal cálculo del peso. Por otra parte esta diferencia no es muy sorprendente cuando se conoce la variabilidad en el peso de distintas poblaciones de cérvidos actuales. Así, los individuos de la población de *C. elaphus* de Doñana pesan de media unos 72 Kg (Castells y Mayo 1993), mientras que los de la subespecie *C. elaphus scoticus* pesan 162 Kg de media (Janis *op. cit.*), es decir un 125% más que los ciervos de Doñana.

Diversos autores han demostrado la existencia de correlación entre la masa y la densidad de po-

Especie	Peso (Kg)	Medidas empleadas	Fuente
<i>Equus caballus</i>	420	Fémur (F1, F2, F5) y Tibia (T4 y T5)	Scott (1990)
<i>Bos/Bison</i>	678	Metatarso (Mt2, Mt3, Mt4)	Scott (1990)
<i>Cervus elaphus</i>	159	Longitud del M ₁ , M ₂ y M ₃	Damuth (1990)
<i>Dama cf clactoniana</i>	127	Longitud del M ₁ , M ₂ y M ₃	Damuth (1990)
<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	1.316	DAP Metatarso IV	

Tabla 4.- Peso estimado para las macropresas de la Zona I. Se indican las medidas empleadas y la fuente de procedencia de las rectas de regresión.

blación, si bien ésta depende también de otros factores, siendo uno de los más importantes la producción primaria del ecosistema, es decir, la producción de los organismos fotosintéticos, las plantas. La producción primaria de un ecosistema depende de la latitud, características del suelo, etc. Por ejemplo, Damuth (1981) ofrece, entre otras, las dos ecuaciones siguientes para estimar la densidad de mamíferos herbívoros:

-Densidad. Bosque mixto templado (Polonia). Masa en g

$$L(D) = -0.79L(M) + 4.43 \quad r^2 = 0.94 \quad (1)$$

-Densidad. Mamíferos herbívoros (especies de diferentes ecosistemas). Masa en g

$$L(D) = -0.61L(M) + 2.33 \quad r^2 = 0.62 \quad (2)$$

Donde D es la densidad en Individuos/Km² y M es la masa. Como se ve, la correlación es más alta cuando eliminamos la variabilidad debida a la diferente producción primaria (ecuación 1), ya que consideramos un único ecosistema, el bosque mixto. Dado que la vegetación en la zona de la Sierra de Atapuerca durante el período que estamos considerando era del tipo de un bosque mixto, parece apropiado emplear la ecuación 1 para los cálculos siguientes. Tendremos una fuente de error si este ecosistema no es

un buen análogo del de Atapuerca.

Otra importante variable ecológica que podemos estimar mediante relaciones alométricas es el cociente producción biomasa (P/B), que nos indica la relación entre la producción de la población y la biomasa total de la misma.

-P/B Herbívoros y pequeños carnívoros (Farlow, 1976)

$$L(P/B) = -0.26595 L(W) + 0.76185 \quad r^2 = 0.93 \quad (3)$$

Donde W es la masa en gr (el cociente P/B es adimensional).

Así, mediante la ecuación 1 podemos obtener la densidad (Individ./Km²) de una población de megaherbívoros, que multiplicada por la masa (Kg) nos da una estimación de la biomasa de esa especie por Km² (B/Km²). Si ahora multiplicamos la B/Km² por el cociente P/B obtenemos una estima de la producción por Km², en Kg/Km² año. Estos resultados aparecen en la Tabla 5.

La producción secundaria, es decir la producción de los consumidores primarios, los herbívoros, por unidad de superficie y año puede expresarse en unidades de energía, multiplicando la masa por el contenido calórico medio de la masa (total) en fresco de mamíferos, 1.5 Kcal por gramo (Banse y Mosher 1980), obteniendo los resultados que se ven en la Tabla 6.

Especie	Peso (kg)	Densidad (indiv/Km ²)	Biomasa (Kg/Km ²)	P/B	Producción anual por Km ² (Kg/Km ²)
<i>Equus caballus</i>	420	0.97	407	0.18	73.3
<i>Bos/Bison</i>	678	0.66	447	0.16	71
<i>Cervus elaphus</i>	159	2.1	334	0.24	80.2
<i>Dama cf clactoniana</i>	127	2.5	317	0.25	79.2
<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	1.316	0.39	519	0.14	72.7
Totales	-	-	2.001	-	376.4

Tabla 5.- Peso, densidad, biomasa, cociente de producción biomasa (P/B) y producción anual por kilómetro cuadrado estimadas para las especies de macropresas.

Especie	Producción (Kcal/Km ² año)	Producción aprovechable (Kcal/Km ² año)
<i>Equus caballus</i>	109.950	87.960
<i>Bos/Bison</i>	106.500	85.200
<i>Cervus elaphus</i>	120.300	96.240
<i>Dama cf clactoniana</i>	118.800	95.040
<i>S. hemitoechus</i>	109.050	87.240
Total	564.600	451.680

Tabla 6.- Producción secundaria bruta estimada para las macropresas, y cantidad de la misma que pasaría a un nivel trófico superior, estimando un aprovechamiento del 80% del cadáver de las presas.

No obstante, no podemos considerar sin más que toda esta biomasa pasa directamente al nivel trófico siguiente, hay que introducir un factor que refleje la eficiencia con la que los predadores aprovechan el cuerpo de sus presas. La proporción del cuerpo de una presa que no puede ser aprovechado por su depredador oscila entre el 25% y 40% para los leones, 30% para tigres y pumas, y 20% en lobos, mientras que las hienas aprovechan prácticamente todo el cadáver (Farlow 1976). Podemos, pues, estimar (siguiendo a Farlow, *op. cit.*) que los consumidores secundarios aprovechan un 80% de la producción secundaria (ver Tabla 6).

Para tener una idea de lo que significan estas cifras podemos compararlas con las 2354 Kcal que recomienda la FAO como consumo calórico por persona adulta al día, aunque puede restringirse a 2200 Kcal/individ.día (Hassan 1981). En datos anuales supondría unas 800.000 a 860.000 Kcal/individ. año.

Debe quedar claro que no es nuestra intención decir que toda la producción secundaria estuviera a disposición de los homínidos, por el contrario, debemos tener presente la competencia con los otros consumidores secundarios por el recurso trófico representado por las poblaciones de herbívoros. No obstante, estos datos brutos dan poca idea de la disponibilidad de recursos para los consumidores secundarios, por lo que se hace necesario introducir alguna estima de las necesidades tróficas de estos organismos. Los principales depredadores (aparte de la población humana) que competirían por las macropresas en los suelos que constituyen la unidad de pollen I son fundamentalmente los leones (*Panthera leo*) y tal vez los linceos (*Lynx spelaea*), el perro jaro (*Cuon sp.*), y osos (*Ursus spelaeus*), aunque estos últimos en menor medida.

Podemos estimar el peso de *P. leo* a partir de la longitud del M₁ (datos de Cervera 1992) (Van Valkenburg 1990) en unos 213Kg (%PE 28%, %SEE

41%). A partir de este dato calculamos con la ecuación 4 el consumo energético por individuo y día. Esto nos da un consumo de 9786 Kcal/individ.día, o bien 3.572.000 Kcal/individ.año.

-Consumo energético diario (Kcal/día). Carnívoros (Peso en g) (Farlow 1976).

$$L(I)=0.69686\pm 0.01276x L(W)+0.27747; r^2=0.96 \quad (4)$$

Esto significa que si toda la producción secundaria de macropresas fuera consumida por leones la densidad máxima de ellos que podría soportar el ecosistema es de aproximadamente 0.1 indiv/Km², mientras que si fuera consumida totalmente por homínidos que se alimentaran exclusivamente de carne la densidad máxima se aproximaría a 0.56 indiv/Km² (siempre considerando los recursos tróficos como el único factor limitante). Sabemos que ninguna de las dos cifras refleja la situación real, ya que en el ecosistema convivían no sólo leones (exclusivamente carnívoros que se alimentan de macropresas) sino también osos, homínidos (ambos omnívoros), linceos (que se alimentarían fundamentalmente de presas menores, pero que podrían también depredar sobre juveniles de estas especies de megaherbívoros) y perro jaro. Lo que no sabemos es en qué proporción se repartían el uso de los recursos tróficos estas especies.

Hay que tener presente también que todo nuestro razonamiento se ha limitado a considerar las macropresas, es decir especies de más de 8 ó 9 Kg de peso. Sin embargo, las especies de menor tamaño, las micropresas, podrían suponer también un importante recurso trófico para los predadores de mediana talla y los homínidos. Las micropresas más pequeñas serían depredadas por rapaces nocturnas, como demuestran los estudios tafonómicos (Fernández Jalvo 1992), que indican al cárabo común (*Strix aluco*) como mas probable agente acumulador en estos suelos. Zorros, rapaces diurnas como el cernícalo (*Falco tinnunculus*), probablemente pequeños mustélidos y, ocasionalmente, tejones (Rodríguez y Delibes 1992; Neal, 1988) competirían con las estrigiformes por estas presas. Con el término "micropresas mayores" nos referimos al puercoespín, *Hystrix cf vinogradovi*, el conejo, *Oryctolagus cf lacosti*, y la rata de agua *Arvicola aff. sapidus* (Sesé y Gil 1987; Gil 1986). El puercoespín es una presa difícil para la mayoría de los predadores (Haltenorth *et al.* 1979), incluso para los grandes félidos, pero quizás no tanto para los homínidos, que podrían abatirlo sin exponerse a un contacto directo con sus púas. El conejo es la presa fundamental del linco actual (*Lynx pardina*) en Do-

ñaña (Delibes 1980), constituyendo junto con las anátidas el 88.9% de su dieta. El resto de la dieta la componen pequeños mamíferos de 10-15 g y, ocasionalmente, cérvidos juveniles de unos 20-25 Kg de peso. No obstante, es preciso tener en cuenta que la especie presente en Galería, *Lynx spelaea*, es de mayor talla que el lince ibérico actual (Morales *et al.* 1987). Dado su mayor tamaño, el lince del Pleistoceno podría cazar presas mas grandes que el lince actual, si bien el conejo, *Oryctolagus lacosti*, tenía también un tamaño superior al conejo actual (Kurtén 1968), por lo que, probablemente, los lagomorfos formarían también parte importante de la alimentación de este félido. Actualmente, el conejo es depredado también por el zorro (Valverde 1967; Robertson y Whelan 1987) pero el nicho trófico de este cánido es muy amplio, comprendiendo desde frutos a micromamíferos pasando por aves, anfibios, reptiles y con frecuencia variable carroña. El perro jaro es un cazador gregario (Cohen 1978), que se alimenta de cérvidos como el chital (*Axis axis*) y el sambar (*Cervus unicolor*), por lo que probablemente su alimentación fundamental serían las macropresas, si bien complementa su dieta con presas menores como Lagomorfos (*Lepus nigricollis*) y roedores (*Millardia meltda*). Tanto conejos como ratas de agua son consumidos hoy en día por la población española, lo que hace lógico suponer que lo serían también por los homínidos del Pleistoceno. Otro factor a tener en cuenta es que los mamíferos predadores y las rapaces no se alimentan sólo de otros mamíferos. Como se ha dicho, el zorro se alimenta de pequeños vertebrados en general, y el lince depreda sobre anátidas y otras aves, mientras que el cernícalo caza también otras aves e insectos.

Todo lo dicho hace que sea muy difícil especular sobre las proporciones en que se repartiría la producción secundaria de las macropresas entre los distintos consumidores secundarios, y por consiguiente impide llegar a conclusiones más precisas acerca de las densidades de población, de cada uno

de los predadores, que podría sostener el ecosistema.

En la Tabla 7 se muestran los pesos estimados para las especies de carnívoros, en función de la longitud del M_1 , empleando la ecuación publicada por Van Valkenburg (1990). A partir de este peso se estiman la densidad teórica que alcanzaría la especie, y el consumo diario por individuo y año de cada especie, estimados ambos mediante rectas de regresión. Multiplicando el consumo por individuo y año por la densidad obtenemos una estima del consumo de cada especie por Km^2 y año, lo que podemos llamar la presión de predación. Esta cifra representa la cantidad de alimento, en Kcal, que es necesaria para mantener la densidad teórica de cada especie de predador. Podemos obtener una primera aproximación al problema comparando la presión de predación total con la producción secundaria total (Tablas 6 y 7). No obstante, es preciso aclarar que la densidad teórica estimada es sólo orientativa, pues se ha calculado a partir de una recta construida para carnívoros de diferentes ecosistemas, y la densidad de los mismos puede variar mucho de unos a otros. De igual manera, el consumo energético de los predadores puede estar también sobreestimado, pues en la recta para calcularlo se incluyeron carnívoros de distintas Familias, con hábitos de vida diferentes. Por otra parte, esta sobreestimación puede estar parcialmente compensada por un cálculo excesivamente optimista del porcentaje del cadáver aprovechable por los predadores (80%). Aunque, insistimos una vez más, sería necesario tener en cuenta la forma en que se reparten los recursos tróficos entre las distintas especies para una mayor precisión. Podemos ver que la presión de predación, debida a perros jaros, lobos y leones, sería muy alta en comparación con la producción secundaria de las macropresas (unas tres veces superior). Pueden plantearse tres hipótesis para explicarlo:

a) El registro de macropresas es incompleto. Podría existir un sesgo en el registro de manera que no tengamos representada alguna o algunas especies

Especie	Peso (Kg)	Consumo energético (Kcal/Indiv./año)	Densidad teórica (indiv/ Km^2)	Presión de predación (Kcal/ Km^2 /año)
<i>Felis silvestris</i>	7	3'3000 . 10 ⁵	2'06	6'79. 10 ⁵
<i>Vulpes vulpes</i>	9.5	4'0900. 10 ⁵	1'55	6'34. 10 ⁵
<i>Cuon alpinus</i>	17	6'1300. 10 ⁵	0'89	5'45. 10 ⁵
<i>Canis lupus</i>	21	7'1100. 10 ⁵	0'73	5'19. 10 ⁵
<i>Lynx spelaea</i>	23	7'5700. 10 ⁵	0'67	5'07. 10 ⁵
<i>Panthera leo</i>	213	35'7200. 10 ⁵	0'08	2'85. 10 ⁵

Tabla 7.- Pesos de las especies de predadores estimados a partir de la longitud del M_1 (Van Valkenburg 1990); consumo energético estimado a partir de Farlow (1976); densidad teórica estimada a partir de Peters y Wassenberg (1983) y presión de predación estimada multiplicando el consumo energético por individuo y año por la densidad teórica calculada.

de macropresas que contribuían a la producción secundaria, permitiendo mantener una presión de predación, en términos relativos, alta. Si consideramos que Galería funcionaba como una trampa natural la muestra de especies debería ser representativa, pero sólo de las especies que merodearan por la zona, las especies que vivieran ligadas a biotopos alejados, como la ribera del río Arlanzón o la llanura, por ejemplo, sólo aparecerían en el registro si fueran aportadas por predadores, y no parece ser este el caso, ya que los suelos considerados no corresponden a un cubil de carnívoros.

b) Las dietas de los predadores están mal estimadas. Algunos de los carnívoros que se supone se alimentaban fundamentalmente de macropresas podrían haber consumido, en realidad, una mayor proporción de micropresas. Si faltan macropresas muchos grandes predadores pueden alimentarse de presas menores. Por ejemplo, el lince europeo (*Lynx lynx*) se alimenta fundamentalmente de ungulados en Rumania (83% de sus presas), pero en Finlandia la base de su alimentación son los lagomorfos (86% de sus presas), y no caza ungulados (Delibes 1980). No obstante, siempre existe un límite inferior, por debajo del cual la energía consumida en capturar la presa es superior a la obtenida devorándola.

c) Los cálculos son correctos, al menos en cuanto a sus proporciones relativas. En este caso una presión de predación muy elevada no podría mantenerse mucho tiempo (si es que llegaba a producirse realmente). La sobreexplotación de las poblaciones de presas produciría una reducción de las mismas que a continuación determinaría la disminución de la densidad de predadores. De esta forma se llegaría a una nueva situación de equilibrio en la que los predadores tendrían densidades mucho menores a las calculadas. En todo caso, y esto sería importante para las poblaciones de homínidos, la competencia por las grandes presas sería muy elevada.

6. OCUPACIONES HUMANAS EN GALERÍA

Si las hipótesis cronológicas y ambientales propuestas para Galería son correctas (Tabla 1), obtendríamos un ciclo con contenido arqueológico que iría entre los 220/240.000 años y los 340/380.000 años. La fase ocupacional más importante se situaría en TG10, bajo un ambiente frío, registrándose un menor tránsito por la cavidad en las fases cálidas. La mejoría climática y el aumento del bosque pudieron llevar aparejados un traslado de los predadores a zonas externas del karst, con menor competencia entre

ellos al aumentar la biomasa regional. En las fases frías, por contra, la caza y localización de animales sería más dificultosa, y la necesidad de refugios más perentoria, lo que implicaría una mayor frecuencia de traslados de presas y de ocupaciones en cavidades. El bajo número de restos líticos y óseos en TG10 y TG11 sugieren (Díez y Moreno 1995) una débil tasa ocupacional.

6.1. La ocupación de TG 10 y TG 11

El tratamiento de las ocupaciones humanas es expuesto distinguiendo dos unidades con valor climático y una tercera, estéril en polen pero con información arqueológica y biológica. Distinguimos así el registro procedente de TG10 y la base de TG11 (SOO 7 de Díez, 1993a), estéril a nivel polínico (Tramo inferior); los niveles intermedios de TG 11 (SOO 4 a 6) tienen taxones templados (Tramo medio); y el tramo superior de TG11 (SOO 1 a 3) con mayor xericidad y descenso de temperaturas (Tramo superior).

Las primeras ocupaciones humanas de TG se localizan justo sobre el nivel de murcielaguina, antes de que comenzaran los aportes sedimentarios externos al karst. El material está todavía en estudio, pero puede avanzarse la existencia de una gran riqueza instrumental. Por contra, la acidez de la murcielaguina no ha permitido la conservación de los presumibles restos faunísticos que estarían asociados. Esta inmediata utilización de TG tras su apertura al exterior, y además de forma intensa, demuestra en nuestra opinión que los homínidos ya conocían la Sierra y su potencial, y que la apertura de TG sólo implicó la aparición de un nuevo espacio dentro de un territorio que era ya explotado de manera recurrente.

6.2. Composición específica e industrial

El número de restos líticos y óseos presentes en el Tramo inferior experimenta un paulatino descenso hacia TG11, y lo mismo ocurre con el número de individuos identificados en el espectro faunístico. Al tiempo que esto acontece, se registra un aumento proporcional en el número de carnívoros y en el número de piezas en cuarcitas, areniscas y sílex cretácico sobre otros materiales. Estas características parecen indicativas de una reducción en la utilización de Galería por parte de los homínidos a medida que la cueva se colmataba, lo que llevó asociado su mayor empleo por los carnívoros en TG11.

En el Tramo inferior, los équidos constituyen la especie principal entre los herbívoros, siendo

sustituídos en el Tramo medio por los cérvidos. Asimismo, en el nivel inferior, el perro jaro y el lobo predominan sobre los restantes carnívoros, pero en el Tramo superior, los grandes félidos y el perro jaro desaparecen, aparece la hiena, aumentando lobos, gato montés, zorro y lince. También aumentan en este período los puercoespines.

En el Tramo inferior se ha reconocido toda la cadena tecnológica de talla: hay cantos de cuarcita sin tallar (algunos con improntas de percusión), bases negativas de primera y segunda generación y bases positivas de primera y segunda generación. Se han podido realizar remontajes entre varias piezas y se demuestra por tanto una talla autóctona. En TG11, entre las categorías estructurales de la industria, es llamativo el aumento de cantos de cuarcita y arenisca sin tallar, la disminución de las lascas sin retocar, el aumento de las lascas retocadas, y la ausencia virtual de núcleos.

