

Estudio paleodemográfico de la población de *Paranthropus boisei* de los yacimientos de Olduvai (Tanzania), East Rudolf y West Turkana (Kenia)

MARTÍNEZ LM, GALBANY J,
PÉREZ-PÉREZ A

Rev. Esp. Antrop. Biol. (2002) **23**: 85-91

Recibido: 17 diciembre 2003

Unidad de Antropología, Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología, Universidad de Barcelona. Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona. E-mail: lmartinez@ub.edu

Palabras clave: paleodemografía, tasa de desgaste, dientes, *Paranthropus boisei*, *Homininae*

En el presente trabajo se estudia el modelo paleodemográfico de la población de *Paranthropus boisei* constituida por los materiales fósiles de los yacimientos de Olduvai (Tanzania), West Turkana (Kenia) y East Rudolf (Kenia). Las estimaciones de edad de muerte de cada individuo se realizaron a partir de la tasa de desgaste dentario oclusal de especímenes de edad conocida de la población de *Homo habilis* de los mismos yacimientos estudiada anteriormente, que se aplicó a todos los dientes de *P. boisei* obteniéndose una edad por individuo que permitió realizar el estudio paleodemográfico de la población. Los resultados obtenidos, aunque limitados por la metodología aplicada, indican una elevada mortalidad en los individuos inmaduros, especialmente en los individuos juveniles, y un patrón demográfico en los primeros intervalos de edad diferente al de las poblaciones del género *Homo* estudiadas.

© 2004 Sociedad Española de Antropología Física

Introducción

La estimación de la edad y sexo en los individuos de poblaciones antiguas es una de las principales limitaciones que presentan los estudios paleodemográficos (Hassan, 1981; Weiss, 1973). Los criterios para estimar la edad de los individuos se basan en la comparación de diferentes caracteres de los individuos inmaduros con tablas de estándares basados en patrones de desarrollo modernos. El desarrollo de la dentición, es un buen indicador de la edad fisiológica de los individuos, aunque una vez erupcionados todos los dientes permanentes no es posible la estimación de edad mediante la comparación con estas tablas de desarrollo. Algunos autores (Mann, 1968) han estimado edades aproximadas en poblaciones paleolíticas basándose en la comparación del desgaste de dientes posteriores con poblaciones modernas de edad conocida. Aunque la tasa de desgaste de la dentición puede ser una herramienta muy útil para estimar edades, hay que tener en cuenta también que depende no sólo del tipo de dieta, sino también de la utilización paramasticatoria de los dientes, de la dureza y grosor del esmalte y de la edad de muerte de los individuos de una población (Bermúdez de Castro *et al.*, 2003; Martínez *et al.*, 2004).

El objetivo de este artículo es estimar las pautas de mortalidad por edades en la población de *Paranthropus boisei*. En la muestra disponible de esta especie no están suficientemente representados los individuos subadultos, sin desgaste oclusal, que permitan estimar la altura total teórica de las coronas dentarias, tal como pudimos realizar para *H. habilis* (Martínez *et al.*, 2004). Por ello, no disponemos de una estimación de la tasa de desgaste de *P. boisei* y consideramos la posibilidad de utilizar los valores obtenidos para *Homo habilis*. La alimentación y la abrasividad de la dieta, factores de los que depende el desgaste oclusal de los dientes, podría ser distinto en ambas especies, ya que en general se considera que *P. boisei* tendría una

dieta mucho más abrasiva que *H. habilis* como consecuencia de adaptaciones biológicas y culturales distintas: una dieta eminentemente vegetariana en *P. boisei* y mayoritariamente carnívora en *H. habilis*. Esta dicotomía no está claramente establecida y se basa tan solo en las diferencias de tamaño dentario entre ambas especies que sugieren que la tasa de desgaste tendría que ser mayor en *Paranthropus* que en *Homo*. Sin embargo, una dieta abrasiva, en la que el alimento necesita más tiempo para ser procesado en la boca, debe compensarse con un mayor grosor del esmalte. Además, las asociaciones *dieta vegetal – alta abrasividad – dientes grandes* y *dieta carnívora – baja abrasividad – dientes pequeños* podría no ser tan clara. La tasa de desgaste (velocidad en mm/año con que se reduce la altura de la corona del diente), que no depende del grosor de esmalte, será más lenta en el esmalte que en la dentina. Entre los Homínidos actuales los chimpancés y gorilas tienen el esmalte más fino que el orangután y los humanos, lo que refleja adaptaciones alimentarias. Cuando la dieta es altamente abrasiva, el esmalte tiende a ser más grueso; lo que retrasa la exposición de dentina y sus posibles consecuencias patológicas (caries, abscesos, etc.).

