

MUNIBE (Antropología-Arkeología)	nº 62	5-30	SAN SEBASTIÁN	2011	ISSN 1132-2217
----------------------------------	-------	------	---------------	------	----------------

Recibido: 2011-06-10
Aceptado: 2011-11-14

Crecimiento y desarrollo: una perspectiva evolutiva

Growth and development: an evolutionary perspective

PALABRAS CLAVES: Historia biológica, humanos actuales, chimpancés, fósiles inmaduros.

KEY WORDS: Life-history, present humans, chimpanzees, immature fossils.

GAKO-HITZAK: Historia biologikoa, egungo gizakiak, txinpanzeak, heldugabeen fosilak.

Idoia GOIKOETXEA ZABALETA^{(1)*} y Ana MATEOS CACHORRO⁽¹⁾

RESUMEN

El estudio del patrón de crecimiento y desarrollo en las distintas especies fósiles del linaje humano permite interpretar de forma correcta el modelo de historia biológica de los individuos adultos e inmaduros y, además, ayuda a los investigadores a comprender mejor la evolución de nuestra especie. Los patrones de crecimiento y desarrollo de los humanos actuales y de los chimpancés son los que a día de hoy mejor se conocen y por eso son usados como modelos. Los restos de los individuos inmaduros del registro fósil contienen información que permite hipotetizar sobre estos patrones a lo largo de la evolución humana. En este trabajo se reúnen datos de individuos subadultos del registro fósil y se realiza una puesta al día sobre las hipótesis que hasta ahora se han propuesto para el patrón de crecimiento y desarrollo de las especies de los géneros *Australopithecus*, *Paranthropus* y *Homo*.

ABSTRACT

Studying the growth and developmental patterns of the different fossil species of the human lineage is necessary for a proper interpretation of the life history pattern of adult and immature individuals. Furthermore, it allows researchers to better understand the evolution of our own species. Present human and chimpanzee growth and developmental patterns are currently the best known, and this is why they are used as models. The fossils of subadult hominin individuals contain valuable information that allows us to hypothesize about the evolution of those patterns through time. In this work we review the remains of immature individuals in the fossil record and discuss several hypothesis proposed in the literature about the growth and developmental patterns for the species of *Australopithecus*, *Paranthropus* and *Homo*.

LABURPENA

Giza espezie fosilen hazkuntz eta heldutasun patroien azterketak indibiduo helduen zein heldugabeen historia biologikoa modu egokian interpretatzea ahalitzeaz gain, gure espeziearen eboluzioa hobeto ulertzen laguntzen digu. Egun, txinpanzeen eta egungo gizakiaren hazkuntza eta heldutasun patroiak dira hobekien ezagutzen direnak eta horregatik erabiltzen dira eredu gisa. Erregistro fosileko indibiduo heldugabeen aztarnek gordetzen duten informazioa patroiei hauek eboluzioan zehar nolakoak izan zitezkeen azaltzen laguntzen digute. Lan honetan erregistro fosileko indibiduo heldugabeen aztarnak biltzen dira eta egunerarte *Australopithecus*, *Paranthropus* eta *Homo* generoetako espezieen hazkuntz eta heldutasun patroien inguruan proposatu diren hipotesiak laburbiltzen dira.

1.- INTRODUCCIÓN

Si bien la curiosidad sobre el crecimiento y desarrollo humano viene de antaño (BOYD, 1980; TANNER, 1981), el primer estudio sobre crecimiento conocido fue llevado a cabo por Montbeillard durante los años 1759 y 1777. Durante este tiempo fue midiendo periódicamente la estatura de su hijo desde el nacimiento hasta los 18 años de edad. Los datos obtenidos fueron publicados por Buffon en el cuarto volumen de "Suplementos de Historia Natural" en 1777. A partir de este momento el interés por este tipo de estudios aumenta, y es durante el siglo XIX cuando se

popularizan al entrar a formar parte de los estudios epidemiológicos que se llevan a cabo en los países industrializados (TANNER, 1981). Durante el siglo XX se realizaron muchos estudios en diferentes poblaciones del mundo: Estudio Harpenden en Inglaterra, el Estudio Europeo coordinado por el Centro Internacional sobre los Niños (en el que participaron París, Zúrich, Estocolmo, Londres y Bruselas), el Estudio Fels en EEUU, estudios en Dakar y Kampala financiados por el Centro Internacional sobre los Niños, estudios en Guatemala, etc. (TANNER, 1981; FALKNER & TANNER, 1986; ROCHE, 1992; BOGIN, 1999).

⁽¹⁾ Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH)

Paseo Sierra de Atapuerca s/n 09002 Burgos (España)

* id.goikoetxea@gmail.com

Una vez que se comenzó a entender la variabilidad existente en el patrón de crecimiento y desarrollo actual, era lógico preguntarse cómo y cuándo evolucionó. Es en este contexto donde se empiezan a analizar los restos de individuos inmaduros que hasta este momento habían sido dejados de lado, a pesar de que ya en 1945 Thompson apuntaba que el estudio del crecimiento y desarrollo de las especies fósiles era crucial para realizar una correcta interpretación de la forma adulta (THOMPSON, 1945). Treinta años más tarde, Brothwell planteaba que para entender la evolución humana era necesario saber cómo y cuándo apareció el patrón de crecimiento humano actual (BROTHWELL, 1975). Los restos de individuos inmaduros del registro fósil guardan información esencial que permite reconstruir aspectos del patrón de crecimiento y desarrollo de los homínidos extintos y nos ayudan a entender la evolución que el patrón de historia biológica ha tenido hasta alcanzar su forma actual (WOOD, 1996; KUYKENDALL, 2003).

Hasta la década de los 80 del siglo pasado eran pocos los trabajos publicados sobre individuos inmaduros del registro fósil (DART, 1925; MARTIN, 1926; FRAIPONT, 1936; PATTE, 1957; MUZZAFFER, 1959; GARCÍA SÁNCHEZ 1960; FERREMBACH *et alii*, 1970; LUMLEY, 1973; VLČEK, 1973; BILLY 1979; TILLIER, 1979) y, en general, tan sólo eran meras descripciones de los restos encontrados. Si bien es cierto que podemos encontrar excepciones como la comparación que Buxton llevó a cabo en 1928 sobre el crecimiento cerebral en *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* (GARROD *et alii*, 1928). A partir de los años 80 y durante la década de los 90, se incrementa considerablemente el número de trabajos sobre individuos no adultos del registro fósil (BILLY, 1980; HOLLOWAY, 1980; TILLIER 1981, 1982, 1984, 1988; WOLPOFF, 1981; HEIM, 1982; ARENSBURG y TILLIER, 1983; GIACOBINI y LUMLEY, 1983; TRINKAUS, 1983; MADRE-DUPOUY, 1984, 1989, 1992; DEAN, 1987; FABBRI, 1987; FELDESMAN y LUNDY, 1988; KLIMA, 1988). Estos trabajos, al igual que sus predecesores, describen los restos encontrados y, en muchos casos, dan un paso más allá e intentan analizar los procesos que han dado lugar a las diferentes morfologías conocidas.

Los datos obtenidos de estos estudios junto a los datos sobre los patrones de crecimiento y desarrollo de los chimpancés que se conocían

hasta aquel momento (GREYER y YERKES, 1940; SCHULTZ, 1940; GAVAN, 1953) permitieron a los investigadores comenzar a dar forma a una hipótesis sobre la evolución de este patrón en los homínidos que culmina con los trabajos de Bogin, Smith y Tompkins (BOGIN, 1990, 1994, 1997, 1999; BOGIN y SMITH, 1996; SMITH, 1989, 1991; SMITH y TOMPKINS, 1995).

A partir de la segunda mitad de los años 90 y hasta hoy día, los estudios sobre individuos que fallecieron antes de alcanzar la edad adulta han aumentado notablemente (AGELARAKIS, 1993; WALKER y LEAKEY, 1993; SMITH, 1994; SMITH y TOMPKINS, 1995; BOGIN y SMITH, 1996; KAPPELMAN, 1996; ANTÓN, 1997, 1999; BOGIN, 1997, 1999, 2006; RUFF *et alii*, 1997; AKAZAWA *et alii*, 1999; GOLOVANOVA *et alii*, 1999; BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 1999; NELSON y THOMPSON, 1999; ALEXEEVA y BADER, 2000; KONDO *et alii*, 2000; BERMÚDEZ DE CASTRO, 2002, 2008; BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2010b; CARRERERO *et alii*, 2002; KROVITZ *et alii*, 2003a; FORMICOLA y BUZHILOVA, 2004; MARTÍNEZ *et alii*, 2004; RAMIREZ ROZZI y BERMÚDEZ DE CASTRO, 2004; LACRUZ *et alii*, 2005; ULLRICH, 2005; ALEMSEGED *et alii*, 2006; BAILEY y HUBLIN, 2006; GARRALDA, 2006; DEAN, 2007; SMITH *et alii*, 2007a, 2007b; BONMATÍ *et alii*, 2008; PONCE DE LEÓN *et alii*, 2008; ROBSON y WOOD, 2008; GRACIA *et alii*, 2009; SMITH *et alii*, 2010). Aunque sin dejar de lado los trabajos más descriptivos, estos estudios han utilizado, en general, la información que proporcionan los dientes y huesos recuperados para hipotetizar sobre características biológicas de estas especies como el periodo de gestación, el intervalo entre partos, el patrón de crecimiento, la longevidad, etc. (HOPPA y FITZGERALD, 1999).

La mayor parte de los estudios sobre el patrón de crecimiento y desarrollo de las especies fósiles se han realizado utilizando dientes de individuos no adultos (BEYNON y WOOD, 1987; BROMAGE, 1987; DEAN, 1987, 2007; DEAN *et alii*, 1993, 2001; BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 1999, 2003, 2010b; LACRUZ *et alii*, 2005; MARTÍNEZ *et alii*, 2004; RAMIREZ ROZZI y BERMÚDEZ DE CASTRO, 2004; SMITH *et alii*, 2007a, 2007b, 2010). Sin embargo, los estudios llevados a cabo con restos craneales y postcraneales han sido relativamente pocos (THOMPSON y NELSON, 2000; KONDO e ISHIDA, 2003; GARCÍA-GONZÁLEZ *et alii*, 2009;

GUNZ *et alii*, 2010; MARTÍN-GONZÁLEZ *et alii*, enviado), a pesar de ser cruciales para entender correctamente los patrones de crecimiento y desarrollo de una especie.

Si a estos últimos estudios añadimos las investigaciones que durante las dos últimas décadas se han llevado a cabo sobre el crecimiento y desarrollo de los chimpancés (PUSEY, 1978; GOODALL, 1986; HAMADA *et alii*, 1996; HAMADA y UDONO, 2002, 2006; ZIHLMAN *et alii*, 2007) se hacía necesaria una actualización de las hipótesis sobre la evolución del patrón de crecimiento y desarrollo humanos. Es por ello que en este trabajo se presenta de forma sucinta el patrón de crecimiento y desarrollo de humanos actuales y chimpancés haciendo, además, una recopilación de los fósiles inmaduros para los géneros *Australopithecus*, *Paranthropus* y *Homo*. Por último, se exponen datos dentales, cerebrales y postcraneales que ayudan a reconstruir la historia biológica y el patrón de crecimiento y desarrollo de las diferentes especies de homínidos.

2. HISTORIA BIOLÓGICA, CRECIMIENTO Y DESARROLLO

La *historia biológica* es la secuencia completa de cambios fisiológicos, morfológicos y del comportamiento por la que pasa un organismo desde el momento de su concepción hasta su muerte (SHEA, 1990). También puede ser definida como el conjunto de las diferentes estrategias adoptadas por los individuos para asignar una cantidad determinada de energía al crecimiento, al mantenimiento, a la reproducción, a la cría de la descendencia y a evitar la muerte (SMITH y TOMPKINS, 1995). En definitiva, sería la secuencia que nos dice cuándo nacen, cuándo se destetan, cuándo dejan de crecer, cuándo se reproducen y cuándo mueren los individuos de una especie. Los procesos de crecimiento y desarrollo que tienen lugar a consecuencia de las diferentes tasas de división celular, del incremento del tamaño celular y de la diferenciación de nuevos tejidos y órganos (BOYD, 1980), son los responsables de los cambios que ocurren durante las etapas inmaduras de los seres vivos y que marcan diferentes hitos de la historia biológica de las especies.

El *desarrollo biológico* es el proceso por el cual una sola célula se convierte en una criatura compuesta por una infinidad de células con funciones distintas, aunque también se denomina así a la pro-

gresión de estadios vitales por los que pasa un organismo desde la fecundación hasta la senescencia. Por lo tanto, este concepto puede emplearse cuando la diferenciación celular es la actividad principal (por ejemplo, durante el periodo embrionario) o cuando nos referimos a cambios que ocurren en las actividades fisiológicas y neuronales tales como la locomoción o el habla (BOYD, 1980). Implícito en este término está el concepto de *maduración*, proceso que puede medirse en distintos tiempos tales como el momento en el que aparece o desaparece una característica o el momento en el que culmina un proceso (BOYD, 1980; BOGIN, 1999; THOMPSON *et alii*, 2003).

El *crecimiento* se refiere a cambios en el tamaño corporal total, en las proporciones corporales, en la longitud y el tamaño de los diferentes segmentos corporales y en las dimensiones y proporciones de los huesos craneales y faciales (THOMPSON *et alii*, 2003) y al cambio de la proporción de los tejidos ya existentes (BOYD, 1980). El crecimiento y el desarrollo son procesos que ocurren de manera simultánea y que se complementan el uno con el otro. Para poder pasar de un estadio más inmaduro a uno más maduro (desarrollarse) en muchas ocasiones es necesario que los órganos, huesos, etc. tengan un determinado tamaño o que las proporciones de uno o varios tejidos sean concretas. De ahí la importancia de apuntar que el desarrollo no sería posible sin el crecimiento y viceversa.

Si bien es bastante sencillo analizar el patrón de crecimiento y desarrollo en las especies vivas, surgen varias dificultades a la hora de hacer lo mismo en especies fósiles. En el caso del estudio del crecimiento y desarrollo en el linaje humano tres son los principales problemas. El primero es la escasez de fósiles de individuos no adultos que se han conservado y recuperado hasta el día de hoy. Excepcionalmente se han encontrado restos en muy buen estado de conservación pero, con frecuencia, lo único que llega hasta nuestros días son restos fragmentarios en diversos estados de conservación, siendo los dientes los restos más numerosos y mejor conservados, debido a la dureza del esmalte. Esto se debe, por un lado, a la conservación diferencial de los huesos inmaduros que acusan una mayor fragilidad por un alto contenido de materia orgánica y por su menor tamaño (SAUNDERS y BARRANS, 1999; LEWIS, 2007). Por otro lado, se debe a la indebida iden-

tificación anatómica y taxonómica de los huesos pequeños que resultan ser identificados como fragmentos óseos de animales (GONZÁLEZ-MARTÍN, 2008). En los últimos años la metodología arqueológica ha mejorado con nuevas técnicas y los profesionales están mucho más preparados para reconocer correctamente los restos de humanos inmaduros. Aún persiste el problema de la conservación diferencial pues depende de numerosos factores tafonómicos y diagenéticos.

El segundo problema que surge a la hora de llevar a cabo estudios con individuos inmaduros del registro fósil es la estimación de la edad de muerte de los mismos. De una parte, se debe asumir que la estimación de edad del desarrollo es una buena aproximación de la edad cronológica del individuo (KROVITZ *et alii*, 2003a, 2003b). La edad puede ser estimada a partir de los dientes (perikimatas, grado de formación de la corona y de la raíz, patrón de erupción, etc.) o a partir de medidas obtenidas del cráneo o de los huesos largos. Sin embargo, el grado de fiabilidad de la estimación de la edad obtenida depende del elemento anatómico utilizado para ese fin. El crecimiento y desarrollo dental está estrictamente controlado por los genes y admite muy poca variación (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2002) mientras que el crecimiento y desarrollo de los huesos largos puede verse muy afectado por factores ambientales, enfermedades, etc., ya que el control genético del mismo no es tan estricto. Por ello está ampliamente aceptado que la estimación más exacta de la edad es la que se obtiene en base a los dientes (DEAN, 2007).

