

Aproximación y comparativa en el estudio dental de diversas poblaciones prehistóricas

Approach to and comparison of the dental study of various prehistoric peoples

ALEJANDRO LEÓN CRISTÓBAL

Profesor contratado interino en Universidad de La Rioja.

E-mail: alleoncr@unirioja.es

Orcid ID: <https://orcid.org/0000-0002-3618-7212>

RECIBIDO: 30 DE MARZO DE 2021

ACEPTADO: 30 DE ABRIL DE 2021

Resumen: El presente trabajo busca mostrar, en primer lugar, las características morfológicas dentales de las especies *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*, denisovanos y *Homo floresiensis*. A partir de ello, el segundo objetivo principal es lograr un análisis comparativo de dichas morfologías entre las especies *Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis*.

A través de la antropología dental, el hallazgo de restos dentales en los yacimientos arqueológicos ha supuesto y supone un notable aumento de la información extraíble de estas poblaciones humanas. Gracias a ella, se ha podido extraer evidencias acerca de la dieta, de enfermedades y patologías bucales, de la evolución de la mandíbula y por consiguiente del tamaño de la parte craneoencefálica, o incluso de las dimensiones corporales de los individuos. La genética ha mostrado que algunas poblaciones actuales comparten ciertos genes antiguos, presentes en el ADN, con especies como los denisovanos, especialmente en el sureste asiático y

Oceanía. Se tratará asimismo el fenómeno de la hibridación entre especies, un hecho que parece cada vez más evidente entre especies y que influyó en gran medida en los rasgos morfológicos de estos grupos humanos. Por último, el descubrimiento de especies como *Homo floresiensis* plantea que la evolución tomó caminos muy dispares, todos ellos reflejados en la dentición de estos homínidos y, demostrando, por tanto, que queda todavía mucho por conocer en evolución humana.

Palabras Clave: Antropología dental, Dieta, Genética, Hibridación, Evolución humana.

Abstract: This paper aims to show, in the first place, the dental morphologic characteristics of the species *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*, Denisovans and *Homo floresiensis*. And from there, the second principal object is to attain a comparative analysis of such morphologies between the species *Homo sapiens* and *Homo neanderthalensis*.

CAUN 30 (2022): [1-28] 1-28

ISSN: 1133-1542. ISSN-e: 2387-1814

DOI: <https://doi.org/10.15581/012.30.002>

Through dental anthropology, dental remains findings in archeological sites has led and still leads to a significant increase in the amount of information that may be drawn from such human populations. Due to dental anthropology, evidence of diet, oral diseases and pathologies, evolution of the mandible and, therefore, of the size of the cranium and encephalon, even of the individual's body dimension have been extracted. Genetics have proven that some modern populations share ancient genes, present in DNA, with species such as Denisovans, primarily in Southeast Asia and

Oceania. Likewise, this paper will address the phenomena of hybridization in species, an increasingly clear event among species that had a major impact on morphologic traits of these human groups. Lastly, the discovery of species such as *Homo floresiensis* suggests that evolution took different forms, expressed in the dental remains of Homini and therefore demonstrating that there is still much to be know about human evolution.

Keywords: Dental Anthropology, Diet, Genetics, Hybridization, Human evolution.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento y la reconstrucción de las poblaciones humanas de la Prehistoria ha supuesto un claro objetivo para los prehistoriadores a lo largo del desarrollo de esta disciplina científica. La antropología y la prehistoria, dos fuentes de información clave para esta relevante cuestión, han trabajado unidas desentrañando algunas de las cuestiones humanas de mayor complejidad. Quizás la mayor incógnita se encuentre en el llamado proceso evolutivo, parco en información de no ser por las evidencias óseas y líticas que consiguen llegar hasta nuestro tiempo.

Una de estas importantes evidencias es la preservación de los restos dentales humanos (Ubelaker, 2007), tema en el que se centrará este texto a partir de las próximas líneas. Sin embargo, estos restos arqueológicos no son los únicos que pueden aportar una amplia información antropológica, pues otras cuestiones, como el estudio de los restos óseos o el análisis de los instrumentos y herramientas líticas, también permiten desentrañar algunos de los grandes interrogantes biológicos: sexo, edad, aspectos morfológicos, modos de vida, organización social, entre otros.

Los marcadores biológicos y sociales posibilitan la identificación de los sujetos objeto de estudio y permiten su comparación con otras muestras totalmente diferentes, un hecho a través del cual, se ha establecido, no sin ciertas problemáticas, la cuestión de las relaciones filogenéticas entre las diferentes especies humanas que han habitado el planeta.

En lo que respecta a la Antropología Dental cabe indicar que sus campos de estudio se extienden mucho más allá de la valoración de la propia morfología de los dientes, puesto que los análisis dentales también permiten conocer la edad del individuo según el desarrollo de estos (Turner *et al.*, 1991; Rodríguez-Cuenca, 2003), la dieta (De

la Rua y Arriaga, 2004; Estalrich *et al.*, 2017; Zilhao *et al.*, 2020; Fiorenza *et al.*, 2020), a través de los procesos de desgaste dentario, la presencia de enfermedades bucales y posibles causas de la muerte del individuo, como patologías observables en los restos dentales, septicemias, bacterias o incluso la posibilidad de extracción de material biológico como el ADN (Hervella *et al.*, 2015). El estudio, por ejemplo, del sarro acumulado en los dientes, ha permitido incluso la observación de afecciones bucales que van desde la gingivitis hasta abscesos y caries (Lozano *et al.*, 2013), cuestión que habría generado numerosas patologías dolorosas en el afectado, como la pérdida de dientes, imposibilidad de masticación o incluso la muerte del individuo (Weyrich *et al.*, 2017).

Incluso, estudios recientes, han abordado algunos factores que dejan su huella precisamente en estos restos, como las oscilaciones del cuerpo presentes en los individuos femeninos tras dar a luz o comenzar a padecer el proceso menopáusico (Cerrito *et al.*, 2020). Estos mismos trabajos también han permitido la observación de algunas enfermedades sistémicas y recurrentes a lo largo de la vida de las poblaciones humanas.

Estos estudios son precisamente los que se van a abordar en el presente trabajo, buscando mostrar una visión panorámica en diversas regiones geográficas de África y Eurasia acerca de la diversidad morfológica presente en la especie humana, concretamente en dos de las especies mejor conocidas: *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*, y de forma comparativa general con especies como los denisovanos u *Homo floresiensis*. El objetivo del presente trabajo es, por tanto, realizar una comparativa entre las especies anteriormente indicadas, tanto en aspectos morfológicos como de dieta, presencia de enfermedades en mayor o menor medida o características dentales recurrentes, con el fin de extraer así algunas conclusiones explicativas sobre las formas de vida de estas especies.

HOMO NEANDERTHALENSIS, SU DENTICIÓN Y OTROS

La especie *Homo neanderthalensis* ha sido ampliamente discutida por los círculos científicos y prehistóricos desde el origen del primer resto óseo encontrado en el Valle de Neander (Alemania) en 1856. Desde su descubrimiento, fue considerada como una especie salvaje, tosca, poco inteligente y nada parecida a los primeros *Homo sapiens*. Sin embargo, el estudio de sus evidencias arqueológicas, así como un mayor interés por las formas de vida de estos homínidos, ha provocado una auténtica explosión de información acerca de esta especie. Hoy, sabemos que enterraron a sus muertos (Trinkaus, 1985; Garralda, 2009; Rendu *et al.*, 2013), que cuidaron de sus ancianos y niños enfermos (Tilley, 2012; Trinkaus y Villotte, 2017; León-Cristóbal, 2020), que muy posiblemente estaban dotados de capacidades auditivas y lingüísticas similares a las de los humanos modernos (Krause *et al.*, 2007; Benítez-Burraco *et al.*, 2008) o que incluso pudieron llevar a cabo ciertas manifestaciones artísticas (Villaverde, 2020; White *et al.*, 2020). Esto último, sin embargo, presenta todavía un importante debate en el seno de la comunidad científica.

Los neandertales poseían características morfológicas muy diferenciadas con respecto a *Homo sapiens* (Garralda, 2005), como un prognatismo medio facial, una frente huidiza con un cráneo alargado, una cara masiva y grande con gran importancia de los senos maxilares y frontales, una mandíbula fuerte con raíces resistentes y grandes, una protuberancia occipital muy marcada, extremidades más cortas, mayor robustez y anchura del tórax. Todas ellas componen a una especie bien adaptada a las duras condiciones climáticas que se dan en Europa durante los intervalos más fríos. Su adaptación a estos climas conllevó cambios morfológicos importantes en su anatomía y en especial, en la parte craneomandibular (Azevedo *et al.*, 2017; Wroe *et al.*, 2018). Es aquí donde se pueden apreciar los cambios más importantes con respecto a la dentición neandertal y al crecimiento de la propia especie.

Estas variaciones quedan registradas desde la infancia en los dientes, no solo en el tamaño y morfología de estos, sino también en forma de dientes deciduos o permanentes. Los primeros, presentan en los neandertales un desarrollo rápido en su formación, formándose por ejemplo la corona de un segundo molar en aproximadamente 315 días (Macchiarelli *et al.*, 2006), mientras que en nuestra especie tarda aproximadamente entre 25 y 33 meses, o lo que es lo mismo, entre 760 y 1060 días aproximadamente. La rápida evolución dental para los molares en la especie neandertal, refleja la necesidad de una rápida adaptación y desarrollo del organismo frente a las dificultades del entorno en el que se habita.

Nuestra vulnerabilidad a los eventos climáticos y catastróficos (Finlayson y Carrión, 2007) es la que ha determinado en buena medida la presencia de nuestra especie en nuestro planeta hoy en día, imposibilitando la pervivencia de otras, como los neandertales. Esta adaptación no solo ha favorecido el rápido crecimiento dental, sino que también ha afectado intensamente a la longitud y resistencia de las propias raíces bucales, muy destacadas en la morfología neandertal en comparación con las de *Homo sapiens*. En este caso, las raíces dentales en los primeros se desarrollan de una forma mucho más lenta y espaciada en el tiempo en comparación con los segundos, que se completan en aproximadamente 8,3 años para los niños y 7,8 años para las niñas (Macchiarelli *et al.*, 2006: 749). Las raíces neandertales eso sí, son mucho más profundas y anchas, soportando un diente mayor en envergadura que el de los *Homo sapiens*, por lo que no es de extrañar la evolución lenta pero progresiva durante los dos primeros tercios del crecimiento de estas. Las evidencias halladas y analizadas en algunos yacimientos como La Chaise (Francia) (Zanolli *et al.*, 2020), reflejan que el tiempo de crecimiento de estas raíces dentales es de aproximadamente 8,9 años en niños y 8,54 años en niñas, un tiempo mucho mayor que el de los individuos *Homo sapiens*. Sin embargo, otros autores (Guatelli–Steinberg, 2009; Smith *et al.*, 2010) ponen en duda esta hipótesis de un crecimiento diferenciado entre ambas especies, mostrando la posibilidad de que los tiempos de crecimiento fueran más o menos similares.