La abundancia de Bases Naturales debe ligarse a las evidencias osteológicas. Aunque las huellas de percusión se han encontrado en bajo número (seis), son casi exclusivas de los cantos de menor tamaño, mientras que las dimensiones de los de mayor tamaño encajan con la talla de algunas bases negativas de primera generación del yacimiento. La hipótesis que puede así formularse es que los cantos sin tallar respondían principalmente a dos funciones diferenciadas: percutores de industria los de menor tamaño y materia prima o machacadores de huesos los de mayor volumen. Su aportación debe ligarse, en particular en el Tramo medio, a actividades inmediatas que exigían la rápida aportación de materia prima. Las dimensiones de las piezas son menores a las del Tramo inferior, y su número, teniendo en cuenta además la mayor potencia del nivel superior, parece evidenciar una utilización del espacio diferencial y de menor diversificación.

En todo el tramo excavado se han identificado alteraciones postdeposicionales, lo que unido a la sucesiva agregación de ítems, impide considerar la distribución de la oritocenosis como reflejo de la disposición original del registro: hay fenómenos de transporte fluvial en el área NW y de alteración por pisoteo bajo TN (Fernández Jalvo 1992). En TG11, por contra, la misma autora reconoce la identidad de fenómenos en ambas áreas, con mayor índice de pisoteo y menores evidencias de transporte hidráulico. Hubo también una continua existencia de aguas muy carbonatadas que erosionaron el material. Se sugiere, en conclusión, que el movimiento de los restos fue superior en el Tramo inferior que en TG11, y de una intensidad tan baja que sólo afectó a los microvertebrados y a las esquirlas y huesos pequeños de los ma-

crovertebrados.

Con estas consideraciones en mente, hay varios aspectos destacables. Por un lado, los restos de carnívoros, tanto en TG10 como en TG11, se sitúan siempre en el área cercana a la Covacha (TZ), lo que puede interpretarse como despojos de cadáveres muertos en el interior de la cavidad. En el Tramo inferior, el mayor número de remontajes y conexiones anatómicas se sitúa en el área cercana a TN, mientras que en el Tramo superior se localizan en la zona próxima a la Covacha. Es probable así una mayor aportación por muerte natural en el Tramo inferior y una mayor incidencia de transporte y consumición por carnívoros en TG11. Al mismo tiempo, y a medida que se va rellenando la cavidad, la repartición osteológica se desplaza hacia el Norte (hacia TZ), disminuyendo los restos junto a TN, lo que corrobora la mayor influencia de los carnívoros en TG11.

En segundo término, la representación espacial de las piezas líticas es diferencial según los niveles. En el Tramo inferior se sitúan en toda la extensión del área excavada, en clara similitud con la distribución de los restos óseos, mientras que en los Tramos medio y superior las piezas se concentran bordeando las acumulaciones osteológicas: los herbívoros se agrupan en el centro del área excavada, mientras los restos líticos se sitúan al este y al sur de la superficie, evidenciando quizá una baja relación con la biomasa documentada más que una distribución de origen cultural.

6.3. Los homínidos y la fauna

Los estudios tafonómicos y zooarqueológicos desarrollados en Galería (Díez 1993a, Moreno 1993) indican que TG tuvo dos modalidades principales de aportación faunística. En primer lugar, buena parte de los herbívoros representados proceden de la existencia de una trampa natural en el área cercana a TN, donde cayeron sobre todo équidos recién nacidos y cérvidos juveniles; en segundo término, la mayoría de los restos de carnívoros corresponden a individuos adultos, cánidos (lobo y perro jaro) en particular, que murieron por causas naturales en el interior del sistema kárstico. Estos cánidos introdujeron en la cavidad a algunas de sus presas, pero sobre todo aprovecharon los animales que caían por el conducto de TN. No hay evidencias de la existencia de cubiles de carnívoros en TG (Díez 1993b).

Los cánidos no sólo aprovecharon los cadáveres muertos en el interior del karst y los restos que ellos aportaron, sino que también contribuyeron a alterar los despojos alimenticios abandonados por los homínidos, a juzgar por la feliz coincidencia de im-

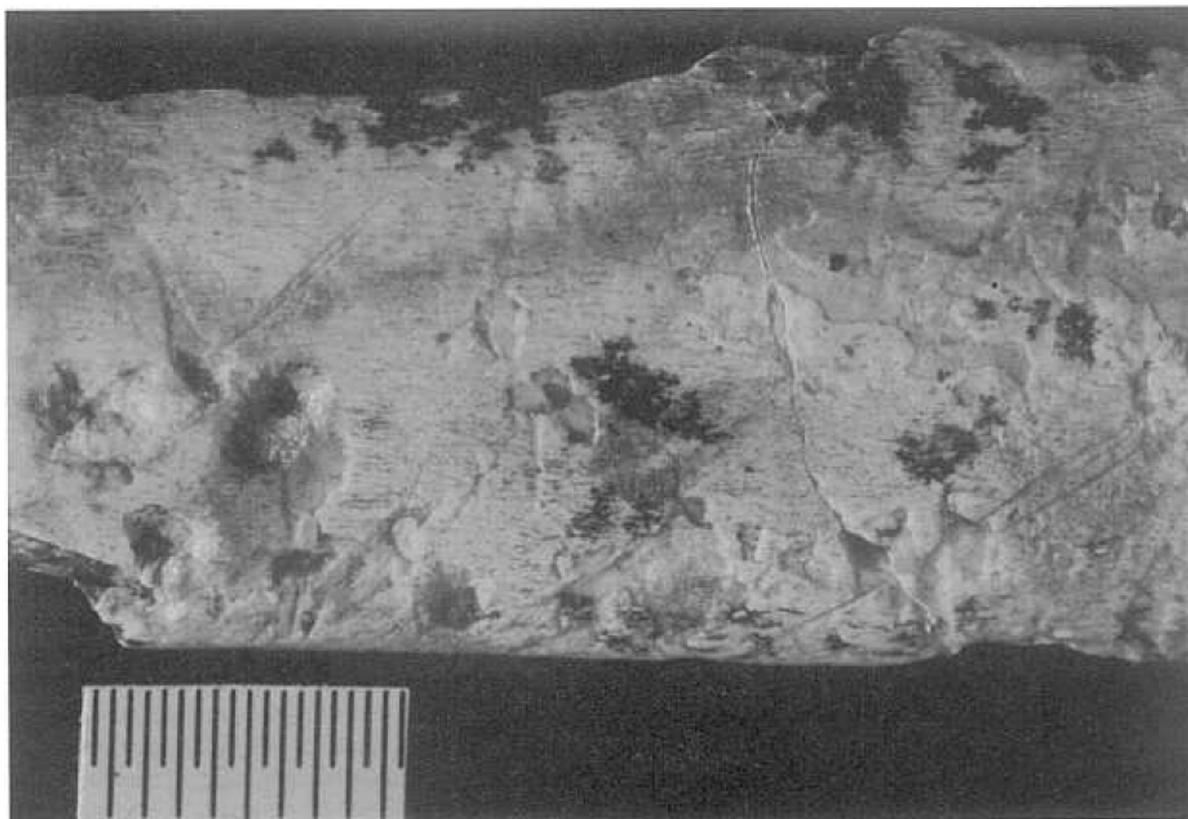


Foto 4. Fragmento de costilla de posible équido de TG 10B. Sobre las marcas de cortes se aprecian depresiones producidas por la dentición de un cánido. Foto: Servicio Fotográfico del M.N.C.N.

prontas de dientes sobre marcas de cortes (Foto 4).

La intervención de los homínidos es claramente secundaria bajo dos aspectos. Primero porque las pruebas de su actividad en la cavidad son menos abundantes que las de los carnívoros, y en segundo lugar debido a que a medida que la cueva se colmataba (Tramo medio y, sobre todo, superior) debieron acceder sobre cadáveres. Mientras que en el Tramo inferior hay claras evidencias de un acceso primario de los homínidos, las condiciones de encharcamiento generalizadas, la reducción en la altura del área intrakárstica ocupable y el paulatino cierre de la trampa natural, hicieron que los homínidos fueran progresivamente abandonando este espacio. En un primer término, dejaron de realizar ocupaciones más o menos complejas, y ya en el Tramo superior sólo era visitado estacionalmente para descubrir posibles cadáveres aprovechables.

En el Tramo inferior los homínidos pudieron aportar, o al menos ser los primeros en acceder, a varios de los équidos representados: los elementos esqueléticos no coinciden con los que abandonan los carnívoros, ningún resto está mordido y varios elementos muestran estrias de descarnación y signos de percusión intencional sobre las diáfisis (Moreno 1993).

En el Tramo medio se empieza a detectar el predominio de la actividad carroñera de los homínidos: elementos aislados de especies de gran talla, aumentos de huesos con marcas de cortes, aprovechamiento medular intensivo, desaparición de los cuartos más ricos en nutrientes, abundancia de huesos mordidos y de los elementos que suelen abandonar los carnívoros tras la consumición. La estacionalidad de los individuos parece indicar una mayor ocupación del hábitat durante la primavera y el verano, con semejante proporción de équidos y cérvidos.

En el Tramo superior, ya con un claro predominio de los cérvidos, muertos preferentemente en el otoño, apenas hay relación espacial entre la industria lítica y los restos óseos, el área cercana a TN apenas es utilizada, los herbívoros muestran numerosos huesos en articulación anatómica y no encontramos marcas de cortes. Hay en este tramo de TG una clara marginalidad en las ocupaciones de homínidos, y parece indicar que varios integrantes del grupo inspeccionaban la posible existencia de cadáveres en el interior, quizá aprovechando algún alimento que allí encontrarán.

De acuerdo con los resultados alcanzados, es factible (Díez y Moreno 1995) considerar la existencia de pequeños grupos humanos que recorrían las

diacelas y aberturas de Atapuerca buscando despojos de animales. Su memoria histórica (o lenguaje) les hacía volver cada cierto tiempo, sin que estuvieran ligados a una estación anual concreta, aunque sí en relación con fases climáticas rigurosas. Sugerimos, por tanto, un nomadismo no errático, sino asociado a un territorio más o menos amplio, en el que planificaban con antelación los posibles encuentros de alimento y los instrumentos que podían necesitar. Su actividad carroñera no implica que lo fueran de manera exclusiva, ni colegimos dificultades alimenticias. La reiteración de visitas a Galería (y a la Sierra) implica que era una actividad “rentable” y que es abandonada en cuanto sus recursos disminuyen.

6.4. Aves y otras micropresas

Otro aspecto que creemos merecedor de nuestra atención es el de las relaciones que mantuvieron los homínidos con las aves y otros pequeños vertebrados. Respecto a los micromamíferos nos remitimos al estudio de Fernández Jalvo (1992), donde argumenta que la mayoría de ellos fueron acumulados por rapaces y pequeños carnívoros. En algunas ocasiones (Rosas 1990) los microvertebrados aparecen en bolsas y su acumulación es consecuencia de lavados y arrastres gravitacionales. Son esporádicos los restos de peces encontrados en los yacimientos de Atapuerca, y sobre ellos todavía no se ha realizado un estudio tafonómico sobre las causas de su presencia y acumulación. En lo que concierne a las aves, disponemos de evidencias más concluyentes.

Los signos más evidentes de que el hombre ha consumido aves —signos tales como estrías de descarnación o huesos quemados— se hacen numerosos en yacimientos del Paleolítico Superior. La posibilidad de capturar estos animales se expande con el perfeccionamiento de la tecnología lítica, principalmente la magdaleniense, que lleva aparejada toda una gama de nuevas técnicas de caza. Las aves requieren tanto instrumentos como técnicas especiales de captura, que no sirven con otros animales. Por supuesto, los cazadores también han de adquirir conocimientos especiales de los movimientos de estas nuevas presas y de sus hábitos.

No obstante, el aprovechamiento de las aves como recurso alimentario tiene antecedentes en el Paleolítico Inferior y Medio (Bouchud 1968; Mourer-Chauviré 1979). En el estudio de la cabaña del achelense superior de Lazaret (sur de Francia), Bouchud (1968) indica que un 76 % de los restos avianos se encontraron dentro del perímetro de lo que habría sido la cabaña. Este criterio, el de la asociación de los huesos de aves, bien a los hogares, bien a los útiles

líticos o, incluso a los animales que fueron objeto incontestable de consumo humano se ha utilizado en otros casos. La bibliografía es muy abundante, pero uno de los más interesantes, y no sólo por su edad, también achelense, quizá sea el que proporcionó el yacimiento madrileño de Aridos 1, estudiado por Mourer-Chauviré (1980). En este sitio, que se ha interpretado como una ocupación breve en torno a restos de elefante (Santonja y Querol 1980), junto a elementos de una variada fauna, aparecen huesos de 20 especies de aves, propias de diversos biotopos. Se encuentran desde anátidas a especies de bosque y de terrenos abiertos.

Su presencia en el yacimiento ha sido explicada como producto de la caza de los humanos que hicieron parada en el sitio (Mourer-Chauviré 1980). Los huesos de aves, además de aparecer asociados a los otros elementos del yacimiento, no exhibían representaciones diferenciales, otro de los criterios que se manejan para distinguir las acumulaciones realizadas por humanos de las producidas por rapaces (p.e., Mourer-Chauviré 1979; Vilette 1983). En los yacimientos arqueológicos y en asentamientos actuales de comunidades primitivas en que las aves son aprovechadas indudablemente por los humanos, dominan los restos óseos proximales de las extremidades y los coracoides. Por el contrario, las aves de talla mediana, como las perdices, muestran una elevada proporción de huesos distales en los comederos de rapaces a causa del hábito de desplumar y arrancar los extremos de patas y alas antes de ingerir a sus víctimas, o de ofrecérselas a sus crías.

Una de las más grandes colecciones de restos óseos, en particular de *Perdix palaeoperdix* (forma antecesora de la perdiz pardilla actual), acumulada por rapaces se halla en el sitio de la Fage (Corrèze, Francia) (Mourer-Chauviré 1975a y b), del Pleistoceno Medio. Este patrón se observa en muchos otros yacimientos, y uno de ellos es Atapuerca: tanto en los niveles superiores de Dolina como en Galería, los restos de *Perdix palaeoperdix* son fundamentalmente tarsometatarsos y carpometacarpos. Hay que descartar que las perdices hayan sido aportadas y consumidas por los hombres de la sierra de Atapuerca. Lo que estamos encontrando son, por el contrario, vestigios de las presas de aves rapaces.

Las aves que viven en las paredes de las cuevas o en roquedos, tales como cuervos, chovas o palomas bravías, muestran un patrón distinto del anterior cuando la acumulación de sus restos no ha sido obra del hombre. Se forman yacimientos en que los huesos de estas aves están, en esencia, equitativamente representados, tal como sucede en la localidad francesa del Pleistoceno Medio de Orgnac 3 y en la

misma ya mencionada de la Fage. En Galería lo muestran *Corvus antecorax* (forma precursora del cuervo actual) y las dos chovas (*Pyrhocorax pyrrhocorax* y *P. graculus*) exhiben también esta pauta. En el nivel TD-10 de la Dolina son los restos de paloma bravía (*Columba livia*), otro habitante de las cavidades rocosas, los que adoptan el patrón de acumulación propio de especies que mueren en el sitio, que no son introducidas por rapaces, ni por los homínidos, ni por otros carnívoros.

No se han hallado señales directas de manipulación humana, como estrías producidas por instrumentos líticos o huesos chamuscados.

En Atapuerca por fortuna disponemos de una variada colección de especies, pero discernir los diversos patrones de acumulación que pueden intervenir en una cavidad, que es lo mismo que discernir los diferentes agentes bióticos que introducen los restos, requiere cantidades considerables de restos. Esta es la razón de que no sepamos por el momento cómo llegan a incorporarse a los sedimentos las otras especies de aves encontradas en el yacimiento.

7. TECNOLOGÍA

El registro lítico correspondiente a los niveles arqueopaleontológicos de Gran Dolina (TD11 y TD10 superior), Galería (TG11 y TG10) y TN (TN5-8) contiene una interesante información acerca de la estructura tecnológica de los grupos humanos que ocuparon tales cavidades, al tiempo que nos ofrece importantes datos sobre su estrategia subsistencial y territorial. Estos resultados son producto de un análisis detallado del conjunto industrial (Carbonell *et al.* 1995b; Carbonell *et al.* 1993; Mosquera y Carbonell 1992; Carbonell *et al.* 1992; Carbonell *et al.* 1995a; Mosquera 1995), en el que se incluye el estudio de la utilización diferencial de las materias primas y el de la fragmentación de las secuencias de producción de instrumental (Mosquera 1995).

Las materias primas utilizadas son el sílex, la cuarcita, la arenisca, el cuarzo y la caliza (Tabla 8), aunque el uso de las dos últimas es testimonial. El sílex es el material más representado, alcanzando porcentajes en torno al 55% del conjunto industrial. Este material presenta dos variedades: sílex cretácico y neógeno. El primero se caracteriza por su excelente calidad para la exfoliación y por su disponibilidad en forma de pequeños nódulos, que raramente superan los 15 cm. de longitud.

Obviamente, esta característica condicionará su utilización diferencial, mayoritariamente encaminada a la configuración de pequeños instrumentos. El sílex neógeno, accesible en forma de grandes bloques, es el más utilizado y el que interviene en todas las secuencias y fases de la producción instrumental. Desgraciadamente, presenta una conservación muy deficiente. Es interesante destacar que todas las materias primas utilizadas en los yacimientos de la Sierra de Atapuerca proceden de un área de captación local, en torno a 1 Km de radio.

Las categorías estructurales representadas son las siguientes (Tabla 9):

- BN: cantos transportados al yacimiento, sin modificar.
- BNB: percutores.
- BNIG: instrumentos sobre canto.
- BNIGN: núcleos.
- BP: lascas.
- BN2G: lascas retocadas (denticulados, raederas....).
- Frags.: Porciones de material, normalmente generados en el momento de la percusión.
- IDT: Indeterminables. Fragmentos de materia prima, usualmente sílex neógeno, no analizables debido a su deficiente estado de conservación.

Los conjuntos industriales estudiados de TD, TG y TN presentan importantes diferencias, tanto en la utilización de las materias primas como en la representación de sus categorías estructurales.

Por una parte, los niveles superiores de Gran Dolina (Foto 5) muestran entre sí una notable similitud en ambos parámetros y una interesante di-

	TD 11	TD 10 sup.	TG 11	TG 10	TN 8	TN 5-7	Total
Sílex Neógeno	115	59	57	90	9	184	514
Sil. Cretácico	12	5	5	7	0	23	52
Cuarcita	49	23	29	57	0	38	196
Arenisca	23	17	15	23	3	29	110
Cuarzo	9	6	0	1	0	8	24
Caliza	1	1	1	7	0	7	17
Total	209	111	107	185	12	289	913

Tabla 8.- Representación de las materias primas en los diferentes yacimientos y niveles de Atapuerca.

	BN	BNB	BN1G	BN1GN	BP	BN2G	IDT.	Frag.	TOTAL
TD 11	5	2	1	21	96	40	37	7	209
TD 10	3	0	4	7	54	18	20	6	112
TG 11	17	5	5	1	24	31	24	0	107
TG 10	26	15	9	7	52	43	33	1	186
TN 5-7	20	14	5	7	113	26	13	88	286
Total	71	36	24	43	339	158	127	112	900

Tabla 9.- Representación de las categorías estructurales en los yacimientos de Atapuerca.

vergencia respecto a TG y TN, motivada por la presencia en los primeros de secuencias de producción completas; es decir, en su conjunto industrial están representadas todas las categorías estructurales implicadas en la talla: BNB, BN1GN, BP y BN2G. Además, existe una aceptable adecuación entre las matrices de producción (Mosquera *op. cit.*: 42) —aquellas piezas cuya transformación genera BP o lascas— y los productos, que son el resultado de esta transformación. Evidentemente, las matrices de producción básicas son las BN1GN o núcleos, ya que el objetivo de su transformación es *per se* la producción de BP. De hecho, el conjunto industrial de Dolina se caracteriza por su alta representación de BN1GN y de BP, incluyendo aquéllas que pueden ser consideradas como BP-restos, al presentar menores dimensiones que las BN2G más pequeñas del nivel y que los últimos negativos impresos en los núcleos recuperados. Se infiere, pues, una talla autóctona en este yacimiento, cuyo objetivo primordial es la obtención de BP o lascas.

