

*Tendencias patológicas en el sistema maxilofacial
de los homínidos de Atapuerca/Ibeas.
Apuntes sobre nuevas perspectivas en paleopatología*

Pathological tendencies in the maxilofacial system
of the Atapuerca/Ibeas hominids. Notes on
new perspectives in paleopathology

Antonio ROSAS¹ y Pilar Julia PÉREZ¹

RESUMEN

La alta frecuencia de artrosis témporomandibular (ATM) detectada en los homínidos fósiles de Atapuerca ha sido previamente interpretada en términos biomecánicos. Desde un punto de vista distinto, este trabajo explora las causas de ATM en el marco de un modelo de morfogénesis craneofacial (ROSAS, 1992). De acuerdo con este modelo, el crecimiento craneofacial de los homínidos de Atapuerca está controlado por una basculación de la base del cráneo en sentido anterior y descendente. Como resultado, la mandíbula es desplazada en la misma dirección. Con el fin de mantener el equilibrio oclusal, un conjunto de procesos de remodelación compensatoria son activados, de modo que la articulación témporomandibular se ve especialmente afectada. En este contexto, se propone una sobrecarga morfogenética como un factor etiológico para explicar las ATM.

Al mismo tiempo, muchos de los rasgos derivados de la línea de evolución humana en Europa pueden ser explicados en el modelo comentado; por ej. el espacio retromolar. De la asociación de estos hechos se deduce que la evolución de un sistema puede dar lugar a ciertos tipos de enfermedad. Bajo este planteamiento, la paleopatología puede entenderse como una fuente de información paleobiológica para el estudio de las relaciones ontogenia/filogenia.

¹ Dpto. de Paleontología, Fac. CC. Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Inst^º de Geología Económica, C.S.I.C., Ciudad Universitaria, 28040 Madrid.

ABSTRACT

The significantly high frequency of temporomandibular arthropathies (TMA) found in the Atapuerca hominid sample has been previously explained in biomechanical terms. From a different viewpoint, this paper explores the causes of TMA in the framework of a craniofacial morphogenetic model (ROSAS, 1992). According to this model, the Atapuerca craniofacial growth is controlled by a forward-downward tilt of the cranial base. As a result, the mandible is also displaced forward-downward through the ontogeny. In order to keep the occlusal equilibrium, a set of compensatory remodelling processes is put forward, in such a way that the temporomandibular joint is especially affected. In this context, a morphogenetic overload at the TMJ is proposed as an etiological factor for TMA. At the same time, many of the derivative traits of the European hominid evolutionary line can be explained by the model; e.g., the retromolar space. It is deduced that the evolution of a system can give rise to some kinds of illness. From this point of view, the palaeopathology can be understood as a source of information for the study of ontogeny/phylogeny relationships.

Palabras clave: Atapuerca/Ibeas, articulación temporomandibular, paleopatología, desequilibrios morfogenéticos.

Key words: Atapuerca/Ibeas, temporomandibular joint, paleopathology, morphogenetic disequilibrium.

INTRODUCCIÓN

El presente trabajo explora la relación entre la alta frecuencia de artropatía temporomandibular presente en los fósiles humanos de Atapuerca y el patrón morfogenético craneofacial de estos homínidos.

El estudio de las mandíbulas mesopleistocenas de Atapuerca puso de manifiesto que ciertas apomorfías de la línea de homínidos de Pleistoceno medio europeo—por ejemplo, el espacio retromolar y la localización del foramen mentoniano a nivel del M1—estaban ligados a intensos procesos de remodelación ósea. La aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas de Atapuerca establece que dichos procesos de remodelación se originan como respuesta a cambios en la posición espacial de la mandíbula (ROSAS, 1992). Se propuso como responsable del cambio espacial de la mandíbula una basculación ántero-descendente de la base del cráneo. Dada la incidencia que estos procesos tienen sobre los extremos de la mandíbula (el cóndilo y la dentición anterior) dichos procesos fueron relacionados con la artropatía identificada en la articulación temporomandibular.