Por otro lado, las líneas de *Perikymata*, presentes en el esmalte de los dientes y las cuales tienen un crecimiento que se acompaña con las llamadas líneas de Retzius y las estriaciones transversales que duran días durante la formación del diente, permiten la estimación del tiempo de duración de la formación del tejido (Turner *et al.*, 1991; Ramos–Muñoz y Bernal–Casasola, 2006), reflejando en gran medida la edad aproximada en la que los dientes deciduos dejan paso a la presencia de los permanentes. Estas metodologías dentales obtenidas a partir de cortes histológicos, microscopía o microCt permiten obtener un gran volumen de información, pero necesitan también de la presencia de otros elementos externos en el registro arqueológico, como, por ejemplo, la pervivencia de cálculos o sarro en los dientes.

La cantidad de información que se puede obtener de la presencia de sarro en los restos dentales es altísima, y permite la obtención mediante análisis de algunos aspectos alimenticios de gran valor científico. Dichos análisis también aportan una amplia información acerca de elementos bacterianos presentes en los cálculos dentales. Algunos estudios (Hardy *et al.*, 2015; Radini *et al.*, 2016; Weyrich *et al.*, 2017) sugieren por las evidencias analizadas, que este tipo de agentes encontrados en neandertales y *Homo sapiens* era diferente (en proporción) en muchos aspectos. Algunas de estas diferenciaciones claras se observan por ejemplo en la presencia de actinobacterias en los restos neandertales, una clase de bacterias Gram positivas que destacan por su presencia en el hábitat terrestre. Por el contrario, ocupan un espacio muy reducido en los restos de *Homo sapiens* analizados, donde son realmente abundantes en proporción los bacteroidetes, un grupo grande de bacterias Gram negativas con una amplia distribución en el medio ambiente y cuya presencia se encuentra en estrecha relación con la flora intestinal y la aparición de la obesidad (Ruiz–Álvarez, Puig–Peña y Rodríguez–Acosta, 2010) en los seres humanos.

Respecto a la dieta neandertal, se ha podido extraer una amplia relación de información procedente del análisis de los cálculos dentales (Radini *et al.*, 2016) de diferentes individuos hallados en diversos yacimientos como El Sidrón 1 y 2 (España) o Spy I y Spy II (Bélgica), pudiendo observarse que estos consumían habitualmente proteínas de origen animal obtenidas de grandes herbívoros (Weyrich *et al.*, 2017), como ciervos, mamuts lanudos o rinocerontes lanudos. Sin embargo, este alto consumo proteínico presente en la dieta de la mayoría de restos analizados, no siempre se cumple en todos ellos a nivel europeo, pues la importancia de la regionalización juega un papel clave también en la disponibilidad de la fauna y la vegetación presentes en cada territorio, y, por ende, en la alimentación de estas poblaciones humanas.

Algunas muestras revelan una mayor proporción de proteínas procedentes de otras especies animales como muflones, caballos o cabras, pero también un importante consumo de algunas especies vegetales como hongos y setas comestibles (Hardy *et al.*, 2012, 2015), que también debieron aportar un notable valor alimenticio a estas especies humanas. La ingesta regular de este tipo de elementos reflejaría la importancia concedida por estas sociedades prehistóricas a la recolección y al conocimiento del medio natural.

Este tipo de análisis dietéticos (Salazar–García, 2012) a partir de los restos de cálculos dentales, parecen sugerir que los grupos neandertales europeos, desarrollaron diferentes estrategias de subsistencia de manera acorde al entorno en el que se encontraban, así como a la mayor o menor disponibilidad de recursos alimenticios. Un hecho realmente curioso y muy relacionado precisamente con las estrategias de supervivencia y, efectivamente, con los restos dentales, es la evidencia de consumo de algunas especies vegetales analgésicas (Hardy *et al.*, 2013).

La presencia de estos restos en los análisis de cálculos dentales ha permitido determinar que algunos grupos neandertales consumieron en ocasiones herbáceas e incluso corteza de algunos árboles como el álamo (Weyrich *et al.*, 2017). Uno de los ejemplos más importantes que avalan esta hipótesis, se encuentra en el Sidrón I (Asturias, España), donde se halló entre los restos dentales, una secuencia correspondiente a esta especie vegetal. El individuo en cuestión presentaba un absceso dental (Hardy *et al.*, 2012), producido seguramente por la presencia de caries, o por una lesión o astillado no tratados del diente.

La utilización de materiales no comestibles como el álamo, el cual contiene ácido salicílico que actúa como analgésico natural (ingrediente activo que se puede encontrar en la aspirina), refleja que estos individuos conocían bien las propiedades medicinales de este árbol y las utilizaban en su favor para solventar los dolores producidos por septicemias, heridas dentales y abscesos bucales; así como un importante conocimiento del medio natural y el entorno que les rodeaba.

Sin embargo, los análisis de este individuo neandertal del Sidrón también reflejan una curiosidad relevante y es que se hallaron además secuencias de microorganismos orales como *Enterocytozoon bieneusi*, un patógeno que debió afectarle gravemente provocándole un trastorno gastrointestinal agudo (Weyrich *et al.*, 2017), por lo que seguramente requirió también de algún tipo de medicación natural para combatirla.

El tema de la limpieza bucal por parte de los grupos neandertales es también un tema de gran interés para los prehistoriadores. Algunos autores han observado evidencias de elementos no comestibles, como fibras vegetales o restos de cortezas que habrían sido utilizados de una forma extra–masticatoria (Radini *et al.*, 2016) por estos individuos. Resulta complicado asimilar estos restos de coníferas u otras especies vegetales en un contexto de higiene bucal, pero dado que no parecen ser elementos alimenticios, no se puede descartar dicha posibilidad.

Lo que sí parece más que evidente es la utilización de pequeñas ramitas a modo de palillos por parte de estos grupos humanos (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997; Rosas *et al.*, 2006; Urbanowski *et al.*, 2010). En Cova Foradà (Valencia, España) se hallaron evidencias de algunas enfermedades bucales presentes en un maxilar neandertal (20119 cal B.P.) (Subirà *et al.*, 2003), las cuales le habrían provocado importantes dolores en la zona y una inflamación continuada en las encías (Lozano *et al.*, 2013). Sin

embargo, tras la realización de análisis microscópicos, se pudo observar una serie de surcos presentes en los molares, signo evidente de la utilización de este tipo de palillos (Pérez–Pérez y Lalueza–Fox, 1994; Sun *et al.*, 2014) y que se han relacionado fundamentalmente con patologías bucales como la periodontitis. El uso de este tipo de utensilios en la boca, habría reducido paliativamente el dolor producido por la enfermedad. La conclusión a la que se llegó tras la recuperación y estudio de los restos del maxilar, es que el notable desgaste de los dientes tendría que ver con el importante uso de los mismos durante la masticación de una dieta rica en elementos duros y por tanto abrasiva para los mismos (Pérez, 2015), por lo que la utilización de estos elementos aliviaría los síntomas de la inflamación de las propias encías.

Al igual que los surcos presentes en los dientes son fácilmente interpretables, también existen otras cuestiones muy estudiadas en la morfología dental de los grupos neandertales, como, por ejemplo, el microdesgaste dental que sufre la superficie de la corona durante la vida (Turner *et al.*, 1991; El Zaatari y Hublin, 2014). El consumo de diferentes alimentos provoca distintas marcas y patrones en el esmalte de las coronas (Hlusko *et al.*, 2013), las cuales pueden ser estudiadas para averiguar si los alimentos consumidos eran duros, blandos o poseían cáscara. Asimismo, el estudio dental de las coronas permite la diferenciación entre los diversos grupos neandertales que habitaban el continente europeo, puesto que la diversidad de climas y ecosistemas reflejan un consumo diferenciado de productos animales y vegetales (Henry *et al.*, 2011). Prueba de ello es por ejemplo el consumo continuado de setas, piñas u otros elementos vegetales de forma mayoritaria en algunos puntos de la península ibérica (Hardy *et al.*, 2012; Radini *et al.*, 2016) o el consumo elevado de carne de una dieta basada en proteínas animales (Garralda *et al.*, 2019) de lugares como Francia o Alemania, donde las especies cazadas mayoritariamente eran ciervos, mamuts lanudos u otro tipo de especies de clima frío. Sin embargo, algunos estudios como el de El Zaatari y Hublin (2014), han mostrado en los elementos analizados que no existe una evidencia clara de que las oscilaciones del clima provocaran cambios significativos en las dietas de estos grupos humanos. No obstante, sí se han documentado algunos cambios culturales que habrían influido precisamente en la dieta de las poblaciones humanas del Paleolítico Superior, en contraposición con aquellas del Paleolítico Inferior.

Dichos análisis sobre el microdesgaste oclusal de los dientes supusieron una revolución pionera en el estudio tanto de las dietas como de algunos comportamientos prehistóricos, no obstante, también se desarrollaron otro tipo de análisis de microdesgastes, en este caso, vestibulares (Pérez–Pérez *et al.*, 2017), fundamentalmente en restos neandertales.

Un tema interesante y bien estudiado es la presencia de las llamadas líneas de hipoplasia. Estas líneas, presentes en el esmalte de los dientes, son una serie de manchas de color blanquecino, generalmente muy visibles en los incisivos superiores, que se producen cuando los dientes poseen cantidades inferiores a las normales de esmalte dental (El Zaatari, Harvati y Panagopoulou, 2013; Rosas *et al.*, 2015), lo cual se

encuentra muy relacionado con la presencia de enfermedades que sufrió el individuo, o, en muchos casos, con un fenómeno de malnutrición generado en ocasiones a raíz del destete de las crías. Este tipo de indicadores dentales funciona como un marcador de eventos de stress episódicos durante la formación del diente, puesto que estas líneas van formándose poco a poco conforme avanza en edad, permitiendo observar en qué momentos de la infancia existieron este tipo de eventos, en ocasiones alimenticios (Hlusko *et al.*, 2013).

Evidentemente, una de las afecciones mayormente presentes en el registro mandibular es la presencia de caries, un indicador de hábitos alimenticios, de forma de vida y de patologías bucales. Este tipo de factores lesivos observables se documentan en gran medida en las evidencias halladas de *Homo sapiens*, siendo ciertamente mucho más frecuentes en nuestros antepasados que en *Homo neanderthalensis*. Algunos estudios (Lebel y Trinkaus, 2001), han arrojado datos interesantes acerca de ciertas similitudes y diferencias entre ambas especies. Así, la presencia de lesiones por caries en la especie neandertal se documenta en algunas muestras, escasas eso sí, en comparación con los restos de *Homo sapiens*. Aproximadamente 4 de cada 1250 dientes analizados presentaban este tipo de factores lesivos, lo cual supone un 0,3% en los individuos neandertales.

Sin embargo, los mencionados estudios han sido realizados en el norte y centro de Europa, donde no había una alta disponibilidad de elementos ricos en fructosa como árboles frutales, arbustos o bayas. Siendo esto así resulta evidente que los análisis de muestras de latitudes más al sur de Europa, donde se concentran climas más benignos y apropiados para la presencia de estos recursos vegetales, arrojen datos mucho más significativos a este respecto. De hecho, se ha podido observar cómo la presencia de uno de los principales causantes de caries en neandertales, la bacteria *Streptococcus mutans* aumenta a medida que la dieta pasa a estar compuesta por cantidades más altas de fructosa e hidratos de carbono y deja una huella evidente y reconocible en el registro dental (Hardy *et al.*, 2013, 2015).