Estos datos deben ponerse en relación directa con los resultados de los estudios zooarqueológicos (Díez 1993a), por los que se detectan tareas de aprovechamiento cárnico primario en las ocupaciones integradas en estos niveles. Simultáneamente, el mismo autor reconoce tales tareas en yacimientos como Aridos 01, en cuya composición industrial dominan, igualmente, las BP. Por tanto, se sugiere una estrecha relación entre el aprovechamiento primario de un animal y la producción masiva de BP o lascas. Esta hipótesis queda firmemente apoyada tanto en estudios experimentales (Jones 1980), como traceológicos (Peretto 1994), en los que se pone de relieve la importancia de tales instrumentos en las tareas de descarnado.

Por su parte, el registro lítico de los niveles TG10B, TG10A y, el más moderno, TG11 se sitúa en el extremo opuesto, debido a la fuerte fragmentación de las secuencias de producción. De hecho, presentan altas representaciones de instrumentos de gran formato y de BN o cantos sin modificar, cuya función debe estar asociada al machacamiento de huesos y re-

manente de materia prima, ya que no fueron utilizados en su forma natural como BNB o percutores. De cualquier modo, su presencia en la cavidad —teniendo en cuenta la reutilización puntual y continuada del lugar— pudo ser tenida en cuenta de cara a futuras visitas. La escasez de BP y BP-restos —producto de la explotación de núcleos y de la configuración de BN2G— y la presencia de numerosas BN2G de gran formato (Foto 6), en ausencia de suficientes matrices de producción que hayan podido generar sus grandes lascas soporte, nos llevan a concluir que una parte importante de las secuencias de talla se realizó fuera de la cavidad.

El registro faunístico de este yacimiento —especialmente en lo que concierne al nivel TG 11— fue interpretado en términos zooarqueológicos (Moreno 1993; Díez 1993a) como la resultante de tareas de aprovechamiento secundario de despojos, introducidos en las ocupaciones en numerosas ocasiones por carnívoros.

Por último, contamos con el registro perteneciente al conducto vertical de TN, con abertura directa al exterior. El conjunto industrial de los niveles TN5 a TN8 presenta unas características mixtas entre el de TD y TG. En el primer caso, por la abundancia de BP-restos y por la moderada presencia de BN1GN. En el segundo, por la alta representación de BN y BNB. Es interesante subrayar que el registro lítico de TN contiene el menor índice de instrumental de gran formato (1.3%) de yacimientos como Torralba, Ambrona, Aridos y los mismos de la Sierra de Atapuerca.

Aunque TN está físicamente conectado con Galería (TG), sus diferentes dinámicas sedimentarias dificultan la correlación de las superficies ocupacionales que debieron compartir. Sin embargo, los conjuntos industriales de ambas áreas parecen presentar cierta complementariedad, tanto en materias primas, como en categorías estructurales. De hecho, las BN y los grandes instrumentos se localizan en TG, mientras que las BN1GN y las BP están más representadas en TN. Esta distribución diferencial de las categorías estructurales provoca simultáneamente una di-

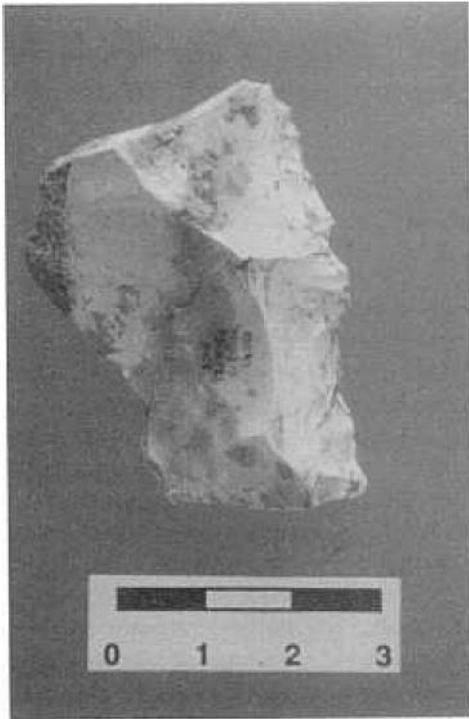


Foto 5. BN2G-Denticulado de pequeño formato. Sílex neógeno. TD10 inferior. Foto: A. Ollé.

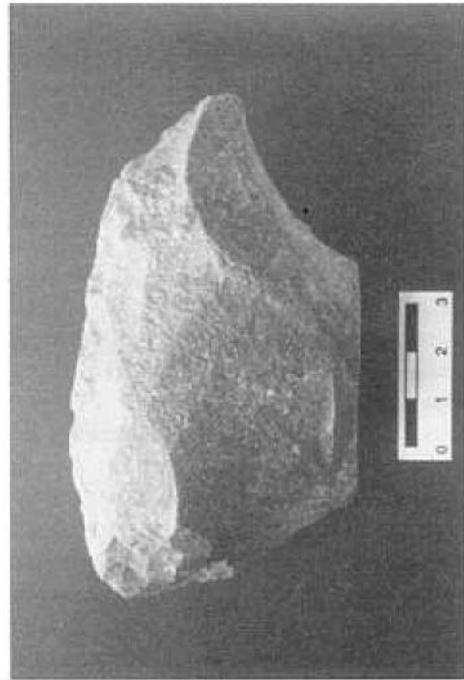


Foto 6. BN2G-Diedro opuesto a plataforma abrupta de gran formato. Cuarzita. TG11 inferior. Foto: A. Ollé.

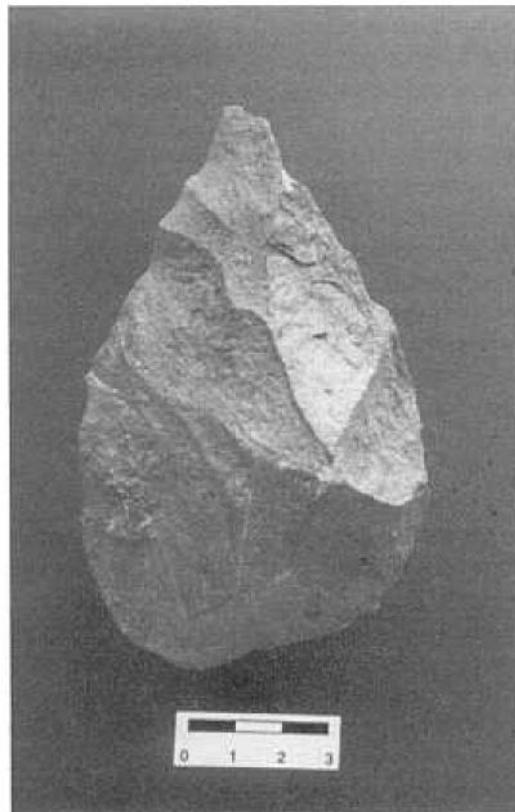


Foto 7. BN2G-Triedro de gran formato sobre arenisca. TN7. Foto: A. Ollé.

ferenciación espacial de las materias primas, debido a la asociación entre grandes instrumentos y BN de arenisca y cuarcita, por una parte, y BNIGN y BP de sílex neógeno, mayoritariamente, por otra. Por tanto, formulamos una utilización diferencial de las cavidades, por la cual TG sería el área de utilización de los instrumentos, donde ciertamente se ha documentado la manipulación cárnica más intensa por parte de los homínidos, y TN como área de producción puntual de todo aquel instrumental que no fue configurado previamente a la ocupación del lugar.

El conjunto industrial de TG10B presenta una relativa escasez de BN y abundancia de BP, respecto al nivel suprayacente TG10A. Sin embargo, las diferencias observadas entre TG10A y TG11 parecen relacionarse con una menor riqueza cuantitativa del último: los suelos de ocupación del nivel TG11 documentan un progresivo descenso en el número de efectivos y en la intensidad general de la configuración del instrumental; la secuencia de producción está totalmente fragmentada, por lo que sólo se registran los productos finales de la configuración del instrumental. Al parecer, la cavidad se colmata y su importancia ocupacional va quedando relegada a un segundo plano; en las visitas realizadas al lugar, el escaso instrumental se introduce completamente configurado.

Pese a todas estas diferencias, los registros líticos de los yacimientos de la Sierra de Atapuerca presentan determinados caracteres compartidos:

1) Selección diferencial de la cuarcita para las BNB o percutores, de la arenisca para la configuración de BNIG-instrumentos (Foto 7) y del sílex neógeno para la de BN2G de gran formato.

2) Dominio de los métodos de explotación centropolarizados, característicos de todo el Pleistoceno Medio y Superior inicial europeos.

3) Intensa configuración bifacial del instrumental de pequeñas dimensiones, respecto a los yacimientos de la Meseta anteriormente mencionados.

4) Menor tamaño de todo el instrumental, respecto a los mismo yacimientos, aparentemente no provocado por un hipotético condicionamiento de la materia prima.

5) Configuración de grandes plataformas tallonares en todos los productos de la explotación, incluyendo las BP-restos. Este aspecto ha sido interpretado (Mosquera *op. cit.*: 344) como un *hábito técnico*, propio de los grupos humanos que ocuparon la Sierra, ya que el método de talla o explotación utilizado es esencialmente idéntico al aplicado sobre la mayor parte de los conjuntos industriales del Pleistoceno Medio, en los que no se observa esta característica. Por su parte, los puntos 3) y 4) podrían contener

una explicación similar, aunque es necesario llevar a cabo estudios específicos para contrastarla.

8. LOS HOMÍNIDOS DE LA SIMA DE LOS HUESOS (SH)

8.1. Cronología

Durante los años ochenta se ha intentado conocer la antigüedad de los homínidos de SH en base a dataciones obtenidas bien de los propios fósiles humanos (Yokoyama 1989), bien de ciertos espeleotemas localizados en la cavidad (Aguirre 1991/92; Arsuaga *et al.* 1993). Estos datos han fijado un recorrido cronológico cambiante para los homínidos de SH entre algo más de 100 Ka y alrededor de 400 Ka (Aguirre 1991/92). Sin embargo, no se ha logrado por el momento establecer de manera satisfactoria la relación entre dichos espeleotemas y los fósiles humanos, por lo que estas dataciones (ver Tabla 1) deben ser consideradas con reservas. Las excavaciones en niveles no removidos de SH han puesto de manifiesto la asociación de los fósiles humanos y los de *Ursus deningeri*. Aguirre (1995) considera, por ello, que la edad mínima de los homínidos de SH debe establecerse en unos 300 Ka, momento, según este autor, de la sustitución de *U. deningeri* por *U. spelaeus*. Torres (1988), en cambio, nos indica que esta sustitución es algo más tardía, entre los estadios isotópicos 6 y 8 (Torres, *com. pers.*). No obstante, la asociación de humanos y osos no implica necesariamente contemporaneidad, puesto que no pueden descartarse fenómenos de reelaboración y transporte conjunto de los restos fósiles desde un lugar próximo hasta SH.

Los homínidos de SH presentan un apreciable número de apomorfias neandertales en el neuro y esplanocráneo y en la mandíbula (Rosas 1987; Arsuaga *et al.* 1990; Rosas *et al.* 1991; Arsuaga *et al.* 1993), junto a plesiomorfias compartidas con otros homínidos europeos del Pleistoceno Medio, cuya cronología parece bien establecida entre 500 y 200 Ka. El estudio de la morfología de los homínidos de SH pone sin duda un límite cronológico superior en el estadio isotópico 5 para estos homínidos, puesto que no pueden ser incluidos en el grupo de los neandertales, de características bien definidas. Sin embargo, la proximidad morfológica de los homínidos de SH con los neandertales no es, en nuestra opinión, compatible con una cronología mucho más antigua de los 300 Ka. Bermúdez de Castro y Rosas (1992) describieron un fragmento mandibular (AT76-T1H) recuperado en los años 70 en la Trinchera de Atapuerca (Foto 8), pero de procedencia estratigráfica descono-



Foto 8. Fragmento mandibular AT76-T1H del yacimiento Galería. Cara interna. Foto: Servicio Fotográfico del M.N.C.N.

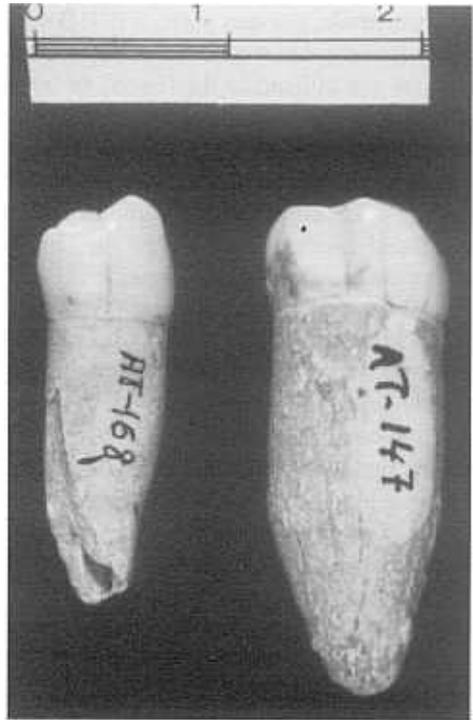


Foto 9. Extremos de la variabilidad en el tamaño de los segundos premolares inferiores humanos de SH. Escala= 2 cm. Foto: Servicio Fotográfico del M.N.C.N.

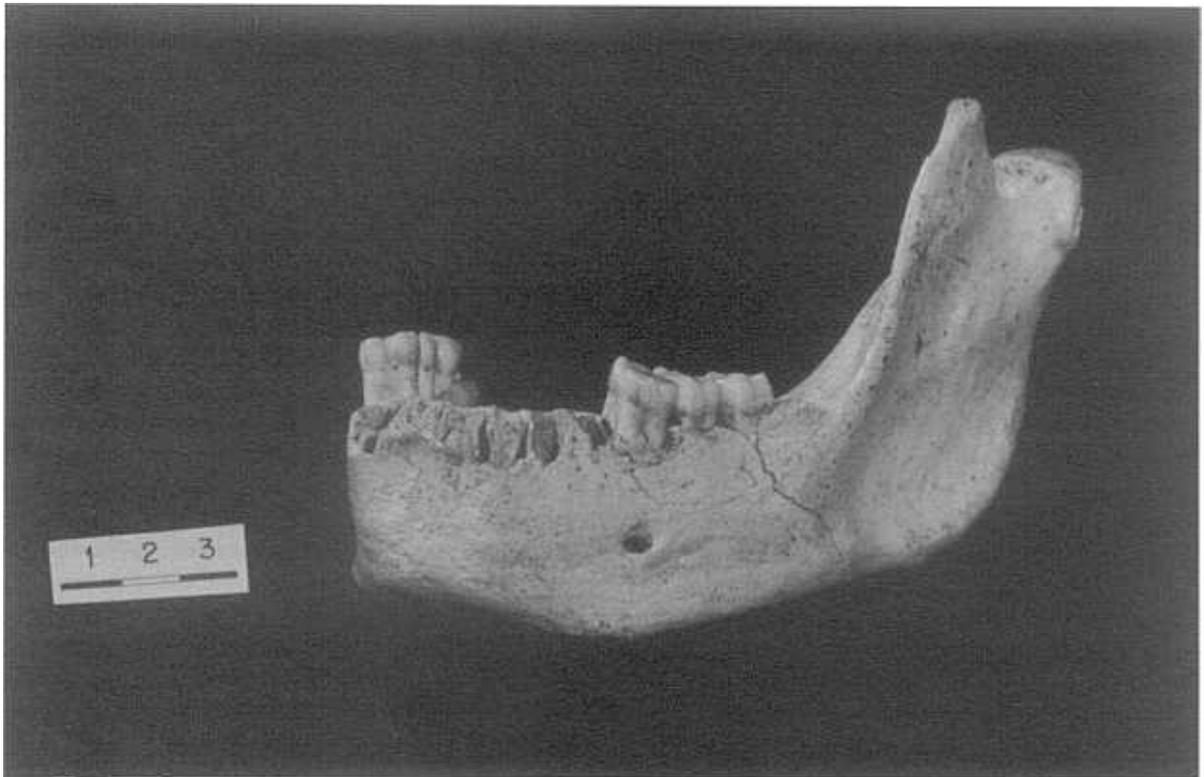


Foto 10. Mandíbula AT-605. Perteneciente al individuo XXII, masculino. La edad de este individuo se ha estimado en 22 años. Foto: Servicio Fotográfico del M.N.C.N.

cida. No obstante, la matriz conservada en este resto permite conjeturar su pertenencia a los niveles TG10 o TG11 (G.II o G.III, en la nomenclatura de Pérez-González *et al.* 1995, Figura 2). Además, en la campaña de excavaciones de 1994 logró identificarse el área en la que realizaron trabajos el Instituto de Paleontología de Sabadell y el Dr. T. Torres, de donde se extrajo la mandíbula. Este área comprende una sección que abarca desde el nivel TG9 (G.II, en la nomenclatura de Pérez-González *et al.* 1995) hasta la parte inferior de TG11 (G.III, en la nomenclatura de Pérez-González *et al.* 1995). Con toda seguridad dicho resto humano procede de ese espectro cronosegmentario.

Las afinidades anatómicas entre el homínido de TG y los de SH han sido puestas de manifiesto por Bermúdez de Castro y Rosas (1992). Podemos postular, por tanto, la hipótesis de la contemporaneidad entre el homínido de TG y los de SH, con su consiguiente identidad cronológica en torno a los 300 Ka, según las dataciones de las costras de TG11. La fuerte intensidad de las ocupaciones humanas en la Sierra en el período correspondiente a los niveles TG10 y TD10 (ver *supra*) permite razonablemente establecer la hipótesis de una correlación cronológica entre los registros de estos niveles y el de SH. En la actualidad se está llevando a cabo un programa de dataciones de los restos fósiles humanos y de oso de SH (J. Bischoff), que presumiblemente dará resultados definitivos en un tiempo muy breve. Con todo, puede ya confirmarse una edad de Pleistoceno Medio para los homínidos de SH, que siempre serían más antiguos de 200 Ka (J. L. Arsuaga, com. pers.).

8.2. Determinación del número mínimo de individuos

Una vez finalizada la campaña de excavación de 1994 en Atapuerca, se han catalogado más de 1.300 fósiles humanos procedentes de SH. En esta muestra están representadas una o más veces todas las partes del esqueleto. Para realizar la determinación del número mínimo de individuos (NMI) de cualquier especie de vertebrado en un yacimiento de fósiles generalmente se contabiliza el número de veces que aparece el hueso, par o impar, mejor representado en la muestra. Sin embargo, la importancia de los homínidos de SH justifica el esfuerzo que supone el estudio en profundidad de determinados rasgos del aparato dental, con el objeto de aislar conjuntos de piezas dentarias que representan a los diferentes individuos cuyos restos fósiles aparecen en el yacimiento.