Por último, cabe resaltar que los datos obtenidos de los dientes y huesos por sí mismos no nos dan una estimación de la edad y se hace necesario utilizar modelos conocidos con los que comparar los datos obtenidos de los fósiles. Para estimar la edad de muerte de los homínidos los modelos que se utilizan normalmente son, por un lado, el de los chimpancés y, por otro lado, el de los humanos actuales. El empleo del modelo chimpancé asume que este patrón sería muy similar al del último ancestro común entre humanos y chimpancés. Esto también implica asumir que el patrón de crecimiento y desarrollo no ha evolucionado apenas desde que las líneas evolutivas de los chimpancés y humanos actuales se separaron hace unos 7 millones de años, lo cual entra en conflicto con lo que conocemos para la

línea evolutiva humana. Utilizar modelos de poblaciones actuales como aproximación para inferir características de la historia biológica y del patrón de crecimiento y desarrollo (BROMAGE, 1989; BOGIN, 1999; THOMPSON *et alii*, 2003; RAMÍREZ ROZZI y BERMÚDEZ DE CASTRO, 2004; BONMATÍ *et alii*, 2008, etc.) nos puede llevar a hipótesis erróneas ya que al encontrar similitudes con uno u otro patrón asumimos que el proceso que ha dado lugar a dichas semejanzas es el mismo cuando se puede haber llegado por otro camino completamente diferente. Sin embargo, no es posible evitar estos errores dada la imposibilidad de estudiar individuos vivos de estas especies.

Si se tiene en cuenta que en muchos casos las edades estimadas en fósiles a partir de diferentes elementos esqueléticos (dientes o huesos) utilizando distintas técnicas analíticas también difieren entre sí (DEAN y SMITH, 2009), debemos ser cautos a la hora de realizar inferencias sobre el patrón de crecimiento y desarrollo. Esto podría indicar que ni el modelo de los humanos actuales ni el modelo de los chimpancés son buenas aproximaciones.

3. BIOLOGÍA DEL CRECIMIENTO Y DESARROLLO

En el orden Primates existe una gran correlación entre muchas variables de la historia biológica: peso al nacimiento, peso adulto, duración de la gestación, número de crías por gestación, el intervalo entre partos, edad a la que se alcanza la madurez sexual, edad del destete, tamaño del cerebro al nacimiento, tamaño del cerebro adulto, erupción dental, formación de la corona de los molares, etc. (HARVEY y CLUTTON-BROCK, 1985; SMITH, 1989; MACHO 2001; GODFREY *et alii*, 2001, 2003; KROVITZ *et alii*, 2003a; LEIGH, 2004; KELLEY y SCHWARTZ, 2010).

El desarrollo dental es un buen marcador del crecimiento y desarrollo y presenta un elevado grado de integración con el patrón de crecimiento y desarrollo esquelético, muscular y cerebral (SMITH, 1991). De ahí que si el ritmo de formación de los dientes es conocido es factible realizar una aproximación sobre el tiempo que un organismo necesita para crecer y desarrollarse (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2008). No obstante, sería necesario tener en cuenta tanto el crecimiento esquelético como el crecimiento cerebral para poder ajustar con más exactitud la duración de este periodo.

El desarrollo dental (inicio del proceso de formación de cada diente, la velocidad de crecimiento de los diferentes tejidos dentales, el tiempo de formación de las coronas y raíces, etc.) está estrictamente controlado genéticamente y admite muy poca variación (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2002). El esmalte de los dientes crece de manera regular y discontinua, pues cada 24 horas aproximadamente el crecimiento del esmalte se detiene y deja una marca microscópica conocida como *estría transversal*. También se conoce que cada 8-9 días (rango de 6-11 días) se detiene el crecimiento de la cubierta del esmalte. Cuando este proceso se reanuda, aparece una marca muy clara conocida como *estría de retzius*. Esta última marca microscópica, a diferencia de las estrías transversales, se manifiesta en la superficie del esmalte y toma el nombre de *perikimata*. Estas marcas pueden ser contadas y conocer el tiempo aproximado que tardó en formarse la corona de un diente (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2002, 2008).

El tiempo de formación de la corona de los molares permanentes está muy correlacionado con el peso de las hembras adultas, el peso del cerebro al nacimiento y en la edad adulta, la edad del destete, la longevidad máxima, la edad de la primera reproducción, la edad de la madurez sexual de las hembras, el intervalo entre partos y la duración de la gestación en primates (MACHO, 2001). Estas interrelaciones hacen que el uso de los perikimatas para estimar el tiempo de formación de la corona dental sea muy útil para inferir las características de la historia biológica.

El estrés agudo, el hambre o las enfermedades que duran más de un día interrumpen el crecimiento de los dientes. Estos procesos de estrés fisiológico dejan señales en el esmalte dentario, como las *hipoplasias del esmalte* y otras alteraciones que pueden llegar a ofrecer datos sobre la historia biológica de una especie (LACRUZ *et alii*, 2005). En los dientes de leche puede apreciarse la llamada *línea neonatal* que evidencia los cambios fisiológicos tras el nacimiento y permite estimar la duración de la gestación. Durante el periodo de destete, también aparecen alteraciones en el esmalte que reflejan el cambio nutricional.

La secuencia de erupción de los dientes también puede ayudar a inferir variables de la historia biológica y del patrón de crecimiento y desarrollo. La erupción de los segundos molares de leche suele coincidir con el momento del destete defini-

tivo (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2008), la erupción del primer molar permanente suele ocurrir cuando el cerebro alcanza prácticamente su tamaño adulto (SMITH, 1991) y la erupción del tercer molar permanente suele coincidir con el final del periodo de crecimiento y desarrollo (BOGIN, 1999).

Todas estas características del desarrollo dental han sido estudiadas tanto en humanos actuales como en chimpancés y esto hace posible comparar los datos obtenidos de los restos fósiles de homínidos e hipotetizar sobre su historia biológica. De todas formas, se hace imprescindible tener en cuenta y contrastar los datos obtenidos a partir de los restos craneales y postcraneales antes de dar por definitiva una hipótesis.

4. PATRONES DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO

El patrón de historia biológica de los primates, en general, tiene tres periodos: infancia, juventud y edad adulta (SMITH y TOMPKINS, 1995; BOGIN y SMITH, 1996; BOGIN, 1999). Sin embargo, varios primatólogos han apuntado que el patrón de macacos (HAMADA *et alii*, 1999) y chimpancés (PUSEY, 1978; GOODALL, 1986; BOESCH y BOESCH-ACHERMANN, 2000; HAMADA y UDONO, 2006; ZIHLMAN *et alii*, 2007) tiene cuatro etapas: infancia, juventud, adolescencia y edad adulta (Tabla I). El patrón de historia biológica humana cuenta con cinco periodos diferenciados: infancia, niñez, juventud, adolescencia y edad adulta (Tabla I) (BOGIN, 1999). El patrón de crecimiento y desarrollo en chimpancés abarcaría las 3 primeras etapas de la historia biológica (infancia, juventud y adolescencia) y, en el caso de los humanos, las 4 primeras (infancia, niñez, juventud y adolescencia).

4.1. Patrón de crecimiento y desarrollo en chimpancés

En estado salvaje, la infancia de los chimpancés comprende el periodo entre el nacimiento y los 5 años de edad (GOODALL, 1986; ZIHLMAN *et alii*, 2007). Durante esta etapa el chimpancé necesita constantemente el cuidado materno y es alimentado únicamente con leche materna en los primeros momentos (BOESCH y BOESCH-ACHERMANN, 2000). Este hecho va cambiando paulatinamente junto con la emergencia de los dientes deciduos. Hacia el final de la infancia se fusiona la rama del pubis y emergen los primeros molares permanentes. Este último evento provoca

el destete definitivo de la cría que entra en la siguiente etapa (ZIHLMAN *et alii*, 2007).

La etapa juvenil es la comprendida entre los 5 y los 10 años de edad. Durante este periodo emergen los segundos molares permanentes, el cerebro alcanza casi el tamaño adulto, unos 350-400 cc (HAMADA y UDONO, 2006; ZIHLMAN *et alii*, 2008) y el tamaño corporal es la mitad del definitivo, rondando los 30-35 kg en las hembras y los 40-45 kg. en machos (UEHARA y NISHIDA, 1987; PUSEY *et alii*, 2005; HAMADA y UDONO, 2006; ZIHLMAN *et alii*, 2008). Se hacen aparentes en el torso algunas diferencias sexuales si bien el peso es el mismo para machos y hembras (ZIHLMAN *et alii*, 2007). Los chimpancés juveniles anidan solos y no son acarreados ni alimentados por la madre, pero siguen en constante contacto con ella (GOODALL, 1986; BOESCH y BOESCH-ACHERMANN, 2000).

La adolescencia comienza con la pubertad en ambos sexos en torno a los 10 años de edad y termina sobre los 13 en las hembras y sobre los 15 en los machos. En las hembras, el primer signo visual de la entrada en la adolescencia es una muy leve inflamación del clítoris y los labios de la vulva. El primer estro completo no ocurre hasta los 10 u 11 años de edad y la menarquia no tiene lugar hasta unos meses después (PUSEY, 1978). Tras la menarquia normalmente hay periodo de infertilidad que puede durar unos dos años (PUSEY, 1978; GOODALL, 1986). Durante este periodo, es normal que ocurra un estirón puberal de peso (LEIGH, 1996; LEIGH y SHEA, 1996; WALKER *et alii*, 2006) mientras que en longitud este estirón resulta casi imperceptible (HAMADA *et alii*, 1996).

En los machos el primer signo que anuncia su entrada en la adolescencia es el marcado aumento del tamaño de los testículos. Un año después suele tener lugar la primera eyaculación. En este momento comienza el estirón puberal en peso (PUSEY, 1978; GOODALL, 1986). Al igual que en las hembras, el estirón puberal en peso es importante (LEIGH, 1996; LEIGH y SHEA, 1996; WALKER *et alii*, 2006) mientras que el de longitud es escaso (HAMADA *et alii*, 1996; HAMADA y UDONO, 2002).

Durante la adolescencia, también emergen los caninos y terceros molares permanentes, la pelvis alcanza las dimensiones adultas y el tamaño corporal representa el 75% del tamaño adulto (PUSEY, 1978; BOESCH-ACHERMANN, 2000; ZIHLMAN *et alii*, 2007). A su vez, en las hembras

se fusionan las articulaciones radio-cubital, tibio-tarsal y la pélvica (el acromion y la parte distal del isquion). En los machos, dado que los huesos se fusionan un poco más tarde, sólo se fusiona por completo el radio-cúbito y, parcialmente, las articulaciones pélvicas (ZIHLMAN *et alii*, 2007). Los adolescentes son cada vez más independientes y disminuyen el tiempo que pasan en compañía de su madre para relacionarse con otros miembros del grupo (PUSEY, 1978; GOODALL, 1986; BOESCH y BOESCH-ACHERMANN, 2000).

De todas formas, la existencia de una etapa adolescente en los chimpancés no está aceptada universalmente. Mientras que los primatólogos llevan muchas décadas hablando de esta etapa, basándose en evidencias biológicas y del comportamiento (PUSEY, 1978; GOODALL, 1986; BOESCH y BOESCH-ACHERMANN, 2000; HAMADA y UDONO, 2006; ZIHLMAN *et alii*, 2007), los investigadores que trabajan en el campo de la historia biológica, crecimiento y desarrollo de los homínidos, no aceptan esta etapa que apareció tarde en la evolución humana (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2002, 2008) o es específica de los humanos actuales (SMITH y TOMPKINS, 1995; BOGIN y SMITH, 1996; BOGIN, 1999; BOGIN, 2010). Sin embargo, la gran cantidad de datos dentales, esqueléticos, cerebrales, corporales y del comportamiento que se encuentran en la bibliografía (GOIKOETXEA *et alii*, enviado) hacen necesario incorporar esta etapa a la historia biológica y, por tanto, al patrón de crecimiento y desarrollo de los chimpancés.

Los chimpancés que viven en estado salvaje recorren largas distancias para conseguir comida, son físicamente activos, interaccionan mucho con otros miembros del grupo y están constantemente amenazados por sus depredadores. Sin embargo, en cautividad se les proporciona la comida, la actividad física está limitada y no existe riesgo de depredación. Estas diferencias entre chimpancés salvajes y cautivos afectan al crecimiento, desarrollo y a la maduración sexual (ZIHLMAN *et alii*, 2007). Los chimpancés en cautividad alcanzan antes la madurez dental (ZIHLMAN *et alii*, 2004), el peso adulto (HAMADA *et alii*, 1996; LEIGH y SHEA, 1996; PUSEY *et alii*, 2005), el tamaño adulto del tronco (HAMADA y UDONO, 2002), la longitud definitiva de los miembros superiores e inferiores (KIMURA y HAMADA, 1996) y la madurez sexual (BOESCH y BOESCH-ACHERMANN, 2000). Aunque en un principio se estimó que el retraso de crecimiento

de los chimpancés salvajes podía llegar a ser de 1 a 3 años (ZIHLMAN *et alii*, 2007), el desfase, por lo menos en cuanto a la emergencia de los dientes se refiere, parece ser menor (de -1,3 Z en comparación con el -2,3 Z calculado anteriormente) (SMITH & BOESCH, 2011).

4.2. Patrón de crecimiento y desarrollo en humanos actuales

Tras el nacimiento, la historia biológica de los humanos actuales está dividida en 5 etapas: infancia, niñez, juventud, adolescencia y edad adulta. Los cambios en la velocidad de crecimiento son los que marcan las transiciones entre dichos

periodos (BOGIN, 1997), que pueden ser definidos por procesos biológicos y del comportamiento (Tabla I). La primera de las etapas, la infancia, comienza en el momento del nacimiento y termina en torno a los 3 años de edad. Durante este periodo, el infante al principio es exclusivamente alimentado con leche materna o similares (BOGIN y SMITH, 1996). Los dientes deciduos emergen durante esta etapa y se comienzan a desarrollar un gran número de capacidades motoras (BOGIN, 1999). Es durante esta etapa cuando se cierra la fontanela anterior y se fusionan la sutura sagital media, la sutura mendosa y la sutura metópica (esta última se puede llegar a cerrar sobre los 4 años de edad) (SCHEUER y BLACK, 2000).

	Humanos	Chimpancés
Infancia	Edad: 0-3 años – Dientes deciduos (destete) – Fusión de las suturas sagital media, mendosa y metópica – Cierre de la fontanela anterior – Gran velocidad de crecimiento – Pequeño tamaño corporal – Crecimiento del pelo en la cabeza – Lactancia materna	Edad: 0-5 años – Dientes deciduos – Fusión rama púbica – Emerge M1 (destete) – Pequeño tamaño – Mechones blancos de pelo – Cuidado materno constante – Transporte en la espalda de la madre – Lactancia materna
Niñez	Edad: 3-7 años – Tasa de crecimiento moderada – <i>Mid-growth spurt</i> – Rápido crecimiento cerebral – Emerge M1 – Fusión rama isquio-púbica – Pequeño tamaño corporal	
Juventud	Edad: 7-10 años ♀/7-12 años ♂ – Tasa de crecimiento baja – Emerge la dentición permanente – Autonomía alimentaria – Aprendizaje social y económico	Edad: 5-10 años – Tamaño cerebral adulto – Emerge M2 – Huesos articulaciones sin fusiones – Dimorfismo sexual en el torso – Tamaño corporal 50% del adulto – Asociación continua con la madre – Anida en solitario
Adolescencia	Edad: 10-18 años ♀/12-21 años ♂ – Pubertad – Estirón puberal (estatura y peso) – Dentición permanente casi completa – Fusión de los huesos largos completa – Fusión de la cadera virtualmente completa – Cambios en la estructura cerebral y neuronal – Caracteres sexuales secundarios – Maduración socio-sexual	Edad: 10-13 años ♀/10-15 años ♂ – Pubertad – Estirón en estatura escaso y perceptible en peso – Emergen C y M3 – Fusión del codo, cadera, rodilla, tobillo, acromion e ilion en ♀ y codo y parcialmente cadera en ♂ – Tamaño corporal 75% del adulto, – ♀: primeras hinchazones genitales – ♂: descienden los testículos y crecen – Asociación creciente con otros miembros del grupo en detrimento de la madre
Edad adulta	Edad: > 18 años ♀/> 21 años ♂ – Emerge M3 – Primera reproducción	Edad: > 13 años ♀/> 15 años ♂ – Dimorfismo sexual en el cráneo, – Fusión de muñeca, hombro y cresta iliaca en ♀ y cadera, rodilla, tobillo, acromion, ilion, acromion y cresta iliaca en ♂ – Primera reproducción

Tabla I: Rango de edad y características de las distintas etapas de la historia biológica en humanos y chimpancés.