Las aportaciones de la Antropología Forense, en plena conexión con la Prehistoria, respecto al análisis de las evidencias neandertales halladas en yacimientos euroasiáticos permite la diferenciación entre dientes *ante mortem* (pérdida de estos en vida provocada por enfermedades bucales, golpes o eventos aleatorios) y *post mortem* (pérdida de estos tras el fallecimiento del individuo). La información extraíble de estas no solo tiene que ver con el conocimiento de la causa de la muerte del individuo, sino también con la capacidad de este para alimentarse, puesto que la pérdida en vida de varios dientes afectaría directamente a la calidad de vida de estos individuos, viendo mermada su capacidad de adaptación y volviéndose aún más complicada su supervivencia. No obstante, algunas publicaciones recientes han puesto en valor la realidad social, familiar y de grupo que tendrían los neandertales con aquellos individuos

incapaces de sobrevivir sin el apoyo y la ayuda de sus congéneres, no solo en un plano físico sino también mental (Cunha, 2016; León–Cristóbal, 2020), y no solo en lo concerniente a crías e infantes enfermos (Gracia *et al.*, 2010; Bonmatí *et al.*, 2011; Balzeau *et al.*, 2020), sino también a ancianos y tullidos.

LAS MORFOLOGÍAS DENTARIAS EN *HOMO SAPIENS*

Tras *Homo neanderthalensis*, cabe centrarse en las características más claras en lo que respecta a nuestra especie, *Homo sapiens*. Como se ha podido ver en el apartado anterior, existen importantes diferencias en lo que respecta a la dentición humana entre las distintas especies. Concretamente, entre *Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis*, las diferencias en la zona craneomandibular son acusadas, especialmente en lo que respecta a la dentición (Labajo–González *et al.*, 2007). Partiendo de la superficie craneoencefálica, se aprecia una bóveda craneal mucho más voluminosa y alargada en neandertales (Gunz *et al.*, 2012), una particularidad que, junto con la mayor capacidad craneal asociada a esta, permiten que la zona mandibular esté mucho más desarrollada que en los grupos de *Homo sapiens*. Este hecho repercute directamente en el tamaño de dientes e inserciones musculares alojadas en la mandíbula de estos individuos, siendo mucho más voluminosos en la zona medio facial que la especie *Homo sapiens*. Precisamente esta curiosa morfología facial es la que, según algunos estudios, habría permitido una gran adaptación al frío y una alta demanda energética (Azevedo *et al.*, 2017; Wroe *et al.*, 2018; García–Martínez *et al.*, 2020). Según algunos estudios, se ha podido comprobar que los individuos neandertales poseerían una mayor agudeza visual con respecto a *Homo sapiens* (García–Taberner *et al.*, 2018), todo ello a partir del análisis de la superficie endocraneal del occipital de los primeros, que muestra diferencias significativas con estos últimos.

Sin embargo, en lo que se refiere al desarrollo de la morfología cerebral, existen todavía ciertas reservas sobre que este sea dispar y diferenciado entre ambas especies. Algunos autores plantean que no existen demasiadas diferencias significativas entre las poblaciones de *Homo sapiens* y las de neandertales (Ponce de León *et al.*, 2016).

Estas primeras contarían con características craneoencefálicas propias desde los primeros individuos de la especie, pues diversas publicaciones recientes (Mounier y Mirazón, 2019) ponen de manifiesto que los ejemplares de mayor antigüedad encontrados en África poseerían ya características ciertamente modernas, como: un cráneo redondeado, una frente relativamente alta, pequeños surcos para alojar las cejas y una clara proyección facial. Juega un papel importantísimo en la morfología la hibridación entre neandertales y *Homo sapiens* que se produjo en Próximo Oriente tras la salida de estos últimos del continente africano, una cuestión que no solo podría haber alterado el flujo génico de nuestra especie (Riaño y Hervella, 2016; Petr *et al.*, 2020), sino que también podría haber influido decisivamente en desarrollos morfológicos claros. Los últimos estudios al respecto, confirman precisamente que esta hibridación entre ambas especies fue la norma y no la excepción (Hajdinjak *et al.*, 2021).

En lo que respecta a la zona mandibular y a la morfología dental de *Homo sapiens*, hay que señalar algunas características clave para entender las diferenciaciones con respecto a las poblaciones neandertales como: caninos muy reducidos en relación con nuestros molares, un esmalte dental grueso, una arcada dental ancha y con forma parabólica o la marcada ausencia de diastemas. Todas estas características se han relacionado en numerosas ocasiones con una dieta mayormente omnívora por parte de *Homo sapiens* (Pinilla *et al.*, 2016), pues el consumo de carne y pescado, pero también el de numerosos recursos vegetales (Zapata *et al.*, 2002) habrían favorecido nuestra morfología dental actual.

La ausencia de diastemas, un elemento característico de algunos primates no humanos y presente también en diversas especies de la evolución humana relativo a la separación de la dentición anterior, canino y postcanina. Se encuentra, además, muy relacionada con los comportamientos humanos modernos que se establecen entre las relaciones sociales y sexuales de las especies más modernas evolutivamente. La competencia sexual entre machos por la procreación con las hembras de un mismo grupo promovió el aumento de los caninos o colmillos, como forma de destacar entre los primeros, por lo que una vez que los grupos sociales se amplían en gran medida e interviene una mayor complejidad social y organizativa es cuando este dimorfismo sexual se pierde (Anaya–García *et al.*, 2015) y se reducen progresivamente las dimensiones dentales, ocupándose el hueco de los diastemas y reorganizándose la zona mandibular, como sucede ya en *Homo sapiens*.

Los dientes de las poblaciones de *Homo sapiens* son mucho más reducidos en dimensiones que los que presentan los individuos neandertales, y poseen además raíces menos anchas y alargadas que estos. Sin embargo, estas últimas son también muy fuertes y resistentes, por lo que, junto con las inserciones musculares de la mandíbula, capacitaban a estas poblaciones para el consumo de frutos silvestres y otros recursos vegetales predominantes en los momentos más templados y cálidos del Holoceno.

Estas poblaciones humanas, al poseer una capacidad craneal y un cuerpo mucho más estilizado y grácil, contarían con una dentición mucho más proporcionada que sus ancestros, un hecho que permitiría la mejor asimilación de nutrientes procedentes de la alimentación (Rosenberg *et al.*, 2006; Jiménez–Arenas *et al.*, 2014), lo que a su vez desembocaría en individuos mucho más resistentes metabólicamente, pudiendo recorrer mayores distancias y adaptándose mejor a los nuevos climas existentes a partir de la llegada del Holoceno. Es esta una de las razones por las que la adaptabilidad de *Homo sapiens* sería tan rápida y extensiva por todos los continentes (Jiménez–Arenas *et al.*, 2011; Serrano–Ramos, 2012; Pearson, 2013).

Algunos artículos (Gómez–Robles *et al.*, 2016) han puesto de manifiesto tras diversas investigaciones que la pretendida relación clásica entre el aumento del encéfalo y la reducción de los dientes, no sería tal, sino que, como principal hipótesis de esta cuestión, se trataría más bien del proceso de gracilización general que se comienza a

vislumbrar ya con *Homo sapiens*. Los datos obtenidos de los análisis realizados, muestran que las tasas de variación de las proporciones y de la geometría de los dientes en *Homo* han seguido un patrón de evolución neutro en el que han intervenido factores que nada tenían que ver a nivel ambiental o genético. Sin embargo, aquellos estudios que se han centrado en la evolución del encéfalo y del tamaño de este, muestran evidencias de que las proporciones y la forma del cerebro han evolucionado a diferente velocidad en los distintos representantes del género *Homo* (Rightmire, 2004, 2011). Parece más que probable, además, que en la especie *Homo neanderthalensis*, se produjo primero una gran reducción dental antes del incremento del tamaño del cerebro, un hecho que no guarda relación alguna entre una mayor inteligencia y una capacidad craneal superior. Por otro lado, una de las posibles causas de la reducción de la talla mandibular y de los dientes en *Homo sapiens*, sería la reducción general del tamaño de la cara y del cráneo (Gómez-Robles *et al.*, 2016) en base a esa gracilización que se indicaba anteriormente.

Sin embargo, la morfología dental en los humanos modernos parece ser ciertamente diferente dentro de una serie de parámetros de variabilidad establecidos y que permiten clasificar en gran manera a las poblaciones humanas recientes. Esta diferenciación es vista desde una perspectiva tanto global como regional, como una influencia clara de los factores medio-ambientales. Es decir, el tamaño del diente parece correlacionarse con este tipo de factores (Pérez-Pérez *et al.*, 2010), influyendo en gran medida en la variabilidad morfológica de este. Este tipo de estudios ecológicos han sido poco influyentes para el rango evolutivo de *Homo sapiens* y, sin embargo, parecen clarificar la idea de que los factores geográficos mundiales han determinado el desarrollo craneoencefálico, dentro de la propia variabilidad establecida en nuestra especie. Un ejemplo de ello, se puede observar en las poblaciones del continente africano, fundamentalmente en las del África subsahariana, como Kenia, Tanzania o Nigeria.

Estas poblaciones humanas poseen las tasas más altas de variabilidad en el tamaño de los dientes, siendo estos muy superiores en dimensiones a los establecidos para otras zonas geográficas mundiales. Se estima que el tamaño dental en melanesios, micronesios, aborígenes australianos (Hanihara y Ishida, 1995; 2005) o poblaciones subsaharianas, es de entre un 30 y un 35% superior al de otros grupos humanos del planeta (Hanihara, 2008). Por otro lado, también existen poblaciones con los rangos más bajos de tamaño para las proporciones dentales como algunas poblaciones aborígenes de Filipinas o Japón o las poblaciones euroasiáticas en general.

Todos estos factores evolutivos diferenciadores afectan en mayor o menor medida a los individuos en función de dichas condiciones ecológicas (Baab *et al.*, 2010), una cuestión que lleva a plantear para los inicios del linaje de *Homo sapiens* que estas poblaciones prehistóricas podrían haber sufrido variaciones semejantes dependiendo de su adaptación a los diferentes ecosistemas y entornos. Resulta evidente, además,

que entre aquellas poblaciones cazadoras–recolectoras aisladas genéticamente, los marcadores moleculares del ADN muestran variabilidades fenotípicas diferentes (Pérez–Pérez *et al.*, 2010), que afectan evidentemente a las morfologías dentales reflejadas en los individuos.

Hoy en día, gracias a la técnica ASUDAS, un sistema de clasificación de caracteres dentales elaborado por la *Arizona State University (Dental Anthropology System)* (Turner *et al.*, 1991), se pueden definir cinco modelos dentales principales para nuestra especie, *Homo sapiens sapiens*, que son: *Sundadonto*, para el sur y sureste de Asia; *Sinodonto*, para las poblaciones del norte de Asia (China, Japón, Siberia y nativos americanos); *Australo–Melanesio*, para Australia y Melanesia; *Caucásico*, para poblaciones de origen europeo; y *Subsahariano/Norteafricano*, cuyo origen parece remontarse a los 50 000 años aproximadamente (Pérez–Pérez *et al.*, 2010).