La posibilidad de relacionar variables morfogenéticas con procesos patológicos degenerativos nos ha llevado a la consideración de nuevas perspectivas en paleopatología. Discutiremos como el origen y evolución de ciertas patologías

—enfermedades degenerativas— puede servir de criterio para la delimitación de interacciones morfogénéticas, tanto en ontogenia como en filogenia (ROSAS, 1992).

ARTROPATÍA TÉMPOROMANDIBULAR. MARCOS DE INTERPRETACIÓN

La articulación témporomandibular (ATM) ofrece, en el caso de los homínidos, varios puntos de interés, en particular: a) el alto número de problemas clínicos que tienen lugar en esta articulación (WEINBERG, 1987); b) la determinación del papel biomecánico de la ATM en el sistema masticatorio (HYLANDER, 1975) y c) las modificaciones de esta articulación en el curso de la evolución de los homínidos (PICQ, 1990; MARTÍNEZ, en prep.).

Tradicionalmente, el estudio de la ATM ha sido abordado desde una perspectiva funcional, basando su lógica de razonamiento en la biomecánica de la masticación. En este sentido, se considera como causa explicativa de las modificaciones de la articulación témporomandibular las fuerzas físicas de la masticación. La mandíbula es considerada como un palanca de segunda clase, siendo la dentición el brazo de resistencia y la articulación témporomandibular el punto de apoyo (HYLANDER, 1975). Bajo este modelo, un mayor uso de la dentición origina un mayor rozamiento mecánico en la articulación, y como reacción, una respuesta patológica. Así, los factores etiológicos que desencadenan artrosis témporomandibular han sido relacionados con un elevado desgaste dental (LEEK, 1969; WEDEL *et al.*, 1978; SANDISON, 1982; STROUHAL, 1982). A modo de ejemplo, SANDISON (1982) relacionó los casos de artropatía témporomandibular detectados en yacimientos de aborígenes australianos con una fuerte atrición dental, derivada de una dieta dura, contaminada de arena, y al uso de la boca a modo de herramienta. Sin embargo, este mismo autor, al no hallar una clara correlación entre el grado de afección articular y el desgaste dental, señala la necesidad de buscar otros factores explicativos.

En este contexto, la paleopatología estudia la distribución de frecuencias de artrosis témporomandibulares en poblaciones del pasado como un modo de acceder a las respuestas del sistema masticatorio ante diferentes demandas funcionales y alimenticias (WEDEL *et al.*, 1978). Desde este planteamiento, los estudios paleopatológicos adoptan una actitud paleoecológica con la que se pretende profundizar en las relaciones de los organismos con su medio. En los casos en los que, sobre este marco, se introduce un interés evolutivo, generalmente se acepta una noción adaptativa de la modificación. Así por ejemplo,

PÉREZ PÉREZ (1988) concibe el estudio paleopatológico y la caracterización alimentaria como modos de acceder a los factores de adaptabilidad humana. Este modo de interpretar la evidencia paleopatológica responde a una noción externalista de la modificación, de tal modo que las modificaciones tanto morfológicas como patológicas encuentran su origen en la respuesta de los organismos a determinados estímulos ambientales. Según esta línea de interpretación, el estado de salud o la incidencia de patologías en una población es un indicador del grado de adaptación o congruencia de los organismos a un ambiente dado.

