



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
sobre Evolución Humana

Los orígenes de la alimentación humana: una perspectiva evolutiva

Dra. Ana Mateos Cachorro

Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH)

RESUMEN. Los humanos tenemos cierto impulso biológico para sobrevivir, reproducirnos y perpetuar la especie en el curso de nuestra existencia. El cómo y por qué hemos evolucionado durante millones de años para ser lo que somos hoy está fuertemente relacionado con algunos rasgos de nuestra biología y de nuestros comportamientos alimenticios. Antropólogos, arqueólogos, paleontólogos, primatólogos, nutricionistas, etnógrafos, anatomistas, fisiólogos y un sin fin de especialistas, se afanan por descubrir algunos de nuestros logros evolutivos y los costes biológicos que acarrearán.

En esencia, la alimentación es una de las claves para entender nuestro pasado, presente y futuro como especie humana. Muchos de nuestros éxitos adaptativos pueden atribuirse a nuestras habilidades de aprovisionamiento, preparación y consumo de alimento a través de un amplio abanico de recursos. De ahí que el interés por la paleobiología y paleoecología humanas sea un factor importante para conocer algunos rasgos de la variabilidad de nuestra dieta.

Los yacimientos de Atapuerca se han convertido en las últimas décadas en una referencia obligada para descubrir nuestro pasado evolutivo. Las entrañas de esta Sierra esconden centenares de fósiles que documentan más de un millón de años de nuestra historia y nos acercan a los cambios en los ecosistemas, los climas y los modos de vida de los grupos humanos que allí vivieron.

Los seres humanos somos primates que fuimos cambiando nuestros hábitos alimenticios durante millones de años. Nuestros orígenes se remontan hasta unos 4 millones de años en el continente africano. Los homínidos fueron originariamente vegetarianos y posteriormente omnívoros, asimétricos y oportunistas. Hoy día nuestra especie, *Homo sapiens*, ha logrado tener una dieta tan variada como la diversidad cultural que puebla el planeta Tierra y que no es sino la herencia de las adquisiciones biológicas y comportamentales de nuestros ancestros más lejanos.

El hombre es un consumidor primario y secundario que debe conservar en equilibrio dinámico la entrada y salida de materia y energía. Nuestros comportamientos alimenticios se dirigen a cubrir una necesidad fisiológica y adoptar una respuesta tecnológica y cultural de transformación y consumo, para abordar la variación estacional y limitada de los recursos. En las preferencias de la dieta entran en juego diversos factores como las propiedades, gusto y variedad del alimento, la facilidad de explotar ese recurso, el tiempo de preparación y procesado, la abundancia y estabilidad del recurso. Las decisiones humanas sobre la ingesta de nutrientes extraídos de los recursos disponibles en el entorno son muy variadas y se relacionan

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

Tlfno: +34 947 040 800

Fax: +34 947 040 810

E-Mail: ana.mateos@cenieh.es

<http://www.cenieh.es>



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
sobre Evolución Humana

muy directamente con los costes metabólicos y demandas energéticas (Eaton y Konner 1985; Sailer *et al.* 1985).

Los sistemas alimenticios humanos se caracterizan por la versatilidad y la adaptabilidad que nos proporciona nuestra fisiología y anatomía cambiante durante la evolución (Bogin 1997; Harris 1989). Algunos de estos rasgos pueden resumirse en los siguientes apartados:

- Extremo omnivorismo, consumiendo un gran número de nutrientes esenciales para el crecimiento y desarrollo.
- Cada cultura posee una gastronomía diferente.
- Compleja tecnología de adquisición y preparación de los alimentos.
- Sistemas de almacenamiento y reservas alimenticias.
- Dependencia del transporte de alimentos para su consumo.
- Redes sociales y culturales de intercambio y reparto de alimento.
- Tabúes alimenticios ligados a las costumbres sociales, culturales y religiosas.
- Usos no nutricionales (medicinales, rituales, simbólicos) de los alimentos.

En el proceso evolutivo, la alimentación de nuestros antepasados primates hace millones de años fue especialmente frugívora, dado que sus hábitats fueron áreas de pluvisilvas, selvas y bosques tropicales en los que abundaban estos nutrientes. Frugívoros, herbívoros, carnívoros u omnívoros, los primates hemos desarrollado una gran diversidad específica en nuestras dietas, consiguiendo así uno de los mayores éxitos evolutivos de nuestro orden. El género *Homo* fue omnívoro desde sus orígenes hace millones de años. Durante la Evolución humana las dietas se han visto afectadas por condicionamientos ecológicos para lo que desarrollamos estrategias alimenticias diferentes en función de los climas y latitudes.

Los orígenes de nuestra dieta: los primeros homínidos.

En el Plioceno, hace 6 y 5 millones de años, los primeros homínidos emergían en África. Estos primates bípedos fueron modificando algunos rasgos anatómicos, como la dentición (reducción del canino) y el tamaño cerebral, que aumentó considerablemente en relación a nuestras dimensiones corporales. Este último rasgo caracteriza principalmente al género *Homo*, al que pertenece nuestra especie.

El origen biológico del género *Homo* es todavía confuso y difuso, aunque todo nos lleva a relacionarlo con el género *Australopithecus*. Los australopitecinos, con su gran diversidad específica en el este y el sur africanos, consumían de forma habitual vegetales. Folívoros y frugívoros, *Australopithecus* subsistió en los climas tropicales con una dieta básicamente vegetal, puntualmente coriácea (*Paranthropus*). Los análisis de la composición estructural de sus huesos y dientes, los estudios de microdesgaste y de las estructuras óseas de su anatomía craneal y dental (Grine 1986; Grine & Kay 1988;



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

Puech & Albertini 1984; Sponheimer & Lee-Thorp 1999; Sponheimer *et al.* 2006; Strait *et al.* 2009) nos permiten inferir este tipo de dieta en los primeros homínidos.