En lo que respecta a las cuestiones dietéticas de las poblaciones de *Homo sapiens* en relación con las poblaciones neandertales de Europa y Próximo Oriente, hay que señalar algunos hechos característicos e importantes sobre este respecto. Algunas publicaciones han propuesto que las variabilidades de los cambios climáticos producidas durante el Paleolítico Superior, habrían generado condiciones sumamente desfavorables para la adaptación de las poblaciones neandertales (Khrameeva *et al.*, 2014; El Zaatari *et al.*, 2016; Staubwasser *et al.*, 2018) en lo que a su dieta se refiere. Estas duras condiciones habrían afectado en gran medida a la estructuración de la dieta establecida para estas poblaciones necesitadas de ingentes cantidades de kilocalorías requeridas por su organismo (Jaouen *et al.*, 2019), y se ha podido observar algunas evidencias que parecen mostrar cambios en el comportamiento alimenticio de estas poblaciones (El Zaatari *et al.*, 2011) y también en la propia morfología de estas (Rosas *et al.*, 2011), en respuesta a esas oscilaciones climáticas características. Estas evidencias se ven reflejadas precisamente en los restos dentales hallados en yacimientos europeos y de Oriente Próximo, donde se habrían producido notables cambios tanto en la vegetación como en la fauna y las condiciones climáticas. Sin embargo, estas mismas variabilidades climáticas, parecen afectar en menor medida a las poblaciones de *Homo sapiens* a su salida del continente africano, posibilitando que se extiendan rápidamente por todos los continentes. Parece evidente, además, que no solo *Homo sapiens* poseía una importante adaptabilidad a los cambios climáticos, sino que, además, elaboró diferentes estrategias de explotación de recursos disponibles y una suerte de cultura (Cowgill *et al.*, 2015) que pudieron contribuir en gran medida a la pervivencia de nuestra especie frente a otras anteriores. Todas estas hipótesis han sido posibles gracias a los análisis computarizados de diferentes muestras tanto de *Homo sapiens* como de neandertales, y es aquí precisamente donde se aprecia que estas diferencias que poseían las poblaciones de *Homo sapiens* pudieron convertirse en una gran ventaja en el momento de contacto con las poblaciones neandertales (El Zaatari *et al.*, 2016; Hajdinjak *et al.*, 2021), resultando en la desaparición de estos últimos debido a la presión extra que ejercerían sobre ellos estos nuevos grupos procedentes del continente africano.

LOS DENISOVANOS Y SU RELACIÓN CON NEANDERTALES Y *HOMO SAPIENS*

El conocimiento de las poblaciones denisovanas ha experimentado en la última década un importante crecimiento en cuanto al volumen de información disponible acerca de estos grupos humanos ciertamente relacionados con neandertales y *Homo sapiens*. La cueva de Denisova en Altai (Siberia) ha proporcionado en las últimas excavaciones realizados numerosos hallazgos (Slon *et al.*, 2018; Jacobs *et al.*, 2019) relacionados con las evidencias dentales de estos individuos. Estos descubrimientos han permitido no solo secuenciar el 70% del genoma nuclear denisovano (Reich *et al.*, 2011; Meyer *et al.*, 2018), sino además conocer los rasgos más destacados de estas poblaciones siberianas. La importancia de este hallazgo reside en la importante afinidad genética que poseen poblaciones del sureste asiático con los genomas denisovanos. Dicha afinidad sugiere que parte del ADN de los denisovanos se encuentra en los ancestros comunes de poblaciones de Nueva Guinea, Australia y Filipinas.

Parece, por tanto, que las poblaciones denisovanas se extendieron no solo en el tiempo, sino también en un amplio espacio ecológico y geográfico, desde Siberia (donde se han encontrado los principales restos) hasta Asia tropical.

Si bien se sabe poco acerca de estas poblaciones humanas, los recientes hallazgos de la última década en la cueva de Denisova han fomentado un panorama rejuvenecedor para las teorías de hibridación y contacto entre poblaciones neandertales y de *Homo sapiens* con estos (Hubisz *et al.*, 2020; Rogers *et al.*, 2020). Evidentemente, las pruebas genéticas sugieren que la genética denisovana se dispersó espacialmente hacia el sureste asiático, llegando incluso a Oceanía. Además, las evidencias genéticas han mostrado la presencia de aportes génicos con un *Homo* de procedencia desconocida (Jacobs *et al.*, 2019) que habría divergido hace más de 1 millón de años.

Pese a que los hallazgos de denisovanos encontrados son más bien escasos, la mayoría responde a restos dentales aislados y en ocasiones bastante desgastados por el paso del tiempo. Una de estas evidencias fue un segundo molar inferior deciduo (Denisova 4), bastante desgastado, con una cronología aproximada de entre 139 000 y 184 000 años (Slon *et al.*, 2017), perteneciendo con total seguridad a una niña joven. Este molar, de grandes dimensiones, presenta una corona prácticamente desgastada y sólo se conserva una fina capa de esmalte en sus partes bucal, mesial y lingual. Únicamente se conserva un pequeño resto de la ranura bucal, fuertemente dañada.

Respecto a las raíces, estas se encuentran prácticamente reabsorbidas, mostrando solo una pequeña proporción en sus caras mesiobucal y mesiolingual. Esto indica que perteneció a un individuo muy joven, de entre 10 y 12 años de edad. Tras los análisis realizados, se pudo observar que las proporciones del segundo molar no encajan con las establecidas para las poblaciones de *Homo sapiens*, y, sin embargo, sí que se encuentran dentro de las variables neandertales.

Este hecho es un claro ejemplo de las características ciertamente modernas que poseían estos individuos, semejantes a los *Homo sapiens* arcaicos, pero a su vez, con una clara tendencia todavía a rasgos neandertales (Martín-Torres *et al.*, 2017), al menos en lo que a dentición se refiere.

Otro ejemplo realmente parecido al segundo molar anterior (Denisova 4) es el llamado Denisova 8, un posible tercer molar (M³) que pertenecería a un individuo adulto, seguramente macho. Este posee un tamaño muy similar al anterior y nuevamente se corresponde en el mosaico de rasgos establecido para neandertales y humanos anatómicamente modernos. Este molar superior posee cinco cúspides, si bien la parte mesial de la corona se encuentra bastante desgastada. Pese a que este molar ha sido analizado como un tercer molar superior, también existe una pequeña posibilidad de que se trate de un segundo molar superior, que ocupara la parte del tercer molar (Sawyer *et al.*, 2015), el cual no habría erupcionado. Sin embargo, esta posibilidad tiene en cuenta una desviación congénita que se conoce como agenesia dental, por la que el individuo carece de uno o varios dientes. Esta particularidad bucal es totalmente común en las poblaciones humanas modernas, pero, sin embargo, resulta ciertamente rara para homínidos arcaicos.

En el año 2020, se recuperó además un posible molar (170 000-190 000 años) y un diente deciduo (250 000 años) con cronologías diferentes procedentes de diversas capas estratigráficas que conforman el depósito arqueológico de la cueva de Denisova.

En el año 2019, un equipo internacional presentó el hallazgo de una mandíbula, con muchas probabilidades de pertenecer a un individuo denisovano. Este hallazgo encontrado en la cueva Karst Baishiya, en plena meseta tibetana, arrojó resultados muy concluyentes sobre la presencia denisovana (Chen *et al.*, 2019) en esta parte del continente asiático.

Ello reflejaría por tanto que las poblaciones denisovanas fueron capaces de adaptarse a ambientes totalmente diferentes dentro de su expansión territorial por el continente asiático e incluso a algunas zonas situadas a elevada altura, como es el caso de esta meseta siberiana. En lo que respecta a esta mandíbula hallada, cabe indicar que el grado de conservación de los dientes y las coronas de estos era bastante mala, quedando únicamente un segundo y un tercer molar con una conservación aceptable. Este segundo molar es quizás la pieza más significativa, puesto que presenta una rareza morfológica nada frecuente en los dientes de *Homo sapiens* no asiáticos. Este diente posee tres raíces, característica que sí es frecuente en más del 40% de casos en individuos de poblaciones asiáticas. Algunos estudios han confirmado esta proporción, indicando que es posible que la introgresión genética denisovana (Bailey, Hublin y Antón, 2019) forme parte de los rasgos de las poblaciones asiáticas en la actualidad.

En lo que respecta a la relación de las poblaciones denisovanas con *Homo sapiens* y neandertales, hay que indicar primeramente una estrecha relación filogenética, apreciable fundamentalmente en las variables obtenidas para los rasgos dentales entre estas poblaciones. Se documentan algunas características muy claras tras el análisis de los restos dentales neandertales y es que poseen unas proporciones notablemente grandes (Martín-Torres *et al.*, 2017) y además algunas particularidades que reflejan todavía rasgos morfológicos primitivos.

Los molares, fundamentalmente, son quizás los dientes más interesantes a este respecto y es que no presentan ninguna característica cercana a las variaciones establecidas para las poblaciones neandertales. Las raíces son generalmente divergentes y gruesas, una morfología que parece haber desembocado en un patrón típicamente asiático (Hanihara y Ishida, 2005).

Lo que sí parece evidente es que los fenómenos de hibridación de estas poblaciones denisovanas con *Homo sapiens* y neandertales pudieron influir significativamente en la pervivencia de las primeras. Pese a que estos guardan mucha más relación filogenética entre sí, se ha podido corroborar a partir de estudios y análisis genéticos que los denisovanos estaban estrechamente relacionados evolutivamente con los neandertales. Un ejemplo clarificador a este respecto es precisamente el hallazgo que se realizó en 2018 en la cueva de Denisova, donde se hallaron restos óseos de una niña denisovana cuyos progenitores eran madre neandertal y padre denisovano (Slon *et al.*, 2018), un ejemplo inequívoco de la hibridación entre estas poblaciones humanas. Precisamente, esta niña denisovana ha permitido la reconstrucción fiable del rostro y de la anatomía de estos individuos, gracias a una técnica basada en los mapas de metilación del ADN (Gokhman *et al.*, 2020). Por último, algunas evidencias observables en las herramientas líticas halladas en la Cueva de Denisova (Siberia) han permitido descubrir que estos homínidos emplearon tecnología lítica para extraer partes cárnicas de las carcasas animales (Bordes *et al.*, 2018), un hecho que potencia el interés de esta especie como grupo y que añade un punto más de información acerca de las actividades económicas y grupales que llevaron a cabo estas poblaciones humanas.

HOMO FLORENSIS, UNA ESPECIE DIFERENTE

Los hallazgos encontrados en la isla de Flores (Indonesia), concretamente en la cueva de Liang Bua y en el yacimiento de Mata Menge, evidenciaron la presencia de un pequeño homínido de alrededor de 106 cm y unos 32,5 kg de peso (94 000-13 000 años). Su bóveda craneal baja y más reducida que la de *Homo sapiens* y *Homo erectus* muestra valores que lo alejan de los humanos modernos (Brumm *et al.*, 2016). Las comparaciones realizadas en la cavidad craneoencefálica con respecto a otros homínidos muestran que existen varios rasgos coincidentes con poblaciones más arcaicas, como *Homo erectus* y *Homo habilis*.

Las características propias de la zona mandibular muestran claramente rasgos similares a *Homo habilis* o incluso a *Australopithecus* (Daegling *et al.*, 2014), como protuberancias mandibulares, molares relativamente grandes, coronas algo más reducidas en tamaño que las variables obtenidas para los primeros representantes del género *Homo* y *Australopithecus* o raíces dentales con características diferenciadoras de los primeros *Homo sapiens*.