Material y método

La muestra estudiada está formada por réplicas de todas las piezas dentales de *P. boisei* procedentes de los yacimientos de Olduvai, West Turkana y East Rudolf. Por tanto, actualmente constituyen todo el material disponible de esta especie en África del Este. Las réplicas se realizaron a partir de las colecciones originales depositadas en los Museos Nacionales de Kenia (Nairobi) y Tanzania (Dar es Salaam). El protocolo de obtención de muestras está descrito en diversos artículos (Martínez et al., 2001; Galbany et al., 2004). Los moldes dentarios obtenidos se metalizaron con una fina capa de oro, de 400 Å de grosor, mediante un diodo de *Sputtering*.

La muestra final analizada de la especie *Paranthropus boisei* es de 39 individuos: 3 individuos procedentes de West Turkana, datados en $1,8 \pm 0,10$ ma (Kibunja et al., 1992) (KNM-WT 18600, KNM-WT-17396 y KNM-WT 17400), 32 individuos de East Rudolf (KNM-ER 1171, KNM-ER 1467, KNM-ER 1469, KNM-ER 1477, KNM-ER 1509, KNM-ER 1804, KNM-ER 1816, KNM-ER 2601, KNM-ER 3229, KNM-ER 3230, KNM-ER 1820, KNM-ER 3737, KNM-ER 3885, KNM-ER 3886, KNM-ER 3887, KNM-ER 3891, KNM-ER 3952, KNM-ER 1819, KNM-ER 5429, KNM-ER 5431, KNM-ER 5677, KNM-ER 6080, KNM-ER 15930, KNM-ER 15940, KNM-ER 15950, KNM-ER 7727, KNM-ER 25520, KNM-ER 404, KNM-ER 729, KNM-ER 733, KNM-ER 801 y KNM-ER 802) (Day et al., 1976; Brown et al., 2001) y 4 individuos de Olduvai (OH 30, OH 38, OH 3 y OH 5) (Tobias, 1965, 1991).

Para estimar la edad de los individuos analizados se tomó una fotografía de la cara bucal de cada pieza con una cámara digital con una resolución de 2240×1680 píxels, situando la superficie del diente paralela al objetivo de la cámara, de tal forma que se observase claramente la altura de la corona, desde la línea amelo-cementaria hasta la cúspide más alta o hasta el borde oclusal más prominente. En cada imagen se incluyó una escala milimétrica a la misma altura que la superficie vestibular fotografiada. La medición de la altura de la corona se realizó con el programa *Sigma Scan Pro5* de *SPSS*. Al mismo tiempo, se consignaron variables descriptivas del diente estudiado (pieza, maxilar y lado) y del individuo (edad y sexo), cuando era posible utilizando los datos de los propios museos de procedencia, comprobados y corregidos posteriormente a partir de las descripciones bibliográficas de los materiales y mediante en análisis y caracterización de cada pieza dentaria para los materiales descritos.

Aunque todos los individuos están representados por restos dentarios, no se pudo calcular la edad de toda la muestra, ya que algunos individuos presentaban sólo dientes deciduales, no erupcionados o muy fragmentados. Es el caso de KNM-WT-17396 con un M3 probablemente no erupcionado (Brown et al., 2001), KNM-ER 2601 y KNM-ER 3886 con m2 deciduos,

KNM-ER 6080 con un M2 permanente no erupcionado y KNM-ER 3891 con piezas fragmentadas. Así la muestra inicial de 39 individuos se vio reducida a 33 individuos a los que se les pudo asignar una edad a partir de las tasas de desgaste (ρ) calculadas para *H. habilis* ($\rho = 2,2161$ mm/año para los caninos y $\rho = 0,6114$ mm/año para el resto de la dentición (Martínez *et al.*, 2004). La edad final del individuo se estimó como el promedio de todas las edades obtenidas para cada diente de dicho individuo (Tabla 1).

