



Universidad
Zaragoza



Facultad de
Filosofía y Letras
Universidad Zaragoza

Trabajo Fin de Máster

Reconstrucción de paleodietas homínidas a
partir de análisis de isótopos estables

Hominid paleodietary reconstruction from stable isotope analysis

Autor:

Jordi Rubio Parias

Directores:

Carlos Mazo Pérez

Marta Alcolea Gracia

Facultad de Filosofía y Letras

Departamento de Ciencias de la Antigüedad

Curso 2019-2020

RESUMEN:

En este trabajo realizamos una aproximación a los datos publicados hasta la fecha sobre la alimentación de las especies más importantes de homínidos del Plio-Pleistoceno. Para ello, nos centraremos principalmente en los análisis isotópicos, utilizados en la reconstrucción paleodietaria desde la década de los 70. El estudio de las paleodietas homínidas a partir de técnicas de análisis como los análisis de isótopos estables destruye viejos paradigmas. No obstante, los resultados que nos ofrecen estos estudios son a menudo difíciles de interpretar, además, la información que nos aportan es en ocasiones contradictoria con los datos obtenidos tanto a través de otras técnicas analíticas, como de las evidencias de carácter secundario que nos ofrece el registro fósil. En este trabajo sometemos a debate todas estas informaciones en las especies seleccionadas, ofreciendo un discurso crítico acerca de nuestro conocimiento de la alimentación de nuestros ancestros.

Palabras clave: isótopos estables, paleodieta, homínidos, Plio-Pleistoceno.

ABSTRACT:

This work, constitutes an approach to the data published to the most important Plio-Pleistocene hominids feeding from the available data published so far. To achieve this, we mainly focus on the isotope analysis used on the paleodietary reconstruction since the 70's. This study of the hominid paleodiet from stable isotopes destroys old paradigms, and also, the information can go against the data obtained through other analytical techniques, as well as the secondary evidences from the fossil record. In this work, we debate all this information from selected species, offering a critical speech about our knowledge of our ancestors feeding.

Key words: stable isotopes, paleodiet, hominids, Plio-Pleistocene

Índice

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Justificación del trabajo.....	1
1.2. Estado de la cuestión.	2
1.3. Objetivos y metodología.	4
2. APROXIMACIÓN A LAS DIETAS HOMININAS EN EL PLIO-PLEISTOCENO	6
2.1. Los isótopos estables y su aplicación.	6
2.1.1. Principios generales.	7
2.1.2. Técnicas de análisis	11
2.1.3. Isótopos más utilizados.....	12
2.1.3.1. Carbono (C).....	12
2.1.3.2. Nitrógeno (N).....	13
2.1.3.3. Oxígeno (O).....	14
2.1.3.4. Hidrógeno (H).....	14
2.1.3.5. Azufre (S).....	15
2.1.3.6. Estroncio (Sr).....	16
2.1.3.7. Zinc (Zn).....	17
2.2. Otras técnicas.....	21
2.2.1. Análisis de oligoelementos.....	21
2.2.2. Desgaste y patrón de estriación dentaria.....	23
2.2.3. Marcadores de enfermedades y <i>stress</i> episódicos.....	25
2.2.3.1. Evidencias dentales.....	25
2.2.3.2. Evidencias óseas.....	26
2.2.4. Evidencias indirectas en el registro arqueológico del consumo de animales y plantas: Arqueozoología y Arqueobotánica.....	29
2.2.4.1. Arqueozoología.....	29
2.2.4.2. Fitolitología.....	29
2.2.4.3. Carpología.....	29
2.2.4.4. Palinología y análisis de coprolitos.....	30
3. PRESENTACIÓN DE DATOS	31
3.1. <i>Ardipithecus ramidus</i>	31
3.1.1. Estudios isotópicos sobre la dieta.....	32
3.2. <i>Australopithecus anamensis</i>	34
3.2.1. Estudios isotópicos sobre la dieta.....	35
3.3. <i>Australopithecus afarensis</i>	37
3.3.1. Estudios isotópicos sobre la dieta.....	38

3.4.	<i>Australopithecus africanus</i>	41
3.4.1.	Estudios isotópicos sobre la dieta	41
3.5.	<i>Paranthropus boisei</i>	43
3.5.1.	Estudios isotópicos sobre la dieta	43
3.6.	<i>Paranthropus robustus</i>	46
3.6.1.	Estudios isotópicos sobre la dieta	46
3.7.	<i>Homo habilis</i>	48
3.7.1.	Estudios isotópicos sobre la dieta	49
3.8.	<i>Homo erectus</i>	51
3.8.1.	Estudios isotópicos sobre la dieta	51
3.9.	<i>Homo neanderthalensis</i>	53
3.9.1.	Estudios isotópicos sobre la dieta	54
4.	DESARROLLO ANALÍTICO	57
4.1.	<i>Ardipithecus ramidus</i>	57
4.2.	<i>Australopithecus anamensis</i>	57
4.3.	<i>Australopithecus afarensis</i>	58
4.4.	<i>Australopithecus africanus</i>	59
4.5.	<i>Paranthropus boisei</i>	60
4.6.	<i>Paranthropus robustus</i>	60
4.7.	<i>Homo habilis</i>	61
4.8.	<i>Homo erectus</i>	62
4.9.	<i>Homo neanderthalensis</i>	62
5.	CONSIDERACIONES FINALES	64
5.1.	La aportación de los isótopos estables a las paleodietas homínidas del Plio-Pleistoceno	64
5.2.	Conclusiones y perspectivas.....	69
	BIBLIOGRAFÍA:	71
	BIBLIOGRAFÍA NO CONSULTADA:	87

1. INTRODUCCIÓN.

1.1. Justificación del trabajo.

El género *Homo* ha experimentado a lo largo de su evolución importantes variaciones en las características de su dieta. Algunos autores han propuesto que esa adaptabilidad pueda ser una de las razones del éxito de la especie (Schoeninger y Moore, 1992; Schwarcz y Schoeninger, 1991). Nuestros antepasados han sido capaces de sobrevivir con dietas puramente basadas en carne, en vegetales o combinando ambas, lo cual se ha traducido en una evolución del propio género, su expansión y el desarrollo de distintos modos de carácter social, económico y cultural. Existe una gran importancia en los estudios sobre paleodietas de los homínidos del Plio-Pleistoceno¹, ya que estos empleaban más del 50% de su tiempo en buscar comida (Altmann y Altmann, 1970). El interés radica en la importancia de conocer su influencia en el patrón del cambio evolutivo, así como sus consecuencias sociales, lo cual, al mismo tiempo, sirve para conocer las propias adaptaciones del género *homo* (Schoeninger y Moore, 1992). Estos datos también permiten extrapolar otro tipo de información de carácter conductual o evolutivo y avanzar, ya no solo en los estudios arqueológicos, sino también en otras disciplinas como la primatología, las ciencias de la nutrición o la medicina evolutiva (Richards y Hublin, 2009).

Los cambios en la dieta humana se ven influidos por diversos factores cambiantes a lo largo de su evolución, entre los que podemos destacar los factores ambientales o climáticos y los tecnológicos. A esto se deben sumar otras adaptaciones de carácter conductual y/o cultural, ya que el acceso a la comida en determinados grupos podía estar restringido a algunos miembros por razones de sexo, edad, grupo de descendencia y, en épocas más recientes, por otras premisas como estatus religioso, ocupación, clase o casta, etc. De esta forma, este tipo de restricciones han podido suponer diferencias en la salud y el éxito reproductivo (Schoeninger y Moore, 1992).

El estudio de la variación en la dieta humana se ha abordado desde diversas perspectivas. Las aproximaciones más clásicas, como las basadas en la composición de los grupos (Winterhalder y Smith, 1981), el estudio de los lugares de asentamiento o hábitat (Styles, 1985) o de los vestigios de flora y fauna aparecidos en los yacimientos arqueológicos (Binford, 1981), han dado paso en los últimos años a la utilización de métodos analíticos aplicados a la

¹ El Plioceno es una división de la escala temporal geológica que supone la última época del periodo Neógeno, comprendida entre los 5,33 y los 2,59 Ma. El Pleistoceno, por otra parte, es la primera época del periodo Cuaternario y sucesora del Plioceno, extendiéndose hasta comienzos del Holoceno hace aproximadamente 10.000 años (Svensson *et al.*, 2005).

arqueología. Entre estos nuevos métodos, podemos destacar el análisis de patrones de estriación dentaria (Grine y Kay, 1988; Ramírez, 1996), de materia fecal o intestinal (Vaughn *et al.*, 1983), de paleopatologías (Huss-Ashmore, 1982), de estudios demográficos (Katzenberg, 2008) o de isótopos estables en tejidos.

1.2. Estado de la cuestión.

Los isótopos fueron descubiertos en 1913 (Katzenberg, 2008), aunque habría que esperar a mediados de los años 30 para que se comenzaran a identificar los más importantes, si bien, el primer espectrómetro de masas (instrumento utilizado para su análisis) no fue utilizado hasta 1942 para analizar petróleo (Gross y Rempel, 1984). En los años 50-60 su estudio estaba principalmente vinculado a disciplinas como la química, la biología y la geoquímica, con esfuerzos destinados a medir las variaciones y las abundancias relativas de los isótopos en distintos elementos. Se comenzaron a explorar las posibilidades de usar los isótopos de oxígeno para estudios paleoclimáticos (Luz y Kolodny, 1989) y surgió ya un interés para el empleo de isótopos en otros ámbitos como la botánica y la arqueología, esencialmente aplicados a las dataciones absolutas mediante radiocarbono (Bender, 1968).

El primer isótopo empleado en arqueología y el estudio de las dietas fue el carbono durante la década de los 70, así como los estudios de los americanos Brown y Gilbert sobre la química de los huesos (Van der Merwe y Vogel, 1978; Vogel y van der Merwe, 1977). A partir de isótopos estables de carbono, estos autores consiguieron determinar la extensión de la agricultura del maíz por el actual territorio de Nueva York, configurando uno de los primeros hitos de esta vía de investigación. Esto provocó que se conociera el potencial de estudio de los isótopos en Arqueología, así que surgió un interés por investigar otros elementos como el nitrógeno o el oxígeno (Katzenberg, 2008). Los isótopos de nitrógeno fueron los segundos empleados, con investigadores como DeNiro y Epstein (1978; 1981) que llevaron a cabo experimentos en algunas especies para estudiar la relación entre las ratios isotópicas entre los alimentos y los tejidos de los animales.

Después de esos trabajos, DeNiro, junto a Schoeninger, emplearon los isótopos de nitrógeno para analizar el nivel que ocupaban animales terrestres y marinos en la cadena trófica e investigar las variaciones regionales de los isótopos estables de nitrógeno (Schoeninger y DeNiro, 1984). Los estudios de isótopos de carbono y nitrógeno fueron los primeros en este campo, aunque con el tiempo se comenzó a explorar la posibilidad de emplear otros elementos como el estroncio, el oxígeno y el azufre (Katzenberg, 2008). Se experimentó una evolución a lo

largo del tiempo que ha hecho que los análisis isotópicos se conviertan en esenciales en el ámbito de la bioarqueología, ya que se encuentran conectados y comprometidos con la reconstrucción de la salud en el pasado (Rietsema, 2013).

Para entender el funcionamiento de los análisis isotópicos y su aplicación en la Arqueología, destacamos a autores/as como Katzenberg, Pate, DeNiro, Epstein, Van der Merwe, Vogel, Harrison, Schoeninger, Schwarz, entre otros, cuyas obras sientan las bases del funcionamiento de los análisis de isótopos estables, así como de otros aspectos generales para entender sobre su funcionamiento como su fraccionamiento, su actuación en los tejidos, efectos de diagénesis, técnicas de análisis, etc. Junto a ellos, destacamos a otros autores/as que han utilizado esos análisis isotópicos y los han aplicado al estudio de las paleodietas o los modos de vida de los homínidos como Sponheimer, Scott, Lee-Thorp, Levin, White, Suwa, Ungar, etc.

Hoy día este tipo de estudios se encuentran muy extendidos en muy diversos ámbitos de la investigación científica, en el mundo de la bioarqueología y la antropología física en épocas tanto históricas como prehistóricas. Aplicados a la arqueología, sobre restos óseos de humanos y animales o sobre restos de plantas, los isótopos estables son ampliamente utilizados en estudios de paleodemografía (Budd *et al.*, 2004; Katzenberg, 2008; Koch *et al.*, 1997), paleoecología (Bonafini *et al.*, 2013; Kohn, 2010; Vogel, 1978) y paleodietas (Grine *et al.*, 2012). Sin embargo, se debe tener en cuenta que este tipo de análisis no muestran los “menús” exactos de las poblaciones de homínidos del pasado, pero permiten diferenciar entre categorías de comida: por ejemplo, carne contra vegetales, alimentos provenientes de ámbitos terrestres contra aquellos procedentes de entornos acuáticos, plantas como cereales frente a frutas y verduras, etc. (Schoeninger y DeNiro, 1984). Los isótopos estables no revelan lo que podemos denominar como “buenas” o “malas” dietas, ya que son aspectos complejos de analizar, pero sí que podemos asociar variaciones isotópicas con la presencia de algún tipo de enfermedad, ya no solo del esqueleto, y con aspectos relacionados con la nutrición (Rietsema, 2013).

Los estudios isotópicos en arqueología suelen emplearse porque actúan como dispositivos que graban información del medio natural en tejidos humanos como pelo, uñas, hueso o dientes, proveyendo datos sobre dónde ha vivido un individuo o sobre lo que ha consumido (Chesson *et al.*, 2020). Una vez estos datos se han medido, pueden ser traducidos en información geográfica sobre movimientos de población y patrones dietéticos, comparándolos con otros datos extraídos de otros contextos arqueológicos o a partir de análisis de flora, fauna u otros vestigios (Meier-Augenstein y Fraser, 2008). Sin embargo, los perfiles isotópicos

grabados en los tejidos no permiten identificar la dieta o movilidad total de un individuo, sino que son necesarias otras evidencias físicas y análisis genéticos (Chesson *et al.*, 2020).

El futuro de los análisis de isótopos estables incluirá aplicaciones que se han convertido en rutinarias desde los últimos treinta años como el análisis de huesos, dientes y restos vegetales para determinar cuestiones relacionadas con paleodietas o el paleoclima. Los métodos analíticos han mejorado y han sido refinados, requiriendo minúsculas cantidades de muestras para llevar a cabo los análisis (Fry, 2006). Esto también se debe a que han comenzado a surgir legislaciones que prohíben la destrucción de restos de materiales humanos (Katzenberg, 2008). Se desarrollan estudios protagonizados por isótopos de otros elementos menos “convencionales” en este ámbito como el plomo (Pb) y/o el hierro (Fe), aunque es necesario tomar conciencia de que existen limitaciones en la información conseguida. Se pueden dar lecturas erróneas de los análisis, ya que el consumo de distintos tipos de alimentos puede llevar a unas ratios isotópicas parecidas (Katzenberg, 2008), de forma que aumenta la necesidad de emplear otras técnicas como el análisis de oligoelementos (Ezzo, 1994), paleopatologías (Huss-Ashmore, 1982) de *stress* (Levi, 1972), etc.

1.3. Objetivos y metodología.

El presente trabajo tiene como objetivo realizar una síntesis de un conjunto de datos publicados sobre la alimentación homínida hasta la aparición de *Homo sapiens* desde el punto de vista de los análisis de isótopos estables. Nuestro objetivo es construir un discurso analítico crítico a partir de la síntesis de los datos publicados y sus interpretaciones, poniendo de manifiesto las fortalezas y debilidades del método y contrastando los resultados con los obtenidos mediante otras técnicas de análisis, tradicionales y analíticas, a las que hemos hecho referencia anteriormente.

En lo que respecta a la metodología, nos valdremos, por lo tanto, de fuentes exclusivamente secundarias, realizando una revisión bibliográfica de las publicaciones científicas, desde aquellas que se centran en aspectos metodológicos como en sus aplicaciones mediante el estudio de casos. A partir de todos los datos recogidos, elaboraremos un discurso referente a los principios generales de la disciplina y su metodología, que a pesar de su cada día más generalizada presencia en las investigaciones históricas y paleoantropológicas, presenta muchas controversias y, a través del estudio de casos, trataremos de caracterizar las dietas de nueve especies homínidas que nos precedieron, contrastando los datos obtenidos mediante isótopos estables con los obtenidos por otras disciplinas.

Uno de los principales retos que plantea este trabajo es la familiarización con los principios generales de la bioquímica que rigen los análisis de isótopos estables aplicados a restos paleoantropológicos. Para ello nos hemos basados fundamentalmente en obras de síntesis y manuales de química aplicada (Hoefs, 1987; Pollard *et al.*, 2006), así como en artículos que tratasen el uso de algún isótopo específico (Lee-Thorp *et al.*, 2003; Schoeninger *et al.* 1983; Sponheimer *et al.*, 2007; Wright y Schwarcz 1998, etc.). Todo este proceso de documentación sobre la técnica se detalla en el amplio apartado dedicado a la metodología (Capítulo 2), titulado: Aproximación a las paleodietas homínidas en el Plio-Pleistoceno.

En el siguiente apartado, dedicado a la presentación de los datos (Capítulo 3), tratamos cada uno de los nueve taxones estudiados de forma individual, situándolos en su contexto espacial y crono-cultural, y aportando toda la información disponible acerca de sus posibles comportamientos alimenticios.

Por último, dedicamos un apartado (capítulo 4) al desarrollo analítico del trabajo con el análisis sintético de los datos presentados. En este apartado I) presentamos la evolución diacrónica de las paleodietas homínidas a lo largo del Plio-Pleistoceno hasta la aparición de *Homo sapiens*, y II) apuntaremos discordancias y semejanzas con otras técnicas.

2. APROXIMACIÓN A LAS DIETAS HOMININAS EN EL PLIO- PLEISTOCENO.

La aproximación a las paleodietas humanas en arqueología puede realizarse desde diversas perspectivas, que muchas veces actúan como complementarias. Por un lado, podemos hablar de aproximaciones directas, entre las que incluimos los análisis isotópicos, que centran nuestro interés en este trabajo, pero también el análisis de oligoelementos o el estudio del microdesgaste u los patrones de estriación dentarios. Otras analíticas realizadas directamente sobre restos paleoantropológicos, como el desgaste oclusal dentario, la presencia o no de caries como indicador de dieta cerealística y diversos marcadores de procesos anémicos pueden ser consideradas como aproximaciones indirectas.

Sin embargo, el estudio de las paleodietas no se basa siempre en el estudio directo del registro paleoantropológico. Las evidencias indirectas de la alimentación humana son abundantes en el registro arqueológico, como por ejemplo los restos de animales y plantas, estudiados por la arqueozoología y la tafonomía en el primer caso y por las diferentes disciplinas arqueobotánicas como la fitolitología, la palinología y la carpología en el segundo. Del mismo modo, también podemos incluir otra serie de estudios de materiales poco habituales en el registro por su difícil conservación como el estudio de coprolitos y muladares. Estos vestigios permiten reconocer plantas consumidas y proteína animal, pero al mismo tiempo, son muy sensibles a las alteraciones provocadas por procesos diagenéticos (Schoeninger y Moore, 1992). Otro tipo de restos que ayudan a la reconstrucción de las paleodietas son los tecnocomplejos líticos u óseos que aparecen en los yacimientos arqueológicos. Los estudios de huellas de uso sobre estos materiales pueden revelar su aprovechamiento para el procesado cárnico o de material vegetal, en este último caso pudiéndose combinar el estudio de los micropulidos con la fitolitología.

2.1. Los isótopos estables y su aplicación.

El estudio de isótopos estables en la reconstrucción de paleodietas se fundamenta en la idea de que “somos lo que comemos” (DeNiro y Epstein, 1978; Vogel, 1978). Las trazas de isótopos se quedan grabadas en algunos tejidos del cuerpo como el colágeno o el esmalte dental, pudiendo permanecer y resistir a las alteraciones postdeposicionales, de modo que a través de análisis se pueda identificar cuáles eran las dietas consumidas y su proporción en la dieta total (Schoeninger y Moore, 1992).

2.1.1. Principios generales.

¿Qué es un isótopo?

Un isótopo es un átomo de un mismo elemento cuyo núcleo contiene el mismo número de protones, pero difiere en el de neutrones (Hoefs, 1987), ocupando la misma posición en la tabla periódica. Es decir, todos los isótopos de un elemento químico tienen el mismo número atómico o número de protones, pero cuentan con distinta masa atómica, que equivale al número de protones más el de neutrones (Salazar y Silva, 2017). Normalmente, la formulación isotópica se define como m_nE , donde el superíndice m representa la masa atómica, mientras que el subíndice n denota el número de protones o número atómico.

¿Qué tipo de isótopos existen?

Los isótopos pueden dividirse en dos categorías, estables e inestables. Aquellos estables son los que no experimentan una forma espontánea de decaimiento radiactivo, mientras que los radiactivos se desintegran para dar lugar a otros nucleidos, normalmente con configuraciones más estables. A este proceso de desintegración se le denomina como “semivida”, suponiendo la emisión de radiación electromagnética y siendo parcialmente predecible en algunos casos. Además, los isótopos también pueden diferenciarse entre isótopos ligeros, que son aquellos que tienden a igualar la cantidad de neutrones y protones, e isótopos pesados, que suelen tener más neutrones que protones (Hoefs, 1987).

¿Cuáles son sus aplicaciones en Arqueología?

Tanto los isótopos estables como los inestables o radiactivos son utilizados en Arqueología, aunque tienen distintas aplicaciones. En el caso de los radiactivos, el más importante sin duda es el carbono 14 (${}^{14}C$), cuyos patrones de descomposición son bien conocidos, lo que hace que sea ampliamente utilizado en las dataciones absolutas de materiales arqueológicos de origen biológico. En el caso de los isótopos estables, en los que nos centraremos en este trabajo, podemos citar entre los más utilizados el carbono (${}^{12}C/{}^{13}C$), el nitrógeno (${}^{15}N/{}^{14}N$), o el oxígeno (${}^{18}O/{}^{16}O$) (Pate, 1994). Dado que se fijan en los materiales de origen biológico y no se desintegran, sino que permanecen estables a pesar del paso del tiempo, su estudio es aplicable para otros fines, como la reconstrucción de las paleodietas, los estudios de movilidad o el paleoambiente (Nelson *et al.*, 1986; Peterson y Fry, 1987).

¿Cómo se miden y representan?

Los fraccionamientos entre isótopos durante las reacciones químicas son muy pequeños, de forma que deben ser medidos por un espectrómetro de masas, cuyo

funcionamiento se explicará en el capítulo 2.1.2 titulado “técnicas de análisis”. Este fraccionamiento no viene dado por el decaimiento radiactivo natural, sino por una serie de fluctuaciones que llevan a cabo los propios isótopos estables como resultado de procesos bioquímicos naturales y por su masa atómica. El análisis de este proceso de fraccionamiento es el que permite a los investigadores realizar los análisis (Katzenberg, 2008, Hoefs, 1987). Su abundancia se representa a partir de la diferencia de los valores de un isótopo comparándolos con un estándar internacionalmente aceptado, el cual equivale a un valor o punto 0. Se mide la diferencia con respecto al estándar, siendo valores muy pequeños, de ahí que se emplee la notación δ o ‰. Este tipo de notación no implica una representación de partes por mil como tal, sino que es una convención puramente matemática para expresar valores pequeños (Chossen *et al.*, 2020). El valor δ de un isótopo pesado p de un elemento químico E en una muestra frente a un estándar dado, donde R_{muestra} es la ratio del isótopo pesado frente al ligero ($^2\text{H}/^1\text{H}$) para la muestra y $R_{\text{estándar}}$ es la ratio del punto 0 (Chossen *et al.*, 2020; Hoefs, 1987; Fry, 2006; Schwarz *et al.*, 1991).

$$\delta^p E_{\text{muestra/estándar}} = \delta^p E_{\text{estándar}} = \left(R_{\text{muestra}} / R_{\text{estándar}} \right) - 1$$

Los estándares son valores de referencia internacionalmente aceptados que pueden consultarse en el Instituto Nacional de Estándares y Tecnología (NIST) y en el Organismo Internacional de Energía Atómica (OIEA), de forma que los resultados puedan compararse entre los distintos laboratorios. Sin embargo, algunos laboratorios pueden contar con estándares propios, cuya ratio isotópica se encuentra bien caracterizada frente a los valores internacionales que son utilizados de forma rutinaria (Katzenberg, 2008).

¿Sobre qué tejidos se aplican?

Para que un tejido sea válido para el estudio de las paleodietas a partir de análisis isotópicos debe cumplir una serie de requisitos (Ezzo, 1994): (I) los isótopos deben incorporarse a la muestra analizada en niveles proporcionales a los que se ingieren; (II) los elementos analizados no deben ser nutrientes esenciales o agentes para la regulación metabólica, ya que estos suelen contar con valores estables en los huesos; (III) los isótopos deben contar con unos valores superiores a las contribuciones de procesos postdeposicionales o diagenéticos, ya que si no se podría incidir en una interpretación errónea.

La mayoría de los estudios se centran en los huesos, tejidos complejos formados por tres componentes: agua, una matriz orgánica y una fracción mineral inorgánica, las cuales varían en su composición dependiendo de la especie, el tipo de hueso y la edad del individuo (Lowenstam

y Weiner, 1989). La porción mineral, al mismo tiempo, está formada por un 90% de colágeno (proteína fibrosa), un 5% de otras proteínas y algo menos de otro 5% de lípidos y carbohidratos. Los análisis se realizan principalmente sobre el colágeno del hueso o del diente, ya que cuenta con una gran perdurabilidad (Boskey y Posner, 1984). Sin embargo, también pueden realizarse sobre la hidroxiapatita o fracción mineral inorgánica. Ésta está formada por apatita biológica o bioapatita que es sustituida por iones carbonatados, lo cual deriva de distintas fuentes de carbono y de la dieta (Krueger y Sullivan, 1984) En cuanto a las otras proteínas, también contienen carbono y nitrógeno, de forma que han recibido cierta atención para el estudio de paleodietas. Por último, los lípidos y carbohidratos solamente contienen carbono y, además, se degradan rápidamente una vez el cuerpo queda enterrado (Evershed, 1990).

Otro tejido que aporta información sobre paleodietas es la dentina, la cual es secretada y mineralizada en un proceso de dos fases. En primer lugar, se forma una matriz inicial o “predentina” que sufre un proceso posterior de mineralización por la deposición de unos pequeños cristales de hidroxiapatita, un fosfato cálcico inorgánico (Beaumont *et al.*, 2013). La ventaja principal que supone el análisis isotópico de la dentina es que, al contrario que el hueso, no sufre procesos de degradación o de cambio tan severos (Nanci, 2003), de forma que permite establecer un acercamiento más estrecho en el tiempo a la ingesta de comida y bebida durante el crecimiento. Con esto, es posible realizar estudios sobre variabilidad estacional en la alimentación (Beaumont *et al.*, 2013), sobre procesos de amamantamiento y destete, etc.

Además, en los análisis dentales también contamos con el esmalte. Este es el material más duro del cuerpo humano, compuesto principalmente por un 94% de hidroxiapatita y un 4% de material orgánico (Reyes-Gasga, 2001).

Por último, podemos encontrar tejidos como la piel, el pelo, restos intestinales o coprolitos, que han podido conservarse de forma intencionada debido a prácticas culturales como la momificación o por cuestiones fortuitas del medio como entornos muy áridos, de permafrost, pantanos, etc. (Schwarcz y Schoeninger, 1991). Este tipo de restos cuentan con la ventaja de indicar la dieta consumida en los últimos meses o incluso semanas de vida, aunque las complejas condiciones para su conservación hacen que no cuenten con importancia para el estudio de los homínidos del Plio-Pleistoceno.

¿Qué factores pueden incidir sobre sus ratios?

El efecto de diagénesis supone una serie de cambios en la composición química de un material orgánico que ha sido depositado y posteriormente cubierto por otras capas sedimentarias, como un hueso, un artefacto lítico, un coprolito, etc. (Schwarcz *et al.*, 1989). Este cambio supone la introducción de contaminantes como ácidos o componentes inorgánicos y/u orgánicos que contienen nitrógeno, lo que provoca la pérdida porcentual de la materia orgánica inicial (Law y Hedges, 1989). Estos procesos también pueden ser mediados por bacterias u hongos (Grupe y Pepenbrink, 1989), que pueden depositarse sobre los restos actuando como contaminantes. Todos estos elementos deben ser extraídos del material a estudiar de forma química o mecánica, ya que pueden afectar directamente a las ratios isotópicas (Grupe *et al.*, 1989).

Los análisis isotópicos dependen normalmente del estado de conservación del colágeno de los huesos, que a su vez es dependiente de los efectos de diagénesis (Hoefs, 1987) y de enterramiento. En entornos tropicales esta conservación puede extenderse solamente en unos pocos cientos o miles de años (Schwarcz y Schoeninger, 1991), de forma que se hace imposible el uso de estudios isotópicos y se depende de nuevas muestras o materiales de estudio como el esmalte dental, vestigios de fauna, flora o artefactos, o incluso otros restos como lípidos o proteínas que se encuentran presentes en la dentina².

Por otra parte, el sexo se planteaba como un factor que influía en las ratios isotópicas del colágeno de los huesos, ya que un estudio de DeNiro y Schoeninger (1983) en elefantes indicaba esa variación. Sin embargo, investigaciones posteriores han llevado a hablar a los expertos de que realmente no existen diferencias de carácter fisiológico ni dietético, sino que, si en los análisis se perciben distinciones isotópicas, éstas pueden deberse al consumo de distintos tipos de alimentos entre machos y hembras del mismo grupo o especie (Sealy y van der Merwe, 1988). Por otra parte, un factor que sí se ha indicado como válido es el nivel que ocupan los individuos en la cadena trófica (Schoeninger y Moore, 1992; Schwarz y Schoeninger, 1991), además de la edad del individuo, las condiciones de enterramiento, las paleopatologías (Huss-Ashmore *et al.*, 1982) y las condiciones de estrés alimenticio o de sed que experimentaron al encontrarse en vida (Schwarz y Schoeninger, 1991). Sin embargo, estos aspectos serán analizados posteriormente.

² Este tipo de muestras cuentan con una menor sensibilidad a los efectos de diagénesis y por tanto sufren menos cambios en su composición química a lo largo del tiempo (Schwarcz y Schoeninger, 1991).

2.1.2. Técnicas de análisis

Para la medición de las ratios isotópicas se emplea la espectrometría de masas de relaciones isotópicas (IRMS), una técnica de análisis cualitativo para medir la composición de estructuras orgánicas. No se trata de una técnica espectroscópica, puesto que no utiliza ningún tipo de radiación (De Hoffman *et al.*, 1996). Las moléculas cuentan con masas diversas, siendo la premisa que utiliza un espectrómetro de masas para determinar qué tipo de moléculas se encuentran presentes en una muestra. Esto se realiza vaporizando parte de una muestra que sea representativa de su composición isotópica y se analizan los iones en una fuente de ionización. Este proceso da lugar a una serie de iones que tienen pesos moleculares distintos y cierta carga, de modo que se moverán ante la influencia de un campo eléctrico determinado (Lederer, 1980).

Posteriormente, estos iones se envían a un compartimento de aceleración y se les aplica un campo magnético o una combinación de campos magnéticos y eléctricos, lo que provoca que los iones sean atraídos con la misma fuerza (Katzenberg, 2008; Lederer, 1980). Éstos se desvían sobre un detector, de forma que los iones ligeros se desviarán más que los pesados, ya que, aunque la fuerza aplicada sea la misma, los iones no cuentan con la misma masa. El detector lo que mide es la distancia que se ha desviado cada ion y calcula el cociente de “masa por unidad de carga” (Kanu *et al.*, 2008), determinando cuál es la composición química de la muestra vaporizada.

Este resultado es lo que se denomina un espectro de masas, que es un tipo de información bidimensional que representa esa abundancia de iones en función de su masa/carga, la cual se compara con los estándares internacionales para ser interpretada. Se trata de una técnica que presenta notables ventajas: cuenta con una gran especificidad analítica y poco margen de error, aporta resultados cualitativos y cuantitativos de la muestra en poco tiempo y permite trabajar con todo tipo de moléculas ya sean grandes o pequeñas (Katzenberg, 2008). Su mayor inconveniente deriva de que para obtener resultados se requiere de una serie de procesos químicos, de modo que la muestra se destruye. Sin embargo, la cantidad de muestra necesaria es cada vez menor, de modo que no supone un inconveniente grave (Katzenberg, 2008).

2.1.3. Isótopos más utilizados

2.1.3.1. Carbono (C)

El carbono se presenta en la naturaleza con varios isótopos, de los cuales los dos estables (^{12}C y ^{13}C) son unos de los dos más empleados en arqueología para la reconstrucción de paleodietas tanto en homínidos como en animales.

