

# Promjene dentalnog kompleksa kod kasnopleistocenskih hominina u Europi s posebnim osvrtom na kulturno-ekološke čimbenike.

---

Vidas, Lia

Master's thesis / Diplomski rad

2021

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Humanities and Social Sciences / Sveučilište u Zagrebu, Filozofski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:131:291370>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-10-16**



Sveučilište u Zagrebu  
Filozofski fakultet  
University of Zagreb  
Faculty of Humanities  
and Social Sciences

Repository / Repozitorij:

[ODRAZ - open repository of the University of Zagreb  
Faculty of Humanities and Social Sciences](#)



**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU**

**Filozofski fakultet**

Odsjek za arheologiju

DIPLOMSKI RAD

**PROMJENE DENTALNOG KOMPLEKSA KOD  
KASNOPLEISTOCENSKIH HOMININA U EUROPI S POSEBNIM  
OSVRTOM NA KULTURNO-EKOLOŠKE ČIMBENIKE**

Lia Vidas

Mentor: dr.sc. Ivor Karavanić

Komentor: dr.sc. Ivor Janković

Zagreb, 2021.

*Na ovom mjestu htjela bih zahvaliti svima koji su pridonijeli izradi ovog rada. Mentorima prof.dr.sc. Ivoru Karavaniću i prof.dr.sc. Ivoru Jankoviću hvala na uvažavanju mojih želja oko teme rada, na omogućenoj literaturi te svim stručnim komentarima i prijedlozima koji su uvelike poboljšali njegovu kvalitetu. Veliko hvala i doc.dr.sc Nikoli Vukosavljeviću za komentare i sudjelovanje u komisiji. Puno hvala i prijateljici Luciji Fundurulić na jezičnim ispravcima. Hvala i svim prijateljima i kolegama koje sam stekla tijekom studija. Zahvaljujem i svojim roditeljima na svojoj podršci kako tijekom pisanja rada, tako i tijekom cijelog školovanja. Naposljetku, zahvale upućujem i Marku za iskazano strpljenje, podršku i nesebičnost u svakom trenutku.*

## SADRŽAJ

1. UVOD .....	1
2. PALEOEKOLOGIJA KASNOPLEISTOCENSKE EUROPE.....	3
MIS 5.....	6
MIS 4.....	8
MIS 3.....	10
MIS 2.....	12
3. OSNOVE DENTICIJE KASNOPLEISTOCENSKIH POPULACIJA I MOGUĆNOSTI ANALIZE .....	14
4. PREGLED ANALIZA DENTALNIH UZORAKA KASNOPLEISTOCENSKIH HOMININA U EUROPI .....	20
ANALIZE MORFOLOGIJE, RASTA I RAZVOJA .....	20
ANALIZE PATOLOGIJA .....	23
ANALIZE TROŠENJA.....	24
Makroskopsko trošenje .....	25
Mikroskopsko trošenje.....	27
Neprehrambene strije i interproksimalno* trošenje .....	30
5. REZULTATI ANALIZA U KONTEKSTU EKOLOGIJE I KULTURA KASNOG PLEISTOCENA.....	34
6. ZAKLJUČAK.....	45
RJEČNIK .....	48
POPIS LITERATURE .....	54
POPIS PRILOGA .....	70

## 1. UVOD

Nastojanja arheologa da se rekonstruira život u prošlosti traju već više od stoljeća. Ta nastojanja se jednako toliko usavršavaju, mijenjaju i rastu kao što raste i količina informacija s kojima raspolažemo. Paleolitik je, kao najstarije, najdulje i informacijama najoskudnije razdoblje, možda i najzanimljivije jer uvijek ima prostora za značajne promjene i otkrića. Arheolozi i paleoantropolozi koji proučavaju ovo razdoblje, iz najmanjih komadića velikog mozaika ljudske prošlosti i evolucije, moraju izvući što više podataka. Tako uz ostatke materijalne kulture i zooarheološke ostatke, neizostavnu ulogu igraju i ljudski ostaci koji, iako još uvijek malobrojni i fragmentirani u vremenu i prostoru, predstavljaju bogat i direktan zapis života. Među njima, ističu se dentalni ostaci koji su najbrojniji, ali i najbolje očuvani zbog svog specifičnog sastava (Hillson 2005: 146, 158, 206; Janković Šešelj 2019a: 331). Na njima se može primijeniti širok spektar analiza, od makroskopskih i deskriptivnih, do mikroskopskih i kvantificiranih koje nam ponekad mogu reći je li osoba bila dešnjak ili ljevjak. U svakom slučaju, radi se o korisnom alatu za sva arheološka razdoblja, a posebice u paleolitiku u kojem su podaci vezani za ponašanje važni za što egzaktniju interpretaciju.

Pitanje odnosa neandertalaca i ranih modernih ljudi u središtu je pozornosti prapovijesne arheološke znanosti dugi niz godina. Koliko su nam neandertalci bili bliski, koliko se njihovo ponašanje razlikovalo od našega, jesu li ih prvi moderni ljudi na tlu Europe susretali te kakva je bila priroda tih susreta, samo su neka od pitanja na koje možda nikada nećemo dobiti siguran i detaljan odgovor. Ipak, svakim novim fosilnim nalazom i svakom novom metodom upotpunjujemo kompleksnu slagalicu života izumrlih hominina. U tom su slučaju dentalne analize od iznimne važnosti jer su pokazale da mogu poljuljati dugogodišnje teorijske pretpostavke poput one da su neandertalci isključivo mesojedi (Pérez-Pérez et al. 2003; El Zaatari et al. 2011; Henry et al. 2011; Hardy et al. 2012; Henry et al. 2014; Radini et al. 2016). U arheološkoj i paleoantropološkoj znanosti neandertalske populacije se često strogo odvajaju od anatomski modernih ljudi, bez obzira na to smatraju li ih istraživači istom ili različitim vrstama. Zanimljiv pristup bio bi promatrati kasnopleistocenske populacije kao cjelinu, odnosno kao neodvojiv dio kompleksnog ekosustava bez obzira na njihovu strogu taksonomsku odrednicu. Način na koji su lovačko-skupljačke zajednice u kasnom pleistocenu organizirale svoj život, lov, migracije te

dokazi brige za stare i nemoćne članove zajednice govore u prilog sposobnosti tih zajednica za adaptaciju. Posebno zato što je to razdoblje obilježeno značajnim klimatskim oscilacijama, a ekološke niše u kojima populacije tada žive određuju mnoge komponente u njihovim životima. Fenomen tehnološkog napretka u gornjem paleolitiku zasigurno je jedan veliki iskorak u ljudskoj evoluciji, ali ne treba umanjivati ni stotine tisuća godina tijekom kojih su neandertalci preživjeli u Europi.

Klima i ekološki čimbenici imaju jednu od ključnih uloga u kontekstu mnogih parametara ljudskog preživljavanja u pleistocenu, a sezonalnost i dostupnost resursa uvjetuju mobilnost, veličinu i socijalnu organizaciju populacija (Grine 2007: 292). Iako brojne ljudske aktivnosti nisu ostavile trag u arheološkom zapisu, litičke industrije, ostaci faune sa modifikacijama te ljudski fosilni ostaci pričaju priču o adaptaciji, promjeni i preživljavanju. Stoga, ovaj rad obuhvaća razdoblje kasnog pleistocena u Europi uključujući klimatske, ekološke čimbenike te ljudske, posebice dentalne, ostatke, a cilj je kroz analize dentalnih ostataka hominina tog vremena upotpuniti sliku njihova života te po mogućnosti naći uzročno-posljedične veze za neke fenomene. Na temelju rezultata novih metoda i istraživanja na polju dentalne paleoantropologije, sagledat će se dosadašnji kontekst paleolitičkih populacija te ukazati na možebitne novosti koje taj kontekstualni okvir mijenjaju i nadopunjuju.