Tabla 1. Edades estimadas para los especímenes de *P. boisei* usando las tasas de desgaste dentario calculadas para *H. habilis* (Martínez, 2004)

Individuo	Edad estimada	Individuo	Edad estimada
KNM-WT-18600	11,26	KNM-ER-6080	
KNM-WT-17396		KNM-ER-1819	22,44
KNM-WT-17400	12,51	KNM-ER-5429	12,58
KNM-ER-1171	16,30	KNM-ER-5431	12,32
KNM-ER-1467		KNM-ER-5677	21,07
KNM-ER-1469	29,17	KNM-ER-15930	15,03
KNM-ER-1477	3	KNM-ER-15940	20,55
KNM-ER-1509	19,83	KNM-ER-15950	20,28
KNM-ER-1804	14,32	KNM-ER-25520	18,18
KNM-ER-1816	10,00	KNM-ER-7727	16,55
KNM-ER-2601		KNM-ER-404	20,51
KNM-ER-3229	17,07	KNM-ER-729	16,39
KNM-ER-3230	8,55	KNM-ER-733	15,37
KNM-ER-1820	3,00	KNM-ER-801	21,71
KNM-ER-3737	9,53	KNM-ER-802	12,65
KNM-ER-3885	13,92	OH 38	18,89
KNM-ER-3886		OH 30	4
KNM-ER-3887	26,20	OH 3	4
KNM-ER-3891		OH 5	11,99
KNM-ER-3952	9,79		

Resultados y discusión

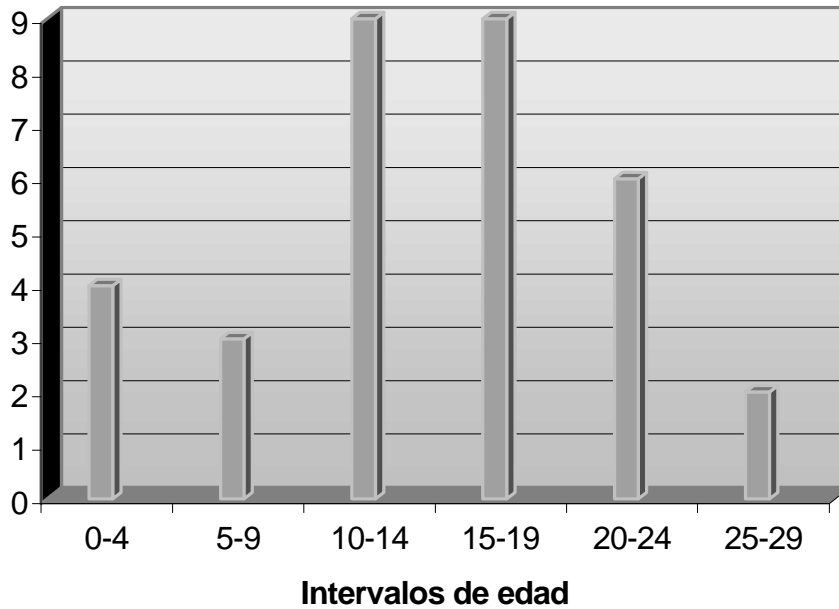
Para realizar el estudio paleodemográfico se asumió que la muestra estudiada es representativa de la población de *P. boisei* y que la población era homogénea y estable en el momento de la deposición de los restos (Weiss, 1973; Hassan, 1981).

Los individuos con edad estimada se clasificaron en intervalos de edad de 5 años (Tabla 2, Figura 1). La distribución de la población así obtenida muestra una probabilidad de muerte más elevada en los individuos juveniles y subadultos. Como en otras series osteológicas, la representación de los individuos infantiles está probablemente subestimada debido a una posible preservación diferencial de sus restos o a su acumulación sesgada en los yacimientos (Hassan, 1981; Weiss, 1973). Aunque este es un aspecto a tener en cuenta en la interpretación de los resultados, los estudios paleodemográficos de otras colecciones osteológicas, antiguas y recientes, generalmente presentan las mismas limitaciones (Weiss, 1973; Trinkaus, 1995; Wolpoff, 1979; Bermúdez de Castro y Nicolás, 1997).