La determinación del NMI de SH fue reali-

zada a partir de las mandíbulas, maxilares y dientes sueltos (Tabla 10). La muestra de fósiles humanos de este yacimiento incluye trece restos mandibulares de cierta entidad, la mayoría de los cuales conserva dientes *in-situ*, así como otros once pequeños fragmentos de diferentes mandíbulas. La muestra incluye también tres fragmentos de maxilar, que conservan los premolares y/o los molares *in-situ*. Uno de los ejemplares (AT-405) pertenece al Cráneo 6, que fue reconstruido a partir de más de 40 fragmentos craneales (Arsuaga *et al.* 1993). El Cráneo 5, que está más completo, también conserva algunos dientes superiores *in-situ*. La muestra de dientes de SH incluye un total de 172 dientes permanentes sueltos: 86 inferiores y 86 superiores. Se han recuperado también dos dientes deciduos aislados. Para determinar el NMI se procedió primeramente a ubicar aquellos dientes que encajaban en sus correspondientes alvéolos. A continuación, se localizaron diferentes asociaciones de dientes sueltos, así como ciertos dientes aislados, que fueran incompatibles entre sí y con los dientes de otros individuos. Los criterios empleados para determinar la asociación de ejemplares fueron el ajuste de las facetas de desgaste proximal, la continuidad de las facetas de desgaste oclusal, la similitud en tamaño, morfología y grado de desgaste proximal y oclusal, el estado de desarrollo de las raíces, el encaje oclusal, y la presencia de rasgos únicos, tales como la presencia de líneas o surcos de hipoplasia del esmalte que rodea la corona de algunas piezas dentarias. El uso de estos criterios permitió aislar 32 conjuntos de mandíbulas, maxilares y dientes que representan a otros tantos individuos (Tabla 10). Los citados criterios son, no obstante, muy restrictivos y un total de 119 piezas dentarias sueltas no pudieron ser incluidas en los 32 conjuntos establecidos. Aunque la información de estos dientes es insuficiente para incrementar el NMI, consideramos que este número aumentará de modo significativo con futuras campañas de excavación en SH, cuyo potencial parece además muy considerable.

Es conveniente señalar que, si bien existe una cierta variabilidad individual en la muestra de homínidos de SH tanto para rasgos del cráneo (Arsuaga *et al.* 1993), mandíbula (Rosas 1992), dientes (Bermúdez de Castro 1988) y esqueleto postcranial (Carretero 1994), también se observa una considerable homogeneidad en otros rasgos y complejos de caracteres. Esta homogeneidad permite reconocer los fósiles de SH entre otros restos humanos del Pleistoceno Medio europeo y sugiere: 1) un tiempo relativamente muy corto para la acumulación de cadáveres en este sitio, y 2) que los homínidos procedían de un territorio relativamente pequeño. En consecuencia, es

Individuo	Sexo	Edad de muerte
IX	-	4-6
XXV	-	7-9
XVIII	-	10-11
XXX	-	12
XX	M	13
XXIX	-	13
II	M	14
XIV	-	14
XI	F	14
XXVIII	-	15
XVI	-	15
XXIII	F	17
XV	-	17
X	F	17
III	F	18
XIX	F	18
XXVI	-	18
I	F	18
XII	M	19
VI	F	21
XXIV	-	21
VIII	M	21
XXII	M	22
XXVII	M	23
VII	M	24
XVII	M	25
XIII	M	25
XXXI	F	26
IV	F	27
XXI	F	32
XXXII	-	32
V	-	35

Tabla 10.- Estimación del sexo y la edad de muerte en los 32 individuos identificados en el hipodigma de Atapuerca-SH.

posible afirmar que los restos humanos de SH representan a una misma población biológica.

8.3. Estimación del sexo

Puesto que los individuos de SH han sido definidos a partir de mandíbulas, maxilares y dientes, la estimación del sexo ha de basarse también en la información que ofrecen estos restos. El estudio de la muestra de dientes de SH sugiere la existencia de un dimorfismo sexual en el tamaño de algunas piezas dentarias significativamente mayor que el de las poblaciones humanas recientes (Bermúdez de Castro *et*

al. 1993) (Foto 9). La estimación del sexo empleando la evidencia de los dientes implica asumir las equivalencias siguientes: dientes pequeños \Leftrightarrow individuo femenino y dientes grandes \Leftrightarrow individuo masculino. En las poblaciones humanas recientes, el grado de solapamiento entre las respectivas curvas de distribución masculina y femenina para cualquier variable de tamaño de los dientes, incluidos los caninos, es considerable. Por consiguiente, la equivalencias anteriores podrían aceptarse siempre y cuando exista una información adicional más convincente. Sería deseable, en este sentido, establecer para cada individuo de SH una relación entre las piezas dentarias y otras partes esqueléticas, cuyos patrones de dimorfismo sexual se conocen bien en las poblaciones humanas recientes, y con las que es posible llegar a establecer el sexo con un alto grado de fiabilidad (ver por ejemplo, Carretero 1994).

La primera aproximación a este problema se ha realizado con los restos mandibulares, aplicando a la muestra de SH los patrones de dimorfismo sexual de las poblaciones actuales (Rosas 1992). Este autor ha estimado el sexo de los ejemplares pertenecientes a los individuos I, II, III, IV, VI, VII, X, XII, XIX, XXII y XXIII (Tabla 10). La mandíbula AT-792 (individuo XXVII) recuperada durante la excavación de 1993 muestra indudables rasgos masculinos, mientras que la mandíbula AT-950 (individuo XXXI), recogida en la campaña de 1994 puede atribuirse por sus características al sexo femenino. La mandíbula AT-888 (campaña de 1993), que encaja con el Cráneo 5 (individuo XXI), presenta cierto grado de robustez. Sin embargo, la valoración de los rasgos craneales permite asignar estos restos a un individuo femenino (J.L. Arsuaga, A. Gracia e I. Martínez, *com. pers.*). La estimación del sexo a partir del tamaño de los dientes coincide con la de las mandíbulas en los individuos III, IV, VI, VII, X, XII, XIX, y XXII, mientras que existe discrepancia para el individuo XXIII (adolescente). La mandíbula AT-1 (individuo I) es pequeña, aunque robusta, y sus dientes tienen un tamaño intermedio en el rango de la muestra. La mandíbula 2 (individuo II) es también pequeña, aunque pertenece a un adolescente que murió aproximadamente a los catorce años, y solamente se conserva una pequeña porción del cuerpo mandibular. Los dientes de este individuo son también de tamaño intermedio. La mandíbula AT-792 es muy robusta y tiene premolares pequeños y molares de tamaño intermedio, aunque el alvéolo del canino es grande. Los dientes de la mandíbula AT-888 son pequeños. Por consiguiente, en nueve de catorce casos (64,3%), el tamaño de los dientes se corresponde con el tamaño de su soporte óseo, *i.e.* las mandíbulas pequeñas

tienen también dientes pequeños, y las mandíbulas grandes y robustas tienen también dientes grandes. En tres casos la estimación del sexo a partir del tamaño de los dientes ofreció alguna dificultad, mientras que solamente en un caso el tamaño de los dientes y de la mandíbula presentan una clara discrepancia. En suma, la estimación del sexo a partir del tamaño de los dientes ofrece razonables garantías cuando los ejemplares son muy pequeños y grandes o muy grandes. Siguiendo este criterio, hemos estimado el sexo de seis individuos más: VIII, XIII, XVII y XX, con dientes grandes o muy grandes, y XVI y IX, con dientes muy pequeños. Así, el sexo ha sido estimado en un total de 19 individuos, 10 de los cuales serían femeninos y 9 masculinos (Tabla 10).

Con estos resultados no es posible rechazar la hipótesis de que la proporción de sexos en SH es 1:1. Cualquier población humana tiene a su alcance métodos para conseguir una proporción de sexos significativamente diferente de la proporción biológica teórica, que no difiere de manera significativa de 1:1. Uno de estos métodos es el infanticidio diferencial. El infanticidio ha sido (y aún lo es en algunas poblaciones) una práctica reguladora del tamaño de la población, común a numerosas poblaciones humanas de diferentes modelos de economía (Divale 1972; Harris 1977; Langer 1972). Aunque la práctica del infanticidio está en muchos casos relacionada con una aproximación peligrosa del tamaño poblacional a la capacidad de soporte del medio (Hassan 1981), en otros tiene una base en la organización social del grupo, e implica la sistemática eliminación de las niñas en el momento del nacimiento (Schrire y Steiger 1974). Aunque la población a la que pertenecen los homínidos de SH hubieran empleado el infanticidio como método regulador del tamaño poblacional, la práctica habría afectado indistintamente a los dos sexos.

8.4. Edad de muerte

Para determinar la edad de muerte de los individuos infantiles y juveniles de SH hemos evaluado el estado de desarrollo de las piezas dentarias de estos individuos, teniendo en cuenta los estándares de poblaciones humanas recientes. En concreto, hemos empleado los rangos de tiempo de formación de los dientes obtenidos por Scott y Symons (1974) y Gustafson y Koch (1974), así como los datos sobre los promedios de edad de formación y erupción del tercer molar publicados por Johanson (1971). En algunos casos fue necesario tomar radiografías de restos mandibulares (AT-1, AT-2, AT-3, AT-75, AT-300, AT-505) para obtener información adicional sobre el

estado de desarrollo de los dientes. Es conveniente destacar que tanto el estudio del individuo infantil neandertal de Pech-de-l'Azé (Legoux 1970), como las observaciones de Wolpoff (1979) en la muestra de homínidos de Krapina, así como la última reevaluación de la edad de muerte del individuo infantil de la Torre del Diablo de Gibraltar, considerando el número de perikimata en el incisivo central superior derecho (Dean *et al.* 1986), sugieren que los Neandertales tuvieron tiempos de desarrollo y erupción de los dientes ligeramente acelerados con respecto a los humanos modernos. Si esta hipótesis, que puede hacerse extensiva también a sus antecesores los homínidos europeos del Pleistoceno Medio, es correcta, el uso de estándares de patrones de desarrollo dental de poblaciones modernas para los homínidos de SH implica la obtención de edades de muerte ligeramente superiores a las reales.

Para determinar la edad de muerte de los individuos adultos de SH hemos usado el procedimiento de Miles (1963), que se basa en el desgaste oclusal de las piezas dentarias. Este procedimiento emplea como grupo comparativo de base para establecer criterios sobre tasas de desgaste en dientes particulares a aquellos individuos con dentaduras incompletamente desarrolladas. El mismo procedimiento fue utilizado por Wolpoff (1979) para determinar la edad de muerte de los individuos de Krapina. Este autor comenta que el empleo del método de Miles en muestras compuestas por fósiles pertenecientes a individuos representantes de poblaciones diversas implica una importante fuente de inexactitud en los resultados. Afortunadamente este no parece ser el caso de la muestra de SH. El uso de este método implica también la asunción de que el patrón de desgaste es similar en todos los individuos analizados. En este sentido, Lavelle (1970) y Nowell (1978) han observado un grado de consistencia bastante bueno en el patrón de desgaste, mientras que Trinkaus (1983) y Trinkaus y Thompson (1987) han notado que el desgaste dental está razonablemente bien correlacionado con la edad en Neandertales. Por otro lado, las observaciones en réplicas de alta resolución de la corona de los dientes permanentes y deciduos de Krapina (realizadas y amablemente cedidas por E. Trinkaus) indican una estrecha similitud entre las muestras de Krapina y Atapuerca con respecto a los patrones de desgaste oclusal de los premolares y molares. Este hecho evoca los comentarios de Trinkaus y Tompkins (1990) sobre las observaciones personales de Trinkaus y Wolpoff de que los patrones de desgaste de los dientes permanentes parecen ser sorprendentemente uniformes en toda la población de Neandertales europeos y del Próximo Oriente.

La descripción del estado de desarrollo de las piezas dentarias de los individuos infantiles y juveniles de SH se ha realizado en artículos previos (Bermúdez de Castro 1995; Bermúdez de Castro y Díez 1995) y no la repetiremos aquí. Por el momento no hay evidencia en SH de individuos fallecidos durante la infancia, es decir, antes de los dos años (la clasificación de los estados en el ciclo de la vida es una adaptación de la de Timiras 1972, realizada por Bogin 1991: 16). Únicamente tres individuos de SH (9,4%) murieron durante la niñez, entre 4 y 11 años (Tabla 10).

El 50% de los individuos murieron durante la adolescencia, antes de los 20 años. Este hecho queda bien ilustrado por la curva de supervivencia de los homínidos de SH representada en la Figura 4, en la que se observa un considerable declive del grupo entre las edades de 12 y 20 años. Un total de 10 individuos (31,2%) fallecieron entre los 20 y los 30 años (Foto 10), y solamente 3 individuos superaron esa edad. El individuo de mayor edad murió alrededor de los 35 años, y es muy razonable considerar que la longevidad máxima en la población de Atapuerca no fue superior a los 40 años. Esta estimación se basa en la elevada tasa de desgaste observada en los dientes anteriores. En efecto, el desgaste dental puede eliminar prácticamente la totalidad de la corona de los incisivos poco después de los 30 años (por ejemplo en el cráneo 5). Esto implica importantes consecuencias patológicas derivadas de la exposición de la cámara pulpar, tales como abscesos alveolares y pérdida de dientes *ante-mortem*, con la consiguiente disminución en la capacidad para la supervivencia de los individuos. Además, el registro fósil de homínidos del Pleistoceno Medio europeo no ofrece evidencias de que la gente viviera más allá de los 40 años (Bermúdez de Castro y Díez 1995). Solamente dos ejemplares de este período muestran un desgaste oclusal similar o ligeramente superior al del individuo V de SH: la mandíbula 2 de Aragón y el ejemplar AT76-TIH, un pequeño fragmento mandibular recuperado en el yacimiento TG de la Trinchera del ferrocarril de Atapuerca, situado a menos de un km de SH (Bermúdez de Castro y Rosas 1992). H. de Lumley y M. A. de Lumley (1973) comentaron que la mandíbula Aragón 2 perteneció a una mujer de unos 40 a 55 años. Sin embargo, estos autores no explican la metodología empleada para estimar la edad de muerte de este individuo. Si la tasa de desgaste oclusal de los dientes postcaninos fue similar en las poblaciones de Aragón y Atapuerca, entonces el individuo a quien perteneció el ejemplar Aragón 2, así como el individuo a quien perteneció el ejemplar AT76-TIH, probablemente murieron antes de los 40 años.

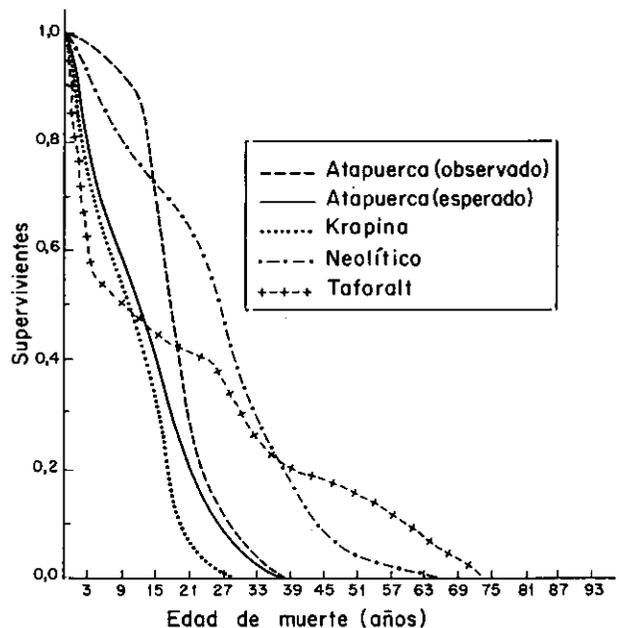


Figura 4.- Curvas de supervivencia de las muestras de Atapuerca-SH, observada y esperada con una mortalidad del 40% antes de los 10 años, Krapina (Wolpoff, 1979), neolíticos de Catal Hüyük (Angel 1971, en Hassan 1981), y mesolíticos de Tavoralt (Ferembach, 1962; en Acasádi y Nemeskeri 1970).

8.5. Algunos aspectos tafonómicos del registro de SH

La distribución de edades de muerte (DEM) de los individuos de SH (Figura 5) se desvía tanto de un perfil de muerte catastrófica como de un perfil de muerte atricial. En ambos casos deberíamos observar un porcentaje mucho más elevado de individuos infantiles. Se pueden proponer al menos tres causas para explicar esta anomalía: 1) distribución diferencial, debido por ejemplo a un transporte diferencial, 2) acumulación diferencial, i.e. los individuos adultos fueron acumulados preferencialmente en SH, 3) preservación diferencial. La primera causa es difícil de admitir, puesto que en SH no se han observado distribuciones espaciales concretas con respecto a los elementos humanos postcraneales, o con respecto a la edad de muerte de los osos (Arsuaga *et al.* 1990; Díez 1993a). En relación con la segunda hipótesis, no conocemos ningún agente tafonómico, excepto los propios homínidos, capaz de seleccionar determinadas clases de edad entre los adultos. No obstante, considerar algún tipo de selección cultural para los homínidos de Atapuerca es muy especulativo. Por contra, la tercera posibilidad encuentra un apoyo en la representación de edad de los osos (*Ursus deninge-*

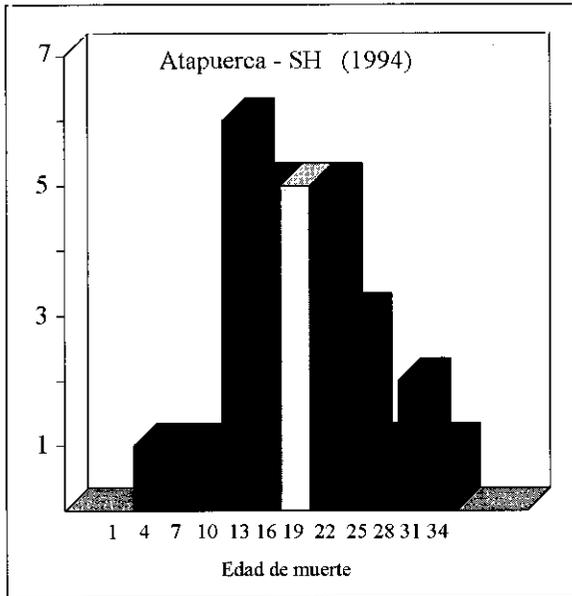


Figura 5.- Distribución de las edades de muerte de los individuos identificados en SH hasta la campaña de 1994.

ri); los individuos inmaduros, i.e. aquellos que murieron antes de los dos años, están representados por un 30% menos de elementos postcraneales y dientes que los adultos en relación con su NMI (Díez 1993a). Además, el porcentaje de osos neonatos en SH es significativamente más pequeño que el observado en otros yacimientos (5,5% en SH vs. 19,1% en Odessa: Kurten 1958, en Trinkaus 1995).

Si la ausencia de individuos infantiles en SH tiene una explicación en la tercera causa apuntada anteriormente, el resto de la curva de distribución se ajusta mejor a un perfil de muerte catastrófica. En efecto, la proporción de adolescentes y adultos podría aproximarse sin dificultad a la distribución de edades de un grupo en vida. Es sencillo calcular el número de niños menores de 12 años que faltan en un grupo de homínidos como el identificado hasta el momento en el hipodigma de SH. Estos cálculos (ver más adelante) indican que la hipótesis de muerte catastrófica implicaría la desaparición súbita de un grupo formado por más de 50 individuos. De momento el estudio geológico en SH no ha aportado ningún dato que apoye esta hipótesis. Podemos admitir una muerte atricional para los homínidos de SH, y sugerir posibles explicaciones por las que a lo largo de un cierto tiempo se fueron acumulando cadáveres de individuos con preferencia de adolescentes o adultos jóvenes. La mayoría de esas explicaciones, sino todas, serán especulativas. En ningún caso deberán formularse hipótesis sobre la posible existencia de un sesgo en el registro de homínidos de SH, ya que no se puede ofrecer un sólo argumento tafonómico para sostener que determinada clase de edad entre los adolescentes

y adultos jóvenes puede quedar registrada con mayor probabilidad que otras clases de edad. A pesar de que una parte del yacimiento y de su registro fósil fueron destruidos antes de la intervención de los equipos científicos, existen razones para afirmar que varios de los esqueletos humanos de SH, sino todos, están completos. Este hecho, así como la ausencia de hienidos y herbívoros en SH se oponen a que los homínidos fueron transportados por carnívoros a esta cavidad. De momento, nosotros no hemos apreciado marcas de carnívoros en los restos humanos. Consideramos, de acuerdo con Arsuaga et al. (1990), que la deposición de cadáveres por otros homínidos es la explicación más razonable para explicar la presencia de los restos humanos de SH.