La niñez es la etapa que comienza tras el destete definitivo del niño, en torno a los 3 años de edad, prolongándose hasta los 7 años de edad. El primer molar permanente emerge sobre los 5,5-6,5 años de edad, el cerebro casi alcanza su peso adulto hacia el final de este periodo, en torno a los 7 años de edad (BOGIN y SMITH, 1996; BOGIN, 1997) y se fusiona la rama isquio-púbica (SCHEUER y BLACK, 2000). El niño todavía depende de otros individuos mayores para protegerse y alimentarse, pues precisa alimentos especialmente preparados debido a la inmadurez de su tracto digestivo y la dentición (BOGIN y SMITH, 1996). El final de la niñez está marcado por un pequeño aumento de la velocidad de crecimiento (llamado "mid-growth spurt") que ocurre sobre los 7 años de edad (BOGIN, 1997).

Los juveniles pueden ser definidos como individuos prepuberales que no dependen de su madre o progenitor para su supervivencia (PEREIRA y ALTMANN, 1985). La juventud, que comienza sobre los 7 años de edad, termina en torno a los 10 años en las chicas y los 12 años en los chicos. Estos individuos son capaces de alimentarse y van a experimentar una transición cognitiva importante que les permite aprender habilidades económicas y sociales fundamentales para su supervivencia (BOGIN, 1999). Este periodo se caracteriza por ser el que menor velocidad de crecimiento presenta desde el nacimiento (BOGIN, 2006).

La adolescencia comienza con la pubertad que está marcada por algunos signos de madurez sexual tales como la aparición del vello púbico. En las chicas, esta etapa comienza en torno a los 10 años de edad y finaliza sobre los 18 años. Los chicos entran en este periodo dos años más tarde que las chicas, sobre los 12 años, y no alcanzan la madurez definitiva hasta los 20-21 años (BOGIN, 2006). Durante estos años se desarrollan los caracteres sexuales secundarios, se completa la dentición permanente y aparecen los patrones de comportamiento sociosexuales y económicos adultos (BOGIN, 1997). Es habitual que los huesos largos y los huesos de la cadera se fusionen durante esta etapa aunque a veces la osificación se alarga hasta los primeros años de la etapa adulta (SCHEUER y BLACK, 2000). La madurez sexual total se suele alcanzar en torno a los 19 años en las chicas y los 21-25 en los chicos (BOGIN, 1999).

Durante la etapa adolescente en el cerebro ocurren importantes cambios estructurales y neuronales. Se pierde materia gris mientras que la materia blanca aumenta considerablemente, sobre todo, en el lóbulo frontal y la zona del hipocampo. En la corteza cerebral se produce una disminución dramática de sinapsis neuronales y disminuye la fuerza absoluta en todas las frecuencias del encefalograma (WHITFORD *et alii*, 2007). Este tema ha sido menos estudiado en mamíferos, pero se ha visto que en roedores y en el macaco Rhesus, tiene lugar una rápida disminución de sinapsis neuronales a partir de los 30 días y hasta alcanzar la madurez a los 120 días y entre los 2,7 y los 5 años, respectivamente (RAKIC *et alii*, 1986; BOURGEOIS y RAKIC, 1993; HE y CREWS, 2007). Sin embargo, en el macaco Rhesus esta desaparición de sinapsis ocurre de forma simultánea y a la misma velocidad en toda la zona cortical mientras que en los humanos esto ocurre en diferentes momentos y a diferentes tasas (HUTTENLOCHER y DABHOLKAR, 1997).

5. INDIVIDUOS INMADUROS DEL REGISTRO FÓSIL

Sólo una pequeña proporción de los restos fósiles de homínidos conocidos a día de hoy pertenecen a individuos que murieron antes de alcanzar la edad adulta. Como se ha mencionado anteriormente, los esqueletos de subadultos recuperados en acumulaciones fósiles presentan normalmente un mal estado de conservación. Sin embargo, ocurren excepciones. Se han encontrado restos muy bien conservados como el esqueleto encontrado en Dikika (ALEMSEGED *et alii*, 2006) o el esqueleto del Chico de Turkana (WALKER y LEAKEY, 1993). Estos restos proporcionan la oportunidad de estudiar los patrones de crecimiento y desarrollo en su conjunto (dental, cerebral y postcraneal) y ayudan a comprender mejor los datos obtenidos de restos aislados. A continuación se presenta una relación de los restos de individuos subadultos que encontramos en el registro desde hace más de tres millones de años.

5.1. Género *Australopithecus*

5.1.1.- *Australopithecus afarensis*

En el yacimiento de Dikika (Etiopía) se ha recuperado un esqueleto de 3,3 M.a., bastante completo, de un individuo con una edad de muerte de

unos 3 años de edad según la secuencia de erupción y el desarrollo dental (ALEMSEGED *et alii*, 2006). Este fósil conocido cariñosamente como Selam, es uno de los especímenes de individuos subadultos mejor conservados del registro fósil a pesar de su antigüedad. En el yacimiento de Hadar, también en Etiopía, se han recuperado restos fósiles (dientes aislados y fragmentos craneales y mandibulares) de varios individuos no adultos de esta especie datados en 3,4-3,0 M.a. (SCHWARTZ y TATTERSALL, 2005) (Tabla II).

Especie	Yacimiento	Nº inmaduros
<i>Australopithecus afarensis</i>	Dikika ¹	1
	Hadar ²	sin nº estimado
<i>Australopithecus africanus</i>	Taung ³	1
	Sterkfontein ^{2, 4, 5}	8
	Makapansgat ²	4-5
<i>Australopithecus sediba</i>	Malapa ⁶	1
<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans ^{2, 5}	5
	Kromdraai ⁷	5
	Drimolen ⁸	sin nº estimado
<i>Paranthropus boisei</i>	Koobi Fora ⁹	3
	Olduvai ^{9, 10}	2
	Konso ¹⁰	1
	Omo ¹⁰	sin nº estimado

Tabla II: Individuos no adultos de las especies de los géneros *Australopithecus* y *Paranthropus*. ¹ALEMSEGED *et alii*, 2006; ²SCHWARTZ y TATTERSALL, 2005; ³DART, 1925; ⁴BROMAGE, 1987; ⁵MOGGI-CECCHI *et alii*, 1998; ⁶BERGER *et alii*, 2010; ⁷THACKERAY *et alii*, 2001; ⁸MOGGI-CECCHI *et alii*, 2010; ⁹DEAN, 1987; ¹⁰WOOD y CONSTANTINO, 2007.

5.1.2.- *Australopithecus africanus*

El Niño de Taung, el holotipo de esta especie, es uno de los fósiles de inmaduros más conocidos del registro fósil. Descubierta en una cantera de piedra caliza en la localidad sudafricana de Taung en 1924 y estudiado posteriormente por DART (1925), los restos pertenecieron a un individuo de unos 3,73-3,93 años (estimada a partir los perikimatas de los primeros molares permanentes superiores) (LACRUZ *et alii*, 2005) que vivió hace unos 2,8-2,7 M.a. (Schwartz y Tattersall, 2005). En Makapansgat (Sudáfrica), datados en 3,0-2,6 M.a., han sido identificados 4-5 individuos inmaduros (Schwartz y Tattersall, 2005), teniendo el MDL 7 una edad de muerte de 8-10 años establecida a partir de medidas y proporciones de la pelvis (BERGE, 1998). En el yacimiento de Sterkfontein (Sudáfrica), con una cronología estimada de 2,8-2,6 M.a., han sido encontrados restos inmaduros pertenecientes a 8 individuos entre los que caben destacar el Sts 24 con una edad en

torno a los 3,3-3,4 años de edad y el Stw151 con unos 5,0-5,3 años (según perikimatas y desarrollo dental) (Bromage y Dean, 1985; Bromage, 1987; Smith, 1986, 1989; Moggi-Cecchi *et alii*, 1998; Schwartz y Tattersall, 2005) (Tabla II).

5.2. Género *Paranthropus*

5.2.1.- *Paranthropus robustus*

El yacimiento de Swartkrans en Sudáfrica, con una cronología de 1,8-1,5 M.a., ha proporcionado restos de 5 inmaduros, entre ellos el holotipo SK6. El SK63 es una mandíbula bien conservada de un individuo de unos 4 años de edad según las estrías de Retzius y los perikimatas de varios dientes (DEAN *et alii*, 1993); el SK64 es un fragmento mandibular que perteneció a un subadulto que a su muerte tenía unos 3,1 años; el SK84, otro pequeño fragmento de mandíbula, tenía unos 2 años, y el SK843 unos 12,5 años (ambas edades han sido establecidas a partir de la erupción dental y formación de la raíz) (BROMAGE, 1987).

Kromdraai (1,9-1,75 M.a.), también en Sudáfrica, cuenta con restos de otros 5 individuos inmaduros. Los individuos 6, 8 y 9 tienen una edad de muerte estimada de 6 años \pm 9 meses usando el patrón de erupción dental humano y de 3 años \pm 6 meses usando el patrón del chimpancé. El individuo 5 tiene una edad estimada de 10 años \pm 6 meses (patrón de erupción humano) o 8 años \pm 9 meses (patrón de erupción chimpancé) y el individuo 7 una de 2 años \pm 6 meses (patrón de erupción humano) o 1 año \pm 6 meses (patrón de erupción chimpancé) (THACKERAY *et alii*, 2001) (Tabla II).

5.2.2.- *Paranthropus boisei*

Fósiles de individuos inmaduros de esta especie han sido encontrados en los yacimientos de Koobi Fora (Kenia), Olduvai Gorge (Tanzania), Konso (Etiopía) y Omo (Etiopía). Los restos más antiguos, algunos dientes aislados y fragmentos craneales, datados en 2,52-2,36 M.a. provienen del yacimiento de Omo (WOOD y CONSTANTINO, 2007). En Koobi Fora (1,9-1,67 M.a.) se han encontrado restos pertenecientes a 3 subadultos, todos ellos con una edad de muerte estimada a partir de los perikimatas de en torno a los 2,5-3,1 años (DEAN, 1987). En Olduvai Gorge dos restos han sido atribuidos a inmaduros (DEAN, 1987;

WOOD y CONSTANTINO, 2007) mientras que en el yacimiento de Konso, datado en 1,43-1,41 M.a., se ha encontrado una mandíbula de inmaduro (WOOD y CONSTANTINO, 2007) (Tabla II).

5.3. Género *Homo*

5.3.1.- *Homo habilis*

En Olduvai Gorge (Tanzania), se han encontrado restos de unos 14 individuos inmaduros datados en 1,9-1,75 M.a., entre ellos, el OH 7, holotipo de la especie (SCHWARTZ y TATTERSALL, 2003; MARTÍNEZ *et alii*, 2004; SUSMAN *et alii*, 2011). En el yacimiento de Koobi Fora (Kenia) han sido recuperados restos de 3 individuos subadultos con unas edades de muerte estimadas en 10,29 años, 8,95 años y 13,42 años estimadas a partir del desgaste dental (MARTÍNEZ *et alii*, 2004) (Tabla III).

5.3.2.- *Homo ergaster*

El Chico de Turkana, encontrado en el yacimiento de Nariokotome (Kenia) y datado en 1,6-1,5 M.a. es uno de los fósiles más conocidos del registro fósil. Se trata de un esqueleto casi completo de un individuo de unos 7-12 años de edad a su muerte (se han realizado diferentes estimaciones de edad utilizando tanto dientes como huesos largos) (WALKER y LEAKEY, 1993). En el yacimiento de Koobi Fora (Kenia) se han encontrados restos de dos mandíbulas de 2 individuos de unos 5 años de edad según los perikimatas (DEAN, 1987) y datados en 1,8-1,55 M.a. (SCHWARTZ y TATTERSALL, 2003) (Tabla III).

Especie	Yacimiento	Nº inmaduros
<i>Homo habilis</i>	Olduvai ^{1, 2, 3}	14
	Koobi Fora ²	3
<i>Homo ergaster</i>	Nariokotome ⁴	1
	Koobi Fora ^{1, 5}	2
<i>Homo erectus</i>	Perning ^{6, 7}	1
	Ngandong ⁸	1
<i>Homo antecessor</i>	Gran Dolina ^{9, 10, 11}	10
<i>Homo heidelbergensis</i>	Sima de los Huesos ^{11, 12, 13}	19

Tabla III: Individuos no adultos de las especies *Homo habilis*, *Homo ergaster*, *Homo erectus*, *Homo antecessor* y *Homo heidelbergensis*. ¹SCHWARTZ y TATTERSALL, 2003; ²MARTÍNEZ *et alii*, 2004; ³SUSMAN *et alii*, 2011; ⁴WALKER y LEAKEY, 1993; ⁵DEAN, 1987; ⁶COQUEUGNIOT *et alii*, 2004; ⁷ANTÓN, 1997; ⁸ANTÓN, 1999; ⁹BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2006; ¹⁰BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2008; ¹¹BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2010b; ¹²BERMÚDEZ DE CASTRO y NICOLÁS, 1997; ¹³BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2002; ¹⁴GRACIA *et alii*, 2009.

5.3.3.- *Homo erectus*

Proceden de Java los dos restos de individuos no adultos de esta especie. Cerca de Peking se recuperó una calvaria parcial datada en 1,8 M.a. (SWISHER III *et alii*, 1994) que perteneció a un individuo de 1 año de edad establecida a partir de la maduración de varias áreas craneales (la placa timpánica, el área bregmática y la fosa subarcuata) (COQUEUGNIOT *et alii*, 2004), aunque en un principio se le asignó una edad de 4-6 años, también basándose en la maduración de algunas áreas craneales (la placa timpánica, la fosa glenoidea, toro occipital, etc. (ANTÓN, 1997). A pesar de utilizar prácticamente la misma técnica para estimar la edad, en ambos casos se obtienen resultados muy diferentes y esto es debido a que en el trabajo de Antón se utiliza tan sólo el modelo de humanos actuales para comparar y en el caso de Coqueugniot y colaboradores se utiliza tanto este modelo como el de los grandes simios.

El segundo fósil, un frontal incompleto, fue recuperado en las terrazas del río Solo, y pudo pertenecer a un individuo de 6-11 años. Esta edad ha sido estimada a partir del estudio del cráneo y se han tenido en cuenta variables tales como el grosor de los huesos, el desarrollo de superestructuras (toros, etc.), el desarrollo de las suturas y el contorno sagital de la bóveda craneana (ANTÓN, 1999) (Tabla III).

5.3.4.- *Homo antecessor*

Los fósiles inmaduros de esta especie provienen del nivel TD6 del yacimiento de la Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos) y han sido datados en unos 900.000 años (BERGER *et alii*, 2008). De los once individuos de esta especie identificados hasta ahora, diez pertenecen a subadultos con edades comprendidas entre los 2,5 y los 16,0 años de edad (BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2006, 2008, 2010b) (Tabla III), edades que han sido estimadas a partir de datos de desarrollo dental y estado de mineralización de los dientes obtenidos mediante radiografías y microtomografía computarizada.

5.3.5.- *Homo heidelbergensis*

En el yacimiento de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos), una acumulación con miles de restos humanos datados en unos

530.000 años (BISCHOFF *et alii*, 2007), han sido identificados un número mínimo de 28 individuos, de los cuales 19 murieron entre los 3 y los 19 años de edad (BERMÚDEZ DE CASTRO y NICOLÁS, 1997; BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2002; GRACIA *et alii*, 2009) (Tabla III) cuyas edades han sido establecidas utilizando el patrón de desarrollo dental y el desgaste de las diferentes piezas.