Tabla 2. Distribución detallada de los individuos de la población en intervalos de edad de 5 años (WT, West Turkana; ER, East Rudolf; OH, Olduvai)

0-4	5-9	10-14	15-19	20-24	25-29
ER-1477	ER-3230	WT-18600	ER-1171	ER-1819	ER-3887
ER-1820	ER-3737	WT-17400	ER-1509	ER-5677	
OH-30	ER-3952	ER-1804	ER-3229	ER-15940	
OH-3		ER-1816	ER-15930	ER-15950	
		ER-3885	ER-7727	ER-404	
		ER-5429	ER-733	ER-801	
		ER-5431	ER-729		
		ER-802	ER-25520		
		OH-5	OH-38		
4	3	9	9	6	1

Figura 1. Distribución de la población de *P. boisei* de los mismos yacimientos.



La edad media de muerte de *P. boisei* es de 14,7 años, probablemente sea una edad sobrestimada si tenemos en cuenta la poca representatividad de individuos neonatos e infantiles de la población. Además, es una edad ligeramente superior a la descrita para *H. habilis* (12,84 años, Martínez et al., 2004) y también para *H. neanderthalensis* (13,3 años, Wolpoff 1979). En cambio, la edad media de muerte estimada para *Australopithecus* de Sudáfrica, 19,8 años (McKinley, 1971), sería superior a la estimada aquí para *P. boisei*.

A partir de la distribución por edades de la población se construyó la tabla de vida que incluye ambos sexos (Tabla 3). La tabla de vida muestra: 1) el número de muertes en cada intervalo de 5 años (D_x); 2) la proporción de muertes en los mismos intervalos (d_x); 3) los supervivientes de una edad concreta (l_x); 4) la probabilidad de muerte (q_x); 5) el número de años vividos por los supervivientes en un intervalo (L_x), 6) el número de años totales vividos

Estudio paleodemográfico de *Paranthropus boisei*

por la cohorte después de una cierta edad (T_x) y 7) la esperanza de vida, o media de años vividos después de una cierta edad (E_x).

Tabla 3. Tabla de vida de la población de *P. boisei* de los mismos yacimientos.

Intervalos de edad	D_x	d_x	l_x	q_x	L_x	T_x	e^0_x
0-4	4	12,121	100,000	0,12121212	469,69697	1492,42424	14,9242424
5-9	3	9,091	87,879	0,10344828	416,666667	1022,72727	11,637931
10-14	9	27,273	78,788	0,346	325,757576	606,060606	7,692
15-19	9	27,273	51,515	0,529	189,393939	280,30303	5,441
20-24	6	18,182	24,242	0,75	75,7575758	90,9090909	3,75
25-29	2	6,061	6,061	1	15,1515152	0	0
	33				1492,42424		

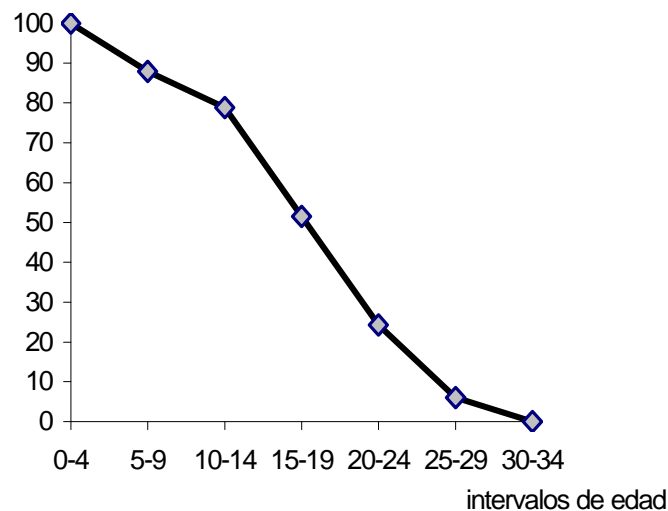


Figura 2. Pauta de extinción de *Paranthropus boisei* (l_x).