Los análisis de las denticiones fósiles y de la anatomía y biomecánica dento-mandibular contienen las inferencias básicas para reconstruir las dietas de las poblaciones del pasado más remoto. Un género muy bien estudiado y bastante peculiar en su arquitectura esquelética son los parántropos (Grine 1986). Fueron homínidos adaptados a consumir vegetales propios de las sabanas y regiones poco boscosas. Allí abundaban las semillas de varias especies de gramíneas, frutos secos, rizomas carnosos y raíces suculentas, que debían ser fuertemente trituradas antes de su ingestión. La solución para poder alimentarse de estos vegetales duros consistió en desarrollar un potente aparato masticador. Su mandíbula se hizo muy grande y robusta. El cuerpo mandibular, donde se alojan los dientes, era alto y muy ancho. La rama ascendente también creció en altura y anchura, lo que provocó una gran potencia en los músculos maseteros, más gruesos y largos que en los australopitecos.

El estudio del microdesgaste oclusal del segundo molar superior de *Australopithecus* y *Paranthropus* indica que los molares de los parántropos contienen un porcentaje mayor de incidencia de agujeros en la superficie oclusal. Este hecho se pone en relación con la observada en otras especies vivas de primates no humanos (*Cercocebus albigena*, *Cebus apella* y *Pongo pygmaeus*) que consumen alimentos duros como frutos secos, semillas, granos, etc. Es probable que los molares de *Paranthropus* fueran usados como verdaderas superficies de trituración, molienda y aplastamiento de elementos coriáceos. A esto se añade además la rotundidad ósea de sus estructuras sagitales y parasagitales y de sus potentes inserciones malares para mover los maseteros.

Por otra parte, el análisis de la evidencia isotópica de los restos óseos y dentales (especialmente para el carbono) muestran que una gran parte de la dieta homínida pre-*Homo* era vegetal. Algunos investigadores disienten de esta idea añadiendo que el componente animal podría estar ya incorporado en forma de consumo de pequeños insectos, en incluso del aprovechamiento de nutrientes de origen animal (*Australopithecus garhi*). Esta especie del este africano se asoció en su descubrimiento a restos esqueléticos de herbívoros. Los fragmentos de fauna asociada contaban en su superficie con marcas de corte. De ahí la razón de plantear que estos homínidos pudieran tener una dieta más o menos omnívora hace ya tres millones de años. Es evidente que en ciertos momentos de estrés climático y escasez de alimentos, algunos nutrientes como los tubérculos y raíces jugaran un papel primordial en la alimentación homínida (Carbonell y Pasto, e.p.).

El cambio de hábitats de los espacios cerrados y selváticos a las sabanas abiertas implicaba también una nueva forma de acceso a los recursos. La estacionalidad de estos espacios africanos, con momentos de enorme sequía y escasez de alimentos condicionaría la búsqueda de otros recursos como los descritos antes, los rizomas, granos silvestres, frutos secos, etc. Este tipo de consumo requiere un avance más a la hora de romper las cáscaras y conseguir el fruto. Es lógico pensar que al igual



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

que otros primates actuales como los chimpancés, los homínidos desarrollasen ciertas técnicas para obtener este tipo de alimento.

El periodo entre hace 2.5 y 2 millones de años fue crucial para la Evolución Humana. En ese tiempo se produjo un cambio climático a nivel global que fue la causa de modificaciones importantes en los ecosistemas africanos. El progresivo aumento de las temperaturas y la sequedad del clima hizo que poco a poco un alto porcentaje de los bosques de África dejaran paso a extensas regiones de sabana y zonas desérticas. Las especies animales o bien se extinguieron o se adaptaron a las nuevas condiciones. Esto último sucedió con los homínidos.

Cambiando la alimentación: el género *Homo*.

En el tiempo inicial de emergencia de *Homo* el tamaño de nuestro cerebro aún no había aumentado de forma significativa en relación al de *Australopithecus* y *Paranthropus*. Sería lógico pensar que el comportamiento y la dieta de estos primeros homínidos no podía ser muy diferente de las otras especies coetáneas de homínidos. Sus estrategias alimenticias podían pasar por la búsqueda y el consumo de vegetales y la ingesta de carroña.

Con todo, algunas poblaciones de homínidos eligieron otro estilo de vida para poder subsistir en los nuevos ecosistemas sin entrar en competencia con los parántropos. Ese estilo de vida comportaba la necesidad de cambiar la dieta vegetariana tradicional de los australopitecos y los parántropos. La solución consistió en introducir mayores cantidades de nutrientes de origen animal (carne y grasa) en la dieta. Es más que probable que los australopitecos cazaran algunos animales pequeños, como hoy día hacen los chimpancés (Standford 2001). Estos primates cazan monos y no desprecian un buen surtido de gusanos o de hormigas y termitas. Los chimpancés obtienen hasta un 7% de la energía que necesitan para vivir de alimentos de origen animal. Por ese motivo, la adaptación de un homínido a un mayor consumo de carne y grasa de animales no supuso ningún obstáculo importante para la evolución. Los homínidos estaban ya, en cierto modo, preadaptados al consumo de carne y grasa (Standford & Bunn 2001).

El problema más importante con el que se enfrenta un primate que tiene que conseguir carne y grasa con cierta abundancia consiste precisamente en el modo de conseguirla. Los vegetales comestibles se pueden conseguir con relativa facilidad, sobre todo si son abundantes. Pero los animales se mueven y, para conseguir su carne, o bien debemos cazarlos o bien podemos aprovechar la carroña de animales muertos por otros grandes predadores.

Los primeros *Homo* contaban con neocráneos con un volumen más grande que el de los australopitecos. *Homo habilis* llegó a tener hasta cerca de 700 centímetros cúbicos y un promedio de unos 600 centímetros cúbicos. Tener un cerebro mayor



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

implica la necesidad de conseguir una mayor cantidad de energía para mantenerlo en actividad. Los chimpancés utilizan hasta el 10% de la energía diaria que obtienen de los alimentos para mantener el metabolismo de las células del cerebro en reposo, sin el gasto que supone la actividad diaria. En los humanos esa cifra se dispara hasta el 25%. Así pues, el cerebro es un órgano exquisito y muy caro de mantener, y si se incrementa su volumen debe haber una buena razón para ello. Los primeros *Homo* y sus antepasados directos se encontraron con un dilema: su supervivencia en un nuevo ecosistema, aparentemente más hostil, pasaba por aumentar el tamaño de su cerebro. Así tendrían una mayor capacidad operativa. Pero a cambio había que conseguir fuentes de energía suplementarias. Los homínidos cambiamos poco a poco nuestra dieta casi exclusivamente vegetariana por otra con más contenido en proteínas y grasas de origen animal e iniciamos un proceso para lograr una inteligencia cada vez más compleja y única entre los primates. Comer carne no nos hizo más inteligentes ni encefalizados, pero hizo que desarrolláramos unas capacidades cognitivas dirigidas a solucionar nuestra subsistencia. La lucha por la supervivencia originó nuevos comportamientos y nuevas estrategias para la adquisición de nuevos recursos de alimentación, potenciando la diversificación como base en la dieta alimenticia (Teaford & Ungar 2000; Teaford *et al.* 2002; Ungar 2004; Ungar & Teaford 2002).