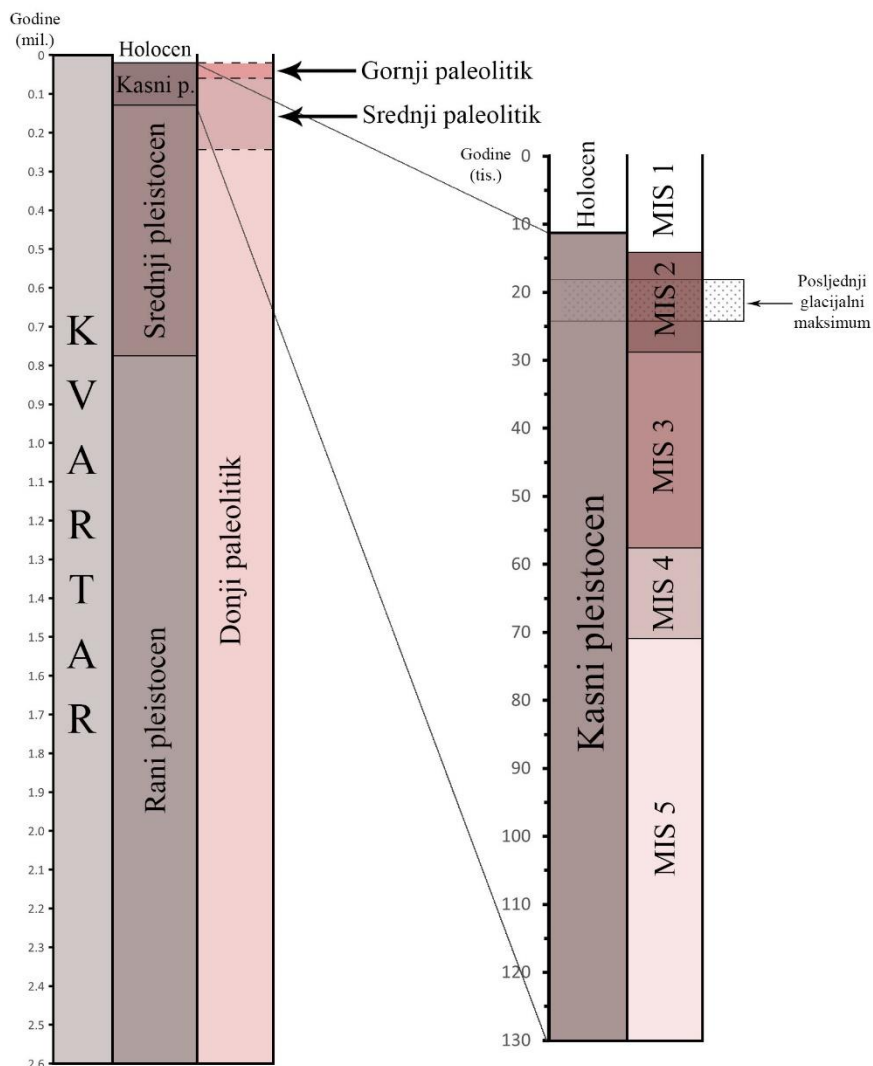
## 2. PALEOEKOLOGIJA KASNOPLEISTOCENSKE EUROPE

U našim pokušajima da rekonstruiramo život u prošlosti, a posebice u vrijeme pleistocena, koristimo se znanjima i rezultatima mnogih znanosti. U kontekstu strategija preživljavanja i socijalne organizacije paleolitičkih lovačko-skupljačkih zajednica, okoliš je igrao jednu od ključnih uloga. Stoga, paleookolišne i klimatske studije čine neizostavan dio tog kompleksnog mozaika. Ti se podaci prikupljaju iz različitih izvora, a nerijetko se odnose samo na određene regije te je rekonstrukcija globalnih ili samo europskih obrazaca vrlo zamršen zadatak. Ipak, do danas su provedena brojna istraživanja na temelju kojih možemo dobiti uvid u klimatske prilike u pleistocenskoj Europi. Uzorkovanje se najčešće provodi na ledenim jezgrama, dubokomorskim oceanskim sedimentima te kontinentalnim peludnim jezgrama (van Andel, Tzedakis 1996: 481). Također, speleotemi\*<sup>1</sup> i praporni sedimenti sadrže informacije o prošlim okolišima (Feurdean et al. 2014: 2; Surić 2018).

Kronološki okvir ovoga rada obuhvaća razdoblje kasnog pleistocena (*Tablica 1*). Sam pleistocen je starija epoha subere kvartara koja prethodi trenutnom razdoblju holocena, a traje od 2.588 do 0.0117 milijuna godina prije sadašnjosti (Gibbard, Head 2010: 152; <http://struna.ihjj.hr/naziv/pleistocen/31722/#naziv> ). U okviru arheološke kronologije obuhvaća razdoblje paleolitika. Dodatno se dijeli na donji, srednji i gornji (<http://struna.ihjj.hr/naziv/kvartar/31729/#naziv> ) ili na rani, srednji i kasni pleistocen. U geološkoj te arheološkoj literaturi ti su stupnjevi dodatno podijeljeni na takozvane stadije izotopa kisika (eng. *marine isotope stage - MIS* ili *oxygen isotope stage - OIS*) koji su preciznije određene klimatske i kronološke kategorije definirane na temelju promjena u udjelima kisikovih izotopa u dubokomorskim sedimentima (Lisiecki, Raymo 2005). Razdoblje kasnog pleistocena naziva se i zadnjim glacijalnim ciklusom te obuhvaća stadije izotopa kisika 5, 4, 3, 2 i početka 1 . Točnije, započinje oko 130 tisuća godina prije sadašnjosti, a završava oko 11 700 godina prije sadašnjosti krajem mlađeg drijasa i početkom epohe holocena (<https://www.britannica.com/science/Pleistocene-Epoch> ).

---

<sup>1</sup> oznaka \* u tekstu označava pojam čije se detaljnije objašnjenje ili definicija mogu naći u rječniku na kraju rada.



Tablica 1. Kronologija kvartara i kasnog pleistocena (izradila L. Vidas, prema: Lisiecki, Raymo 2005, Gibbard, Head 2010; <http://struna.ihjj.hr/naziv/kvartar/31729/#naziv> ).

Tijekom cijelog kvartara izmjenjuju se hladnija razdoblja, tj. glacijali te toplija razdoblja, tj. interglacijali, a upravo je vrijeme kasnog pleistocena jedno od najhladnijih i najvarijabilnijih (Finlayson 2004: 135-136). Stoga se unutar kategorija stadija izotopa kisika mogu definirati klimatske fluktuacije koje nazivamo stadijali, a koji predstavljaju zahlađenje te interstadijali koji predstavljaju toplije uvjete (Churchill 2014: 109). Izmjenu interstadijala i stadijala moguće je objasniti uz pomoć tzv. Dansgaard/Oeschger ciklusa\*, a pojedini stadijali vežu se i uz Heinrichove događaje\* (Churchill 2014: 108). Generalno gledajući, hladne i suhe faze pogodovale su razvoju i širenju otvorenih okoliša tundre, stepe i polupustinja, dok su topliji i vlažniji intervali povezani sa širenjem termofilnog drveća i makije (Churchill 2014: 158). Proučavanje paleoklimatoloških uvjeta na tisućljetnoj razini kompleksan je, ali neophodan zadatak koji nam



Godine (tis.)	Prosječne ljetne temperature	Prosječna razina mora (u odnosu na današnju)	Najrašireniji tip vegetacije	Najrašireniji životinjski rodovi
MIS 1				
MIS 2	6 do 9 °C	do -120 m	Polupustinje i stepe, južna migracija borealnih šuma, refugiji na Balkanu, Pirinejskom i Apeninskom poluotoku	<i>Mamuthus, Bos, Megaloceros</i> , u refugije migriraju <i>Ursus, Vulpes, Meles...</i>
MIS 3	7 do 20 °C	- 50 do 80 m	Na sjeveru grmovite tundre, u središnjoj Europi mješovite šume, na jugu otvorene listopadne šume i mediteranske zajednice	Vrlo heterogeno, ovisno o vegetaciji rodovi <i>Mamuthus, Stephanorhinus, Bos, Equus, Dama, Cervus, Rangifer, Sus...</i>
MIS 4	2 do 13 °C	- 80 do 100 m	Na sjeveru polarne pustinja, u ostatku Europe otvorene tundre i hladne stepe	Stepski biljojedi, rodovi <i>Mamuthus, Stephanorhinus, Bos, Ovibos, Equus, Rangifer, Megaloceros</i>
MIS 5a	15 do 19 °C	- 50 do 70 m	Na sjeveru šume četinjača, u središnjoj Europi listopadne šume, na jugu mješavina listopadnih šuma i mediteranskih rodova	<i>Mamuthus, Stephanorhinus, Bos, Capreolus Rangifer, Megaloceros, Cervus, Dama</i>
MIS 5b	5 do 16 °C	- 40 do 70 m	Otvorene tundre, na jugu polupustinje i stepe	<i>Mamuthus, Stephanorhinus, Bos, Rangifer, Megaloceros, Cervus</i>
MIS 5c	10 do 20 °C	-20 do 40 m	Na sjeveru šume četinjača, u središnjoj Europi listopadne šume, na jugu mješavina listopadnih šuma i mediteranskih rodova	<i>Mamuthus, Stephanorhinus, Bos, Capreolus Rangifer, Megaloceros, Cervus, Dama</i>
MIS 5d	7 do 20 °C	- 40 do 60 m	Otvorene tundre, na jugu polupustinje i stepe	<i>Mamuthus, Stephanorhinus, Bos, Rangifer, Megaloceros, Cervus</i>
MIS 5e	16 do 25 °C	+ 5 do 6 m	Crnogorične šume, na jugu mediteranska vegetacija	<i>Stephanorhinus, Hippopotamus, Palaeoloxodon, Dama, Capreolus, Megaloceros, Cervus, Bos</i>

Tablica 2. Karakteristike pojedinih stadija izotopa kisika (izradila L. Vidas, prema: van Andel, Tzedakis 1996; Lisiecki, Raymo 2005; Otto-Bliesener et al. 2006; Sommer, Nadachowski 2006; Krueger 2011; Churchill 2014; Feurdean et al. 2014; Badino et al. 2020).

omogućava procjene godišnjih temperatura zraka ili površine mora, količinu padalina te visine mora što je sve utjecalo na sastav i rasprostiranje vegetacije i životinjskog svijeta, a posljedično tome i na kretanja, ekologiju te na kraju preživljavanje ili izumiranje ljudskih populacija (van Andel, Tzedakis 1996: 481-482).