5.3.6.- *Homo neanderthalensis*

Los fósiles de subadultos pertenecientes a esta especie tienen una distribución geográfica amplia ya que podemos encontrar restos desde Uzbekistán (Teshik Tash) hasta la Península Ibérica (El Castillo, El Sidrón) pasando por Oriente Próximo (Dederiyeh, Amud o Shanidar) y la región mediterránea (San Francisco d'Archi o La Ferrassie) de este a oeste y hasta Rusia (Mezmaizkaya) de norte a sur. Aunque la mayoría de los fósiles tienen una antigüedad de entre 70.000 y 30.000 años, podemos encontrar especímenes de hasta 130.000-90.000 años en Krapina (Croacia) y Shanidar (Irak). En la muestra se encuentran representados tanto individuos que fallecieron poco después de morir (La Ferrassie 4), individuos infantiles y juveniles (Dederiyeh 1 y 2 o Fate I y II), como individuos adolescentes (Le Moustier 1) (Tabla IV).

5.3.7.- *Homo sapiens arcaico*

Homo sapiens es la única especie de homínido que ha poblado los cinco continentes, si bien los fósiles más antiguos de la especie, los llamados *Homo sapiens* arcaicos, se encuentran principalmente en África, Oriente Próximo y Europa. Al igual que en el caso de los neandertales, se encuentran individuos pertenecientes a las cuatro etapas del crecimiento (Tabla V).

5.3.8.- Individuos inmaduros de clasificación difícil o controvertida

Los dos dientes deciduos recuperados en la Grotta del Cavallo en Italia en 1964 (Cavallo-B, un primer molar superior izquierdo y Cavallo-C, un segundo molar superior izquierdo), fueron originalmente asignados a dos especies diferentes: Cavallo-B a *Homo sapiens* arcaico y Cavallo-C a *Homo neanderthalensis* (PALMA DI CESNOLA y MESSERI, 1967). En un análisis posterior, ambos molares fueron asignados a la especie

Yacimiento	Nº inmaduros	Yacimiento	Nº inmaduros
Mezmaizkaya ¹	1	Spy ^{18, 23}	2
Barakai ²	1	La Ferrassie ²⁴	6
Okladnikov ^{3,4}	≥ 1	Renne ²⁵	4
Chagyrskaya ⁵	2	La Chaise ²⁶	3
Teshik Tash ⁶	1	Le Moustier ^{7, 27, 28}	2
Obi Rakhmat ⁷	1	Pech de l'Azé ²⁹	1
Shanidar ^{8,9,10}	3	Roc de Marsal ³⁰	1
Kebara ¹⁰	2	La Quina ³¹	1
Amud ^{10, 11}	5	Montgaudier ³²	1
Tabun ¹⁰	4	Hortus ^{33,34}	5-10
Hayonim ¹⁰	≥3	Genay ³⁵	1
Dederiyeh ¹²	2	Châteauneuf ³⁶	2
Kiik-Koba ¹³	1	El Castillo ³⁷	4
Zaskalnaya ¹⁴	3	Valdegoba ³⁸	1
Subalyuk ¹⁵	1	C. del Gegant ³⁹	1
Krapina ^{7, 16, 17}	3-4	Carigüela ⁴⁰	1
Kulna ¹⁸	1	Las Palomas ⁴¹	1
Sipka ¹⁸	1	El Sidrón ⁴²	6
Ehringsdorf ¹⁸	1	Cueva del Conde ⁴³	1
Archj ¹⁹	1	Cova Negra ⁴⁴	5
Fate ²⁰	2	Columbeira ¹⁸	1
Scladina ^{7, 21}	1	Devil's Tower ^{7,45}	1
Engis ²²	1		

Tabla IV: Individuos subadultos de la especie *Homo neanderthalensis*. ¹GOLOVANOVA *et alii*, 1999; ²FAERMAN *et alii*, 1994; ³DOBROVOLSKAYA y MEDNIKOVA, 2011; ⁴MEDNIKOVA, 2011; ⁵VIOLA *et alii*, 2011; ⁶WEIDENREICH, 1945; ⁷SMITH *et alii*, 2010; ⁸COWGILL *et alii*, 2007; ⁹TRINKAUS, 1983; ¹⁰TILLIER, 1995; ¹¹RAK *et alii*, 1994; ¹²AKAZAWA y MUHESEN, 2003; ¹³VLČEK, 1973; ¹⁴ZILHÃO y TRINKAUS, 2002; ¹⁵SZABO, 1935; ¹⁶SCHWARTZ y TATTERSALL, 2002; ¹⁷MINUGH-PURVIS *et alii*, 2000; ¹⁸SCHWARTZ y TATTERSALL, 2002; ¹⁹MALLEGNi y TRINKAUS, 1997; ²⁰GIACOBINI y LUMLEY, 1983; ²¹SMITH *et alii*, 2007b; ²²FRAIPONT, 1936; ²³CREVECOEUR *et alii*, 2010; ²⁴HEIM, 1982; ²⁵BAILEY y HUBLIN, 2006; ²⁶CONDEMI, 2001; ²⁷ULLRICH, 2005; ²⁸MAUREILLE, 2002; ²⁹FEREMBACH *et alii*, 1970; ³⁰MADRE-DUPOUY, 1992; ³¹MARTIN, 1926; ³²MANN y VANDERMEERSCH, 1997; ³³RAMIREZ ROZZI, 2005; ³⁴LUMLEY, M.-A., 1973; ³⁵GARRALDA *et alii*, 2008; ³⁶PETTITT, 2000; ³⁷GARRALDA, 2006; ³⁸QUAM *et alii*, 2001; ³⁹DAURA *et alii*, 2005; ⁴⁰GARCÍA SÁNCHEZ, 1960; ⁴¹WALKER *et alii*, en prensa; ⁴²DE LA RASILLA *et alii*, 2011; ⁴³ADAN *et alii*, 2011; ⁴⁴ARSUAGA *et alii*, 2007; ⁴⁵GARROD *et alii*, 1928.

Homo neanderthalensis (CHURCHILL y SMITH, 2000) y en un estudio publicado recientemente, se asignan ambas piezas a las especie *Homo sapiens* arcaico (BENAZZI *et alii*, 2011). Hasta que se llegue a un consenso sobre la especie a la que corresponden estos restos, no han sido incluidos ni en la relación de restos inmaduros de *Homo neanderthalensis* ni en la de *Homo sapiens* arcaico.

El segundo incisivo inferior deciduo encontrado en 1997 en el yacimiento de Khudji (Tayikistán) y datado en unos 40.000 años de edad perteneció a un individuo que falleció en torno a los 3-5 años de edad. Este diente, que sólo conserva una corona gastada y parte de la raíz, se asemeja a los dientes de los humanos que habitaron Asia en el Pleistoceno Medio (TRINKAUS *et alii*, 2000).

Otros dos restos de subadultos que deben ser mencionados en este apartado son los encontra-

Yacimiento	Nº inmaduros	Yacimiento	Nº inmaduros
Yamashita-cho ^{1,2}	1	Barma Grande ^{4,17}	2
Sunghir ³	2	Baouso da Torre ^{4,17}	1
Kostenki ⁴	2	Fanciulli ⁴	1
Shanidar ⁵	16	Malta ⁴	1
Es-Skhu ^{4,6,7}	3	G. des Enfants ^{17,19}	3
Qafzeh ^{7,8,9,10}	10	Isturitz ²⁰	12
Taramsa I ¹¹	1	Cro-Magnon ⁴	1
Peștera cu Oase ¹²	1	Cussac ⁴	1
Wilczyce ¹³	1	Figuer ^{21,22}	1
Dolní Věstonice ⁴	2	La Madeleine ^{23,24}	1
Předmostí ⁴	10	Valdegoba ²⁵	1
Svitavka ¹⁴	1	Malladetes ²⁶	1
Krems-Wachtberg ¹⁵	3	Jebel Irhou ^{10,27,28}	3
Grub/Kranawetberg ¹⁶	2	Mugharet el-'Aliya ²⁹	1
Paglicci ¹⁷	11	G. Contrebandiers ³⁰	1
Romanelli ¹⁸	10	Ksar Akil ³¹	1
Arene Candide ¹⁷	7		

Tabla V: Individuos subadultos de la especie *Homo sapiens*. ¹SUZUKI, 1983; ²TRINKAUS y RUFF, 1996; ³FORMICOLA y BUZHILOVA, 2004; ⁴ZILHÃO y TRINKAUS, 2002; ⁵AGELARAKIS, 1993; ⁶MINUGH-PURVIS, 1998; ⁷TILLIER, 1995; ⁸TILLIER, 1984; ⁹MALLEGNI y TRINKAUS, 1997; ¹⁰TILLIER y MAJÓ, 2008; ¹¹VERMEERSCH, 1998; ¹²ROUGIER *et alii*, 2007; ¹³RISH *et alii*, 2008; ¹⁴SCHWARTZ y TATTERSALL, 2002; ¹⁵EINWÖGER *et alii*, 2006; ¹⁶TESCHLER-NICOLA *et alii*, 2004; ¹⁷ALCIATI *et alii*, 2005; ¹⁸FABBRI, 1987; ¹⁹HENRY-GAMBIER, 2001; ²⁰GAMBIER, 1990; ²¹BILLY, 1979; ²²BILLY, 1980; ²³CAPITAN y PEYRONY, 1928; ²⁴HEIM, 1991; ²⁵QUAM *et alii*, 2001; ²⁶ARSUAGA *et alii*, 2002; ²⁷HUBLIN y TILLIER, 1988; ²⁸SMITH *et alii*, 2010; ²⁹MINUGH-PURVIS, 1993; ³⁰BALTER, 2011; ³¹STRINGER y BERGMAN, 1989.

dos en el abrigo do Lagar Velho (Lagar Velho 1) en Portugal (DUARTE *et alii*, 1999; ZILHÃO y TRINKAUS, 2002; BAYLE *et alii*, 2010) y en las cuevas de Mladeč (Mladeč 3) en la República Checa (MINUGH-PURVIS *et alii*, 2006), ya que ambos han sido descritos como híbridos de las especies *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* arcaico. Sin embargo, no fueron ampliamente aceptadas por toda la comunidad científica y se generó un intenso debate (TATTERSALL y SCHWARTZ, 1999; LUBENOV, 2000; ZILHÃO, 2006; HERRERA, 2009). Los recientes análisis de ADN llevados a cabo en los que se comparan neandertales y humanos actuales y futuros análisis serán los que aclaren si hubo hibridación o no (CAMELLI *et alii*, 2003; SERRE *et alii*, 2004; GREEN *et alii*, 2010; HODGSON *et alii*, 2010; GHIROTTI *et alii*, 2011; HAMMER *et alii*, 2011).

Por último, cabe mencionar los restos (una falange) de un individuo de unos 6-7 años de edad (Denisova 3) que vivió hace unos 30.000-50.000 años en la cueva de Denisova en las montañas de Altai (Siberia) (REICH *et alii*, 2010. Información suplementaria). Los análisis de ADN llevados a cabo han dejado de manifiesto que los homínidos que habitaron estas tierras pertenecen a una nueva especie que compartió un ancestro común con

Homo neanderthalensis y *Homo sapiens* arcaico (KRAUSE *et alii*, 2010; REICH *et alii*, 2010). Esta nueva especie hace más complejo el escenario evolutivo en lo que a linajes humanos se refiere. Futuros hallazgos y análisis confirmarán o refutarán estas nuevas hipótesis.

6. FÓSILES, CRECIMIENTO Y DESARROLLO

Durante el lapso de tiempo que transcurre desde la separación de los linajes humano y chimpancé y hasta la aparición de los primeros *Homo sapiens* han evolucionado diferentes especies de homínidos pertenecientes a cuatro géneros (*Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Paranthropus* y *Homo*) y, aunque a día de hoy todas estas especies humanas han desaparecido, a excepción del *Homo sapiens*, podemos estudiar sus restos e inferir sus características biológicas y del comportamiento.

Australopithecus afarensis comparte muchas características anatómicas con los chimpancés: un tamaño de cerebro adulto de unos 400 cc, un tamaño corporal muy similar y un desarrollo dental casi idéntico (BOGIN, 1999; NELSON y THOMPSON, 1999; KROVITZ *et alii*, 2003; KUYKENDALL, 2003). Por todo ello, se asume que el patrón de crecimiento y desarrollo de esta especie es idéntico al patrón chimpancé (BOGIN y SMITH, 1996; BOGIN, 1999; KUYKENDALL, 2003) con una etapa infantil (nacimiento-5 años), una etapa juvenil (5-10 años) y una etapa adolescente (10-13 años en hembras y 10-15 en machos) antes de alcanzar la etapa adulta (GOODALL, 1986; ZILHMAN *et alii*, 2007). *Australopithecus africanus*, junto con *Australopithecus afarensis*, comparte con los chimpancés el tamaño corporal y el desarrollo dental, también tendría las mismas 3 etapas de crecimiento y desarrollo antes de alcanzar la madurez. Si bien la capacidad craneal adulta media de la especie es similar a la de *Australopithecus afarensis* (*Australopithecus afarensis* 438 cc; *Australopithecus africanus* 452 cc) (MCHENRY y COFFING, 2000) y, por ende, a la de los chimpancés. El pequeño aumento que se produce permite a algunos autores decir que el periodo fetal y/o la infancia debieron ser algo más largas para permitir el aumento del tamaño cerebral (BOGIN y SMITH, 1996; BOGIN, 1999).

El género *Paranthropus* presenta una sorprendente combinación de características humanas actuales y chimpancés junto a características

únicas (KUYKENDALL, 2003). Al igual que los miembros del género *Australopithecus* se parecen a los chimpancés en el tamaño corporal (*Paranthropus boisei* 49 Kg ♂/ 34 Kg ♀; *Paranthropus robustus* 40 Kg ♂/ 28,2 Kg ♀) (McHENRY y COFFING, 2000; RUFF, 2010) y tienen un tamaño del cerebro adulto algo mayor (*Paranthropus boisei* 521 cc; *Paranthropus robustus* 530 cc) (McHENRY y COFFING, 2000). Por otro lado, comparten un patrón de desarrollo dental de tipo humano actual ya que el ritmo del desarrollo podría haber sido similar (SMITH, 1986, 1994; BROMAGE, 1987; CONROY y VANNIER, 1987). Sin embargo, presentan caracteres únicos en las tasas y patrones de crecimiento del esmalte dental (BEYNON y WOOD, 1987; DEAN *et alii*, 2001; DEAN, 2010). La falta de restos craneales y postcraneales de individuos subadultos atribuidos a las distintas especies de este género hace imposible tener una visión completa del patrón de crecimiento y desarrollo. Si se tiene en cuenta el patrón de crecimiento y desarrollo dental, los parántropos tienen un patrón de historia biológica distinto al de los chimpancés y distinto al de los humanos actuales (KUYKENDALL, 2003; ROBSON y WOOD, 2008). Teniendo en cuenta que tanto el tamaño cerebral como el corporal son más similares a los de los chimpancés y hasta que aparezcan más restos, esta hipótesis deberá ser utilizada con cautela.

Homo habilis se diferencia del resto de homínidos en el aumento de la capacidad craneal (NELSON y THOMPSON, 1999). La rápida expansión desde los 400 cc de los australopitecos hasta los 612 cc (McHENRY y COFFING, 2000) de los primeros *Homo* haría necesaria una mayor duración tanto del estadio fetal como de la infancia (BOGIN y SMITH, 1996; BOGIN, 1999) y/o una mayor velocidad de crecimiento cerebral (PONCE DE LEÓN *et alii*, 2008). La inserción de una corta niñez con una duración de en torno a un año sería factible en esta especie. Esto representaría una ventaja frente al dilema demográfico pues el acortamiento del periodo en el que la cría es totalmente dependiente, posibilitaría intervalos de nacimientos más cortos (BOGIN y SMITH, 1996; BOGIN, 1999).

Homo ergaster/erectus es una especie mucho más parecida a *Homo sapiens* en tamaño corporal (KAPPELMAN, 1996; RUFF *et alii*, 1997), estatura (McHENRY, 1991) y proporciones corporales (McHENRY, 1978; WALKER y LEAKEY, 1993). La

capacidad craneal de esta especie (de 750 a 1231 cc) se sitúa en el límite inferior del rango de variabilidad de *Homo sapiens* (AIELLO y DEAN, 1990). En esta especie ya se observa un desarrollo dental más parecido al humano actual que al chimpancé (KROVITZ *et alii*, 2003b) a pesar de que mantiene algunos rasgos primitivos tales como un desarrollo acelerado de la serie P2-M3 comparada con la serie I1-P1 y la secuencia de erupción M2-C (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2002). La capacidad craneal de esta especie supera el rubicón de 850 cc establecido por MARTIN (1983). Esto ha llevado a afirmar que la aparición y/o expansión de la niñez posibilita tener más tiempo para un crecimiento cerebral más rápido y de tipo humano junto a una reducción del periodo infantil (BOGIN y SMITH, 1996; BOGIN, 1999).