Desde el punto de vista isotópico, se pueden diferenciar dos tipos de carbono, denominados como oxidante y reducido (Panarello *et al.*, 2007). El primero está constituido por carbono inorgánico y se encuentra más presente en especies que tienden a concentrar más ^{13}C . Por otro lado, el carbono reducido se haya en la materia orgánica y es producido fundamentalmente por medio de la fotosíntesis, donde existe prioridad por la absorción de ^{12}C . Cada proceso fotosintético depende de la planta y de las condiciones ambientales, existiendo dos vías que supondrán distintos fraccionamientos.

La composición isotópica de carbono en la bioapatita, así como en el colágeno, aporta información sobre las preferencias dietéticas, ya que los tejidos del cuerpo registran unos mayores o menores niveles de carbono, así como un enriquecimiento en ^{12}C o ^{13}C dependiendo de los alimentos consumidos (Tykot, 2006). Los niveles de carbono dependen de los ciclos fotosintéticos de las plantas, reconociendo las plantas tipo C_3 y C_4 (Lüdecke *et al.*, 2016; Teaford y Ungar, 2000). Los árboles y los arbustos llevan a cabo estrategias fotosintéticas de tipo C_3 , de forma que discriminan de forma más marcada el carbono, presentando valores de $-26,5\text{‰}$, mientras que las plantas C_4 (como las hierbas de la sabana o las juncias) cuentan con valores aproximados de $-12,5\text{‰}$ (Smith y Epstein, 1971). Los herbívoros incorporan el carbono de las plantas que comen a sus tejidos en un nivel similar, de modo que los análisis isotópicos permiten detectar estas variaciones. Del mismo modo, los carnívoros que se alimentan de esos herbívoros incorporan la misma señal isotópica, presentando variaciones predecibles según los niveles tróficos (Salazar y Silva, 2017). Para ejemplificar, las zebras (*Equus burchelli*) y los ñus (*Conochaetes*), que se alimentan de plantas C_4 como los pastos de la sabana, presentan valores enriquecidos de ^{13}C comparados con animales que consumen alimentos C_3 como hojas y frutas de árboles y arbustos como las jirafas (*Giraffa camelopardalis*) y los chimpancés (*Pan*) (Lee-Thorp *et al.*, 2003).

Además, los isótopos estables de carbono también aportan información de la trayectoria geográfica y de los patrones de movilidad de un individuo (Chesson *et al.*, 2020), aunque no es el tema que ocupa el presente trabajo.

2.1.3.2. Nitrógeno (N)

En el caso del nitrógeno, se utilizan los isótopos estables ^{14}N y ^{15}N . Sus ratios en tejidos de animales y/o humanos dependen también de las plantas, que componen la base de la cadena alimentaria (Schoeninger *et al.*, 1983). Se usan fundamentalmente para diferenciar dietas marinas de dietas terrestres, pero también permite detectar el nivel trófico que ocupa el individuo en la cadena alimentaria, los patrones de amamantamiento y destete y episodios de estrés nutricional o falta de agua (Katzenberg, 2008; Schoeninger y DeNiro, 1984; Schoeninger *et al.*, 1983; Schwarz y Schoeninger, 1991; Williams *et al.*, 2007).

Por un lado, las plantas marinas cuentan con ratios más elevadas de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ que las plantas terrestres (Richards y Hedges, 1999; Sweeney *et al.*, 1978; Wada *et al.*, 1975). Por otro lado, el contenido de ^{15}N también es indicativo del eslabón en la cadena alimenticia que ocupa el individuo, ya que los animales marinos cuentan con ratios mayores de estos isótopos que los animales terrestres (Schoeninger *et al.* 1983; Sweeney *et al.*, 1978). El nitrógeno en los tejidos suele utilizarse también como un medidor de consumo de proteína animal, esto es, mayores niveles en carnívoros, seguidos de omnívoros y finalmente los herbívoros, con unos cambios aproximadamente de 3,4‰ entre un nivel trófico y otro (Fry, 2006). Sin embargo, factores como el estrés nutricional, el nivel de salud o el embarazo pueden afectar al perfil isotópico (Chesson *et al.*, 2020).

En cuanto a estudios de los patrones de amamantamiento y destete, se fundamentan en la premisa de que una cría al amamantarse absorbe los mismos niveles de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ que la madre, mientras que, tras el destete, comenzará a consumir otro tipo de alimentos que provocarán cambios en sus ratios isotópicas (Salazar y Silva, 2017). Por último, aumentos puntuales de las ratios de ^{15}N en mamíferos de Sudáfrica (Sealy *et al.*, 1987) y en el este de continente africano (Ambrose y DeNiro, 1986) se han relacionado con episodios de estrés experimentados por la falta de ingesta de agua. Estas son interferencias y limitaciones del método, ya que factores externos como los cambios climáticos y/o la falta de agua (Schwarz y Schoeninger, 1991) en un organismo dan lugar a datos en los que no se muestran únicamente los valores aportados por la dieta, de modo que se hacen necesario el contraste con otras disciplinas para superar las contradicciones que pueden aparecer.

2.1.3.3. Oxígeno (O)

En cuanto al oxígeno se emplean los isótopos estables de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$. Los análisis se realizan sobre bioapatita ósea (fracción mineral del hueso) o esmalte, bajo la premisa de que, a una temperatura del cuerpo estable y constante, los valores de oxígeno se aproximan a la señal isotópica del agua corporal, la cual depende de la composición isotópica de los recursos hídricos ingeridos y, por tanto, del agua local (Salazar y Silva, 2017; Panarello *et al.*, 2007). Del mismo modo que ocurre con el nitrógeno, la leche materna está enriquecida en ^{18}O , ya que el ^{16}O se elimina en mayor cantidad por el sudor y la respiración. Se mide en las sales de fosfato cálcico en piezas dentales, de forma que se puede estudiar la proporción isotópica en la corona de distintos dientes y conocer el momento en el que la cría abandonó la lactancia (Fuller *et al.*, 2003).

Otro uso de los isótopos de oxígeno, concretamente del isótopo ^{18}O tiene que ver con la reconstrucción de cadenas tróficas en el mar. Las redes alimenticias en entornos acuáticos son difíciles de tejer basándonos únicamente en los modelos tróficos conseguidos mediante isótopos de carbono y nitrógeno (Soto *et al.*, 2013). En estos casos, el ^{18}O junto a análisis de deuterio, es útil para distinguir rastros de materia orgánica (Doucett *et al.*, 2007), de forma que ayudan a discriminar rastros isotópicos provenientes de dietas de otros que provienen de factores exógenos.

Aunque los isótopos de oxígeno han probado ser útiles para las reconstrucciones de paleodietas, su uso fundamental se basa en determinar lugares de origen e información para reconstruir patrones de migración (Budd *et al.*, 2004; Katzenberg, 2008; Koch *et al.*, 1997). La premisa parte de que la movilidad no se haga en horizontal sino en vertical, de modo que es posible de determinar a partir de las variaciones de cantidades de oxígeno que se dan por cambios de altura (McGlynn, 2007). Las reconstrucciones paleoclimáticas se suelen realizar a partir de dientes de bóvidos (Sharma *et al.*, 2004) y de conchas de bivalvos marinos (Craig, 1965), ya que los niveles de oxígeno dependen de factores como la humedad y la salinidad.

2.1.3.4. Hidrógeno (H)

Los isótopos de hidrógeno son menos utilizados que los de carbono, nitrógeno u oxígeno. Además, su uso se relaciona más con las reconstrucciones paleoambientales que con las paleodietas.

Normalmente se emplea el deuterio (D) de tejidos como el colágeno del hueso, cuyos análisis permiten determinar los niveles tróficos en los que se encuentra el individuo (Reynard y Hedges, 2007). Los niveles de deuterio se introducen en el organismo a partir de dos fuentes:

el hidrógeno disuelto en el agua y el consumido a partir de alimentos con altos niveles de agua como las frutas y verduras o en los carbohidratos de las proteínas (Chesson *et al.*, 2020). Si se realizan estudios de las aguas locales se pueden establecer parámetros que comparen esos niveles de deuterio con las encontradas en los tejidos de un individuo, de forma que contra mayor sea la correlación, más local será la comida/agua consumida (Chesson *et al.*, 2020). Este tipo de análisis se utilizan sobre todo para complementar los de nitrógeno, que, como hemos visto, pueden tener distintas interpretaciones, por ejemplo, en el caso de que niveles altos de nitrógeno estén revelando estrés episódico causado por la presencia de aridez estacional (Schoeninger y DeNiro, 1984; Schoeninger *et al.*, 1983; Schwarz y Schoeninger, 1991; Williams *et al.*, 2007) y no por un mayor consumo de dietas marinas (Richards y Hedges, 1999) o de proteína animal.

Además, su utilización cuenta con la ventaja de que no sufren fraccionamiento en los tejidos, de modo que conservan su composición original, así que son útiles para conocer orígenes geográficos, movilidad territorial y migraciones, ya que siempre se mantienen los niveles isotópicos locales (Salazar y Silva, 2017). Se han llevado a cabo estudios sobre poblaciones indígenas actuales: si el nivel de hidrógeno en el agua tuviese un valor 1, la coincidencia con las ratios isotópicas de los tejidos de estas poblaciones es de 0,78 (Bowen *et al.*, 2009).

2.1.3.5. Azufre (S)

En el caso del azufre se emplea fundamentalmente el isótopo de ^{34}S . Este se ha usado tradicionalmente en tejidos como el colágeno óseo (Nehlich, 2015) y más recientemente, sobre cabellos, un material que sólo se preserva excepcionalmente en el registro arqueológico. Este isótopo aporta información tanto acerca de la alimentación como de patrones de movilidad (Nehlich *et al.*, 2012). Su proporción en tejidos, tanto de humanos como de animales, se encuentra relacionada con los alimentos consumidos (Irvine y Selim, 2020; Nehlich, 2015) y se origina en el azufre marino y terrestre desplazado a través del ciclo del agua, la erosión y los movimientos de placas (Newton y Bottrell, 2007). Se encuentra influenciado por la litología local, de forma que las plantas lo absorben y lo convierten en aminoácidos que transfieren a los tejidos de sus consumidores (Irvine y Selim, 2020). Así, se hace posible distinguir el origen de la proteína ingerida (marina, de agua dulce o terrestre) e identificar dietas que no son locales.

Aunque se trata de un isótopo aún poco utilizado, y por lo tanto poco conocido en sus interpretaciones arqueológicas, algunos investigadores lo han aplicado al estudio de patrones de dieta y movilidad en animales y humanos (Nehlich *et al.*, 2012). Un problema asociado a su

uso es que en zonas cercanas a las costas se pueden dar contaminaciones de azufre provenientes de los sulfatos marinos, debidos a su transporte por parte de la brisa marina o el efecto aerosol, a pesar de que ese individuo no haya consumido ningún alimento del mar (Craig *et al.*, 2006).

2.1.3.6. Estroncio (Sr)

Las ratios de isótopos de estroncio ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) varían según el tipo de geología existente en cada zona, dependiendo sobre todo de la edad de la roca (Bentley, 2006). Se trata de un elemento traza, distribuido de forma desigual en la litosfera según Odum (Salazar y Silva, 2017), desde donde pasa a la cadena alimenticia. Las plantas absorben el estroncio en proporciones equivalentes a las cantidades locales en las rocas, el suelo y el agua (Price *et al.*, 1986). Esto se debe a que realmente, los isótopos de estroncio son radiactivos, pero con un tiempo de "semivida" tan largo que no afecta a los parámetros estudiados en arqueología (Salazar y Silva, 2017). El ^{87}Sr proviene de la descomposición radioactiva del rubidio 87 (^{87}Rb) de forma constante en el tiempo, de modo que las ratios de estroncio serán más elevadas en geologías más antiguas que en las más recientes (Slovak y Paytan, 2011). Por ello es siempre necesario realizar un mapeo de estroncio biodisponible de la zona estudio, que define los niveles de este isótopo disponibles para el consumo las poblaciones locales pasadas que se van a estudiar, lo que normalmente se realiza a partir de la litología o conchas y microfauna con una reducida movilidad, que son grandes indicadores del estroncio local (Salazar y Silva, 2017).

Los estudios de estroncio se realizan tanto sobre huesos, ya que más del 99% del estroncio en los tejidos de los vertebrados se concentra en la parte mineral del hueso, como sobre dientes, siendo el esmalte uno de los tejidos que más información aporta debido a su capacidad de conservación (Schroeder *et al.*, 1972). La comparativa de los niveles de estroncio obtenidos en los análisis isotópicos sobre materiales arqueológicos con el estroncio biodisponible nos informa acerca de los patrones de movilidad a lo largo de la vida del individuo, ya que este elemento es absorbido por el cuerpo durante el crecimiento, es decir, los isótopos de estroncio se utilizan fundamentalmente para conocer si los individuos analizados son potencialmente locales o foráneos (Schroeder *et al.*, 1972). Se han llevado a cabo estudios junto a análisis de oxígeno para determinar prácticas de trashumancia y cambios a un sistema ganadero (Bentley y Knipper, 2005).

En los animales, el estroncio es discriminado en favor del calcio (Ca) para la síntesis del tejido óseo (Balter, 2004; Comar *et al.*, 1957), de modo que según el tipo de alimentación encontraremos distintos niveles de estos isótopos. Según Price *et al.* (1986), la ratio Sr/Ca en el hueso de un herbívoro es aproximadamente cinco veces menor a la ratio de la planta consumida

por ese animal. Los organismos carnívoros tienden a discriminar el estroncio, de modo que aún cuentan con niveles más bajos. Siguiendo los estudios de Brown a través de Balter (2004), los omnívoros presentan niveles intermedios entre carnívoros y herbívoros, pero en proporción a la importancia de carne y plantas en su dieta (Balter, 2004). Estos principios permiten realizar estimaciones relativas sobre el consumo de plantas y carne de organismos locales (Sillen, 1981) y diferenciar entre dietas marinas o terrestres (Connor y Slaughter, 1984), representándolas mediante porcentajes de correlatividad de ambos elementos (Balter *et al.*, 2012). Entonces, valores elevados y bajos de estroncio provenientes de la dieta presentan utilidad para determinar diferencias entre dietas carnívoras y herbívoras. Sin embargo, la situación cambia en entornos marinos, ya que se encuentran niveles más altos de estroncio en los organismos debido a su abundancia relativa en las aguas oceánicas (Rosenthal, 1963). Además, hay otras variables a tener en cuenta a la hora de valorar los niveles de estroncio en los huesos de las poblaciones prehistóricas, como pueden ser la edad o el sexo del individuo, así como los cambios en los ambientes locales, o los propios metabolismos individuales, la composición en los huesos, la existencia de un embarazo, etc. (Price *et al.*, 1986). Un buen ejemplo de esto son los mayores niveles de estroncio en los huesos de las hembras (mujeres) que en los de los machos (hombres).

2.1.3.7. Zinc (Zn)

El zinc se encuentra en la bioapatita, constituyendo un indicador poco utilizado aún, pero con un gran potencial para el análisis de paleodietas. Sin embargo, el fraccionamiento del zinc en ambientes marinos todavía es desconocido (Jaouen *et al.*, 2016). Se trata de un elemento traza, que sin embargo se revela determinante en la reconstrucción de dietas actuales, concretamente el isótopo estable de ^{66}Zn , como es el caso de algunos trabajos relacionados con indicadores de niveles tróficos en mamíferos marinos del Ártico (Jaouen *et al.*, 2016) y su aplicación al estudio de las paleodietas, así como a las reconstrucciones paleoambientales (Cloquet *et al.*, 2008). Se ha podido determinar que existe una gran relación entre los niveles de zinc en los huesos y la dieta, aunque estos se ven también afectados por las condiciones del medio. Se ha visto como no se da una correlación de isótopos de zinc y de nitrógeno en morsas, lo cual puede deberse a la gran movilidad de éstas, de forma que no dependen de las mismas fuentes de comida a lo largo del año. Del mismo modo, se ha podido comprobar que, al contrario que ocurre con los niveles de carbono y de nitrógeno, las ratios de ^{66}Zn no difieren excesivamente entre mamíferos terrestres y marinos (Jaouen *et al.*, 2016).

Niveles altos de zinc en el hueso pueden indicar contribuciones elevadas de proteína animal en la alimentación, ya que la carne y la sangre son ricas en este elemento (Hatch y Geidel, 1985). Sin embargo, según autores como Gilbert (Jaouen *et al.*, 2016) el zinc también puede

aparecer de forma abundante por el consumo de algunos tipos de nueces y moluscos, con presencia de otros elementos como el cobre, el vanadio y el manganeso. De este modo, es esperable que organismos marinos o alimentados a partir de fuentes provenientes del mar cuenten con valores más elevados de zinc que aquellos puramente terrestres. En esta vía se realizaron estudios comparados con magnesio (Mg) como otro posible indicador dietario (Lambert *et al.*, 1979; 1982), señalando que éste, junto al zinc y el estroncio son los más conectados a las dietas y cuentan con niveles similares en un mismo individuo en huesos como las costillas y el fémur (Lambert *et al.*, 1982).

El segundo ámbito de estudio del zinc es aquel que establece que su presencia en los huesos se debe a que se han dado procesos de diagénesis. Sin embargo, si los niveles de zinc no son atribuidos a estos procesos químicos se asocian con otros de carácter biogénico, de modo que reflejan directamente el nivel de salud o cuestiones dietéticas (Ezzo, 1994).

Aún queda mucho por desarrollar, ya que este tipo de análisis requieren de la comparación con otros como de carbono y nitrógeno, y todavía no existe un estándar fijado para realizar comparaciones. Sin embargo, en las últimas décadas se están dando avances progresivos en la investigación del fraccionamiento del zinc en humanos, así como para emplear este elemento como una herramienta de diagnóstico para identificar disfunciones de enzimas o proteínas (Lambert *et al.*, 1982).

Elemento:	Isótopos empleados:	Uso o aplicaciones en arqueología:	Referencias:
Hidrógeno (H)	D (² H)	<ul style="list-style-type: none"> - Determinar niveles tróficos - Complementar análisis de nitrógeno - Conocer orígenes geográficos, movilidad territorial y migraciones 	Bowen <i>et al.</i> , 2009; Chesson <i>et al.</i> , 2020; Reynard y Hedges, 2007; Richards y Hedges, 1999; Salazar y Silva, 2017; Schwarz y Schoeninger, 1991; Schoeninger y DeNiro, 1984; Schoeninger <i>et al.</i> , 1983; Williams <i>et al.</i> , 2007
Azufre (S)	³⁴ S	<ul style="list-style-type: none"> - Diferenciar entre dieta marina, de agua dulce o terrestre - Identificar dietas foráneas - Establecer patrones de movilidad territorial 	Craig <i>et al.</i> , 2006; Irvine y Selim, 2020; Nehlich, 2015; Nehlich <i>et al.</i> , 2012; Newton y Bottrell, 2007
Estroncio (Sr)	⁸⁶ Sr/ ⁸⁷ Sr	<ul style="list-style-type: none"> - Diferenciar entre dieta herbívora, carnívora u omnívora - Diferenciar entre dietas marinas o terrestres - Determinar patrones de movilidad territorial 	Balter, 2004; Bentley, 2006; Bentley y Knipper, 2005; Comar <i>et al.</i> , 1957; Connor y Slaughter, 1984; Price <i>et al.</i> , 1986; Rosenthal, 1963; Salazar y Silva, 2017; Schroeder <i>et al.</i> , 1972; Sillen, 1981; Slovak y Paytan, 2011
Zinc (Zn)	⁶⁶ Zn	<ul style="list-style-type: none"> - Indicador de nivel trófico - Reconstrucción paleoambiental - Indicar alto consumo de proteína animal, de nueces y/o moluscos - Determinar si se han dado procesos de diagénesis en los huesos 	Cloquet <i>et al.</i> , 2008; Ezzo, 1994; Hatch y Geidel, 1985; Jaouen <i>et al.</i> , 2016; Lambert <i>et al.</i> , 1979; Lambert <i>et al.</i> , 1982

Tabla 1. Isótopos más utilizados y su funcionalidad (Elaboración propia)

Elemento	Isótopos empleados:	Usos o aplicaciones en arqueología:	Referencias:
Carbono (C)	$^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$	<ul style="list-style-type: none"> - Diferenciar entre consumo de plantas C3/C4 - Establecer niveles tróficos - Diferenciar entre dietas herbívoras y carnívoras - Información sobre trayectoria geográfica y patrones de movilidad 	Chesson <i>et al.</i> , 2020; Lee-Thorp <i>et al.</i> , 2003; Lüdecke <i>et al.</i> , 2018; Panarello <i>et al.</i> , 2007; Salazar y Silva, 2017; Smith y Epstein, 1971; Teaford y Ungar, 2000; Tykot, 2006.
Nitrógeno (N)	$^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$	<ul style="list-style-type: none"> - Diferenciar entre dietas marinas o terrestres - Establecer niveles tróficos - Identificar patrones de amamantamiento y destete - Reconocer episodios de <i>stress</i> nutricional o falta de agua. 	Ambrose y DeNiro, 1986; Chesson <i>et al.</i> , 2020; Fry, 2006; Katzenberg, 2008; Richards y Hedges, 1999; Salazar y Silva, 2017; Sealy <i>et al.</i> , 1987; Schwarz y Schoeninger; Schoeninger y DeNiro, 1984; Schoeninger <i>et al.</i> , 1983; Sweeney <i>et al.</i> , 1978; Wada <i>et al.</i> 1975; Williams <i>et al.</i> , 2007
Oxígeno (O)	$^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$	<ul style="list-style-type: none"> - Identificar patrones de amamantamiento y destete - Reconstrucción de cadenas tróficas marinas - Determinar lugares de origen - Reconstrucción de patrones de migración - Reconstrucción paleoclimática y de paleovegetación 	Budd <i>et al.</i> , 2004; Craig, 1965; Doucett <i>et al.</i> , 2007; Fuller <i>et al.</i> , 2003; Katzenberg, 2008; Koch <i>et al.</i> , 1997; McGlynn, 2007; Salazar y Silva, 2017; Sharma <i>et al.</i> , 2004; Soto <i>et al.</i> , 2013; Panarello <i>et al.</i> , 2007

2.2. Otras técnicas

2.2.1. Análisis de oligoelementos

Los oligoelementos son elementos químicos que se hallan en muy pequeñas cantidades en las células de los seres vivos y son indispensables para el desarrollo normal del metabolismo. Se los conoce también con la denominación de “elementos traza”, ya que la presencia de estos elementos en el organismo es muy pequeña (Aras y Taman, 2007). Muchos de estos elementos se encuentran en los tejidos de los organismos de forma natural, aunque otros aparecen en mayor o menor medida según la dieta individual, de forma que el consumo de un determinado tipo de dieta puede suponer la exposición a agentes tanto tóxicos como esenciales. El análisis de estos elementos es una herramienta útil para reconstruir los hábitos dietéticos prehistóricos, aunque existen efectos que llevan a algunos autores a tener reticencias sobre estos métodos (Francalacci, 1989): En primer lugar, los efectos de diagénesis que pueden darse en los huesos tras el enterramiento (Fabig y Herrmann, 2002), ya que pueden incidir sobre su composición química. Existen elementos que son metabólicamente muy activos como el hierro, de modo que sus niveles en el hueso pueden indicar una gran demanda de este elemento en determinados momentos y no una gran ingesta del mismo (Ezzo, 1994). Es por ello que se hacen necesarios análisis “multielementales” para obtener un patrón de elementos traza que permita identificar el consumo de grandes grupos dietéticos. Para paliar esta problemática es habitual el uso complementario de análisis de oligoelementos del registro faunístico estudiado. Si un elemento traza permite una correcta discriminación de diferentes grupos de animales cuya dieta es conocida, también lo será para determinar aspectos nutricionales de los homínidos que se encuentren en el mismo contexto deposicional y paleoambiental (Lambert *et al.*, 1985).

Estos oligoelementos pueden contar con funciones probadas de esencialidad como el cobalto (Co), cromo (Cr), cobre (Cu), manganeso (Mn), molibdeno (Mo), hierro (Fe), níquel (Ni), selenio (Se), yodo (I) y zinc (Zn), con función esencial sospechada, pero con mecanismos de acción desconocidos como arsénico (As), boro (B), bromo (Br), litio (Li), estaño (Sn) y vanadio (V), y elementos traza tóxicos como aluminio (Al), berilio (Be), cadmio (Cd), mercurio (Hg), niobio (Nb), plomo (Pb), renio (Re), telurio (Te), titanio (Ti), talio (Tl), uranio (U) y wolframio (W) (Ramírez-Hernández, 2015).

Para el estudio de la presencia de estos elementos en los tejidos homínidos y animales se utilizan métodos químicos como la espectrometría atómica, molecular y lumínica (Aras y Taman, 2007; Ingle y Crouch, 1988) realizadas sobre muestras de huesos y dientes. De este modo y de igual manera que con los isótopos, no tendremos un conocimiento de la dieta exacta

del individuo, pero sí unas nociones que deben interpretarse. Por ejemplo, elementos como el bario (Ba), magnesio (Mg), estroncio (Sr) y vanadio (V) son potenciales indicadores de dietas vegetales (Gilbert, 1985), el vanadio (V) en particular aporta información sobre el consumo de frutos secos y fruta (Hatch y Geidel, 1985) y, el cobre (Cu) es esencial para identificar dietas carnívoras (Gilbert, 1985; Hatch y Geidel, 1985). Por otra parte, el manganeso (Mn) se ha utilizado para conocer el comportamiento de un elemento que cambia con los efectos diagenéticos (Lambert *et al.*, 1984).

Este tipo de análisis generalmente comprenden estudios “multielementales”, a los que ya hemos hecho referencia, más que análisis individuales (cosa que sí que ocurre en el caso de los isótopos), ya que muchas interpretaciones se basan en la comparativa de 2 o más elementos traza. Por ejemplo, el bario (Ba) es un elemento que cuenta con un metabolismo similar al del estroncio (Sr), aunque es mayormente discriminado en el intestino. De este modo, calculando el índice Ba/Sr se puede discernir entre una dieta vegetal (valores de Sr y Ba altos) o marina (índice Ba/Sr bajo), ya que el bario (Ba) es un elemento muy pobremente representado en medios marinos. Si el individuo analizado ha llevado a cabo una dieta carnívora el índice será medio o elevado, ya que la carne contiene mucho bario (Ba) pero poco estroncio (Sr). Expresándolo en forma numérica, valores de entre 0 y -0,4 expresan una dieta de origen terrestre, mientras que ratios entre -1,4 y -1,8 son indicadores de dieta marina (Balter, 2004; González Reimers y Arnay de la Rosa, 2008).

Elemento:	Fuente alimentaria:	Referencias:
Bario (Ba)	Frutos secos, fruta, cereales, legumbres, carne; tubérculos	(Gilbert, 1985)
Cobre (Cu)	Crustáceos, moluscos, vísceras, carne, frutos secos, vegetales, miel, legumbres, tubérculos, frutos silvestres	(Gilbert, 1985)
Magnesio (Mg)	Frutos secos, fruta, cereales, legumbres, carne; tubérculos	(Gilbert, 1985)
Vanadio (V)	Tubérculos, legumbres, cereales, frutos secos, carne, fruta	(Gilbert, 1985; Hatch y Geidel, 1985)
Manganeso (Mn)	Frutos secos, cereales, raíces, tubérculos, frutas, carne, pescado	(Lambert <i>et al.</i> , 1984)

Tabla 2. Elementos traza más utilizados en la reconstrucción de paleodietas y alimentos con los que se les asocia (Elaboración propia)

2.2.2. Desgaste y patrón de estriación dentaria

Otra de las técnicas de estudio de las paleodietas homínidas que experimentó un gran desarrollo a partir de los años 80 del siglo pasado es el análisis de la microestructura del esmalte y los patrones de estriación y desgaste (Grine *et al.*, 2012). Estos análisis se aplican también al estudio de la cronología del desarrollo de los dientes, edad de la muerte de los individuos o cuestiones paleoclimáticas o de paleovegetación, etc., en las que no profundizaremos en este trabajo (Ramírez Rozzi, 1996; Scott *et al.*, 2005).

Existe una relación demostrable entre el desgaste de la cara oclusal de los dientes y las cuestiones físicas de los distintos alimentos, lo cual ha sido ampliamente documentado y se han categorizado diferentes "ítems" según sus propiedades de fractura (Teaford y Walker, 1984; Ungar y Sponheimer, 2011; Walker *et al.*, 1978). El alimento en sí no causa el desgaste o las estriaciones, sino los componentes abrasivos que contienen o se encuentran sobre esos "ítems" dependiendo de su dureza y otros factores, ya que algunos elementos provocan desgaste y son menos duros que el esmalte dental (Grine *et al.*, 2012; Schmidt, 2010; Teaford y Walker, 1984). Algunos de estos elementos son fragmentos de hueso, exoesqueletos de invertebrados, cáscaras de frutos secos y fitolitos (Strait, 1993), mientras que también hay elementos que suelen ser contaminantes como microlitos, arena, limo y arcilla que pueden adherirse a las hojas o raíces y ser ingeridos (Ungar *et al.*, 1995). Es por eso por lo que especies que cuenten con una dieta basada en alimentos más limitados tendrán un rango de texturas de desgaste menos amplias que aquellas que cambien más en su alimentación (Ungar y Sponheimer, 2011). En esta relación se reflejan las mecánicas oclusales, de modo que la forma de masticación y la proximidad y desgaste entre dientes opuestos se ve marcada por el tipo de alimentos consumidos (Grine *et al.*, 2012).

Es mucha la información que aportan estos análisis, incluso de variaciones en plazos cortos de tiempo, de forma que pueden investigarse cuestiones de estacionalidad en la alimentación y otros factores de carácter ecológico como condiciones climáticas del momento (Teaford y Glander, 1991). Esta vía de investigación se fundamenta en un principio denominado "Last Supper Effect" (Grine, 1986), que podría traducirse como "el efecto de la última cena", ya que la información perteneciente a la dieta de un individuo antes de su muerte normalmente queda fosilizada. Por ejemplo, en estos registros suelen aparecer sobrerrepresentados los alimentos de reserva, ya que muchos homínidos y primates solían y suelen morir durante épocas de escasez o *stress* alimenticio (Kimbel y Delezene, 2009).

La estriación dentaria y el desgaste son consecuencia de la masticación, siendo un proceso en el que se reconocen dos fases según Maier y Schneck (Kimbel y Delezene, 2009): la fase I es el momento en el que las cúspides de los molares guían el bolo alimenticio hasta la oclusión, es decir, el momento en que se redirige la comida hacia la parte oclusal de los dientes para rasgar la comida y hacerla más fácilmente ingerible. La fase II supone el momento en el que las cúspides mandibulares impactan con las linguales, aplastando y moliendo la comida (Scott *et al.*, 2012). En estos procesos, ambos lados de la boca son usados para masticar, de modo que el desgaste se produce de forma más o menos igualitaria en todas las facetas de los dientes (Kimbel y Delezene, 2009),

El desgaste puede ser macroscópico, apareciendo por el uso de la dentición a lo largo de la vida, tanto por la dieta como por el uso de la boca como una tercera mano (Schmidt, 2010). Ante un desgaste excesivo se da una respuesta del alveolo dentario, empujando hacia arriba el diente desgastado para que sigan contactando con el diente correspondiente de la otra arcada dentaria durante la masticación. Este proceso, denominado “erupción continuada”, se intensifica con la edad, lo que provocará un mayor desgaste (Ubelaker, 1989), además de una pobre higiene y el consiguiente descenso del pH salivar (Shaw *et al.*, 1998). Normalmente, las dietas que supongan un largo periodo de masticación, como las basadas en tubérculos o frutos secos, también llevaran a un aceleramiento de este proceso (Smith, 1984).