Con el desarrollo de la tecnología lítica del Modo 1, la producción de pequeños artefactos con filo y herramientas para golpear y romper huesos, el acceso a la carne de las carcasas animales y la médula de sus huesos fue más fácil. Esto permitió a *Homo* conseguir alimentos con más carga calórica y de más rápida metabolización que las dietas de componente vegetal. El cambio de dieta tuvo una consecuencia anatómica y fisiológica muy importante: el reacondicionamiento del sistema digestivo (Aiello 1997; Aiello & Wells 2002; Aiello & Wheeler 1995). Los mamíferos herbívoros necesitan aparatos digestivos largos y complejos, para digerir los alimentos vegetales. La naturaleza es sabia y sigue un principio de economía de la energía que los seres vivos utilizamos para nuestro desarrollo. Si los primeros representantes del género *Homo* ya no necesitaban un tubo digestivo tan largo, porque incluyen en su dieta ciertas cantidades de carne y grasa, este órgano se acortará lo que sea conveniente para ahorrar energía de desarrollo. La energía sobrante se podrá emplear en el desarrollo del cerebro, que la necesita con urgencia para poder seguir aumentando. El aparato digestivo se hizo cada vez más corto, a la par que el cerebro fue incrementando su volumen durante la evolución del género *Homo* (Leonard & Robertson 1994, 1996; Leonard *et al.* 2007).

La dieta omnívora, por su complejidad y diversidad, debe adaptarse a los cambios estacionales. La calidad de la dieta es una de las bases fundamentales del desarrollo cerebral. Algunos de los ácidos grasos que necesita el cerebro para sus funciones neuronales se encuentran en los alimentos de origen animal (grasa) y en algunos frutos secos como las nueces (Kaplan & Hill 1992; Kaplan *et al.* 2000). El consumo vegetal, de frutos y granos, puede reconocerse también como una estrategia alimenticia encaminada a la complementariedad estacional pero determinante en las dietas de calidad.

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

Tlfno: +34 947 040 800

Fax: +34 947 040 810

E-Mail: ana.mateos@cenieh.es

<http://www.cenieh.es>



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

¿Cómo conocemos la alimentación de nuestros ancestros?

En el intento de reconstruir la dieta de los grupos humanos del Pleistoceno se han abordado actualmente nuevas técnicas directas que precisan el tipo de alimentos que consumieron. Gracias a la química de los huesos, los análisis bioquímicos sobre restos óseos humanos y animales posibilitan determinar las ratio de isótopos estables: cociente Sr/Ca para medir la dependencia respecto de la alimentación cárnica y la estimación de variables isotópicas del carbono, oxígeno y nitrógeno del colágeno óseo, del apatito y del esmalte dental para determinar el componente animal o vegetal de la fuente alimentaria (Larsen 2003; Little 1997; Ungar & Teaford 2002; Richards *et al.* 2001, 2005). Así mismo, el análisis de las microestriaciones de las superficies dentarias de los fósiles humanos permiten reconocer la ingesta de diversos tipos de nutrientes y actividades paramasticatorias (Lozano 2005; Lozano *et al.* 2004, 2009).

Para comprender la paleodieta entran en juego múltiples enfoques, procedimientos metodológicos y variables analíticas que intentan reconstruir los hábitos alimenticios. Al conocimiento de las pautas alimentarias de los grupos cazadores recolectores podemos llegar a través de medidas indirectas y directas. Entre las primeras se encuentran los análisis de los restos faunísticos y polínicos hallados en los depósitos sedimentarios de los yacimientos. La Zooarqueología, la Tafonomía y la Paleobotánica nos ofrecen los marcos teóricos y metodológicos para inferir la biomasa comestible aportada y consumida por los humanos (Mateos 1999, 2005). A estas fuentes indirectas habría que añadir los datos sobre primates no humanos y las que algunas poblaciones actuales (Hadza, Inuit, ¡Kung, etc...) muestran como análogos (desde la perspectiva actualista) a los paleolíticos. Estos enfoques vienen de la mano de la Primatología, la Etnoarqueología, la Ecoetología y el conocimiento de la paleofisiología y taxonomía de los organismos animales y vegetales.

Las medidas directas se efectúan sobre los restos óseos fósiles de los homínidos y otros mamíferos para el contraste. Existen nuevas técnicas desarrolladas al efecto desde la evidencia isotópica y bioquímica, y otras estimaciones morfológicas a partir de la osteología y morfología funcional de ciertas partes esqueléticas relacionadas con la masticación y consumo de nutrientes.

La novedosa técnica isotópica a partir de los análisis bioquímicos sobre los huesos y dientes de homínidos (isótopos estables del Carbono, Oxígeno, Nitrógenos, Estroncio, Calcio...) permite discriminar el componente animal y/o vegetal de las dietas humanas y vislumbrar cambios de patrón alimenticio en el curso de la evolución humana (Ambrose & Katzenberg 2000; Bocherens *et al.* 2001, 2005; Richards *et al.* 2001, 2005). Los procedimientos químicos de extracción del colágeno en los huesos y tejidos óseos humanos conllevan protocolos bioquímicos complejos y destructivos: evaluación del contenido en nitrógeno de los huesos, extracción de los componentes CO₂ y N₂ por combustión y cromatografía y medición de la ratio isotópica ¹³C/¹²C y ¹⁵N/¹⁴N. Los cocientes obtenidos sobre colágeno óseo reflejan el valor del aporte proteínico, distinguiendo entre proteína terrestre o marina. Sobre la hidroxiapatita y el



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

esmalte dentario también se evalúa, además del componente proteínico, el de los lípidos y carbohidratos.