Homo antecessor es la primera especie del linaje humano que presenta un patrón de desarrollo dental típico de los humanos actuales (BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2010b). El ritmo de formación de la corona y la raíz y el de erupción de la serie completa de dientes, a excepción del M3 que presenta una calcificación tardía, son casi idénticos en ambos grupos (BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 1999; BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2003). Sin embargo, el desarrollo del tercer molar está acelerado en *Homo antecessor* comparado con el de los humanos actuales (KROVITZ *et alii*, 2003b). Esta especie, con una capacidad craneal superior a los 1000 cc tiene un patrón de crecimiento y desarrollo similar al de los humanos actuales (RAMIREZ ROZZI y BERMÚDEZ DE CASTRO, 2004), aunque el periodo total sumando las fases de infancia, niñez, juventud y adolescencia podría ser unos dos años más corto (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2008).

El patrón de desarrollo dental de *Homo heidelbergensis* está dentro del rango de variabilidad de los humanos actuales, a pesar de que presenta un retraso relativo en la formación de los caninos, una aceleración en la formación relativa del segundo y tercer molar respecto al resto de dientes, y una calcificación avanzada del tercer molar (KROVITZ *et alii*, 2003b). Con una capacidad craneal también superior a los 1000 cc, esta especie también tendría un patrón de crecimiento y desarrollo similar al de los humanos actuales (BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2003; RAMIREZ ROZZI y BERMÚDEZ DE CASTRO, 2004) con una tasa de crecimiento cerebral postnatal alta, un

largo periodo de dependencia de la descendencia, un marcado estirón puberal, una edad de madurez sexual tardía, unos intervalos entre partos relativamente cortos (BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2003; KROVITZ *et alii*, 2003b), alcanzando la edad adulta sobre los 17 años de edad (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2002).

La mayoría de las investigaciones se han basado en la asunción de que el desarrollo dental está muy correlacionado con otros eventos de la historia biológica (SMITH, 1989). Con ello definen la duración de los distintos periodos de la historia biológica en las especies fósiles de los géneros *Australopithecus*, *Paranthropus* y *Homo*. Sin embargo, antes de establecer estas duraciones se hace necesario analizar los restos postcraneales y craneales disponibles para estas especies ya que, como se ha visto en el caso del Chico de Nariokotome (WALKER y LEAKEY, 1993; DEAN y SMITH, 2009), las estimaciones obtenidas mediante diferentes partes corporales (dientes vs. huesos) han proporcionado distintos resultados

Homo neanderthalensis es una especie que cuenta con un buen número de individuos en casi todas las fases del desarrollo y, por ello, es también una de las pocas especies extintas en las que se pueden analizar el patrón de crecimiento, dental, craneal y postcraneal. A pesar de ello, la longitud del periodo de inmadurez sigue siendo un interrogante sin respuesta definitiva. Teniendo en cuenta tan sólo el desarrollo dental, algunas afirmaciones apuntan a un desarrollo más rápido que el de los humanos actuales (DEAN *et alii*, 1986; RAMIREZ ROZZI y BERMÚDEZ DE CASTRO, 2004; SMITH *et alii*, 2007b; PONCE DE LEÓN *et alii*, 2008) mientras que otras aseguran que no está acelerado (KONDO e ISHIDA, 2003; GUATELLI-STEINBERG *et alii*, 2005, 2007; MACCHIARELLI *et alii*, 2006). Un reciente trabajo (SMITH *et alii*, 2010) postula que el rápido desarrollo dental de los neandertales respecto al de los humanos actuales, se debe principalmente a un desarrollo acelerado de los molares y a una más temprana erupción dentaria.

La mayoría de estudios sobre crecimiento cerebral llevados a cabo en esta especie abogan por un rápido crecimiento comparado con el de los humanos actuales (DEAN *et alii*, 1986; STRINGER *et alii*, 1990; PONCE DE LEÓN *et alii*, 2008; para puntualizaciones ver TRINKAUS y TOMPKINS, 1990). Si bien esto podría interpretarse

como un periodo de crecimiento y desarrollo más corto en *Homo neanderthalensis*, PONCE DE LEÓN *et alii* (2008) argumentan que debido a la mayor capacidad craneal adulta de los neandertales frente a la de los humanos actuales (de entre 1200 y 1626 cc según RAMIREZ ROZZI y BERMÚDEZ DE CASTRO, 2004), *Homo neanderthalensis* no habría acortado el periodo de crecimiento y desarrollo e, incluso, apuntan que podría haber sido más prolongado. Además de la diferente tasa de crecimiento cerebral, un reciente estudio señala que las trayectorias de desarrollo cerebral en ambas especies difieren mucho después del nacimiento (GUNZ *et alii*, 2010), apoyando la teoría que apuntaba que los neandertales y los humanos actuales representan dos trayectorias evolutivas diferentes e independientes en las que se da un crecimiento no alométrico en las diferentes áreas cerebrales (BRUNER *et alii*, 2003).

Los estudios de crecimiento y desarrollo basados en restos postcraneales no están muy extendidos, a pesar de que los huesos largos son esenciales para reconstruir el patrón de crecimiento. Mientras que algunos autores sugieren que los neandertales presentan un crecimiento lineal lento o retrasado o un desarrollo dental adelantado con respecto al de los humanos actuales (THOMPSON y NELSON, 2000), otros han concluido que el patrón de crecimiento postcraneal es muy similar en ambas especies (KONDO e ISHIDA, 2003). Un estudio que compara modelos de crecimiento para la estatura durante la infancia y la niñez en neandertales y humanos actuales concluye que los neandertales siguen un patrón de crecimiento diferente (MARTÍN-GONZÁLEZ *et alii*, enviado).

Con la aparición de *Homo sapiens* arcaico se asume que el patrón de crecimiento y desarrollo había alcanzado las características actuales. Sin embargo, un reciente estudio llevado a cabo con fósiles de *Homo sapiens* arcaico procedentes del yacimiento de Qafzeh en Israel, ha puesto de manifiesto que la distribución de perikimatas de los dientes de algunos de estos individuos eran más similares a la de los neandertales que a la de los humanos actuales (GUATELLI-STEINBERG y REID, 2010). Teniendo sólo en cuenta esta evidencia dental se podría pensar que el patrón de crecimiento y desarrollo seguiría la misma línea. Se hacen necesarios estudios que analicen este

patrón en *Homo sapiens* arcaico y lo comparen con el de los neandertales y humanos actuales antes de resolver qué ocurre.

7. SIGNIFICADO EVOLUTIVO DE LOS CAMBIOS DEL PATRÓN DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO

Hace algo más de cuatro millones de años aparecieron el África los primeros homínidos que presentaban tamaños y proporciones corporales, tamaños cerebrales, un desarrollo dental y un patrón de crecimiento casi idéntico al de los chimpancés. A lo largo de la evolución humana, el tamaño y las proporciones corporales y cerebrales, los ritmos de desarrollo dental y los patrones de crecimiento y desarrollo han ido cambiando entre las diversas especies hasta alcanzar su forma actual.

La hipótesis de un periodo de crecimiento y desarrollo progresivamente más largo y complejo a lo largo de la evolución humana ha quedado probada gracias a los datos obtenidos de los restos fósiles de individuos que fallecieron antes de alcanzar la edad adulta. En los representantes del género *Australopithecus* y *Paranthropus*, con una capacidad craneal inferior a los 500 cc, tamaño y proporciones corporales similares a las de un chimpancé así como con un desarrollo dental parecido a estos últimos, el periodo de crecimiento y desarrollo podría tener una duración de unos 13-15 años, asemejándose al patrón primitivo heredado del ancestro común de los chimpancés y humanos.

Con la aparición del género *Homo*, el tamaño cerebral aumentó considerablemente. Si bien el tamaño y las proporciones corporales, el desarrollo dental y el patrón de crecimiento y desarrollo también fueron modificándose hasta alcanzar su forma actual, parece ser que el verdadero marcapasos fue el cerebro (BERMÚDEZ DE CASTRO *et alii*, 2010a). Con *Homo habilis* el tamaño cerebral aumentó casi un 30 por ciento con respecto a sus predecesores pero el tamaño corporal no aumentó de manera proporcional (BERMÚDEZ DE CASTRO, 2008). Este aumento cerebral pudo deberse tanto a un aumento de la tasa de crecimiento cerebral debería ser durante la gestación que podría haber continuado durante un tiempo después del nacimiento o mediante un incremento del periodo de crecimiento y desarrollo gracias a la inserción de una corta niñez (BOGIN, 1990, 1997, 1999; BOGIN y SMITH, 1996; BERMÚDEZ DE CASTRO 2008).

Un progresivo aumento de la duración de la niñez, etapa en la que los niños no precisan de la leche materna y prosiguen un crecimiento y desarrollo similar al de la infancia, es lo que permitió aumentar el tamaño cerebral del resto de las especies del género *Homo* sin comprometer el éxito reproductor y demográfico de las mismas (BOGIN, 1997, 1999; BERMÚDEZ DE CASTRO, 2008). Además, la inserción de esta etapa y el consecuente incremento en la duración del periodo de crecimiento y desarrollo permitieron a los individuos inmaduros de estas especies disponer de más tiempo para aprender a valerse por sí mismos en el cada vez más complejo mundo adulto que alcanzarán cada vez a una edad más tardía (BOGIN 1997, 1999).

Cuándo alcanzó la niñez su duración actual es un tema que se sigue discutiendo a día de hoy. El debate parece centrarse en si los neandertales ya poseían una niñez de unos 4 años de duración o no (GIBBONS, 2008). Mientras que los datos obtenidos por algunos investigadores (SMITH *et alii*, 2007a, 2007b) hacen pensar que los neandertales alcanzaban la edad adulta antes, los trabajos de otros investigadores (DEAN, 2007; PONCE DE LEON *et alii*, 2008) llevan a pensar que el periodo de inmadurez era de la misma duración que el actual. Habrá que esperar a más datos antes de poder saber cuándo apareció en el registro fósil la niñez tal y como la entendemos en la actualidad.

Sin embargo, debido a lo costoso que resulta el crecimiento y el mantenimiento de un gran cerebro (AIELLO y WHEELER, 1995), alcanzar el tamaño corporal adulto o la madurez sexual quedó relegado a edades más tardías. Las modificaciones que a lo largo de la evolución humana se han dado en la etapa adolescente son las que han permitido al género *Homo* recuperar el tiempo empleado en hacer crecer y desarrollar el cerebro en detrimento de otros órganos y sistemas. Este periodo, que ha visto incrementada su duración a lo largo de la evolución ha posibilitado a los individuos inmaduros alcanzar el tamaño corporal adulto y la madurez socio-sexual sin disparar los costos energéticos derivados del mismo.

Durante la adolescencia, en los humanos actuales tiene lugar el llamado estirón puberal con un rápido crecimiento de prácticamente todos los tejidos corporales, a excepción del tejido encefálico que alcanza su tamaño máximo al final de la niñez (BOGIN, 1999). En chimpancés, en esta etapa tiene

lugar un incremento significativo del peso pero no tanto de la estatura (HAMADA *et alii*, 1996; LEIGH, 1996; LEIGH y SHEA, 1996; HAMADA y UDONO, 2002; WALKER *et alii*, 2006). Cuándo y cómo evolucionó este rasgo tan característico de la adolescencia de los humanos actuales es una cuestión que todavía queda por resolver.

La escasez de fósiles bien conservados de individuos juveniles y adolescentes del registro fósil hace difícil estudiar cuándo apareció el momento del estirón puberal tanto en estatura como en peso. El análisis llevado a cabo por Smith sobre el esqueleto casi completo de *Homo ergaster/erectus* KNM-WT 15000 concluye que en esta especie todavía no existiría un estirón semejante (SMITH, 1993). Sin embargo, un estudio en el que se comparaban fémures de humanos actuales, grandes simios y homínidos (debería poner incluyendo KNM-WT 15000) pone de manifiesto que en la especie *Homo ergaster/erectus* ya existiría un estirón puberal similar al que reconocemos para los humanos actuales aunque su duración y magnitud probablemente fuesen menores (TARDIEU, 1998). La aparición de nuevos restos postcraneales de homínidos que murieron antes de alcanzar la edad adulta, ayudarán a resolver el debate sobre qué especies de homínidos poseían un crecimiento en estatura más homogéneo y continuado a lo largo de toda la etapa inmadura (más similar a lo que ocurre en chimpancés) y cuáles postergaban este crecimiento hasta una edad avanzada, necesitando un estirón puberal generalizado para alcanzar el tamaño adulto (más similar a lo que ocurre en los humanos actuales).

8. CONSIDERACIONES FINALES

Queda patente que a lo largo de la evolución humana tuvo lugar un aumento significativo del tamaño corporal y cerebral a la vez que los ritmos de desarrollo dental se ralentizaban. Sucedió también que la ontogenia cerebral se distinguía de otros linajes evolutivos haciendo que se adaptaran a nuevos patrones de crecimiento y desarrollo. Gracias a la información que los restos de individuos inmaduros del registro fósil guardan en su interior, se han podido inferir características del patrón de crecimiento y desarrollo y del modelo de historia biológica de cada una de las especies de los géneros *Australopithecus*, *Paranthropus* y *Homo*. En la actualidad conocemos con mayor precisión

datos sobre la longitud del periodo de crecimiento y desarrollo, de sus etapas, de sus ritmos de maduración, etc.

Sin embargo, todavía quedan muchas preguntas abiertas para casi todas las especies de homínidos: ¿cuándo apareció el momento del estirón puberal? ¿qué características pudo tener el patrón de crecimiento y desarrollo de los parántropos? ¿qué podemos llegar a conocer de la duración de etapas clave como la niñez? Los nuevos descubrimientos de individuos inmaduros, el notable incremento de técnicas analíticas de mejor resolución y obtención de datos así como el establecimiento de modelos que integren evidencias y estimaciones dentales, craneales y postcraneales, podrán ayudarnos a definir mejor la evolución del crecimiento y desarrollo humanos.

9. AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido financiada por el Ministerio de Ciencia e Innovación, Proyectos No. CGL2006-13532-C03-03 y CGL2009-12703-C03-01, y por el Grupo de Excelencia GR-249 "Evolución Humana en Europa" de la Junta de Castilla y León. I. Goikoetxea ha sido beneficiaria de una beca FPI del Ministerio de Ciencia e Innovación. Agradecemos los comentarios y sugerencias de los revisores que han contribuido a enriquecer y mejorar este trabajo.

10. BIBLIOGRAFÍA

- ADÁN, G., ARSUAGA, J. L., ARBIZU, M., GARCÍA, R., RODRÍGUEZ, L., GARCÍA, M., ÁLVAREZ-LAÓ, D., ARANBURU, A., IRIARTE, E. y ALGABA, M.
2011 40 kyr association of Mousterian lithic industry with 20 antler sagaie and two Neandertal milk teeth at Cueva del Conde (Asturias, Northern Spain). *ESHE 2011 Meeting Abstracts*, 3.
- AGELARAKIS, A.
1993 The Shanidar Cave Proto-Neolithic human population: aspects of demography and paleopathology. *Human Evolution* 8, 235-253.
- AIELLO, L. C. y DEAN, M. C.
1990 *An introduction to human evolutionary anatomy*. Academic Press, London.
- AIELLO, L. C. y WHEELER, P.
1995 The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology* 36, 199-221.