Desde otro punto de vista conceptual, este estudio basa su argumentación en el principio de que la forma y la función de los componentes de un sistema anatómico sólo pueden ser entendidas dentro de las interacciones del sistema (RICHARDS, 1990; ROSAS, 1992). La articulación témporomandibular forma parte de un complejo sistema de interacciones—el complejo craneofacial, cuyos determinantes están fuertemente ligados a los procesos del desarrollo ontogenético. Específicamente, nuestro marco teórico se basa en las interacciones espaciotemporales que tienen lugar en los organismos en torno a la consecución y mantenimiento de equilibrios morfofuncionales. Asociada a esta noción se incluyen los conceptos de desequilibrio y mecanismos compensatorios. Utilizamos la noción de desequilibrio (*sensu* ENLOW, 1975, 1990) como herramienta conceptual para entender tanto los procesos de crecimiento en el organismo sano como ciertas anomalías derivadas de la acen tuación de procesos ontogenéticos. La consideración de ciertas patologías como el resultado de crecimiento diferencial de las partes de un sistema permite hacer de la patología un criterio de contrastación de las direcciones de influencia morfogenética (SPERBER, 1989, ROSAS, 1992).

Del mismo modo, la aparición de patologías del tipo considerado en un proceso evolutivo hace de la paleopatología un criterio para la contrastación de procesos a nivel filogenético. Quiere esto decir que la paleopatología puede entenderse como una fuente de información paleobiológica en el campo de las relaciones ontogenia/filogenia. En este sentido, nuestro planteamiento persigue una concepción estructuralista de la paleopatología. Planteamos la hipótesis de que la evolución de un sistema puede llevar asociada ciertos tipos de enfermedad.

ARTROPATÍA TÉMPOROMANDIBULAR EN LOS HOMINIDOS DE ATAPUERCA

Una descripción detallada de las características de la muestra de los fósiles humanos de Atapuerca y su contexto geocronológico puede encontrarse en AGUIRRE *et al.* (1990) y ARSUAGA *et al.* (1993). En relación a la articulación

téporomandibular, la muestra incluye 4 cóndilos mandibulares con superficie articular y 8 ejemplares de hueso temporal que conservan región articular. Las características morfológicas de los ejemplares bajo estudio pueden encontrarse en ROSAS (1992; en prensa) para la mandíbula y en MARTÍNEZ (en prep.) para el hueso temporal. Los métodos de observación y las técnicas de estudio de los procesos patológicos han sido descritos por PÉREZ (en prensa) y PÉREZ & MARTÍNEZ (en prensa).

Seis de las ocho regiones articulares presentan signos de artropatía degenerativa. Entre los casos afectados seis corresponden a individuos adultos mientras que dos pertenecen a un mismo individuo inmaduro (AT-418 y AT-426) (PÉREZ y MARTÍNEZ, en prensa). Entre los ejemplares adultos afectados, dos son del lado derecho (AT-365 y AT-426) y tres del lado izquierdo (AT-124, AT-418 y AT-421). En todos los casos, la articulación téporomandibular ha sufrido alteraciones de forma, contorno y estructura, siendo bien patente el aplanamiento de la tuberosidad articular, cuya superficie ha pasado a ser de convexa a cóncava. Las lesiones afectan la tuberosidad en su totalidad, con la excepción de los ejemplares AT-365 y AT-421. El ejemplar AT-124 presenta un ribete marginal esclerótico en el extremo anterior de la cavidad glenoidea (PÉREZ, 1988). Entre los cóndilos mandibulares sólo el ejemplar AT-83 muestra signos de proceso degenerativo. Corresponde a un individuo inmaduro femenino.

La interpretación de estos hechos ha sido relacionada con un desgaste diferencial de las denticiones labial y yugal (PÉREZ, en prensa; PÉREZ & MARTÍNEZ, en prensa). En la muestra de Atapuerca puede observarse un temprano y más acentuado desgaste de la dentición anterior en comparación con la dentición posterior (BERMÚDEZ DE CASTRO, 1988). La asociación de este patrón de desgaste dental y la alta frecuencia de artropatía téporomandibular ha sido previamente interpretada como resultado de una descompensación mecánica debida a una desigual distribución de fuerzas entre las denticiones anterior y posterior (PÉREZ & MARTÍNEZ, en prensa). El marco de interpretación de la evidencia mencionada sigue el razonamiento clásico de la biomecánica de la masticación. No obstante, estos autores reconocen la posible influencia de factores relacionados con la arquitectura craneofacial de estos homínidos.