Iz tog razloga ovdje iznosim kratak pregled pojedinih stadija izotopa kisika (dalje u tekstu: MIS) s naglaskom na temperaturne oscilacije, sastav vegetacije i rasprostranjenost životinja na prostoru Europe (*Tablica 2*).

## MIS 5

MIS 5 traje od otprilike 130 tisuća godina prije sadašnjosti do otprilike 71 tisuće godina prije sadašnjosti (Lisiecki, Raymo 2005) te se dodatno dijeli na 5 faza, tj. od MIS 5e do MIS 5a (Krueger 2011: 31). MIS 5e naziva se i zadnjim interglacijalnim periodom te Eem ili Riss-Würm interglacijalom (El Zaatari 2007:14), a traje od 130 do 117 tisuća godina prije sadašnjosti (Krueger 2011: 31). Radi se o toplom razdoblju između kraja Riss glacijala tijekom MIS 6 i početka Würm glacijala u MIS 5d. U svega nekoliko tisuća godina, temperature zraka povećale su se za 10 do 15 stupnjeva Celzija, a ledeni pokrov se drastično smanjio, razine mora bile su od 5 do 6 metara više od današnjih te je temperatura mora, primjerice na Mediteranu, bila viša do 3 stupnja Celzija nego danas (van Andel, Tzedakis 1996: 489; Krueger 2011: 32). Vrijednosti izotopa kisika pokazuju kako je u ovom periodu količina globalnog leda bila najmanja u posljednjih 730 tisuća godina (Churchill 2014: 161).

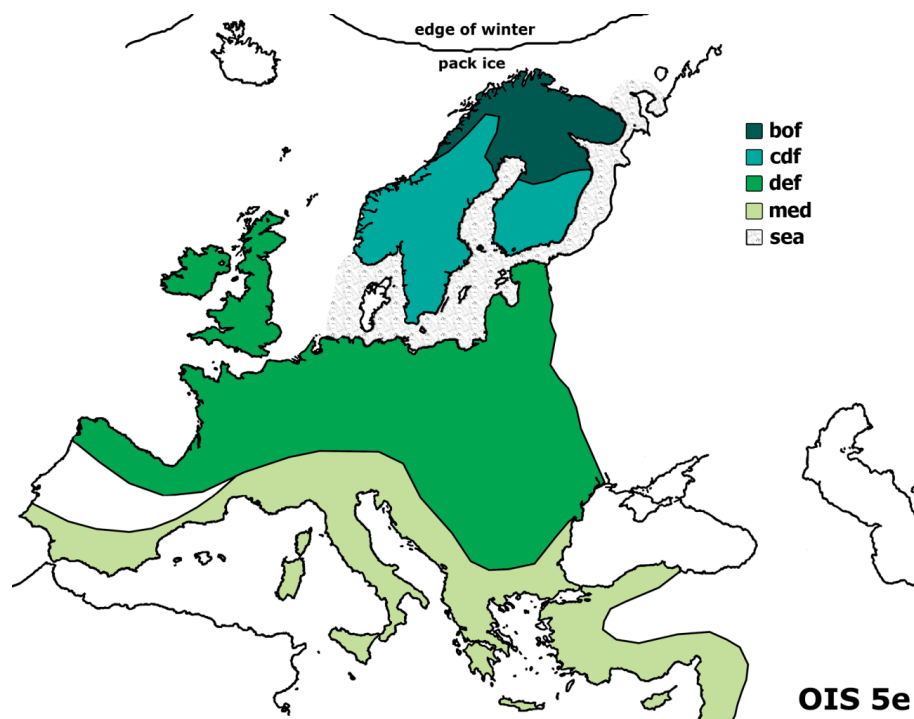
Tijekom tog interglacijala postupno se šire šumske vegetacije, od crnogoričnih rodova borova (*Pinus*) i breza (*Betula*) do listopadnih rodova hrasta (*Quercus*), brijesta (*Ulmus*), jasena (*Fraxinus*), johe (*Alnus*), ljeske (*Corylus*) i tise (*Taxus*) (Krueger 2011: 32-33; El Zaatari 2007: 16). Na samom jugu Europe razvijaju se i mediteranske vrste poput masline (*Olea*) i pistacija (*Pistacia*) (Krueger 2011: 33; El Zaatari 2007: 16). Pojas mediteranske klime u ovo vrijeme je vrlo širok na što ukazuju različite vrste grmlja poput maklena (*Acer monspessulanum*), vatrenog trna (*Pyracantha coccinea*), bršljana (*Hedera helix*) i božikovine (*Ilex*) (Churchill 2014: 161).

Među faunom se ističu polutropski rodovi poput nosoroga (*Stephanorhinus*) i vodenkonja (*Hippopotamus*) koje sežu i do Engleske, a arktička fauna, poput mamuta (*Mammuthus*), obitava još sjevernije (Krueger 2011: 32). Brojni šumski otvoreniji okoliši bili su staništa različitim

ungulatima poput jelena lopatara (*Dama dama*), srne (*Capreolus capreolus*), jelena (*Cervus elaphus*) i divovskog jelena (*Megaloceros giganteus*), ali i europskom bizonu (*Bison priscus*), turu (*Bos primigenius*), divljoj svinji (*Sus scrofa*) te šumskom slonu (*Palaeoloxodon antiquus*) (Churchill 2014: 169).

Ostatak MIS 5 karakteriziran je kao rani glacialni period, a traje od 117 do oko 71 tisuće godina prije sadašnjosti (Krueger 2011: 33). Faze 5d i 5b su stadijali tijekom kojih vladaju hladni i suhi uvjeti: širi se kontinentalni led, do Europe dopire manje sunčeve radijacije te se šire različite porodice trava čime okoliš postaje otvorenijeg tipa tundre (Krueger 2011: 33-34). Na sjeveru Europe srednje ljetne temperature iznosile su oko 8, a u središnjoj Europi oko 14 stupnjeva Celzija (Krueger 2011: 34). Na jugu Europe vegetacija prelazi u pustinjske i stepske tipove sa širenjem roda pelina (*Artemisia*) te rijetkim drvećem (bor, breza, vrba (*Salix*)) (Krueger 2011: 34). Faze 5c i 5a predstavljaju interstadijale s umjerenijim klimatskim uvjetima tijekom kojih otvorene tundre Skandinavije postaju tundre s brezama i borovima, a u ostatku sjeverne Europe šire se četinjače kao što su bor, jela (*Abies*) i smreka (*Picea*) (Krueger 2011: 35; El Zaatari 2007: 21). U središnjoj Europi ponovno se šire listopadne šume hrasta, ljeske i graba (*Carpinus*), a južno od Alpa okoliš je mješavina listopadnih šuma i mediteranskih vrsta (Krueger 2011: 35; El Zaatari 2007: 21). Iako su interstadijalne, ove dvije faze nikada nisu dosegnule visoke vrijednosti MIS 5e interglacijala (Krueger 2011: 36).

U ovom razdoblju na prostoru Europe žive ljudske populacije ranih neandertalaca (Finlayson 2004: 59; Krueger 2011: 6), a najpoznatiji lokaliteti koji uključuju njihove fosilne ostatke su Saccopastore (Italija), Scladina (Belgija) i Krapina (Hrvatska) (El Zaatari 2007: 14; Fiorenza 2009: 42, Krueger 2011: 92).



Slika 1. Karta Europe tijekom interglacijala MIS 5e (prema: Fiorenza 2009: 44).  
 Legenda: bof= borealna šuma, cdf= mješovita šuma, def= listopadna šuma, med= crnogorična mediteranska šuma (prevela L.Vidas).