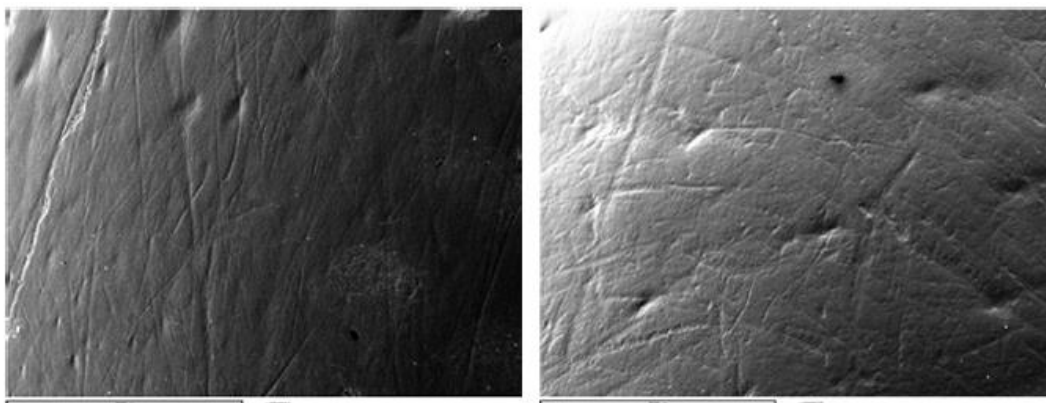


Figura 1. Estriaciones en superficies de esmalte dentario no alteradas por alteraciones tafonómicas. Izquierda, la superficie bucal de premolar inferior izquierdo de *Australopithecus afarensis* (LH-4). Derecha, premolar superior izquierdo de *Paranthropus boisei* (OH-57). Ambos según Estebaranz *et al.*, 2014

Las marcas microscópicas mayoritarias que vamos a encontrar en los dientes homínidos se pueden clasificar en dos grupos: por una parte, aquellas provocadas por machacar alimentos duros como huesos y frutos secos, donde la marca característica serán unas depresiones o pozos; por otra parte, los consumidores de carne, hojas y elementos más blandos presentarán unas marcas parecidas a surcos o estrías longitudinales (Ungar y Sponheimer, 2011).

2.2.3. Marcadores de enfermedades y *stress* episódicos

El *stress* es una respuesta natural y fisiológica de cualquier organismo (Levi, 1972) que supone la activación del eje hipotalámico-hipofisario-adrenal. Su función es la activación del organismo y provoca un estado de alarma, lo que facilita la adaptación a partir de la producción de hormonas (Selye, 1971). Sin embargo, si este *stress* es severo e incontrolado, puede provocar efectos en los individuales y en el grupo al que pertenecen, los cuales suelen traducirse en enfermedades y un aumento de la mortalidad, así como un decrecimiento de las capacidades productivas y reproductivas (Christian, 1968). En poblaciones muy antiguas, estas situaciones pueden producirse por una perturbación en el medio que provoca situaciones complejas como hambruna y, en consecuencia, deficiencias en el crecimiento y patologías observables en el esqueleto (Goodman *et al.*, 1980; Huss-Ashmore, 1982). Por lo tanto, la observación de estas patologías en los restos paleoantropológicos puede aportarnos también una información indirecta sobre su dieta.

2.2.3.1. Evidencias dentales

Hipoplasia del esmalte dental

Una de las evidencias más comunes de *stress* es la hipoplasia del esmalte dental, que supone la malformación del esmalte debido a situaciones como malnutrición, fiebre o enfermedad en el momento de formación del diente (Hillson y Bond, 1997), pero también puede deberse a defectos en la dentina (Molnar y Ward, 1975). Puede observarse tanto macroscópica como microscópicamente, en los anillos de crecimiento de los dientes o *perikymata* (Goodman *et al.*, 1980; Rose *et al.*, 1978), pudiendo localizarse de esta forma el momento exacto en el que se produjo ese episodio de *stress*.



Figura 2. Hipoplasia del esmalte dental en Chokepukio, región de Cuzco (Perú) (Armellagos *et al.*, 2009)

Se trata de un método ampliamente utilizado en arqueología gracias a la importante perdurabilidad de los dientes, superior a la de los huesos, lo que los convierte en los restos más

abundantes en el registro paleoantropológico, así como a su resistencia a procesos químicos y metabólicos a lo largo del tiempo (Huss-Ashmore *et al.*, 1982).

Caries

Las caries dentales son una de las mejores evidencias para la reconstrucción de las paleodietas, siendo fundamentales para atestiguar un mayor consumo de productos de carácter agrario o de origen vegetal, es decir, alimentos hidrocarbonados como legumbres, tubérculos, verdura, fruta o cereales (Hillson *et al.*, 2001; James, 1975). También suelen asociarse con la fluorosis o el consumo excesivo de alimentos con alto nivel en flúor como algunas hortalizas (Schultz *et al.*, 1998), además de con episodios de malnutrición o enfermedad en momentos de formación del diente (Hillson y Bond, 1997). El desarrollo de caries es un proceso en el que el diente se ve destruido mediante una erosión que comienza por la acción de ácidos orgánicos (Larsen, 1997) derivados de la acción bacteriana sobre hidratos de carbono. Se trata del desequilibrio entre estos agentes que provocan la patología y la integridad del esmalte y la dentina. Defectos congénitos y naturales de estos dos últimos elementos también influyen en el desarrollo de caries según Hillson *et al.* (2001) y trabajos de Larsen (1991)

2.2.3.2. Evidencias óseas

Hiperostosis craneal y criba orbital

En cuanto a las paleopatologías localizadas en huesos, cabe destacar el papel predominante de la hiperostosis craneal y criba orbital, que son enfermedades óseas mayormente localizadas en poblaciones pasadas (Hss-Ashmore *et al.*, 1982). Se trata de un tipo de dolencias que consisten en un aumento de la porosidad de los huesos y la aparición de pequeños agujeros, normalmente en la bóveda craneal y en las cuencas orbitales. Suelen dar lugar a otra serie de evidencias como infecciones en otros huesos y el fenómeno conocido como reacción perióstica (Lallo *et al.*, 1977), que supone la formación de nuevas capas de hueso, de ahí que se la denomine patología “piel de cebolla”.

Es comúnmente aceptada que la anemia, o falta de hierro, por malnutrición es la causa principal (Domínguez Rodrigo *et al.*), aunque estudios recientes (Walker *et al.*, 2009) ponen de manifiesto que este tipo de enfermedades no sean una consecuencia de procesos anémicos, sino que estarían provocadas por una falta de vitamina B12 durante la infancia, es decir, por un déficit en el consumo de lácteos, un ejemplo más de *stress* episódico. En cuanto a la criba orbital,

sus causas son las mismas que en la hiperostosis y, de hecho, suelen aparecer de forma conjunta como respuesta a la misma situación de *stress* (Hengen, 1971).

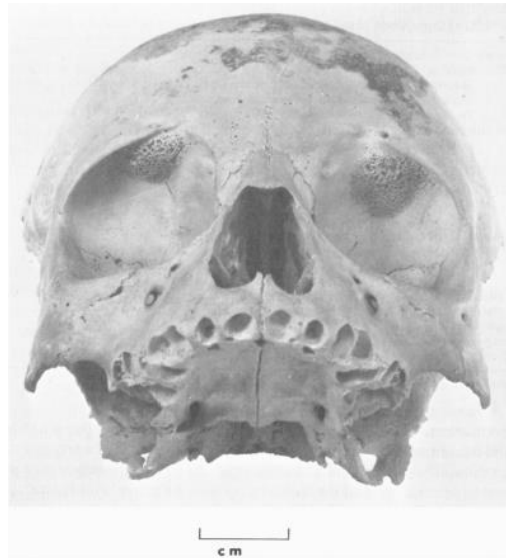


Figura 3. Evidencia de criba orbital en cráneo de *Homo sapiens* (Huss-Ashmore *et al.*, 1982)

Líneas de Harris

Las líneas de Harris o líneas de detención del crecimiento suponen otra evidencia de episodios de *stress* no exenta de polémica. Se trata de líneas de densidad ósea en una posición paralela a la fisis o cartílago de crecimiento, coincidiendo con el contorno de la epífisis, fácilmente reconocibles en los huesos largos como la tibia, el fémur o el radio (Alfonso-Durruty, 2011; Harris, 1926; Huss-Ashmore, 1982; Piontek *et al.*, 2001). Se cree que su presencia se da por una interrupción en el crecimiento relacionada con la malnutrición (Garn *et al.*, 1968; Piontek *et al.*, 2011), aunque sólo se puede aceptar si existen otras patologías o evidencias sobre ello como la presencia de caries (Huss-Ashmore, 1982).

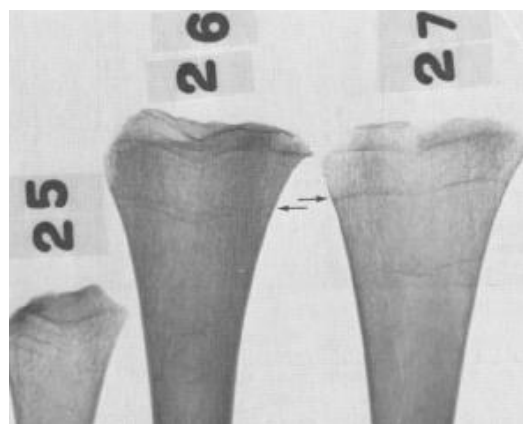


Figura 4. Líneas de Harris en el fémur de un individuo juvenil en Black Mesa según Huss-Ashmore *et al.*, 1982.

Su utilidad en el estudio de paleodietas parte de la premisa de que pueden observarse durante segmentos temporales largos en la vida del individuo (desde el nacimiento hasta la edad adulta) siendo una evidencia clara de *stress* en el esqueleto que siempre ha sido asociada a problemas de crecimiento o de déficit de nutrientes en momentos puntuales como la lactancia. Como inconvenientes podemos destacar que estas líneas pueden sufrir un proceso de reabsorción del hueso en vida, eliminando cualquier evidencia (Garn *et al.*, 1968) y que su estudio depende mucho del estado de conservación del propio hueso. Además, recientemente se ha propuesto que esta patología pueda producirse por motivos más diversos, como, por ejemplo, un crecimiento acelerado del individuo (Alfonso-Durruty, 2011).

Osteoporosis

La osteoporosis es una patología que supone una pérdida de masa ósea, de forma que aumenta la porosidad en los huesos y el tamaño de las celdas interiores, desgastando así su resistencia y favoreciendo fracturas (Armelagos *et al.*, 1972; Tucker *et al.*, 2001). Son por lo tanto abundantes sus evidencias en el registro paleoantropológico. Aunque el desarrollo se debe principalmente a la edad, incidiendo con mayor fuerza en el sexo femenino durante el pico del periodo reproductivo y la lactancia (Garn, 1970), algunos cambios en la dieta como un pobre consumo de cereales o episodios de malnutrición pueden afectar al desarrollo de esta enfermedad (Perzigian, 1973).

Osteofitosis

Por último, la osteofitosis es una enfermedad que supone la formación de excrecencias óseas provocadas por la ingesta de algunas toxinas como alimentos con alto nivel de flúor o latirógenos (Huss-Ashmore, 1982). Estos aminoácidos normalmente se encuentran contenidos en algunas legumbres, de modo que su consumo excesivo (más del 30% de la dieta) puede provocar este recrecimiento de los huesos e intervenir en el desarrollo y formación de estos (Weatherell y Weidmann, 1959). Sin embargo, un consumo moderado de este tipo de alimentos puede prevenir enfermedades como la osteoporosis.

2.2.4. Evidencias indirectas en el registro arqueológico del consumo de animales y plantas: Arqueozoología y Arqueobotánica

2.2.4.1. Arqueozoología

La arqueozoología es el estudio de las interacciones pasadas entre los seres humanos y la fauna, normalmente involucrando el análisis y la interpretación de los restos animales de depósitos arqueológicos, pero en ocasiones usando datos adicionales como representaciones artísticas (Thomas, 1996). Sin embargo, el término de “animales” puede encadenar cierta confusión, de modo que es mejor hablar de fauna en general, ya que se incluyen restos de mamíferos, plumas de aves, escamas de peces, conchas de moluscos, restos de insectos o incluso de algunos parásitos (Thomas, 1996).

Se trata de una disciplina que necesariamente requiere de la interdisciplinariedad para el estudio de las paleodietas, ya que a partir de los restos podemos acercarnos a determinada información como las costumbres alimenticias del pasado, el tipo de estrategias de caza, las preferencias en unos u otros animales, etc. (Reitz y Wing, 1999).

2.2.4.2. Fitolitología

Los fitolitos son partículas de sílice que están presentes en algunas plantas (Epstein, 1994). Cuentan con gran dureza y, para ser deformados, requieren que se aplique una fuerza de 6000 mega-Pascales, que equivale a un millón de pascales (unidad de fuerza), de forma que cuentan con una mayor dureza que algunas semillas. El esmalte dental requiere de la mitad de fuerza (alrededor de 3700 Mpa) para sufrir deformaciones, así que puede detectarse el consumo de determinadas plantas como cereales a partir de evidencias relacionadas con la aparición de estrías o surcos en el esmalte dental. Otro tipo de evidencias sobre el consumo de vegetales con niveles elevados de sílice podemos encontrarlas en el hallazgo de coprolitos (Faegri *et al.*, 1989), ya que son elementos que no pueden digerirse.

2.2.4.3. Carpología

Se trata de la disciplina encargada del estudio de las semillas y los frutos conservados en los yacimientos arqueológicos, de forma que a partir de ellos se pueda reconstruir el consumo de elementos vegetales, el uso de plantas foráneas, etc. (Berihuete y Piqué, 2006). En su origen, este tipo de estudios se fundamentaban en el conteo sistemático y la identificación de determinadas especies de plantas, aunque en la actualidad la metodología ha experimentado un avance considerable, realizándose estudios genéticos e isotópicos sobre los restos de semillas (Peña y Pérez, 2018). Sin embargo, el uso de esta disciplina se encuentra mayormente vinculado con épocas más recientes, con cuestiones relacionadas con la reconstrucción de las prácticas

agrícolas que no cuentan con importancia dentro de este trabajo, ya que no se conoce este tipo de comportamientos hasta el Neolítico.

2.2.4.4. Palinología y análisis de coprolitos

La palinología es el estudio de los granos de polen depositados en el registro arqueológico, lo que permite realizar reconstrucciones de los medios vegetales pasados y conocer la disponibilidad de recursos. Un uso directo es la reconstrucción de paleodietas humanas mediante el análisis de coprolitos, que también son utilizados para otro tipo de investigaciones conductuales, culturales (Leroi-Gourhan, 1975), económicas (Bohrer, 1968), etc. (Martínez Tosto *et al.*, 2012; Moe, 1983; Vaughn *et al.*, 1983). Los coprolitos son heces fósiles deshidratadas o mineralizadas que contienen inclusiones, tanto orgánicas como inorgánicas (Martínez Tosto *et al.*, 2012) y por tanto suelen incluir granos de polen, fitolitos y diatomeas (Faegri *et al.*, 1989), de los que se extrae tanto información alimentaria, como medicinal según Chaves (Martínez Tosto *et al.*, 2012). Sin embargo, al tratarse de materia orgánica con una gran velocidad de descomposición, su preservación en el registro arqueológico es compleja.

En el análisis de coprolitos nos interesa un tipo concreto de polen que proviene de la ingesta directa de alimentos, ya que es complejo encontrarlo como parte de la lluvia polínica atmosférica. Suele provenir de plantas zoófilas, de modo que su presencia suele suponer una ingesta intencionada de plantas, flores o miel (Vaughn *et al.*, 1983).

3. PRESENTACIÓN DE DATOS

Vamos a dividir las especies estudiadas en cuatro grupos siguiendo la clasificación de Lucas y sus colaboradores (2008) basada en aspectos morfológicos. En un primer término presentamos a los homínidos más tempranos (7 a 4 Ma), entre los que incluimos a *Ardipithecus ramidus* y *Australopithecus anamensis*. En este grupo también se integran *Orrorin tugenensis*, *Sahelanthropus tchadensis* y *Ardipithecus kadabba*, aunque no contamos con estudios isotópicos para estudiar su dieta.

El siguiente grupo es el de los homínidos arcaicos (4 a 2,5 Ma), donde incluimos la mayoría de las especies del género *Australopithecus*: *afarensis*, *africanus*, *bahrelghazali*, *garhi*, además de *Kenyanthropus platyops* (Lucas *et al.*, 2008). En este grupo *Au. garhi*, *bahrelghazali* y *Kenyanthropus platyops* no disponen de analíticas isotópicas.

El tercer grupo establecido por Lucas *et al.* (2008) es el de los homínidos megadontos arcaicos (2,5 a 1,1 Ma), donde se incluye a los 3 individuos del género *Paranthropus*: *robustus*, *boisei* y *aethiopicus*. De este último no existen analíticas isotópicas.

El último grupo es el de los integrantes del género *Homo* (2 Ma a \approx 40.000) (Lucas *et al.*, 2008): *H. rudolfensis*, *H. habilis*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. antecesor*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, *H. floresiensis* y *H. sapiens* (Lucas *et al.*, 2008). En este caso no contamos con estudios isotópicos para los taxones de *H. rudolfensis*, *antecesor*, *heidelbergensis* y *floresiensis*, y además hemos optado por obviar los estudios de *Homo sapiens*.

3.1. *Ardipithecus ramidus*

Ardipithecus ramidus fue una especie de homínido descubierta en las campañas de 1992-93 en Aramis, Awash Medio (Etiopía) por parte de Tim White y su equipo (White *et al.*, 1994), y también se encontraron restos en Gona, a unos 70 km al norte de Aramis (Quade *et al.*, 2008). “Ardi” significa suelo y “pithecus” mono en griego, mientras que “ramid” es raíz en lengua amhárica (Etiopía), ya que los restos se hallaron asociados a un conjunto de raíces y arcilla (Grine *et al.*, 2012). Cuenta con una cronología entre 4,5-4,3 Ma, de modo que se sugiere como uno de los potenciales orígenes de los homínidos (White *et al.*, 1994). Es una especie rodeada de polémica, ya que se descubrió un taxón anterior en el Awash Medio al que se denominó *Ardipithecus kadabba*, con una cronología entre los 5,8-5,5 Ma. Algunos autores hablan de una especie morfoclina, es decir, de una misma especie con características anatómicas distintas debidas al paso del tiempo (Haile-Selassie *et al.*, 2004). Esto es así porque simplemente difiere

de *ramidus* en una morfología más primitiva de los caninos superiores y un contorno más asimétrico de la corona del tercer premolar inferior (P₃) (Haile-Selassie *et al.*, 2004).

Ardipithecus ramidus poseía una dentición de un tamaño pequeño con semejanzas entre machos y hembras y perdiendo la punta afilada que caracterizaba a otras especies de primates extintos (con forma de diamante) (Suwa *et al.*, 2009). Tampoco contaba con una dentición tan especializada como géneros de primates actuales como *Pan* o *Pongo*, chimpancé y orangután respectivamente (Suwa *et al.*, 2009). El esmalte dental es grueso pero intermedio con respecto a los primates actuales y especies homínidas más recientes como *Australopithecus afarensis* (Suwa *et al.*, 2009).

En cuanto al esqueleto poscraneal, *ramidus* presenta generalmente extremidades superiores largas, con palmas de las manos alargadas, de modo que conservan ciertas capacidades arbóreas. Su andar sería bípedo, aunque con un modo de locomoción lento que no le permitiría recorrer grandes distancias a pie (Lovejoy, 2009).

3.1.1. Estudios isotópicos sobre la dieta

En cuanto a los estudios isotópicos sobre *A. ramidus* destacan los trabajos realizados por T. White y su equipo (White *et al.*, 1994; 2009a y b; Lovejoy, 2009; Suwa *et al.*, 2009). Se han llevado a cabo análisis de isótopos de carbono 13 (¹³C) y oxígeno 18 (¹⁸O) sobre el esmalte dental de cinco individuos de *Ardipithecus ramidus* de la zona de Aramis en el Awash Medio (White *et al.*, 2009a). Se trata de muestras de unos 15mg, convertidas en polvo mediante un taladro de punta de diamante o manualmente mediante un mortero de ágata. Estas muestras fueron lavadas con agua destilada y ácido clorhídrico para prevenir contaminaciones posteriores. Todas fueron finalmente analizadas en el *Environmental Isotope Paleobiogeochemistry Laboratory*, en el Departamento de Antropología de la Universidad de Illinois (White *et al.*, 2009a).

De uno de los especímenes (ARA-VP-1/500) se analizaron tres dientes (M1, M2, M3), mientras que del resto de individuos solamente se llevaron a cabo pruebas sobre una pieza dental. Los resultados obtenidos indican unos valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -8,5, -10,7, -11,2 y -10,3‰ para los individuos en los que sólo se ha analizado un diente (ARA-VP-1/700, ARA-VP-1/1818, ARA-VP-1/3291 y ARA-VP-1/3290 respectivamente). En cuanto a ARA-VP-1/500, presenta valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -10,2, -10,2 y -10,8 para los tres molares. La variación isotópica de los dientes es atenuada, con una media de $\delta^{13}\text{C}$ de $-10,63 \pm 1,03\%$ para los siete dientes analizados. Estas ratios son similares a las analizadas por el equipo de White sobre otros restos de primates extintos que cuentan con una cronología similar a la de *ramidus*, *Pliopapio*, con unas ratios de $\delta^{13}\text{C}$ de $-10,91 \pm 0,69 \%$. Cabe destacar a uno de los individuos de *A. ramidus* (ARA-VP-1/700),

que presenta unas ratios de $\delta^{13}\text{C}$ con valores de $-8,5\%$, que son significativamente superiores a la media de la muestra analizada.

En cuanto a los estudios de $\delta^{18}\text{O}$, presentan valores similares entre los cinco individuos. Para los cuatro dientes analizados individualmente contamos con ratios de $\delta^{18}\text{O}$ de $1,8$, $0,0$, $-1,8$ y $-0,9\%$ (ARA-VP-1/700, ARA-VP-1/1818, ARA-VP-1/3291 y ARA-VP-1/3290 respectivamente), mientras que para los tres dientes analizados de ARA-VP-1/500 los análisis indican ratios de $\delta^{18}\text{O}$ de $1,1$, $1,3$ y $2,1\%$. La media total de los siete dientes es de $0,16 \pm 1,5\%$.

Por otra parte, disponemos de los estudios isotópicos realizados por Levin y su equipo (2008) sobre restos de fauna asociada a *A. ramidus* y paleosuelos de Gona (Etiopía). No se han llevado a cabo sobre restos fósiles de *ramidus*, pero a partir de los resultados obtenidos se ha planteado un posible hábitat para la especie y se han comparado los valores de la fauna asociada. De esta forma, se han analizado diez paleosuelos en un radio de 2km de GWM3, una localización de *ramidus*, presentando valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de $-7,5 \pm 1,6 \%$ y un rango con máximos y mínimos desde $-10,4\%$ hasta $-3,9\%$. La fauna asociada se compone de suidos, équidos, bóvidos, rinoceróntidos, hipopotámidos, cercopitecos y jiráfidos, con valores generales de $\delta^{13}\text{C}$ elevados con respecto a los restos de *Ardipithecus* de Aramis, superando en ocasiones las -6% .

Species	Locality	Catalog #	LAB ID #	Analysis ID #	$\delta^{13}\text{C}\%_{\text{pdb}}$	$\delta^{18}\text{O}\%_{\text{pdb}}$	$\delta^{18}\text{O}\%_{\text{smow}}$
<i>Ardipithecus ramidus</i>	ARA-VP-1	700	23	14230	-8.5	1.8	32.7
<i>Ardipithecus ramidus</i>	ARA-VP-1	1818	76	16257	-10.7	0.0	30.9
<i>Ardipithecus ramidus</i>	ARA-VP-1	3291	84	17310	-11.2	-1.8	29.0
<i>Ardipithecus ramidus</i>	ARA-VP-1	3290	86	17312	-10.3	-0.9	30.0
<i>Ardipithecus ramidus</i>	ARA-VP-1	500-90	121	17399	-10.2	1.1	32.1
<i>Ardipithecus ramidus</i>	ARA-VP-1	500-113	122	17400	-10.2	1.3	32.3
<i>Ardipithecus ramidus</i>	ARA-VP-1	500-115	123	17401	-10.8	2.1	33.0

Tabla 3. Síntesis de los datos isotópicos de carbono 13 (^{13}C) y oxígeno 18 (^{18}O) de *Ardipithecus ramidus* (White *et al.*, 2009a)

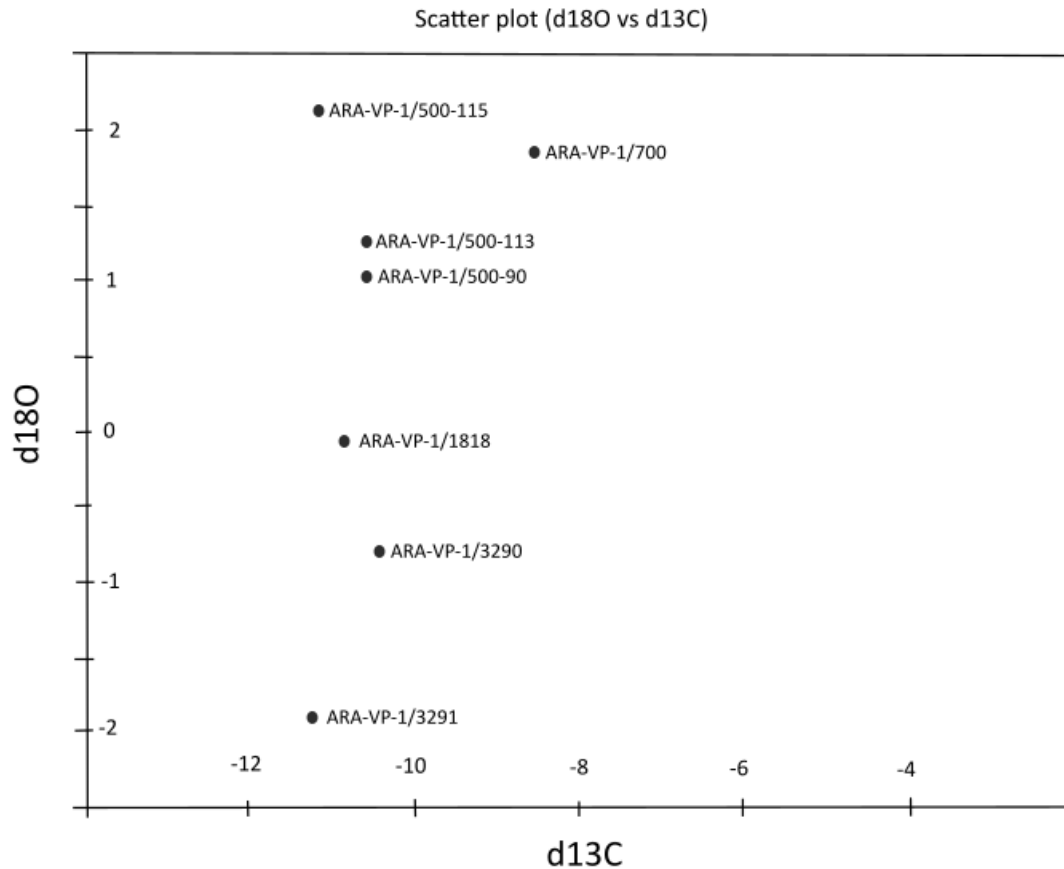


Figura 5. Gráfica sobre la dispersión isotópica de *A. ramidus*. Elaboración propia

3.2. *Australopithecus anamensis*

El primer descubrimiento de esta especie se dio en 1965 por parte del equipo de Patterson en el territorio de Kanapoi (cerca del lago Turkana en Kenia), aunque fue identificado tiempo después (Ward *et al.*, 1999). En 1988 se localizaron otros doce fósiles por parte de la campaña anglo-keniata dirigida por M. Leakey e I. Glynn en el lago Turkana, Allia Bay (Kenia), al que se sumaron otros nuevos vestigios en Kanapoi en 1994 (Grine *et al.*, 2012). Es por estos hallazgos por los que se bautizó a esta especie como *anamensis*, ya que “anam” significa lago en lengua turkana (Ward *et al.*, 1999). En 2005, el equipo de T. White se encontró con un hallazgo en el valle del Awash (Etiopía), concretamente en los sitios de Aramis, Asa Issie y Hana Hari (White *et al.*, 2006). El descubrimiento más reciente es el de un cráneo encontrado por el equipo de Haile-Selassie en 2016 en la región de Woranso-Mile (Etiopía) (Haile-Selassie *et al.*, 2019). A pesar de la gran cantidad de hallazgos, algunos restos de Kanapoi y los de Allia Bay se encuentran profundamente dañados por la acción de carnívoros, de modo que se contempla la posibilidad de que fueran arrastrados durante largas distancias y hayan aparecido lejos del lugar donde desarrollaron su vida (Ward *et al.*, 1999).

Los descubrimientos realizados por White (2006) son los más antiguos con una cronología de 4,2 Ma, mientras que los vestigios del lago Turkana cuentan con una mayor prolongación en el tiempo, ya que según Leakey y su equipo, se extienden desde los 4,2 a los 3,9 Ma (Grine *et al.*, 2012). Sin embargo, la presencia de *anamensis* en el este africano parece que puede extenderse hasta los 3,8 Ma basándonos en los datos recientemente publicados por Haile-Selassie (2019). Debido a estas cronologías, la proximidad geográfica y sus características anatómicas, algunos autores han afirmado que *Au. anamensis* se presenta como el eslabón evolutivo intermedio entre *A. ramidus* y *Au. afarensis* (Ward *et al.*, 1999), aunque Leakey y sus colaboradores (1998) apoyan la teoría que habla de una única especie que presenta variaciones provocadas por el tiempo.

Au. anamensis contaría con una capacidad craneal de alrededor de 500 cm³ y unas características similares a *Au. afarensis* con el que coincidiría en el tiempo (Ward *et al.*, 1999). Poseía un esmalte dental más grueso que *ramidus* y caninos y superficie de masticación mayores, representada ésta última por unos grandes molares (Ungar *et al.*, 2010; Ward *et al.*, 1999). En el esqueleto poscraneal destacamos una bipedación más evidente debido un engrosamiento de la zona distal de la tibia y una pérdida de capacidades arbóreas provocada por la falta del músculo atlantoclavicularis (Meyer y Williams, 2019).

3.2.1. Estudios isotópicos sobre la dieta

Se han llevado a cabo análisis isotópicos de carbono 13 (¹³C) y oxígeno 18 (¹⁸O) en diecisiete dientes procedentes de doce individuos distintos de *Australopithecus anamensis* de la zona del lago Turkana, con una cronología que se extiende desde los 4,12 a los 3,95 Ma (Cerling *et al.*, 2013). Eran dientes fósiles conservados en el Museo Nacional de Kenia (Nairobi), cuyos muestreos se realizaron pulverizando muestras de esmalte de entre 2 y 5 mg con un taladro de alta velocidad. Los dientes que contaban con superficies fracturadas fueron muestreados a partir de tomas del esmalte expuesto, de modo que no sufrieron mayores procesos de destrucción. Posteriormente, las muestras fueron tratadas con cantidades mínimas de ácido acético para eliminar los carbonatos secundarios, fueron convertidas en gas mediante ácido fosfórico a 90°C, introducidos en cápsulas de plata, criogenizadas y analizadas en un espectrómetro de masas en la Universidad de Utah.

No se ha optado por el mismo tipo de dientes, aunque en todos los casos se han tomado molares o fragmentos conservados de molares. De este modo, contamos con valores de $\delta^{13}\text{C}$ medios de -10,7‰ y errores de $\pm 0,4$ o $\pm 0,5$ ‰ dependiendo de la muestra analizada. Los resultados han indicado valores de $\delta^{13}\text{C}$ mínimos de -12,0‰ y máximos de -9,3‰, de modo que

no se evidencian grandes diferencias entre las muestras analizadas. Estos resultados se han comparado con niveles de primates actuales de Kenia, como babuinos (*Papio*) que presentan niveles de $-9.1 \pm 3,1 \text{ ‰}$, o gorilas (*Gorilla beringeri*) del Congo con valores de $-13,5 \pm 1,2 \text{ ‰}$. Las muestras de estos animales fueron tomadas siguiendo la misma metodología que con las muestras de *Au. anamensis*, aunque su análisis se llevó a cabo en el Departamento de Arqueología de la Universidad de Ciudad del Cabo (Sudáfrica). Por otra parte, también se han realizado análisis de isótopos de oxígeno 18 (^{18}O) de las mismas muestras de *Au. anamensis*, obteniendo unos resultados medios de $\delta^{18}\text{O}$ de $0,16\text{‰}$, con un error de entre $\pm 0,4$ o $\pm 0,5\text{‰}$ dependiendo de la muestra. En este caso no se han analizado los diecisiete dientes, sino que uno de ellos (KNM-KP 35842) no contaba con un estado de conservación suficiente como para realizar análisis de oxígeno y además no se ha podido determinar qué tipo de molar es, lo cual dificulta el análisis al ser imposible determinar sus pautas de crecimiento.

Todos estos resultados fueron analizados por el equipo de Cerling en 2013, aunque estudios posteriores dirigidos por Quinn (2019) optaron por tomar esas mismas ratios isotópicas obtenidas de $\delta^{13}\text{C}$ y llevar a cabo una reinterpretación de los resultados cambiando algunas variables como el peso de los individuos, su tamaño y la variabilidad de estos factores inducida por un marcado dimorfismo sexual, lo que provocaría que las necesidades nutricionales también variaran.