Nos encontramos, por tanto, ante un problema de difícil resolución. No es muy razonable admitir que en las poblaciones europeas del Pleistoceno Medio la mortalidad fuera mayor entre los jóvenes adultos que entre los adultos de más de 30 años, simplemente porque la pérdida de un elevado porcentaje de individuos en el mejor momento para la reproducción representa un considerable coste energético para la especie. Sin embargo, una mirada al registro fósil europeo de este período nos muestra como la casi totalidad de los ejemplares registrados, tales como los de Aragón, La Chaise Suard, Montmaurin, Orgnac, Lazaret, Vergranne, Ehringsdorf, Steinheim, Mauer, Pontnewydd, Swanscombe o Pinilla del Valle, pertenecieron a adolescentes o adultos jóvenes, muy probablemente menores de 30 años (ver Bermúdez de Castro y Díez 1995). Es interesante, en este sentido, comparar el registro de homínidos de SH con el del yacimiento de Krapina (Croacia), que representa la muestra numéricamente más importante de la población Neandertal europea. Wolpoff (1979) destaca el hecho de que en el registro de Krapina faltan individuos menores de tres años. Para este investigador, los restos de dichos individuos probablemente fueron destruidos tanto por la acción de los agentes tafonómicos, como por el propio proceso de excavación. La Figura 6 muestra que la DEM de Krapina puede también ajustarse a un perfil de muerte catastrófica. Sin embargo, el registro de homínidos de Krapina representa un amplio lapso temporal (Wolpoff 1979) y cabría esperar un perfil de tipo atricional. En nuestra opinión (observaciones personales de J.M. Bermúdez de Castro en réplicas de los restos humanos de Krapina), la edad de muerte de muchos de los individuos de Krapina se ha estimado a la baja, y la curva de DEM debe desplazarse hacia la derecha.

Un longevidad máxima de 40 años implica que, muy probablemente, el período reproductor de las mujeres tendría una duración sólo ligeramente in-

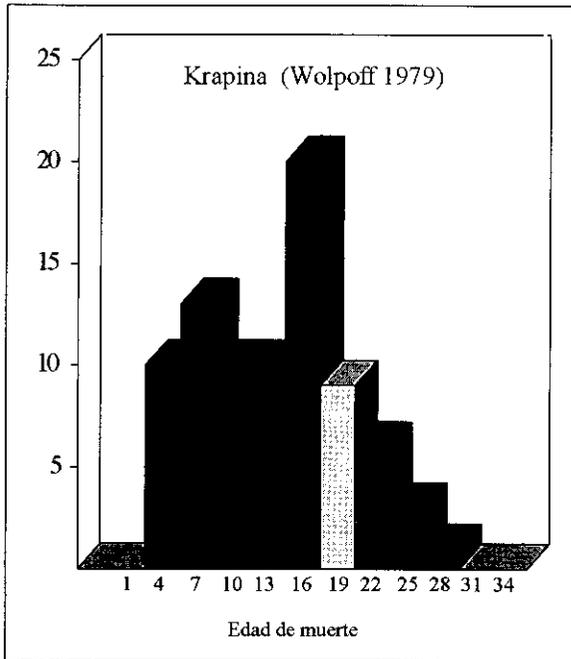


Figura 6.- Distribución de las edades de muerte de los individuos identificados por Wolpoff (1979) en el yacimiento de Krapina.

ferior al de las mujeres de las poblaciones humanas recientes. Sin embargo, puesto que una gran parte de los individuos de la población fallecían antes de los 30 años, dicho período sería en realidad mucho más corto. Si la DEM observada en la muestra de homínidos de SH no difiere significativamente de la DEM real de la población, encontramos serias dificultades para explicar cómo podría mantenerse cuando menos constante el número efectivo de individuos de esa población, con unos parámetros de su ciclo biológico similares a los de las poblaciones humanas modernas.

8.6. El ciclo biológico de los homínidos del Pleistoceno Medio

Hassan (1981) define la denominada tasa neta de fertilidad (TNF) como la capacidad de una población para renovarse. Este parámetro demográfico se expresa como:

$$TNF = N_h \cdot m \cdot f(1)$$

donde N_h es el número de mujeres en una generación (o en un grupo), m es la proporción de mujeres que sobreviven hasta la edad reproductora, y f es la tasa total de fertilidad, i.e. el promedio estimado del número de nacimientos exitosos por cada mujer que alcanza la madurez sexual. La fertilidad de la población depende sobre todo de dos factores: A) el comienzo del ciclo biológico reproductor, y B) el pro-

medio del intervalo entre nacimientos exitosos.

Con respecto al primer factor, la edad promedio de menarquia en las poblaciones modernas cubre un rango entre los 12 y los 18 años, según la lista de 116 muestras poblacionales publicadas por Eveleth y Tanner (1990: Tabla 10). Según estos autores, la considerable variación interpoblacional observada depende fundamentalmente de factores genéticos y climáticos. No obstante, el promedio de la edad de menarquia en la mayor parte de las poblaciones oscila alrededor de los 13 años; es decir, la varianza de la variabilidad del promedio de esta variable en la citada muestra de 116 poblaciones es muy baja ($X=13,3$, $D.S.=0,97$, $Moda=13,1$). Un 82,7% de las poblaciones referidas por Eveleth y Tanner presentan promedios de la edad de menarquia entre 12 y 13,8 años. Por consiguiente, es razonable asumir que en la población de Atapuerca el valor medio de la edad de menarquia ocurría también alrededor de los 13 años. La menarquia es un indicador de la madurez sexual en la mujer, pero la aparición de este fenómeno no implica también fertilidad (Bogin 1991). En efecto, a la primera ovulación sigue un período de esterilidad (ciclos menstruales anovulatorios), que tienen una duración entre uno y tres años tanto en nuestra especie (Lancaster y Lancaster 1983) como en chimpancés (Goodall 1983), y que es previo a la nubilidad o verdadero comienzo del ciclo reproductor. Este período de esterilidad permite a la mujer alcanzar casi el 100% de su crecimiento físico, y permite afrontar con garantías el primer embarazo. En consecuencia, asumiremos también que las mujeres de la población de Atapuerca podían tener su primer hijo a los 15 años.

El promedio del intervalo entre nacimientos exitosos es el factor más importante del potencial biológico de la reproducción (Hassan 1981). Algunos autores han estimado por diferentes métodos un promedio de 27 a 29 meses (2,33 años) para el intervalo promedio de nacimientos en poblaciones humanas modernas (Perrin y Sheps 1964; Hassan 1975; Barret 1972: citado en Hassan 1981). Sin embargo, la lactancia es capaz de inhibir la ovulación (Frish 1977) y el largo período que dedican las mujeres de las poblaciones cazadoras-recolectoras a amamantar a sus hijos (Krzywicki 1934; Lee 1972; Hayden 1972) se traduce en un espaciamiento entre nacimientos de hasta cuatro e incluso cinco años (Lee 1972; Howell 1979; Bogin 1991). Un estudio de Mckinley (1971) sobre homínidos atribuidos al género *Australopithecus* llega a la conclusión de que el intervalo promedio entre nacimientos podría estar comprendido entre tres y cuatro años. Vamos a asumir que este factor determinante de la fertilidad era en los homínidos de

Atapuerca de unos tres años y medio, similar por tanto al mínimo de las poblaciones cazadoras-recolectoras actuales.

A partir de la distribución de edades de muerte estimadas en los homínidos de SH vamos a obtener los valores de f necesarios para que la población de Atapuerca se mantenga numéricamente constante. Consideramos, en principio, que al menos el 50% de los individuos de esta población morían antes de llegar a la edad de reproducción. Este porcentaje es más conservador que el observado por Weidenreich (1943) en Zhoukoudian y Wolpoff (1979) en Krapina, donde aproximadamente el 68% y el 64% respectivamente de los individuos murieron antes de los 15 años. Si $m=0,5$, el valor teórico de f es igual a 4. También vamos a asumir una proporción sexual 1:1, y un patrón de mortalidad similar en hombres y mujeres. Por último, asumiremos en nuestro modelo que la distribución de edades de muerte observada en la muestra de homínidos de SH se ajusta bien a la distribución real de la población; en otras palabras, aceptamos que la muestra de SH es representativa de la población. Calculamos entonces f , según la definición dada anteriormente, estimando el número máximo posible de hijos que podría tener cada mujer de 15 o más años ($A=15$), para valores del intervalo promedio entre nacimientos de: $B=3,5$, 3, 2,5, 2 y 1,5 (Tabla 11). Cuando $B=3,5$, la población decrece hasta $N/2$ durante la primera generación, y aun cuando $B=2,5$ el valor de f es inferior a 4.

Consideramos ahora que el promedio de la edad de menarquia en la población de Atapuerca era de 10 años y, por tanto, $A=12$. Consideramos también, siendo realmente conservadores, que en la población de Atapuerca sólo el 35% de los individuos morían antes de los 12 años. En la muestra de Krapina, Wolpoff (1979) obtiene un porcentaje del 55% de individuos fallecidos antes de esa edad. De este modo, si $m=0,65$ el valor teórico de f es igual a 3,1. La Tabla 11 muestra los valores obtenidos de f para $A=12$ y $B=3,5$; 3; 2,5; 2 y 1,5. Sólomente cuando $B=3$ el valor obtenido de f es compatible con el valor teórico de esta variable. En otras palabras, para mantener es-

table la población representada por los homínidos de SH sería necesario aceptar que el ciclo reproductor de las mujeres comenzaba antes de los 12 años, y que el promedio del intervalo entre nacimientos era inferior al observado en poblaciones cazadoras-recolectoras actuales. No debemos olvidar que los resultados se han obtenido asumiendo tasas de mortalidad infantil inferiores a las estimadas para otros homínidos del Pleistoceno, y las observadas en ciertas poblaciones actuales de economías basadas en la caza y la recolección.

El análisis que aquí presentamos no pretende ser un modelo matemático preciso, sino un ejercicio de interés para aprender algo sobre la biología de los homínidos del Pleistoceno Medio. Sin embargo, vamos a considerar diferentes fuentes de error para forzar nuestro modelo. Así, podemos admitir que las estimaciones de las edades de muerte de los homínidos de SH pueden estar sujetas a un cierto error. Supongamos que sistemáticamente hemos infraestimado la edad de muerte de todos los individuos en dos años. Si $A=15$, $B=3,5$ y $m=0,5$ se obtiene en este caso una $f=2,6$, todavía muy lejos del valor crítico de $f=4$. Se puede argumentar también que la mortalidad prerreproductora fue en efecto inferior a la observada en poblaciones actuales de economía forrajera. Empleando la expresión (1), es sencillo comprobar que sólo cuando $m=0,1$, siendo $A=15$ y $B=3,5$, se obtiene un valor teórico de $f=2,2$, que se ajusta a los datos observados. Un porcentaje del 10% de mortalidad prerreproductora es una estimación muy probablemente lejos de la realidad, pero no existen razones para rechazar porcentajes inferiores a los observados en poblaciones modernas de economías forrajeras.

Podemos considerar la posibilidad de que en los grupos humanos del Pleistoceno Medio la proporción de sexos no fuera realmente de 1:1, sino que hubiera un mayor número de mujeres, incrementándose así la tasa total de fertilidad. Esto implicaría una mortalidad pre o postreproductora de los varones más elevada que las de las mujeres. En un grupo formado por un 60% de mujeres, con una $m=0,5$ y unos parámetros de $A=15$ y $B=3,5$, obtenemos un valor

		B					Valores críticos de f	m (%)
		3.5	3	2.5	2	1.5		
A	15	2.2	2.8	3.1	3.9	5	4	50
	14	2.5	2.9	3.2	4	5	3.6	55
	13	2.6	2.9	3.4	4.3	5.5	3.3	60
	12	2.7	3.3	3.7	4.6	5.9	3.1	65

Tabla 11.- Promedios estimados de la tasa total de fertilidad (f) en la muestra de homínidos de SH para diferentes valores del promedio del intervalo entre nacimientos (B), y para el inicio del ciclo reproductor (A). m =porcentaje de mujeres que sobreviven hasta la edad de reproducción.

crítico de $f=3,3$. No obstante, la posibilidad de verificar hipótesis sobre la proporción de sexos de los grupos del Pleistoceno requiere el registro de la muerte simultánea de un grupo completo y una correcta determinación del sexo de los individuos.

Entendemos que es difícil admitir una edad de menarquia de unos 10 años en promedio para las poblaciones del Pleistoceno Medio, porque esta edad es similar a la observada en chimpancés por Goodall (1983) en una reserva. Sin embargo, esta autora también ha obtenido promedios de la edad de menarquia de 8,9 años en chimpancés cautivos (Goodall 1983). El promedio de la edad de menarquia en poblaciones humanas actuales varía entre 12 y 18 años (Eveleth y Tanner 1990), prueba de la plasticidad de este rasgo ante un gran número de circunstancias ambientales. Además, se ha observado una considerable variabilidad intrapoblacional en dichas poblaciones, y un apreciable porcentaje de mujeres pueden tener su primera menstruación entre 8 y 10 años (Hernández y García-Moro 1985, 1987; Bock 1986; Shangold *et al.* 1989). Dada la elevada tasa de mortalidad de los adultos menores de 30 años en el Pleistoceno Medio, no podemos admitir para este período un promedio de la edad de menarquia similar al de las poblaciones cazadoras-recolectoras actuales. Además, nada se opone a que dicho promedio fuera inferior al de las poblaciones modernas. En efecto, algunas investigaciones que relacionan el ciclo biológico con el peso encefálico y tamaño corporal en primates (Sacher 1975; Harvey y Clutton-Brock 1985 y ver también Smith 1991) proporcionan argumentos para considerar un período de desarrollo de los homínidos del Pleistoceno Medio ligeramente inferior al promedio de las poblaciones modernas. Además, hay alguna evidencia para concluir que los Neandertales, y por tanto los homínidos europeos del Pleistoceno Medio, tuvieron tasas de crecimiento y desarrollo ligeramente acelerados con respecto a las poblaciones actuales (Dean *et al.* 1986). En consecuencia, un promedio de la edad de menarquia alrededor de los 11 años para las mujeres del Pleistoceno Medio implicaría que los primeros partos ocurrían aproximadamente a la edad de 13, tal vez como muy tarde a los 14 años.

8.7. Hipoplasia del esmalte

Uno de los indicadores del estado general de salud más efectivos y fáciles de observar de las poblaciones humanas es la hipoplasia del esmalte (HE). La HE se considera como una evidencia de estrés no específico sufrido por los individuos durante su desa-

rrollo, y se define como una deficiencia en el espesor normal del esmalte, que resulta de una interrupción en la deposición de esta sustancia en la fase de amelogenesis (Sarnat y Schour 1941; Pindborg 1982; Goodman *et al.* 1980). La HE generalmente aparece en forma de fosas de mayor o menor diámetro, líneas o surcos que rodean el perímetro de la corona de los dientes (Foto 11). Ciertos rasgos de estos defectos de esmalte, como su anchura y profundidad y la posición que ocupan en la corona proporcionan información sobre la duración e intensidad del episodio de estrés, así como del momento concreto del desarrollo en el que sucedió dicho episodio (Lanphear 1990; Goodman y Rose 1990; Moggi-Cecchi *et al.* 1994).

En un trabajo previo, Bermúdez de Castro y Pérez (1995) realizaron un estudio de la HE en la muestra de dientes SH recuperados hasta la campaña de 1993. Durante las excavaciones de 1994 se obtuvieron 40 piezas dentarias más, que incrementan la muestra hasta un total de 272 (158 dientes inferiores y 112 superiores). Aquí presentamos los resultados del estudio de la HE, en el que se añade la nueva evidencia de la campaña de 1994. En un total de 60 casos, el lado derecho y el izquierdo están presentes en la muestra. En estos casos, sólo se ha considerado la pieza derecha para obtener la incidencia de HE. Todos los dientes fueron examinados en varias ocasiones mediante un microscopio binocular ($\times 14-20$ aumentos). La presencia de claros defectos en la deposición de esmalte se registró como grupos de fosas de mayor o menor diámetro (FF), generalmente situados a lo largo de una banda horizontal, y como defectos lineales (L). En esta última categoría se distinguieron, en función de la anchura del defecto, dos clases de HE: surcos (SL) y líneas (LL), que corresponden a los tipos *wide* y *narrow*, respectivamente, de Sarnat y Schour (1941) y las clases *Major Growth Arrest* y *Linear Enamel Hypoplasia*, también respectivamente, de Corruccini *et al.* (1985). Las fosas aisladas, que consideran otros autores como Ogilvie *et al.* (1989), no se han tenido en cuenta en este trabajo. Presumiblemente, la etiología de este tipo de HE es similar a la de los otros defectos, pero la intensidad del estrés puede ser muy distinta. Por este motivo, se han tenido en cuenta únicamente aquellas clases de HE que representan una clara evidencia de un defecto grave en la deposición del esmalte de varias semanas de duración (Rose *et al.* 1985).

En la muestra de homínidos de SH se ha detectado un total de 34 dientes permanentes afectados por HE, aunque en 9 casos los defectos se observaron tanto en el lado derecho como en el izquierdo. Por consiguiente, la incidencia de hipoplasias en la dentición permanente de SH es del 11,9% (25/210). Uno

de los dos dientes deciduos, el canino inferior AT-90, también presenta un defecto de esmalte en forma de surco bien marcado rodeando la corona. La incidencia total de HE en la muestra de dientes permanentes de la población Neandertal estudiada por Ogilvie *et al.* (1989) es del 41,9 %, y las diferencias entre esta muestra y la de SH son estadísticamente significativas ($P < 0,001$, test X^2).

La Tabla 12 presenta la incidencia de HE (FF, LL y SL) en los homínidos de SH y en la muestra de Neandertales para cada una de las clases de dientes. En todos los casos, excepto para los primeros molares superiores, la incidencia de HE es más elevada en esta última muestra, aunque sólo se obtienen diferencias estadísticamente significativas para los incisivos centrales y laterales y segundos molares superiores, y para los terceros molares inferiores. Es muy probable que el pequeño tamaño muestral en SH influya en estos resultados. Es importante señalar que en la muestra de Neandertales estudiados por Ogilvie *et al.* (1989), el 19% de los dientes afectados presentan dos o tres episodios de HE, mientras que sólo un canino superior y un canino inferior de la muestra de SH (8%) exhiben dos defectos diferentes de HE. Es también digno de destacar que, excepto en

tres individuos (X, XXII y XXV), así como en el canino inferior AT-1144, que presenta dos defectos graves en la deposición del esmalte, la HE de los homínidos de SH es leve o muy leve (FF y LL) y generalmente se detecta gracias a la observación con binocular.

Teniendo en cuenta que las dentaduras de todos los individuos están incompletas, y que algunos de ellos están únicamente representados por una, dos o tres piezas dentarias, es obvio asumir que la frecuencia de HE por individuos que podemos estimar en el grupo de SH probablemente será menor de la que se podría obtener con toda la máxima evidencia posible. Por este motivo, se ha estimado la incidencia de HE por individuos en la muestra de SH siguiendo el procedimiento de Ogilvie *et al.* (1989), que tiene en cuenta este problema. Observamos que un total de once individuos de SH (34,4%) muestran al menos un diente afectado por HE. Un porcentaje algo menor (30,4%) se obtiene cuando se consideran sólo aquellos individuos representados por dos o más dientes. Si se tienen en cuenta únicamente los individuos representados por tres o más dientes, el porcentaje asciende hasta el 36,8%. En la muestra de Neandertales estudiada por Ogilvie *et al.* (1989) los por-



Foto 11. Hipoplasia del esmalte en un canino inferior humano de SH. El individuo a quien pertenece este canino sufrió dos episodios de estrés con resultado de hipoplasia de esmalte. El segundo de ellos ocurrió al finalizar la formación de la corona, produciendo una desviación del eje de ésta respecto al eje de la raíz. Escala= 1 cm. Foto: Servicio Fotográfico del M.N.C.N.

centajes respectivos son 50,9%, 70,1% y 75,9% (datos obtenidos a partir de dientes afectados con LL, SL y FF). Estos autores consideran que un porcentaje de alrededor del 75%, o incluso algo mayor, puede ser una buena estimación para la incidencia por individuos en la población Neandertal. En lo que respecta a la muestra de homínidos de SH, esta incidencia puede que no sea superior al 40%, a juzgar por la incidencia por dientes obtenida hasta el momento (Tabla 12).