En conjunción con estos análisis, los datos de microdesgastes de las superficies oclusales de las piezas dentales resultan de enorme utilidad para conocer el aporte vegetal a la dieta humana. La ratio Sr/Ca analizada sobre el esmalte dental, sometido a menor alteración diagenética, de animales herbívoros y carnívoros, se emplea como indicadora de niveles tróficos en los dominios ecológicos alimenticios de las especies animales, entre las que también se incluye al hombre (Sponheimer *et al.* 2005, 2006). Los humanos cuentan con similares niveles de Sr/Ca que los carnívoros y resultan muy distintos a los de las especies de herbívoros presentes en los ecosistemas donde viven estos grupos humanos.

Por último, se puede recurrir a técnicas complementarias como analíticas de los métodos fotosintéticos de C₃ –C₄ vegetales, basados en los distintos componentes del isótopo estable ¹³C en los tejidos de ciertas plantas que tienen unos modos concretos de realizar la fotosíntesis y que sólo corresponden a ciertas especies botánicas. Lo interesante de esta técnica es que la evidencia isotópica pasa también a los animales que han ingerido esa planta (Peters & Vogel 2005).

A estas nuevas metodologías, aplicadas recientemente sobre los fósiles humanos, se añaden los estudios morfológicos, de fuerte raigambre científica, en las partes del esqueleto implicadas en la dieta, como son las piezas dentales y el aparato masticador (Ungar 2004; Ungar *et al.* 2006). Estos aspectos son analizados bajo la perspectiva de la anatomía funcional y la osteología teniendo en cuenta parámetros anatómicos como la forma y tamaño de la dentición, el espesor del esmalte, y cuestiones de la biomecánica mandibular.

¿Una dieta de calidad? Nuevas estrategias en el Pleistoceno.

Las proporciones de energía y costes metabólicos están fuertemente correlacionados con la calidad de la dieta. La estimación de esta variable, empleando diversos índices analíticos propuestos por algunos investigadores, nos muestra la diferente contribución de los alimentos, ya sean de origen vegetal o de origen animal. En el transcurso de la evolución humana, las mejoras en la composición de la dieta se vinculan a la incorporación de nuevos nutrientes a la alimentación vegetal base y a unos sistemas técnicos más complejos. Todo favorece el desarrollo de unas estrategias de subsistencia acordes a la estructura del ecosistema explotable que se traducen en necesidades territoriales de explotación. Con el tiempo, el empleo del fuego en las preparaciones culinarias (cocción, desecación, ahumado, deshidratación...) (Ragir 2000; Stiner y Munro 2002; Wrangham *et al.* 1999) favorecerá la digestibilidad y el aumento de calorías de algunos recursos comestibles.

Las necesidades energéticas para mantener tamaños corporales grandes y robustos, esqueletos pesados y cerebros grandes como los de las poblaciones del



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

Pleistoceno inferior y medio, demandaba requerimientos nutricionales amplios y de calidad (Mateos & Bermúdez de Castro, e.p.). Los cambios en las dietas a lo largo del Pleistoceno hace que también se produzcan modificaciones en los patrones corporales de algunos grupos humanos.

La eficacia en la obtención y consumo de recursos está fuertemente vinculada a los parámetros biológicos de las poblaciones humanas. Algunas de sus adaptaciones fisiológicas requieren ciertas demandas energéticas que orientan también sus hábitos paleoeconómicos hacia modelos que solventen los factores de riesgo y gasto de energía. La Paleofisiología y la Sociobiología ofrecen diversas líneas de trabajo para contrastar ciertos tipos de variables: los parámetros biológicos y físicos, los nutricionales y metabólicos, y los obtenidos de los comportamientos de subsistencia en función de la selección y explotación de los recursos más rentables. Estas líneas interpretativas se articulan hacia el análisis de los aspectos fisiológicos (estatura y peso, sexo, masa y composición corporal, volumen encefálico, etc.), los aspectos sociobiológicos y demográficos (tamaño de los grupos y su modelo de historia biológica) y otras cuestiones como la calidad y amplitud de la dieta, los requerimientos nutricionales (tasas metabólicas), y los dominios de aprovisionamiento de recursos dentro de los territorios y ecosistemas explotados por estos grupos.

Siempre se ha dado más importancia al reconocimiento de la paleodieta en sentido cárnico, olvidando en muchas ocasiones los efectos contraproducentes de su excesivo consumo. Ante esta premisa, se plantea la necesidad de analizar las estrategias alimentarias que acompañaron a los hombres del Pleistoceno ante la variabilidad estacional de sus recursos más vitales. Algunos investigadores proponen una tabla promedio de la ingesta diaria de macronutrientes para los grupos humanos del final del Pleistoceno, consumiendo unas 3000 Kcal, de las que el 35% serían de carne y el 65% de contenido vegetal.

El valor de la alimentación de origen vegetal, en sus aportes de carbohidratos y grasas, a menudo ha sido relegada a un segundo plano en el estudio de las paleodietas. Por el contrario, el alcance de las grasas y las proteínas en la nutrición del organismo humano resultaba un parámetro que, frecuentemente, establecía la complejidad de muchos comportamientos de subsistencia a lo largo de la evolución humana (Speth 1989; Standford & Bunn 2001). La importancia de los lípidos reside en que son los sustitutos de los glúcidos en el metabolismo humano y se necesitan para sintetizar las lipoproteínas, para la absorción de muchos nutrientes solubles (las vitaminas A, D, E y K), para regular la absorción del oxígeno en los sistemas biológicos y para el funcionamiento de las membranas celulares (Speth 1990).

Los carnívoros y los primates no humanos comparten diferencias y similitudes con nuestro estilo de predación, ya que los primeros son nuestros vecinos y competidores en el dominio alimenticio y a los segundos nos emparentamos filéticamente (Stiner 2002). El comportamiento predador humano es casi único entre los primates, pues, junto con algunos carnívoros, transportamos comida en largas distancias, ocultamos y compartimos el alimento, y procesamos, desde nuestros inicios evolutivos, huesos largos para obtener los nutrientes internos. Algo que nos caracteriza



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

como peculiares en la dinámica trófica de consumo es que orientamos, habitualmente, nuestros objetivos de presa hacia los adultos jóvenes en poblaciones de ungulados, una táctica de selección arriesgada ecológicamente para las cadenas tróficas pues estos individuos son los que garantizan la reproducción en la comunidad animal.