PROPUESTA DE UNA INTERPRETACIÓN ALTERNATIVA

El patrón morfogenético máxilofacial de los homínidos fósiles de Atapuerca ha sido inferido a partir de la morfología de la mandíbula (ROSAS, 1992). La

artropatía témporomandibular de los homínidos de Atapuerca es interpretada en el contexto del siguiente modelo.

El patrón morfogenético maxilofacial de los homínidos de Atapuerca se establece a través del desarrollo simultáneo de dos rotaciones morfogenéticas: una rotación matricial anterior y una rotación intramatricial posterior compensatoria. La rotación matricial queda definida del siguiente modo. Durante el crecimiento, la cara de los homínidos de Atapuerca experimenta un acentuado descenso ántero-descendente. Este crecimiento lleva consigo el desplazamiento de todas las estructuras faciales, incluida la mandíbula. El consiguiente desplazamiento ántero-inferior de la mandíbula supone el descenso del plano oclusal, de tal manera que se produce un desfase en el estado funcional del sistema. Para compensar el desequilibrio, la mandíbula experimenta una rotación intramatricial compensatoria. La rotación intramatricial se define como los cambios que tienen lugar en la superficie del hueso sin alterar la posición de un eje virtual interno que recorriera a la mandíbula. La rotación intramatricial se expresa como un conjunto de procesos de remodelación de la superficie del hueso con el fin de mantener estable el estado morfofuncional de oclusión. En las mandíbulas de Atapuerca, la rotación intramatricial se establece principalmente mediante la remodelación de la cara anterior de la sínfisis y borde anterior de la rama ascendente. Ambos procesos de remodelación tienen relación con el patrón de desgaste dental y la artropatía témporomandibular. Así, un fuerte incremento en sentido vertical de la región sinfisaria enfrenta a la mandíbula con el maxilar. Simultáneamente, el desplazamiento de la mandíbula en dirección posterior, evidenciado en la remodelación del borde anterior de la rama, implica un desequilibrio en la articulación témporomandibular. A través de la asociación de estos procesos, proponemos que el proceso degenerativo observado en la articulación témporomandibular de los homínidos de Atapuerca es el resultado de una sobrecarga morfogenética. Dicha sobrecarga morfogenética, por hipótesis, degenera en artropatía.

CONTEXTO EVOLUTIVO Y DISCUSIÓN DE LA HIPÓTESIS

La hipótesis filogenética generalmente aceptada para la evolución humana en Europa establece una relación de descendencia entre las poblaciones de Pleistoceno medio y los neandertales (STRINGER, 1984; TRINKAUS, 1988; ROSAS *et al.*, 1991). Según esta hipótesis, representantes de la especie *Homo erectus* dieron lugar, a través de un proceso evolutivo, a los neandertales. Como

formas intermedias se encontrarían los homínidos mesopleistocenos, siendo Atapuerca una referencia válida del proceso (ROSAS *et al.* 1991).

La morfología craniofacial de los neandertales ha sido objeto de múltiples interpretaciones (SMITH, 1983; TRINKAUS, 1983; RAK, 1986; DEMES, 1987; SPENCER & DEMES, 1993). La característica más distintiva de este grupo humano la constituye la posición retrasada de la musculatura masticatoria en relación a la dentición anterior. Entre los caracteres de la mandíbula que definen esta morfología se incluyen un amplio espacio retromolar y la localización del foramen mentoniano a nivel del M1. La mayor parte de los modelos citados interpretan la morfología craneofacial de los neandertales como una especialización de la dentición anterior para el ejercicio de actividades pesadas, ya alimenticias ya paramasticatorias. Estas interpretaciones derivan básicamente de la presencia de un elevado desgaste en la dentición anterior de los neandertales. Sin embargo, paradójicamente, los estudios biomecánicos del patrón craneofacial de los neandertales afirman una reducción en la eficacia mecánica del sistema, deducida de la posición más retrasada de los músculos masticatorios (SPENCER & DEMES, 1993). Por el contrario, nuestra interpretación de los caracteres diagnósticos de la mandíbula en la línea de evolución europea, se basa en los procesos morfogenéticos asociados a una basculación anterior de la base del cráneo. Dichos caracteres son la respuesta del soporte óseo ante la pérdida del equilibrio oclusal durante el desarrollo ontogenético. La presencia de artropatías en individuos inmaduros representa una dificultad a la interpretación funcional, mientras que toma más sentido la consideración de un origen estructural de la enfermedad.