Specimen no.	Element	Taxon	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	Age (Ma)	\pm (Ma)
4.12–3.95 Ma						
KNM-ER 18540	m frag	<i>Australopithecus anamensis</i>	-11.3	-0.6	4.00	0.05
KNM-ER 20420	lt M2	<i>Au. anamensis</i>	-10.8	-0.1	4.00	0.05
KNM-KP 29287	rt m1	<i>Au. anamensis</i>	-9.9	0.1	4.06	0.04
KNM-KP 29287	rt m2	<i>Au. anamensis</i>	-9.5	-0.5	4.06	0.04
KNM-KP 29287	rt m3	<i>Au. anamensis</i>	-10.3	-0.4	4.06	0.04
KNM-KP 29287	lt m3	<i>Au. anamensis</i>	-10.9	0.4	4.06	0.04
KNM-KP 29287A	lt m2	<i>Au. anamensis</i>	-10.3	0.4	4.06	0.04
KNM-ER 30200B	lt M3	<i>Au. anamensis</i>	-11.6	-0.1	4.00	0.05
KNM-KP 30498D	lt M3	<i>Au. anamensis</i>	-11.6	1.0	4.12	0.04
KNM-KP 30502D	rt m3	<i>Au. anamensis</i>	-9.3	-1.7	4.12	0.04
KNM-KP 30502E	lt m3	<i>Au. anamensis</i>	-9.7	-1.1	4.12	0.04
KNM-ER 30745	lt M3	<i>Au. anamensis</i>	-10.0	1.3	4.00	0.05
KNM-KP 35839	lt P3	<i>Au. anamensis</i>	-11.3	0.3	4.12	0.04
KNM-KP 35840A	lt M3	<i>Au. anamensis</i>	-11.0	1.7	4.12	0.04
KNM-KP 35842	M	<i>Au. anamensis</i>	-10.3	—	4.12	0.04
KNM-KP 35847	lt m2	<i>Au. anamensis</i>	-12.0	1.3	4.12	0.04
KNM-KP 35851	lt M3	<i>Au. anamensis</i>	-11.3	1.1	4.12	0.04

Tabla 4. Síntesis de los datos isotópicos de carbono 13 (^{13}C), oxígeno 18 (^{18}O) y edad de los restos analizados de *Australopithecus anamensis* (Cerling *et al.*, 2013)

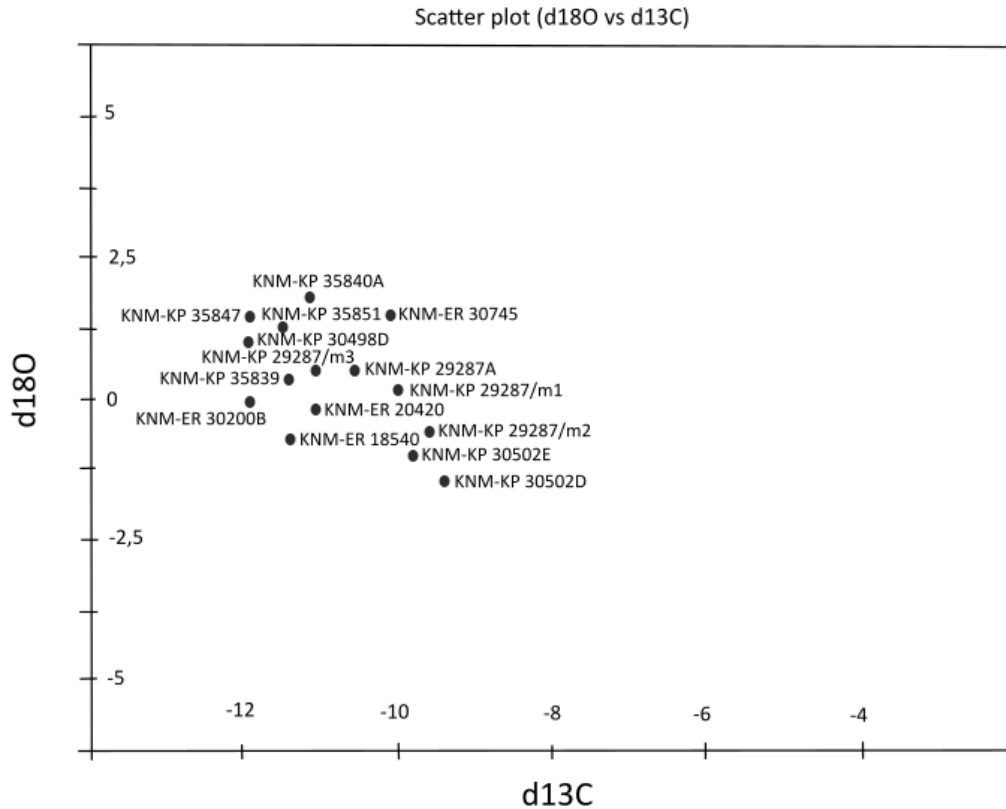


Figura 6. Gráfica sobre la dispersión isotópica de *Australopithecus anamensis*. Elaboración propia

3.3. *Australopithecus afarensis*

Esta especie de *Australopithecus* grácil fue descubierta en 1974 por el equipo formado por T. White, D. Johanson e Y. Coppens (Johanson *et al.*, 1982; Kimbel y Deleze, 2009), encontrándose con los restos de doce individuos de esta especie en Laetoli (Tanzania) entre los que se incluían los que pertenecen al individuo conocido como “Lucy” (AL 288-1). La fama que adquirió esta hembra de *Australopithecus* es debida a que se recuperó aproximadamente el 40% del total de su esqueleto, que además contaba con muy buen estado de conservación. Estos fósiles de doce individuos, conocidos como “la primera familia” (Johanson, 1996), representan la mayor parte del hipodigma, aunque también se han dado hallazgos importantes en la formación del Hadar (Etiopía) por parte del equipo dirigido por Kimbel y Deleze (Grine *et al.*, 2012), así como en Woranso-Mille (Etiopía) (Haile-Selassie *et al.*, 2010), Dikika (Etiopía) (Alemseged *et al.*, 2006) o Maka (Etiopía) (White *et al.*, 1993).

Au. afarensis se desarrolló en diferentes cronologías dependiendo del lugar geográfico del que estemos hablando, con un lapso entre los 3,8 a los 3,6 Ma en el caso de Laetoli y de los 3,4 a los 2,9 Ma en Hadar (Grine *et al.*, 2012), de forma que hablamos de una de las especies de *Australopithecus* con mayor pervivencia en el tiempo. El nombre con el que se denomina a esta especie se debe a que los restos de Laetoli fueron encontrados cerca del lugar que habitaba la tribu de Afar (Johanson, 1996).

Esta especie presenta megadoncia postcanina que supone un aparato masticatorio más preparado para tratar elementos duros (Grine *et al.*, 2012). Contaba con una mayor altura de la rama mandibular y una mayor robustez de ésta, variaciones en la forma de los molares, capas de esmalte gruesas y la presencia de arcos cigomáticos más grandes y robustos (Kimbel y Deleuzene, 2009; Ungar, 2004; Ward *et al.*, 2010). Estas características han llevado a algunos autores a definir a esta especie como *Praeanthropus afarensis*, ya que la consideran apartada del género *Australopithecus* (Grine *et al.*, 2006).

3.3.1. Estudios isotópicos sobre la dieta

J. G. Wynn y su equipo (2013) llevaron a cabo análisis de carbono 13 (^{13}C) y oxígeno 18 (^{18}O) sobre muestras de esmalte dental de veintidós especímenes de *Australopithecus afarensis* de los yacimientos de Dikika y Hadar. Estos vestigios se encontraban conservados en el Museo Nacional de Etiopía, de los cuales se extrajeron muestras de alrededor de 2mg con taladros de punta de diamante y taladros de alta velocidad. El esmalte pulverizado fue tratado con ácido acético durante 30 minutos para eliminar el carbonato exógeno y posteriormente fue secado a una temperatura de 60°C. Aproximadamente 0,6 mg de las muestras fueron pretratados con ácido fosfórico, para posteriormente analizar el dióxido resultante a partir de espectrometría de masas.

En este caso tampoco se ha optado por utilizar el mismo tipo de dientes, aunque existe una predominancia de molares y unos pocos incisivos. A pesar de emplear veintidós dientes, dos de ellos no han aportado resultados concluyentes, de forma que se han obviado para la interpretación de los datos. Las ratios obtenidas presentan valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de -7,4‰, con un rango que se extiende desde mínimos de -13,0‰ (A.L. 125-11) a máximos de -2,9‰ (A.L. 452-18) (en el estudio no se incluye el porcentaje de error predecible), de forma que encontramos cierta disonancia entre los individuos analizados. El mismo equipo de Wynn también llevó a cabo estudios isotópicos de carbono 13 (^{13}C) y oxígeno 18 (^{18}O) sobre restos de fauna asociada con una antigüedad cercana a la de *afarensis*. De esta forma, se pudieron determinar valores de $\delta^{13}\text{C}$ medios de -10,9‰ para consumidores de plantas C_3 como jiráfidos,

mientras que aquellos mamíferos cuyo medio de obtener nutrientes era el pasto de juncias y plantas de sabana (C₄) presentan valores medios de +1,4‰. Un estudio posterior de carbono (Wynn *et al.*, 2016) sobre restos de chimpancés de sabana extintos (*Pan troglodytes verus*) indican valores medios de δ¹³C inferiores a *Au. afarensis*.

Contamos con los estudios de δ¹⁸O sobre los veintidós dientes que, de nuevo, sólo han permitido la interpretación de veinte (Wynn *et al.*, 2013). En este caso contamos con valores medios de -4,24‰, presentando mínimos de -9,5‰ (A.L.249-27) y máximos de 5,7‰ (DIK49-12), de modo que se trata de una diferencia entre muestras muy marcada. Por otro lado, Levin y su equipo (2006) realizaron estudios de isótopos de oxígeno (δ¹⁶O/δ¹⁸O) sobre esmalte dental de varios mamíferos del sitio de Hadar, entre los que se incluyen especímenes de *Au. afarensis*. Este homínido presenta unos valores de aproximadamente -5‰ que lo colocan en una posición intermedia entre la fauna asociada, por debajo de otros grandes mamíferos como équidos, suidos y jiráfidos (δ¹⁸O de -4-0‰), aunque por encima de otros animales como hipopotámidos (δ¹⁸O de ≈ -8‰).

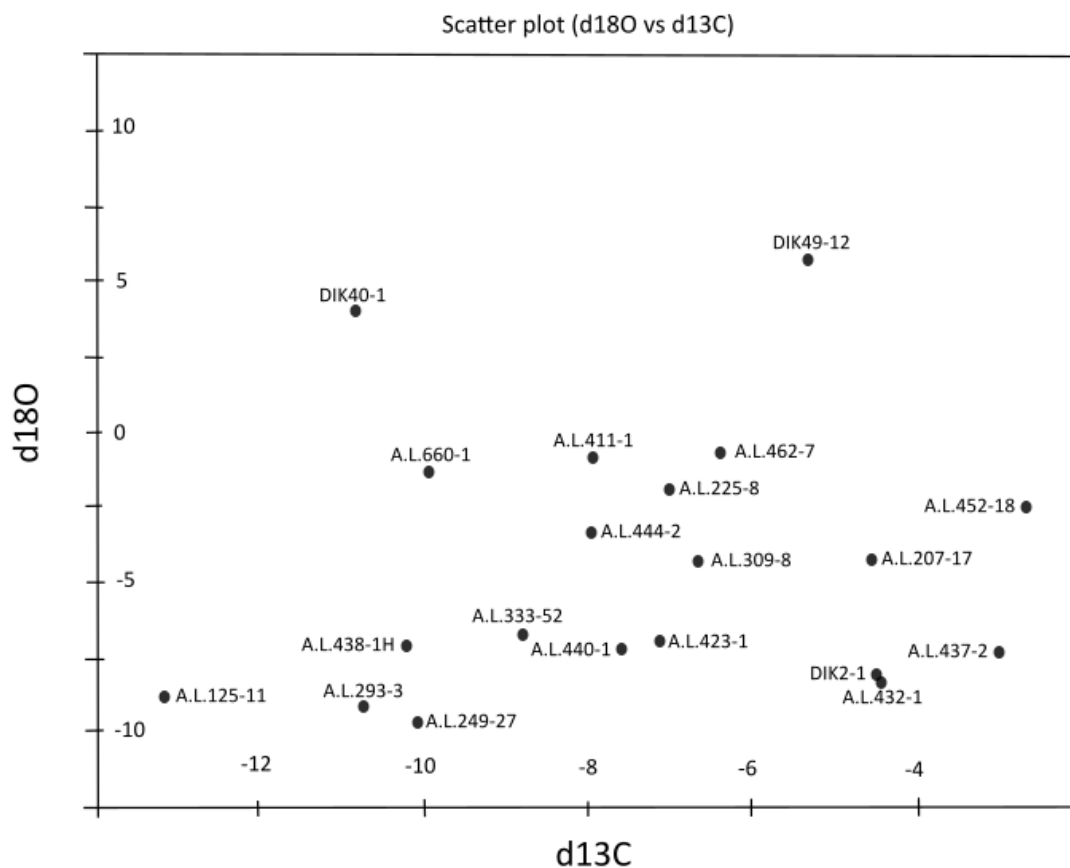


Figura 7. Gráfica sobre la dispersión isotópica de *Australopithecus afarensis*. Elaboración propia

Specimen	Stratigraphy	Sample used	Sample	Mass drilled	Mass analyzed	Yield	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	Nominal $\% \text{C}_4$
				[mg]	[mg]	[% CaCO_3]	(VPDB) [‰]	(VPDB) [‰]	
	Submember								
A.L.444-2	KH2	M _{2,3} fragment	HH1	1.384	0.632	4.1	-8.0	-2.9	16
A.L.440-1	KH2	P ₄ fragment	HH2	1.078	0.601	3.1	-7.6	-7.3	20
A.L.462-7	KH2	M ₃	HH3	2.029	0.404	4.9	-6.4	-0.1	33
A.L.452-18	KH2	M fragment	HH4	2.033	0.694	5.1	-2.9	-2.7	69
A.L.437-2	KH2	M ₂ fragment	HH5	1.356	0.655	3.3	-6.6	-3.3	31
A.L.438-1h	KH2	RM ₁ fragment	HH6	1.263	0.647	4.2	-10.2	-6.8	0
A.L.309-8	DD3	M ¹ fragment	HH7	1.339	0.668	4.3	-6.4	-4.6	33
A.L.423-1	SH2	M ¹ in maxillary fragment	HH8	1.358	0.604	4.2	-7.2	-6.7	24
A.L.432-1	DD3	M ₃ fragment in mandible fragment	HH9	1.875	0.654	5.1	-4.3	-8.0	55
A.L.699-1*	DD3	upper P fragment	HH10	2.001	0.696/0.303	27.1/9.5	(-8.2/-6.0)	(-4.4/-10.0)	-
A.L.333-52	DD2	M ₁ fragment	HH11	1.291	0.633	5.2	-8.6	-7.1	9
A.L.207-17	DD2	lower M ₃	HH12	1.660	0.647	4.7	-4.3	-7.4	55
A.L.411-1	SH2	M ₂ in mandible fragment	HH13	1.729	0.697	5.9	-7.7	0.5	19
A.L.225-8	SH1	M ₂ in mandible fragment	HH14	1.709	0.697	6.6	-6.7	-2.4	29
A.L.125-11	SH2	M ₁ in maxillary fragment	HH15	2.000	0.662	4.0	-13.0	-8.4	0
A.L.660-1	SH1	M ₂ fragment	HH16	2.225	0.603	4.3	-9.6	-1.1	0
A.L.249-27	SH1	P ³ fragment	HH17	1.544	0.643	4.1	-10.0	-9.5	0
A.L.293-3	DD3	I ¹	HH18	0.405	0.290	5.2	-10.7	-9.0	0
DIK2-1	BM	M fragment	HH19	1.811	0.652	4.7	-4.3	-7.8	55
DIK40-1	SH	left M ¹	HH20	0.475	0.475	7.8	-10.6	+4.1	0
DIK49-12	SH	P	HH21	1.411	1.411	6.1	-4.9	+5.7	48
DIK90-1**	SH	M in mandible	HH22	0.492	0.492	16.4	(-7.0)	(-3.4)	26

Tabla 5. Síntesis de los datos isotópicos publicados para *Australopithecus afarensis* (Wynn *et al.*, 2013)

3.4. *Australopithecus africanus*

Esta especie de homínido fósil fue descubierta en 1924 por parte de Raimond Dart en Taung, a partir del cráneo de un individuo juvenil del que también se conservó el molde endocraneal (Dart, 1925), al que se conoce como "niño de Taung". Sin embargo, en un primer término no se le dio la denominación de *Australopithecus africanus*, sino que hubo que esperar a los descubrimientos de otros restos en Sterkfontein y Makapansgat (Ungar *et al.*, 2012).

Sus vestigios se extienden fundamentalmente por los yacimientos sudafricanos nombrados, con una cronología de entre 3 y 2 Ma (Sponheimer y Lee-Thorp, 1999), aunque hay autores (Smith *et al.*, 2015) que afirman su presencia desde los 3,5 Ma. En cuanto a sus características anatómicas, no difieren significativamente de las desarrolladas para el resto de las especies de *Australopithecus*, aunque cabe mencionar que con *Au. africanus* se da una reducción de los caninos y los incisivos y desaparece el diastema, aunque las capas de esmalte dental siguen siendo gruesas (Strait *et al.*, 2010).

3.4.1. Estudios isotópicos sobre la dieta

Para determinar la dieta de *Au. africanus* a partir de análisis de isótopos estables de carbono 13 (^{13}C) contamos con los estudios realizados Sponheimer y Lee-Thorp (1999) sobre los restos de cuatro molares hallados en el yacimiento de Makapansgat, con una cronología aproximada de 3 Ma. Se ha optado por tomar muestras de 2mg usando un taladro de punta de diamante. El esmalte fue tratado con hipoclorito de sodio durante 10 minutos para eliminar posibles contaminantes y fue analizado a partir de espectrometría de masas. Los resultados obtenidos para los individuos MLD12, MLD28, MLD30 y MLD41 indican valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -7,7, -8,1, -5,6 y -11,3‰ respectivamente, existiendo cierta variabilidad entre los especímenes.

Unos estudios posteriores se realizaron sobre restos de *Au. africanus* en el yacimiento de Sterkfontein. El primero de esos estudios lo llevaron a cabo Van der Merwe y su equipo (2003) sobre vestigios de esmalte de trece molares y premolares con una cronología entre los 2,5 y los 2 Ma. En este caso se utilizaron dos métodos distintos de análisis en diferentes momentos temporales, ya que el primer método se empleó en 1989 y el segundo en 1995. El primero de ellos se basó en separar muestras de 0,5-1mg de esmalte de la dentina utilizando unos alicates como los empleados en joyería. Esta muestra se pretrató con hipoclorito de sodio y posteriormente con ácido acético durante varios días, para ser finalmente criogenizada y analizada mediante espectrometría de masas. El segundo método contaba con un pretratamiento similar, pero de menor duración, y las muestras se tomaban pulverizando 3mg de esmalte con un taladro de punta de diamante. Estos métodos y el posterior análisis aportaron

unas ratios isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ medias de -5,7‰, con máximos de -1,8‰ y mínimos de -8,8‰, existiendo una clara diferencia entre las muestras.

Estudios posteriores se llevaron a cabo por Sponheimer y su equipo en 2005 y por Lee-Thorp y sus colaboradores en 2010, analizando cinco y dos muestras respectivamente utilizando la misma metodología que en las investigaciones llevadas a cabo en 1999. Ambos estudios se han realizado sobre esmalte dental de molares, de modo que en el caso de las analíticas de Sponheimer (2005) contamos con valores de carbono 13 (^{13}C) medios de -6,84‰, con mínimos de -9,7‰ (STS72) y máximos de -4‰ (STS45). Por otra parte, los especímenes de *Au. africanus* analizados en 2010 por parte de Lee-Thorp y su equipo presentan ratios isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de -6,7‰ (STS 2253^b) y -10‰ (STS 2518^b).

Espécimen	$\delta^{13}\text{C}$	Yacimiento	Diente	Referencia
MLD12	-7,7	Makapansgat	M3	Sponheimer y Lee-Thorp (1999)
MLD28	-8,1	Makapansgat	M2	Sponheimer y Lee-Thorp (1999)
MLD30	-5,6	Makapansgat	M1	Sponheimer y Lee-Thorp (1999)
MLD41	-11,3	Makapansgat	M?	Sponheimer y Lee-Thorp (1999)
STS31	-6,8	Sterkfontein	M3	Sponheimer <i>et al.</i> (2005)
STS32	-7,8	Sterkfontein	M3	Sponheimer <i>et al.</i> (2005)
STS45	-4,0	Sterkfontein	M2	Sponheimer <i>et al.</i> (2005)
STS72	-9,7	Sterkfontein	M3	Sponheimer <i>et al.</i> (2005)
STS2218	-5,9	Sterkfontein	M?	Sponheimer <i>et al.</i> (2005)
STS2253 ^b	-6,7	Sterkfontein	M1	Lee-Thorp <i>et al.</i> (2010)
STS2518 ^b	-10,0	Sterkfontein	M3	Lee-Thorp <i>et al.</i> (2010)
STW14	-6,7	Sterkfontein	M1	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW73	-8,8	Sterkfontein	M2	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW207	-2,0	Sterkfontein	?	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW211	-7,3	Sterkfontein	M?	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW213i	-1,8	Sterkfontein	M1	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW229	-5,8	Sterkfontein	P?	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW236	-3,7	Sterkfontein	P?	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW252	-7,4	Sterkfontein	M1	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW276	-8,0	Sterkfontein	M1	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW303	-4,3	Sterkfontein	M2	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW304	-7,4	Sterkfontein	M?	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)

STW309b	-6,1	Sterkfontein	M1	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)
STW315	-5,7	Sterkfontein	M2	Van der Merwe <i>et al.</i> (2003)

Tabla 6. Síntesis de los datos sobre análisis de carbono 13 (¹³C) publicados para *Australopithecus africanus*.

Elaboración propia

3.5. Paranthropus boisei

Los vestigios de *P. boisei* se extienden por la zona sur de Etiopía, por Kenia, Tanzania y Malawi, con un mayor número de restos en los sitios de la Garganta de Olduvai, Koobi Fora, Upper Burgri y Peninj, en Tanzania. Cuenta con una cronología que se extiende desde los 2,3 a los 1,3 Ma (Wood y Constantino, 2007). En un primer momento, a esta especie se la denominó como *Zinjanthropus boisei* y también se especuló que fuese una variante del género *Australopithecus* (Leakey, 1960), aunque con el tiempo y conforme se avanzó en la investigación, se detectaron suficientes variantes y aspectos en su anatomía que lo incluyeron dentro del género *Paranthropus* (Wood y Constantino, 2007).

La mayor parte de estas inferencias están relacionadas con su morfología cráneo dental, que se conoce significativamente bien debido a las buenas muestras que existen sobre este taxón (Wood y Lieberman, 2001). Muchas de las características de *P. boisei* las veremos también en *P. robustus*, diferenciándose únicamente en que *P. boisei* contaba con unos arcos cigomáticos y huesos temporales de mayor tamaño, relacionados con una musculatura más desarrollada y una mayor fuerza de mordida (Wood y Lieberman, 2001). Algunos aspectos comunes a ambas especies son la presencia de megadoncia, la molarización de los premolares y una reducción del tamaño de los incisivos y los caninos con respecto a especies de *Australopithecus* (Grine, 1981; Grine *et al.*, 2012; Kay, 1985).

3.5.1. Estudios isotópicos sobre la dieta

Para el estudio de la dieta de *P. boisei* contamos con los trabajos basados en isótopos de carbono 13 (¹³C) de van der Merwe (2008) sobre restos de un individuo (OH5) de Olduvai de 1,8 Ma y de una mandíbula encontrada en el yacimiento de Peninj (NMT-W64-160), al oeste del lago Natrón (Tanzania), con una cronología de 1,5 Ma. Estos restos fueron tomados del Museo de Kenia en Nairobi, extrayendo muestras de 3mg de esmalte dental de dos segundos molares que fueron analizadas mediante espectrometría de masas en el Departamento de Arqueología de la Universidad de Ciudad del Cabo (Van der Merwe, 2013; Van der Merwe *et al.*, 2008). Los resultados de las analíticas muestran ratios de $\delta^{13}\text{C}$ de -1,2 (OH5) y -0,7‰ (NMT-W64-160).

Por otro lado, otro estudio más reciente es el realizado por Cerling y su equipo (2011) sobre restos de esmalte de premolares y molares de dieciocho especímenes de *P. boisei* del yacimiento de Koobi Fora, uno procedente de Chesowanja y tres de Nachukui, todos situados en Kenia y con una cronología entre los 1,87 y los 1,42 Ma. Las muestras fueron obtenidas del Museo Nacional de Kenia, tomando aproximadamente 2mg de polvo de esmalte dental de superficies de dientes rotas o fracturadas. Estas muestras fueron tratadas con ácido acético durante 30 minutos para remover los carbonatos exógenos y posteriormente se utilizó ácido fosfórico a 90°C para convertir la muestra en gas y ser analizada mediante espectrometría de masas para determinar las ratios de carbono 13 (^{13}C) y oxígeno 18 (^{18}O). Los resultados de carbono obtenidos para el espécimen de Chesowanja son de $\delta^{13}\text{C}$ -1,3‰, mientras que los resultados de $\delta^{18}\text{O}$ presentan ratios de -1,5‰. Para los tres individuos de Nachukui los resultados de carbono muestran ratios de -1,9, -2,1 y -1,8‰ (KNM-WT 17396, KNM-WT 37748 y KNM-WT 37100 respectivamente) mientras que los valores de $\delta^{18}\text{O}$ ratios de -1,5 (KNM-WT 37100) y -3,1 (KNM-WT 17396), donde KNM-WT 37748 no cuenta con estudios de oxígeno. Por último, los dieciocho individuos de Koobi Fora muestran valores de carbono medios de -1,2‰, con máximos de 0,7‰ (KNM-ER 818) y mínimos de -3,4‰ (KNM-ER 810), de forma que se detecta poca variabilidad en la señal isotópica de los individuos. En cuanto a los valores medios de $\delta^{18}\text{O}$ presentan cifras de -1,08‰, con máximos de 1,9‰ (KNM-ER 818) y mínimos de -3,3‰ (KNM-ER 810).

Espécimen	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	Yacimiento	Resto	Referencia
OH5	-1,2	-	Olduvai	M2	Van der Merwe <i>et al.</i> (2008)
NMT-W64-160	-0,7	-	Peninj	Mandíbula	Van der Merwe <i>et al.</i> (2008)
KNM-CH 302	-1,3	-1,5	Chesowanja	M?	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-WT 37100	-1,8	-1,5	Nachukui	M2 o 3?	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-WT 37748	-2,1	-	Nachukui	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-WT 17396	-1,9	-3,1	Nachukui	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 1171	-0,6	-1,9	Koobi Fora	M1	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 1469	-2,3	-0,1	Koobi Fora	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 732	-0,1	-1,8	Koobi Fora	P4	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 802 ^d	-1,0	-1,6	Koobi Fora	M1/M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 810	-3,4	-3,3	Koobi Fora	P3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 816	-1,9	-1,3	Koobi Fora	P4	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 1479	-2,3	0,2	Koobi Fora	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)

KNM-ER 1804	-1,2	-0,7	Koobi Fora	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 1806	-1,3	-2	Koobi Fora	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 3737	-1,6	-2,5	Koobi Fora	M1	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 3952	-1,3	0,0	Koobi Fora	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 13750	0,2	0,5	Koobi Fora	M?	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 15940	-1,1	-0,6	Koobi Fora	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 729	0,0	-0,7	Koobi Fora	P4	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 733 ^d	-1,0	-2,2	Koobi Fora	P4/M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 818	0,7	1,9	Koobi Fora	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 3887	-1,6	-2,9	Koobi Fora	M3	Cerling <i>et al.</i> (2011)
KNM-ER 6080	-2,2	-0,6	Koobi Fora	M2	Cerling <i>et al.</i> (2011)

Tabla 7. Síntesis de los datos isotópicos publicados para *Paranthropus boisei*. Elaboración propia

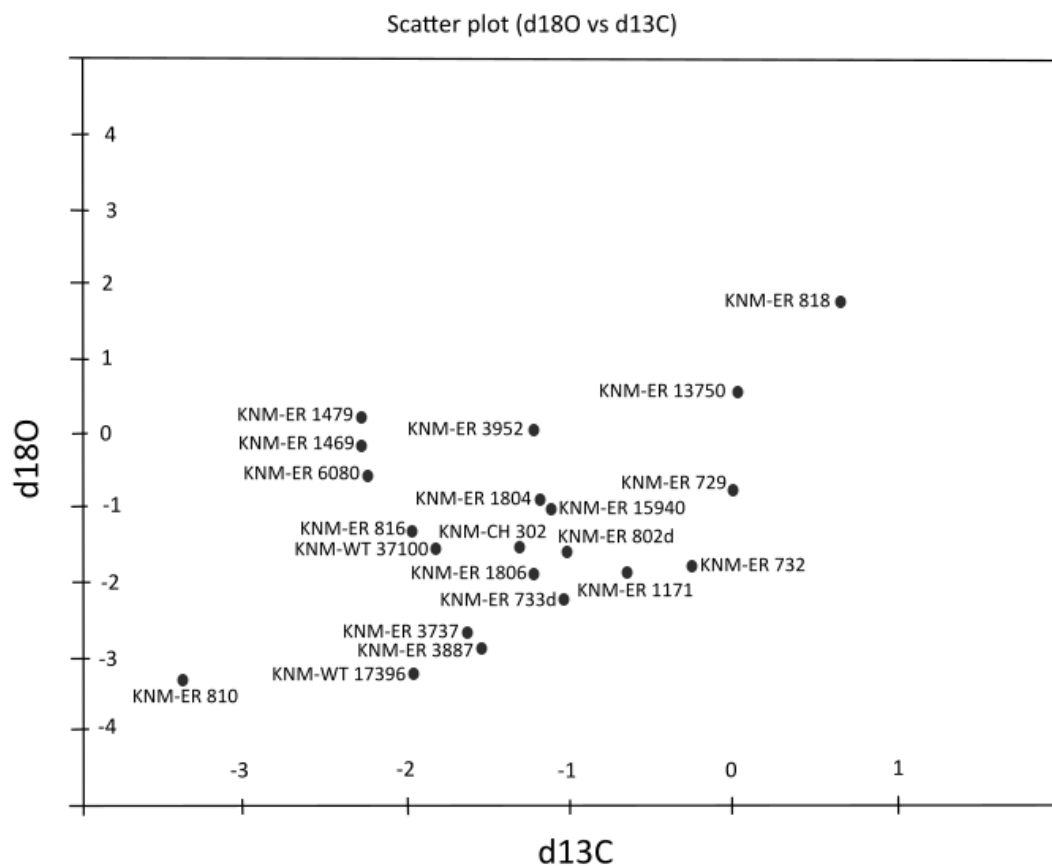


Figura 8. Gráfica sobre la dispersión isotópica de *Paranthropus boisei*. Elaboración propia

3.6. *Paranthropus robustus*

El primer descubrimiento de esta especie se dio en 1938 por parte de Gert Terblanche, que encontró un cráneo parcial y una mandíbula que primero se asociaron a *Australopithecus*, aunque en ese mismo año Broom demostró que no pertenecían al mismo género y lo denominó como *Paranthropus robustus* (Senut *et al.*, 2005). Se trata de una especie de la que se tiene evidencia en seis formaciones kársticas de Sudáfrica, especialmente en los sitios de Swartkrans (Susman y Brain, 1988), Kromdraai (Thackeray *et al.*, 2003) y Drimolen (Grine *et al.*, 2012). Debido a que los primeros hallazgos se limitaron a restos del cráneo y la mandíbula, no se tenía una noción de su cuerpo, lo que llevo a pensar que contaría con unas grandes dimensiones y de ahí la denominación de *robustus*. Sin embargo, conforme se desarrollaron las investigaciones se demostró que contaba con un tamaño similar al resto de *Australopithecus* gráciles (Senut *et al.*, 2005).