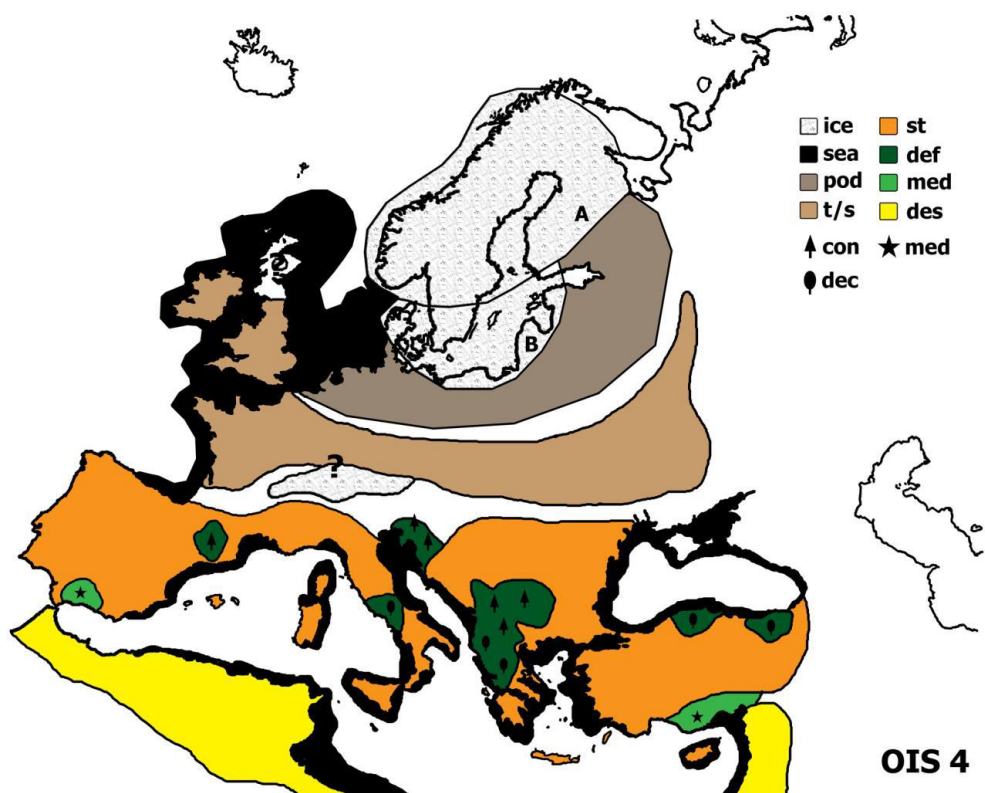
#### MIS 4

Započeto klimatsko pogoršanje iz završnih faza MIS 5, nastavlja se u fazi MIS 4 koja traje između 71 i 57 tisuća godina prije sadašnjosti (Lisiecki, Raymo 2005). Radi se o značajno hladnom periodu bez izraženih interstadijala (Krueger 2011: 36). Dolazi do velikog porasta globalnog leda, ali još ne doseže razmjere kao u zadnjem glacijalnom maksimumu (Krueger 2011: 36; van Andel, Tzedakis 1996: 491). Zbog takvih uvjeta, na cijelom kontinentu dolazi do generalne deforestacije, a na južnim granicama ledenog pokrova (sjever Poljske, Njemačke, Nizozemska i Belgija) formiraju se polarne pustinje (Krueger 2011: 37). U ostatku Europe prevladava mozaik otvorenih tundri i vegetacije hladnih stepa uz nekoliko šumovitih refugija na jugu kontinenta (Krueger 2011: 37). Zone permafrosta u srednjim geografskim širinama omogućavale su razvoj različitih trava (*Poaceae*), šaša (*Carex*), lobodovki (*Chenopodioideae*) i pelina (Churchill 2014: 173). Uz već spomenute refugije šumske vegetacije, na Mediteranu se razvijaju polupustinje s vrlo niskim udjelom drveća te s povećanim udjelom roda pelina (Krueger 2011: 37). Srednje godišnje temperature bile su oko 13 stupnjeva niže od današnjih, a one na površini mora oko 4 stupnja niže

(El Zaatari 2007: 22). Diljem kontinenta značajno je manje padalina te se stoga klima definira kao suha kontinentalna (El Zaatari 2007: 23).

U oštroj i hladnoj klimi ovog razdoblja, među faunom se ističu veliki stepski biljojedi poput vunastog mamuta (*Mammuthus primigenius*), stepskog nosoroga (*Stephanorhinus hemitoechus*), vunastog nosoroga (*Coelodonta antiquitatis*), stepskog bizona (*Bos priscus*), muflona (*Ovibos moschatus*), roda konja (*Equus*), divovskog jelena (*Megaloceros giganteus*) i soba (*Rangifer tarandus*) (Churchill 2014: 183-184, tablica 7.1).

Tijekom faze MIS 4, na teritoriju Europe obitavaju klasični neandertalci, a neki od fosilnih nalaza koji se datiraju u to razdoblje su Regourdou, Combe Grenal (Francuska), Grotta Guattari (Italija), Subalyuk (Mađarska) (El Zaatari 2007: 21; Fiorenza et al. 2019:175; Fiorenza et al. 2020: 65).



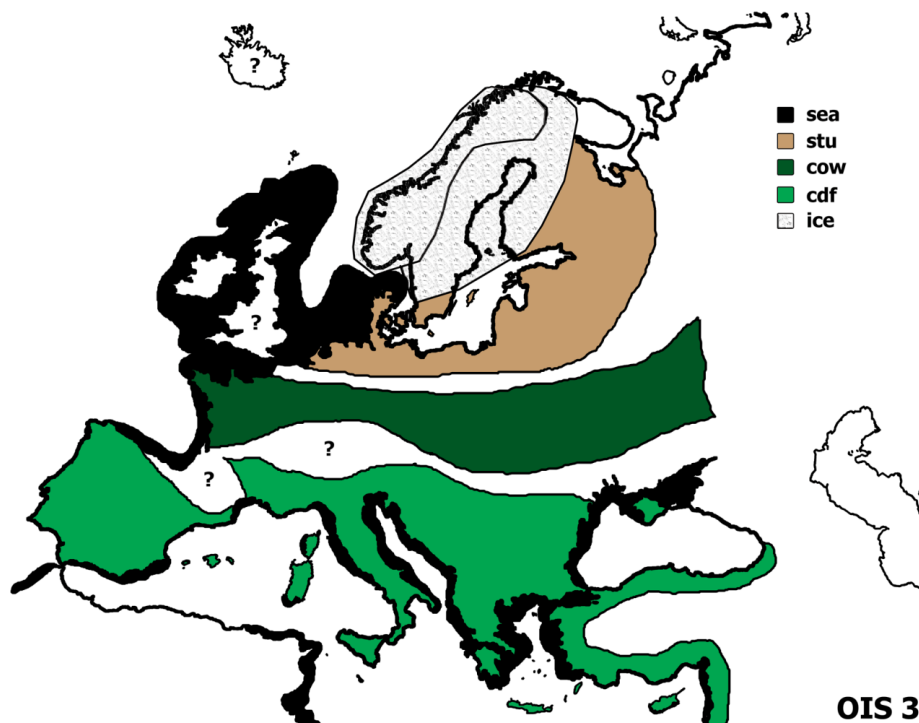
Slika 2. Karta Europe tijekom kasne MIS4 faze (prema: Fiorenza 2009: 45).  
 Legenda: ice= ledenjaci, sea= obalne ravnice, pod= polarna pustinja, t/s= mozaik tundre i stepe, st= suhe stepe, def= listopadne šume, med= mediteranske crnogorišne šume, des= pustinje, con= šume četinjača (prevela L.Vidas)

### MIS 3

MIS 3 traje od 57 do 29 tisuća godina prije sadašnjosti (Lisiecki, Raymo 2005), a karakterizira ga poboljšanje klimatskih uvjeta nakon MIS 4 iza kojeg slijedi dugoročni trend postepenog pogoršanja klime s naglim i čestim oscilacijama (Krueger 2011: 38, Badino et al. 2020: 9). Budući da kronološki obuhvaća razdoblje izumiranja neandertalaca te migracije ranih modernih ljudi u Europu, jedan je od najbolje istraženih i opisanih perioda zadnjeg glacijalnog ciklusa. Na njegovom početku dolazi do povlačenja ledenjaka te se smanjuje količina globalnog leda koja se ponovno počinje nagomilavati prema kraju ovog stadija (van Andel, Tzedakis 1996: 493). Razina mora fluktuirala je između 50 i 80 metara ispod današnjih razina (van Andel, Tzedakis 1996: 493). O nestabilnosti MIS 3 govore i podaci iz grenlandskih ledenih jezgara u kojima je zabilježeno minimalno 12 značajnijih klimatskih zatopljenja (Krueger 2011: 38). Jedan od uzročnika su nagle promjene u atmosferskom tlaku iznad Grenlanda koje označavaju prijelaz iz hladnih u toplije faze koje traju oko tisuću godina, a nazvane su Dansgaard-Oeschger ciklusi (Badino et al. 2020: 9-10). Heinrichovi događaji također su jedan od važnijih katalizatora ovih promjena jer se, uslijed topljenja ledenjaka i otpuštanja velike količine slatke vode u oceane, drastično mijenjaju temperature, morske struje i kontinentalni uvjeti (Krueger 2011: 38). Tako primjerice, u toplijim fazama temperature naglo rastu između 5 i 8 stupnjeva Celzija, a što utječe i na dizanje i spuštanje morskih razina (Krueger 2011: 38). Zbog relativno blage klime dolazi i do značajnijeg povlačenja fenoskandinavskih ledenjaka (El Zaatari 2007: 24). Ovako učestale i kratkotrajne klimatske promjene otežavaju rekonstrukciju vegetacije jer drveće i biljke ne stignu migrirati u sjeverna područja (Krueger 2011: 39). Ipak, za sjevernu Europu se pretpostavlja okoliš grmovite tundre s brezom, vrbom i borovicom (*Juniperus*), dok su u podalpskom području i u istočnoj Francuskoj prevladavali bor, smreka i breza (Krueger 2011: 39). Na jugozapadu Njemačke rasli su breza, bor te u manjoj mjeri borovica, a u Italiji i Grčkoj otvorene listopadne šume hrasta, ljeske, bukve i brijesta (Krueger 2011: 40). Na jugu se razvijaju brojne mediteranske šume otvorenog karaktera (El Zaatari 2007: 27). S druge strane, u vremenima hladnijih faza, šume se povlače, a šire se travnate stepe (El Zaatari 2007: 26). Na područjima oko Karpata (Austrija, Češka, Slovačka, Mađarska, Rumunjska) postoje dokazi o zajednicama tajge, tj. o velikoj raznolikosti i crnogoričnih i listopadnih vrsta (Feurdean et al. 2014: 8-9). Kao jedna od najraznolikijih geografskih cjelina u ovome periodu navodi se jugoistočna Europa koja je dobrim dijelom planinska (Dinaridi, Rodopi),