A caballo entre las dos interpretaciones discutidas, algunos autores han propuesto datos e ideas que permiten una mejor delimitación del problema. Así, MULLER (1984) introduce una interesante correlación entre la artropatía degenerativa temporomandibular y el desequilibrio oclusal, originado por un elevado desgaste dental. Por otra parte, resultados obtenidos del análisis de series esqueléticas y de investigaciones clínicas, establecen como un factor fundamental en la aparición de desórdenes en la ATM, la pérdida de molares (BREITNER, 1941; LEEK, 1969; WEINBERG, 1987; SHERIDAN *et al.*, 1991). Desde el punto de vista biomecánico se interpreta que la pérdida de molares da lugar a una mayor carga mecánica en la dentición anterior, lo que desencadena cambios degenerativos en la articulación (SHERIDAN *et al.*, 1991). Sin embargo, para otros autores es el desequilibrio oclusal el que representa la causa de los desórdenes temporomandibulares. En el modelo de morfogénesis propuesto se vio cómo los caracteres morfológicos diagnósticos de la línea evolutiva bajo estudio se relacionaban con procesos de remodelación compensatoria ante un desequilibrio oclusal.

Por lo tanto, el proceso de evolución humana en Europa durante el Pleistoceno medio es un buen ejemplo de la asociación en un conjunto de características de forma que dan lugar a un patrón morfológico específico bien diferenciado (los neandertales), y el surgimiento de procesos patológicos íntimamente ligados a los mecanismos morfogenéticos que subyacen al cambio. Falta, no obstante, determinar un amplio conjunto de detalles que permitan explicar con minuciosidad la consecución del proceso, así como los ritmos y circunstancias que acentúan la expresión de la patología.

CONCLUSIÓN

Proponemos que la alta frecuencia de artropatía temporomandibular detectada en fósiles humanos de Atapuerca es una consecuencia más de las modificaciones evolutivas de estos homínidos. Esta hipótesis se basa en el modelo de morfogénesis propuesto por ROSAS (1992) para explicar la variabilidad de la muestra en su contexto filogenético. Dicho modelo establece que una basculación ántero-descendente de la base del cráneo da lugar a un desequilibrio oclusal. Para compensar la pérdida del equilibrio oclusal, la mandíbula experimenta una acentuada rotación intramatricial. Esta rotación intramatricial da lugar a una sobrecarga morfogenética en ambos extremos de la mandíbula: la dentición anterior y la articulación temporomandibular. La respuesta de estas regiones a la sobrecarga es, respectivamente, un elevado desgaste en la dentición anterior y procesos degenerativos en la ATM. Dicha interpretación es contraria a considerar, como primera causa determinante de los hechos mencionados, cualquiera de los clásicos factores etiológicos implicados en la artropatía, ya sea un avanzado grado de desgaste dental, bruxismo, etc. ya el empleo de la dentición anterior en actividades paramasticatorias. Según la hipótesis aquí defendida, tanto el accentuado desgaste de la dentición anterior como los procesos patológicos en la región temporomandibular, tienen su origen en una situación construccional concreta, alcanzada a través de un proceso evolutivo. Este planteamiento abre nuevas vías de investigación en paleopatología.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Ignacio Martínez la información prestada y la accesibilidad al material objeto de su tesis. Agradecemos sinceramente las recomendaciones de los referees anónimos, las cuales han supuesto una ayuda importante para la

mejora del manuscrito original. Este trabajo ha sido parcialmente subvencionado por la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (Proyecto No. PB 88-0615-C03-01) y por la Consejería de Cultura de la Junta de Castilla y León. Uno de los autores (AR) disfruta de una beca postdoctoral MEC/Fleming.