La vida de las sociedades cazadoras recolectoras se ve amenazada por periodos de incertidumbre y de penuria. Estos grupos tratan de reducir por todos los medios ese margen de inseguridad que es propio de todos los nichos ecológicos. La búsqueda de alimentos ricos en carne, especialmente proveniente de la caza, requiere un gran esfuerzo energético para lograr un aporte calórico elevado, pero eso sí, de mucha duda, pues no siempre el éxito está asegurado. De ahí que estos humanos tengan la necesidad de poner en marcha otras estrategias para asegurar su supervivencia.

Ante el periodo de escasez de recursos cárnicos, los cazadores recolectores orientaban sus preferencias alimentarias hacia otro recurso: la grasa (Speth & Spielmann 1983; Mateos 1999). A lo largo del Pleistoceno los grupos humanos desarrollaron una variedad de respuestas unidas a los problemas relacionados con la ingesta marginal de calorías en invierno y principios de la primavera entre las que se encuentran: a) La obtención selectiva de recursos animales y desarrollo de estrategias elaboradas para maximizar la adquisición de grasa a finales del invierno y principios de la primavera; b) La elevada ingesta de lípidos, carbohidratos o proteínas en el momento de estrés biológico para fortalecer las reservas corporales de grasa y c) la obtención selectiva durante el periodo de estrés biológico de alimentos vegetales ricos en grasas y carbohidratos que serán almacenados para los momentos de penuria.

Es de esperar que en los momentos más críticos del año los grupos cazadores-recolectores dispongan de otras estrategias alimentarias en lo que a aporte cárnico se refiere: orientarse a los machos como objetivos de caza preferidos en invierno y a comienzos de la primavera, y hacia las hembras en el verano y otoño, evitando la caza de inmaduros por su poco contenido graso. Otra importante estrategia para incrementar su tasa de ingesta de calorías no proteínicas en primavera es extraer la grasa del tejido esponjoso de la epifisis de las extremidades y de las vertebrales, así como concentrarse en otras especies animales, generalmente las de pequeña talla porque retienen sus niveles de grasa altos. En suma, cuando comienza el periodo de pobreza alimentaria, los cazadores recolectores comienzan a incrementar el uso selectivo de los animales más ricos en grasa y de sus partes esqueléticas más grasas; bajo estrés biológico abandonan el consumo de carne magra, de alimentos ricos en proteínas, y de aquellos que apenas tienen contenido graso o de carbohidratos (Mateos 2005).

La importancia de la Sierra de Atapuerca en nuestro pasado.

Los yacimientos de Atapuerca se han convertido en las últimas décadas en una referencia obligada en los estudios de Evolución Humana. Los yacimientos arqueo-

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

Tlfno: +34 947 040 800

Fax: +34 947 040 810

E-Mail: ana.mateos@cenieh.es

<http://www.cenieh.es>



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
sobre Evolución Humana

paleontológicos contienen un extraordinario registro fósil que abarca desde el final del Pleistoceno inferior hasta el Holoceno, documentando un millón de años de cambios en los ecosistemas, los climas y los modos de vida de los grupos humanos que poblaron la Sierra.

La Sierra de Atapuerca se encuentra a 15 km. de la ciudad de Burgos y forma parte de una pequeña sierra de suaves elevaciones, en torno a unos 1000 metros de altitud. Se sitúa en el Corredor de la Bureba, un paso estratégico entre la Sierra de La Demanda y la Cordillera Cantábrica, y entre dos cuencas hidrográficas, la del río Ebro y la del Duero. Durante miles de años, el corredor de La Bureba ha sido escenario de migraciones de especies animales y poblaciones de homínidos, que se desplazaban desde regiones mediterráneas hacia la Meseta y viceversa. En la actualidad todas las vías de comunicación pasan por el corredor de La Bureba, incluido el Camino de Santiago, que atraviesa la Sierra de Atapuerca.

Esta sierra ha sido testigo de los escenarios de la evolución humana y de algunos de sus pasos desde hace más de un millón de años. Este excepcional conjunto arqueo-paleontológico, con un magnífico y abundante potencial de registro fósil, ofrece el marco de base científica sobre el que establecer nuevos escenarios aún no resueltos en Paleantropología. No obstante, entre las poblaciones de homínidos de TD6 (Gran Dolina, Atapuerca) existe un comportamiento alimentario peculiar y aún por estudiar: el consumo de carne humana de los propios congéneres de *Homo antecessor*. La evidencia de canibalismo hace 900.000 años puede matizar y redefinir la dieta de estos grupos humanos, en función de si estos individuos canibalizados formarían parte de un consumo regular o esporádico (Bermúdez de Castro *et al.* 2004, 2006).

Una peculiar práctica alimentaria: el canibalismo de la Gran Dolina.

Los restos humanos de TD6 se encontraron en un sondeo arqueológico de 7 m² realizado en el yacimiento de la Gran Dolina. Se identificaron más de un centenar de restos humanos de diferentes partes esqueléticas y de un mínimo de nueve individuos (Bermúdez de Castro *et al.* 1997, 2006, 2008; Carbonell *et al.* 2007). Se trata de dientes sueltos y fragmentos de hueso, que presentan numerosas marcas producidas con herramientas de piedra. Los huesos más delgados están astillados y todo parece indicar que fueron tronchados con las manos. Los restos de animales también están muy fragmentados y presentan las mismas marcas producidas por cortes y golpes de utensilios líticos. Todos los restos aparecen mezclados y desordenados en el yacimiento, ocupando todo el espacio excavado.

El hecho indiscutible que se constata es que algunos humanos resultaron ser víctimas de otros humanos de su misma especie, cuyos restos, canibalizados, fueron abandonados y mezclados con otros restos de animales consumidos y con los utensilios líticos que emplearon para procesar los cadáveres. ¿Es posible distinguir si esta práctica responde a un periodo de hambruna o de estrés nutricional, o si, ciertamente,

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

Tlfno: +34 947 040 800

Fax: +34 947 040 810

E-Mail: ana.mateos@cenieh.es

<http://www.cenieh.es>



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

estos homínidos formaron habitualmente parte de la dieta de otros de su misma especie?