Los supervivientes en cada edad concreta (l_x), permiten representar la pauta de extinción de la población (Figura 2) y establecer comparaciones con otras poblaciones fósiles representativas (Figura 3), como *Homo habilis* de los mismos yacimientos (Martínez *et al.*, 2004), *Homo neanderthalensis* (Krapina, Wolpoff 1979), *Homo heidelbergensis* (Atapuerca, Bermúdez de Castro y Nicolás, 1997) y *Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus* (McKinley, 1971). Suponiendo que todas las muestras tienen las mismas limitaciones en la representación de los primeros intervalos de edad de los individuos neonatos, es *Paranthropus boisei* quien presenta una mayor mortalidad en los individuos infantiles, diferenciándose así del género *Homo*. Teniendo en cuenta la reducida longevidad de las series consideradas, esta diferencia podría suponer una diferencia significativa en la transición de *Homo habilis* hacia un patrón

demográfico más parecido a otros miembros del género *Homo* y diferente a *Paranthropus* como consecuencia de un mayor cuidado de las crías, lo que habría permitido en *Homo* una mayor supervivencia y mejor adaptación al medio.

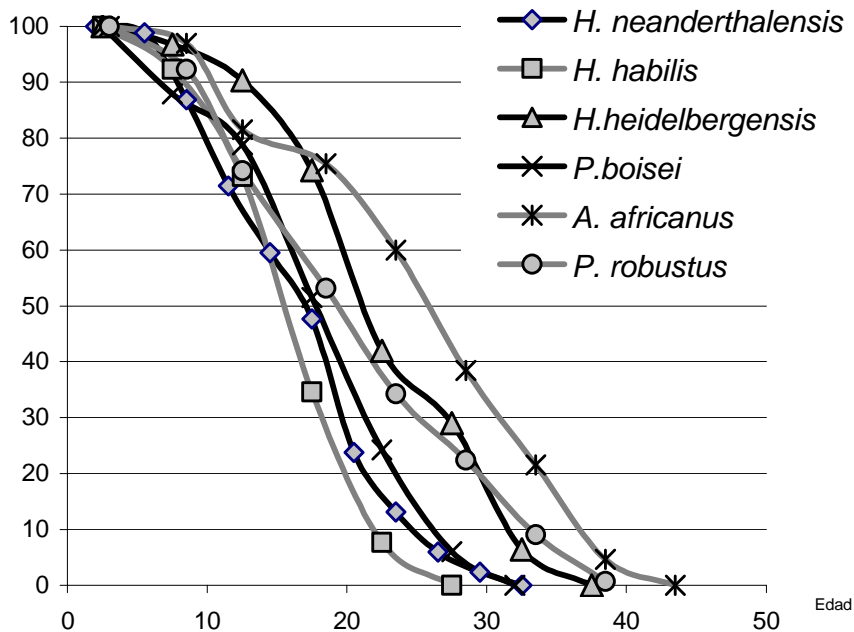


Figura 3. Comparación de la pauta de extinción de *Paranthropus boisei* con diferentes pautas de extinción de poblaciones paleolíticas de África y Europa: *Homo heidelbergensis* de Atapuerca (Bermúdez de Castro, 1997), *Homo neanderthalensis* de Krapina (Wolpoff, 1979), *Homo habilis* (East Rudolf y Olduvai, Martínez et al., 2004) y *Australopithecus africanus* y *Paranthropus robustus* (McKinley, 1971))

Queda por resolver la cuestión de si la tasa de desgaste de *Homo habilis* es apropiada para *Paranthropus boisei*. Si se tratase de una subestimación de la tasa de desgaste real, las edades de muerte estimadas serían superiores a las reales y, por tanto, la pauta de extinción real mostraría una edad media de muerte más baja, lo que diferenciaría aún más a *P. boisei* de *H. habilis*. Por ello, consideramos que las conclusiones son válidas, a pesar de las limitaciones en la preservación de las muestras osteológicas que ya hemos indicado.