Recibido el día 15 de Diciembre de 1993

Aceptado el día 31 de Mayo de 1994

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, E., ARSUAGA, J.L., BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., CARBONELL, E., CEBALLOS, M., DíEZ, C., ENAMORADO, P., FERNÁNDEZ-JALVO, Y., GIL, E., GRACIA, A., MARTÍN-NAJERA, A., MARTÍNEZ, I., MORALES, J., ORTEGA, A.I., ROSAS, A., SÁNCHEZ, A., SÁNCHEZ, B., SESÉ, C., SOTO, E. & TORRES, T. (1990). The Atapuerca Sites and the Ibeas Hominids. *Human Evolution*, **5**, 1:55-73.
- ARSUAGA, J.L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A., CARRETERO, J.M. & CARBONELL, E. (1993). Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature*, **362**: 534-537.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1988): Dental diseases and Harris Lines in the fossil human remains from Atapuerca-Ibeas (Spain). *Journal of Paleopathology*, **1**(3): 131-146.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ARSUAGA, J.L. & PEREZ, P.J. (1987): Anomalías de desgaste cervical en molares humanos de Atapuerca. In: Aguirre, E., Carbonell, E. & Bermúdez de Castro, J.M., Eds. *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. I. Junta de Castilla y León, Consejería de Cultura y Bienestar Social: 359-366.
- BRACE, C.L. (1962): Cultural factors in the evolution of the human dentition. In: MONTAGU, M.F., Ed. *Culture and the Evolution of Man*. New York, Oxford University Press: 343-354.
- (1964): The fate of the «Classic» Neanderthals: a consideration of hominid catastrophism. *Current Anthropology*, **5**: 3-43.
- BREITNER, C. (1941). Further investigation of bone changes resulting from experimental orthodontic treatment. *American Journal of Orthodontics and Oral Surgery*, **27**: 605-632.
- DEMES, B. (1987). Another look at an old face. biomechanics of the Neandertal facial skeleton reconsidered. *Journal of Human Evolution*, **16**: 297-303.
- ENLOW, D.H. (1975): *Facial Growth*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, 1st. Edition.