Los más de cien restos fósiles humanos encontrados pertenecen a un mínimo de nueve individuos por el momento. De los nueve, siete individuos corresponden a inmaduros con edades comprendidas entre tres y trece años, mientras que los dos restantes pertenecen a adultos jóvenes de entre quince y dieciocho años. Los huesos fósiles de *Homo antecessor* recuperados corresponden a casi todas las áreas del esqueleto (cráneo, tronco, brazos y piernas, manos y pies), a pesar de que algunas partes anatómicas están ausentes o son escasas. Con respecto a los cadáveres de los animales que acompañan a estos humanos, como ya se ha visto, parece que han sufrido una selección de partes del esqueleto con el fin de facilitar el transporte de ciertos cuartos anatómicos a la cueva.

Las evidencias osteológicas que muestran que estos fósiles fueron canibalizados se presentan en forma de abundantes marcas de corte e incisiones en la superficie cortical de los huesos, realizadas por instrumentos líticos, que indican una intensa actividad de descarnación. Algunas de estas huellas son muy características del proceso de descuartizado de cualquier cadáver animal, en este caso humano, como la docena de estrías en uno de los huesos craneales, en la cresta mastoidea del temporal, provocadas en el gesto de cortar el músculo esternocleidomastoideo para separar la cabeza del tronco. Otras estrías muy significativas son las localizadas en la mano, en un hueso denominado metacarpo, cerca del área de inserción del músculo dorsal interóseo, probablemente con el fin de cuartear el miembro superior. Los huesos de la cara han conservado, en la zona de la mejilla, marcas muy intensas para cortar las áreas musculares de la región malar que contienen, entre otros, las inserciones que mueven la nariz y la boca. Las mandíbulas registran numerosas incisiones superficiales de raspado, vestigio del posible desmembramiento del cráneo y, a su vez, de la retirada de tejido de la superficie de la rama mandibular. Las estrías de las costillas se localizan en las zonas de las membranas intercostales y de los músculos torácicos con el fin de seccionarlos y acceder fácilmente a las vísceras. Incluso, los dedos de las manos y pies han conservado estas marcas de corte de descuartizado y descarnación (Bermúdez de Castro *et al.* 2006).

En definitiva, hace aproximadamente unos 900.000 años se ha podido contrastar, de forma rotunda y explícita, un comportamiento de canibalismo en una de las cavidades que alberga la Sierra de Atapuerca, pero su motivación o las causas de la muerte de los individuos canibalizados de *Homo antecessor* quizá nunca lleguemos a conocerlas de manera indiscutible. Si podemos tratar de explicarlo mediante hipótesis referentes al por qué de este consumo de carne humana y llegar a plantear algunas reflexiones sobre este aprovechamiento en función de los estudios paleodemográficos y paleoeconómicos de aquellas poblaciones. El consumo regular de carne humana puede explicarse, además, como un comportamiento repetido a lo largo de cierto tiempo o, por el contrario, como un suceso puntual llevado a cabo sobre cierto número de individuos. Se puede llegar a pensar y plantear que estos homínidos mataran y comieran a los propios componentes de su grupo, pero esta práctica es, con toda probabilidad, anómala e insólita ya que, más bien, estaría ligada a situaciones



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

extremas y asociado al llamado canibalismo de supervivencia o incidental. Sería más factible que los individuos comidos y sus comensales no pertenecieran al mismo grupo.

Es posible que nunca logremos descifrar el verdadero significado de estas prácticas alimentarias, pero la suma de evidencias fósiles y arqueológicas puede hacer que se validen o se modifiquen y replanteen nuevas explicaciones sobre estos hechos. Tratar de interpretar si este canibalismo responde a sucesos esporádicos o recurrentes o si, por el contrario, podría asociarse a una costumbre regular, habitual o prolongada en los modos de vida de *Homo antecessor* es una cuestión que todavía queda por confirmar a la espera de nuevos datos. Ahora sabemos que los comportamientos caníbales también forman parte de nuestro acervo colectivo y nos acercan al pasado remoto de nuestros ancestros.

Corolario

1. La alimentación está en la base de todo proceso biológico. Los organismos para subsistir necesitan desarrollar sus ciclos de entrada y salida de energía, con procesos metabólicos que permiten el aprovechamiento máximo de los nutrientes.

2. El género *Homo* ha sido omnívoro desde sus orígenes, desarrollando estrategias alimenticias diferenciadas según las latitudes y climas en los que vive. Actualmente estamos especializados en dietas muy diversas y adaptadas que incluyen el consumo de un sin fin de especies animales, vegetales y minerales.

3. Los humanos en este viaje evolutivo hemos descubierto algunas ventajas nutritivas y saludables de las distintas variedades de comida y de las miles de maneras de preparación de los alimentos. Casi todo lo que es comestible para nuestro organismo se ha incorporado a la dieta en uno u otro lugar del planeta, en cada diferente cultura. Hoy la explotación y el consumo sostenible de los recursos alimenticios para la población humana es un tema relevante en el futuro de nuestra especie.

Referencias

Aiello, L. 1997. Brains and guts in human evolution: the expensive tissue hypothesis. *Brazilian Journal of Genetics* 20.

Aiello, L., and J. C. K. Wells. 2002. Energetics and the evolution of the genus *Homo*. *Annu.Rev. Anthropol.* 31:323-338.

Aiello, L., and P. Wheeler. 1995. The expensive tissue hypothesis. *Current Anthropology* 36:199-221.

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

Tlfno: +34 947 040 800

Fax: +34 947 040 810

E-Mail: ana.mateos@cenieh.es

<http://www.cenieh.es>



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
sobre Evolución Humana

Ambrose, S. H., and M. A. Katzenberg. (Eds). 2000. *Biogeochemical approaches to Paleodietary analysis*. New York: Kruwer Academic / Plenum Press.

Bermúdez de Castro J, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martínez I and Mosquera M. 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276:1392-1395.

Bermúdez de Castro J, Martínón-Torres M, Carbonell E, Sarmiento S, Rosas A, van der Made J and Lozano M. 2004. The Atapuerca sites and their contribution to the knowledge of human evolution in Europe. *Evolutionary Anthropology* 13:25-41.

Bermúdez de Castro J.M; Márquez B.; Mateos A.; Martínón-Torres M. and Sarmiento S. 2004. *Hijos de un tiempo perdido. La búsqueda de nuestros orígenes*. Colección Ares y Mares. Ed. Crítica. Barcelona. ISBN: 84-8432-545-8. 361 pp.