- AKAZAWA, T. Y MUHESEN, S.
2003 *Neanderthal burials. Excavations of the Dederiyeh Cave, Afrin, Syria.* KW Publications Ltd., Auckland.
- AKAZAWA, T., MUHESEN, S., ISHIDA, H., KONDO, O. y GRIGGO, C.
1999 New discovery of a Neanderthal child burial from the Dederiyeh Cave in Syria. *Paléorient* 25, 129-142.
- ALCIATI, G., PESCE DELFINO, V. Y VACCA, E.
2005 Catalogue of Italian fossil human remains from the Paleolithic to the Mesolithic. *Journal of Anthropological Science* 583.
- ALEMSEGED, Z., SPOOR, F., KIMBEL, W. H., BOBE, R., GERARDS, D., REED, D. y WYNN, J. G.
2006 A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature* 443, 296-301.
- ALEXEEVA, T. I. y BADER, N. O.
2000 *Homo sungirensis. Upper Palaeolithic man: ecological and evolutionary aspects of the investigation.* Scientific World, Moscow.
- ANTÓN, S. C.
1997 Developmental age and taxonomic affinity of the Mojokerto child, Java, Indonesia. *American Journal of Physical Anthropology* 102, 497-514.
1999 Cranial growth in *Homo erectus*: how credible are the Ngandong juveniles? *American Journal of Physical Anthropology* 108, 223-236.
- ARENSBURG, B. Y TILLIER, A.-M.
1983 A new Mousterian child from Qafzeh (Israel): Qafzeh 4a. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10, 61-69.
- ARSUAGA, J. L., VILLAVERDE, V., QUAM, R., GRACIA, A., LORENZO, C., MARTÍNEZ, I. y CARRTERO, J.-M.
2002 The Gravettian occipital bone from the site of Malladetes (Barx, Valencia, Spain). *Journal of Human Evolution* 43, 381-393.
- BAILEY, S. E. y HUBLIN, J. J.
2006 Dental remains from the Grotte du Renne at Arcy-sur-Cure (Yonne). *Journal of Human Evolution* 50, 485-508.
- BALTER, M.
2011 Was North of Africa the launch pad for modern human migrations? *Science* 331, 20-23.
- BAYLE, P., MACCHIARELLI, R., TRINKAUS, E., DUARTE, C., MAZURIER, A. y ZILHÃO, J.
2010 Dental maturational sequence and dental tissue proportions in the Early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 107, 1338-1342.
- BENAZZI, S., DOUKA, K., FORNAI, C., BAUER, C. C., KULLMER, O., SVOBODA, J., PAP, I., MALLEGGNI, F., BAYLE, P., COQUERELLE, M., CONDEMI, S., RONCHITELLI, A., HARVATI, K. y WEBER, G. W.
2011 Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behaviour. *Nature* 479, 525-528.
- BERGE, C.
1998 Heterochronic processes in human evolution: an ontogenetic analysis of the hominid pelvis. *American Journal of Physical Anthropology* 105, 441-459.
- BERGER, L. R., DE RUITER, D. J., CHURCHILL, S. E., SCHMID, P., CARLSON, K. J., DIRKS, P. H. G. M. y KIBII, J. M.
2010 *Australopithecus sediba*: a new species of *Homo*-like australopithecine from South Africa. *Science* 328, 195-204.
- BERGER, G. W., PÉREZ-GONZALEZ, A., CARBONELL, E., ARSUAGA, J. L., BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. y KU, T.-L.
2008 Luminiscence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *Journal of Human Evolution* 55, 300-311.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.
2002 *El chico de la Gran Dolina.* Crítica, Barcelona.
2008 Claves de la evolución humana en el Pleistoceno. *Investigación y Ciencia Enero*, 80-88.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., CARBONELL, E., GÓMEZ, A., MATEOS, A., MARTINÓN-TORRES, M., MUELA, A., RODRÍGUEZ, J., SARMIENTO, S. y VARELA, S.
2006 Paleodemografía del hipodigma de fósiles de homínidos del nivel TD6 de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos): estudio preliminar. *Estudios Geológicos* 62, 145-154.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., MATEOS, A. y GOIKOETXEA, I.
2010a El cerebro de *Homo*: costes y beneficios del marcapasos del desarrollo. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 8, 51-70.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., MARTINÓN-TORRES, M., BERMÚDEZ DE CASTRO, A., MUELA, A., SARMIENTO, S. y LOZANO, M.
2002 Paleodemografía del yacimiento del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos). En Baquedano, E. y Rubio Jara, S. (eds.): *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Volumen III. Paleoantropología.* Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares: 11-23.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., MARTINÓN-TORRES, M., PRADO, L., GÓMEZ-ROBLES, A., ROSELL, J., LÓPEZ-POLÍN, L., ARSUAGA, J. L. y CARBONELL, E.
2010b New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 11739-11744.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. y NICOLÁS, M. E.
1997 Palaeodemography of the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominid sample. *Journal of Human Evolution* 33, 333-355.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., PÉREZ-GONZALEZ, A., MARTINÓN-TORRES, M., GÓMEZ-ROBLES, A., ROSELL, J., PRADO, L., SARMIENTO, S. y CARBONELL, E.
2008 A new early hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *Journal of Human Evolution* 55, 729-735.

- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., RAMÍREZ ROZZI, F., MARTINÓN-TORRES, M., SARMIENTO PÉREZ, S. y ROSAS, A.
2003 Patterns of dental development in Lower and Middle Pleistocene hominins from Atapuerca (Spain). En Thompson, J.L., Krovitz, G.E. y Nelson, A.J. (eds.): *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press, Cambridge: 246-270.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., ROSAS, A., CARBONELL, E., NICOLÁS, M. E., RODRÍGUEZ, J. y ARSUAGA, J. L.
1999 A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 96, 493-496.
- BEYNON, A. D. y WOOD, B. A.
1987 Patterns and rates of enamel growth in the molar teeth of early hominids. *Nature* 326, 493-496.
- BILLY, G.
1979 L'enfant Magdalénien de la Grotte du Figuier (Ardèche). *L'Anthropologie* 83, 223-252.
1980 The Magdalenian child from the Cave Le Figuier (Ardèche) France. *Journal of Human Evolution* 9, 591-595.
- BISCHOFF, J. L., WILLIAMS, R. W., ROSENBAUER, R. J., ARAMBURU, A., ARSUAGA, J. L., GARCÍA, N. y CUENCA-BESCÓS, G.
2007 High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 kyrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *Journal of Archaeological Science* 34, 763-770.
- BOESCH, C. y BOESCH-ACHERMANN, H.
2000 *The chimpanzees of the Tai Forest: behavioural ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- BOGIN, B.
1990 The evolution of human childhood. *BioScience* 40, 16-25.
1994 Adolescence in evolutionary perspective. *Acta Paediatrica. Supplement* 406, 29-35.
1997 Evolutionary hypotheses for human childhood. *Yearbook of Physical Anthropology* 40, 63-89.
1999 *Patterns of human growth* (Second Edition). Cambridge University Press, Cambridge.
2006 Modern human life history: the evolution of human childhood and fertility. En Hawkes, K. & Paine, R.R. (eds.): *The evolution of human life history*. School of American Research Press, Santa Fe: 197-230.
2010 Evolution of human growth. En Muehlenbein, M. P. (eds.): *Human evolutionary biology*. Cambridge University Press, New York: 379-395.
- BOGIN, B. y SMITH, B. H.
1996 Evolution of the human life cycle. *American Journal of Human Biology* 8, 703-716.
- BONMATÍ, A., ARSUAGA, J. L. y LORENZO, C.
2008 Revisiting the developmental stage and age-at-death of the "Mrs. Ples" (Sts 5) and Sts 14 specimens from Sterkfontein (South Africa): do they belong to the same individual?. *The Anatomical Record* 291, 1707-1722.
- BROMAGE, T. G.
1987 The biological and chronological maturation of early hominids. *Journal of Human Evolution* 16, 257-272.
1989 Ontogeny of the early hominid face. *Journal of Human Evolution* 18, 751-773.
- BROMAGE, T. G. y DEAN, C.
1985 Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids. *Nature* 317, 525-527.
- BROTHWELL, D.
1975 Adaptive growth rate changes as a possible explanation for the distinctiveness of the Neanderthals. *Journal of Archaeological Science* 2, 161-163.
- BOYD, E.
1980 *Origins of the study of human growth*. University of Oregon Health Sciences Center Foundation, Portland.
- BRUNER, E., MANZI, G. y ARSUAGA, J. L.
2003 Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: evidence from the Neanderthal and modern lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100, 15335-15340.
- BOURGEOIS, J.-P. y RAKIC, P.
1993 Changes in synaptic density in the primary visual cortex of the Macaque monkey from fetal to adult stage. *The Journal of Neuroscience* 13, 2801-2820.
- CAPITAN, L. y PEYRONY, D.
1928 *La Madeleine: son gisement, son industrie, ses oeuvres d'art*. Librairie Emile Nourry, Paris.
- CARAMELLI, D., LALUEZA-FOX, C., VERNESI, C., LARI, M., CASOLI, A., MALLEGNI, F., CHIARELLI, B., DUPANLOUP, I., BERTRANPETIT, J., BARBUJANI, G. y BERTORELLE, G.
2003 Evidence for a genetic discontinuity between Neanderthals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100, 6593-6597.
- CARRETERO, J. M., ARSUAGA, J. L., MARTÍNEZ, I., QUAM, R. M., LORENZO, C., GRACIA, A. y ORTEGA, A. I.
2002 Los humanos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) y la evolución del cuerpo en el género *Homo*. En Baquedano, E. & Rubio Jara, S. (eds.): *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Volumen III. Paleoantropología*. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares: 121-134.
- CHURCHILL, S. E. y SMITH, F. H.
2000 Makers of the early Aurignacian of Europe. *American Journal of Physical Anthropology* 113 (Suplemento 31), 61-115.
- CONDEMI, S.
2001 *Les Néandertaliens de La Chaise*. Comité des Travaux Historiques et Scientifique, Paris.
- CONROY, G. C. y VANNIER, M. W.
1987 Dental development of the Taung skull from computerized tomography. *Nature* 329, 625-627.

- COQUEUGNIOT, H., HUBLIN, J.-J., VEILLON, F., HOUE'T, F. y JACOB, T.
2004 Early brain growth in *Homo erectus* and implications for cognitive ability. *Nature* 431, 299-302.
- COWGILL, L. W., TRINKAUS, E. Y ZEDER, M. A.
2007 Shanidar 10: a Middle Paleolithic immature distal lower limb from Shanidar Cave, Iraqi Kurdistan. *Journal of Human Evolution* 53, 213-223.
- CREVECOEUR, I., BAYLE, P., ROUGIER, H., MAUREILLE, B., HIGHAM, T., VAN DER PLICHT, J., DE CLERCK, N. y SEMAL, P.
2010 The Spy VI child: a newly discovered Neanderthal infant. *Journal of Human Evolution* 59, 641-656.
- DART, R. A.
1925 *Australopithecus africanus*: The man-ape of South Africa. *Nature* 115, 195-199.
- DAURA, J., SANZ, M., SUBIRÁ, M. E., QUAM, R., FULLOLA, J. M. y ARSUAGA, J. L.
2005 A Neanderthal mandible from Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). *Journal of Human Evolution* 49, 56-70.
- DE LA RASILLA, M.; ROSAS, A.; CAÑAVÉRAS, J. C. Y LALUEZA-FOZ, C. (EDS.)
2011 *La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias): investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*. Gobierno del Principado de Asturias.
- DEAN, M. C.
1987 The dental developmental status of six East African juvenile fossil hominids. *Journal of Human Evolution* 16, 197-213.
2007 Growing up slowly 160,000 years ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 6093-6094.
2010 Retrieving chronological age from dental remains of early fossil hominins to reconstruct human growth in the past. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365, 3397-3410.
- DEAN, M. C., BEYNON, A. D., THACKERAY, J. F. y MACHO, G. A.
1993 Histological reconstruction of dental development and age at death of a juvenile *Paranthropus robustus* specimen, SK 63, from Swartkrans, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology* 91, 401-419.
- DEAN, M. C., LEAKEY, M. G., REID, D., SCHRENK, F., SCHWARTZ, G. T., STRINGER, C. y WALKER, A.
2001 Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins. *Nature* 414, 628-631.
- DEAN, M. C. y SMITH, B. H.
2009 Growth and development of the Nariokotome youth, KNM-WT 15000. En Grine, F. E., Fleagle, J. G. y Leakey, R. E. (eds.): *The first humans. Origin and early evolution of the genus Homo*. Springer: 101-120.
- DEAN, M. C., STRINGER, C. B. y BROMAGE, T. G.
1986 Age at death of the Neanderthal child from Devil's Tower, Gibraltar and the implications for studies of general growth and development in Neanderthals. *American Journal of Physical Anthropology* 70, 301-309.
- DOBROVOLSKAYA, M. y MEDNIKOVA, M. B.
2011 Microanatomical investigation of juvenile remains of South Siberian Neanderthals. *ESHE 2011 Meeting Abstracts*, 28.
- DUARTE, C., MAURÍCIO, J., PETTITT, P. B., SOUTO, P., TRINKAUS, E., VAN DER PLICHT, H. y ZILHÃO, J.
1999 The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 96, 7604-7609.
- EINWÖGERER, T., FRIESINGER, H., HÄNDEL, M., NEUGEBAUER-MARESCH, C., SIMON, U. y TESCHLER-NICOLA, M.
2006 Upper Palaeolithic infant burials. *Nature* 444, 285.
- FABBRI, F.
1987 Restes humains retrouvés dans la Grotte Romanelli (Lecce, Italie): étude anthropologique. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* XIV, 219-248.
- FAERMAN, M., ZILBERMAN, U., SMITH, P., KHARITONOV, V. Y BATSEVITZ, V.
1994 A Neanderthal infant from the Barakai Cave, Western Caucasus. *Journal of Human Evolution* 27, 405-415.
- FALKNER, F. Y TANNER, J. M.
1986 *Human growth – A comprehensive treatise*. Plenum Press, New York.
- FELDESMAN, M. R. y LUNDY, J. K.
1988 Stature estimates for some African Plio-Pleistocene fossil hominids. *Journal of Human Evolution* 17, 583-596.
- FEREMBACH, D., LEGOUX, P., FENART, R., EMPEREUR-BUISSON, R., y VLČEK, E.
1970 *L'enfant du Pech-de-l'Azé*. Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine. Mémoire 33. Masson et Cie, Paris.
- FORMICOLA, V. y BUZHILOVA, A.P.
2004 Double child burial from Sungir (Russia): pathology and inferences for Upper Paleolithic funerary practices. *American Journal of Physical Anthropology* 124, 189-198.
- FRAIPONT, C.
1936 *Les hommes fossiles d'Engis*. Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine 16. Masson et Cie, Paris.
- GAMBIER, D.
1990 Les vestiges humains du gisement d'Isturitz (Pyrénées-Atlantiques). Étude anthropologique et analyse des traces d'action humaine intentionnelle. *Antiquités Nationales* 22, 9-26.
- GARCÍA-GONZÁLEZ, R., CARRETERO, J. M., RODRÍGUEZ, L., GÓMEZ-OLIVENCIA, A., ARSUAGA, J. L., BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., CARBONELL, E., MARTÍNEZ, I. Y LORENZO, C.
2009 Étude analytique d'une clavicule complète de subadulte d'*Homo antecessor* (site de Gran Dolina, Sierra d'Atapuerca, Burgos, Espagne). *L'anthropologie* 113, 222-232.

GARCÍA SÁNCHEZ, M.

- 1960 Restos humanos del Paleolítico Medio y Superior y del Neo-Eneolítico de Piñar (Granada). *Trabajos del Instituto "Bernardino de Sahagún" de Antropología y Etnología* XV, 16-78.

GARRALDA, M. D.

- 2006 ¿Y si las gentes del nivel 18B de la Cueva de El Castillo fueran Neandertales? En Cabrera Valdés, V., Bernaldo de Quirós Guidotti, F. y Maíllo Fernández, J. M. (eds.): *El cenenario de la Cueva de El Castillo: el caso de los Neandertales*. Centro Asociado a la Universidad de Educación a Distancia en Cantabria, Santander: 436-452.

GARRALDA M. D., MAUREILLE B., PAUTRAT Y. y VANDERMEERSCH B.

- 2008 La molaire d'enfant néandertalien de Genay (Côte-d'Or, France). Réflexions sur la variabilité dentaire des Néandertaliens. *Paléo* 20, 89-100.

GARROD, D. A. E., BUXTON, L. H. D., ELLIOT-SMITH, G. y BATE, D. M. A.