- (1990): *Facial Growth*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, 3rd. Edition, 562 pp.
- HYLANDER, W.L. (1975). The human mandible: lever or link? *Am. J. Phys. Anthropol.*, **43**: 227-242.
- LEEK, F.F. (1969). Bite, attrition and associated oral conditions as seen in ancient Egyptian skulls. *Journal of Human evolution*, **1**: 289-295.
- PEREZ-PEREZ, A. (1988): Caracterización alimentaria y patológica de poblaciones a partir de restos esqueléticos. *I Reunión Nacional de la Asociación Española de Paleopatología*, Logroño, Junio 1988. Ed. Centro Médico Riojano: 43-47.
- PEREZ, P.J. (1988): Evidencia de artritis temporomandibular en el hombre fósil de Ibeas (Sierra de Atapuerca, Burgos). *I Reunión Nacional de la Asociación Española de Paleopatología*, Logroño, Junio 1988. Ed. Centro Médico Riojano: 43-47.
- (1989): Paleopatología del hombre fósil de Ibeas (Sierra de Atapuerca, Burgos). *VI Congreso Español de Antropología Biológica*, Bilbao, Septiembre 1989. Actas/Proceedings, Universidad del País Vasco: 403-411.
- (1991): Evidence of Disease and Trauma in the Fossil Man from Atapuerca-Ibeas (Burgos, Spain). *International Journal of Osteoarchaeology*, **1**: 253-257.
- (en prensa): Etiopathogeny of the temporomandibular lesions in Atapuerca Hominids. *Workshop on Human Evolution in Europe and the Atapuerca evidence*, 29 Junio - 3 Julio, 1992. Castillo de la Mota, Medina del Campo (Valladolid).
- PEREZ, P.J., ARSUAGA, J.L. y BERMUDEZ DE CASTRO, J.M. (1982): Atypical toothwear in fossil man. *Paleopathology Newsletter*, **39**: 11-13.
- PEREZ, P.J. & MARTINEZ, I. (1989): Evidence of temporomandibular arthrosis in the Middle Pleistocene Human Fossils from Atapuerca/Ibeas (Spain). *Journal of Paleopathology*, **3** (1): 15-18.
- (en prensa): Temporomandibular arthrosis in Human Fossils from the Middle Pleistocene site of Atapuerca/Ibeas (Burgos, Spain). *IXth. European Meeting of the Paleopathology Association*, 1st. - 4th. September, Barcelona 1992.
- MULLER, H. (1984). Un cas de dysfonction occlusale et ses repercussions sur l'articulation mandibulaire de Kerma (Soudan). *Proc V european meeting of the paleopathology association*. Siena University: 235-241.
- PICQ, P.G. (1990). *L'articulation temporo-mandibulaire des hominidés*. Cahiers de Paléontologie. CNRS Eds (Paris).
- RAK, Y. (1986). The neanderthal: a new look at an old face. *Journal of Human Evolution*, **15**: 151-164.
- RICHARDS, L.C. (1990): Tooth-Wear and temporomandibular Joint Change in Australian Aboriginal Populations. *American Journal of Physical Anthropology*, **82**: 377-384.
- ROSAS, A. (1992): *Ontogenia y filogenia de la mandíbula en la evolución de homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles de Atapuerca*. Tesis

- Doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, 551 pp, 9 láms.
- 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*, (Paris), **4**: 89-102.
- SANDISON, A.T. (1982). Trauma and arthritis in Pre-European contact australian aborigines. *Proc. Paleopathology Association*, 4th Meeting, Meddelburg/Antwerpen: 205-217.
- SHERIDAN, S.G, MITTLER, D.M., van GERBEN, D.P. & COVERT, H.H. (1991). Biomechanical association of dental and temporomandibular pathology in a medieval Nubian population. *American Journal of Physical Anthropology*, **85**: 201-205.
- SMITH, F.H. (1983): Behavioral interpretation of changes in craniofacial morphology across the archaic/modern *Homo sapiens* transition. In: Trinkaus, E., Ed. *The Mousterian Legacy: Human Biocultural Change in the Upper Pleistocene*, Oxford, BAR Int. Series, **164**: 141-162.
- SPENCER, M.A. & DEMES, B. (1993). Biomechanical analysis of masticatory system configuration in Neandertals and Inuits. *American Journal of Physical Anthropology*, **91**: 1-20.
- SPERBER, G.H. (1989): *Craniofacial Embriology*. Wright, London.
- STRINGER, C.B. (1984): The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **69**: 131-143.
- STROUHAL, E. (1982). Paleopathology of late period population of Abusir (Egypt). *Proc. Paleopathology Association*, 4th Meeting, Meddelburg/Antwerpen: 151-159.
- TRINKAUS, E. (1983): *The Shanidar Neandertals*. New York, Academic Press, 502 pp.
- (1988): The evolutionary origins of the neandertals or, why were there neandertals?. *L'Homme de neandertal*, 3, *L'Anatomie*, Liège: 11-29.
- WEDEL, A., CARLSSON, G.E. & SAGNE, S. (1978). Temporomandibular joint morphology in a medieval skull material. *Swedish Dental Journal* **2**: 177-187.
- WEINBERG, L.A. (1987). A conceptual overview of TMJ pain. *Dental Journal* **53**: 18-24.
- WOLPOFF, M.H. (1979): The Krapina dental remains. *American Journal of Physical Anthropology*, **50**: 67-114.
- (1980): *Paleoanthropology*. Alfred A. Knopf, New York, 379 pp.