Si se acepta esta estimación, las diferencias entre la muestra de homínidos de SH y la de Neandertales para la incidencia de HE por individuos son estadísticamente significativas.

La interrupción de la amelogénesis y la consiguiente HE ha sido asociado a muchos y muy diferentes factores de origen genético y ambiental (Weinmann *et al.* 1945; Kreshover 1960; Cook y Buikstra 1979; Cutress y Suckling 1982; Pindborg 1982; Goodman y Armelagos 1985; Goodman *et al.* 1987). La HE ha sido empleado muy frecuentemente como un indicador de estrés nutricional en relación con la calidad de la dieta, estatus socioeconómico y modo de vida en poblaciones pretéritas (El-Najjar *et al.* 1978; Clarke, 1980; Perzigian *et al.* 1984; Webb 1989). La HE ha sido también asociada con enfermedades infecciosas (Sarnat y Schour 1941; Molnar y Ward 1975; El-Najjar *et al.* 1978) y traumas (Via 1968; Yaeger 1980). En la muestra de homínidos de SH no hay evidencia de ese tipo de enfermedades o de problemas traumáticos sufridos durante el desarrollo (Pérez *et al.* en prensa). Estos autores notan la presencia de cribra orbitalia, una hiperostosis porótica relacionada con episodios de anemia leves y de corta duración. La lesiones afectaron a cuatro individuos de SH (4/14: 28,6%). Sin embargo, la posible

relación entre HE y cribra orbitalia no se puede establecer en la muestra de homínidos de SH. Aunque por el momento no cabe establecer la etiología precisa de la HE observada en estos homínidos, estamos de acuerdo con Ogilvie *et al.* (1989) en que las deficiencias nutricionales y probablemente el estrés relacionado con traumas e infecciones fueron los principales responsables de la mayor parte de las HE registradas en los grupos humanos del Pleistoceno.

Con el objeto de evaluar la incidencia de HE en la muestra de homínidos de SH, hemos tomado de la bibliografía datos de la incidencia de esta anomalía en poblaciones modernas. La comparación más adecuada tiene en cuenta los incisivos centrales y los caninos, que parecen ser más susceptibles al estrés que otros dientes (Goodman y Armelagos 1985; Goodman y Rose 1990). Con excepción de los aborígenes australianos, las frecuencias de Atapuerca-SH son considerablemente menores que las obtenidas en poblaciones modernas de diferentes estrategias de subsistencia (Tabla 13). Además de la comparación con Neandertales, es interesante señalar que la frecuencia de HE por individuos de aproximadamente el 40% estimada para los homínidos de SH es más elevada que la obtenida por White (1978) para muestras de homínidos plio-pleistocénicos sudafricanos de Swartkrans (30,6%, N=143) y Sterkfontein (12,1%, N=66).

Por otro lado, la anchura de los defectos de esmalte (líneas o surcos) ha sido considerada por algunos como un indicador de la duración del episodio de estrés responsable de la anomalía (Blakey y Armelagos 1985; Hutchinson y Larsen 1988). Los surcos podrían reflejar deficiencias graves de la dieta, mientras que las líneas estarían relacionadas con problemas metabólicos de origen infeccioso y corta dura-

Diente	Maxilar				Mandíbula			
	SH		Neand.		SH		Neand.	
	N	%	N	%	N	%	N	%
I1	14	7.1*	36	44.4	9	11.1	23	21.7
I2	8	0.0**	34	50.0	13	15.4	31	25.8
C	8	37.5	37	54.5	12	33.3	43	46.5
P3	7	14.3	30	36.7	13	7.7	31	12.9
P4	10	10.0	34	35.3	16	12.5	34	23.5
M1	14	14.3	35	8.6	18	11.1	48	16.7
M2	17	0.0**	39	23.1	15	5.3	40	22.5
M3	14	14.3	29	41.4	16	11.1*	41	58.5

Tabla 12.- Incidencia de hipoplasia del esmalte¹ en los dientes permanentes de las muestras de SH y de Neandertales².

1. Surcos, líneas y grupos de fosas de mayor o menor tamaño, generalmente localizadas a lo largo de bandas horizontales.

2. Datos tomados de Ogilvie *et al.* (1989).

* $p < 0.05$; ** $0.1 > p > 0.05$ (test exacto de Fischer).

Población	Diente	N	%	Referencia
Atapuerca-SH	I1	14	7.1	presente estudio
	C	3	37.5	
Cazadores/recolectores prehistóricos de Omán	I1	60	100	Mack y Coppa (1992)
	C	62	98.4	
Cazadores/recolectores prehistóricos de la Florida española	I1	53	81	Larsen y Hutchinson (1992)
	C	67	88	
Aborígenes australianos	C	1.029	36,6	Webb (1989)
Población de Florencia del siglo XIX	I1	55	71.2	Moggi-Cecchi et al. (1991)
	C	56	69	
Agricultores de Ohio River Valley (1175 dC)	I1	50	54	Perzigian et al. (1984)
	C	58	73.9	
Colección Hammon-Todd (s. XIX-XX)	I1	112	82.1	El Najjar et al. (1978)
	C	149	77.8	
Cementerio de Monroe County Poorhouse de Rochester, NY (s.XIX)	I1	119	71.4	Lanphear (1990)
	C	152	70.4	

Tabla 13.- Frecuencia de hipoplasia del esmalte en los incisivos centrales y caninos superiores de algunas poblaciones.

ción (Rose *et al.* 1981; Rudney 1981; Corruccini *et al.* 1982; Moggi-Cecchi *et al.* 1994). No obstante, Suckling (1989) ha cuestionado que exista una relación directa entre la anchura de los defectos de esmalte y la duración de los episodios de estrés, y sugiere que más bien dicha variable estaría relacionada con la gravedad de los agentes responsables del episodio de estrés. De ser esto cierto, deberíamos concluir que la población humana de Atapuerca, representada por los restos de SH, sufría con escasa frecuencia problemas derivados de graves episodios de estrés, puesto que sólo 7 de los 36 defectos de esmalte observados en los dientes de SH se pueden incluir en la categoría de surcos (SL). Los 36 defectos de esmalte corresponden a un total de 24 episodios de estrés (ver Tabla 1 de Bermúdez de Castro y Pérez, 1995), de los que sólo 5 se pueden considerar de cierta gravedad.

Uno de los aspectos más interesantes del estudio de la HE en la muestra de homínidos de SH es la determinación de la edad a la que sucedieron los episodios de estrés en cada individuo. En este trabajo no vamos a insistir en la metodología empleada para llegar a dicha determinación, que se puede consultar en Rose *et al.* (1985) y en el trabajo previo sobre la HE en los homínidos de SH (Bermúdez de Castro y Pérez 1995). La mayor parte de los 24 episodios de estrés ocurrió entre el nacimiento y los siete años (87%), con un pico de la distribución entre 3 y 4 años (N=20, X=3.58, DS=1.3), que representa la HE en incisivos, caninos, premolares y primeros y segundos molares. Cuatro episodios de estrés (16,7%) su-

cedieron entre 10 y 12,5 años, que corresponde a la HE observada en los terceros molares y en el canino inferior AT-1144, que presenta un defecto grave coincidiendo con el final de la formación de la corona.

La distribución de edad de HE en Atapuerca-SH es muy similar a la obtenida por Ogilvie *et al.* (1989) en la muestra de Neandertales. Estos autores observaron una escasa incidencia de HE y casos generalmente leves en los dientes deciduos de esta muestra, lo que indica un bajo nivel de estrés antes del nacimiento y en los primeros meses de vida de los individuos de la población Neandertal. En algunas poblaciones modernas se ha observado también una incidencia muy baja de HE antes de los tres años (Jamamoto 1992), o que este tipo de defectos en la amelogenesis se detecta a partir del año y medio o los dos años de edad (Mack y Coppa 1992). En otras poblaciones modernas, sin embargo, se han detectado numerosos problemas de HE en niños menores de tres años (Blakey y Armelagos 1985; Cook y Buikstra 1979). La casi ausencia de dientes deciduos en la muestra de SH impide conocer la verdadera incidencia de HE durante la fase final del desarrollo embrionario y en los primeros meses de vida extrauterina.

Cabe destacar, no obstante, la elevada frecuencia de HE alrededor de los 3,5 años en la muestra de homínidos de SH. Este "pico" de frecuencia en la HE y, por tanto, en el nivel de estrés parece variar entre los grupos humanos actuales en función de la estrategias de subsistencia (ver por ejemplo la Tabla 4 de Lanphear 1990, así como un reciente trabajo de

Moggi-Cecchi y cols. 1994), y se ha considerado un indicador del período de destete en los niños (Goodman *et al.* 1984; Corruccini *et al.* 1985). Esta conclusión se justifica por la gradual desaparición de la inmunidad y buena calidad de los nutrientes que proporciona la leche de la madre durante dicho período (Clarke 1980; Underwood y Hofvander 1982). En la muestra de Neandertales estudiada por Ogilvie *et al.* (1989), el pico en la edad de estrés se observa hacia los 4 años, que podría representar, según estos autores, un período de malnutrición relacionado con el destete. En grupo de cazadores-recolectores actuales también se han observado edades de destete hacia los 4 años (Howell 1979). Ogilvie *et al.* (1989) concluyen que el pico en la distribución de edad de HE en Neandertales sugiere también un promedio en el intervalo de nacimientos de unos 4 años para este grupo humano. En caso de existir una relación directa entre los dos fenómenos, el pico de frecuencia de HE y de nivel de estrés observado en la muestra de homínidos de SH indicaría un promedio en el intervalo de nacimientos de unos 3,5 años, confirmando así el dato sugerido en la Tabla 11 sobre el modelo de ciclo biológico para los homínidos del Pleistoceno Medio de Europa.

La ausencia de episodios de estrés entre las edades de 7 y 10 años y después de los 13 años (Figura 7) muy probablemente es sólo una consecuencia del patrón de formación de las coronas de los dientes permanente en nuestra especie (véase por ejemplo la figura 7.30 de Aiello y Dean 1990), y no una eviden-

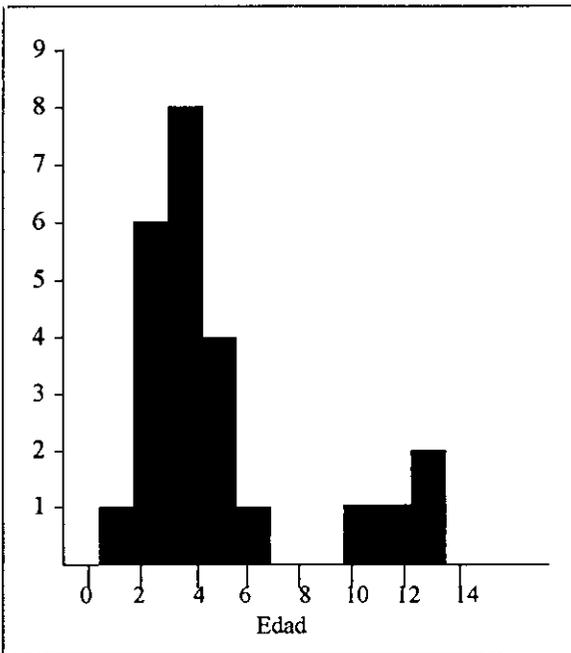


Figura 7.- Distribución de la edad de los episodios de hipoplasia del esmalte en los homínidos de SH.

cia de la desaparición de problemas de estrés biológico durante dichos períodos del desarrollo.

Los datos sobre la HE en los homínidos de SH indican unos niveles de estrés bajos en relación a neandertales y ciertos grupos modernos. Puesto que uno de los factores que contribuye en mayor medida a definir ese nivel de estrés es la cantidad y calidad de los nutrientes necesarios para el crecimiento, desarrollo y mantenimiento de los individuos que componen la población, en el próximo apartado daremos las necesidades calóricas y nutricionales hipotéticas de una población como la representada por los homínidos de SH.

8.8. Dieta y requerimientos nutricionales de los homínidos

Con el objeto de obtener información sobre la dieta de los homínidos de SH, se está llevando a cabo un estudio del patrón de microestriación dentaria en los dientes postcaninos. El análisis realizado hasta el momento es tan solo parcial, ya que disponemos de resultados únicamente para 48 piezas dentarias (Tabla 14). Las estrías dentarias son el elemento principal y más abundante en la superficie vestibular de los dientes. El patrón de estriación se caracteriza a partir de la longitud (en μm) y la orientación (en grados, de 0 a 180) de las estrías observadas. Los 48 dientes analizados presentan un total de 5435 estrías, cuya distribución de frecuencias para cada orientación se muestra en la Tabla 14.

Si consideramos como estrías verticales las comprendidas entre 67,5 y 112,5 grados, horizontales aquellas entre 0 y 22,5 grados o entre 177,5 y 180 grados, y oblicuas a las demás, dividiremos el espectro de orientaciones en 4 sectores de 45 grados: horizontales, verticales, oblicuo-derechas y oblicuo-izquierdas, cuyas frecuencias son 1030 (19%), 2273 (42%), 1172 (22%) y 960 (17%) respectivamente. Las estrías verticales son las más frecuentes.

grados	n
0-22,5	360
22,5-45	510
45-67,5	662
67,5-90	1.172
90-112,5	1.101
112,5-135	544
135-157,5	416
157,5-180	470

Tabla 14.- Distribución de frecuencias de las orientaciones observadas de las microestrias de la muestra de 48 dientes humanos de SH.

	Pm3	Pm4	M1	M2	M3	Total
n	2	12	24	8	2	48
nt/n	107.5	110.8	117.1	116.9	73	113.2
nv/n	47.5	47.5	47.5	50.0	33.5	47.4
nh/n	19	21.1	24.5	16.4	10	21.5
nt/nF	106,0 (1)	52,8 (5)	67,1 (4)	112,8 (4)	73,0 (2)	62,8 (21)
nt/nM	109,0 (1)	114,6 (7)	106,4 (11)	129,7 (3)	(0)	112,3 (22)

Tabla 15.- Parámetros correspondientes al patrón de estriación dentaria de los dientes humanos postcaninos de SH: nt/n, promedio total de estrias por diente; nv/n, promedio de estrias verticales por dientes; nh/n, promedio de estrias horizontales por diente; nt/nF, promedio total de estrias por diente en individuos femeninos; nt/nM, promedio total de estrias por diente en individuos masculinos.

En la Tabla 15 pueden observarse los parámetros correspondientes al patrón de estriación dentaria de los dientes de SH analizados. El promedio total de estrias por diente (nt/n) es de 113,2, valor que se mantiene prácticamente constante para todos los dientes excepto el tercer molar (nt/n= 73,0). En función de la orientación, las estrias verticales son las más abundantes (nv/n= 47,4). No hay diferencias significativas para la lateralidad (derecho/izquierdo) ni para el maxilar (mandíbula/maxila). En cambio, sí parece que existen diferencias en la frecuencia de estrias entre sexos. Las piezas dentarias descritas como pertenecientes a individuos femeninos presentan un promedio de 62,8 estrias por diente (n=21), mientras que las pertenecientes a individuos masculinos tienen 112,3 (n=22). Ello podría atribuirse a diferencias en la dieta entre los sexos de la población de Atapuerca. No obstante, se necesitaría una mayor cantidad de datos para proponer formalmente esta hipótesis.

Si comparamos la muestra de SH con otras series, podemos proponer para los homínidos de Atapuerca una dieta asociada a patrones culturales causantes de una elevada abrasión de la superficie vestibular de los dientes, especialmente con respecto a poblaciones aborígenes actuales, cuya dieta es menos abrasiva. El patrón de estriación observado en los homínidos de SH coincide con el de poblaciones aborígenes de dietas altamente vegetarianas, y se desvía del patrón estrictamente carnívoro de poblaciones como los esquimales y los aborígenes de Tierra del Fuego. Ello no supone que debamos descartar el consumo cárnico. Al contrario, cabe esperar, como veremos más adelante, un aprovechamiento integral de los recursos disponibles.

Hay indicios de que uno de los factores limitantes más importante para el desarrollo de las poblaciones de homínidos sería el calcio. En efecto, en todos los restos craneales y postcraneales de los homínidos de SH destaca el considerable espesor de la cortical, con respecto a lo observado y cuantificado en poblaciones humanas recientes (Arsuaga *et al.*

1991, Carretero 1994). Este rasgo es común a todos los representantes del género *Homo*, excepto en *H. habilis* y las poblaciones anatómicamente modernas (Carretero 1994). No está claro el significado adaptativo de este rasgo, si es que lo tiene, que puede haberse originado por la extensión del período de desarrollo del género *Homo* desde comienzos del Pleistoceno Inferior (Bromage y Dean 1985), sin cambios sustanciales de los procesos de remodelación ósea (i.e. tasas de deposición). En cualquier caso, las necesidades de calcio en estas poblaciones serían más elevadas que las de las poblaciones humanas actuales.

La ingestión de calcio recomendada por la FAO/OMS oscila entre 400-600 mg/día para niños menores de 10 años, 500-600 mg para adolescentes, 400-500 mg para adultos y 1000-1200 mg para gestantes y madres lactantes. Keene (1985) señala que el consumo recomendado por la Federal Nutrition Board es de 800 mg/día para adultos, pero este autor considera para sus cálculos un valor de 500 mg/per/día. Podemos suponer unos requerimientos de, al menos, 600 mg/persona.día para los homínidos de Atapuerca. El contenido en calcio de los alimentos de origen animal es, en general, mucho menor que el de los alimentos vegetales (ver Tabla 16), si excluimos la leche y los huevos. El contenido en calcio de los vegetales varía, no sólo entre las distintas especies, sino también entre los diferentes órganos de una planta. Por esta razón, hemos dividido los alimentos de origen vegetal en diferentes grupos y hemos caracterizado cada uno de ellos por el contenido medio de calcio considerando diferentes especies (Tabla 16). Utilizando estos datos vemos que para conseguir un aporte de calcio de 600 mg/día sería necesario consumir diariamente unos 4400 g de carne y/o vísceras de mamífero, o 3400 g de carne de ave. Sin embargo bastarían unos 500 g de materia vegetal, repartida en partes iguales entre legumbres, frutos, y partes vegetativas para obtener unos 420 mg de calcio, o algo más de 700 gr para obtener todo el calcio

necesario. El alto contenido en calcio de los huevos de ave y, aunque menor, de los peces de agua dulce, hace pensar que serían un alimento bastante apreciado, si bien es muy dudoso que fueran la principal fuente de calcio para los homínidos.

Sin embargo, una dieta puramente vegetariana sería, probablemente, deficitaria en proteínas. Los 700 gr de materia vegetal que proporcionarían todo el calcio necesario contendrían tan solo 43 g de proteínas. El aporte proteico recomendado por la OMS es de unos 41 g para mujeres adultas, 54 g para hombres, y 54 g y 64 g, respectivamente, para gestantes y madres lactantes. Además hay que tener en cuenta que la mayor parte de las proteínas de origen vegetal se encuentran en las semillas (legumbres y frutos secos), mientras que el resto de órganos de la planta, en especial los tejidos verdes, son muy pobres en contenido proteico. Un rápido vistazo a la Tabla 16 basta para darse cuenta de que los alimentos vegetales son los más ricos en calcio, los de origen animal los más ricos en proteínas, y la grasa animal la que aporta mayor cantidad de calorías. Parece, pues, razonable pensar en una dieta con un importante contenido de vegetales, pero complementada con aportes de carne y, probablemente en mucha menor medida, pescado como fuentes de proteínas y calorías.