Entre los restos hallados de este *Homo floresiensis*, se hallaron varias evidencias dentales: un primer canino, dos premolares y un primer molar. Sin embargo, estas poblaciones de *floresiensis* poseían algunas características singulares en lo concerniente a su dentición, como por ejemplo elevadas proporciones en los premolares o escaso tamaño en los primeros molares. Esta combinación de rasgos es totalmente desconocida en otros representantes del género *Homo* (Bermúdez de Castro, 2013) y supone una categorización dental totalmente diferente (Kaifu *et al.*, 2015) para estos pequeños homínidos.

Son muchas las teorías que ligan a los ancestros de *Homo floresiensis* con poblaciones de *Homo* arcaicos que habrían salido del continente africano hasta llegar al sureste asiático, desde donde a través de istmos o pequeños pasos naturales se habrían establecido en la isla de Flores. Sin embargo, otras apuntan a que se habría producido un fenómeno de insularidad de las poblaciones humanas asentadas en la isla, lo cual habría desembocado en un proceso de enanismo (Baab *et al.*, 2013; Young, 2020), una adaptación de algunas especies al medio ambiente, fundamentalmente en lugares con una gran escasez de recursos disponibles.

No solo se ha especulado con el origen de esta especie, sino que también resulta complicado de establecer su repentina desaparición de la isla, debido a los escasos restos que se han encontrado (Eckhardt *et al.*, 2014). El hallazgo de algunas evidencias óseas procedentes de poblaciones de *Homo sapiens* dio pie a diversas teorías que albergan la hipótesis de una repentina desaparición de estos grupos de reducido tamaño tras la llegada al sureste asiático de dichas poblaciones (Sutikna *et al.*, 2016), mucho más numerosas, mejor adaptadas al territorio y a los cambios climáticos, un hecho que recuerda en gran medida a la desaparición de las poblaciones neanderthales tras la expansión de *Homo sapiens* por el territorio euroasiático. Otros autores creen que las primeras poblaciones de *Homo floresiensis* pudieron tener mucho que ver con un proceso de hibridación entre los *Homo erectus* asiáticos y los primeros representantes de *Homo sapiens* en su salida del continente africano (Vannucci *et al.*, 2011). Esta posibilidad plantea una hibridación entre ambas especies, dando como resultado una especie híbrida (Martín-Torres *et al.*, 2017), adaptada al entorno insular de la isla de Flores, donde habría pervivido durante un gran tiempo hasta su total desaparición.

CONCLUSIONES

Para finalizar el presente trabajo se extraen a continuación las principales conclusiones que se han podido obtener a partir del desarrollo del mismo. Tras la realización de una revisión de aspectos relacionados con la dentición en diversas especies del registro fósil euro-asiático, concretamente de *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*, *Homo floresiensis* y denisovanos, se ha mostrado que la capacidad de información extraíble de los restos dentales y mandibulares es muy alta y permite la generación de conocimiento sobre las poblaciones humanas prehistóricas. Entre este conocimiento destacan: los interrogantes biológicos (edad, sexo, aspectos morfológicos...); la presencia de enfermedades bucales y patologías orales; aspectos relacionados con la dieta y el consumo de diferentes tipos de alimentos; las oscilaciones producidas en el cuerpo tras el parto; los patrones de crecimiento de las poblaciones humanas en individuos infantiles o el desarrollo y la formación de la parte craneomandibular.

A nivel de especies, se han observado las principales características diferenciadoras entre estas, destacando fundamentalmente la comparativa morfológica entre *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*, sumamente acusada en los aspectos craneoencefálicos. Con una bóveda craneal superior y más alargada que la de *Homo sapiens*, la dentición de las poblaciones neandertales se caracterizó a su vez por dientes grandes y mandíbulas masivas, mucho más desarrolladas que en estos. Como se ha podido comprobar, algunos estudios (Azevedo *et al.*, 2017; Wroe *et al.*, 2018; García-Martínez *et al.*, 2020) convergen en la hipótesis de que esta marcada morfología craneoencefálica fue una adaptación humana a las frías condiciones climáticas a las que estas poblaciones tuvieron que hacer frente, una cuestión, que, sin embargo, no se vislumbra en las poblaciones de *Homo sapiens*.

Por otro lado, la cuestión de la hibridación entre ambas poblaciones humanas ha cobrado una gran importancia en los últimos años, a raíz fundamentalmente del surgimiento de nuevos restos óseos y dentales que han favorecido nuevas hipótesis sobre la sistematización de las relaciones entre neandertales y *Homo sapiens* (Hajdinjak *et al.*, 2021).

Asimismo, se ha comprobado cómo la variabilidad fenotípica de *Homo sapiens*, afecta no solo por el espacio geográfico de nacimiento, por la raza o por el sexo de estos, sino que se refleja a través de todos estos factores en la dentición, estableciéndose una serie de categorías en grupos según estas diferencias: *Sundadontos*, *Sinodontos*, *Australo-Melanesios* y *Subsaharianos/Norteafricanos* (Pérez-Pérez *et al.*, 2010). Dicha variabilidad, mucho menos especializada que en neandertales, junto con una mayor adaptabilidad a diferentes entornos y oscilaciones climáticas, fueron, entre otros factores, los que contribuyeron a la pervivencia de nuestra especie y, posiblemente, a la desaparición de los neandertales del continente europeo (El Zaatari *et al.*, 2016; Hajdinjak *et al.*, 2021).

Precisamente, dentro de la importancia que cobra en recientes estudios el tema de la hibridación entre neandertales y *Homo sapiens*, se ha plasmado un nuevo escenario en el que intervendrían también las poblaciones denisovanas (Hubisz *et al.*, 2020; Rogers *et al.*, 2020). Esta hipótesis se demostró con el descubrimiento de una niña denisovana con clara ascendencia neandertal en su ADN (Slon *et al.*, 2018). Aunque se han encontrado hasta la fecha escasos restos fósiles de esta especie, algunos estudios han mostrado que las poblaciones asiáticas e incluso oceánicas poseerían en su ADN ciertos tramos genéticos denisovanos con los de otro *Homo* desconocido (Jacobs *et al.*, 2019), lo cual implicaría que la dispersión espacial de estos individuos fue muy superior a la que inicialmente se creía. Se espera que en los próximos años el hallazgo de nuevas evidencias denisovanas den paso a un conocimiento mucho más amplio de esta especie y de su aportación genética a neandertales y *Homo sapiens*.

Por último, las alusiones a *Homo floresiensis* se encuentran sesgadas por la escasez de los restos hallados. Pese a ello, recientes trabajos han mostrado no solo el estudio de la dentición de estos pequeños homínidos (Kaifu *et al.*, 2015), sino también las diferentes posibilidades evolutivas que explicarían tanto la inusual localización geográfica (Brumm *et al.*, 2016), como también las distópicas características morfológicas que caracterizaban a estas poblaciones humanas. La presencia de molares grandes con coronas relativamente pequeñas y protuberancias dentales, acerca a estos individuos a poblaciones de *Homo habilis* o *Australopithecus* (Daegling *et al.*, 2014), mostrando una proximidad mayor en los aspectos dentales hacia estas especies más arcaicas. El fenómeno de la insularidad parece estar detrás de las características morfológicas propias de estos pequeños individuos humanos (Baab *et al.*, 2013; Young, 2020), los cuales no habrían visto alterado su espacio vital hasta la llegada de *Homo sapiens* a las islas oceánicas. Al igual que con las poblaciones denisovanas, se espera que el hallazgo de nuevos restos óseos clarifique el origen de estos individuos y alumbre nuestro pasado, presente y futuro como especie.

AGRADECIMIENTOS

Tras la elaboración del presente artículo toca nombrar principalmente a quienes han posibilitado la labor de publicación del mismo. Agradecer fundamentalmente la encomiable labor de los tres revisores anónimos de la revista *Cuadernos de Arqueología de la Universidad de Navarra* por los que ha pasado este trabajo. Sus sugerencias, cambios y buenas palabras han servido notablemente para incrementar su valor científico y el propio conocimiento personal.

Agradecer también a la Universidad de Navarra y a la propia revista la oportunidad de publicación, así como a Javier Andreu Pintado, del Departamento de Historia de esta misma universidad, por su cercana atención y disponibilidad en todo momento.

Por último, pero no menos importante, mi especial agradecimiento a Irene Fernández López, a quien debo la excepcional labor de traducción de la presente obra, así como la atención y amabilidad que ha dispuesto en todo momento.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANAYA-GARCÍA, N.; ROSAS-GONZÁLEZ, A.; BASTIR, M.; ESTALRRICH, A.; GARCÍA-TABERNERO, A.; HUGUET, R.; DE LA RASILLA, M. y PASTOR, F. (2015). *Alometría y dimorfismo sexual del fémur de Homo sapiens y Homo neanderthalensis en un contexto evolutivo*. En *Current Trends in Paleontology and Evolution*, Domingo, L; Domingo, S; Fesharaki, O; García-Yelo, B; Gómez-Cano, A. R.; Hernández-Ballarín; Hontecillas, D.; Cantalapedra, J. L.; López Guerrero, P.; Oliver, A.; Pelegrín, J.; Pérez de los Ríos, M.; Ríos, M.; Sanisidro, Ó. y Valenciano, A. (eds.). XIII EJIP Conference Proceedings, 25-27, Cercedilla.
- AZEVEDO, S.; GONZÁLEZ, M. F.; CINTAS, C.; RAMALLO, V.; QUINTO-SÁNCHEZ, M.; MÁRQUEZ, F.; HÜNEMEIER, T.; PASCHETTA, C.; RUDERMAN, A.; NAVARRO, P.; PAZOS, B. A.; SILVA DE CERQUEIRA, C. C.; VELAN, O.; RAMÍREZ-ROZZI, F.; CALVO, N.; CASTRO, H. G.; PAZ, R. R. y GONZÁLEZ-JOSÉ, R. (2017). *Nasal airflow simulations suggest convergent adaptation in Neanderthals and modern humans*. PNAS, 114 (47), 12442-12447.
- BAAB, K. L.; FREIDLINE, S. E.; WANG, S. L.; y HANSON, T. (2010). *Relationship of cranial robusticity to cranial form, geography and climate in Homo sapiens*. Am J Phys Anthropol 141, 97-115.
- BABB, K. L.; McNULTY, K. P. y HARVATI, K. (2013). *Homo floresiensis contextualized: A geometric morphometric comparative analysis of fossil and pathological human samples*. PLoS ONE, 8 (7), 1-11.
- BALZEAU, A.; TURQ, A.; TALAMO, S. y DAUJEARD, C. (2020). *Pluridisciplinary evidence for burial for the La Ferrassie 8 Neanderthal child*. Scientific Reports, 10, (2020), 1-11.
- BENÍTEZ-BURRACO, A.; LONGA, V. M.; LORENZO, G. y URIAGEREKA, J. (2008). *Así habló (o tal vez no) el neandertal*. Teorema: Revista Internacional de Filosofía, 1 (27), 73-83.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; ARSUAGA, J. L. y PÉREZ, P. J. (1997). *Interproximal Grooving in the Atapuerca-SH Hominid Dentitions*. American Journal of Physical Anthropology, 102, 369-376.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. (2013). *Un viaje por la Prehistoria*. Akal, Madrid, 66-69.
- BONMATÍ, A.; GÓMEZ-OLIVENCIA, A.; ARSUAGA, J. L.; CARRETERO, J. M.; GRACIA, A.; MARTÍNEZ, I. y LORENZO, C. (2011). *El caso de Elvis el viejo de la Sima de los Huesos*. Dendra Médica, Revista de Humanidades, 10 (2), 138-146.
- BORDES, L.; FULLAGAR, R.; PRINSLOO, L. C.; HAYES, E.; BOZLIKIN, M. B.; SHUNKOV, M. V.; DEREVIANKO, A. P. y ROBERTS, R. G. (2018). *Raman spectroscopy of lipid micro-residues on Middle Palaeolithic stone tools from Denisova Cave, Siberia*. Journal of Archaeological Science, (95). 52-63.
- BRUMM, A.; VAN DEN BERGHG, G. D.; STOREY, M.; KURNIAWAN, I.; ALLOWAY, B. V.; SETIAWAN, R.; SETIYABUDI, E.; GRÜN, R.; MOORE, M. W.; YURNALDI, D.; PUSPANGRUM, M. R.; WIBOWO, U. P.; INSANI, H.; SUTISNA, I.; WESTGATE, J. A.; PEARCE, N. J. G.; DUVAL, M.; MEIJER, H. J. M.; AZIZ, F.; SUTIKNA, T.; VAN DER KAARS, S.; FLUDE, S. y MORWOOD, M. J.; (2016). *Age and context of the oldest known hominin fossils from Flores*. NATURE, (534), 249-264.