Bermúdez de Castro J.M^a, Carbonell E., Gómez A., Mateos A., Martínón-Torres M., Muela A., Rodríguez J., Sarmiento S. and 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 (1-6). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.

Bermúdez de Castro J. M^a, Martínón-Torres, M. Mateos A. and Rodríguez, J. 2006. Agresión y muerte entre humanos. El canibalismo. In Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M^a. and Carbonell, E. (Eds.) *Atapuerca. Patrimonio de la Humanidad. 30 años de excavaciones y descubrimientos*. :106-115. Junta de Castilla y León. Valladolid.

Bermúdez de Castro J, Pérez-González A, Martínón-Torres M, Gómez-Robles A, Rosell J, Prado L, Sarmiento S and Carbonell E. 2008. A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *Journal of Human Evolution* 55:729-735.

Bogin, B. 1997. The evolution of human nutrition. In *The Anthropology of Medicine*. Edited by Romanucci-Ross, L., D.E. Moerman and L.R. Tancredi. : 96-142. Bergin & Garvey. London.

Bocherens, H., D. Billiou, A. Mariotti, M. Toussaint, M. Patou-Mathis, D. Bonjean, and M. Otte. 2001. New isotopic evidence for dietary habits of Neandertals from Belgium. *Journal of Human Evolution* 40:497-505.

Bocherens, H., D. G. Drucker, D. Billiou, M.-E. Patou-Mathis and B. Vandermeersch. 2005. Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Césaire I neanderthal: review and use of a multi-source mixing model. *Journal of Human Evolution* 49:71-87.

Carbonell E, Bermúdez de Castro J, Arsuaga JL, Allué E, Bastir M, Benito A, Cáceres I, Canals T, Diez J, van der Made J, Mosquera M, Ollé A, Pérez-González A, Rodríguez J, Rodríguez X, Rosas A, Rosell J, Sala R, Vallverdu J and Verges J. 2005. An early



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
sobre Evolución Humana

Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:5674-5678.

Carbonell E., Bermúdez de Castro J.M., Parés J.M., Pérez-González A., Ollé A., Mosquera M., Cuenca-Bescós G., García N., Granger D.E., Huguet R., Made J., Martínón-Torres M., Rodríguez X.P., Rosas A., Sala R., Stock G.M., Vallverdú J., Vergès J.M., Allué E., Burjachs F., Cáceres I., Canals A., Benito A., Díez C., Lozano M., Mateos A., Navazo M., Rodríguez J., Rosell J., Arsuaga J.L. 2008. The first hominin of Europe, *Nature* vol.452, 27 March 2008 :465-469.

Eaton, B. S., and M. Konner. 1985. Paleolithic nutrition. A consideration of its nature and current implications. *The New England Journal of Medicine* 312:283-288.

Eaton, S. B., S. B. Eaton III, and L. Cordain. 2002. "Evolution, diet and health," in *Human diet. Its origin and evolution*. Edited by P. S. Ungar and M. F. Teaford, pp. 7-18. London: Bergin&Garvey.

Grine F. 1986. Dental evidence for dietary differences in Australopithecus and Paranthropus: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution* 15: 783-822.

Grine F. and Kay R. 1988. Early hominid diets from quantitative image analysis of dental microwear. *Nature* 333: 765-768.

Harris, M.1989. *Bueno para comer. Enigmas de alimentación y cultura*. Alianza Editorial. Antropología. 331pp.

Kaplan, H., and K. Hill. 1992. The evolutionary ecology of food acquisition. In *Evolutionary ecology and human behavior*. Edited by E. A. Smith and B. Winterhalder, :167-202. New York: Aldine de Gruyter.

Kaplan, H., K. Hill, J. Lancaster, and A. M. Hurtado. 2000. A theory of human life history evolution: diet, intelligence and longevity. *Evolutionary Anthropology* 9:156-185.

Larsen, C. S. 2003. Animal source foods and human health during evolution. *Journal of Nutrition* 133:3893-3897.

Leonard, W. R., and M. L. Robertson. 1994. Evolutionary perspectives on human nutrition: the influence of brain and body size on diet and metabolism. *American Journal of Human Biology* 6:77-88.

Leonard, W. R., and M. L. Robertson. 1996. On diet, energy metabolism and brain size in human evolution. *Current Anthropology* 37:125-129.

Leonard, W. R., M. L. Robertson, and J. J. Snodgrass. 2007. Energetic models of human nutritional evolution. In *Evolution of the human diet. The know, the unknown*



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

and the unknowable. Edited by P. S. Ungar, : 344-359. Oxford: Oxford University Press.

Little, J. D. C. 1997. Analysing prehistoric diets by linear programming. *Journal of Archaeological Science* 24:741-747.

Lozano, M. 2005. *Estudio del desgaste a nivel microscópico de los dientes anteriores de los homínidos del yacimiento pleistocénico de Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos)*. Tesis Doctoral Inédita, Universitat Rovira i Virgili. Tarragona.

Lozano, M., J. M. Bermúdez de Castro, M. Martínón, and S. Sarmiento. 2004. Alteraciones y desgaste del esmalte dental de los homínidos del yacimiento de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos). In *Actas del 1º Congreso Peninsular de Estudiantes de Prehistoria, Tarragona, abril de 2003*. Edited by E. Allué, J. Martín, A. Canals, and E. Carbonell, :243-248. Universitat Rovira i Virgili. Tarragona.

Lozano, M., J. M. Bermúdez de Castro, M. Martínón, and S. Sarmiento. 2004. Cutmarks on fossil human anterior teeth of the Sima de los Huesos site (Atapuerca, Spain). *Journal of Archaeological Science* 31:1127-1135.

Lozano, M., Bermúdez de Castro, J.M^a, Carbonell, E. and Arsuaga, J.L. 2009. Non-masticatory uses of anterior teeth of Sima de los Huesos individuals (Sierra de Atapuerca, Spain), *Journal of Human Evolution* 55 : 713–728.

Mateos A. 1999. El consumo de grasa en el Paleolítico Superior. Implicaciones paleoeconómicas: nutrición y subsistencia. *Espacio, Tiempo y Forma, Serie I, Prehistoria* t. 12 -1999 : 159-182.