a s druge strane nizinska (Karpatska i donja dunavska kotlina) (Obreht et al. 2017:1-2). Tako se na Balkanskom poluotoku dugo zadržava mediteranska, a u nizinama u unutrašnjosti kontinentalna klima (Obreht et al 2017: 2). Na ovu regiju snažno je utjecala i erupcija kampanijskog ignimbrita (CI) /Y5 tefre čiji se slojevi mogu naći i datirati u ovoj regiji prije oko 40 tisuća godina (Obreht et al. 2017: 26). Nakon erupcije zabilježen je snažniji utjecaj sibirske anticiklone na području donjeg toka Dunava što je uzrokovalo sušu i hladniju klimu tijekom kasnog MIS 3 (Obreht et al. 2017: 26). S druge strane, na zapadnom dijelu balkanskog polutokoka dolazi do promjene smjera zapadnih vjetrova uslijed čega klima postaje vlažnija i toplija (Obreht et al. 2017: 26). Budući da je MIS3 vrlo dinamično i raznoliko razdoblje, među faunom se pojavljuju uglavnom već navedene vrste, ovisno o geografskoj regiji.

U dijelu ovog stadija, na prostoru Europe, koegzistiraju dvije morfološki različite ljudske populacije: neandertalci koji tijekom ovog razdoblja izumiru i rani moderni ljudi koji koloniziraju Europu (van Andel, Davies 2003). Fosilni nalazi neandertalaca iz ove faze uključuju nalazišta La Quina, St. Cesairé (Francuska), Zaffaraya, El Sidrón (Španjolska), Spy, Engis (Belgija), Vindija (Hrvatska) i druge (El Zaatari 2007: 24). Skupina nalaza ranih modernih ljudi u Europi uključuje



**OIS 3**  
 Slika 3. Karta Europe tijekom tople faze MIS3 (prema: Fiorenza 2009: 47).  
 Legenda: sea=obalne ravnice, stu= grmovite tundre, cow= šume četinjača, cdf= mješovite šume, ice= ledenjaci (prevela L. Vidas).

nalazišta Mladeč, Dolní Věstonice, Pavlov (Češka), Brassempouy, Les Rois (Francuska), Grotte des Enfants (Italija), Peștera cu Oase (Rumunjska), Bacho Kiro (Bugarska) i druge (Trinkaus et al. 2003: 11235; Krueger 2011: 159, Hublin et al. 2020: 302).

## MIS 2

MIS 2 datira se između 29 i 14 tisuća godina prije sadašnjosti (Lisiecki, Raymo 2005). Njegova definirajuća karakteristika jest razdoblje zadnjeg glacijalnog maksimuma koji na globalnoj razini traje između 30 i 16.5 kalibriranih tisuća godina prije sadašnjosti, a u Europi između 24 i 17 kalibriranih tisuća godina prije sadašnjosti (Lisiecki, Raymo 2005; Badino et al. 2020: 18). Značajno širenje leda zabilježeno je na Pirenejima, Alpama, Apeninima, Karpatima i Balkanu, a razina površine mora pada i do 120 metara ispod današnje te je, primjerice, Britansko otočje spojeno s ostatkom Europe (Otto-Bliesener et al. 2006: 2527; Badino et al. 2020: 18). Prapor je široko rasprostranjen sediment, a veže se za suhu i hladnu klimu te povećanu snagu vjetra (Badino et al. 2020: 19). Također, povezan je sa smanjivanjem šumskog pokrivača i širenjem polupustinja i stepa (Badino et al. 2020: 19). U tom smislu, zbog jakog hlađenja sjevernih geografskih širina dolazi do značajne južne migracije i redukcije borealnih šuma (Otto-Bliesener et al. 2006: 2526). Vlaga zraka u atmosferi pada za oko 18%, a prosječna dubina snijega na kontinentu se udvostručila (Otto-Bliesener et al. 2006: 2530).

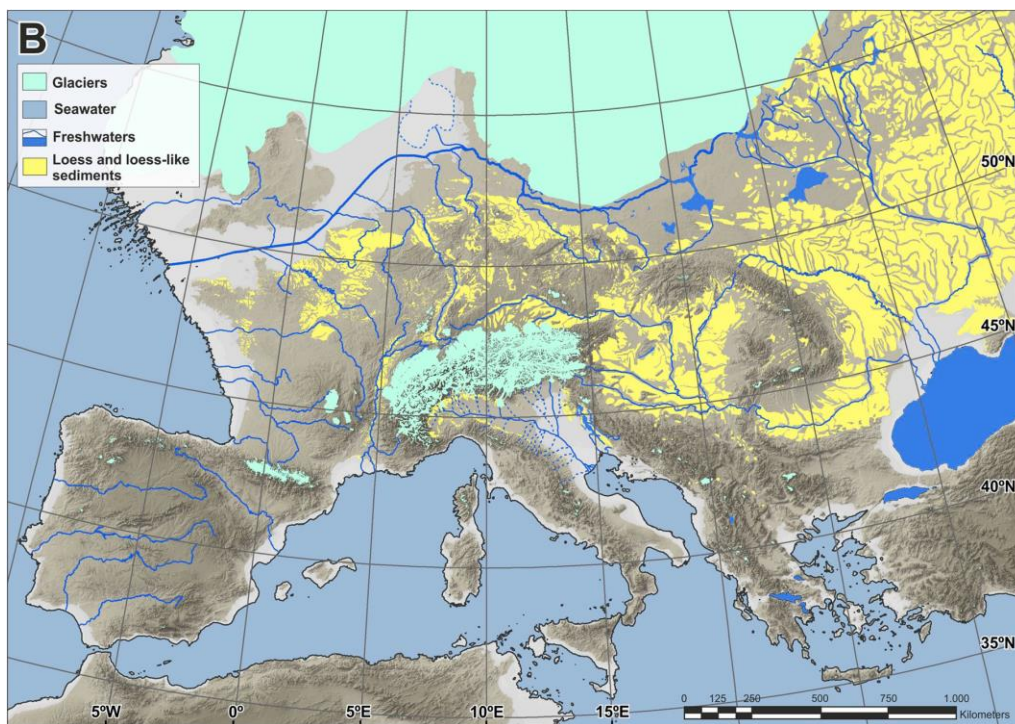
U vrijeme ovih ekstremnih uvjeta većina Europe je nenaseljiva (Finlayson 2004: 198). Stoga, većina toplokrvnih životinja umjerenog pojasa preživljava u južnim refugijima Pirenejskog, Apeninskog i Balkanskog poluotoka koji kasnije postaju centri rekolonizacije Europe (Sommer, Nadachowski 2006: 252). Na primjer, vrste poput smeđeg medvjeda (*Ursus arctos*), lisice (*Vulpes vulpes*) i jazavca (*Meles meles*) tijekom zadnjeg glacijalnog maksimuma opstaju na mediteranskim poluotocima, a prije i poslije nastanjuju središnju Europu (Sommer, Nadachowski 2006: 253). U južne refugije migriraju i megafaunalne vrste poput mamuta i divovskih jelena (Sommer, Nadachowski 2006: 255), ali im se populacije značajnije smanjuju što dovodi do njihovog izumiranja u Europi krajem pleistocena (Stuart et al. 2004: 688).

MIS 1 započinje oko 14 tisuća godina prije sadašnjosti te dijelom obuhvaća i razdoblje holocena (Lisiecki, Raymo 2005). Tijekom njega dolazi do završetka epohe pleistocena završetkom mlađeg drijasa oko 11 700 godina prije sadašnjosti ( <http://railsback.org/FQS/FQSHolocene&MIS1->



[01.pdf](#) ). Nakon mlađeg drijasa klima se poboljšava, dolazi do ponovnog zatopljenja i povećanja šumskog pokrivača na sjeveru Euroazije (Doughty et al. 2010: 1)

Na prostoru Europe, u završnim fazama kasnog pleistocena, obitavaju populacije modernih ljudi. Neka od značajnijih nalazišta na kojima su pronađeni njihovi fosilni ostaci su Šandalja II (Hrvatska), Aurignac, Farincourt, Isturitz (Francuska), Grub/Kranawetberg (Austrija), Dolní Věstonice (Češka), Sunghir (Rusija), Arene Candide, Villabruna (Italija) (Richards et al. 2001: 6530; Pettitt et al. 2003: 16; Teschler-Nicola et al. 2004: 230; Vercellotti et al. 2008: 143; Krueger 2011: 159; Janković et al. 2012: 90).



*Slika 4.* Karta Europe tijekom zadnjeg glacijalnog maksimuma (prema: Badino et al. 2020: 17).