- CERRITO, P.; BAILEY, S. E.; HU, B. y BROMAGE, T. (2020). *Parturitions, menopause and other physiological stressors are recorded in dental cementum microstructure*. *Scientific Reports*, 10 (1), 1-10.
- CHEN, F.; WELKER, F.; SHEN, C. C.; BAILEY, S.; BERGMANN, I.; DAVIS, S.; XIA, H.; WANG, H.; FREIDLINE, S.; YU, T-L, SKINNER, M. M.; STELZER, S.; DON, G.; FU, Q.; DONG, G.; WANG, J.; ZHANG, D. y HUBLIN, J. J. (2019). *A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau*. *Nature*, (569), 409-420.
- COWGILL, L. W.; MEDNIKOVA, M. B.; BUZHILOVA, A. P. y TRINKAUS, E. (2015). *The Sunguir 3 Upper Paleolithic Juvenile: Pathology versus Persistence in the Paleolithic*. *International Journal of Osteoarchaeology*, 25, 176-187.
- CUNHA, E. (2016). *Compassion between humans since when? What the fossils tell us*. *Etnográfica*, 20 (3), 653-657.
- DAEGLING, D. J.; ASHOK-PATEL, B. y JUNGERS, W. (2014). *Geometric properties and comparative biomechanics of Homo floresiensis mandibles*. *Journal of Human Evolution*, 68, 36-46.
- DE LA RUA, C. y ARRIAGA-SASETA, H. (2004). *Patologías dentarias en San Juan Ante Portam Latinam y Longar (Neolítico final – Calcolítico)*. *Osasunaz*, 6, 239-301.
- ECKHARDT, R. B.; HENNEBERG, M.; WELLER, A. S. y HSÜ, K. J. (2014). *Rare events in earth history include the LB1 human skeleton from Flores, Indonesia, as a developmental singularity, not a unique taxón*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111 (33), 1-17.
- EL ZAATARI, S.; HARVATI, K. y PANAGOPOULOU, E. (2010). *Occlusal molar microwear texture analysis and the diet of the Neanderthal from Lakonis*. En *Diet, Economy and Society in the Ancient Greek World*, Voutsaki, S, y Valamoti, S.M. (eds.) Leuven-Paris-Walpole: Pharos supplement 1, 55-63.
- EL ZAATARI, S. y HUBLIN, J-J. (2014). *Diet of Upper Paleolithic Modern Humans: Evidence from Microwear Texture Analysis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 153 (4), 1-12.
- EL ZAATARI, S.; GRINE, F. E.; UNGAR, P. S. y HUBLIN, J. J. (2016). *Neandertal versus Modern Human Dietary Responses to Climatic Fluctuations*. *Plos ONE*, 11 (4), 1-17.
- ESTALRRICH, A.; EL ZAATARI, S. y ROSAS, A. (2017). *Dietary reconstruction of the El Sidrón Neandertal familial group (Spain) in the context of other Neandertal and modern hunter-gatherer groups. A molar microwear texture analysis*. *Journal of Human Evolution*, (104), 13-22.
- FINLAYSON, C. y CARRIÓN, J. S. (2007). *Rapid ecological turnover and its impact on Neandertal and other human populations*. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 213-222.
- FIORENZA, L.; BENAZZI, S.; ESTALRRICH, A. y KULLMER, O. (2020). *Chapter 3: Diet and cultural diversity in Neanderthals and modern humans from dental macrowear analyses*. En *Dental wear in evolutionary and biocultural contexts*, Schmidt, C. W. y Watson, J. T. (eds.), Academic Press, London, 39-72.
- GARCÍA-MARTÍNEZ, D.; BASTIR, M.; GÓMEZ-OLIVENCIA, A.; MAUREILLE, B.; GOLOVANOVA, L.; DORONICHEV, V.; AKAZAWA, T.; KONDO, O.; ISHIDA, H.; GASCHO, D.; ZOLLIKOFER, C. P. E.; PONDE DE LEÓN, M. y HEUZÉ, Y. (2020). *Early development of the Neandertal ribcage reveals a different body shape at birth compared to modern humans*. *Science Advances*, 6, 1-9.

- GARCÍA-TABERNERO, A.; PEÑA-MELIÁN, A. y ROSAS, A. (2018). *Primary visual cortex in neandertals as revealed from the occipital remains from the El Sidrón site, with emphasis on the new SD-2300 specimen. Journal of Anatomy*, 233, 33-45.
- GARRALDA, M. D. (2005). *Los neandertales en la Península Ibérica. Munibe*, 57, 289-314.
- GARRALDA, M. D. (2009). *Neandertales y manipulación de cadáveres. Estudios de Antropología Biológica*, 14 (II), 601-628.
- GARRALDA, M. D.; MAUREILLE, B.; LE CABEC, A.; OXILIA, G.; BENAZZI, S.; SKINNER, M. M.; HUBLIN, J. J. y VANDERMEERSCH, B. (2020). *The neanderthal teeth from Marillac (Charente, Southwestern France). Morphology, comparisons and paleobiology.*
- GOKHMAN, D.; MISHOL, N.; DE MANUEL, M.; DE JUAN, D.; SHUQRUN, J.; MESHORER, E.; MARQUES-BONET, T.; RAK, Y. y CARMEL, L. (2020). *Reconstructing Denisovan Anatomy Using DNA Methylation Maps. Cell*, 179: 180-192.
- GÓMEZ-ROBLES, A.; SMAERS, A. B.; HOLLOWAY, R. L.; POLLY, P. D.; y WOOD, B. A. (2017). *Brain enlargement and dental reduction were not linked in hominin evolution. PNAS*, 114 (3), 468-473.
- GRACIA, A.; MARTÍNEZ-LAGE, J. F.; ARSUAGA, J. L.; MARTÍNEZ, I.; LORENZO, C. y PÉREZ-ESPEJO, M. A. (2010). *The earliest evidence of true lambdoid craniosynostosis: the case of «Benjamina», a Homo heidelbergensis child. Child's Nervous System*, 26, 723-727.
- GUATELLI-STEINBERG, D. (2009). *Recent studies of dental development in neandertals: Implications for neandertal life histories. Evolutionary Anthropology*, 18, 9-20.
- GUNZ, P.; NEUBAUER, S.; GOLOVANOVA, L.; DORONICHEV, V.; MAUREILLE, B. y HUBLIN, J.-J. (2012). *A uniquely modern human pattern of endocranial development. Insights from a new cranial reconstruction of the Neandertal newborn from Mezmaiskaya. Journal of Human Evolution*, 62, 300-313.
- HAJDINJAK, M.; MAFESSONI, F.; SKOV, L.; VERNOT, B.; HÜBNER, A.; FU, Q.; ESSEL, E.; NAGEL, S.; NICKEL, B.; RICHTER, J.; MOLDOVAN, O. T.; CONSTANTIN, S.; ENDA-ROVA, E.; ZAHARIEV, N.; SPASOV, R.; WELKER, F.; SMITH, G. M.; SINET-MATHIOT, V.; PASKULÍN, L.; FEWLASS, H.; TALAMO, S.; REZEK, Z.; SIRAKOVA, S.; SIRAKOV, N.; McPHERRON, S. P.; TSANOVA, T.; HUBLIN, J. J.; PETER, B. M.; MEYER, M.; SKOGLUND, P.; KELSO, J. y PÄÄBO, S. (2021). *Initial Upper Palaeolithic humans in Europe had recent Neanderthal ancestry. NATURE*, (592), 253-269.
- HANIHARA, T. y ISHIDA, H. (1995). *Evolutionary significance of facial flatness in Australian aborigines and neighbouring populations. Perspectives in Human Biology*, (1), 85-98.
- HANIHARA, T. y ISHIDA, H. (2005). *Metric dental variation of major human populations. Am J Phys Anthropol*, 128, 287-298.
- HANIHARA, T. (2008). *Morphological variation of major human populations based on nonmetric dental traits. Am J Phys Anthropol*, 136, 169-182.

- HARDY, K.; HLUŠKO, L. J.; CARLSON, J. P.; GUATELLI-STEINBERG, D.; KRUEGER, K. L.; MERSEY, B.; UNGAR, P. S. y DEFLEUR, A. (2012). *Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus*. *Naturwissenschaften*, 99, 617-626.
- HARDY, K.; BUCKLEY, S. y HUFFMAN, M. (2013). *Neanderthal self-medication in context*. *ANTIQUITY*, 87, 873-878.
- HARDY, K.; BRAND-MILLER, J.; BROWN, K.; THOMAS, M. G. y COPELAND, L. (2015). *The importance of dietary carbohydrate in human evolution*. *The Quarterly Review of Biology*, 3 (90), 251-268.
- HENRY, A. G.; BROOKS, A. S. y PIPERNO, D. R. (2011). *Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium)*. *PNAS*, 108 (2), 486-491.
- HERVELLA, M.; IÑIGUEZ, M. G.; IZAGIRRE, N.; ANTA, A. y DE LA RÚA, C. (2015). *Nondes- tructive Methods for Recovery of Biological Material from Human Teeth for DNA Extraction*. *Journal of forensic sciences*, 1 (60), 136-141.
- HUBISZ, M. J.; WILLIAMS, A. L. y SIEPEL, A. (2020). *Mapping gene flow between ancient homi- nins through demography-aware inference of the ancestral recombination graph*. *PLoS Gene- tics*, 16 (8), 1-24.
- HLUSKO, L. J.; CARLSON, J. P.; GUATELLI-STEINBERG, D.; KRUEGER, K. L.; MERSEY, B.; UNGAR, P. S. y DEFLEUR, A. (2013). *Neanderthal Teeth from Moula-Guercy, Ardèche, France*. *American Journal of Physical Anthropology*, 151, 477-491.
- JAOUEN, K.; RICHARDS, M. P.; LE CABEC, A.; WELKER, F.; RENDU, W.; HUBLIN, J. J.; SORESSI, M. y TALAMO, S. (2019). *Exceptionally high $\delta^{15}N$ values in collagen single ami- no acids confirm Neanderthals as high-trophic level carnivores*. *PNAS*, 116 (11), 4928-4933.
- JIMÉNEZ-ARENAS, J. M.; PALMQVIST, P. y PÉREZ-CLAROS, J. A. (2011). *A probabilistic approach to the craniometric variability of the genus Homo and inferences on the taxonomic affinities of the first human population dispersing out of Africa*. *Quaternary International*, 243, 219-230.
- JIMÉNEZ-ARENAS, J. M.; PÉREZ-CLAROS, J. A.; ALEDO, J. C. y PALMQVIST, P. (2014). *On the Relationships of Postcanine Tooth Size with Dietary Quality and Brain Volume in Prima- tes: Implications for Hominin Evolution*. *BioMed Research International*, 1-11.
- KAIFU, Y.; KONO, R. T.; SUTIKNA, T.; SAPTOMO, E. W.; ROKUS, J. y AWE, D. (2015). *Unique Dental Morphology of Homo floresiensis and Its Evolutionary Implications*. *Plos ONE*, 10 (11), 1-27.
- KHRAMEEVA, E.; BOZEK, K.; HE, L.; YAN, Z.; JIANG, X.; WEI, Y.; TANG, K.; GELFAND, M. S.; PRUFER, K.; KELSO, J.; PAABO, S.; GIAVALISCO, P.; LACHMANN, M. y KHAITO- VICH, P. (2014). *Neanderthal ancestry drives evolution of lipid catabolism in contemporary Europeans*. *NATURE Communications*, 5 (3584), 1-8.