Mateos A. 2005. Meat and fat: intensive exploitation strategies in the Upper Paleolithic approached from bone fracturing analysis. En Mulville J. y Outram A.K. (Eds). *The Zooarchaeology of fats, oils, milk and dairying*. Proceedings of the 9th Conference of the International Council of Archaeozoology. Oxbow Books. England : 150-159.

Mateos A. and Bermúdez de Castro J.M^a. (e.p.) Theoretical perspectives about human reproduction and evolution. *Current Anthropology*.

Mateos A., Leonard, W.R. and Bermúdez de Castro J.M^a. (en prep.). Energetic requirements of gestation and lactation: sociobiological implications for Pleistocene human populations. *Journal of Human Evolution*

Peters, C. R., and J. C. Vogel. 2005. Africa's wild C4 plant foods and possible early hominid diets. *Journal of Human Evolution* 48:219-236.

Puech PF and Albertini H. 1984. Dental Microwear and Mechanisms en Early Hominids From Laetoli and Hadar. *American Journal of Physical Anthropology* 65: 87-91.



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

Puech PF, Cianfarani F and Ribot F. 1989. Maxillary Canine Microwear in Dryopithecus from Spain. *American Journal of Physical Anthropology* 80: 305-312.

Ragir S. 2000. Diet and Food Preparation: Rethinking Early Hominid Behavior. *Evolutionary Anthropology* 9:153-5.

Richards, M. P., P. B. Pettit, M. C. Stiner, and E. Trinkaus. 2001. Stable isotope evidence for increasing dietary breadth in the european mid-Upper paleolithic. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:6528-6532.

Richards, M. P., R. Jacobi, J. Cook, P. B. Pettit, and C. B. Stringer. 2005. Isotope evidence for the intensive use of marine foods by Late Upper Paleolithic humans. *Journal of Human Evolution* 49:390-394.

Sailer, L. D., S. J. C. Gaulin, J. S. Boster, and J. A. Kurland. 1985. Measuring the relationship between dietary quality and body size in primates. *Primates* 26:14-27.

Standford, C. 2001. Hunting primates: a comparison of the predatory behavior of chimpanzees and human foragers. In *The early human diet: the role of meat*. Edited by C. Standfors and H. Bunn, :122-140. Oxford: Oxford University Press.

Standford, C., and H. Bunn. (Eds.) 2001. *The Early Human Diet: the role of meat*. Oxford: Oxford University Press.

Stiner, M. C., and N. D. Munro. 2002. Approaches to prehistoric diet breadth, demography and prey ranking systems in time and space. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9:181-214.

Stiner, M. C. 2002. Carnivory, coevolution and the geographic spread of the genus *Homo*. *Journal of Archaeological Research* 10:1-63.

Strait, D. S., G. W. Weber, S. Neubauer, J. Chalk, B. G. Richmond, P. W. Lucas, M. A. Spencer, C. Schrein, P. C. Dechow, C. F. Ross, I. R. Grosse, B. W. Wright, P. Constantino, B. A. Wood, B. Lawn, W. L. Hylander, Q. Wang, C. Byron, D. E. Slice, and A. L. Mith. 2009. The feeding biomechanics and dietary ecology of *Australopithecus africanus*. *PNAS*.

Speth, J. D. 1989. Early hominid hunting and scavenging: the role of meat as an energy source. *Journal of Human Evolution* 18:329-343.

Speth, J. D. 1990. Seasonality, resource stress and food sharing in so-called "egalitarian" foraging societies. *Journal of Anthropological Archaeology* 9:148-188.

Speth, J. D. 1991. Nutritional constraints and Late Glacial adaptative transformations: the importance of non-protein energy sources. In *The late Glacial in north-west Europe*. Edited by N. Barton, A. J. Roberts, and D. A. Roe, :169-178. London: C.B.A.



CENIEH

Centro Nacional de Investigación
en Evolución Humana

Speth, J. D., and K. A. Spielmann. 1983. Energy source, protein metabolism and hunter-gatherer subsistence strategies. *Journal of Anthropological Archaeology* 2:1-31.

Sponheimer, M., and J. Lee-Thorp. 1999. Isotopic evidence for the diet of an early hominid *Australopithecus africanus*. *Science* 283:368-370.

Sponheimer, M., D. Ruitter, J. Lee-Thorp, and A. Späth. 2005. Sr/Ca and early hominin diets revisited: new data from modern and fossil tooth enamel. *Journal of Human Evolution* 48:147-156.

Sponheimer, M., B. H. Passey, D. J. Ruitter, D. Guatelli-Steinberg, T. E. Cerling, and J. Lee-Thorp. 2006. Isotopic evidence for dietary variability in the early hominin *Paranthropus robustus*. *Science* 314:980-982.

Teaford, M. F., and P. S. Ungar. 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *PNAS* 97:13506-13511.

Teaford, M. F., P. S. Ungar, and F. E. Grine. 2002. Paleontological evidence for the diets of African Plio-Pleistocene hominins with special reference to early Homo. In *Human diet. Its origin and evolution*. Edited by P. S. Ungar and M. F. Teaford, :143-165. London: Bergin&Garvey.

Ungar, P. S. 2004. Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early Homo. *Journal of Human Evolution* 46:605-622.

Ungar, P. S. 2004. The evolution of human diet: the known, the unknown and the unknowable. *Evolutionary Anthropology*:45-46.

Ungar, P. S. (Ed.). 2007. *Evolution of the human diet. The known, the unknown and the unknowable*. Oxford: Oxford University Press.

Ungar, P. S., F. E. Grine, M. F. Teaford, and S. El Zaatari. 2006. Dental microwear and diets of african early Homo. *Journal of Human Evolution* 50:78-95.

Ungar, P. S., and M. F. Teaford. (Eds). 2002. *Human Diet. Its origins and evolution*. London: Bergin & Garvey.

Ungar, P. S., and M. F. Teaford. 2002. Perspectives on the evolution of human diet. In *Human diet. Its origin and evolution*. Edited by P. S. Ungar and M. F. Teaford, :1-6. London: Bergin&Garvey.

Wrangham, R. W., J. Holland Jones, G. Laden, D. Pilbeam, and N. L. Conklin-Brittain. 1999. The raw and the stolen. Cooking and the ecology of human origins. *Current Anthropology* 40:567-594.