### 3. OSNOVE DENTICIJE KASNOPLEISTOCENSKIH POPULACIJA I MOGUĆNOSTI ANALIZE

Zubi su brojčano najbolje zastupljen anatomske element u fosilnoj građi paleolitičkih ljudskih populacija (Janković, Šešelj 2019a: 331). Jedan od razloga je njihov kemijski sastav, točnije činjenica da se sastoje od i do 99% anorganskih tvari te se stoga, za razliku od kostiju, lakše odupiru tafonomskim procesima (Hillson 2005: 146, 158). Zbog svoje dobre očuvanosti, često su izvor brojnih informacija te su stoga razvijene različite metode i analize za njihovo proučavanje.

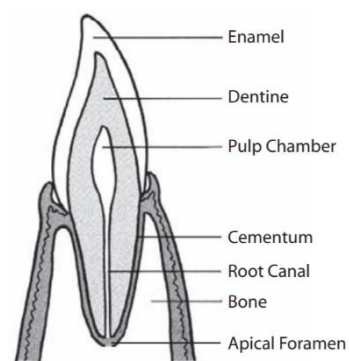
Ipak, za razumijevanje rezultata tih analiza i za njihovo kvalitetno uključivanje u arheološke rasprave, važno je poznavanje osnova biologije zuba, kao i njihove građe te nekih specifičnih karakteristika određenih populacija.

Dentalni kompleksi sisavaca građeni su od kostiju gornje i donje čeljusti, zuba koji rastu unutar dijelova čeljusti koje zovemo alveole, temporomandibularnog zgloba i mastikatornih mišića (Hillson 2005: 10; Emes et al. 2011: 37). Cjelovit set zuba jedne jedinke naziva se denticija, a sastoji se od dva dentalna luka, tj. dva reda zuba, po jedan u svakoj čeljusti (Hillson 2005: 10). Ta dva dentalna luka su simetrična (Hillson 2005: 10), a primati imaju četiri kategorije zuba u trajnoj denticiji: sjekutići, očnjaci, pretkutnjaci i kutnjaci (Janković, Šešelj 2019a: 331). U mliječnoj denticiji od navedenih kategorija nema pretkutnjaka (Janković, Šešelj 2019a: 331). Radi lakšeg snalaženja, dentalni luk se često dodatno dijeli na prednji ili anteriorni kojeg sačinjavaju sjekutići i očnjaci te na stražnji ili posteriorni kojeg sačinjavaju pretkutnjaci i kutnjaci (Hillson 2005: 11). Kod suvremenih ljudskih populacija, mliječni zubi rastu od otprilike 6. mjeseca do 2.5 godine života nakon čega kreće proces njihova trošenja, da bi se oko 6. godine života počeli zamijenjivati trajnim zubima (Liversidge 2016: 160).

Različite biološke kategorije imaju različit broj zuba kao i različit broj određenih kategorija zuba te se iz tog razloga za određenu vrstu koriste takozvane dentalne formule. U skraćenom obliku, one govore koliki broj i kojih zuba se nalazi u  $\frac{1}{4}$  (kvadrantu) denticije, tj. jednoj strani dentalnog luka. Primjerice, dentalna formula plemena hominini u koje spadaju i ljudi, glasi: *2I, 1C, 2P, 3M* što bi značilo da se jedna strana dentalnog luka sastoji od: dva sjekutića (eng. *incisor*), jednog očnjaka (eng. *canine*), dva pretkutnjaka (eng. *premolar*) i tri kutnjaka (eng. *molar*) (Janković, Šešelj 2019a: 332). Budući da se radi o  $\frac{1}{4}$  denticije, možemo zaključiti da hominini ukupno imaju

8 sjekutića, 4 očnjaka, 8 pretkutnjaka i 12 kutnjaka, tj. 32 zuba (White, Folkens 2005: 128). Također, svaki zub se može zasebno obilježiti i to na način da se prvo navede strana luka kojem pripada (L za lijevu/*left* ili R za desnu/*right*), zatim skraćenica kategorije zuba (I, C, P ili M) te redni broj te kategorije na način da se on za zub gornje čeljusti superskriptira, a za zub donje čeljusti subskriptira (White, Folkens 2005: 128). Na primjer, lijevi gornji drugi sjekutić bilježi se kao LI<sup>2</sup>, a desni donji treći kutnjak kao RM<sub>3</sub>. Iznimku čine pretkutnjaci koji se u paleoantropološkoj literaturi označavaju brojkama 3 i 4 jer je tijekom evolucije primata došlo do redukcije njihovog broja, tj. prva dva pretkutnjaka se gube (Janković, Šešelj 2019a: 332). Za mliječnu denticiju se pak koriste mala slova te ispred svake kategorije zuba slovo d (eng. *deciduous*) pa tako dentalna formula mliječne denticije za ljude glasi 2di, 1dc, 2dm (Janković, Šešelj 2019a: 332).

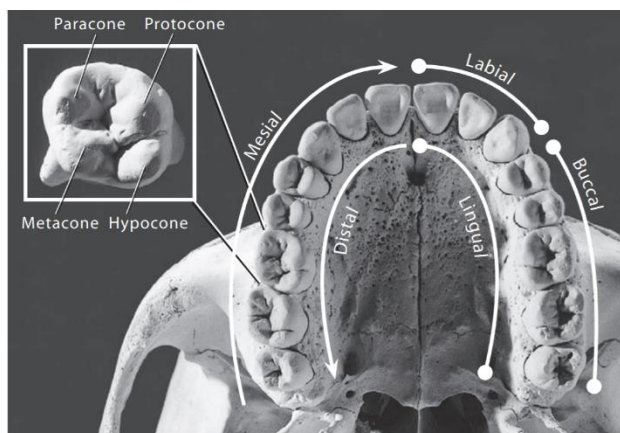
Osnovni elementi anatomije svakog zuba su kruna\* i korijen\* (Hillson 2005: 8). Kruna je dio koji strši u usnoj šupljini, a korijen se nalazi unutar koštanih alveola (Hillson 2005: 8). Vanjsku površinu zubne krune\* prekriva caklina\* koja nastaje procesom amelogeneze\*, a korijen prekriva cement\* (Hillson 2005: 8). Ispod oba se nalazi glavno gradivno tkivo zuba, tvrdi i otporni dentin\* koji okružuje pulpu\*, jedino živo tkivo u zubu (Hillson 2005: 8).



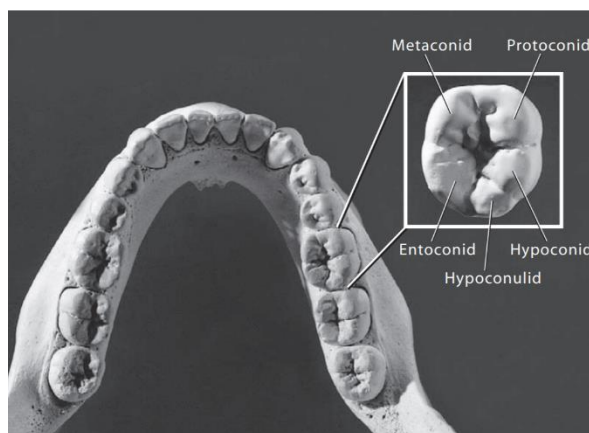
Slika 5. Anatomija zuba (prema: White, Folkens 2005: 130).

Važno je napomenuti i da svaka od kategorija zuba ima drugačiju morfologiju po kojoj ih je vrlo lako prepoznati. Tako su primjerice krune sjekutića ravne i oštre te svi imaju po jedan korijen (White, Folkens 2005: 134). S druge strane, krune očnjaka su konične i oštrije, korijeni su im nešto duži od sjekutića te također svi imaju po jedan korijen (White, Folkens 2005: 134). Krune pretkutnjaka su zaobljenog oblika te su niže od zuba anteriorne denticije, ali i manje od krune kutnjaka (White, Folkens 2005: 136). Gornji prvi pretkutnjaci ponekad imaju dva korijena, dok ostali imaju po jedan korijen (White, Folkens 2005: 136). Morfologija krune kutnjaka je najkompleksnija, ali i najveća. Obično su kvadratnog ili trapezoidnog oblika te imaju 4 do 5

dentalnih kvržica\* od kojih svaka ima svoj naziv (White, Folkens 2005: 136). Kvržice kutnjaka gornje čeljusti su protocone\*, hypocone\*, paracone\* i metacone\*, a donje protoconid\*, hypoconid\*, metaconid\*, entoconid\* i hypoconulid\* (Janković, Šešelj 2019a: 332). Gornji kutnjaci uglavnom imaju po tri korijena, a donji po 2 korijena (White, Folkens 2005: 136).



Slika 6. Gornja čeljust i kvržice kutnjaka (prema: White, Folkens 2005: 132).