9. CONCLUSIONES

Las excavaciones sistemáticas realizadas desde hace más de 13 años en varios yacimientos de edad pleistocénica de la Sierra de Atapuerca han proporcionado un registro singular, que ofrece una pluralidad de evidencias sobre la paleobiología de los homínidos de ese período. La información más completa procede por el momento de niveles que atribuimos al Pleistoceno Medio Medio/Superior (curvas isotópicas 5 a 9). El registro de estos niveles incluye la muestra más amplia de restos humanos recuperada hasta la fecha en un yacimiento del Pleistoceno Medio de África y Eurasia. Esta muestra se compone de unos 1400 restos humanos pertenecientes cuando menos a 32 individuos de una misma población biológica. Los datos ofrecidos por este registro excepcional se suman a los resultados obtenidos sobre la diversidad de los sucesivos paleoecosistemas y sobre las actividades y tecnología de los homínidos. La integración y síntesis de datos debe ser una consecuencia lógica de nuestras investigaciones, que confluyen en el interés común de conocer el papel desempeñado por los homínidos dentro de su ecosistema; es decir, aspiramos a articular todos los datos en un modelo del nicho ecológico de los homínidos del Pleistoceno

Alimentos de origen animal	mg Ca/Kg	Kcal/Kg	g proteína/Kg
Carnes de mamíferos	135	2.400	162
Carne de ave	178	2.400	183
Visceras	135	1.007	171
Trucha	300	2.620	180
Huevos	580	1.600	125
Grasa	25	8.000	15
Alimentos de origen vegetal			
Legumbres	718	2.110	129
Partes vegetativas	593	274	22
Aceitunas	1.000	1.350	10
Frutos frescos	252	530	7
Frutos secos	1.625	4.475	142

Tabla 16.- Contenido medio en calcio y proteínas, y valor energético aportado por diferentes alimentos de origen animal y vegetal (datos en Marrodán *et al.* 1995).

Medio, como hipótesis de trabajo para futuras investigaciones en otros conjuntos de cronología similar.

Entre los diversos aspectos actualmente en progreso del estudio de los fósiles humanos de SH, hemos hecho especial hincapié en la integración de datos paleodemográficos, paleopatológicos y paleoecológicos. Así, sabemos que ciertos individuos sobrevivieron a momentos de estrés acusado, debido muy probablemente a períodos de nutrición inadecuada. No obstante, el estudio de la hipoplasia del esmalte en la muestra de dientes de SH nos ofrece la imagen de grupos que disponían de recursos suficientes para mantener una densidad de población apropiada. La evidencia de frecuentes períodos de estrés entre los 3 y 4 años pudo estar relacionada con el destete, y nos permite proponer la hipótesis de un intervalo promedio de nacimientos exitosos entre esas edades.

La búsqueda del alimento probablemente representó un motivo de estrés acusado y riesgo permanente para los homínidos, que implicaba una mortalidad elevada entre los adolescentes y adultos jóvenes. Si la curva de supervivencia de los homínidos de SH se ajusta bien a la realidad, y el conjunto de datos de otros yacimientos europeos contemporáneos así parece confirmarlo, dichos homínidos fueron capaces de obtener considerables cantidades de energía del medio para compensar la pérdida de energía que supone la muerte de esos individuos. Debemos considerar también un intenso cuidado de los individuos infantiles por parte del grupo como un mecanismo pa-

voros y de los carroñeros habituales. El nicho de estos homínidos se puede caracterizar por su inespecificidad o generalidad y complejidad en las estrategias para la obtención de recursos, que no entra en fuerte conflicto con los especialistas del ecosistema, y que emplea preferentemente los recursos vegetales a su disposición durante la época apropiada del año.

Agradecimientos

Los autores quieren expresar su agradecimiento a todos los compañeros que han participado en labores de excavación y/o in-

vestigación de los yacimientos pleistocénicos de la Sierra de Atapuerca, sin cuya colaboración no habríamos dispuesto de la información necesaria para llevar a cabo este trabajo. Es nuestro deseo, sin embargo, recordar especialmente a Emiliano Aguirre, como primer impulsor de los trabajos en Atapuerca y principal responsable de los mismos hasta su jubilación, así como a Juan Luis Arsuaga y Eudald Carbonell, actuales codirectores, junto al primer firmante de este artículo, del proyecto de excavación e investigación. La financiación del citado proyecto corresponde a la Consejería de Cultura y Turismo de la Junta de Castilla y León (excavaciones), y a la Dirección General de Investigación Científica y Técnica de M.E.C. proyecto nº PB93-0066-C03-03 (investigaciones).

BIBLIOGRAFÍA

- ACSADI, G. Y.; NEMÉSKERI, J. (1970): *History of Human Life Span and Mortality*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- AGUIRRE, E. (1987): Los yacimientos mesopleistocenos en cavidades de la Sierra de Atapuerca. *El Hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca, I* (E. Aguirre, E. Carbonell y J. M. Bermúdez de Castro, coord.): 15-36. Junta de Castilla y León.
- AGUIRRE, E. (1991/92): Atapuerca: Land change, caves and humans over Middle Pleistocene. *Journal of Human Ecology*, 2/3:227-270.
- AGUIRRE, E. (1995): Atapuerca (Burgos, España): su contribución a las Ciencias del Cuaternario. *Revista Española de Paleontología*, 10: 58-82.
- AIELLO L.; DEAN, C. (1990): *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. Academic Press, London.
- ANDERSON, J.F.; HALL-MARTIN, A.; RUSSELL, D.A. (1985): Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *Journal of Zoology (London)*, 207: 53-61.
- ANYONGE, W. (1993): Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology (London)*, 231: 339-350.
- ARSUAGA, J.L.; CARRETERO, J.M.; GRACIA, A.; MARTÍNEZ, I. (1990): Taphonomical analysis of the human sample from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Atapuerca/Ibeas, Spain). *Human Evolution*, 39: 179-185.
- ARSUAGA, J.L.; CARRETERO, J.M.; MARTÍNEZ, I.; GRACIA, A. (1991): Cranial remains and long bones from Atapuerca/Ibeas (Spain). *Journal of Human Evolution*, 20: 191-230.
- ARSUAGA, J.L.; MARTÍNEZ, I.; GRACIA, A.; CARRETERO, J.M.; CARBONELL, E. (1993): Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Atapuerca, Spain). *Nature*, 362: 534-537.
- BANSE, K.; MOSHER, S. (1980): Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs*, 50(3): 355-379.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1988): Dental remains from Atapuerca/Ibeas (Spain) II. Morphology. *Journal of Human Evolution*, 17: 279-304.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1995): Los homínidos de la Sima de los Huesos del karst de la Sierra de Atapuerca: número mínimo de individuos, edad de muerte y sexo. *Evolución Humana en Europa y los Yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Actas*. (J.M. Bermúdez de Castro, J.L. Arsuaga y E. Carbonell, eds.). Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo: 263-281.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; DIEZ, J.C. (1995): Middle Pleistocene mortality pattern and fertility: The case of the Atapuerca hominids (Sima de los Huesos site, Burgos, Spain). *Revista Española de Paleontología*, 10: 259-272.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; PÉREZ, P.J. (1995): Enamel hypoplasia in the Middle Pleistocene hominids from Atapuerca (Spain). *American Journal of Physical Anthropology*, 96: 301-314.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; ROSAS, A. (1992): A human mandibular fragment from the Atapuerca Trench (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 22: 41-46.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; DURAND, A.; IPIÑA, S.L. (1993): Sexual dimorphism in the human dental sample from the SH site (Sierra de Atapuerca, Spain). A statistical approach. *Journal of Human Evolution*, 24: 43-56.

ra mantener la estabilidad numérica de la población, sin tener que recurrir a una reducción poco realista del intervalo promedio entre nacimientos exitosos. Por el momento, los datos sugieren una proporción de sexos de 1:1, que sería incompatible con sistemas poligámicos e infanticidios selectivos respecto al sexo.

Por otro lado, el registro lítico de los yacimientos de la Sierra puede ofrecernos una valiosa información sobre determinados aspectos subsistenciales de los pobladores mesopleistocenos del área. Dichos caracteres confluyen hacia una estrategia notablemente programada, en la que se implican comportamientos relacionados con la utilización y configuración diferencial de la materia prima, con la existencia de unos hábitos técnicos propios del grupo y con una organización de las actividades y acciones a realizar, según la cual se introducen instrumentos ya configurados en cavidades reiteradamente visitadas, donde se encuentran antiguos materiales utilizables y, en cierta medida, se distribuyen espacialmente las acciones, dependiendo de la aptitud física del lugar.

El sistema kárstico de la Sierra de Atapuerca constituyó un foco de atracción para homínidos y carnívoros durante buena parte del Pleistoceno Medio, pero sólo SH constituyó un hábitat permanente de alguno de ellos (los úrsidos).

La estrategia ocupacional de los homínidos tuvo en cuenta las características de las cavidades para su intensidad ocupacional, y así TD fue más ocupado que TG, y dentro de éste, su tramo inferior más que el superior. Igualmente las actividades desarrolladas fueron diferenciales. El objetivo primordial de su presencia en las cuevas era la ingesta cárnica y medular, bajo dos modalidades: búsqueda de cadáveres en las trampas naturales (TD4, TG11) y lugar de consumición en las zonas o cuevas bien iluminadas (TD10 y 11). Dichas estrategias no tuvieron por que ser excluyentes.

El registro nos indica que el acceso primario a los despojos se combinó o alternó con el secundario, pero la actividad carroñera predominó sobre la cinegética. Ambas estrategias se desarrollaron en la Sierra a lo largo de un dilatado lapso temporal, e implican la existencia de lenguaje o memoria histórica.

La tasa de desgaste oclusal tanto de los dientes anteriores (incisivos y caninos) como de los dientes postcaninos de los homínidos es muy elevada, al punto de que el segmento anterior del aparato dental podría dejar de ser funcional pasados los treinta años, por desaparición de la totalidad de la corona y exposición de la cámara pulpar. Es muy razonable suponer que este hecho sería una causa importante de la mortalidad de los individuos que llegaban a esas

edades. La elevada tasa de desgaste oclusal de los dientes es clara evidencia de una masticación no limitada a momentos concretos de la jornada. El uso prolongado del aparato dental sólo puede estar relacionado con la ingesta continuada de vegetales que aportan menos calorías que el consumo rápido de una cierta cantidad de carne y grasas animales. El análisis preliminar de las microestrías de las caras vestibulares de los premolares y molares señala igualmente una dieta en la que predominan los alimentos vegetales. La potencialidad alimenticia de frutos, tubérculos y brotes tiernos de especies de géneros como *Juglans*, *Corylus*, *Olea*, *Quercus*, *Viburnum/Sambucus*, *Fagus* o *Myrtus*, si bien sujeta a estacionalidad, puede no haber sido tomada siempre en consideración, cuando la discusión se centra fundamentalmente en cuestiones como la caza y el carroñeo y el papel desempeñado por estas actividades en la evolución humana. Es bien cierto que la contrastación directa del consumo vegetal parece lejos de ser posible, pero no es menos cierto que una dieta equilibrada y rica en elementos tan imprescindibles para estos homínidos como el calcio implica necesariamente un consumo muy frecuente de productos de origen vegetal.

La obtención primaria de carne mediante la caza de grandes presas es sólo una conjetura también de difícil contrastación, aunque sospechamos que en todo caso pudo restringirse a ciertos individuos (vgr. individuos jóvenes) de las poblaciones de herbívoros. Tiene poco sentido pensar en una competencia directa con los grandes depredadores del ecosistema para la obtención de considerables cantidades de carne, cuando las evidencias nos muestran que los tejidos y las grasas animales no fueron la base sino un complemento de la dieta de los homínidos de Atapuerca. Como se dijo antes, el aprovechamiento primario o secundario por los homínidos de cadáveres de grandes herbívoros muertos por accidente o de manera natural aparece como una clara conclusión del estudio tafonómico del registro. Los grandes predadores abandonan una parte importante de sus presas, que será consumida por los carroñeros. El aprovechamiento de la médula ósea por los homínidos implica una vez más la dificultad para aceptar la caza frecuente de grandes presas, y nos lleva a considerar el carroñeo como el medio más habitual de obtener carne y grasa animales. Una estrategia de planificación y oportunismo permite probablemente el acceso de estimables cantidades de proteínas mediante este procedimiento.

En suma, proponemos que los homínidos de Atapuerca ocuparon un nicho bien definido y diferenciado del nicho de los grandes y medianos carní-

- BLAKEY, M.L.; ARMELAGOS, G.J. (1985): Deciduous enamel defects in prehistoric Americans from Dickson Mounds: Prenatal and postnatal stress. *American Journal of Physical Anthropology*, 66: 371-380.
- BOCK, R.D. (1986): Unusual growth patterns in the Fels data. *Human Growth. A Multidisciplinary Approach*, (A. Demirjian Ed.). Taylor and Francis. London: 69-84.
- BOGIN, B. (1991): *Patterns of Human Growth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BOUCHUD, J. (1968): L'avifaune découverte sur le sol de la cabane acheuléenne du Lazaret. *Mémoires de la Société Préhistorique Française*, 7: 97-106.
- BROMAGE, T.G.; DEAN, M.C. (1985): Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids. *Nature*, 317: 525-527.
- CARBONELL, E.; RODRÍGUEZ, X.P. (1994): Early Middle Pleistocene deposits and artifacts in the Gran Dolina Site (TD4) of the Sierra de Atapuerca (Burgos). *Journal of Human Evolution*, 26: 291-311.
- CARBONELL, E.; MOSQUERA, M.; OLLÉ, A.; RODRÍGUEZ, X.P.; SALA, R.; VAQUERO, M.; VERGES, J.M. (1992): New elements of the Logical-Analytic System. *Cahier Noir*, 6. Monográfico.
- CARBONELL, E.; ESTEBAN, M.; MARTÍN, A.; MOSQUERA, M.; RODRÍGUEZ, X.P.; ROSELL, J.; SALA, R.; VAQUERO, M. (1993): Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Ibeas, Burgos): La evolució humana i biològica en el Pleistocè Mitjà ibèric. *Arqueologia d'Intervenció*, 2. L.A.U.T. Tarragona.
- CARBONELL, E.; MÁRQUEZ, B.; MOSQUERA, M.; OLLÉ, A.; RODRÍGUEZ, X.P.; SALA, R.; VAQUERO, M.; VERGES, J.M. (1995a): Atapuerca Trinchera Galería (Spain): Strategies and operational models of lithic industry. *Cahier Noir*, 7: 41-85.
- CARBONELL, E.; GIRALT, S.; MÁRQUEZ, B.; MARTÍN, A.; MOSQUERA, M.; OLLÉ, A.; RODRÍGUEZ, X.P.; SALA, R.; VAQUERO, M.; VERGÉS, J.M.; ZARAGOZA, J. (1995b): El conjunto Lito-Técnico de la Sierra de Atapuerca en el marco del Pleistoceno Medio europeo. *Evolución Humana en Europa y los Yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Actas*. (J.M. Bermúdez de Castro, J.L. Arsuaga y E. Carbonell, eds.). Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo: 445-533.
- CARRETERO, J.M. (1994): Estudio del esqueleto de las dos cinturas y el miembro superior de los homínidos de la Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca, Burgos. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- CASTELLS, M.; MAYO, M. (1993): *Guía de los Mamíferos en libertad de España y Portugal*. Pirámide, Madrid.
- CERDEÑO, E. (1990): *Stephanorhinus hemitoechus* (Falc.) (Rhinocerotidae, Mammalia) del Pleistoceno Medio y Superior de España. *Estudios Geológicos*, 46: 465-479.
- CERDEÑO, E.; SÁNCHEZ, B. (1988): Le rhinocéros du pléistocène moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *Geobios*, 21: 81-99.
- CERVERA, J. (1992): Nuevos hallazgos de carnívoros en el complejo de yacimientos mesopleistocenos de la Sierra de Atapuerca, Burgos. *Revista Española de Paleontología*. Extra: 21-27.
- CLARKE, S.K. (1980): Early childhood morbidity trends in prehistoric populations. *Human Biology*, 52: 79-85.
- COHEN, J. A. (1978). *Cuon alpinus*. *Mammalian Species*, 100: 1-3.
- COOK, D.C.; BUIKSTRA, J.E. (1979): Health and differential survival in prehistoric populations: Prenatal dental defects. *American Journal of Physical Anthropology*, 51: 649-664.
- CORRUCCINI, R.S.; HANDLER, J.S.; MUTAW, R.J.; LANGE, F.W. (1982): Osteology of a slave burial population from Barbados, West Indies. *American Journal of Physical Anthropology*, 59: 443-459.
- CORRUCCINI, R.S.; HANDLER, J.S.; JACOBI, K.P. (1985): Chronological distribution of enamel hypoplasias and weaning in a Caribbean slave population. *Human Biology*, 57: 699-711.
- CUTRESS, T.W.; SUCKLING, G.W. (1982): The assessment of noncarious defects of enamel. *International Dental Journal*, 32: 117-122.
- DAMUTH, J. (1981): Population density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699-700.
- DEAN, M.C.; STRINGER, C.B.; BROMAGE, T.G. (1986): Age at death of the Neanderthal child from Devil's Tower, Gibraltar and the implications for studies of general growth and development in Neanderthals. *American Journal of Physical Anthropology*, 70: 301-309.
- DELIBES, M. (1980): El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto de Doñana, Huelva. *Doñana, Acta Vertebrata*, 7: 1-128.
- DIEZ, J.C. (1993a): Zooarqueología de Atapuerca (Burgos). Implicaciones paleoeconómicas del estudio tafonómico de yacimientos del Pleistoceno Medio. Col. Tesis Doctorales 109/93. Eds. Universidad Complutense, Madrid.
- DIEZ, J.C. (1993b): Estudio tafonómico de los macrovertebrados de yacimientos del Pleistoceno Medio. *Complutum*, 4: 21-40.
- DIEZ, J.C.; MORENO, V. (1995): El yacimiento Galería (Atapuerca, Burgos): evolución de un espacio en el Pleistoceno Medio. *Boletín del Seminario de Arte y Arqueología*, Univ. Valladolid, LX: 9-24.