Su cronología se extiende desde los 1,9 hasta los 0,7 Ma (Williams, 2015), aunque todavía es un tema de debate, ya que ha aparecido asociado a *Au. africanus* en más de una ocasión, lo que ha llevado a proponer coetaneidad entre ambas especies (Grine *et al.*, 2012). Tradicionalmente, se ha tachado a *P. robustus* como una especie excesivamente especializada, de forma que su extinción se planteó como una incapacidad de adaptarse ante las situaciones de cambio climático y aumento de la aridez que comenzaron a darse en el continente africano durante el Pleistoceno (Balter *et al.*, 2012; de Ruiter *et al.*, 2008; Sponheimer *et al.*, 2006). Sin embargo, estas afirmaciones, al igual que las referentes a su cronología, todavía no están resueltas.

Las evidencias anatómicas que presenta *P. robustus* han sido los factores fundamentales que han utilizado los principales investigadores para determinar su dieta (Grine, 1981; Grine *et al.*, 2012; Kay, 1985). Presentan una reducción del tamaño de los incisivos y los caninos frente a un aumento de los molares y premolares, contando con una gruesa capa de esmalte que los recubre. Cuenta con megadoncia, un paladar grueso, mandíbula potente y robusta, arcos cigomáticos de gran tamaño y cresta sagital para sostener una gran musculatura (Grine, 1981; Kay, 1985).

3.6.1. Estudios isotópicos sobre la dieta

Los estudios isotópicos sobre restos de *P. robustus* se realizaron por parte del equipo de M. Sponheimer (2006) a partir del esmalte dental de cuatro dientes procedentes del yacimiento de Swartkrans (Sudáfrica), con una cronología aproximada de 1,8 Ma (Sponheimer *et al.*, 2006). Las muestras se analizaron mediante ablación laser y, en este caso, la analítica isotópica se

centró en evaluar la variabilidad de la dieta. Para ello, se llevaron a cabo varios análisis de cada una de las muestras en base a las capas de crecimiento de los dientes (perikymata), donde aproximadamente cincuenta capas equivalen a un año en la dieta de un individuo (Sponheimer *et al.*, 2006). Estas cuatro muestras han dado valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -7,3, -6,1, -5,4 y -8,6‰ (SK 24605, SK24606, SKX5939 y SKW6427 respectivamente), con una media de -6,9‰ y una variación individual entre las muestras de hasta 3,4‰. Para consolidar estos estudios se realizaron otros análisis isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ sobre restos de esmalte dental de una especie contemporánea y asociada a *P. robustus* (*Raphicerus sp.*), con unos resultados de $\delta^{13}\text{C}$ de -9,9, -9,8 y -8,6‰ (SKX 14150, SKX 8494 y SKX 8535a respectivamente), una media de -9,4‰ y una variación individual de 0,9‰, de forma que muestra unos datos significativamente diferenciados con los obtenidos de *P. robustus*. En estos estudios, sin embargo, no se aportan datos acerca del valor de error estimado en los resultados analizados, de forma que los valores obtenidos podrían variar ligeramente.

Specimen	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ range (‰)	PKM (n)	Days (n)
<i>Paranthropus</i>				
SK 24605	-7.3	1.3	47	329
SK 24606	-6.1	4.4	70	490
SKX 5939	-5.4	5.2	92	644
SKW 6427	-8.6	2.5	63	441
Mean	-6.9	3.4	68	467
SD	1.4	1.8	19	131
<i>Raphicerus</i>				
SKX 14150	-9.9	0.6	na	na
SKX 8494	-9.8	0.5	na	na
SKX 8535a	-8.6	0.9	na	na
Mean	-9.4	0.7	na	na
SD	0.7	0.2	na	na

Tabla 8. Síntesis de los datos de isótopos de carbono 13 (^{13}C) publicados para *Paranthropus robustus* y *Raphicerus sp.*

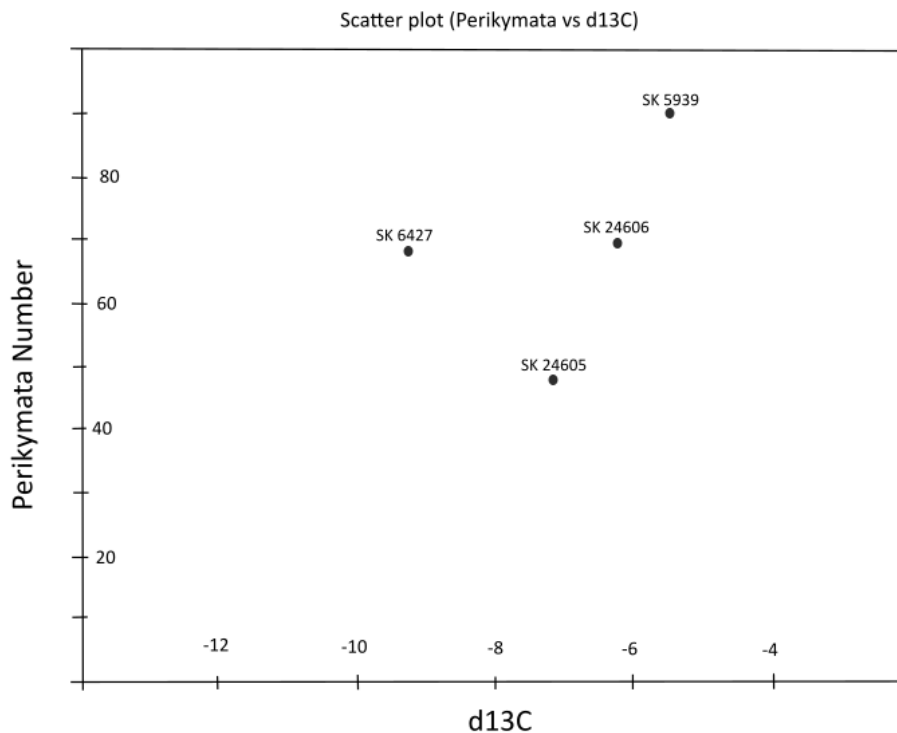


Figura 9. Gráfica sobre la dispersión isotópica de *Paranthropus robustus*, comparando los datos de carbono 13 (^{13}C) con el número de *perikymata* analizadas. Elaboración propia

3.7. *Homo habilis*

Las primeras evidencias de esta especie fueron halladas entre 1962 y 1964 por el matrimonio Leakey y su equipo en la Garganta de Olduvai (Tanzania), aunque en un primer momento fueron asociadas con una nueva especie de *Australopithecus* (Leakey *et al.*, 1964). Los fósiles hallados se limitaban a restos de una mandíbula juvenil, dos falanges proximales, dos vestigios de parietales y dientes sin asociar (Leakey *et al.*, 1964). Durante un tiempo se pensó que *habilis* suponía el primer individuo perteneciente al género *Homo*, aunque los hallazgos de fósiles de la especie denominada como *Homo rudolfensis* han llevado a pensar que *habilis* sería un descendiente directo de éste (Wood, 2010). Los restos más antiguos de *H. rudolfensis* fueron hallados en la formación de Shungura, al norte del Lago Turkana (Kenia) y cuentan con una cronología aproximada de 2,4 Ma (Suwa *et al.*, 1996), mientras que los vestigios con mayor antigüedad asociados a *H. habilis* fueron hallados en la formación de Hadar y no superan los 2,33 Ma (Kimbel *et al.*, 1997). A pesar de estas evidencias, el debate sigue abierto sin unas conclusiones claras.

Los motivos de su extinción no están claros todavía, aunque se cree que existió una gran competitividad por los recursos contra *Homo erectus* en un momento dado de inestabilidad hace 1,4 Ma, lo que provocó la victoria y supervivencia de *erectus* y el fin de *habilis* (Spoor *et al.*,

2007). A pesar de esta coetaneidad y lucha, muchos autores siguen afirmando que *erectus* es un descendiente directo de *habilis* (Spoor *et al.*, 2007).

Homo habilis presenta una dentición con unos incisivos espatuliformes y de mayor que *Australopithecus*, mientras que sus molares y el tamaño de la mandíbula son menores que en *P. robustus* o *P. boisei* (Andrews y Johnson, 2020), lo que les confiere un aspecto más “humano” a pesar de conservar una capa gruesa de esmalte (Ungar *et al.*, 2006a). Todavía conserva unos dedos curvos en pies y manos y unas extremidades superiores largas, aunque se cree que ya no contaría con capacidades arbóreas tan desarrolladas (Johanson *et al.*, 1987). Otra evidencia importante se relaciona con el estrechamiento y disminución de la caja torácica, asociándose con un menor tamaño del aparato intestinal (Braun *et al.*, 2010).

3.7.1. Estudios isotópicos sobre la dieta

Para determinar la dieta de *Homo habilis* contamos con los análisis isotópicos de carbono 13 (^{13}C) y oxígeno 18 (^{18}O) realizados por Van der Merwe y su equipo en dos estudios de 2008 y 2013. Los materiales analizados son tres muestras de esmalte dental extraídas de tres individuos del yacimiento de Olduvai. Los especímenes OH7 y OH62 pertenecen a la zona este de Olduvai y OH65 al territorio oeste y todos cuentan con una cronología aproximada de 1,8 Ma. En un principio las autoridades de Tanzania permitieron un muestreo de diez especímenes de homínidos del sitio de Olduvai, que se encontraban en la colección del Museo Nacional de Kenia (Nairobi) y para los cuales el gobierno tanzano demandaba posesión. Debido a estos malentendidos, las autoridades keniatas solamente proporcionaron tres especímenes de *Homo habilis*, limitando el estudio (Van der Merwe *et al.*, 2008).

Las muestras tomadas fueron de 3mg de esmalte dental de dos segundos molares y un tercer molar, pulverizadas mediante un taladro de punta de diamante y trasladadas al Departamento de Arqueología de la Universidad de Ciudad del Cabo para ser analizadas mediante espectrometría de masas (Van der Merwe, 2013; Van der Merwe *et al.*, 2008). Los ratios isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidas son de -8,8,-8,3,-5,2 $\pm 0,1\%$ (OH7, OH62 y OH65 respectivamente) (Van der Merwe *et al.*, 2008), con una media de -7,4%. Por otra parte, el equipo de Van der Merwe también realizó en 2008 análisis de carbono 13 (^{13}C) sobre esmalte de paleofauna asociada a *habilis* del yacimiento de Olduvai, con una cronología que también se ubica alrededor de los 1,8 Ma. Los métodos de muestreo han sido los mismos que para los homínidos, dividiéndose los vestigios de fauna entre consumidores de vegetales tipo C_3 (*Giraffa* sp. y *Deinotherium bozasi*) y consumidores de plantas C_4 (*Connochaetes*, *Beatragus*,

Parmularius), los cuales cuentan con valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de -12 y $+2 \pm 0.1\%$ respectivamente (Van der Merwe, 2008).

Por otra parte, disponemos del estudio posterior de Van der Merwe (2013) centrado en los isótopos de oxígeno 18 (^{18}O). En este caso de estudio se analizó el esmalte de más de 80 especímenes de paleofauna de Olduvai que se asocian a *Homo habilis* y se compararon con niveles de oxígeno de 50 mamíferos actuales de los entornos del Serengeti (Tanzania). Los resultados obtenidos indican que los animales actuales cuentan con ratios de $\delta^{18}\text{O}$ de $\approx 6,0\%$ más positivas que la paleofauna de Olduvai.

Lab. no.	Taxon and specimen	Tooth	Origin	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\text{C}_4\%$ in diet
<i>Homo habilis</i>					
UCT7483	OH7 (type specimen)	LM_2	Olduvai East	-8.8	23
UCT7481	OH62	LM^2	Olduvai East	-8.3	27
UCT7484	OH65	LM^3	Olduvai West	-5.2	49

Tabla 9. Síntesis de los datos sobre isótopos de carbono 13 (^{13}C) publicados para *Homo habilis* y el porcentaje de vegetales C_4 en su dieta (Van der Merwe *et al.*, 2008)

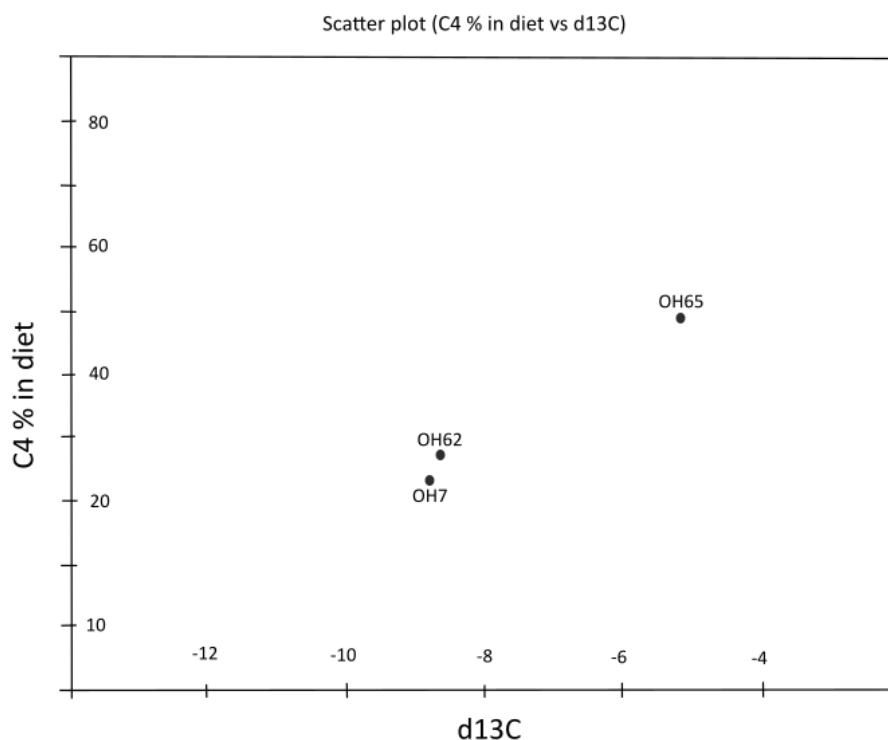


Figura 10. Dispersión isotópica de *Homo habilis* frente al porcentaje de vegetales C_4 en su dieta. Elaboración propia.

3.8. Homo erectus

El primer hallazgo de *Homo erectus* fue encontrado en Trinil (isla de Java) en 1891 por parte de E. Dubois, quien en un primer momento lo nombró como *Anthropopithecus erectus* (Wood, 2011), aunque unos años después se lo rebautizó como *Pithecanthropus erectus* (Dubois, 1894). Ambos términos derivan de raíces griegas y su significado puede traducirse como “hombre mono” (Wood, 2011).

Los fósiles de *Homo erectus* cuentan con un elevado rango temporal y espacial, ya que su existencia puede remontarse desde los 1,9-1,8 Ma en África y extenderse hasta hace 100.000 o incluso 50.000 años según algunos autores (Feibel *et al.*, 1989; Swisher *et al.*, 1996). Las mayores concentraciones de restos de *Homo erectus* se han encontrado en Asia y Oceanía, especialmente en China e Indonesia (Dubois, 1894; Janssen *et al.*, 2016). También se han hallado vestigios en Europa, siendo el yacimiento de Dmanisi (Georgia) el más significativo por la cantidad de restos conservados (Vekua *et al.*, 2002). Por último, aunque en menor cantidad, encontramos rastro de *Homo erectus* en África en yacimientos como los de Koobi Fora, Olduvai y Swartkrans (Antón, 2003). En este caso, algunos investigadores prefieren obviar la denominación de *Homo erectus* y decantarse por la de *Homo ergaster* (Antón, 2003; Ungar *et al.*, 2006a), ya que la consideran una especie distinta por algunas diferencias anatómicas del cráneo, aunque realmente estas variaciones no son especialmente significativas.

Homo erectus/ergaster presenta unas características más “humanas”, como una dentición de menos tamaño y más especializada, un estrechamiento de los arcos cigomáticos, capas de esmalte más finas (Ungar *et al.*, 2006b) y una pérdida de la robustez de la mandíbula. El cerebro llega a capacidades de 850-1100 cm³ (Aiello y Wheelr, 1995; Antón, 2003; Brown *et al.*, 1985; Conquegniot *et al.*, 2004) y cuenta con una caja torácica de menor tamaño que se asocia con una reducción del aparato intestinal (Andrews y Johnson, 2020). Presenta nuevas adaptaciones en las extremidades superiores y las manos, con una pérdida total de las capacidades arbóreas y cambios en las piernas y los pies que le permitirían correr (Andrews y Johnson, 2020; Antón, 2003; Pontzer *et al.*, 2011).

3.8.1. Estudios isotópicos sobre la dieta

Los análisis isotópicos de carbono 13 (¹³C) y oxígeno 18 (¹⁸O) de *Homo erectus* fueron realizados por parte del equipo de Janssen (2016) sobre restos óseos de seis individuos de Sangiran y un fragmento de hueso de Trinil, todos ellos con una cronología aproximada de 1,5 Ma. Se extrajeron muestras de 0,3mg y se pretrataron con ácido acético e hipoclorito de sodio para eliminar materia orgánica y carbonato exógeno que podía afectar a los análisis isotópicos.

Estas muestras se rociaron de helio y se dejaron disolver durante 24h en ácido fosfórico a 45°C para ser analizadas, finalmente, mediante espectrometría de masas en la Universidad de Ámsterdam.

Se concretó mediante un microscopio electrónico de barrido (SEM) que algunas muestras como Sangiran 1b, Sangiran 4 y Sangiran 5 contaban con una posible presencia de carbonato exógeno procedente de factores diagenéticos, lo que ha podido afectar a los resultados finales y a su interpretación. Los resultados obtenidos indican unos valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ $-4,7 \pm 3,6\%$, con máximos de $-2,51\%$ (Sangiran 4) y mínimos de $-12,26\%$ (Sangiran 5), de modo que existen variaciones elevadas entre las muestras analizadas, aunque, como hemos mencionado anteriormente, pueden deberse a la intrusión de carbonato exógeno. En cuanto a los análisis de oxígeno 18 (^{18}O), los resultados indican valores menos variables, con ratios medias de $-6,9 \pm 0,6\%$, máximos de $-5,71\%$ (Sangiran 4) y mínimos de $8,68\%$ (Sangiran 1b).

Janssen y sus colaboradores (2016) también llevaron a cabo analíticas de fauna asociada y contemporánea a *Homo erectus*. Se trata de 46 bóvidos, 27 cérvidos y 29 suidos de la colección del *Naturalis Biodiversity Center* en Leiden (Holanda), así como 9 bóvidos, 5 cérvidos y un tigre (*Panthera tigris*) de la colección de Selenka proveniente de Trinil. Se tomaron muestras de esmalte dental y se les dio un pretratamiento similar al de los restos homínidos con la finalidad de remover carbonatos exógenos e inclusiones que puedan afectar a las analíticas. Los resultados obtenidos indican una mayor presencia de consumidores de plantas tipo C_4 , lo que ha servido para reconstruir la paleovegetación y asociarla con las preferencias nutricional y la disponibilidad de recursos para *Homo erectus*.

Yacimiento		Taxon	Tipo de muestra	datos brutos		datos tratados		
				$\delta^{13}\text{C}$ (VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (VPDB)	$\delta^{13}\text{C}$ (VPDB)	$\delta^{18}\text{O}$ (VPDB)	
Trinil	hominido	Trinil 7	<i>Homo erectus</i>	hueso	-4.68	-6.61	-5.90	-7.12
Sangiran	hominido	Sangiran 2	<i>Homo erectus</i>	hueso	-2.64	-7.38	-3.01	-7.64
	hominido	Sangiran 3	<i>Homo erectus</i>	hueso	-4.74	-6.14	-5.23	-6.43
	hominido	Sangiran 4	<i>Homo erectus</i>	hueso	-3.97	-5.75	-2.51	-5.71
	hominido	Sangiran 1b	<i>Homo erectus</i>	hueso	-6.24	-6.40	-9.00	-8.68
	hominido	Sangiran 5	<i>Homo erectus</i>	hueso	-12.53	-5.64	-12.26	-5.86
	hominido	Sangiran 6a	<i>Homo erectus</i>	hueso	-3.75	-6.09	-4.09	-6.99

Tabla 10. Síntesis de los estudios isotópicos publicados para *Homo erectus* (Janssen et al., 2016)

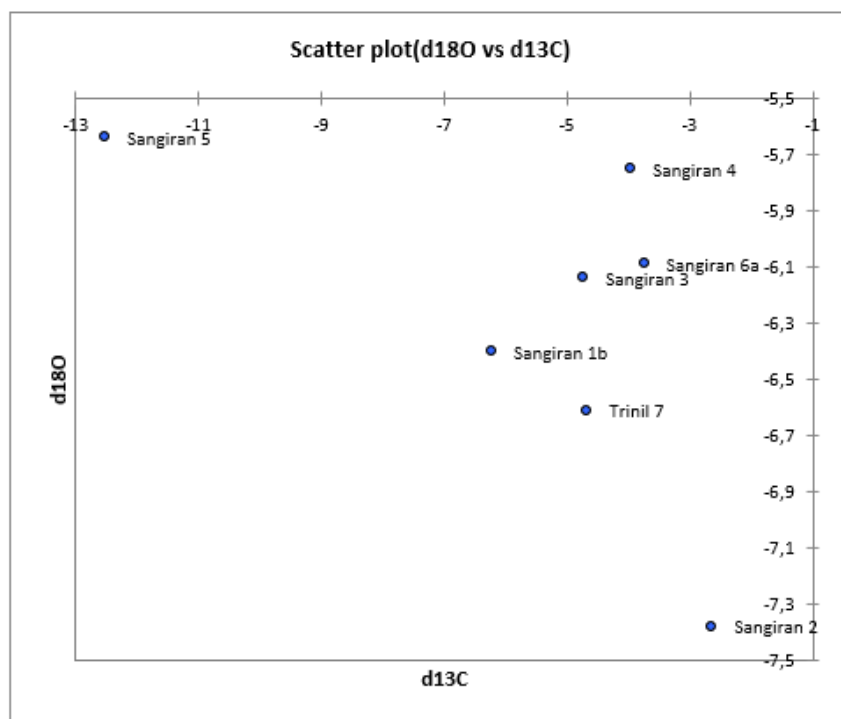


Figura 11. Dispersión isotópica de niveles de oxígeno 18 (^{18}O) y carbono 13 (^{13}C) de *Homo erectus* (Janssen *et al.*, 2016).

3.9. Homo neanderthalensis

Los primeros hallazgos de esta especie se dieron en 1856 en una cantera situada en Feldhofer, en el valle de Neander cerca de Dusseldorf (Alemania) (Bocherens, 2011), aunque no serían descritos hasta un año después de la mano de Hermann Schaaffhausen (Schmitz *et al.*, 2002). Es complejo establecer una cronología referente a *neanderthalensis*, aunque se especula que aparecerían en el territorio europeo hace aproximadamente 400.000 años y en Asia hace 150.000 años (Krause *et al.*, 2007). Como todas las especies, experimentaron un momento de apogeo y de expansión, ya que sus restos se han hallado tanto en Europa como Siberia, Próximo Oriente, Oriente Medio y Asia Central (Bocherens, 2011; Krause *et al.*, 2007; Stuart y Lister, 2007). Su extinción se dio hace aproximadamente 40.000-30.000 años (Krause *et al.*, 2007), aunque sus causas no se encuentran definidas. En un origen se hablaba de posibles cambios climáticos en Europa a los que *H. neanderthalensis* no fue capaz de adaptarse, siendo este el motivo de su extinción (Giligan, 2007), aunque estudios más recientes plantean que la causa de su fin fue una lucha por los recursos contra *Homo sapiens* (Banks *et al.*, 2008; Finlayson, 2017). Los neandertales estarían físicamente mejor adaptados al medio, aunque el desarrollo cerebral, la cultura y la fabricación de útiles más complejos de *sapiens* acabarían derivando en la derrota y extinción de *Homo neanderthalensis* (Finlayson, 2017).

Los neandertales presentan rasgos más similares a los humanos, aunque todavía contaban con algunos arcaicos. Por una parte, un aparato masticatorio robusto, con una significativa recuperación de megadoncia en las piezas anteriores, que son de mayor tamaño y presentan signos de un uso intensivo (Pérez-Pérez *et al.*, 2010). Los incisivos son espatuliformes y contaban con unos caninos de un tamaño menor que *Homo erectus*, más similares a los de *Homo sapiens*. Además, presentaba arcos cigomáticos de un tamaño considerable, destinados a sostener una poderosa musculatura que le confería una gran potencia de mordida (Bailey y Wood, 2007).

3.9.1. Estudios isotópicos sobre la dieta

Contamos con mayores estudios isotópicos que en el resto de las especies estudiadas anteriormente (Bocherens, 2009, 2011; Bocherens *et al.*, 1999, 2001, 2005; Richards *et al.*, 2000, 2008; Salazar-García *et al.*, 2013), favorecidos tanto por la gran expansión geográfica de los restos como por su buen estado de conservación general (Richards y Trinkaus, 2009). Existen estudios isotópicos de carbono 13 (^{13}C) y nitrógeno 15 (^{15}N) sobre restos de diversos yacimientos europeos, con más de treinta individuos neandertales analizados en total. Sin embargo, no todos están publicados y no todos los resultados son suficientemente concluyentes para realizar interpretaciones representativas. Esto puede deberse a cuestiones de diagénesis o mala conservación del colágeno óseo, como ocurre con dos individuos del yacimiento de Les Pradelles (Marillac, Francia) (Bocherens *et al.*, 2005), o por tratarse de individuos juveniles con una señal isotópica alterada por episodios de amamantamiento y destete, como es el caso de un espécimen del sitio de Engis (Bocherens *et al.*, 2001).

Algunos de los yacimientos seleccionados para el estudio han sido el de Les Pradelles (Francia), la cueva de Scladina (Bélgica) y la cueva de Awirs (Bélgica), cuyos análisis han sido realizados por el equipo de Bocherens (Bocherens, 2009, 2011; Bocherens *et al.*, 1999, 2001, 2005). Su metodología de muestreo y análisis se basó en emplear muestras extraídas tanto de colágeno óseo como de esmalte dental, siempre y cuando contasen con un 0,4% de nitrógeno. El protocolo rutinario fue el de convertir el carbono y el nitrógeno a un estado gaseoso mediante combustión, seguido por una cromatografía de gas en un analizador de elementos conectado a un espectrómetro de masas (Bocherens *et al.*, 2005). Estos trabajos se han llevado a cabo mayoritariamente en el departamento de Ciencias de la Tierra en la Universidad P. y M. Curie (París, Francia).

La mayor parte de los individuos analizados provienen de Les Pradelles, con un total de cinco especímenes. Estos cuentan con niveles de $\delta^{13}\text{C}$ de -20,2, -19,1, -19,1, -19,5 y -21,8 $\pm 0,2\%$

(27801, 64801, M300, M400 y M100 respectivamente), con una media de 19,94‰. Los análisis de nitrógeno por otra parte indican ratios de $\delta^{15}\text{N}$ de 9,3, 11,6, 11,5, 11,4 y 8,4 $\pm 0,2\%$ (27801, 64801, M300, M400 y M100 respectivamente), presentando valores medios de 10,44‰ (Bocherens *et al.*, 2005). De la cueva de Scladina hemos escogido a dos individuos (MT500 y SC18800) que presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -21,2 y -19,9‰ y ratios de $\delta^{15}\text{N}$ de 11,8 y 10,9‰ respectivamente (Bocherens *et al.*, 1999, 2001). Por último, del sitio de Awirs cabe destacar a un único individuo analizado a partir de un fragmento de cráneo, con ratios de $\delta^{13}\text{C}$ de -19,6‰ y de 12,6‰ en el caso del nitrógeno (Bocherens *et al.*, 2001).

Los estudios de Richards y su equipo (2000, 2008) se han llevado a cabo sobre restos de tres neandertales del yacimiento de Jonzac (Francia). Se ha optado por realizar los análisis sobre muestras de esmalte dental mayoritariamente, pulverizándose de las raíces mediante un taladro y pretratando el polvo con ácido clorhídrico a 5°C de tres a cinco días (Richards *et al.*, 2008). Los resultados de carbono indican valores de carbono 13 (^{13}C) de -20,7, -19,7 y -21,3 $\pm 0,2\%$ (S-EVA-2152, S-EVA-2151.1 Y S-EVA-2152.2 respectivamente), con una media de $\delta^{13}\text{C}$ de -20,5‰. Los análisis de nitrógeno presentan ratios de 9,7, 12,1 y 8,4‰ (S-EVA-2152, S-EVA-2151.1 Y S-EVA-2152.2 respectivamente), observándose una mayor variabilidad entre especímenes que en las analíticas de carbono.

N.º análisis	Yacimiento	Pieza	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Referencia:
271801	Les Pradelles (Marillac, Francia)	Fragmento de cráneo	-20,2	9,3	Bocherens <i>et al.</i> (1999)
64801	Les Pradelles (Marillac, Francia)	Fragmento de cráneo	-19,1	11,6	Bocherens <i>et al.</i> (2005)
M300	Les Pradelles (Marillac, Francia)	Fragmento de cráneo	-19,1	11,5	Bocherens <i>et al.</i> (2005)
M400	Les Pradelles (Marillac, Francia)	mandíbula	-19,5	11,4	Bocherens <i>et al.</i> (2005)
M100	Les Pradelles (Marillac, Francia)	Fragmento de cráneo	-21,8	8,4	Bocherens <i>et al.</i> (2005)
MT500	Cueva de Scladina (Sclayn, Bélgica)	falange	-21,2	11,8	Bocherens <i>et al.</i> (2001)
SC18800	Cueva de Scladina (Sclayn, Bélgica)	Fragmento de cráneo	-19,9	10,9	Bocherens <i>et al.</i> (1999)

MT100	Cueva de Awirs (Bélgica)	Fragmento de cráneo	-19,6	12,6	Bocherens <i>et al.</i> (2001)
S-EVA-2152	Jonzac (Francia)	Molar	-20,7	10,6	Richards <i>et al.</i> (2008)
S-EVA-2152.1	Jonzac (Francia)	Molar	-19,7	11,2	Richards <i>et al.</i> (2008)
S-EVA-2152.2	Jonzac (Francia)	Molar	-21,3	10,3	Richards <i>et al.</i> (2008)

Media	-20,2	10,9
-------	-------	------

Tabla 11. Síntesis de los datos publicados de isótopos de carbono 13 (^{13}C) y nitrógeno 15 (^{15}N) para *Homo neanderthalensis*. Elaboración propia.

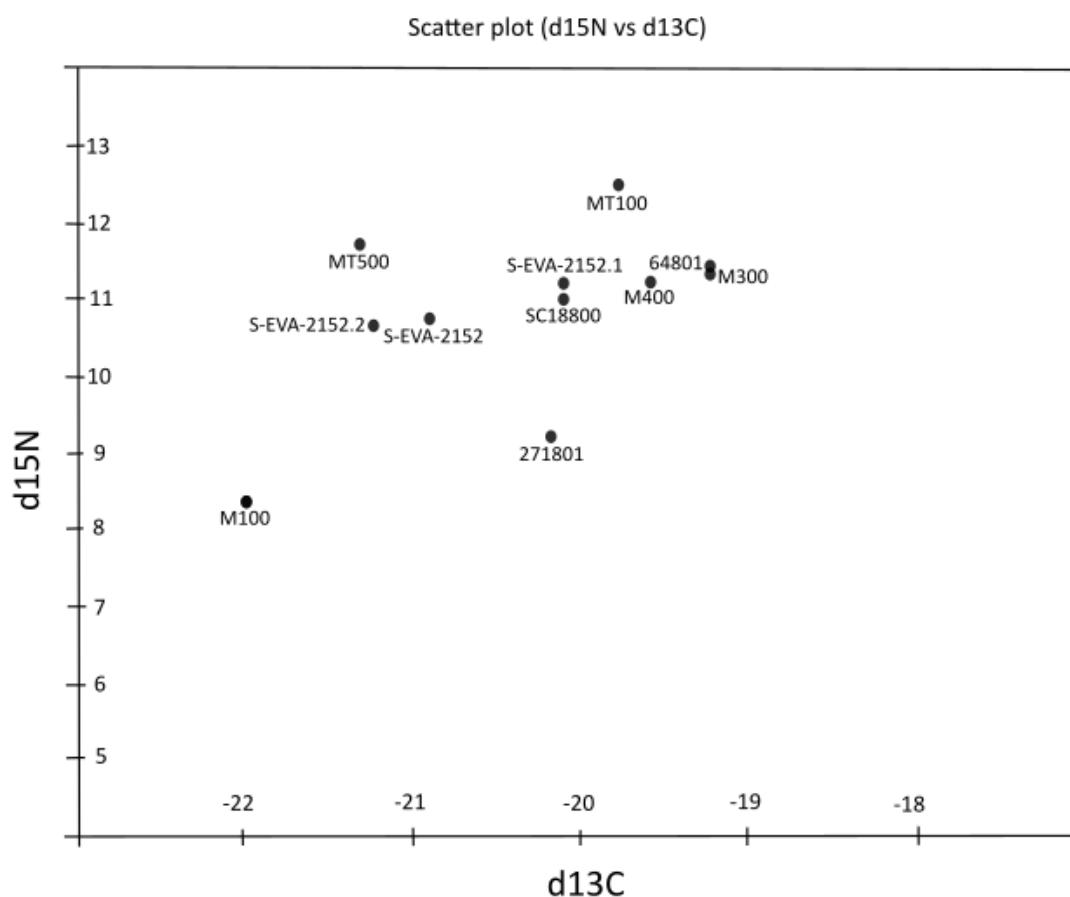


Figura 12. Dispersión isotópica de *Homo neanderthalensis* de valores de carbono 13 (^{13}C) y nitrógeno 15 (^{15}N). Elaboración propia.