- KRAUSE, J.; LALUEZA-FOX, C.; ORLANDO, L.; ENARD, W.; GREEN, R.; BURBANO, H. A.; HUBLIN, J. J.; HÄNNI, C.; FORTEA, J.; DE LA RASILLA, M.; BERTRANPETIT, J.; ROSAS, A. y PÄÄBO, S. (2007). *The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neanderthals. Current Biology*, 17, 1908-1912.
- LABAJO-GONZÁLEZ, E.; CARRIÓN-BOLAÑOS, J. y ROBLEDO-ACINAS, M. M. (2007). *Dentición de neandertal. Gaceta Dental*, 184, 114-131.
- LEBEL, S.; ERIK TRINKAUS, E.; MARTINEZ-FAURE, M.; FERNANDEZ, P.; GUÉRIN, C.; RICHTER, D.; MERCIER, N.; VALLADAS, H. y WAGNER, G. A. (2001). *Comparative morphology and paleobiology of Middle Pleistocene human remains from the Bau de l'Aubèsier, Vauchuse, France*, 98 (20), 11097-11102.
- LEÓN-CRISTÓBAL, A. (2020). *El cuidado en los comportamientos sociales humanos durante la Prehistoria. Temperamentum*, 16, 1-5.
- LOZANO-RUIZ, M. (2013). *Estudio del desgaste a nivel microscópico de los dientes anteriores de los homínidos del yacimiento pleistocénico de Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos). Tesis Doctoral, Universitat Rovira i Virgili*, dirigida por: Bermúdez de Castro, José María y Eudald Carbonell i Roura.
- LOZANO, M.; EULÀLIA-SUBIRÀ, M.; APARICIO, J.; LORENZO, C. y GÓMEZ-MERINO, G. (2013). *Toothpicking and Periodontal Disease in a Neanderthal Specimen from Cova Foradà Site (Valencia, Spain). PLoS ONE*, 8 (10), 1-6.
- MACCHIARELLI, R.; BONDIOLI, L.; DEBENATH, A.; MAZURIER, A.; TOURNEPICHE, J. F.; BIRCH, W. y DEAN, C. (2006). *How neanderthal molar teeth grew. Nature*, (444), 748-751.
- MARTINÓN-TORRES, M.; WU, X.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; XING, S. y LIU, W. (2017). *Homo sapiens in the Eastern Asian Late Pleistocene. Current Anthropology*, (58), 434-448.
- MEYER, M.; KIRCHER, M.; GANSAUGE, M. T.; LI, H.; RACIMO, F.; MALLICK, S.; SCHRAIBER, J. G.; JAY, F.; PRÜFER, K.; DE FILIPPO, C.; SUDMANT, P. H.; ALKAN, C.; FU, Q.; DO, R.; ROHLAND, N.; TANDON, A.; SIEBAUER, M.; GREEN, R. E.; BRYC, K.; BRIGGS, A. W.; STENZEL, U.; DABNEY, J.; SHENDURE, J.; KITZMAN, J.; HAMMER, M. F.; SHUNKOV, M. V.; DEREVIANKO, A. P.; PATTERSON, N.; ANDRÉS, A. M.; EICHLER, E. E.; SLATKIN, M.; REICH, D.; KELSO, J. y PÄÄBO, S. (2012). *A high coverage genome sequence from an archaic denisovan individual. Science*, 338(6104). 1-132.
- MOUNIER, A. y MIRAZÓN-LAHR, M. (2019). *Deciphering African late middle Pleistocene hominin diversity and the origin of our species. Nature Communications*, 10:3406.
- PEARSON, O. M. (2013). *Hominin Evolution in the Middle-Late Pleistocene: Fossils, Adaptive Scenarios, and Alternatives. Current Anthropology*, 8 (54), 221-233.
- PÉREZ, J. A. (2015). *Cova Foradà (Oliva, Valencia). Serie arqueológica*, 24, 10-35.
- PÉREZ-PÉREZ, A. y LALUEZA-FOX, C. (1994). *Surcos interproximales en dientes prehistóricos y su atribución al uso repetitivo de palillos. Zephyrus*, 46, 95-102.

- PÉREZ-PÉREZ, A.; GALBANY, J.; ROMERO-RAMETA, A.; MARTÍNEZ, L. M. y ESTEBARANZ, F. (2010). *Origen y evolución de los dientes. De los cordados primitivos a los humanos modernos. Revista española de antropología física*, 31, 167-192.
- PÉREZ-PÉREZ, A.; LOZANO, M.; ROMERO, A.; MARTÍNEZ, L. M.; GALBANY, J.; PINILLA, B.; ESTEBARANZ-SÁNCHEZ, F.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; CARBONELL, E. y ARSUAGA, J. L. (2017). *The diet of the first Europeans from Atapuerca. Scientific Reports*, 7:43319, 1-8.
- PETR, M.; HAJDINJAK, M.; FU, Q.; ESSEL, E.; ROUGIER, H.; CREVECOEUR, I.; SEMAL, P.; GOLOVANOVA, L. V.; DORONICHEV, V. B.; LALUEZA-FOX, C.; DE LA RASILLA, M.; ROSAS, A.; SHUNKOV, M. V.; KOZLIKIN, M. B.; DEREVIANKO, A. P.; VERNOT, B.; MEYER, M. y KELSO, J. (2020). *The evolutionary history of Neandertal and Denisovan Y chromosomes*. (In press).
- PINILLA, B.; DENNISON, J.; PEREZ-PEREZ, A.; PUECH, B. y PUECH, P-F. (2016). *Usure dentaire et mode masticatoire de «La Dame du Cavillon» Variabilité de la nourriture des hommes modernes lors du dernier maximum glaciaire. En La grotte du Cavillon sous la falaise des Baousses Rousse Grimaldi, Vintimille, Italie: Etude anatomique du squelette de «la Dame du Cavillon», de Lumley, H. (Ed.), CNRS éditions, Paris, 60, 949-967.*
- PONCE DE LEÓN, M. S.; BIENVENU, T.; AKAZAWA, T. y ZOLLIKOFER, C. P. E. (2016). *Brain development is similar in Neanderthals and modern humans. Current Biology*, 26, 641-666.
- RADINI, A.; BUCKLEY, S.; ROSAS, A.; ESTALRRICH, A.; DE LA RASILLA, M. Y HARDY, K. (2016). *Neanderthals, trees and dental calculus: new evidence from El Sidrón. Antiquity*, 90, 290-301.
- RAMOS-MUÑOZ, J. y BERNAL-CASASOLA, D. (2006). *El proyecto Benzú, 250.000 años de historia en la orilla africana del Círculo del Estrecho: 30 preguntas y 10 opiniones*. Cádiz, Universidad de Cádiz, Servicio de publicaciones.
- RENDU, W.; BEAUVAL, C.; CREVECOEUR, I.; BAYLE, P.; BALZEAU, A.; BISMUTH, T.; BOURGUIGNON, L.; DELFOUR, G.; FAIVRE, J. P.; LACRAMPE-CUYAUBÈRE, F.; TAVORMINA, C.; TODISCO, D.; TURQ, A. Y MAUREILLE, B. (2013). *Evidence supporting an intentional Neandertal burial at La Chapelle-aux-Saints. Proceedings of the National Academic of Sciences*, 111 (1), 1-6.
- RIAÑO-VIVANCO, M. A. y HERVELLA-AFONSO, M. (2016). *El rastro genético de los neanderthales en los humanos modernos: introgresión de los alelos del antígeno leucocitario humano (HLA). Revista española de antropología física*, 37, 43-54.
- RIGHTMIRE, G. P. (2004). *Brain size and encephalization in Early to Mid-Pleistocene Homo. American Journal of Physical Anthropology*, 124, 109-123.
- RIGHTMIRE, G. P. (2011). *The evolution of cranial form in mid-Pleistocene Homo. South African Journal of Science*, 108 (3-4), 68-77.