- 1928 Excavation of a Mousterian rock-shelter at Devil's Tower, Gibraltar. *Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* 58, 33-113.

GAVAN, J. A.

- 1953 Growth and development of the chimpanzee: a longitudinal and comparative study. *Human Biology* 25, 93-143.

GHIROTTI, S., TASSI, F., BENAZZO, A. y BARBUJANI, G.

- 2011 No evidence of Neandertal admixture in the mitochondrial genomes of early European modern humans and contemporary Europeans. *American Journal of Physical Anthropology* 146, 242-252.

GIACOBINI, G. Y DE LUMLEY, M.-A.

- 1983 Restes humains Néandertaliens de la Caverna delle Fate (Finale, Liguria Italiana). *L'Anthropologie* 87, 142-144.

GIBBONS, A.

- 2008 The birth of childhood. *Science* 322, 1040-1043.

GODFREY, L. R., SAMONDS, K. E., JUNGERS, W. L. y SUTHERLAND, M. R.

- 2001 Teeth, brains and primate life histories. *American Journal of Physical Anthropology* 114, 192-214.

- 2003 Dental development and primate life histories. En Kappeler, P. M. y Pereira, M. E. (eds.): *Primate life histories and socioecology*. The University of Chicago Press, Chicago: 177-203.

GOIKOETXEA, I., MATEOS, A., MARTÍN-GONZÁLEZ, J. A. y RODRÍGUEZ, J.

- Enviado Is adolescence unique to humans? *Journal of Human Evolution*.

GOLOVANOVA, L.V., HOFFECKER, J.F., KHARITONOV, V.M. y ROMANOVA, G.P.

- 1999 Mezmaiskaya Cave: a Neanderthal occupation in the Northern Caucasus. *Current Anthropology* 40, 77-86.

GONZÁLEZ-MARTÍN, A.

- 2008 Mitos y realidades en torno a la excavación, el tratamiento y el estudio de los restos arqueológicos no-adultos. En Gusi Jener F., Murial S. y Olària C. (eds.): *Nasciturus, infans, puerulus vobis mater terra: la muerte en la infancia*. Diputació de Castelló, Servei d'Investigacions Arqueològiques i Prehistòriques: 57-76.

GOODALL, J.

- 1986 *The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior*. Harvard University Press, Cambridge (MA).

GRACIA, A., ARSUAGA, J. L., MARTÍNEZ, I., LORENZO, C., CARRERERO, J. M., BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. y CARBONELL, E.

- 2009 Craniosynostosis in a Middle Pleistocene human: Cranium 14 from Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106, 6573-6578.

GREEN, R. E., KRAUSE, J., BRIGGS, A. W., MARICIC, T., STENZEL, U., KIRCHER, M., PATTERSON, N., LI, H., ZHAI, W., FRITZ, M. H.-Y., HANSEN, N. F., DURAND, E. Y., MALASPINAS, A.-S., JENSEN, J. D., MARQUES-BONET, T., ALKAN, C., PRÜFER, K., MEYER, M., BURBANO, H. A., GOOD, J. M., SCHULTZ, R., AXIMU-PETRI, A., BUTTHOF, A., HÖBER, B., HÖFFNER, B., SIEGEMUND, M., WEIHMANN, A., NUSBAUM, C., LANDER, E. S., RUSS, C., NOVOD, N., AFFOURTIT, J., EGHOLM, M., VERNA, C., RUDAN, P., BRAJKOVIC, D., KUCAN, Z., GUŠIĆ, I., DORONICHEV, V. B., GOLOVANOVA, L. V., LALUEZA-FOX, C., DE LA RASILLA, M., FORTEA, J., ROSAS, A., SCHMITZ, R. W., JOHNSON, P. L. F., EICHLER, E. E., FALUSH, D., BIRNEY, E., MULLIKIN, J. C., SLATKIN, M., NIELSEN, R., KELSO, J., LACHMANN, M., REICH, D. y PAÄBO, S.

- 2010 A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328, 710-722.

GRETHER, W. F. Y YERKES, R. M.

- 1940 Weight norms and relations for chimpanzee. *American Journal of Physical Anthropology* 27, 181-197.

GUATELLI-STEINBERG, D. y REID, D. J.

- 2010 Brief communication: the distribution of perikymata on Qafzeh anterior teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 141, 152-157.

GUATELLI-STEINBERG, D., REID, D. J. y BISHOP, T. A.

- 2007 Did the lateral enamel of Neandertal anterior teeth grow differently from that of modern humans? *Journal of Human Evolution* 52, 72-84.

GUATELLI-STEINBERG, D., REID, D. J., BISHOP, T. A. y SPENCER LARSEN, C.

- 2005 Anterior tooth growth periods in Neandertals were comparable to those of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102, 14197-14202.

GUNZ, P., NEUBAUER, S., MAUREILLE, B. y HUBLIN, J.-J.

- 2010 Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans. *Current Biology* 20, R921-R922.

HAMADA, Y., HAYAKAWA, S., SUZUKI, J. y OHKURA, S.

- 1999 Adolescent growth and development in Japanese Macaques (*Macaca fuscata*): punctuated adolescent growth spurt by season. *Primates* 40, 439-452.

- HAMADA, Y. y UDONO, T.
2002 Longitudinal analysis of length growth in the chimpanzee (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology* 118, 168-284.
- 2006 Understanding the growth pattern of chimpanzees: does it conserve the pattern of the common ancestor of humans and chimpanzees?. En Matsuzawa T., Tomonaga M. y Tanaka M. (eds.): *Cognitive development in chimpanzees*. Springer, Tokyo: 96-112.
- HAMADA, Y., UDONO, T., TERAMOTO, T. y SUGAWARA, T.
1996 The growth pattern of chimpanzees: somatic growth and reproductive maturation in *Pan troglodytes*. *Primates* 37, 279-295.
- HAMMER, M. F., WOERNER, A. E., MENDEZ, F. L., WATKINS, J. C. y WALL, J. D.
2011 Genetic evidence for archaic admixture in Africa. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 108, 15123-15128.
- HARVEY, P. H. y CLUTTON-BROCK, T. H.
1985 Life history variation in primates. *Evolution* 39, 559-581.
- HE, J. y CREWS, F. T.
2007 Neurogenesis decreases during brain maturation from adolescence to adulthood. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior* 86, 327-333.
- HEIM, J.-L.
1982 *Les enfants Néandertaliens de La Ferrassie. Étude anthropologique et analyse ontogénique des hommes de Néandertal*. Masson, Paris.
- 1991 L'enfant Magdalénien de La Madeleine. *L'Anthropologie* 95, 611-638.
- HENRY-GAMBIER, D.
2001 *La sépulture des enfants de Grimaldi (Baoussé-Roussé, Italie). Anthropologie et paléontologie funéraire des populations de la fin du Paléolithique Supérieur*. CTHS, Réunion des musées nationaux, Paris.
- HERRERA, K. J., SOMARELLI, J. A., LOWERY, R. K. y HERRERA, R. J.
2009 To what extent did Neanderthals and modern humans interact? *Biological Reviews* 84, 245-257.
- HODGSON, J. A., BERGEY, C. M. y DISOTELL, T. R.
2010 Neandertal genome: the ins and outs of African genetic diversity. *Current Biology* 20, R517-R519.
- HOLLOWAY, R.
1980 The O.H. 7 (Olduvai Gorge, Tanzania) hominid partial brain endocast revisited. *American Journal of Physical Anthropology* 53, 267-274.
- HOPPA, R. D. y FITZGERALD, C. M.
1999 From head to toe: integrating studies from bones and teeth in biological anthropology. En Hoppa, R. D. y Fitzgerald, C. M. (eds.): *Human growth in the past: studies from bones and teeth*. Cambridge University Press, Cambridge: 1-31.
- HUBLIN, J.-J. y TILLIER, A.-M.
1988 Les enfants Mousteriens de Jebel Irhoud (Maroc): comparaison avec les Néandertaliens juvéniles d'Europe. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 5, 237-246.
- HUTTENLOCHER, P. R. y DABHOLKAR, A. S.
1997 Regional differences in synaptogenesis in human cerebral cortex. *The Journal of Comparative Neurology* 387, 167-178.
- IRISH, J. D., BRATLUND, B., SCHILD, R., KOLSTRUP, E., KRÓLIK, H., MANKA, D. y BORON, T.
2008 A late Magdalenian perinatal human skeleton from Wilczyce, Poland. *Journal of Human Evolution* 55, 736-740.
- KAPPELMAN, J.
1996 The evolution of body mass and relative brain size in fossil hominids. *Journal of Human Evolution* 30, 243-276.
- KELLEY, J. y SCHWARTZ, G. T.
2010 Dental development and life history in living African and Asian apes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 1035-1040.
- KIMURA, T. y HAMADA, Y.
1996 Growth of wild and laboratory born chimpanzees. *Primates* 37, 237-251.
- KLIMA, B.
1988 A triple burial from the Upper Paleolithic of Dolní Vestonice, Czechoslovakia. *Journal of Human Evolution* 16, 831-835.
- KONDO, O., DODO Y., AKAZAWA, T. & MUHESEN, S.
2000 Estimation of stature from the skeletal reconstruction of an immature Neandertal from Dederiyeh Cave, Syria. *Journal of Human Evolution* 38, 457-473.
- KONDO, O. e ISHIDA, H.
2003 Ontogenetic variation in the Dederiyeh Neandertal infants: postcranial evidence. En Thompson, J. L., Krovitz, G. E. y Nelson, A. J. (eds.): *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press, Cambridge: 386-411.
- KRAUSE, J., FU, Q., GOOD, J. M., VIOLA, B., SHUNKOV, M. V., DEREVIANKO, A. P. y PÄÄBO, S.
2010 The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 464, 894-897.
- KROVITZ, G. E., NELSON, A. J. y THOMPSON, J. L.
2003a Introduction. En Thompson, J. L., Krovitz, G. E. y Nelson, A. J. (eds.): *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press, Cambridge: 1-11.
- KROVITZ, G. E., THOMPSON, J. L. y NELSON, A. J.
2003b Hominid growth and development from Australopithecines to Middle Pleistocene *Homo*. En Thompson, J. L., Krovitz, G. E. y Nelson, A. J. (eds.): *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press, Cambridge: 271-292.

- KUYKENDALL, K. L.
2003 Reconstructing Australopithecine growth and development: what do we think we know?. En Thompson, J.L., Krovitz, G.E. y Nelson, A.J. (eds.), *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press, Cambridge: 191-218.
- LACRUZ, R. S., RAMIREZ ROZZI, F. y BROMAGE, T. G.
2005 Dental enamel hypoplasia, age at death, and weaning in the Taung child. *South African Journal of Science* 101, 567-569.
- LEIGH, S. R.
1996 Evolution of human growth spurts. *American Journal of Physical Anthropology* 101, 455-474.
2004 Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution. *American Journal of Primatology* 62, 139-164.
- LEIGH, S. R. y SHEA, B. T.
1996 Ontogeny of body size variation in African apes. *American Journal of Physical Anthropology* 99, 43-65.
- LEWIS, M. E.
2007 *The bioarchaeology of children. Perspectives from biological and forensic Anthropology*. Cambridge University Press, New York.
- LUBENOV, M. L.
2000 Lagar Velho 1 child skeleton: a Neandertal/modern human hybrid. *CEN Technical Journal* 14, 6-8.
- LUMLEY, M-A.
1973 *Anténéandertaliens et Néandertaliens du Bassin Méditerranéen Occidental Européen*. Études Quaternaires. Géologie, Paléontologie, Préhistoire. Mémoire 2. Laboratoire de Paléontologie Humaine et de Préhistoire, Université de Provence-Centre Saint-Charles, Marseille.
- MACCHIARELLI, R., BONDIOLI, L., DEBÉNATH, A., MAZURIER, A., TOURNEPICHE, J.-F., BIRCH, W. y DEAN, C.
2006 How Neandertal molar teeth grew. *Nature* 444, 748-751.
- MACHO, G. A.
2011 Primate molar crown formation times and life history evolution revisited. *American Journal of Primatology* 55, 189-201.
- MADRE-DUPOUY, M.
1984 Les dents déciduales de l'enfant Néandertalien du Roc de Marsal, Dordogne (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série II* 298, 809-814.
1989 Présentation du squelette de l'enfant Néandertalien du Roc de Marsal, Dordogne (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série II* 309, 637-640.
1992 *L'enfant du Roc de Marsal. Étude Analytique et Comparative*. CNRS Editions, Paris.
- MALLEGNI, F. y TRINKAUS, E.
1997 A reconsideration of the Archi 1 Neandertal mandible. *Journal of Human Evolution* 33, 651-668.
- MANN, A. y VANDERMEERSCH, B.
1997 An adolescent female Neandertal mandible from Montgaudier Cave, Charente, France. *American Journal of Physical Anthropology* 103, 507-527.
- MARTIN, H.
1926 *Recherches sur l'évolution du Moustérien dans le gisement de La Quina (Charente)*, 4eme Volume. *L'enfant fossile de La Quina*. Imprimerie Ouvrière, Angoulême.
- MARTIN, R. D.
1983 *Human brain evolution in an ecological context*. 52th James Arthur Lecture on The Evolution of the Human Brain. American Museum of Natural History, New York.
- MARTÍN-GONZÁLEZ, J. A., MATEOS, A., GOIKOETXEA, I., LEONARD, W. Y RODRÍGUEZ J.
Enviado Differences between Neandertal and modern human infant and child growth models. *Journal of Human Evolution*.
- MARTÍNEZ, L. M., GALBANY, J. y PÉREZ-PÉREZ, A.
2004 Palaeodemography and dental microwear of *Homo habilis* from East Africa. *Anthropologie* 42, 53-58.
- MAUREILLE, B.
2002 A lost Neandertal neonate found. *Nature* 419, 33-34.
- McHENRY, H. M.
1978 Fore- and hind-limb proportions in Plio-Pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 49, 15-22.
1991 Femoral lengths and stature in Plio-Pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 85, 148-158.
- McHENRY, H. M. Y COFFING, K.
2000 *Australopithecus to Homo: transformations in body and mind*. *Annual Review of Anthropology* 29, 125-146.
- MEDNIKOVA, M. B.
2011 *Postcranial morphology and taxonomy of genus Homo representatives from Okladnikov Cave in Altai*. Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS Press, Novosibirsk.
- MINUGH-PURVIS, N.
1993 Reexamination of the immature hominid maxilla from Tangier, Morocco. *American Journal of Physical Anthropology* 92, 449-461.
1998 The search for the earliest modern Europeans. A comparison of the Es-Skhu 1 and Krapina 1 juveniles. En Akazawa, T., Aoki, K. y Bar-Yosef, O. (eds.): *Neandertals and modern humans in Western Asia*. Plenum Press, New York: 339-352.
- MINUGH-PURVIS, N., RADOVICIC, J. y SMITH, F. H.
2000 Krapina 1: a juvenile Neandertal from the Early Late Pleistocene of Croatia. *American Journal of Physical Anthropology* 111, 393-424.