4. DESARROLLO ANALÍTICO

4.1. *Ardipithecus ramidus*

La primera especie estudiada ha sido *Ardipithecus ramidus* (4,5-4,3 Ma), sobre cuya alimentación existe un debate sin resolver entre los principales investigadores. Se han encontrado hallazgos en dos yacimientos etíopes, Aramis y Gona, y los análisis isotópicos realizados, tanto en los propios restos de *Ardipithecus* (Aramis), como los análisis en fauna asociada y paleosuelos (Gona), han revelado unos resultados muy variados. Las ratios obtenidas de los individuos de Aramis parecen aproximarse a un tipo de dieta basada en plantas C₃, aunque algunos autores establecen que valores de $\delta^{13}\text{C}$ cercanos a -12,5 ‰ se podrían interpretar con un mayor consumo de plantas tipo de C₄ o animales que las consumieran (Smith y Epstein, 1971). A partir de los análisis de $\delta^{18}\text{O}$ se ha planteado que *A. ramidus* obtuvo los líquidos necesarios para vivir de fuentes como frutas y hojas con gran contenido en agua.

Sus evidencias anatómicas parecen indicar una predilección por dietas poco abrasivas, ya que la existencia de aparatos masticatorios grandes suele asociarse con el consumo de elementos duros (Gómez, 2010). Esta información parece concordar con las ratios isotópicas, a lo que sumamos los estudios de microestriación del esmalte realizados por Suwa y sus colaboradores (2009a), detectándose surcos longitudinales y largos en la capa superficial del esmalte que son marcas típicas de consumidores de alimentos blandos como hojas y frutos (Ungar y Sponheimer, 2011). Los análisis realizados sobre restos de fauna local asociada, tanto en Aramis (White *et al.*, 2009a y b; WoldeGabriel *et al.*, 1994) como en Gona (Levin *et al.*, 2006 y 2009) han determinado la posibilidad de que esta especie llevara a cabo estrategias dietéticas variadas según el hábitat en el que se desarrollase, con una predilección por vegetales C₃ o animales que las consumieran, aunque con una inclusión variable de plantas C₄ como tubérculos o raíces dependiendo de factores estacionales y climáticos.

4.2. *Australopithecus anamensis*

Considerado como sucesor de *A. ramidus*, *Australopithecus anamensis* (4,2-3,9 Ma) fue una especie homínida que se desarrolló en los entornos de Kenia y Etiopía, con una mayor presencia de restos cerca del lago Turkana. Los análisis de $\delta^{13}\text{C}$ han evidenciado unas ratios isotópicas de carbono bajas, asociadas con el consumo de plantas C₃ y entre un 0-10% de plantas C₄ en el total de la dieta (Cerling *et al.*, 2013), aunque de la misma forma que ocurre con *A. ramidus*, se trata de valores que algunos autores asociarían con un mayor consumo de plantas

tipo C₄ (Smith y Epstein, 1971). Estos datos fueron reinterpretados posteriormente por Quinn y sus colaboradores (2019), que hablan de una importancia de vegetales C₄ de entre un 15 y un 31% del total de la dieta. Estas últimas afirmaciones se ven avaladas por un aparato masticatorio más robusto y una capa de esmalte gruesa que permitiría procesar alimentos duros (Ward *et al.*, 1999), aunque los análisis de microestriación indican más bien una dieta basada en elementos vegetales blandos por la presencia de surcos longitudinales sin orientación definida.

Las analíticas de $\delta^{18}\text{O}$ difieren significativamente de las vistas anteriormente en *ramidus*, lo que se asocia con un mayor consumo de líquidos de fuentes de agua permanentes (Schoeninger *et al.*, 2003) propiciadas por el desarrollo del bipedismo y la pérdida de las capacidades arbóreas, así que no tendrían una gran capacidad de forrajear frutos y hojas de las copas de los árboles, tomando el alimento de frutos secos (C₃) o animales que los consumieran en zonas de bosques “mosaico” o praderas abiertas (Quinn, 2019; Quinn y Lepre, 2019; Schoeninger *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 1999; White *et al.*, 2006). De esta forma, vemos como se encuentra abierto un amplio debate en torno a la dieta de esta especie, puesto que los resultados extraídos de las diferentes técnicas aportan información contradictoria.

4.3. Australopithecus afarensis

La tercera especie tratada es *Australopithecus afarensis* (3,8-2,9 Ma), el cual se cree que consumió dietas variadas debido a cuestiones climáticas y geográficas, aunque no existe consenso acerca de este tipo de cuestiones. Los análisis isotópicos indican preferencias dietéticas mixtas fundamentadas en vegetales o animales que las consumieran, con una mayor importancia de plantas C₄ que las especies anteriores, presentando valores medios del 22% del total de la dieta con mínimos del 0% y máximos del 69% (Wynn *et al.*, 2013; 2016). Estos datos se apoyan sobre las reconstrucciones de paleohábitats y de las dietas de fauna, con una predominancia de plantas C₄ y consumidores mixtos (Bedaso, 2013). Además, los análisis de oxígeno 18 (^{18}O) llevan a hablar de la utilización de fuentes de agua variadas, desde aquellas en superficie y permanentes a otras a partir de la ingesta de frutos u hojas, cambiando según los factores climáticos, geográficos y estacionales (Wynn *et al.*, 2016).

Sin embargo, estas evidencias parecen truncadas por los estudios sobre patrones de microestriación de los dientes realizados a partir de los fósiles de Laetoli y Hadar (Grine *et al.*, 2006; 2012; Ungar *et al.*, 2010), puesto que no aparecen datos suficientes que afirmen que *afarensis* consumió elementos duros, al menos, durante el periodo en el que esas microestriaciones se formaron (Grine *et al.*, 2012). El patrón estudiado se asocia, de la misma

forma que con *Ardipithecus* y *Au. anamensis* (Quinn, 2019; Quinn y Lepre, 2019; Schoeninger *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 1999; White *et al.*, 2006; 2009), a un consumo de elementos blandos y frágiles como hojas y frutos, aunque no significa necesariamente que no consumiera elementos más duros. Para solventar el problema, se plantea que los niveles más elevados de carbono pueden provenir del consumo de proteína animal procedente del carroñeo o de las termitas, quedando algunas evidencias del consumo de carne en las marcas en huesos que aparecen en el sitio de Dikika con una cronología de 3,4 Ma (McPherron *et al.*, 2010).

4.4. *Australopithecus africanus*

Esta especie de homínido se desarrolló fundamentalmente en tres formaciones kársticas de Sudáfrica, con una mayor presencia de restos en el yacimiento de Sterkfontein (3,5-2Ma). Las ratios isotópicas de valores de $\delta^{13}\text{C}$ indican que *Au. africanus* consumía entre un 35 y un 40% de plantas C_4 en el total de su dieta, aunque sigue existiendo una predominancia de alrededor del 65% de consumo de plantas C_3 (Lee-Thorp *et al.*, 2010; Sponheimer y Lee-Thorp, 1999; Sponheimer *et al.*, 2005; Van der Merwe *et al.*, 2003). Se ha planteado la posibilidad de que estos niveles de carbono elevados también deriven del consumo parcial de algunos animales que se alimentaban de plantas C_3 o C_4 (Grine *et al.*, 2012). Al mismo tiempo, las ratios presentadas por los análisis isotópicos exhiben una gran variabilidad entre los individuales, lo que podría suponer una variación estacional y/o interanual significativa en la disponibilidad de recursos y, por tanto, que *Au. africanus* estuviera adaptado a diferentes medios y situaciones paleoclimáticas. De forma alternativa, estas diferencias en las señales isotópicas de carbono también podrían deberse a la amplia distribución temporal que existe entre los individuos de Sterkfontein, ya que hay muestras que cuentan con más de medio millón de años de diferencia (Lee-Thorp *et al.*, 2010; Sponheimer *et al.*, 2005; Van der Merwe *et al.*, 2003).

Para contrastar los análisis de isótopos contamos con estudios de microestriación dental realizados sobre los restos de esmalte de *Au. africanus* de Sterkfontein (Grine, 1981, 1986), donde se ha percibido una predominancia general de surcos o estrías anisotrópicas y depresiones menos frecuentes y de pequeño tamaño, lo que se asocia con un consumo de dietas mixtas con una predominancia de vegetales blandos (C_3). Además, a estas evidencias se suman análisis de bario/calcio (Ba/Ca) y de estroncio/bario (Sr/Ba) realizadas por Sponheimer y Lee-Thorp (2006), donde se han obtenido ratios bajas relacionadas con un elevado consumo de vegetales que hacen que el consumo de proteína animal sea menos plausible.

4.5. *Paranthropus boisei*

Paranthropus robustus se desarrolló mayoritariamente en Kenia (2,3-1,3 Ma), siendo una de las especies de homínidos de las que mayor número de restos disponemos. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *P. boisei* corresponden a una dieta donde existe una notable predominancia de plantas C_4 de alrededor del 77% del total, con variaciones entre el 61-91% entre los individuos estudiados (Cerling *et al.*, 2011; Van der Merwe *et al.*, 2008). Vemos como, a pesar de tratar vestigios que se enmarcan en un amplio lapso temporal, los valores de carbono no varían significativamente como ocurría con *Au. africanus*. Los análisis de oxígeno de los individuos de Koobi Fora indican un consumo de agua procedente de fuentes permanentes, asociándose con niveles elevados de aridez (Cerling *et al.*, 2011). Este consumo de plantas C_4 y de elementos duros se ve avalado por un aparato masticatorio fuerte y robusto, aunque los estudios de microestriación realizados sobre siete individuos de Koobi Fora parecen indicar la presencia de estrías longitudinales sin una orientación definida (Ungar *et al.*, 2008), lo que suele asociarse con un consumo de elementos blandos. Estos datos chocan con los análisis isotópicos, ya que unos niveles tan altos de carbono suelen vincularse con el consumo de vegetales duros de la sabana, de modo que se plantea la ingesta de elementos fibrosos, con una menor dureza, pero mayor resistencia y bajo valor nutricional (Grine *et al.*, 2012).

4.6. *Paranthropus robustus*

Paranthropus robustus (1,9-0,7 Ma) se extendió esencialmente por el territorio sudafricano. Presenta niveles elevados de isótopos de carbono 13 (^{13}C) que se han asociado con una dieta con valores significativos de vegetales duros como raíces u hortalizas (Sponheimer *et al.*, 2006). Esto se apoya sobre otras inferencias como un aparato masticatorio más robusto (Grine, 1981; Kay, 1985) que el de especies anteriores y el hallazgo en algunos individuos de paleopatologías como caries o hipoplasia (Towle *et al.*, 2019; Towle e Irish, 2019), que pueden ser provocadas por el consumo de vegetales u hortalizas con niveles muy elevados de flúor (Schultz *et al.*, 1998) o por episodios de malnutrición o enfermedad en momentos de formación del diente (Hillson y Bond, 1997). También se han detectado patrones de estriación del esmalte en individuos de yacimientos como los de Swartkrans, Drimolen y Kromdraai (Scott *et al.*, 2005; Peterson *et al.*, 2018), con marcas que se fundamentan en pequeños hoyos o depresiones propias de dietas basadas en elementos duros (Peterson *et al.*, 2018).

Sin embargo, los análisis de oligoelementos basados en índices de estroncio/calcio (Sr/Ca) y bario/calcio (Ba/Ca) asocian a *P. robustus* con una dieta fundamentada en vegetales

blandos, lo que ha llevado a afirmar que esta especie no se encontraría tan limitada como se pensaba, sino que cambiaría su dieta, idea que se apoya en la gran variabilidad que presentan los individuos analizados mediante isótopos de carbono. Sería capaz de adaptarse a los cambios climáticos que comenzaron a producirse en el continente africano hace 2,5 Ma sin moverse del territorio, como se evidencia en los análisis de movilidad a partir de isótopos de estroncio 86 (^{86}Sr) y estroncio 87 (^{87}Sr) realizados por Copeland y Balter (Balter *et al.*, 2012; Copeland *et al.*, 2011) sobre el esmalte de especímenes de *P. Robustus* de los yacimientos de Sterkfontein y Swartkrans. Los valores obtenidos fueron potencialmente locales para el 64% de los individuos, así que se cree que contaban con una movilidad reducida y cambiaban sus preferencias nutricionales según la estacionalidad y la disponibilidad de recursos, recurriendo a estrategias oportunistas basadas tanto en el consumo de plantas C_3 y C_4 como en la ingesta de carne e insectos de forma ocasional (Balter *et al.*, 2012).

4.7. *Homo habilis*

Homo habilis consta como la primera evidencia del género *Homo* (2,4-1,4 Ma), extendiéndose mayoritariamente por la Garganta de Olduvai (Tanzania). Los estudios isotópicos de los tres especímenes analizados indican valores elevados de consumo de plantas C_4 o animales que las consumieran del 23, 27 y 49% (OH7, OH62, OH65 respectivamente) (Van der Merwe, 2013; Van der Merwe *et al.*, 2008), lo que se suma a un aparato masticatorio reducido, pero igualmente robusto (Andrews y Johnson, 2020) y la pérdida de las capacidades arbóreas (Johanson *et al.*, 1987). Los restos de fauna también presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ elevados, de modo que existe una mayor inferencia de consumo de plantas C_4 y de consumidores mixtos (Van der Merwe, 2013; Van der Merwe *et al.*, 2008). Estas evidencias se relacionan con la existencia de un paisaje árido con pocos árboles en la zona de Olduvai hace 1,8 Ma provocado por un cambio climático y un aumento de la aridez, con un total del 40-60% de plantas C_4 formando la biomasa total como han indicado Lee-Thorp y sus colaboradores en un estudio sobre paleosuelos y aridez en el este del continente africano durante el Pleistoceno (Lee-Thorp *et al.*, 2007).

Los análisis de estructura del esmalte de individuos de Olduvai y East Rudolf (Kenia) (Martínez *et al.*, 2004; Ungar *et al.*, 2012) indican una preferencia de dietas mixtas de plantas C_3 y C_4 , ya que se han identificado tanto depresiones como estrías longitudinales, incluyéndose un consumo cada vez más elevado de carne que también supone un aumento de los niveles de carbono. Además, el hallazgo de herramientas (Díez-Martín *et al.*, 2009) y marcas de corte en

huesos de paleofauna asociada en Olduvai (Mora y de la Torre, 2005; Potts y Shipman, 1981) y la reducción de la caja torácica con respecto a especies anteriores también son indicadores de un incremento en el consumo de proteína animal.

4.8. *Homo erectus*

Con *Homo erectus* (1,9 Ma a 100.000-50.000 años) asistimos a la primera gran expansión de los homínidos, ya que sus restos se encuentran tanto en África como Oceanía, Asia y Europa. Esta evolución es causa y consecuencia de la dieta, ya que con esta especie asistimos a un consumo significativo de carne cocinada (Aiello y Wheeler, 1995; Smil, 2002) que se queda evidenciado por el aumento del cerebro, la reducción del aparato digestivo (Aiello y Wheeler, 1995; Smil, 2002) y la presencia de útiles en algunos yacimientos como el de Olduvai (Tanzania) (Antón, 2003; Ragir, 2000, Wolpoff, 1999). Los análisis de isótopos presentan valores elevados de carbono, de forma que se habla de una dieta mixta y omnívora, con importancia de las plantas C₄ que representan el 30-35% del total de la dieta, sin obviar un consumo de vegetales blandos. Existen variaciones, ya que *Homo erectus* se adaptaría a los recursos disponibles en un ámbito espacial y cronológico muy amplio. Los estudios de microestriación son compatibles con las analíticas isotópicas, ya que los resultados obtenidos de especímenes de *H. erectus* en Dmanisi (Georgia) presentan patrones de estriación difíciles de definir, muy variables y complejos, ya que se observan tanto depresiones marcadas como estriaciones longitudinales (Pontzer *et al.*, 2011). También se plantea el primer uso deliberado del fuego para cocinar los alimentos, lo que ha quedado evidenciado en yacimientos como Chewowanja, Koobi Fora y Swartkrans (Bellomo, 1994; Brain, 1993; Gowlett *et al.*, 1981)

4.9. *Homo neanderthalensis*

La última especie estudiada ha sido *Homo neanderthalensis* (400.000-40.000 años), con una presencia predominante en Europa. Cuenta con una amplia extensión, de forma que se cree que pudo habitar distintos ecosistemas y soportar diferentes climas adaptando sus preferencias dietéticas a las condiciones del momento. La mayoría de los autores (Bocherens, 2009, 2011; Bocherens *et al.*, 1999, 2001, 2005; Richards *et al.*, 2000, 2008; Salazar-García *et al.*, 2013), basándose en los datos isotópicos, plantean un consumo de dietas omnívoras, desde grandes ungulados a pequeños mamíferos, peces, moluscos, etc. y con una gran importancia estacional de elementos vegetales cocinados. Esto queda evidenciado por niveles medios de $\delta^{13}\text{C}$ de -20,2‰ que se asociarían con un consumo importante de plantas C₃. Contrastados con los valores

de nitrógeno 15 (^{15}N), unas 3 o 5‰ más enriquecidos que los de paleofauna asociada a *H. neanderthalensis* excepto los carnívoros (Bocherens, 2009; Bocherens *et al.*, 2005; Richards *et al.*, 2000), se puede determinar que estos individuos ocupaban puestos más elevados en la cadena trófica debido a un importante consumo de proteína animal. Estos datos avalan la presencia de elementos líticos que aparecen asociados a los restos de *Homo neanderthalensis*, que serían utilizados para el tratamiento de la carne, las pieles, los huesos (Aranguren *et al.*, 2018; Holgueras, 2009; Mora *et al.*, 2008; Raposo y Cardoso, 1998) e incluso los vegetales (Gilligan, 2007), además del fuego para cocinar la propia carne y no consumirla cruda (Aranguren *et al.*, 2018).

Algunas evidencias que truncan estas interpretaciones son los estudios de microestriación dental realizados sobre neandertales de la cueva del Sidrón (España) o los de Figueira Brava (Portugal), que se vinculan con un consumo mayoritario de vegetales (Egocheaga *et al.*, 2004; Ungar y Sponheimer, 2011) al tratarse de surcos profundos sin orientación definida. Sin embargo, algunas marcas en el esmalte no aparecen necesariamente por la alimentación, sino por el uso de la boca como una tercera mano (Lalueza, 1996; Lalueza y Frayer, 1997). El análisis de coprolitos de yacimientos como El Salt (España), evidencian altos niveles de estigmasterol (Sistiaga *et al.*, 2014), un esteroide que se asocia con el consumo de vegetales (Weyrich *et al.*, 2017). Estas cuestiones ponen de manifiesto la variabilidad y adaptabilidad en la dieta de *H. neanderthalensis*.

5. CONSIDERACIONES FINALES

5.1. La aportación de los isótopos estables a las paleodietas homínidas del Plio-Pleistoceno

Una vez recopilados los estudios isotópicos disponibles para los homínidos del Plio-Pleistoceno hemos alcanzado algunas conclusiones. Para la reconstrucción compleja de determinar de forma generalista disponemos de datos procedentes de tres isótopos estables: el carbono 13 (^{13}C), el oxígeno 18 (^{18}O) y el nitrógeno 15 (^{15}N). El isótopo más ampliamente utilizado en la reconstrucción de paleodietas es el carbono (Fig. 12), el único del que tenemos valores para todas las especies estudiadas, seguido del oxígeno, del que contamos con datos para cinco de ellas y finalmente el nitrógeno, del que sólo disponemos de datos para una única especie.

Las especies que presentan unas ratios más variables de $\delta^{13}\text{C}$ son dos de los australopitecos, *Au. afarensis* y *Au. africanus*, mostrando ambas unos niveles de carbono similares (Tabla 10). Según los datos cronológicos disponibles, ambas especies llegaron a coexistir hace unos 3 Ma, y aunque habitaron espacios geográficos distintos, las condiciones paleoclimáticas del sur y este africano no sería tan distintas. De este modo, probablemente explotarían nichos ecológicos similares y sus preferencias dietéticas podrían ser muy parecidas. En cambio, *Australopithecus anamensis* presenta una variabilidad menor en los valores de carbono, con unas ratios isotópicas más negativas. Con una cronología más antigua, el paleoambiente indica que se desarrolló por territorios más húmedos, como Etiopía, de forma que parece razonable que sus valores se acerquen más a los de *Ardipithecus ramidus* que a los de otras especies de *Australopithecus*. Estas diferencias en los valores de Carbono 13 se interpretan como una mayor predilección por las dietas basadas en frutos y hojas (C_3), propias de las especies más antiguas, con mayores capacidades arbóreas, mientras que los *Australopithecus* más modernos se asocian con dietas ricas en plantas C_4 como juncias o tubérculos.

De las nueve especies analizadas, *Paranthropus boisei* es la que presenta unos valores más elevados de Carbono 13. En cambio, la otra especie analizada de este género, el *Paranthropus robustus*, presenta unos valores más cercanos a las especies de *Australopithecus* gráciles, aunque con una variabilidad menor de las ratios, lo que por otra parte podría estar relacionado con el reducido tamaño de la muestra estudiada. Esto se traduce en un consumo de vegetales C_4 bastante elevado para *boisei*, con porcentajes cercanos al 80% mientras que estas plantas tendrían una importancia mucho menor en la dieta de *P. robustus*, con un peso entre el 35 y el 40% de la ingesta.

Con la aparición del género *Homo* aparentemente no se da un cambio significativo en la dieta. Al parecer, sigue existiendo una predilección por el consumo de vegetales en las especies más antiguas. La señal isotópica de Carbono 13 para *Homo habilis* se encuentra a medio camino entre los valores de *Paranthropus* y los *Australopithecus* gráciles y *A. ramidus* y *Au. afarensis*. Sin embargo, en lo que respecta a la interpretación de estos valores, el consumo de vegetales C₄ representaría solamente alrededor del 25-30% de la dieta, mientras que un consumo de carne más elevado avalaría los altos niveles de Carbono 13.

Con *Homo erectus* asistimos a la primera gran expansión territorial del género, ya que es la primera especie de la que tenemos evidencias fuera del territorio africano. Sus valores isotópicos de carbono son más positivos que los del resto de especies analizadas, excluyendo a *P. boisei*, lo que se ha asociado de nuevo con un importante consumo de vegetales. Esto parece contrastar con las evidencias del inicio de la domesticación del fuego, lo que permitiría el cocinado de los alimentos y el consiguiente aumento del consumo de proteína animal con respecto a todos los taxones anteriores. A pesar de esta aparente contradicción, la variabilidad observada entre los pocos individuos analizados (N=7) podría ser un indicador de que *Homo erectus* se encontraría menos limitado dietéticamente que los *Australopithecus* y *Paranthropus*, adaptando su dieta a las condiciones climáticas y la vegetación de los diferentes nichos ecológicos que ocupaba.

Sin duda, el cambio más importante en los valores de Carbono 13 se produce con la más reciente de las especies analizadas: *Homo neanderthalensis*. La gran dispersión geográfica de los neandertales, superior a la de *H. erectus*, evidencia una gran adaptabilidad a los espacios geográficos externos al continente africano. Sin embargo, a pesar de la importante cantidad de restos paleoantropológicos conocidos para esta especie, los análisis isotópicos disponibles son más bien escasos (N=11). Todo ello hace que la dieta neandertal sea compleja de determinar de forma generalista. Sin embargo, en base a los valores de Nitrógeno 15, siendo la única especie para la que contamos con este dato, se ha planteado que este taxón consumiría los mayores niveles de proteína animal. En cualquier caso, la importancia de los vegetales en algunos puntos geográficos seguiría siendo mayoritaria. Es reseñable que, a pesar de la gran extensión geográfica, las ratios isotópicas obtenidas de diferentes yacimientos parecen indicar poca variabilidad entre los especímenes.

En lo que respecta a los análisis de Oxígeno 18, al parecer no aportan excesiva información relacionada con la dieta de los homínidos (Fig. 13). Podemos decir, sin embargo, que los valores obtenidos agrupan por un lado a *A. ramidus*, *Au. anamensis* y *P. boisei*,

asociándolos con un aporte de lípidos derivado mayoritariamente del consumo de frutas y hojas tipo C₃, con un gran contenido en agua. De nuevo, es *Au. afarensis* la especie que presenta una mayor variabilidad entre los especímenes analizados, lo que podría relacionarse con una obtención de lípidos más variable que el resto de las especies analizadas, alternando entre frutas y fuentes de agua permanente según disponibilidad. En el extremo opuesto, *H. erectus*, que presenta además unas ratios poco variables, parece obtener el agua de fuentes naturales permanentes o semipermanentes como lagos, ríos, etc.

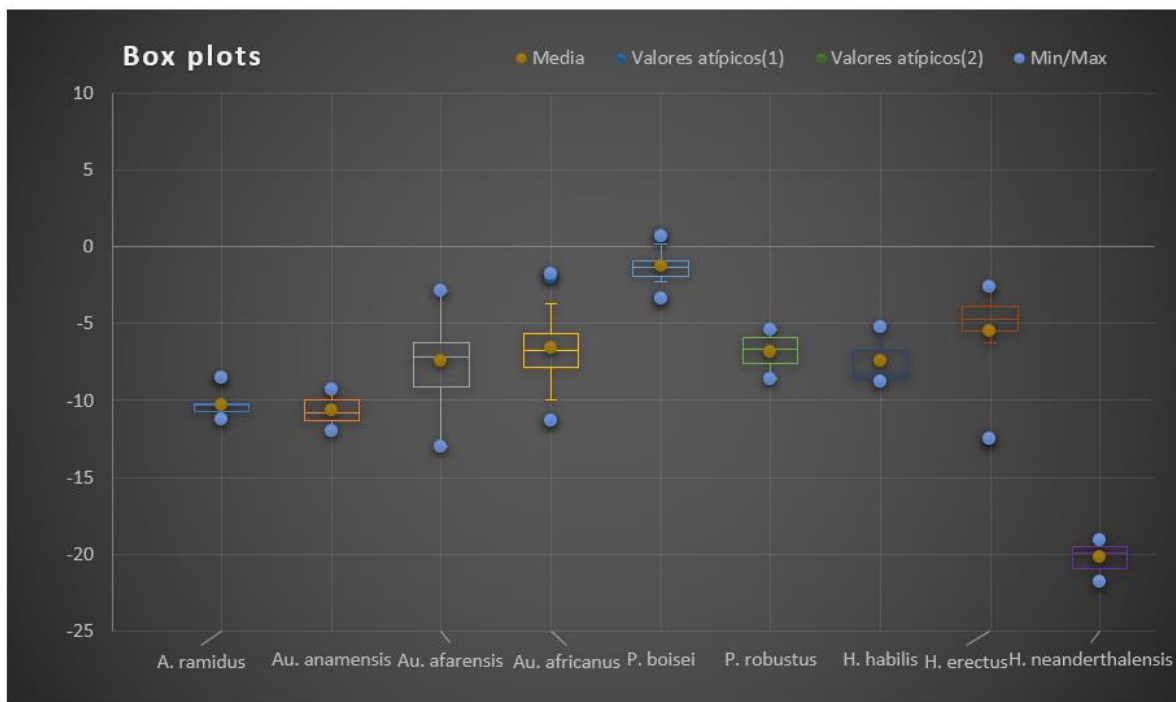


Figura 12. Diagrama de cajas mostrando la dispersión en los valores de carbono 13 (¹³C) para las 9 especies homínidas estudiadas en este trabajo. Elaboración propia a partir del software XLStat 2016.

Estadístico	A. ramidus	Au. anamensis	Au. afarensis	Au. africanus	P. boisei	P. robustus	H. habilis	H. erectus	H. neanderthalensis
No. de observaciones	7	17	23	24	24	4	3	7	11
Mínimo	-11.200	-12.000	-13.000	-11.300	3.400	-8.600	-8.800	-12.530	-21.800
Máximo	-8.500	-9.300	-2.900	-1.800	0.700	-5.400	-5.200	-2.640	-19.100
1° Cuartil	-10.750	-11.300	-9.100	-7.850	1.900	-7.625	-8.550	-5.488	-20.950
Mediana	-10.300	-10.800	-7.200	-6.750	1.300	-6.700	-8.300	-4.680	-19.900
3° Cuartil	-10.200	-10.000	-6.200	-5.675	0.925	-5.925	-6.750	-3.860	-19.550
Varianza (n-1)	0.746	0.656	6.140	5.419	0.847	1.977	3.803	10.799	0.863
Desviación típica (n-1)	0.864	0.810	2.478	2.328	0.920	1.406	1.950	3.286	0.929

Tabla 12. Estadísticos descriptivos en los que se basa el análisis univariado de carbono 13 (^{13}C) mostrado en el diagrama de cajas. Elaboración propia a partir de los datos de las 120 muestras analizadas recogidas en este trabajo.

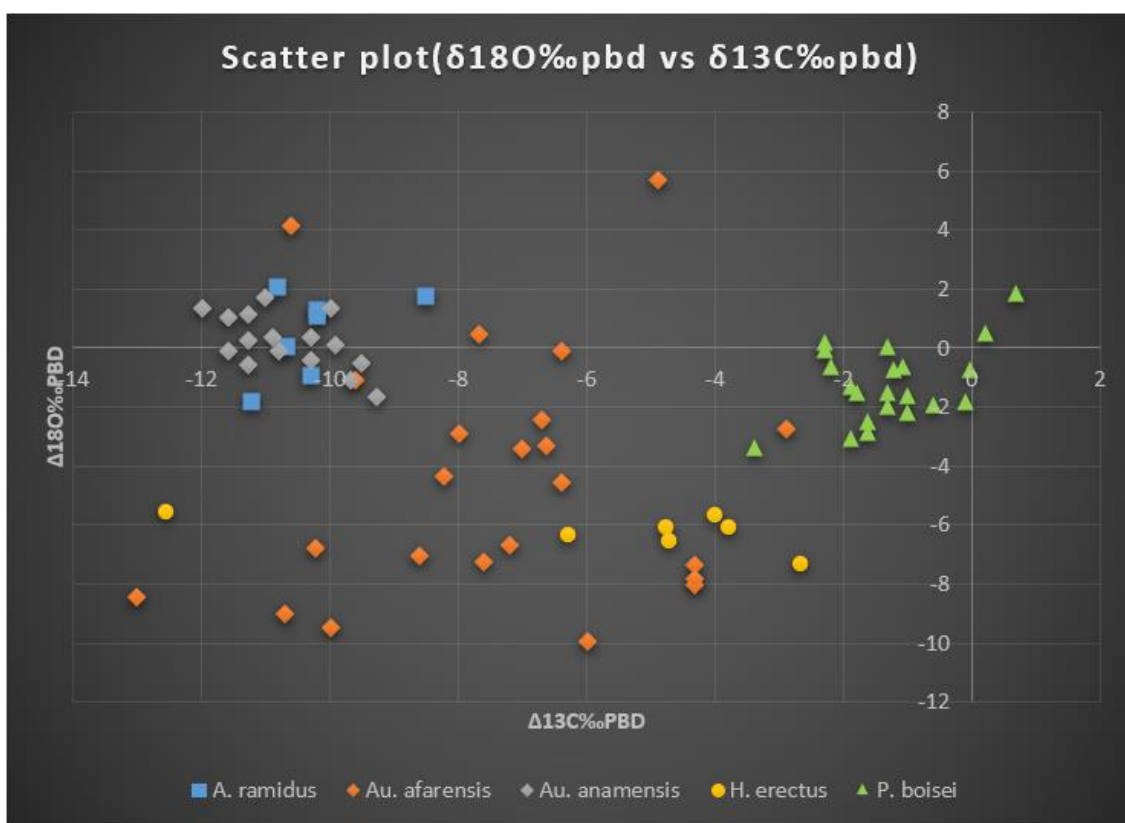


Figura 13. Diagrama de dispersión basado en la correlación entre la ratio de carbono 13 (^{13}C) y oxígeno 18 (^{18}O) para las 5 especies homínidas de las que contamos con ambos valores. Elaboración propia a partir del software XLStat 2016

Especie	Cronología (Ma)	$\delta^{13}\text{C}$ medio	$\delta^{18}\text{O}$ medio	$\delta^{15}\text{N}$	Microestriación	Otras evidencias	Referencias:
<i>Ardipithecus ramidus</i>	4,5-4,3	-10,2	0,5	-	Surcos longitudinales	Análisis de paleofauna con mayoría de consumidores C_3	White et al. (1994; 2009a y b; Lovejoy, 2009; Suwa et al. (2009)
<i>Australopithecus anamensis</i>	4,2-3,9	-10,7	0,16	-	-	-	cerling et al. (2013); Quinn (2019)
<i>Australopithecus afarensis</i>	3,8-2,9	-7,4	-4,24	-	Surcos longitudinales	Análisis de oligoelementos de Ba/Ca y Sr/Ba: ratios	Levin et al. (2006); Wynn et al. (2013; 2016)
<i>Australopithecus africanus</i>	3,5-2	-6,6	-	-	Surcos longitudinales y hoyos o depresiones	-	Sponheimer y Lee-Thorp (1999); Sponheimer et al. (2005); Van der Merwe et al. (2003)
<i>Paranthropus boisei</i>	1,9-0,7	-1,3	-1,2	-	Hoyos o depresiones	-	Cerling et al. (2008); Van der Mewe et al. (2008)
<i>Paranthropus robustus</i>	2,3-1,3	-6,9	-	-	Surcos longitudinales	Análisis de ^{86}Sr y ^{87}Sr que determinan baja movilidad	Sponheimer et al. (2006)
<i>Homo habilis</i>	2,4-1,4	-7,4	-	-	Surcos longitudinales y variables según lugar geográfico y	Hallazgo de útiles líticos y marcas de corte en huesos	Van der Merwe (2013); Van der Merwe et al. (2008)
<i>Homo erectus</i>	1,9-0,1	-6	-6,9	-	Variables según lugar geográfico y	Uso deliberado del fuego y presencia de artefactos	Janssen et al. (2016)
<i>Homo neanderthalensis</i>	0,4-0,04	-20,2	-	10,9	Surcos longitudinales	Análisis de coprolitos, uso del fuego y hallazgo de	Bocherens et al. (1999, 2001, 2005); Richards et al. (2008)

Tabla 13. Síntesis de los datos isotópicos y otras inferencias sobre la dieta publicadas sobre las 9 especies de homínidos estudiados. Elaboración propia

5.2. Conclusiones y perspectivas

Desde los inicios de la aplicación de los análisis isotópicos en Arqueología en los años 70 del siglo pasado (DeNiro, 1978; Schoeninger, 1983), la disciplina ha experimentado una evolución continua, siendo estudios que se encuentran muy extendidos en diversos ámbitos de la investigación científica paleoantropológica, como los estudios de la paleodieta, el paleoclima o la paleodemografía.