- RODRÍGUEZ–CUENCA, J.V. (2003). *Cap. VIII – Presión ambiental, dieta y enfermedades dentales. En Dientes y diversidad humana: avances de la antropología dental*, Rodríguez–Cuenca, J.V. (Coord.), Bogotá, Universidad Nacional de Colombia: 117-138.
- ROGERS, A. R.; HARRIS, N. S. y ACHENBACH, A. A. (2020). *Neanderthal–Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. Science Advances*, 6, 1-7.
- ROSAS, A.; MARTINEZ–MAZA, C.; BASTIR, M.; GARCÍA–TABERNERO, A.; LALUEZA–FOX, C.; HUGUET, R.; ORTIZ, J. E.; JULIÀ, R.; SOLER, V.; DE TORRES, T.; MARTÍNEZ, E.; CAÑAVERAS, J. C.; SÁNCHEZ–MORAL, S.; CUEZVA, S.; LARIO, J.; SANTAMARÍA, D.; DE LA RASILLA, M. y FORTEA, J. (2006). *Paleobiology and comparative morphology of a Late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. PNAS*, 103 (51), 19266-19271.
- ROSAS, A.; GARCÍA–TABERNERO, A.; ESTALRRICH, A.; GARCÍA–VARGAS, S.; BASTIR, M.; LALUEZA–FOX, C.; HUGUET–PÁMIÉS, R.; PEÑA–MELIÁN, A.; SANTAMARÍA–ÁLVAREZ, D.; DE LA RASILLA, M. y FORTEA–PÉREZ, F. J. (2011). *La imagen de los neandertales a la luz de los últimos descubrimientos, el caso de El Sidrón (Asturias). Arqueología, Paleontología y Geomorfología del Cuaternario en España: X aniversario del Seminario Francisco Sousa (La Rinconada, Sevilla)*, Fernández–Caro, J.J. y Baena Escudero, R. (Coords.), Sevilla, Ecomática, Industria Gráfica, 95-122.
- ROSAS, A.; ESTALRRICH, A.; GARCÍA–TABERNERO, A.; HUGUET, R.; LALUEZA–FOX, C.; RÍOS, L.; BASTIR, M.; FERNÁNDEZ–CASCÓN, B.; PÉREZ–CRIADO, L.; RODRÍGUEZ–PÉREZ, F.J.; FERRANDO, A.; FERNÁNDEZ–CEREZO, S.; SIERRA, E.; DE LA RASILLA, M. (2015). *Investigación paleoantropológica de los fósiles neandertales de El Sidrón (Asturias, España)*, 29 (3-4), 77-94.
- ROSENBERG, K. R.; ZUNÉ, L. y RUFF, C. B. (2006). *Body size, body proportions, and encephalization in a Middle Pleistocene archaic human from northern China. PNAS*, 103 (103), 3552-3556.
- RUIZ–ÁLVAREZ, V.; PUIG PEÑA, Y. y RODRÍGUEZ–ACOSTA, M. (2010). *Microbiota intestinal, sistema inmune y obesidad. Revista Cubana de Investigaciones Biomédicas*, 29 (3), 364-397.
- SALAZAR–GARCÍA, D. C. (2012). *Reconstrucción directa de la dieta mediante análisis de isótopos estables del carbono y del nitrógeno en individuos del Paleolítico Medio y Superior europeo. En Biodiversidad humana y Evolución*, Turbón–Borrega, D.; Fañanás–Saura, L.; Rissech–Badalló, C. y Rosa de la Cruz, A. (Eds.), Barcelona, Universidad de Barcelona, 270-276.
- SAWYER, S.; RENAUD, G.; VIOLA, B.; HUBLIN, J. J.; GANSAUGE, M.–T.; SHUNKOV, M. V.; DEREVIANKO, A. P.; PRÜFER, K.; KELSO, J. y PÄÄBO, S. (2015). *Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. PNAS*, 112 (51), 15696-15700.
- SERRANO–RAMOS, A. (2012). *Patrones y tendencias en la encefalización del género Homo. @arqueología y Territorio*, 9, 1-17.
- SLON, V.; MAFESSONI, F.; VERNOT, B.; DE FILIPPO, C.; GROTE, S.; VIOLA, B.; HAJDINJAK, M.; PEYRÉNE, S.; NAGEL, S.; BROWN, S.; DOUKA, K.; HIGHAM, T.; KOZLIKIN, M. B.; SHUNKOV, M. B.; DEREVIANKO, A. P.; KELSO, J.; MEYER, M.; PRÜFER, K. y PÄÄBO, S. (2018). *The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. Nature*, (561), 113-116.

- SMITH, T. M.; TAFFOREAU, P.; REID, D. J.; POUÉCH, J.; LAZZARI, V.; ZERMENO, J. P.; GUATELLI-STEINBERG, D.; OLEJNICZAK, A. J.; HOFFMAN, A.; RADOVICIC, J.; MAKAREMI, M.; TOUSSAINT, M.; STRINGER, C. y HUBLIN, J. J. (2010). *Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals*. *PNAS*, 49 (107), 20923-20928.
- STAUBWASSER, M.; DRĂGUSIN, V.; ONAC, B. P.; ASSONOV, S.; ERSEK, V.; HOFFMANN, D. L. y VERES, D. (2018). *Impact of climate change on the transition of Neanderthals to modern humans in Europe*. *PNAS*, 115 (37), 9116-9121.
- SUBIRÀ, M. E.; CAMPILLO, D.; GIMENO, E.; APARICIO, J.; FIEGO, J.; PÉREZ-PÉREZ, A. y VILA, S. (2003). *Estudio de los restos humanos procedentes de la Cova Foradà, procedentes de Oliva (Valencia)*. *Antropología y Diversidad*, 520-528.
- SUN, C.; XING, S.; MARTÍN-FRANCÉS, L.; BAE, C.; LIU, L.; WEI, G. y LIU, W. (2014). *Interproximal grooves on the Middle Pleistocene hominin teeth from Yiyuan, Shandong Province: New evidence for tooth-picking behavior from eastern China*. *Quaternary International*, 354, 162-168.
- SUTIKNA, T.; TOCHERI, M. W.; MORWOOD, M. J.; SAPTOMO, E. W.; JATMIKO; ROKUS-DUE, A.; WASISTO, S.; WESTAWAY, K. E.; AUBERT, M.; LI, B.; ZHAO, J-X.; STOREY; ALLOWAY, B.V.; MORLEY, M. W.; MEIJER, H. J. M.; VAN DEN BERGH, G.D.; GRÜN, R.; DOSSETO, A.; BRUMM, A.; JUNGERS, W. L. y ROBERTS, R. G. (2016). *Revised stratigraphy and chronology for Homo floresiensis at Liang Bua in Indonesia*. *Nature*, (532), 366-382.
- TILLEY, L. (2012). *The Bioarchaeology of Care*. *Society for American Archaeology. The Archaeological Record*, 12 (3), 1-6.
- TRINKAUS, E. (1985). *Pathology and the posture of the La Chapelle-aux-Saints Neandertal*. *American Journal of Physical Anthropology*, 67, 19-41.
- TRINKAUS, E. y VILLOTTE, S. (2017). *External auditory exostoses and hearing loss in the Shanidar 1 Neandertal*. *PLoS ONE*, 12 (10), 1-11.
- TURNER, C. G.; NICHOL, C. R. y SCOTT, R. (1991). *Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental Anthropology System*. *Advances in Dental Anthropology*, 13-31.
- UBELAKER, D. (2007). *Enterramientos humanos. Excavación, análisis, interpretación*. *Munibe Suplemento*, Sociedad de Ciencias Aranzadi Zientzia Elkarte, 24.
- URBANOWSKI, M.; SOCHA, P.; DABROWSKI, P.; NOWACZEWSKA, W.; SADAKIERSKA-CHUDY, A.; DOBOSZ, T.; STEFANIAK, K. y NADACHOWSKI, A. (2010). *The first Neanderthal tooth found North of the Carpathian Mountains*. *Naturwissenschaften*, 97 (4), 411-415.
- VANNUCCI, R. C.; BARRON, T. F. y HOLLOWAY, R. L. (2011). *Craniometric ratios of microcephaly and LB1, Homo floresiensis, using MRI and endocasts*. *PNAS*, 108 (34), 14043-14048.
- VILLAVERDE, V. (2020). *La mirada neandertal: Orígenes del arte visual*. Valencia: Universitat de Valencia, Servei de Publicacions.

- WEYRICH, L. S.; DUCHENE, S.; SOUBRIER, J.; ARRIOLA, L.; LLAMAS, B.; BREEN, J.; MORRIS, A. G.; ALT, K. W.; CARAMELLI, D.; DRESELY, V.; FARRELL, M.; FARRER, A. G.; FRANCKEN, M.; GULLY, N.; HAAK, W.; HARDY, K.; HARVATI, K.; HELD, P.; HOLMES, E. C.; KAIDONIS, J.; LALUEZA-FOX, C.; DE LA RASILLA, M.; ROSAS, A.; SEMALL, P.; SOLTYSIAK, A.; TOWNSEND, G.; USAI, D.; WAHL, J.; HUSON, D. H.; DOBNEY, K. y COOPER, A. (2017). *Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus*. *Nature*, (544), 357-361.
- WHITE, R.; BOSINSKI, G.; BOURRILLON, R.; CLOTTES, J.; CONKEY, M. W.; CORCHÓN RODRÍGUEZ, S.; CORTÉS-SÁNCHEZ, M.; DE LA RASILLA-VIVES, M.; DELLUC, B.; DELLUC, G.; FERUGLIO, V.; FLOSS, H.; FOUCHER, P.; FRITZ, C.; FUENTES, O.; GARATE, D.; GONZÁLEZ-GÓMEZ, J.; GONZÁLEZ-MORALES, M. R.; GONZÁLEZ PUMARIEGA SOLIS, M.; GROENEN, M.; JAUBERT, J.; ARÁNZAZU MARTÍNEZ AGUIRRE, M.; MEDINA-ALCAIDE, M. A.; MORO-ABADIA, O.; ONTAÑÓN PEREDO, R.; PAILLET-MAN-ESTIER, E.; PAILLET, P.; PETROGNANI, S.; PIGEAUD, R.; PINÇON, G.; PLASSARD, F.; RIPOLL-LÓPEZ, S.; RIVERO-VILÀ, O.; ROBERT, E.; RUIZ-REDONDO, A.; RUIZ-LÓPEZ, J. F.; SAN JUAN-FOUCHER, C.; SANCHI-DRIÁN-TORTI, J. L.; SAUVET, G.; SIMÓN-VALLEJO, M. D.; TOSELLO, G.; UTRILLA, P.; VIALOU, D. y WILLIS, M. D. (2020). *Still no archaeological evidence that Neanderthals created Iberian cave art*. *Journal of Human Evolution*, 102640 (144), 1-7.
- WROE, S.; PARR, W. C. H.; LEDOGAR, J. A.; BOURKE, J.; EVANS, S. P.; FIORENZA, L.; BENAZZI, S.; HUBLIN, J. J.; STRINGER, C.; KULLMER, O.; CURRY, M.; RAE, T. C. y YOKLEY, T. R. (2018). *Computer simulations show that Neanderthal facial morphology represents adaptation to cold and high energy demands, but not heavy biting*. *Proceedings Royal Society B*, 285, 1-8.
- YOUNG, C. B. (2020). *Static allometry of a small-bodied omnivore: body size and limb scaling of an island fox and inferences for Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution*, 149, 1-10.
- ZANOLLI, C.; GENOCHIO, L.; TOURNEPICHE, J-F.; MAZURIER, A. y MACCHIARELLI, R. (2020). *The Neanderthal mandible BD 1 from La Chaise-deVouthon Abri Bourgeois-De-launay (Charente, Southwestern France, OIS 5e). Dental tissue proportions, cortical bone distribution and endostructural asymmetry*. *Paleo, revue d'archéologie préhistorique*, 30 (2), 346-359.
- ZAPATA, L.; CAVA, A.; IRIARTE, M. J.; BARAYBAR, J. P. y DE LA RÚA, C. (2002). *Mesolithic plant use in the western Pyrenees: implications for vegetation change, use of wood and human diet*. En *Hunter-gatherer archaeobotany: perspectives from the northern temperate zone*, Mason, S. L. R. y Hather, J. G. (Eds.), Institute of Archaeology, University College London, 96-107.
- ZILHAO, J.; ANGELUCCI, D. E.; ARAÚJO-IGREJA, M.; ARNOLD, L. J.; BADAL, E.; CALLAPEZ, P.; CARDOSO, J. L.; D'ERRICO, F.; DAURA, J.; DEMURO, M.; DESCHAMPS, M.; DUPONT, C.; GABRIEL, S.; HOFFMANN, D. L.; LEGOINHA, P.; MATIAS, H.; MONGE-SOARES, A. M.; NABAIS, M.; PORTELA, P.; QUEFFELEC, A.; RODRIGUES, F. y SOUTO, P. (2020). *Last interglacial Iberian neandertals as fisherhunter-gatherers*. *Science*, (367), 1443-1457.