Agradecimientos

Este trabajo se incluye en el marco de financiación de los proyectos BMC2000-0538 y BMC2002-10475E que permitieron la obtención de los moldes estudiados en las diversas instituciones depositarias de las colecciones de dientes de Homínidos consultadas. Los análisis realizados se enmarcan en un proyecto amplio de caracterización del patrón de microestriación dentaria y de la dieta de estas poblaciones.

Bibliografía

- BERMÚDEZ DE CASTRO JM y NICOLÁS ME (1997) Palaeodemography of the Atapuerca- SH Middle Pleistocene Hominid Sample. *J. of Hum. Evol.* **33**: 333-355.

- BERMÚDEZ DE CASTRO JM, MARTINÓN-TORRES M, SARMIENTO S, LOZANO M, ARSUAGA JL y CARBONELL E (2003) Rates of anterior tooth wear in Middle Pleistocene hominins from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**: 11992-11996.
- BROWN B, BROWN FH & WALKER A (2001) New Hominids from the Lake Turkana Basin, Kenya. *J. Hum. Evol.* **41**: 29-44.
- DAY MH, LEAKEY REF, WALKER AC & WOOD BA (1976) New hominids from East Turkana, Kenya. *Am. J. Phys. Anthrop.* **45**: 369-436
- GALBANY J, MARTÍNEZ LM, PÉREZ-PÉREZ A, (2004) Tooth replication techniques, SEM imaging and microwear analysis in primates: methodological obstacles. *Anthropologie* **42** (1): 5-12
- HASSAN FA, (1981) Prehistoric Mortality: The Palaeodemographic Approach. En: *Demographic Archaeology*. New York Academic Press. pp: 95-123
- KIBUNJIA M, ROCHE H, BROWN FH & LEAKEY RE (1992) Pliocene and Pleistocene archeological sites west of Lake Turkana, Kenya. *J. Hum. Evol.* **23**: 431-438
- KINLEY K (1971) Survivorship in Gracile and Robust Australopithecines: A demographic Comparison and Proposed Birth Model. *Am. J. Phys. Anthrop.* **34**: 417-426.
- MANN AE (1968) The paleodemography of *Australopithecus*. Ph. D. Thesis University of California, Berkeley.
- MARTÍNEZ LM, LÓPEZ-AMOR HM, PÉREZ-PÉREZ A (2001) Microestriación dentaria y alteraciones del esmalte dentario en Homininos Plio-Pleistocénicos de Laetoli y Olduvai (Tanzania). *Rev. Esp. Antrop. Biol.* **22**: 61-72.
- MARTÍNEZ LM, GALBANY J, PÉREZ-PÉREZ A (2004) Palaeodemography and dental microwear of *Homo habilis* from East Africa. *Anthropologie* **42** (1) (en prensa)
- TOBIAS, PV (1967) The cranium of *Australopithecus boisei*. *Olduvai Gorge* (2). Cambridge University Press. pp. 264.
- TOBIAS, PV (1991) The skulls, endocast and teeth of *Homo habilis*. *Olduvai Gorge* (4). Cambridge University Press. pp. 921.
- TRINKAUS, E (1995) Neandertal Mortality Patterns. *J. Archaeolo. Sci.*, **22**: 121-142.
- WEISS, KM (1973) Demographic Models For Anthropology, *Memoirs of the Society for American Archaeology* **27**, *Am. Antiq.* 38(2), part 2.
- WOLPOFF MH (1979) The Krapina Dental Remains. *Am. J. Phys. Anthrop.* **50**: 67-114

Abstract

We have studied the palaeo-demographic structure of the *Paranthropus boisei* population from the sites of Olduvai Gorge (Tanzania), West Turkana and East Rudolf (Kenya). The estimation of the age at death of the individuals was done using the rate of dental occlusal wear previously estimated for *Homo habilis* from the same sites. The population extinction pattern obtained shows a high mortality rate in immature individuals, specially in juveniles. The results also suggest that a distinct infant mortality rate can be ascertained for *P. boisei* compared to the Paleolithic *Homo* populations.

Paleodemographic analysis of the *Paranthropus boisei* population from the sites of Olduvai (Tanzania), East Rudolf and West Turkana (Kenia)

Key words: Paleodemography, wear rate, teeth, *Paranthropus boisei*, *Homininae*