En este trabajo, hemos abordado una cuestión de actualidad, la alimentación de los homínidos del Plio-Pleistoceno, un tema al que las investigaciones basadas en isótopos estables han dedicado grandes esfuerzos en los últimos años (Sponheimer, 2006; Levin, 2008; van der Merwe, 2008; Lee-Thorp, 2010; Cerling, 2013). Para ello, hemos presentado los estudios isotópicos disponibles para la reconstrucción de las paleodietas de nueve especies homínidas, abarcando una cronología desde hace 4,5 Ma hasta hace 40.000 años, tratando de mostrar la evolución de la alimentación de nuestro linaje en el tiempo.

El primer hándicap con el que nos hemos encontrado es que los análisis isotópicos de restos de homínidos son en general bastante escasos, debido a la propia escasez de los vestigios y a su antigüedad, que condiciona su estado de conservación y la preservación del colágeno óseo y el esmalte dental. Esto ha provocado que en muchas ocasiones los tamaños muestrales analizados hayan sido muy pequeños (Tabla 10).

En lo que respecta a los isótopos estables analizados, hemos presentado la utilidad aplicado a los estudios paleodietéticos de isótopos de carbono (C), oxígeno (O) y nitrógeno (N), siendo el carbono 13 (^{13}C) y el oxígeno 18 (^{18}O) los más utilizados. Para especies más recientes como *H. neanderthalensis*, contamos también con estudios sobre nitrógeno 15 (^{15}N), que se han presentado como útiles para determinar cuestiones como el consumo de carne.

Aunque los estudios de isótopos estables se han revelado como una herramienta útil para determinar procedencias y dietas, los resultados que proporcionan no siempre son fácilmente interpretables, ya que en ocasiones pueden aportar información contradictoria con la obtenida mediante otras técnicas como el análisis de oligoelementos o la microestriación dental, así como los datos revelados por otras evidencias indirectas como las arqueobotánicas y arqueozoológicas. Estas aparentes contradicciones entre los datos han sido tratadas en profundidad para cada una de las especies estudiadas.

En cualquier caso, para concluir con este trabajo de iniciación a la investigación podemos decir que somos lo que comemos y la dieta queda marcada en los tejidos de los seres vivos a

partir de las señales isotópicas. El desarrollo de esta disciplina es paulatino y el futuro de las técnicas puede incluir mejoras de los métodos analíticos y, además, la aplicación de estudios isotópicos protagonizados por otros elementos menos desarrollados por ahora como el plomo (Pb) o el hierro (Fe).

BIBLIOGRAFÍA:

- Aiello, L. C. y Wheeler, P., 1995. The Extensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution, *Current Anthropology*, 36, 2(4), pp. 199-221.
- Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbel, W. H., Bobe, René, Geraads, D., Reed, D. y Wynn, J. G., 2006. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia, *Nature*, 443(9), pp. 296-301.
- Alfonso-Durruty, M. P., 2011. Experimental Assessment of Nutrition and Bone Growth's Velocity Effects on Harris Lines Formation, *American Journal of Physical Anthropology* 145, pp. 169-180.
- Altmann, S. A. y Altmann, J., 1970. *Baboon ecology*, University of Chicago Press, Chicago.
- Ambrose, S. H. y DeNiro, M. J., 1986. The isotopic ecology of East African mammals, *Oecologia*, 69, pp. 395-406.
- Andrews, P. y Johnson, R. J., 2020. Evolutionary basis for the human diet: consequences of human health, *Journal of Internal Medicine*, 287, pp. 226-237.
- Antón, S. C., 2003. Natural History of *Homo erectus*, *Yearbook of Physical Anthropology*, 46, pp. 126-170.
- Aranguren, B., Revedin, A., Amico, N., Cavulli, F., Giachi, G., Grimaldi, S., Macchioni, N. y Santaniello, F., 2018. Wooden tools and fire technology in the early Neanderthal site of Poggetti Vecchi (Italy), *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, 9(2), pp. 1054-2059.
- Aras, N. K. y Taman, D. Y. A. (2007). *Trace Element Analysis of Food and Diet*. Cambridge, Reino Unido, RSC Publishing.
- Armelagos, G. J., Goodman, A. H., Harper, K. N. y Blakey, M. L., 2009. Enamel Hypoplasia and Early Mortality: Bioarcheological Support for the Barker Hypothesis, *Evolutionary Anthropology*, 18, pp. 261-271.
- Armelagos, G. J., Mielke, J. H., Owen, K. H., Van Gerven, D. P., Dewey, J. R. y Mahler, P. E., 1972. Bone growth and development in prehistoric populations from Sudanese Nubia, *Journal of Human Evolution*, 1, pp. 89-119.
- Asfaw, B., White, T., Lovejoy, O., Latimer, B., Simpson, S. y Suwa, G., 1999. *Australopithecus garhi*: A New Species of Early Hominid from Ethiopia, *Science*, 284(4), pp. 629-635.
- Bailey, S. E. y Wood, B. A., 2007. Trends in postcanine occlusal morphology within the hominin clade: The case of *Paranthropus*, Bailey, S. E. y Hublin, J. J. (eds.), *Dental Perspectives on Human Evolution*, pp. 33-52.
- Balter, V., 2004. Allometric constraints on Sr/Ca and Ba/Ca partitioning in terrestrial mammalian trophic chains, *Oecologia*, 139, pp. 83-88.
- Balter, V., Braga, J., Télouk, P. y Trackeray, J. F., 2012. Evidence for dietary change but not landscape use in South Africa early hominins, *Nature*, 489(99), pp. 558-560.
- Banks, W. E., d'Errico, F., Peterson, A. T., Kageyama, M., Sima, A. y Sánchez-Goñi, M. F., 2008. Neanderthal Extinction by Competitive Exclusion, *PLoS ONE*, 3(12).
- Beaumont, J., Gledhill, A., Lee-Thorp, J. y Montgomery, J., 2013. Childhood diet: A closer examination of the evidence from dental tissues using stable isotope analysis of incremental human dentine, *Archaeometry*, 55, 2, pp. 277-295.
- Bender, M. M., 1968. Mass spectrometric studies of carbon 13 variation in corn and other grasses, *Radiocarbon*, 10, 2, pp. 468-472.
- Bentley, R. A., 2006. Strontium Isotopes from the Earth to the Archaeological Skeleton: A Review, *Journal of Archaeological Method and Theory*, 13, 3(9), pp. 135-187.

- Bentley, R. A. y Knipper, C., 2005. Trashumance at the early Neolithic settlement at Vaihingen (Germany), *Antiquity*, 79.
- Berihuete Azorín, M. y Piqué i Huerta, R., 2006. Semillas, fruta, leña, madera: el consumo de plantas entre las sociedades cazadoras-recolectoras, *Revista Atlántica-Mediterránea de Prehistoria y Arqueología Social*, 8, pp. 35-51.
- Binford, L. R., 1981. *Ancient Men and Modern Myths*, Orlando: Academic Press, Inc.
- Bocherens, H., 2009. Neanderthal dietary habits: review of the isotopic evidence, Hublin, J. J. y Richards, M. P. (eds.), *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the study of Palaeolithic Subsistence*, pp. 241-250.
- Bocherens, H., 2011. Diet and ecology of Neanderthals: Implications from C and N isotopes, *Neanderthal lifeways: subsistence and technology*, Tübingen, Springer, pp. 73-85.
- Bocherens, H., Billiou, D. y Mariotti, A., 1999. Palaeoenvironmental and Palaeodietary Implications of Isotopic Biogeochemistry of Last Interglacial Neanderthal and Mammal Bones in Scladina Cave (Belgium), *Journal of Archaeological Science*, 26, pp. 599-607.
- Bocherens, H., Billiou, D., Mariotti, A., Toussaint, M., Patou-Mathis, M., Bonjean, D. y Otte, M., 2001. New Isotopic evidence for dietary habits of Neandertals from Belgium, *Journal of Human Evolution*, 40, pp. 497-505.
- Bocherens, H., Drucker, D. G., Billiou, D. Patou-Mathis, M. y Vandermeersch, B., 2005. Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Césaire I Neanderthal: review and use of a multi-source mixing model, *Journal of Human Evolution*, 49, pp. 71-87.
- Bohrer, V. L., 1968. *Paleoecology of an archaeological site near Snow Flake Arizona*, Departamento de Ciencias Biológicas, Biblioteca de la Universidad de Arizona, Tucson.
- Bonafini, M., Pellegrini, M., Ditchfield, P., Pollard, A. M., 2013. Investigations of the 'canopy effect' in the isotope ecology of temperate woodlands, *Journal of Archaeological Science*, 40, pp. 3926-3935.
- Boskey, A. L. y Posner, A. S., 1984. Structure and formation of bone mineral, Hastings, G. W. y Ducheyne, P. (eds.), *Natural and Living Biomaterials*, Boca Raton, FL., CRC Press, Inc., pp. 27-41.
- Bowen, G. J., Ehleringer, J. R., Chesson, L. A., 2009. Dietary and physiological control on the hydrogen and oxygen isotope ratios of hair from mid-20th century indigenous populations, *American Journal of Physical Anthropology*, 139, pp. 494-504.
- Brain, C. K., 1993. The occurrence of burnt bones at Swartkrans and their implications for the control of fire by early hominids, *Swartkrans: A cave's chronicle of early man*, pp. 229-242.
- Braun, D. R., Harris, J. W. K., Levin, N. E., McCoy, J. T., Herries, A. I. R., Bamford, M. K., Bishop, L. C., Richmond, B. G. y Kibunja, M., 2010. Early hominin diet included diverse terrestrial and aquatic animals 1.95 Ma in East Turkana, Kenya, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 26(6), pp. 10513-10518.
- Brown, F., Harris, J., Leakey, R. y Walker, A. 1985. Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya, *Nature*, 316(8), pp. 788-792.
- Bryant, V. M., Jr. y Williams-Dean, G., 1975. The coprolites of man, *Scientific American*, 232, pp. 100-109.
- Budd, P., Millard, A., Chenery, C., Lucy, S. y Roberts, C., 2004. Investigating population movement by stable isotope analysis: A Report from Britain, *Antiquity*, 78, 299, pp. 127-141.

- Bunn, H. T., 2001. Hunting, power scavenging, and butchering by Hadza foragers and by Plio-Pleistocene *Homo*, Stanford, C. B. y Bunn, H. T. (eds.), *Meat-eating and human evolution*, Oxford, Oxford University Press, pp. 199-218.
- Callaway, E., 2018. Femur findings remain a secret, *Nature*, 553, pp. 391-392.
- Cerling, T. E., Mbua, E., Kirera, F. M., Manthi, F. K., Grine, F. E., Leakey, M. G., Sponheimer, M. y Uno, K. T., 2011. Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 23(6), pp. 9337-9341.
- Cerling, T. E., Manthi, F. K., Mbua, E. N., Leakey, L. N., Leakey, M. G., Leakey, R. E., Brown, F. H., Grine, F. E., Hart, J. A., Kaleme, P., Roche, H., Uno, K. T. y Wood, B. A., 2013. Stable isotope-based diet reconstructions of Turkana Basin hominins, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 26(6), pp. 10501-10506.
- Chesson, L. A., Meier-Augenstein, W., Berg, G. E., Bataille, C. P., Bartelink, E. J. y Richards, M. P., 2020. Basic principles of stable isotope analysis in humanitarian forensic science". En Parra, R. C., Zaptco, S. C. y Ubelaker, D. H. (eds.), *Forensic Science and Humanitarian Action: Interacting with the Dead and the Living*, 1ª edición. John Wiley & Sons Ltd, pp. 285-310.
- Christian, J. J., 1968. Potential role of the adrenal cortex as affected by social rank and population density on experimental epidemics". En *American Journal of Epidemiology*, 87(3), pp. 255-264.
- Comar, C. L., Russell, R. S. y Wasserman, R. H., 1957. Strontium-calcium movement from soil to man, *Science* 126, pp. 485-492.
- Connor, M. y Slaughter, D., 1984. Diachronic study of Inuit diets on the British Columbia Coast, *Current Anthropology*, 24, pp. 396-398.
- Copeland, S. R., Sponheimer, M., de Ruiter, D. J., Lee-Thorp, J. A., Codron, D., le Roux, P. J., Grimes, V. y Richards, M. P., 2011. Strontium isotope evidence for landscape use by early hominins, *Nature*, 474(6), pp. 76-79.
- Coqueugniot, H., Hublin, J. J., Veillon, F., Houët, F. y Jacob, T., 2004. Early brain growth in *Homo erectus* and implications for cognitive ability, *Nature*, 431(9), pp. 299-302.
- Craig, H., 1965. The measurement of oxygen isotope palaeotemperatures, Torgiori, E. (ed.), *Stable Isotopes in Oceanographic Studies and Palaeotemperatures* Pisa: Consiglio Nazionale delle Ricerche Laboratorio di Geologia Nucleare, pp. 161-182.
- Craig, O. E., Ross, R., Andersen, S. H., Milner, N. y Bailey, G. N., 2006. Focus: sulphure isotope variation in archaeological marine fauna from northern Europe, *Journal of Archaeological Science*, 33, pp. 1642-1646.
- Cresswell, J. E., Davies, T. W., Patrick, M. A., Russell, F., Pennel, C., Vicot, M. y Lahoubi, M., 2004. Aerodynamics of wind pollination in a zoophilous flower, *Brassica napus*, *Functional Ecology*, 18, pp. 861-866.
- De Hoffmann, E., Charette, J. y Stroobant, V. *Mass Spectrometry: Principles and Applications*. Wiley, Nueva York.
- DeNiro, M. J. y Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals, *Geochimica et Cosmochimica*, Acta 42, pp. 495-506.
- DeNiro, M. J. y Epsteins, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals, *Geochimica et Cosmochimica*, Acta 45, pp. 341-351.
- DeNiro, M. J. y Schoeninger, M. J., 1983. Stable carbon and nitrogen isotope ratios of bone collagen: Variations within individuals, between sexes, and within populations raised and monotonous diets, *Journal of Archaeological Science*, 10, pp. 199-203.

- De Ruiter, D. J., Sponheimer, M. y Lee-Thorp, J. A., 2008. Indications of habitat association of *Australopithecus robustus* in the Bloubaan Valley, South Africa, *Journal of Human Evolution*, 55, pp. 1015-1030.
- Díez-Martín, F., Sánchez, P., Domínguez-Rodrigo, M., Mabulla, A. y Barba, R., 2009. Were Olduvai Hominins making butchering tools or battering tools? Analysis of a recently excavated lithic assemblage from BK (Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania), *Journal of Anthropological Archaeology*, 28, pp. 274-289.
- Domínguez Rodrigo, M., Pickering, T. R., Díez Martín, F., Mabulla, A., Musiba, C. y Tranco, G. (2012). "Earliest Porotic Hyperostosis on a 1.5-Million-Year-Old Hominin, Olduvai Gorge, Tanzania. En *Plos One* 7.
- Doucett, R. R., Marks, J. C., Blinn, D. W., Caron, M. y Hungate, B. A., 2007. Measuring terrestrial subsidies to aquatic food webs using stable isotopes of hydrogen, *Ecology*, 88(6), pp. 1587-1592.
- Dubois, E., 1894. *Pithecanthropus erectus: eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java*, Batavia, Landsdrukkerij.
- Egocheaga, J. E., Pérez-Pérez, A., Rodríguez, L., Galbany, J., Mónica Martínez, L. y Telles Antunes, M., 2004. New evidence and interpretation of subvertical grooves in neandertal teeth from Cueva de Sidrón (Spain) and Figueira Brava (Portugal), *Anthropologie*, 42, pp. 49-52.
- Epstein, E., 1994. The anomaly of silicon in plant biology, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, pp. 11-17.
- Estebanaranz, F., Aliaga, A., Galbany, J., Martínez, L. M., Alrousan, M., Romero, A. y Pérez-Pérez, A., 2014. El Patrón de Microestriación Dental en Primates y Homininos, *Estudis d'evolució, etologia i cognició en primats*, pp. 27-36.
- Evershed, R. P., 1990. Lipids from samples of skin from seven Dutch bog bodies: Preliminary report, *Archaeometry*, 32, pp. 139-153.
- Ezzo, J. A., 1994. Zinc as a paleodietary indicator: an issue of theoretical validity in bone chemistry analysis, *American Antiquity*, 59, 4, pp. 606-621.
- Fabig, A. y Herrmann, B., 2002. Trace elements in buried human bones: intrapopulation variability of Sr/Ca and Ba/Ca ratios -diet or diagenesis?, *Naturwissenschaften*, 89, pp. 115-119.
- Faegri, K., Kaland, P. E. y Kryzwiniski, K., 1989. *Textbook of pollen analysis*, Munksgaard, Copenhagen.
- Feibel, C. S., Brown, F. H. y McDougall, I., 1989. Stratigraphic context of fossil hominids from the Omo group deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia, *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 4, pp. 595-622.
- Finlayson, C., 2009. *The humans who went extinct: why Neanderthals died out and we survived*, Oxford, Oxford University Press.
- Fiorenza, L., Benazzi, S., Moggi-Cecchi, J., Menter, C. G. y Kullmer, O., 2014. Dental microwear analysis in great apes, *American Journal of Physical Anthropology*, 153, pp. 117-118.
- Francalacci, P., 1989. Dietary Reconstruction at Arenè Candide Cave (Liguria, Italy) by Means of Trace Element Analysis, *Journal of Archaeological Science*, 16, pp. 109-124.
- Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology*, New York, Springer.
- Freeman, L. G., 1969. El Musteriense cantábrico: Nuevas perspectivas, *Ampurias*, 31-32, pp. 55-69.

- Fuller, B. T., Richards, M. P. y Mays, S. A., 2003. Stable carbon and nitrogen isotope variations in tooth dentine series sections from Wharram Percy, *Journal of Archaeological Science*, 30, pp. 1673-1684.
- Garn, S. M., 1970. *The earlier gain and later loss of cortical bone in nutritional perspective*, Thomas, Springfield, Illinois.
- Garn, S. M., Silverman, F. N., Hertzog, K. P. y Rohman, C. G., 1968. Lines and bands of increased density: their implication to growth and development, *Medical Radiography and Photography*, 44, pp. 58-89.
- Gilbert, R. J. Jr., 1985. Stress, paleonutrition and trece elements, Gilbert, R. J. Jr. Y Mielke, J. H. (eds.), *The Analysis of the Prehistoric Diet*, 339-357.
- Gilligan, I., 2007. Neanderthal extinction and modern human behaviour: the role of climate change and clothing, *World Archaeology*, 39, 4, pp. 499-514.
- Gómez Castanedo, A., 2010. De cuando Prometeo se hizo cocinero. Fuego y cocina en la evolución humana, *Nivel Cero*, 12, pp. 121-125.
- Goodman, A. H., Armelagos, G. J. y Rose, J. C., 1980. Enamel Hypoplasias as Indicators of Stress in Three Prehistoric Populations from Illinois, *Human Biology*, 32, pp. 515-528.
- González, Reimers, E. y Arnay de la Rosa, M., 2008. Paleodieta: un abordaje desde la Antropología física, *Estudios Canarios, Anuario del Instituto de Estudios Canarios*, pp. 67-78.
- Gowlett, J. A. J., Harris, W. K., Walton, D. y Wood, B. A., 1981. Early archaeological sites, hominid remains and traces of fire from Chesowanja, Kenya, *Nature*, 294, pp. 125-129.
- Grine, F. E., 1981. Trophic Differences Between 'Gracile' and 'Robust' Australopithecines: A Scanning Electron Microscope Analysis of Occlusal Events, *South African Journal of Science*, 77(5), pp. 203-230.
- Grine, F. E., 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanente molar microwear, *Journal of Human Evolution*, 15, pp. 783-822.
- Grine, F. E. y Kay, r. F., 1988. Early hominid diets from quantitative image análisis of dentla microwear, *Nature*, 333, pp. 765-768.
- Grine, F. E., Sponheimer, M., Ungar, P. S., Lee-Thorp, J. y Teaford, M. F., 2012. Dental Microwear and Stable Isotopes Inform the Paleoecology of Extinct Hominins, *American Journal of Physical Anthropology*, 148(3), pp. 255-317.
- Gross, M. L. y Rempel, D. L., 1984. Fourier transform mass spectrometry, *Science*, 226, pp. 261-268.
- Gutiérrez Sáez, C., 1990. Introducción a las huellas de uso: los resultados de la experimentación, *Espacio, Tiempo y Forma, S. I., Prehistoria y Arqueología*, 3, pp. 15-53.
- Guy, F., Lieberman, D. E., Pilbeam, D., Ponce de León, M., Nikius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Zollikofer, C. y Brunet, M., 2005. Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 52(12), pp. 18836-18841.
- Haile-Selassie, Y., Latimer, B. M., Alene, M., Deino, A. L., Gibert, L., Melillo, S. M., Saylor, B. Z., Scott, G. R. y Lovejoy, C. O., 2010. An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 27(7), pp. 12121-12126.
- Haile-Selassie, Y., Melillo, S. M., Stefano, A. V. y Ryan, T. M., 2019. A 3.8-million-year-old hominin cranium from Woranso-Mile, Ethiopia, *Nature*, 573, pp. 214-219.

- Haile-Selassie, Y., WoldeGabriel, G., White, T. D., Bernor, R. L., Degusta, D., Renne, P. R., Hart, W. K., Vrba, E., Stanley, A. y Howell, F. C., 2004. Mio-Pliocene mammals from the Middle Awash, Ethiopia, *Geobios*, 37(7), pp. 536-552.
- Harris, H. A., 1926. The growth of the long bones in childhood, with special reference to certain boney striations of the metaphysis and to the role of the vitamins, *Archives of Internal Medicine*, 38, pp. 785-806.
- Hatch, J. W. y Geidel, A. A., 1985. Status-specific dietary variation in two world cultures, *Journal of Human Evolution*, 14, pp. 469-476.
- Hedges, R. E. M., Stevens, R. E. y Richards, M. P., 2004. Bone as a stable isotope archive for local climatic information, *Quaternary Science Reviews*, 23, pp. 959-965.
- Hengen, O. P. (1971). "Criba orbitalia: Pathogenesis and probable etiology". En *Homo* 22, 57-75.
- Hillson, S., 2001. Recording Dental Caries in Archaeological Human Remains, *International Journal of Osteoarchaeology*, 11, pp. 249-289.
- Hillson, S. y Bond, S., 1997. Relationship of Enamel Hypoplasia to the Pattern of tooth Crown Growth: A Discussion, *American Journal of Physical Anthropology*, 104, pp. 89-103.
- Hoefs, J., 1987. *Estable Isotope Geochemistry*, Nueva York, Springer-Verlag.
- Holgueras, M. M., 2009. El utillaje óseo musteriense del nivel "D" de Axlor (Dima, Vizcaya): análisis de la cadena operativa, *Trabajos de Prehistoria*, 66, 1, pp. 27-46.
- Huss-Ashmore, R., Goodman, A. L., Armelagos, G. J., 1982. Nutritional Inference from Paleopathology, *Advances in Archaeological Method and Theory*, 5, pp. 395-474.
- Ingle, J. D. y Crouch, S. R., 1988. *Spectrochemical Analysis*, Prentice Hall, Londres.
- Irvine, B. y Selim Erdal, Y., 2020. Multi-isotopic análisis of dietary habits and mobility at third millenium BC Bakla Tepe, West Anatolia, *Archaeological and Anthropological Sciences*, 12, pp. 1-13.
- James, P. M. C., 1975. Epidemiology of dental caries: the British scene, *British Medical Bulletin*, 31, pp. 146-148.
- Janssen, R., Joordens, J. C. A., Koutamanis, D. S., Puspaningrum, M. R., de Vos, J., van der Lubbe, J. H. J. L., Reijmer, J. J. G., Hampe, O. y Vonhof, H. B., 2016. Tooth enamel stable isotopes of Holocene and Pleistocene fossil fauna reveal glacial and interglacial paleoenvironments of hominins in Indonesia, *Quaternary Science Reviews*, 144, pp. 145-154.
- Jaouen, K., Szpak, P. y Richards, M. P., 2016. Zinc isotope ratios as indicators of diet and trophic level in arctic marine mammals, *PLoS One*, 11(3).
- Johanson, D. C., 1996. Cara a cara con la familia de Lucy, *National Geographic España. Edición Especial Otoño: Los orígenes del Hombre. De los primeros homínidos al Homo Sapiens*, pp. 16-37.
- Johanson, D. C., Lovejoy, C. O., Kimbel, W. H., White, T. D., Ward, S. C., Bush, M. E., Latimer, B. M. y Coppens, Y., 1982. Morphology of the Pliocene Partial Hominid Skeleton (A. L. 288-1) From the Hadar Formation, Ethiopia, *American Journal of Physical Anthropology*, 57, pp. 403-451
- Johanson, D. C., Masao, F. T., Eck, G. G., White, T. D., Walter, R. C., Kimbel, W. H., Asfaw, B., Manega, P., Ndessokia, P. y Suwa, G., 1987. New Partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania, *Nature*, 327(5), pp. 205-209.
- Kanu, A. B., Dwivedi, P., Tam, M., Matz, L. y Hill, H. H. Jr., 2008. Ion mobility-mass spectrometry, *Journal of Mass Spectrometry*, 43, pp. 1-22.

- Katzenberg, M. A., 2008. Stable Isotope Analysis: A tool for studying past diet, demography, and life history, Katzenberg M. A. y Saunders S. R. (eds.), *Biological Anthropology of the Human Skeleton*, 2ª edición, John Wiley & Sons, Inc., pp. 413-441.
- Kay, R. F., 1985. Dental Evidence of the Diet of Australopithecus, *Annual Review of Anthropology*, 14, pp. 315-341.
- Kimbel, W. H. y Delezene, L. K., 2009. "Lucy" redux: a review of research on *Australopithecus afarensis*, *Yearbook Physical Anthropology*, 52, pp. 2-48.
- Kimbel, W. H., Johanson, D. C. y Rak, Y., 1997. Systematic Assessment of a Maxilla of *Homo* From Hadar, Ethiopia, *American Journal of Physical Anthropology*, 103, pp. 235-262.
- Koch, P. L., Tuross, N. y Fogel, M. L., 1997. The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxyapatite, *Journal of Archaeological Science*, 24, pp. 417-429.
- Kohn, M. J., 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 46, pp. 19691-19695.
- Krause, J., Orlando, L., Serre, D., Viola, B., Prüfer, K., Richards, M. P., Hublin, J. J., Hänni, C., Derevianko, A. P. y Pääbo, S., 2007. Neanderthals in central Asia and Siberia, *Nature*, 449, pp. 902-904.
- Krueger, H. W. y Sullivan, C. H., 1984. Models for Carbon Isotope Fractionation Between Diet and Bone, Turnland, J. R., Johnson P. E. (eds.), *Stable isotopes and nutrition. American Chemical Society Symposium Series*, 258, pp. 205-220.
- Kullmer, O., Benazzi, S., Schulz, D., Philipp, G., Kordos, L. y Begun, D. R., 2013. Dental arch restoration using tooth macrowear patterns with application to *Rudapithecus hungaricus*, from the late Miocene of Rudabánya, Hungary, *Journal of Human Evolution*, 64, pp. 151-160.
- Lacruz, R. S., Ramirez Rozzi, F. y Bromage, T. G., 2006. Variation in enamel development of South African fossil hominids, *Journal of Human Evolution*, 51, pp. 580-590.
- Lallo, J., Armelagos, G. J. y Mensforth, R. P., 1977. The role of diet, disease, and physiology in the origin of porotic hiperostosis, *Human Biology*, 49, pp. 471-483.
- Lalueza, C. y Frayer, D. W., 1997. Non-dietary Marks in the Anterior Dentition of the Krapina Neanderthals, *International Journal of Osteoarchaeology*, 7, pp. 133-149.
- Lalueza, C., Pérez-Pérez, A. y Turbón, D., 1996. Dietary Inference Through Buccal Microwear Analysis of Middle and Upper Pleistocene Human Fossils, *American Journal of Physical Anthropology*, 100, pp. 367-387.
- Lambert, J. B., Spuznar, C. B. y Buikstra, J. E., 1979. Chemical análisis of excavated human bone from Middle and Late Woodland sites, *Archaeometry* 21, 2, pp. 115-129.
- Lambert, J. B., Vlasak, S. M., Thometz, A. C. y Buikstra, J. E., 1982. A comparative study of the chemical analysis of ribs and femurs in Woodland populations, *American Journal of Physical Anthropology*, 59, pp. 289-294.
- Lambert, J. B., Simpson, S. V., Szpunar, C. B. y Buikstra, J. E., 1984. Ancient human diet from inorganic analysis of bone, *Accounts of Chemical Research*, 17, pp. 298-305.
- Lambert, J. B., Simpson, S. V., Szpunar, C. B. y Buikstra, J. E., 1985. Bone diagenesis and dietary analysis, *Journal of Human Evolution*, 14, pp. 477-482.
- Larsen, C. S., 1997. *Bioarchaeology*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Law, I. A. y Hedges, R. E. M., 1989. A semi-automated bone pretreatment system and the pretreatment of fossil and contaminated samples, *Radiocarbon*, 31, 3, pp. 247-253.