- DIVALE, W.J. (1972): Systematic population control in the Middle and Upper Palaeolithic: Inferences based on contemporary hunter-gatherers. *World Archaeology*, 4: 222-237.
- DOMINGO, F. (ed.) (1993): *Ibeas-Atapuerca. Primeros pobladores*. Publicaciones de ACAHIA, Ibeas de Juarros.
- EL-NAJJAR, M.Y.; DESANTI, M.V.; OZEBECK, L. (1978). Prevalence and possible etiology of dental enamel hypoplasia. *American Journal of Physical Anthropology*, 48: 185-192.
- EVELETH, P.B.; TANNER, J.M. (1990): *Worldwide Variation in Human Growth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FALGUÈRES, C. (1986): Datations de sites acheuléens et moustériens du Midi Méditerranéen par la méthode de Résonance de Spin Electronique. Thèse de Doctorat. Paris.
- FARLOW, J.O. (1976): A consideration of the trophic dynamics of a Late Cretaceous large-dinosaur community (Oldman Formation). *Ecology*, 57: 841-857.
- FERNÁNDEZ JALVO, Y. (1992): *Tafonomía de microvertebrados del complejo cárstico de Atapuerca (Burgos)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid.
- FERNÁNDEZ JALVO, Y. (1995): Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 167-195.
- FRISCH, R.E. (1977): Population, food intake, and fertility. *Science*, 199: 22-30.
- GARCÍA ANTÓN, M. (1989): Estudio palinológico de los yacimientos mesopleistocenos de Atapuerca (Burgos): Reconstrucción paisajística y paleoclimática. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma, Madrid.
- GARCÍA ANTÓN, M. (1995): Paleovegetación del Pleistoceno Medio de Atapuerca a través del análisis polínico. *Evolución Humana en Europa y los Yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Actas*. (J. M. Bermúdez de Castro, J.L. Arsuaga y E. Carbonell, eds.). Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo: 147-165.
- GIL, E. (1986): Taxonomía y bioestratigrafía de mamíferos del Pleistoceno Medio, especialmente roedores, de los rellenos kársticos de la Trinchera del Ferrocarril de la Sierra de Atapuerca (Burgos). Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza.
- GIL, E.; AGUIRRE, E.; HOYOS, M. (1987): Contexto estratigráfico. *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno Medio de la Sierra de Atapuerca, I* (E. Aguirre, E. Carbonell y J.M. Bermúdez de Castro, coord.), Junta de Castilla y León: 201-204.
- GINGERICH, P.D. (1977): Correlation of tooth size and body size in living hominoid Primates, with a note on relative brain size in *Aegyptopithecus* and *Proconsul*. *American Journal of Physical Anthropology*, 47: 395-398.
- GINGERICH, P.D. (1992): Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications. Review. *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 12 (3): 400-401.
- GOODALL, J. (1983): Population dynamics during a 15-year period in one community of free-living chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 61: 1-60.
- GOODMAN, A.H.; ARMELAGOS, G.J. (1985): Factors affecting the distribution of enamel hypoplasias within the human permanent dentition. *American Journal of Physical Anthropology*, 68: 479-493.
- GOODMAN, A.H.; ROSE, J.C. (1990): Assessment of systemic physiological perturbations from dental enamel hypoplasias and associated histological structures. *Yearbook of Physical Anthropology*, 33: 59-110.
- GOODMAN, A.H.; ARMELAGOS, G.J.; ROSE, J.C. (1980): Enamel hypoplasias as indicators of stress in three prehistoric populations from Illinois. *Human Biology*, 52: 515-528.
- GOODMAN, A.H.; ARMELAGOS, G.J.; ROSE, J.C. (1984): The chronological distribution of enamel hypoplasias from prehistoric Dickson Mounds populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 65: 259-266.
- GOODMAN, A.H.; ALLEN, L.H.; HERNÁNDEZ, G.P.; AMADOR, A.; ARRIOLA, L.V.; CHÁVEZ, A.; PELTO, G.H. (1987): Prevalence and age at development of enamel hypoplasias in Mexican children. *American Journal of Physical Anthropology*, 72: 7-19.
- GRÜN, R.; AGUIRRE, E. (1987): E.S.R. dating and U-series dating in the Atapuerca karst filling. *El Hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca, I* (E. Aguirre, E. Carbonell y J.M. Bermúdez de Castro, coord.), Junta de Castilla y León: 201-204.
- GUÉRIN, C. (1980): *Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles*. Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 79.
- GUSTAFSON, G.; KOCH, G. (1974): Age estimation up to 16 years of age based on dental development. *Odontologisk Revy*, 3: 1-10.
- HALTENORTH, T.; DILLER, H.; SMENK, C. (1979): *Else-*

- viers gids van der afrikaanse zoogdieren. Elsevier, Amsterdam.
- HARRIS, M. (1977): *Cannibals and kings: The origins of cultures*. Random House, New York.
- HARVEY, P.H.; CLUTTON-BROCK, T.H. (1985): Life history variation in primates. *Evolution*, 39: 559-581.
- HASSAN, F. A. (1975): Determinants of the size, density and growth rates of hunting-gathering populations. *Human Ecology and Evolution* (S. Polgar, ed.). Mouton, The Hague: 27-52.
- HASSAN, F.A. (1981): *Demographic Archaeology*. Academic Press Inc., New York.
- HAYDEN, B. (1972): Population control among hunter/gatherers. *World Archaeology*, 4: 205-221.
- HERNÁNDEZ, M.; GARCÍA-MORO, C. (1985): Aspectos de la estacionalidad de la menarquia en la población de Barcelona. *Actas del IV Congreso Español de Antropología Biológica*, Barcelona: 213-222.
- HERNÁNDEZ, M.; GARCÍA-MORO, C. (1987): Avance del estudio de la evolución de la edad de menarquia en una muestra de mujeres andaluzas. *Actas del V Congreso Español de Antropología Biológica*, León: 219-228.
- HOWELL, N. (1979): *Demography of the Dobe !Kung*. Academic Press, New York.
- HUTCHINSON, D.L.; LARSEN, C.S. (1988): Determination of stress episode duration from linear enamel hypoplasias: A case study from St. Catherines Island, Georgia. *Human Biology*, 60: 93-110.
- JAMAMOTO, M. (1992): Secular trends of enamel hypoplasia in Japanese from the prehistoric to modern period. *Recent Contribution to the Study of Enamel Developmental Defects* (A.H. Goodman y L.L. Capasso, eds.). *Journal of Paleopathology*. Monographic Publications, 2: 231-238.
- JANIS, C.M. (1990): Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. (J. Damuth y B. MacFadden, eds.). Cambridge University Press, Cambridge: 255-300.
- JOHANSON, S.J. (1971): Age determinations from human teeth. *Odontologisk Revy*, 22, Supplement.
- JONES, P.R. (1980) Experimental butchery with modern stone tools and its relevance for Palaeolithic archaeology. *World Archaeology*, 12(2).
- KEENE, A.S. (1985): Nutrition and Economy: Models for the Study of Prehistoric Diet. *The analysis of prehistoric diets*. (R.I. Gilbert y J.H. Mielke, eds.). Studies in Archaeology, Academic Press, London.
- KRESHOVER, S. (1960): Metabolic disturbances in tooth formation. *Annals of the New York Academy of Science*, 85: 161-167.
- KRZYWICKI, L. (1934): *Primitive society and its vital statistics*. Macmillan, London.
- KURTÉN, B. (1968): *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson, London.
- LANCASTER, J.B.; LANCASTER, C.S. (1983): Parental investment: The hominid adaptation. *How Human Adapts* (D.J. Ortner, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington DC: 33-65.
- LANGER, W.L. (1972): Checks on population growth: 1750-1850. *Scientific American*, 226: 92-99.
- LANPHEAR, K.M. (1990): Frequency and distribution of enamel hypoplasia in a historic skeletal sample. *American Journal of Physical Anthropology*, 81: 35-43.
- LARSEN, C.S.; HUTCHINSON, D.L. (1992): Dental evidence for physiological disruption: Biocultural interpretations from the eastern Spanish Borderlands, U.S.A. *Recent Contribution to the Study of Enamel Developmental Defects* (A.H. Goodman y L.L. Capasso, eds.). *Journal of Paleopathology*, Monographic Publications 2: 151-169.
- LAVELLE, C.L.B. (1970): Analysis of attrition in adult human molars. *Journal of Dental Research*, 49: 822-828.
- LEE, R.B. (1972): !Kung spatial organization: An ecological and historical perspective. *Human Ecology*, 1: 125-147.
- LEGOUX, P. (1970): Etude odontologique de l'enfant Néandertalien du Pech-de-l'Azé. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*, 33: 53-87.
- LISTER, A.M. (1986): New results on Deer from Swanscombe, and stratigraphical significance of Deer in the Middle and Upper Pleistocene of Europe. *Journal of Archaeological Science*, 13: 319-338.
- LUMLEY, H. DE; LUMLEY, M.A. DE (1973): Pre-Neanderthal human remains from Aragón Cave in Southeastern France. *Yearbook of Physical Anthropology*, 17: 162-168.
- MACK, M.E.; COPPA, A. (1992): Frequency and chronological distribution of enamel hypoplasias from the Rás al-Hamra-5 (RH5) skeletal collection (Oman). *Recent Contribution to the Study of Enamel Developmental Defects* (A.H. Goodman y L.L. Capasso, eds.). *Journal of Paleopathology*, Monographic Publications 2: 131-141.
- MARRODAN, M.D.; GONZÁLEZ, M.; PRADO, C. (1995): *Antropología de la nutrición*. Noesis, Madrid.
- MARTÍN NAJERA, A. (1990): Aplicación del Sistema Analógico al estudio del complejo industrial del Pleistoceno Medio de la Trinchera de la Sierra de Atapuerca (Burgos). Tesis de Licenciatura. Univ.

- de Tarragona.
- MCKINLEY, K. (1971): Survivorship in gracile and robust australopithecines: A demographic comparison and a proposed birth model. *American Journal of Physical Anthropology*, 34: 417-426.
- MILES, A.E.W. (1963): The dentition in the assessment of individual age in skeletal material. *Dental Anthropology* (D.R. Brothwell, ed.). Pergamon Press, Oxford: 191-209.
- MOGGI-CECCHI, J.; PACCIANI, E.; PINTO-CISTERNAS, J. (1994): Enamel hypoplasia and age at weaning in 19th-century Florence, Italy. *American Journal of Physical Anthropology*, 93: 299-306.
- MOLNAR, S.; WARD, S.C. (1975): Mineral metabolism and microstructural defects in primate teeth. *American Journal of Physical Anthropology*, 43: 3-18.
- MORALES, J.; SORIA, D.; SOTO, E. (1987): Los carnívoros del Pleistoceno Medio de Atapuerca. *El Hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca, I* (E. Aguirre, E. Carbonell y J.M. Bermúdez de Castro, coord.), Junta de Castilla y León: 135-152.
- MORENO, V. (1993) Estudio arqueológico de la fauna del nivel 10A de Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos). Tesis de Licenciatura. Dpto. de Prehistoria, UCM.
- MOSQUERA, M. (1995) Procesos técnicos y variabilidad en la industria lítica del Pleistoceno medio de la Meseta: Sierra de Atapuerca, Torralba, Amborna y Áridos. Tesis Doctoral. Dpto. Prehistoria, Univ. Complutense de Madrid, Madrid.
- MOSQUERA, M.; CARBONELL, E. (1992) La talla lítica en Atapuerca (Burgos). *Trabajos de Prehistoria*, 42: 131-154.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1975a): Les oiseaux du Pléistocène Moyen et Supérieur de France. *Documents du Laboratoire de la Faculté de Sciences de Lyon*, 64: 624 pp.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1975b): Les oiseaux (Aves) du gisement Pléistocène Moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 13: 89-112.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1979): La chasse aux oiseaux pendant la Préhistoire. *La Recherche*, 106: 1202-1210.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1980): Las aves del sitio de ocupación achelense de Aridos-1 (Arganda, Madrid). *Ocupaciones achelenses en el valle del Jarama*, (M. Santonja, N. López y A. Pérez, eds.) Diput. Prov. Madrid: 145-160.
- NEAL, E. (1988): The stomach contents of badgers, *Meles meles*. *Journal of Zoology (London)*, 215: 367-369.
- NOWELL, G.W. (1978): An evaluation of the Miles method of ageing using the Tepe Hissar dental sample. *American Journal of Physical Anthropology*, 49: 271-276.
- OGILVIE, M.D.; CURRAN, B.K.; TRINKAUS, E. (1989): Incidence and patterning of dental enamel hypoplasia among the Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology*, 79: 25-41.
- PERETTO, C. (1994) *Le industrie litiche del giacimento paleolitico di Isernia la Pineta*. (C. Iannone, ed.). Istituto Regionale per gli studi storici del Molise "V. Cuoco", 493 pp.
- PÉREZ GONZÁLEZ, A.; ALEIXANDRE, T.; PINILLA, A.; GALLARDO, J.; BENAYAS, J.; MARTÍNEZ, M. J.; ORTEGA, A.I. (1995): Aproximación a la estratigrafía de Galería en la Trincherá de la Sierra de Atapuerca (Burgos). *Evolución Humana en Europa y los Yacimientos de la Sierra de Atapuerca. Actas*. (J.M. Bermúdez de Castro, J.L. Arsuaga y E. Carbonell, eds.). Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo: 99-122.
- PÉREZ, P.J.; MARTÍNEZ, I.; GRACIA, A. (en prensa): Paleopatología de los fósiles humanos mesopleistocenos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos) recuperados en la campaña de 1992. Comunicación presentada en el 2º Congreso Anual de la Asociación Española de Paleopatología. Valencia, 1993.
- PERRIN, E.P.; SHEPS, M.C. (1964): Human reproduction: A stochastic process. *Biometrics*, 20: 28-45.
- PERZIGIAN, A.J.; TRENCH, P.A.; BRAUN, D.J. (1984): Prehistoric health in the Ohio River Valley. *Paleopathology at the Origins of Agriculture* (M.T. Cohen y G.J. Armelagos, eds.). Academic Press, New York: 347-366.
- PETERS, R.H.; WASSENBERG, K. (1983): The effect on body size on animal abundance. *Oecologia (Berlin)*, 60: 89-96.
- PINDBORG, J.J. (1982): Aetiology of developmental dental defects not related to fluorosis. *International Dental Journal*, 32: 123-134.
- RIVERA, D.; OBON, C. (1991): La guía de Incafo de las plantas útiles y venenosas de la Península Ibérica y Baleares (excluidas medicinales) (L.B. Aritio, ed.). INCAFO, S. A., Madrid.
- ROBERTSON, P.A.; WHELAN, J. (1987): The food of red fox (*Vulpes vulpes*) in Co. Kildore, Ireland. *Journal of Zoology (London)*, 213: 740-743.
- RODRÍGUEZ, A.; DELIBES, M. (1992): Food habits of badger (*Meles meles*) in an arid habitat. *Journal of Zoology (London)*, 227: 189-196.
- ROSAS, A. (1987): Two new mandibular fragments from Atapuerca/Ibeas (SH site). A reassessment

- of the affinities of the Ibeas mandibles sample. *Journal of Human Evolution*, 16: 417-427.
- ROSAS, A. (1990): Patrones de distribución de microvertebrados en el relleno cárstico de "Tres Simas", Sierra de Atapuerca (Burgos). *Com. Reunión de Tafonomía y Fossilización*: 307-318. Madrid.
- ROSAS, A. (1992): Ontogenia y filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogenésis a las mandíbulas fósiles de Atapuerca. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- ROSAS, A.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; AGUIRRE, E. (1991): Mandibules et dents d'Ibeas (Espagne) dans le contexte de l'évolution humaine en Europe. *L'Anthropologie*, 95: 89-102.
- ROSE, J. C.; BOYD, L. F.; CONDON, K. W. (1981): Enamel microdefects and subadults infections. *American Journal of Physical Anthropology*, 54: 270.
- ROSE, J. C.; CONDON, K. W.; GOODMAN, A. H. (1985): Diet and dentition: developmental disturbances. *The Reconstruction of Prehistoric Diets* (R. Gilbert y J. Mielke, eds.). Academic Press, New York: 281-305.
- ROSELL, J. (1993): Impacte biològic a la base de "Gran Dolina" (Sierra de Atapuerca, Burgos). Tesis de Llicenciatura. Departament d'Historia i Geografia. Facultat de Filosofia y Lletres. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- RUDNEY, J. D. (1981): Early childhood stress in ancient Nubia: changes over time. *American Journal of Physical Anthropology*, 54: 270.
- SACHER, G. A. (1975): Maturation and longevity in relation to cranial capacity in hominid evolution. *Primate Functional Morphology and Evolution*, (R. H. Tuttle, ed.). Mouton, The Hague: 417-441.
- SARNAT, B. G.; SCHOUR, I. (1941): Enamel hypoplasia (chronologic enamel aplasia) in relation to systemic disease: A chronologic, morphologic, and etiologic classification. *Journal of the American Dental Association*, 28: 1989-2000.
- SANTONJA, M.; QUEROL, A. (1980): Características de la ocupación humana en los suelos achelenses de la terraza de Aridos (Arganda, Madrid). *Ocupaciones achelenses en el valle del Jarama*. (M. Santonja, N. López y A. Pérez, eds.). Diput. Prov. Madrid, 321-336.
- SCOTT, K. M. (1983): Prediction of body weight of fossil Artiodactyla. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 77: 199-215.
- SCOTT, J. H.; SYMONS, N. B. B. (1974): *Introduction to Dental Anatomy*. Churchill Livingstone, Edinburgh.
- SCHIRRE, C.; STEIGER, W. L. (1974): A matter of life and death: An investigation into the practice of female infanticide in the arctic. *Man*, 9: 161-184.
- SESÉ, C.; GIL, E. (1987): Los micromamíferos del Pleistoceno Medio del Complejo cárstico de Atapuerca (Burgos). *El Hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca, I* (E. Aguirre, E. Carbonell y J. M. Bermúdez de Castro, coord.). Junta de Castilla y León: 75-92.
- SHANGOLD, M. M.; KELLY, M.; BERKELEY, A. S.; FREEDMAN, K. S.; GROSHEN, S. (1989): Relationship between menarcheal age and adult height. *South Medical Journal*, 82: 443-445.
- SMITH, B. H. (1991): Dental development and the evolution of life history in Hominidae. *American Journal of Physical Anthropology*, 86: 157-174.
- SMITH, R. J. (1984): Allometric scaling in comparative biology: problems of concept and method. *American Journal of Physiology*, 246: R152-R160.
- SMITH, R. J. (1993): Bias in equations used to estimate fossil primate body mass. *Journal of Human Evolution*, 25: 31-41.
- SUCKLING, G. W. (1989): Developmental defects of enamel-historical and present day perspectives of their pathogenesis. *Advances in Dental Research*, 3: 86-94.
- TORRES, T. (1988): Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistoceno de la Península Ibérica. *Publicaciones Especiales del Boletín Geológico y Minero*, Madrid.
- TRINKAUS, E. (1983): *The Shanidar Neandertals*. Academic Press, New York.
- TRINKAUS, E. (1995): Neanderthal mortality patterns. *Journal of Archaeological Science*, 22: 121-142.
- TRINKAUS, E.; THOMPSON, D. D. (1987): Femoral diaphyseal histomorphometric age determinations for the Shanidar 3, 4, 5 and 6 Neandertals and Neanderthal longevity. *American Journal of Physical Anthropology*, 72: 123-129.
- TRINKAUS, E.; TOMPKINS, R. L. (1990): The Neanderthal life cycle: the possibility, probability, and perceptibility of contrasts with recent humans. *Primate Life History and Evolution*, (C. J. DeRousseau, ed.). New York, Wiley-Liss, Inc.: 153-180.
- UNDERWOOD, B. A.; HOFVANDER, Y. (1982): Appropriate timing for complementary feeding of the breastfed infant. A review. *Acta Paediatrica Scandinavica*, (Suppl. 294): 5-32.
- VALVERDE, J. A. (1967): Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. *Monografías de la Estación Biológica de Doñana*, 1: 1-129.
- VAN VALKENBURG, B. (1990): Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. (J. Damuth y B. MacFadden,

- eds.): 181-206. Cambridge University Press, Cambridge.
- VIA, W. (1968): Enamel defects induced by trauma during tooth formation. *Journal of Oral Surgery*, 25: 49.
- VILETTE, PH. (1983): Avifaunes du Pléistocène final et de l'Holocène dans le Sud de la France et en Catalogne. *Atacina*, 11. Carcassonne.
- WEBB, S. (1989): Prehistoric stress in Australian Aborigines. A Palaeopathological study of a hunter-gatherer population. *BAR International Series*, 490.
- WEIDENREICH, F. (1943): The skull of *Sinanthropus pekinensis*, a comparative study on a primitive hominid skull. *Paleontologia Sinica New Series*, No 10, Peiping.
- WEINMANN, J.; SVOBODA, J.; WOOD, R. (1945): Hereditary disturbances of enamel formation and calcification. *Journal of the American Medical Association*, 32: 379-382.
- WHITE, T.D. (1978): Early hominid enamel hypoplasia. *American Journal of Physical Anthropology*, 49: 79-84.
- WOLPOFF, M.H. (1979): The Krapina dental remains. *American Journal of Physical Anthropology*, 50: 67-114.
- YAEGER, J. (1980): Enamel. *Orban's Oral Histology and Embriology* (S. Behasker, ed.): 46-109. CV Mosby Co., St. Louis.
- YOKOYAMA, Y. (1989): Direct gamma-ray spectrometric dating of anteneandertalian and neandertalian human remains. *Hominidae*. (G. Giacobini, ed.). *Proceedings 2nd International Congress of Human Paleontology*, Jaca Book, Milan: 387-390.
- ZAZO, C.; GOY, J.M.; HOYOS, M. (1983): Estudio geomorfológico de los alrededores de la Sierra de Atapuerca (Burgos). *Estudios Geológicos*, 39: 179-185.
- ZAZO, C.; GOY, J.M.; HOYOS, M. (1987): Contexto geológico y geomorfológico. *El Hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca, I* (E. Aguirre, E. Carbonell y J.M. Bermúdez de Castro, coord.). Junta de Castilla y León: 41-46.