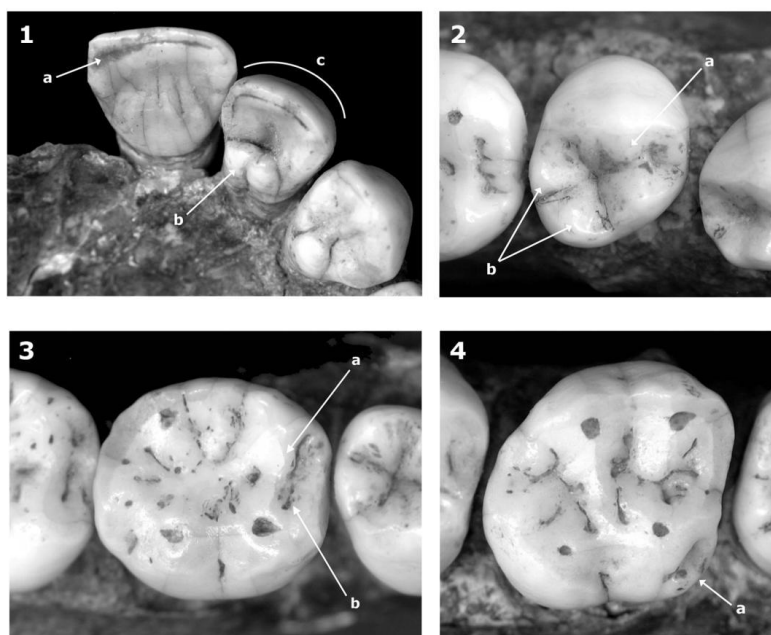


Slika 7. Donja čeljust i kvržice kutnjaka (prema: White, Folkens 2005: 132).

U fosilnoj građi kasnog pleistocena Europe moguće je razlikovati dvije morfološki različite populacije: neandertalce i anatomske moderne ljude. Po mišljenju znanstvenika kao što su M. H. Wolpoff, D. W. Frayer, J. D. Hawks i R. Caspari radi se o istoj vrsti s nekim različitim regionalnim karakteristikama, a po primjerice C. Stringeru, J. J. Hublinu, R. Cannu i P. Andrews radi se o dvije odvojene vrste (Bailey 2000: 1). Uobičajeni termini koji se u literaturi koriste za ove populacije su neandertalci i rani moderni ljudi te će se oni i nadalje koristiti u ovome radu bez namjere da se termin izjednači s biološki odvojenim kategorijama. Dugogodišnjim istraživanjima i analizom materijala, ustanovljene su određene morfološke razlike u denticijama ovih dviju populacija. S obzirom da su zubi, njihov razvoj i morfologija jednim dijelom pod utjecajem gena, a drugim dijelom pod utjecajem okoliša, te se razlike nerijetko tumače u kontekstu ranije spomenute taksonomije.

Neandertalci su kvantitativno i kvalitativno najbolje proučena fosilna skupina. Razlog tomu je što su živjeli u Europi i na Bliskom Istoku, što su jedna od arheološki najbolje istraženih područja. Ujedno su zbog svoje starosti, ali i geološke podloge, bolje i brojnije očuvani od primjerice afričkih hominina. Stoga, postoje brojne kvalitetne studije i baze podataka koje uključuju posebnosti

neandertalskih denticija. Jedna od karakterističnih odlika neandertalske kraniofacijalne morfologije je izbočen središnji dio lica čime se zubi u dentalnom luku pomiču naprijed i stvaraju povećani retromolarni prostor\* (Guatelli-Steinberg 2016a: 127; Janković, Šešelj 2019b: 346). U anteriornoj denticiji gornje čeljusti ističu se veliki sjekutići lopatastog oblika koji su vrlo često praćeni lingvalnim\* kvržicama i izraženom labijalnom\* konveksnosti (Bailey 2006b: 14; Fiorenza 2009: 3; Janković, Šešelj 2019b: 347). Očnjaci su također robusni, ali umjerenije lopatasti (Fiorenza 2009: 4). Anteriorna denticija donje čeljusti jednostavnije je morfologije te nema definirajućih značajki (Fiorenza 2009: 4). Posteriorna denticija je vrlo varijabilna te se u vidu metrike, velikim dijelom poklapa s rasponom modernih ljudi (Fiorenza 2009: 5). Ipak, gornji pretkutnjaci imaju kompleksnije površine nego kod modernih ljudi, s dodatnim grebenima te distalnim\* i mezijalnim\* kvržicama, dok donji pretkutnjaci imaju karakterističan asimetričan obris te istaknuti transverzalni greben (Bailey 2006b: 14; Fiorenza 2009: 5). Neandertalski kutnjaci odlikuju se visokom frekvencijom taurodontizma\* te hipertrofiranim ili dodatnim kvržicama poput Carabellijeve\* (Bailey 2006b: 14; Fiorenza 2009: 4, 6; Janković, Šešelj 2019b: 347). Također, često imaju iskrivljen obris i romboidan oblik (Fiorenza 2009: 6). Za razliku od modernih ljudi gdje je prvi kutnjak uglavnom najveći, u neandertalskim populacijama je najčešće najveći drugi kutnjak (Emes et al. 2011: 40). Mnoge studije su uočile i značajnije tanju caklinu u neandertalskom uzorku u usporedbi s modernim ljudima (Molnar et al. 1993: 134). Važno je napomenuti kako navedena svojstva nisu isključivo neandertalske autapomorfije\*, već se javljaju i kod modernih ljudi, ali i kod starijih arhaičnih populacija (Ahern 2006: 257; Bailey 2006b: 15-16). Ono što je jedinstveno ovoj populaciji jest izrazito visoka frekvencija kombinacije navedenih svojstava (Ahern 2006: 257; Bailey 2006b: 16).

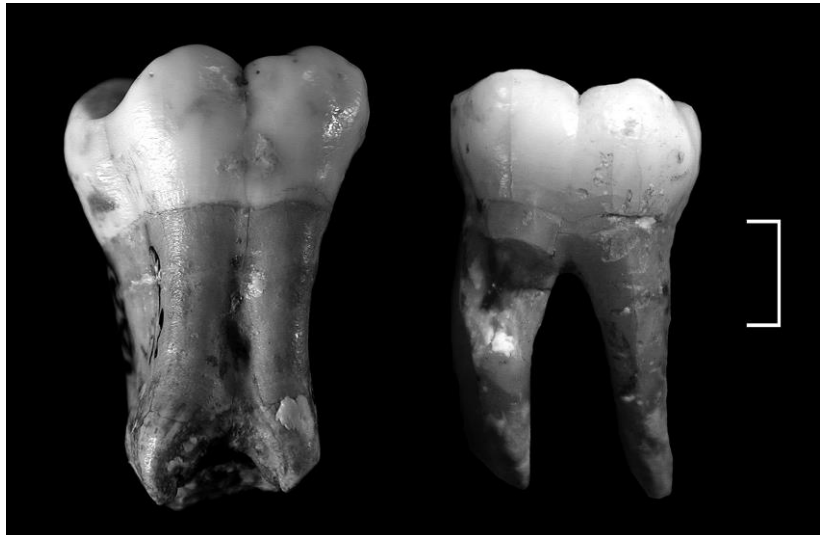


*Slika 8.* Morfologija neandertalskih zuba. 1.a lopatasti sjekutić, 1.b lingvalna kvržica, 1.c labijalna konveksnost, 2.a transverzalni greben na P<sub>4</sub>, 2.b dodatna kvržica na P<sub>4</sub>, 3.a mid-trigonid greben na M<sub>1</sub>, 3.b anteriorna udubina na M<sub>1</sub>, 4.a Carabellijeva kvržica na M<sup>1</sup> (prema: Fiorenza 2009: 6).

Kod anatomski modernih ljudi ističe se nedostatak izbočenja središnjeg dijela lica kao i postojanje izražene brade (Guatelli-Steinberg 2016a: 131). Iako u denticiji postoji vrlo širok raspon varijacije, neki generalni trendovi mogu se uočiti (Guatelli-Steinberg 2016a: 131). Primjerice, sjekutići su rijetko ili uopće nisu lopatastog oblika te manjih dimenzija od neandertalskih (Guatelli-Steinberg 2016a: 131). Pretkutnjaci su niski, jednostavni i simetričnih obrisa, a kutnjaci uglavnom imaju po 4 kvržice te nisu taurodontni (Guatelli-Steinberg 2016a: 131). Treći je uglavnom najmanji kutnjak, a nerijetko u današnjim populacijama dolazi i do njegove ageneze\* (Macho, Moggi-Cecchi 1992: 151).