- Leakey, M. G., Feibel, C. S., McDougall, I., Ward, C. y Walker, A., 1998. New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*, *Nature*, 393, pp. 62-66.
- Leakey, L. S. B., Tobias, P. V. y Napier, J. R., 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge, *Nature*, 4927(4), pp. 7-9.
- Lee-Thorp, J. y Sponheimer, M., 2003. Three case studies used to reassess the reliability of fossil bone and enamel isotope signals for paleodietary studies, *Journal of Anthropological Archaeology*, 22, pp. 208-216.
- Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M. y Luyt, J., 2007. Tracking changing environments using stable carbon isotopes in fossil tooth enamel: an example from the South African hominin diets, *Journal of Human Evolution*, 53, pp. 595-601.
- Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., Passey, B. H., de Ruiter, D. J. y Cerling, T. E., 2010. Stable isotopes in fossil hominin tooth enamel suggest a fundamental dietary shift in the Pliocene, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, pp. 3389-3396.
- Lee-Thorp, J., Sponheimer, M. y van der Merwe, N. J., 2003. What do Stable Isotopes tell us about Hominid Dietary and Ecological Niches in the Pliocene?, *International Journal of Osteoarchaeology*, 13, pp. 104-113.
- Lee-Thorp, J. A., 2008. On isotopes and old bones, *Archaeometry*, 50(6), pp. 925-950.
- Lederer, C. M., 1981. *Isotopes*. Lawrence Berkeley Laboratory, Universidad de California.
- Leroi-Gourhan, A., 1975. The flowers found with Shanidar IV, a Neanderthal burial in Iraq, *Science*, 190, pp. 562-564.
- Levi, L., 1972. *Stress and distress in response to psychosocial stimuli: laboratory and real-life studies on sympatho-adrenomedullary and related reactions*, Pergamon Press, Oxford.
- Levin, N. E., Cerling, T. E., Passey, B. H., Harris, J. M. y Ehleringer, J. R., 2006. A stable isotope aridity index for terrestrial environments, *Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America*, 103, 30(7), pp. 11201-11205.
- Levin, N. E., Haile-Selassie, Y., Frost, S. R. y Saylor, B. Z., 2015. Dietary change among hominins and cercopithecids in Ethiopia during the Early Pliocene, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 40(10), pp. 12304-12309.
- Levin, N. E., Simpson, S. W., Quade, J., Cerling, T. E. y Frost, S. R., 2008. Herbivore enamel carbon isotopic composition and the environmental context of *Ardipithecus* at Gona, Ethiopia, *The Geological Society of America*, 446, pp. 215-234
- López Sáez, J. A., van Gell, B. y Martín Sánchez, M., 2000. Aplicación de los microfósiles no polínicos en palinología arqueológica, *Actas del tercer Congreso de Arqueología Peninsular*, 9, pp. 11-21.
- Lovejoy, C. O., 2009. Reexamining Human Origins in Light of *Ardipithecus ramidus*, *Science*, 326, 74(10), pp. 74-82.
- Lowenstam, H. A. y Weiner. S., 1989. *On Biomineralization*, New York, Oxford University Press.
- Lubell, D., Jackes, M., Schwarz, H., Knyf M. y Meiklejohn, C., 1994. The Mesolithic-Neolithic transition in Portugal: isotopic and dental evidence of diet, *Journal of Archaeological Science*, 21, pp. 201-216.
- Lucas, P. W., Constantino, P. J. y Wood, B. A., 2008. Inferences regarding the diet of extinct hominins: structural and functional trends in dental and mandibular morphology within the hominin clade, *Journal of Anatomy*, 22, pp. 486-500.

- Lüdecke, T., Schrenk, F., Thiemeyer, H., Kullmer, O., Bromage, T. G., Sandrock, O., Fiebig, J. y Mulch, 2016. Persistent C₃ vegetation accompanied Plio-Pleistocene hominin evolution in the Malawi Rift (Chiwond Beds, Malawi), *Journal of Human Evolution*, 90, pp. 163-175.
- Luz, B. y Kolodny, Y., 1989. Oxygen isotope variation in bone phosphate, *Applied Geochemistry*, 4, pp. 317-323.
- Martínez, L. M., Galbany, J. y Pérez-Pérez, A., 2004. Paleodemography and dental microwear of *Homo habilis* from east Africa, *Anthropologie*, 42, pp. 53-58.
- Martínez, L. M., López-Amor, H. y Pérez-Pérez, A., 2001. Microestriación dentaria del esmalte dentario en homínidos Plio-Pleistocénicos de Laetoli y Olduvai (Tanzania), *Revista Sociedad española de antropología biológica*, 22, pp. 61-72.
- McGlynn, G., 2007. *Using ¹³C-, ¹⁵N- and ¹⁸O stable isotope analysis of human bone tissue to identify transhumance, high altitude habitation and reconstruct palaeodiet for the early medieval Alpine population at Volders, Austria*, Dissertation, Universität München.
- Meier-Augenstein, W. y Fraser, I., 2008. Forensic isotope analysis leads to identification of a mutilated murder victim, *Science and Justice*, 48(3), pp. 153-159.
- Meyer, M. R. y Williams, S. A., 2019. The spine of early Pleistocene Homo, Been, E., Gómez-Olivencia, A., Kramer, P. A. (eds.) *Spinal evolution: morphology, function, and pathology of the spine in hominoid evolution*. Springer, Nueva York, pp. 153-184.
- Moe, F., 1983. Palynology of sheep's faeces: relationship between pollen content, diet and local pollen rain, *Grana*, 22, 2, pp. 105-113.
- Molnar, S. y Ward, S. C., 1975. Mineral metabolism and microstructural defects in primate teeth, *American Journal of Physical Anthropology*, 43, pp. 3-17.
- Mora, R. y de la Torre, I., 2005. Percussion tools in Olduvai Beds I and II (Tanzania): Implications for early human activities, *Journal of Anthropological Archaeology*, 24, pp. 179-192.
- Mora, R., Martínez-Moreno, J. y Casanova, J., 2008. Abordando la noción de "variabilidad musteriense" en Roca dels Bous (Prepirineo suroriental, Lleida), *Trabajos de Prehistoria*, 65, 2, pp. 13-28.
- Nanci, A. (ed.), 2003. *Ten Cate's oral histology: development structure and function*, 6ª ed., Mosby, St. Louis, MO.
- Nehlich, O., 2015. The application of sulphur isotope analyses in archaeological research: a review, *Earth-Science Reviews*, 142, pp. 1-17.
- Nehlich, O., Fuller, B. T., Marquez-Grant, N. y Richards, M. P., 2012. Investigation of Diachronic Dietary Patterns on the Islands of Ibiza and Formentera, Spain: Evidence from Sulphur Stable Isotope ratio Analysis, *American Journal of Physical Anthropology*, 149, pp. 115-124.
- Nelson, B. K., DeNiro, M. J., Schoeninger, M. J. y DePaolo, D. J., 1986. Effects of diagenesis on strontium, carbon, nitrogen, and oxygen concentration and isotopic composition of bone, *Geochimica et Cosmochimica Acta* 50, pp. 1941-1949.
- Newton, R. y Bottrel, S., 2007. Stable isotopes of carbon and sulphur as indicators of environmental change: past and present., *Journal of the Geological Society*, 164, pp. 691-708.
- Panarello, H. O., Tessone, A. y Zangrando, F., 2009. Isótopos Estables en Arqueología: Principios teóricos, Aspectos Metodológicos y Aplicaciones en Argentina, *Xama* 19-23, pp. 115-133.
- Pate, F. D., 1994. Bone Chemistry and Paleodiet, *Journal of Archaeological Method and Theory*, 1, 2, pp. 161-209.

- Peña-Chocarro, L. y Pérez-Jordà, G., 2018. Los estudios carpológicos en la Península Ibérica: un estado de la cuestión, *Pyrenae*, 49, 1, pp. 7-45.
- Pérez-Pérez, A., Galbany, J., Romero, A., Martínez, L. M., Estebaranz, F., Pinilla, B. y Gamarra, B., 2010. Origen y evolución de los dientes: de los cordados primitivos a los humanos modernos, *Revista Española de Antropología Física*, 31, pp. 167-192.
- Peterson, A., Abella, E. F., Grine, F. E., Teaford, M. E. y Ungar, P. S., 2018. Microwear textures of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus* molars in relation to paleoenvironment and diet, *Journal of Human Evolution*, 119, pp. 42-63.
- Peterson, B. J. y Fry, B., 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, pp. 293-320.
- Piontek, J., Jerszynska, B. y Nowak, O., 2001. Harris Lines in subadult and adult skeletons from the mediaeval cemetery in Cedyňa, Poland, *Variability and Evolution*, 9, pp. 33-43.
- Pontzer, H., Scott, J. R., Lordkipanidze, D. y Ungar, P. S., 2011. Dental microwear texture analysis and diet in the Dmanisi hominins, *Journal of Human Evolution*, 61, pp. 683-687.
- Potts, R. y Shipman, P., 1981. Cutmarks made by Stone tools on bone from Olduvai Gorge, Tanzania, *Nature*, 291(6), pp. 577-580.
- Price, T. D., Swick, R. W. y Chase, E. P., 1986. Bone Chemistry and Prehistoric Diet: Strontium Studies of Laboratory Rats, *American Journal of Physical Anthropology*, 70, pp. 365-375.
- Quade, J. y Winn, J. G. (eds.), 2008. *The Geology of Early humans in the Horn of Africa*. Geological Society of America, Special Paper, vol. 446, Boulder.
- Ragir, S., 2000. Diet and Food Preparation: Rethinking Early Hominid Behavior, *Evolutionary Anthropology*, 9, pp. 153-155.
- Ramírez Rozzi, F. V., 1996. Líneas de crecimiento en el esmalte dentario. Aplicación a los homínidos del Plio-Pleistoceno, *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 1(1), pp. 181-197.
- Quinn, R. L., 2019. Isotopic equifinality and rethinking the diet of *Australopithecus anamensis*, *American Journal of Physical Anthropology*, 169(4), pp. 403-421.
- Quinn, R. L. y Lepre, C. J., 2019. Revisiting the pedogenic carbonate isotopes and paleoenvironmental interpretation of Kanapoi, *Journal of Human Evolution*, pp. 1-12.
- Ramírez-Hernández, Bonete, M. J. y Martínez-Espinosa, R. M., 2015. Propuesta de una nueva clasificación de los oligoelementos para su aplicación en nutrición, oligoterapia y otras estrategias terapéuticas, *Nutrición Hospitalaria*, 31(3), pp. 1020-1033.
- Raposo, L. y Cardoso, J. L., 1998. Las industrias líticas de la Gruta Nova de Columbeira (Bombarral, Portugal) en el contexto del musteriense final de la Península Ibérica, *Trabajos de Prehistoria*, 55, 1, pp. 39-62.
- Reitsema, L. J., 2013. Beyond Diet Reconstruction: Stable Isotope Applications to Human Physiology, Health, and Nutrition, *American Journal of Human Biology*, 25, pp. 445-45.
- Reitz, E. J. y Wing E. S., 1999. *Zooarchaeology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Reyes-Gasga, J. (2001). "Estudio del esmalte dental humano por microscopía electrónica y técnicas afines". En *Revista Latinoamericana de Metalurgia y Materiales*, 21, n.º 2, 81-85.
- Reynard, L. M. y Hedges, R. E. M., 2007. Stable hydrogen isotopes of bone collagen in palaeodietary and palaeoenvironmental reconstruction, *Journal of Archaeological Science*, 35, pp. 1934-1942.
- Richards, M. P. y Hedges, R. E. M., 1999. Stable isotope evidence for similarities in the types of marine foods used by late Mesolithic humans at sites along the Atlantic coast of Europe, *Journal of Archaeological Science*, 26, pp. 717-722.

- Richards, M. P. y Hublin, J. J., 2009. *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approches to the study of Palaelithic Subistence*, Springer.
- Richards, M. P., Pettitt, P. B., Trinkaus, E., Smith, F. H., Paunovic, M. y Karavanic, I., 2000. Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: The evidence from stable isotopes, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 13(6), pp. 7663-7666.
- Richards, M. P., Taylor, G., Steele, T., McPherron, S. P., Soressi, M., Jaubert, J., Orschiedt, J., Mallye, J. B., Rendu, W. y Hublin, J. J., 2008. Isotopic dietary analysis of a Neanderthal and associated fauna from the site of Jonzac (Charente-Maritime), France, *Journal of Human Evolution*, 55, pp. 179-185.
- Richards, M. P. y Trinkaus, E., 2009. Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 38(9), pp. 16034-16039.
- Rose, J. C., Armelagos, G. J. y Lallo, J., 1978. Histological enamel indicator of childhood stress in prehistoric skeletal samples, *American Journal of Physical Anthropology*, 49, pp. 511-516.
- Rosenthal, H. L., 1963. Uptake, turnover and transport of bone-seeking elements in fishes, *Annals of the New York Academy of Science*, 109, pp. 278-293.
- Salazar-García, D. y Silva-Pinto, V., 2017. Isótopos en la Prehistoria y Arqueología Valencianas, *Saguntum*, 19, pp. 75-91.
- Salazar-García, D. C., Power, R. C., Serra, A. S., Villaverde, V., Walker, M. J. y Henry, A. G., 2013. Neanderthal diets in central and southeastern Mediterranean Iberia, *Quaternary International*, pp. 1-16.
- Schmidt, C. W., 2010. On the Relationship of Dental Microwear to Dental Macrowear, *American Journal of Physical Anthropology*, 142, pp. 67-73.
- Schmitz, R. W., Serre, D., Bonani, G., Feine, S., Hillgruber, F., Krainitzki, H., Pääbo, S. y Smith, F. D., 2002. The Neandertal type site revisited: Interdisciplinary investigations of skeletal remains from the Neander Valley, Germany, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, pp. 13342-13347.
- Senut, B., Pickford, M. y Gommery, D., 2018. Dental anatomy of the early hominid, *Orrorin tugenensis*, from the Lukeino Formation, Tugen Hills, Kenya, *Revue de Paléobiologie*, 37, 2(12), pp. 577-591.
- Sistiaga, A., Mallol, C., Galván, B. y Summons, R. E., 2014. The Neanderthal Meal: A New Perspective Using Faecal Biomarkers, *PLoS ONE*, 9, 6.
- Smith, B. H., 1984. Patterns of molar wear in hunter-gatherers and agriculturalists, *American Journal of Physical Anthropology*, 63, pp. 39-56.
- Schoeninger, M. J., DeNiro, M. J. y Tauber, H. (1983). "Stable Nitrogen Isotope Ratios of Bone Collagen Reflect Marine and Terrestrial Components of Prehistoric Human Diet". En *Science*, vol. 220, nº 440, 1381-1383.
- Schoeninger, M. J. y DeNiro, M. J., 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals, *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, pp. 625-639.
- Schoeninger, M. J., Moore, K. M., Murray, M. L., y Kingston, J. D., 1989. Detection of bone preservation in archaeological and fossil samples, *Applied Geochemistry*, 4, pp. 281-292.
- Schoeninger, M. J. y Moore, K., 1992. Bone Stable Isotope Studies in Archaeology, *Journal of World Prehistory*, 6, 2, pp. 247-296.

- Schoeninger, M. J., Reeser, H. y Hallin, K., 2003. Paleoenvironment of *Australopithecus anamensis* at Allia Bay, East Turkana, Kenya: evidence from mammalian herbivore enamel stable isotopes, *Journal of Anthropological Archaeology*, 22, pp. 200-207.
- Schroeder, H. A., Tipton, I. H. y Nason, A. P., 1972. Trace metals in man: strontium and barium, *Journal of Chronic Diseases*, 25, pp. 491-517.
- Schultz, M., Kierdorf, U., Sedlacek, F. y Kierdorf, H., 1998. Pathological bone changes in the mandibles of wild red deer (*Cervus elaphus* L.) exposed to high environmental levels of fluoride, *Journal of Anatomy*, 193, pp. 431-442.
- Schwarcz, H. P. y Schoeninger, M. J., 1991. Stable Isotope Analyses in Human Nutritional Ecology, *Yearbook of Physical Anthropology*, 34, pp. 283-321.
- Scott, R. S., Teaford, M. F. y Ungar, P. S., 2012. Dental Microwear Texture and Anthropoid Diets, *American Journal of Physical Anthropology*, 147, pp. 551-579.
- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Grine, F. E., Teaford, M. F. y Walker, A., 2005. Dental microwear texture analysis shows within species diet variability in fossil hominins, *Nature*, 436(8), pp. 693-695.
- Sealy, J. C., van der Merwe, N. J., Lee-Thorp, J. A. y Lanham, J. L., 1987. Nitrogen isotopic ecology in southern Africa: Implications for environmental and dietary tracing, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 51, pp. 2707-2717.
- Selye, H., 1956. *The stress of life*, McGraw-Hill Paperbacks, Nueva York.
- Senut, B., Thackeray, J. F., Braga, J., Senegas, J., Gommery, D. y Potze, S., 2005. Discovery of a humerus shaft from Kromdraai B: part of the skeleton of the type specimen of *Paranthropus robustus* Broom, 1938?, *Annals of the Transvaal Museum*, 42, 1(1), pp. 92-93.
- Sharma, S., Joachimski, M. M., Tobschall, H. J., Singh, I. B., Tewari, D. P. y Tewari R., 2004. Oxygen isotopes of bovid teeth as archives of paleoclimatic variations in archaeological deposits of the Ganga plain, India, *Quaternary Research*, 62, pp. 19-28.
- Shaw, L., Weatherhill, S. y Smith, A., 1998. Tooth wear in children: an investigation of etiological factors in children with cerebral palsy and gastroesophageal reflux". En *Journal of Dentistry in Children*, 65, pp. 484-486.
- Sillen, A., 1981. Strontium and diet at Hayonim Cave, *Journal of Physical Anthropology*, 56, pp. 131-137.
- Smill, V., 2002. Eating meat: evolution, patterns, and consequences, *Populations and Development Review*, 28, pp. 599-639.
- Smith, B. N. y Epstein, S., 1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants, *Plant Physiology*, 47, pp. 380-384.
- Soto, D. X., Wassenaar, L. I. y Hobson, K. A., 2013. Stable hydrogen and oxygen isotopes in aquatic food webs are tracers of diet and provenance, *Functional Ecology*, 27, pp. 535-543.
- Sponheimer, M., Alemseged, Z., Cerling, T. E., Grine, F. E., Kimbel, W. H., Leakey, M. G., Lee-Thorp, J. A., Manthi, F. K., Reed, K. E., Wood, B. A. y Wynn, J. G., 2013. Isotopic evidence of early hominin diets, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 26(6), pp. 10513-10518.
- Sponheimer, M. y Lee-Thorp, J. A., 1999. Isotopic evidence for the Diet of an Early Hominid, *Australopithecus africanus*, *Science*, 283, pp. 368-370
- Sponheimer, M., Lee-Thorp, J. A., de Ruiter, D., Codron, D., Codron, J., Baugh, A. T. y Thackeray, F., 2005. Hominins, sedges and termites: new carbon isotope data from the Sterkfontein valley and Kruger National Park, *Journal of Human Evolution*, 48, pp. 301-312.

- Sponheimer, M., Passey, B. H., de Ruiter, D. J., Guatelli-Steinberg, D., Cerling, T. E. y Lee-Thorp, J. A., 2006. Isotopic Evidence for Dietary Variability in the Early Hominin *Paranthropus robustus*, *Science*, 314(11), pp. 980-981.
- Spoor, F., Leakey, M. G., Gathogo, P. N., Brown, F. H., Antón, S. C., McDougall, I., Kiarie, C., Manthi, F. K. y Leakey, L. N., 2007. Implications of new early *Homo* fossils from Ileret east of Lake Turkana, Kenya, *Nature*, 448(8), pp. 688-691.
- Spoor, F., Leakey, M. G. y O'Higgins, P., 2016. Middle Pliocene hominin diversity: *Australopithecus deyremeda* and *Kenyanthropus platyops*, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371, pp. 1-9.
- Stanley, R. G. y Linskens, H. F., 1974. *Pollen biology, biochemistry and management*, Nueva York, Springer Verlag. Troels-Smith, J.
- Stuart, A. J. y Lister, A. M., 2007. Patterns of Quaternary megafaunal extinctions in Europe and northern Asia, *Courier-Forschungsinstitut Senckenberg*, 259, pp. 287-297.
- Styles, B. W. (1985). "Reconstrucción de disponibilidad y utilización de recursos de alimentos". En R.J. Gilbert y J. A. Mielke (eds.), *The Analysis of Prehistoric Diets*, Orlando: Academic Press, Inc., 21-59.
- Subba Reddi, C. y Reddi, N. S., 1986. Pollen Production in Some Anemophilous Angiosperms, *Grana*, 25, 1, pp. 55-61.
- Susman, R. L. y Brain, T. M., 1988. New First Metatarsal (SKX 5017) From Swartkrans and the Gait of *Paranthropus robustus*, *American Journal of Physical Anthropology*, 77, pp. 7-15.
- Suwa, G., Kono, R. T., Simpson, S. W., Asfaw, B., Lovejoy, C. O. y White, T. D., 2009. Paleobiological Implications of the *Ardipithecus ramidus* Dentition, *Science* 326, 69(10), pp. 94-99.
- Suwa, G., White, T. D. y Howell, F. C., 1996. Mandibular Postcanine Dentition From the Shungura Formation, Ehtiopia: Crown Morphology, Taxonomic Allocations, and Plio-Pleistocene Hominid Evolution, *American Journal of Physical Anthropology*, 101, pp. 247-282.
- Svensson, A., Nielsen, S. W., Kipfstuhl, S., Johnsen, S. J., Steffensen, J. P., Bigler, M., Ruth, U. y Röthlisberger, R., 2005. Visual stratigraphy of the North Greenland Ice Core Project (NorthGRIP) ice core during the last glacial period, *Journal of Geophysical Research*, 110, pp. 1-11.
- Sweeney, R. E., Liu, K. K., Kaplan, I. R., 1978. Oceanic nitrogen isotopes and their uses in determining the source of sedimentary nitrogen, *Stable isotopes in the Earth Sciences*, pp. 9-26.
- Swisher, C. C., Rink, W. J., Antón, S. C., Schwarcz, H. P., Curtis, G. H. y Widiasmoro, A. S., 1996. Latest *Homo erectus* of Java: Potential Contemporaneity with *Homo sapiens* in Southeast Asia, *Science*, 274, pp. 1870-1874.
- Teaford, M. F. y Glander, K. E., 1991. Dental microwear in live, wild-trapped *Aloatta palliata* from Costa Rica, *American Journal of Physical Anthropology*, 85, pp. 313-319.
- Teaford, M. F. y Ungar, P. S., 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 25, 97, pp. 13506-13511.
- Teaford, M. F. y Walker, A., 1984. Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*, *American Journal of Physical Anthropology*, 64, pp. 191-200.

- Thackeray, J. F., McBride, V. A., Segonyane, S. P. y Franklyn C. B., 2003. Trace element analysis of breccia associated with the type specimen *Australopithecus (Paranthropus) robustus* from Kroomdraai, *Annals of Transvaal Museum*, 40, pp. 147-150.
- Tormo Molina, R., Muñoz Rodríguez, A., Silva Palaciso, I. y Gallardo López, F., 1996. Pollen production in anemophilous trees, *Grana*, 35, 1, pp. 38-46.
- Towle, I. e Irish, J. D., 2019. A probable genetic origin for pitting enamel hypoplasia on the molars of *Paranthropus robustus*, *Journal of Human Evolution*, 129, pp. 54-61.
- Towle, I., Riga, A., Irish, J. D., Dori, I., Menter, C y Moggi-Cecchi, J., 2019. Root caries on a *Paranthropus robustus* third molar from Drimolen, *American Journal of Physical Anthropology*, pp. 319-323
- Tucker, K. L., Hannan, M. T. y Kiel, D. P., 2001. The acid-base hypothesis: diet and bone in the Framingham Osteoporosis Study, *European Journal of Nutrition*, 40, pp. 231-237.
- Tykot, R. H., 2006. Isotope Analysis and the Histories of Maize, Stallerm J. E., Tykot, R. H. y Benz, B. F. (eds.), *Histories of Maize: Multidisciplinary Approaches to the Prehistory, Linguistics, Biogeography, Domestication and Evolution of Maize*, Elsevier, Burlington, pp. 131-142.
- Ubelaker, D. H., 1989. Humans Skeletal remains, *Manuals of Archaeology*, 2. Washington, Smithsonian Institution.
- Ungar, P. S., Grine, F. E. y Teford, M. F., 2006b. Diet in Early *Homo*: A Review of the Evidence and a New Model of Adaptive Versatility, *Annual Review of Anthropology*, 35, pp. 209-228.
- Ungar, P. S., Grine, F. E., Teaford, M. F. y El Zaatari, S., 2006a. Dental microwear and diets of African early *Homo*, *Journal of Human Evolution*, 50, pp. 78-95.
- Ungar, P. S., Krueger, K. L., Blumenshine, R. J., Njau, J. y Scott, R. S., 2012. Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape. Paleoanthropology Project, 1995-2007, *Journal of Human Evolution*, 63(8), pp. 429-437.
- Ungar, P. S., Scott, R. S., Grine, F. E. y Teaford, M. F., 2010. Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*, *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 365, pp. 3345-3354.
- Ungar, P. S. y Sponheimer, M., 2011. The Diets of Early Hominins, *Science*, 334(10), pp. 190-193.
- Ungar, P. S., Teaford, M. F., Glander, K. E., Pastor, R. F., 1995. Dust accumulation in the canopy: a potential cause of dental microwear in primates, *American Journal of Physical Anthropology*, 97, pp. 93-99.
- Van der Merwe, N. J., 2013. Isotopic ecology of fossil fauna from Olduvai Gorge at ca 1.8 Ma, compared with modern fauna, *South African Journal of Science*, 109, pp. 1-14
- Van der Merwe, N. J., Masao, F. T. y Bamford, M. K., 2008. Isotopic evidence for contrasting diets of early hominins *Homo habilis* and *Australopithecus boisei* of Tanzania, *South African Journal of Science*, 104, pp. 153-155.
- Van der Merwe, N. J. y Vogel, J. C., 1978. 13C content of human collagen as a measure of prehistoric diet in Woodland North America, *Nature*, 267, pp. 815-816.
- Vaughn, M., Bryant, V. M. Jr. y Holloway R. G., 1983. The Role of Palynology in Archaeology, *Advances in Archaeological Method and Theory*, 6, pp. 191-224.
- Vekua, A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G. P., Agusti, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelivishvili, A., Nioradze, M. Ponce de León, M., Tappen, M., Tvalchrelidze, M. y Zollikofer, C., 2002. A New Skull of Early *Homo* from Dmanisi, Georgia, *Science*, 297(7), pp. 85-89.

- Vogel, J. C. y van der Merwe, N. J., 1977. Isotopic evidence for early maize cultivation in New York State, *American Antiquity*, 42, pp. 238-242.
- Vogel, J. C., 1978. Isotopic assessment of the dietary habits of ungulates. En *South African Journal of Science*, 74, pp. 298-301.
- Wada, E., Kadonaga, S. y Matsuo, S., 1975. ¹⁵N abundance in nitrogen of naturally occurring substances and global assessment of denitrification from isotopic viewpoint, *Geochemical Journal*, 9, pp. 139-148.
- Walker, P. L., Bathurst, R. R., Richman, R., Gjerdrum, R. y Andrushko, V. A., 2009. The Cause of Porotic Hyperostosis and Cribra Orbitalia: A Reappraisal of the Iron-Deficiency-Anemia Hypothesis, *American Journal of Physical Anthropology*, 139, pp. 109-125.
- Walcker, A., Hoeck, H. N. y Pérez, L., 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet, *Science*, 201, pp. 908-910.
- Ward, C., Leakey, M y Walker, A., 1999. The new hominid species *Australopithecus anamensis*, *Evolutionary Anthropology*, 7, pp. 197-205
- Weatherell, J. A. y Weidmann, S. M., 1959. The skeletal changes of chronic experimental fluorosis, *Journal of Pathology and Bacteriology*, 78, pp. 243-255.
- 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, C., de la Rasilla, M., Rosas, A., Semal, 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, pp. 357-361.
- White, T. D., Ambrose, S. H., Suwa, G., Su, D. F., DeGusta, D., Bernor, R. L., Boisserie, J-R., Brunet, M., Delson, E., Frost, S., Garcia, N., Giaourtsakis, I. X., Haile-Selassie, Y., Howell, F. C., Lehman, T., Likius A., Pehlevan, C., Saegusa, H., Semprebon, G., Teaford, M. y Vrba, E., 2009a. Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus*, *Science*, 326, 67(10), pp. 67-93
- White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G. y WoldeGabriel, G., 2009b. *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids, *Science*, 326, 64(10), pp. 64-86.
- White, T. D., Suwa, G. y Asfaw, B., 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, *Nature*, 371(10), pp. 306-312
- White, T. D., Suwa, G., Hart, W. K., Walter, R. C., WoldeGabriel, G., de Heinzelin, J., Clark, D., Asfaw, B. y Vrba, E., 1993. New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia, *Nature*, 336(11), pp. 261-265.
- White, T. D., WoldeGabriel, G., Asfaw, B., Ambrose, S., Beyene, Y., Bernor, R. L., Boisserie, J-R., Currie, B., Gilbert, H., Haile-Selassie, Y., Hart, W. H., Hlusko, L. J., Howell, F. C., Kono, R. T., Lehman, T., Louchart, A., Lovejoy, C. O., Renne, P. R., Saegusa, H., Vrba, E. S., Wesselman, H. y Suwa, G., 2006. Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*, *Nature*, 440(4), pp. 883-889.
- Williams, F. L., 2015. Dietary proclivities of *Paranthropus robustus* from Swartkrans, South Africa, *Anthropological Review*, 78(1), pp. 1-19.
- Williams, C. T., Buck, C. L., Sears, J. y Kitaysky, A. S., 2007. Effects of nutritional restriction on nitrogen and carbon stable isotopes in growing seabirds, *Oecologia*, 153, pp. 11-18.
- Winterhalder, B. y Smith, E. A. (eds.), 1981. *Hunter-gatherer foraging strategies*, Chicago, University of Chicago Press.
- Witte, H., 1905. *Stratiotes aloides* L- funnen i Sverges postglaciala aflagringar, *Geologiska forenkskaft Stockholm forhaald*, 27, p. 432.

- Wood, B., 2011. Did early *Homo* migrate “out of” or “in to” Africa), *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 26(6), pp. 10375-10376.
- Wood, T. C., 2010. Baraminological Analysis Places *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, and *Australopithecus sediba* in the Human Holobaramin, *Answers Research Journal*, 3, pp. 71-90.
- WoldeGabriel, G., White, T. D., Suwa, G., Reenne, P., de Heinzelin, J., Hart, W. K. y Heikem. G., 1994. Ecological and temporal placement of early Pliocene hominids at Aramis, Ethiopia, *Nature*, 371(9), pp. 330-333.
- Wolpoff, M. H., 1999. The systematics of *Homo*, *Science*, 284, pp. 1774-1775.
- Wright, L. E. y Schwarcz, H. P., 1998. Stable Carbon and Oxygen Isotopes in Human Tooth Enamel: Identifying Breastfeeding and Weaning in Prehistory, *American Journal of Physical Anthropology*, 106, pp. 1-18.
- Wynn, J. G., 2000. Paleosols, stable carbon isotopes, and paleoenvironmental interpretation of Kanapoi, Northern Kenya, *Journal of Human Evolution*, 39, pp. 411-432.
- Wynn, J. G., Reed. K. E., Sponheimer, M., Kimbel, W. H., Alemseged, Z., Bedaso, Z. K. y Campisano, C. J., 2016. Dietary flexibility of *Australopithecus afarensis* in the fase of paleoecological change during the middle Pliocene: faunal evidence from Hadar, Ethiopia, *Journal of Human Evolution*, 99, pp. 93-106.
- Wynn, J. G., Sponheimer, M., Kimbel, W. H., Alemseged, Z., Reed, K., Bedaso, Z. K. y Wilson, J. N., 2013. Diet of *Australopithecus afarensis* from the Pliocene Hadar Formation, Ethiopia, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 26(6), 10495-10500.
- Zollikofer, C. P. E., Ponce de León, M., Lieberman, D. E., Guy, F., Pilbeam, D., Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P. y Brunet, M., 2005. Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*, *Nature*, 434(4), pp. 755-759.

BIBLIOGRAFÍA NO CONSULTADA:

- Brown, A., 1973. Bone strontium content as a dietary indicator in human skeletal populations, Ph. D. Thesis, Departamento de Antropología, Universidad de Michigan.
- Chaves, S. A. M., 2010. Paleopharmacology and palinological research in coprolites, Pochettino, M. L., Ladio, A. H. y Arenas, P. M. (eds.), *Tradiciones y transformaciones en Etnobotánica*, pp. 83-89.
- Gilbert, R. I., 1977. Application of trace element research to problems in archaeology, Blakely, R. L. (ed.), *Biocultural adaptation in prehistoric America*. University of Georgia Press.
- Larsen, C. S., Shavit, R. y Griffin, M. C., 1991. Dental caries evidence for dietary change: an Archaeological context, Kelley, M. A. y Larsen C. S. (eds.), *Advances in Dental Anthropology*, pp. 179-202.
- Maier, W. y Schneck, G., 1982. Functional morphology of hominoid dentitions, *Journal of Human Evolution*, 11, pp. 693-696.
- Odum, H. T., 1957. Strontium in natural Waters, *Publications of the Institute of Marine Science*, 40, pp. 22-37.