- MINUGH-PURVIS, N., VIOLA, T. B. Y TESCHLER-NICOLA, M.
2006 The Mladeč 3 infant. En Teschler-Nicola, M. (ed.): *Early modern humans at the Moravian Gate. The Mladeč caves and their remains*. SpringerWien, New York: 357-383.
- MOGGI-CECCHI, J., MENTER, C., BOCCONR, S. y KEYSER, A.
2010 Early hominin dental remains from the Plio-Pleistocene site of Drimolen, South Africa. *Journal of Human Evolution* 58: 374-405.
- MOGGI-CECCHI, J., TOBIAS, P. V. y BEYNON, A. D.
1998 The mixed dentition and associated skull fragments of a juvenile fossil hominid from Sterkfontein, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology* 106, 425-465.
- MUZAFFER, S.
1959 *A study of the deciduous teeth of the fossil Shanidar infant. A comparative study of the milk teeth of fossil men*. Faculty of Languages, History and Geography, University of Ankara, Ankara.
- NELSON, A. J. y THOMPSON, J. L.
1999 Growth and development in Neandertals and other fossil hominids: Implications for the evolution of hominid ontogeny. En Hoppa, R.D. y Fitzgerald, C.M (eds.): *Human growth in the past*. Cambridge University Press, New York: 88-110.
- PALMA DI CESNOLA, A. y MESSERI, M. P.
1967 Quatre dents humaines paléolithiques trouvées dans des cavernes de l'Italie Méridionale. *L'Anthropologie* 71, 249-262.
- PATTE, E.
1957 *L'enfant Néanderthalien du Pech de l'Azé*. Masson et Cie, Paris.
- PEREIRA, M. E. y ALTMANN, J.
1985 Development of social behavior in free-living nonhuman primates. En Watts, A.S. (ed.): *Nonhuman primate models for human growth and development*. Alan R. Liss, New York: 217-309.
- PETTITT, P. B.
2000 Neanderthal lifecycles: developmental and social phases in the lives of the last archaics. *World Archaeology* 31, 351-366.
- PONCE DE LEÓN, M. S., GOLOVANOV, L. V., DORONICHEV, V., ROMANOVA, G. P., AKAZAWA, T., KONDO, O., ISHIDA, H. y ZOLLIKOFER, C. P. E.
2008 Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 105, 13764-13768.
- PUSEY, A. E.
1978 *The physical and social development of wild adolescent chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii)*. Tesis Doctoral. Universidad de Stanford.
- PUSEY, A. E., OEHLERT, G. W., WILLIAMS, J. M. y GOODALL, J.
2005 Influence of ecological and social factors on body mass of wild chimpanzees. *International Journal of Primatology* 26, 3-31.
- QUAM, R. M., ARSUAGA, J. L., BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., DÍEZ, C., LORENZO, C., CARRETERO, J. M., GARCÍA, N. y ORTEGA, A. I.
2001 Human remains from Valdegoba Cave (Huérmedes, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 41, 385-435.
- RAK, Y., KIMEL, W. H. Y HOVERS, E.
1994 A Neanderthal infant from Amud Cave, Israel. *Journal of Human Evolution* 26, 313-324.
- RAKIC P., BOURGEOIS J.-P., ECKENHOFF M. F., ZECEVIC N. y GOLDMAN-RAKIC P. S.
1986 Concurrent overproduction of synapses in diverse regions of the primate cerebral cortex. *Science* 232, 232-235.
- RAMIREZ ROZZI, F. V.
2005 Âge au décès de l'enfant néandertalien de l'Hortus. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 17, 47-55.
- RAMIREZ ROZZI, F. V. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.
2004 Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature* 428, 936-939.
- REICH, D., GREEN, R. E., KIRCHER, M., KRAUSE, J., PATTERSON, N., DURAND, E. Y., VIOLA, B., BRIGGS, A. W., STENZEL, U., JOHNSON, P. L. F., MARICIC, T., GOOD, J. M., MARQUES-BONET, T., ALKAN, C., FU, Q., MALLICK, S., LI, H., MEYER, M., EICHLER, E. E., STONEKING, M., RICHARDS, M., TALAMO, S., SHUNKOV, M. V., DEREVIANKO, A. P., HUBLIN, J.-J., KELSO, J., SLATKIN, M. y PÁÁBO, S.
2010 Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468, 1053-1060.
- ROBSON, S. L. Y WOOD, B.
2008 Hominin life history: reconstruction and evolution. *Journal of Anatomy* 212, 394-425.
- ROCHE, A. F.
1992 *Growth, maturation, and body composition. The Fels longitudinal study 1929-1991*. Cambridge University Press, New York.
- ROUGIER, H., MILOTA, S., RODRIGO, R., GHERASE, M., SARCINA, L., MOLDOVAN, O., ZILHÃO, J., CONSTANTIN, S., FRANCISCU, R. G., ZOLLIKOFER, C. P. E., PONCE DE LEÓN, M. S. y TRINKAUS, E.
2007 Peștera cu Oase 2 and the cranial morphology of early modern Europeans. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 104, 1165-1170.
- RUFF, C. B.
2010 Body size and body shape in early hominins: implications of the Gona pelvis. *Journal of Human Evolution* 58, 166-178.
- RUFF, C. B., TRINKAUS, E. y HOLLIDAY, T. W.
1997 Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature* 387, 173-176.

- SAUNDERS, S. R. y BARRANS, L.
1999 What can be done about the infant category in skeletal samples? En Hoppa R. y Fitzgerald C. M. (eds.): *Human growth in the past*. Cambridge University Press, Cambridge: 183-209.
- SCHEUER, L. y BLACK, S.
2000 *Developmental juvenile osteology*. Academic Press, San Diego.
- SCHULTZ, A. H.
1940 Growth and development of the chimpanzee. *Contributions to Embryology XXVIII*, 1-63.
- SCHWARTZ, J. H. y TATTERSAL, I.
2002 *The human fossil record volume one. Terminology and craniodental morphology of genus Homo (Europe)*. Wiley-Liss, New Jersey.
2003 *The human fossil record volume two. Craniodental morphology of genus Homo (Africa and Asia)*. Wiley-Liss, New Jersey.
2005 *The human fossil record volume four. Craniodental morphology of early hominids (Genera Australopithecus, Paranthropus, Orrorin), and overview*. Wiley-Liss, New Jersey.
- SERRE, D., LANGANEY, A., CHECH, M., TESCHLER-NICOLA, M., PAUNOVIC, M., MENNECIER, P., HOFREITER, M., POSSNERT, G. y PÁABO, S.
2004 No evidence of Neandertal mtDNA contribution to early modern humans. *PLoS Biology* 2, e57.
- SHEA, B. T.
1990 Dynamic morphology: growth, life history, and ecology in primate evolution. En DeRousseau, C. J. (ed.): *Primate life history and evolution*. Wiley-Liss, New York: 325-352.
- SMITH, B. H.
1986 Dental development in *Australopithecus* and early *Homo*. *Nature* 323, 327-330.
1989 Dental development as a measure of life history in primates. *Evolution* 43, 683-688.
1991 Dental development and the evolution of life history in Hominidae. *American Journal of Physical Anthropology* 86, 157-174.
1993 Physiological age of KMN-WT 15000 and its significance for growth and development of early *Homo*. En Walker, A. C. y Leakey, R. F. (eds.): *The Nariokotome Homo erectus Skeleton*. Harvard University Press, Cambridge: 195-220.
1994 Patterns of dental development in *Homo*, *Australopithecus*, *Pan* and *Gorilla*. *American Journal of Physical Anthropology* 94, 307-325.
- SMITH, B. H. y BOESCH, C.
2011 Mortality and the magnitude of the "wild effect" in chimpanzee tooth emergence. *Journal of Human Evolution* 60, 34-46.
- SMITH, B. H. y TOMPKINS, R. L.
1995 Toward a life history of the Hominidae. *Annual Review of Anthropology* 24, 257-279.
- SMITH, T. M., TAFFOREAU, P., REID, D. J., GRÜN, R., EGGINS, S., BOUTAKIOUT, M. y HUBLIN, J.-J.
2007a Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 104, 6128-6133.
- SMITH, T. M., TOUSSAINT, M., REID, D. J., OLEJNICZAK, A. J. y HUBLIN, J.-J.
2007b Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 20220-20225.
- SMITH, T. M., TAFFOREAU, P., REID, D. J., POUËCH, J., LAZZARI, V., ZERMENO, J. P., GUATELLI-STEINBERG, D., OLEJNICZAK, A. J., HOFFMAN, A., RADOVČIĆ, J., MAKAREMI, M., TOUSSAINT, M., STRINGER, C. y HUBLIN, J.-J.
2010 Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 20923-20928.
- STRINGER, C. B., y BERGMAN, C. A.
1989 Fifty years after: Egbert, an early Upper Palaeolithic juvenile from Ksar Akil, Lebanon. *Paléorient* 15, 99-111.
- STRINGER, C. B., DEAN, C. Y MARTIN, R. D.
1990 A comparative study of cranial and dental development within a recent British sample and among Neanderthals. En DeRousseau, C. J. (ed.): *Primate life history and evolution*. Wiley Liss, New York: 115-152.
- SUSMAN, R. L., PATEL, B. A., FRANCIS, M. J. y CARDOSO, H. F. V.
2011 Metatarsal fusion pattern and developmental morphology of the Olduvai Hominid 8 foot: evidence of adolescence. *Journal of Human Evolution* 60, 58-69.
- SUZUKI, H.
1983 The Yamashita-cho man. A late Pleistocene infantile skeleton from the Yamashita-cho Cave (Okinawa). *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris Série* 13, 10, 81-87.
- SWISHER III, C. C., CURTIS, G. H., JACOB, T., GETTY, A. G., SUPRIJO, A. y WIDIASMORO.
1994 Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia. *Science* 263, 1118-1121.
- SZABO, J.
1935 L'homme Moustérien de la Grotte Mussolini (Hongrie). *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris, VIII^e Série*, 6, 23-30.
- TANNER, J. M.
1981 *A history of the study of human growth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- TARDIEU, C.
1998 Short adolescence in early hominids: infantile and adolescent growth of the human femur. *American Journal of Physical Anthropology* 107, 163-178.

- TATTERSALL, I. y SCHWARTZ, J. H.
1999 Hominids and hybrids: the place of Neanderthals in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96, 7117-7119.
- TESCHLER-NICOLA, M., ANTL-WEISER, W. y PROSSINGER, H.
2004 Two Gravettian human deciduous teeth from Grub/Kranawetberg, Lower Austria. *Homo* 54, 229-239.
- THACKERAY, J. F., DE RUITER, D. J. y BERGER, L. R.
2001 Hominid fossils from Kromdraai: a revised list of specimens discovered since 1938. *Annals of the Transvaal Museum* 38, 43-56.
- THOMPSON, D'ARCY W.
1945 *On growth and form*. Cambridge University Press, New York.
- THOMPSON, J. L. Y NELSON, A. J.
2000 The place of the Neanderthals in the evolution of hominid patterns of growth and development. *Journal of Human Evolution* 38, 475-495.
- THOMPSON, J. L., NELSON, A. J. y KROVITZ, G. E.
2003 Hominid growth and development: the modern context. En Thompson, J.L., Krovitz, G.E. y Nelson, A.J. (eds.): *Patterns of growth and development in the genus Homo*. Cambridge University Press, Cambridge: 170-187.
- TILLIER, A.-M.
1979 Restes craniens de l'enfant Moustérien Homo 4 de Qafzeh (Israël). La mandibule et les maxillaires. *Paléorient* 5, 67-85.
1981 Évolution de la région symphysaire chez les *Homo sapiens* juvéniles du Paléolithique Moyen: Pech de l'Azé 1, Roc de Marsal et La Chaise 13. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Série II* 293, 725-727.
1982 Les enfants Néanderthaliens de Devil's Tower (Gibraltar). *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 73, 125-148.
1984 L'enfant Homo 11 de Qafzeh (Israël) et son apport à la compréhension des modalités de la croissance des squelettes Moustériens. *Paléorient* 10, 7-48.
1988 La place des restes de Devil's Tower (Gibraltar) dans l'ontogenèse des Néanderthaliens. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 5, 257-266.
1995 Paléoanthropologie et pratiques funéraires au Levant Méditerranéen durant le Paléolithique Moyen: le cas des sujets non-adultes. *Paléorient* 2, 63-76.
- TILLIER, A.-M. y MAJÓ, T.
2008 L'enfant et la mort en Préhistoire. Les prémices de l'archéologie funéraire. En Gusi Jener, F., Muriel, S. y Olària, C. (eds): *Nasciturus, infans, puerulus vobis mater terra: la muerte en la infancia*. Servei d'Investigacions Arqueològiques i Prehistòriques, Diputació de Castelló: 575-591.
- TRINKAUS, E.
1983 The immature remains. En Trinkaus, E.: *The Shanidar Neanderthals*. Academic Press, New York: 369-389.
- TRINKAUS, E., RANOV, V. A. y LAUKLIN, S.
2000 Middle Paleolithic human deciduous incisor from Khudji, Tajikistan. *Journal of Human Evolution* 38, 575-583.
- TRINKAUS, E. y RUFF, C. B.
1996 Early modern human remains from Eastern Asia: the Yamashita-cho 1 immature postcrania. *Journal of Human Evolution* 30, 299-314.
- TRINKAUS, E. y TOMPKINS, R. L.
1990 The Neandertal life cycle: the possibility, probability, and perceptibility of contrast with recent humans. En DeRousseau, C. J. (ed.): *Primate life history and evolution*. Wiley Liss, New York: 153-180.
- UEHARA, S. y NISHIDA, T.
1987 Body weights of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *American Journal of Physical Anthropology* 72, 315-321.
- ULLRICH, H.
2005 *The Neandertal adolescent Le Moustier 1. New aspects, new results*. Staatliche Museen zu Berlin - Preußischer Kulturbesitz, Berlin.
- VERMEERSCH, P. M., PAULISSEN, E., STOKES, S., CHARLIER, C., VAN PEER, P., STRINGER, C. B. y LINDSAY, W.
1998 A Middle Palaeolithic burial of a modern human at Taras Hill, Egypt. *Antiquity* 72, 475-484.
- VIOLA, B., MARKIN, S. V., LE CABEC, A., SHUNKOV, M. V. y DE-REVIANKO, A. P.
2011 Middle Palaeolithic associated hominin remains from Chagyrskaya Cave, Altai Mountains, Russian Federation. *ESHE 2011 Meeting Abstracts*, 125.
- VLČEK, E.
1973 Postcranial skeleton of a Neandertal child from Kiik-Koba, U.S.S.R. *Journal of Human Evolution* 2, 537-544.
- WALKER, R., HILL, K., BURGER, O. y HURTADO, A. M.
2006 Life in the slow line revisited: ontogenetic separation between chimpanzees and humans. *American Journal of Physical Anthropology* 129, 577-583.
- WALKER, A. y LEAKEY, R.
1993 *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Harvard University Press, Cambridge.
- WALKER, M. J., LÓPEZ-MARTÍNEZ, M. V., ORTEGA-RODRIGÁÑEZ, J., HABER-URIARTE, M., LÓPEZ-JIMÉNEZ, A., AVILÉS-FERNÁNDEZ, A., POLO-CAMACHO, J. L., CAMPILLO-BOJ, M., GARCÍA-TORRES, J., CARRIÓN GARCÍA, J. S. SAN NICOLÁS-DEL TORO M. y RODRÍGUEZ-ESTRELLA, T.
E. p. The excavation of buried articulated Neanderthal skeletons at Sima de las Palomas (Murcia, SE Spain). *Quaternary International* (2011): doi:10.1016/j.quaint.2011.03.034.

WEIDENREICH, F.

- 1945 The Paleolithic child from the Teshik-Tash Cave in Southern Uzbekistan (Central Asia). *American Journal of Physical Anthropology* 3, 151-163.

WHITFORD, T. J., RENNIE, C. J., GRIEVE, S. M., CLARK, C. R., GORDON, E. y WILLIAMS, L. M.

- 2007 Brain maturation in adolescence: concurrent changes in neuroanatomy and neurophysiology. *Human Brain Mapping* 28, 228-237.

WOOD, B.

- 1996 Hominid palaeobiology: have studies of comparative development come of age? *American Journal of Physical Anthropology* 99, 9-15.

WOOD, B. y CONSTANTINO, P.

- 2007 *Paranthropus boisei*: fifty years of evidence and analysis. *Yearbook of Physical Anthropology* 50, 106-132.

WOLPOFF, M. H.

- 1981 Cranial capacity estimates for Olduvai Hominid 7. *American Journal of Physical Anthropology* 56, 297-304.

ZIHLMAN, A. L., BOLTER, D. R. y BOESCH, C.

- 2004 Wild chimpanzee dentition and its implications for assessing life history in immature hominin fossils. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 101, 10541-10543.

- 2007 Skeletal and dental growth and development in chimpanzees of the Tai National Park, Côte D'Ivoire. *Journal of Zoology* 273, 63-73.

ZIHLMAN, A. L., STAHL, D. y BOESCH, C.

- 2008 Morphological variation in adult chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of the Tai National Park, Côte D'Ivoire. *American Journal of Physical Anthropology* 135, 34-41.

ZILHÃO, J.

- 2006 Neandertals and moderns mixed, and it matters. *Evolutionary Anthropology* 15, 183-195.

ZILHÃO, J. y TRINKAUS, E.

- 2002 *Portrait of the artist as a child. The Gravettian human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho and its archeological context.* Instituto Português de Arqueologia, Lisboa.