Brojne su mogućnosti analize zuba iz arheoloških slojeva. One variraju od kvalitativnih opisa, određivanja izoliranih zuba u pripadajuće kategorije ili smještanja u određene taksonomske kategorije na temelju makroskopskih opservacija morfologije do stvaranja kvantitativnih metričkih baza podataka (Janković, Šešelj 2019a: 333). Takve morfološke analize razmjerno su jednostavne, jeftine i nedestruktivne (Bailey 2007: 3). Neka od svojstava zuba teško je metrički prikazati pa se recimo područja kvržica, njihov nagib, prisutstvo ili odsutstvo nekih karakteristika svrstavaju u nemetrička svojstva (Bailey 2007: 3). Zubi se mogu koristiti kao odrednica spola,

dobi te generalnih obrazaca rasta i razvoja neke populacije (Janković, Šešelj 2019a: 333). Primjerice, kompjuterska tomografija (CT) nedestruktivna je metoda kojom se dobiva uvid u razvojne faze zuba što se onda korelira s već dostupnim bazama podataka (Janković, Šešelj 2019a: 333). Ti se podaci mogu koristiti za procjenu raspona varijabilnosti neke skupine, za identificiranje vrsta te rekonstrukcije filogenetskih odnosa (Bailey 2007: 4). Nadalje, zub može biti izvor za uzorak drevne DNA kao i za analize stabilnih izotopa koje govore u prilog prehrani ili mobilnosti jedinke (Janković, Šešelj 2019a: 333). Fosilni ostaci zuba sadržavaju informacije i o sistemskom fiziološkom stresu te patologijama koje se zbog njega javljaju (Guatelli-Steinberg 2016b: 452). Iako je karijes kod neandertalske populacije iznimno rijedak, vrlo su česti hipoplastični\* defekti cakline (Ortner 2003: 595). Zadnjih dvadesetak godina dolazi do velikog napretka u analizama trošenja zuba kako na makroskopskoj, tako i na mikroskopskoj razini. Takve su se analize pokazale kao izuzetno korisne u rekonstrukciji prehranbenih navika te kao dokaz korištenja zuba u neprehrambene svrhe (Janković, Šešelj 2019b: 347). Zbog neprocjenjive vrijednosti svakog fosilnog uzorka, sve novije metode teže nedestruktivnosti, objektivnosti i repetitivnosti zbog čega su često razmjerno skupe ili dugotrajne (Hillson 2007: xxviii). Zubi, za razliku od kostiju, nemaju sposobnost regeneracije te nisu plastični, već se mijenjaju samo trošenjem (Hillson 2007: xxiii). Čim zub dosegne okluziju\*, započinje proces trošenja (Teaford 2007: 346). Stoga, mnoge studije proučavaju obrasce trošenja te ih uspoređuju sa modernim populacijama za koje postoje etnografski podaci kako bi što vjernije rekonstruirali ponašanja i strategije preživljavanja lovačko-skupljačkih zajednica (El Zaatari 2007; Fiorenza 2009; Krueger 2011). U idućem poglavlju svaka od analiza bit će detaljnije obrađena uz primjere.



*Slika 9.* Primjer taurodontnog kutnjaka iz Krapine (lijevo) i netaurodontnog kutnjaka s nalazišta Les Rois, mjerka 5mm. (prema: Bailey 2006b: 12).

## 4. PREGLED ANALIZA DENTALNIH UZORAKA KASNOPLEISTOCENSKIH HOMININA U EUROPI

Zbog već navedenih razloga, dentalne analize u arheologiji i antropologiji postaju standard, a njihovi rezultati predstavljaju direktne dokaze o dijelu života arheoloških populacija. U paleoantropologiji studije dentalnih morfoloških karakteristika te obrazaca rasta i razvoja koriste se kao podloga za taksonomsku odrednicu, ali i za otkrivanje dugotrajnih evolucijskih trendova. Analize patoloških promjena na makroskopskoj i mikroskopskoj razini zuba utvrđuju postojanje određenih okolišnih pritisaka, nutritivnog stresa ili nasljednih bolesti. U kontekstu strategija preživljavanja, tj. obrazaca prehrane, ali i neprehrambenog ponašanja u kojem sudjeluju zubi, razvijene su različite analize dentalnog trošenja\*. One variraju od makroskopskih analiza tragova trošenja koji su vidljivi i golim okom, do mikroskopskih strija koje nastaju uslijed kontakta zuba s nekim abrazivnim česticama. U kasnopleistocenskom uzorku najviše analiza napravljeno je na dentalnim ostacima neandertalaca, dok je uzorak gornjopaleolitičkih populacija nešto slabije zastupljen. Ipak, za obje populacije dobiveni podaci obogaćuju konceptualni okvir i rasprave vezane za kulturu i ekologiju paleolitika.

### ANALIZE MORFOLOGIJE, RASTA I RAZVOJA

Varijacije u veličini i obliku zuba ili određenih dijelova zuba prisutne su unutar jedinki iste vrste, ali i među različitim vrstama (Hillson 2005: 257). Neke od tih karakteristika mogu biti i indikatori spolnog dimorfizma (Hillson 2005: 257). Fenotip\* zuba oblikuju geni u većoj te okoliš u manjoj mjeri (Hillson 2005: 257). Tijekom milijuna godina ljudske evolucije dolazi do općeg trenda dentalne redukcije koji se posebno ubrzava od mezolitika nadalje (Hillson 2005: 269). Jedan od najistaknutijih i najstarijih modela koji objašnjava taj evolucijski trend je takozvani utjecaj vjerojatne mutacije (eng. *probable mutation effect*) (Suarez 1974: 411). Prema njemu se veličina neke anatomske strukture održava uslijed pozitivnih selekcijskih pritisaka, a ako se pritisci u nekom trenutku opuštaju dolazi do strukturalne redukcije u sljedećim generacijama (Suarez 1974: 411). Jedan od najvećih zagovaratelja tog modela, C. L. Brace (1962), povezo je smanjivanje veličine zuba s razvojem sofisticiranih oruđa i tehnologije pripreme hrane jer je smatrao da se time smanjuju funkcionalni zahtjevi mastikatornog aparata (Sheets, Gavan 1977: 587; Smith 1977:). Međutim, navedeni autori nisu pružili odgovore zašto bi uslijed opuštanja pritisaka došlo upravo do smanjenja veličine zuba pa je rješenje te problematike još nepotpuno. Nadalje, dokazi upućuju



na izraženu redukciju početkom termičke obrade hrane (Emes et al. 2011: 44). Upravo iz tog razloga se najznačajnija redukcija događa pojavom neolitika kada se iz temelja počinje mijenjati karakter privrede i pripreme hrane. U kontekstu ovog rada, ovaj trend primjenjiv je na razlike u veličini denticije između neandertalaca i modernih ljudi, iako metrički nije značajan kao u nekim drugim razdobljima i populacijama.

Kada govorimo o morfološkim karakteristikama izumrlih ili prošlih populacija uvijek se susrećemo s problemom raspona varijacije tih karakteristika (Ahern 2006: 264; Janković, Šešelj 2019b: 349). U dentalnim, ali i drugim antropološkim studijama, obrazac nekih svojstava se često pokušava izjednačiti s istom vrstom, ali ostaje pitanje je li stupanj učestalosti nekog svojstva veći od onoga koji bi se očekivao među populacijama iste vrste, tj. jesu li određena svojstva marker vrste ili populacije (Ahern 2006: 257). Iz tog razloga, morfološkim analizama treba pristupati oprezno. I u živućim ljudskim populacijama postoje regionalne različitosti, primjerice u morfologiji krune zuba (Scott, Turner 1988: 100).

Morfologija se može bilježiti metričkim vrijednostima zuba, primjerice računanjem meziodistalnog\* i bukolingvalnog\* promjera krune (Fitzgerald, Hillson 2008: 365). Treba naglasiti kako u ovom polju postoji značajna neujednačenost među studijama zbog nedostatka standardizacije mjerenja (Fitzgerald, Hillson 2008: 365). Dentalnom morfologijom neandertalaca i ranih modernih ljudi u velikoj mjeri bavi se S. E. Bailey. U njenom radu uspoređene su ove dvije populacije na temelju morfoloških karakteristika te je zaključeno kako je neandertalski dentalni obrazac jedinstven te da su svi uzorci u studiji statistički značajno bliži jedni drugima nego populaciji modernih ljudi (Bailey 2000: 5). Na temelju tih rezultata smatra se da se radi o dvije odvojene evolucijske grane te da je genetska razmjena, ukoliko je postojala, bila prerijetka da se odrazi na dentalnu morfologiju (Bailey 2000: 5; Bailey 2006a: 265). Analizirana su i nemetrička dentalna svojstva u svrhu taksonomskog određivanja fragmentiranog fosilnog uzorka (Bailey 2006b: 11). Statističkim analizama je utvrđeno da se neandertalske populacije od modernih razlikuju u 3 primarna načina: izrazito niskim ili visokim frekvencijama, značajnom ekspresijom ili kombinacijom nekoliko svojstava kod određenih zuba (Bailey 2006b: 14). U te kategorije spadaju lopatasti sjekutići, labijalna konveksnost, taurodontizam, Carabellijeva kvržica, asimetrija pretkutnjaka itd. (Bailey 2006b: 14). Visoka učestalost tih svojstava možda ukazuje na snažno djelovanje genetskog odmaka u njihovoj evoluciji (Guatelli-Steinberg 2016: 180). Navedene

karakteristike smatra neandertalskim autapomorfijama koje su rezultat dugog evolucijskog razvoja odvojenog od modernih ljudi (Bailey 2002: 155). Nadalje, u metrici uzorka ranih modernih ljudi, postoji značajna redukcija u veličini između uzoraka koji se pripisuju ranom ili kasnom gornjem paleolitiku (Fruyer 1977: 111). Ona je izraženija u anteriornoj denticiji donje čeljusti te je statistički značajnija između te dvije faze gornjeg paleolitika nego između kasnog gornjeg paleolitika i mezolitika što D. Fruyer veže uz ubranu evoluciju tehnoloških i kulturnih sustava (Fruyer 1977: 117).

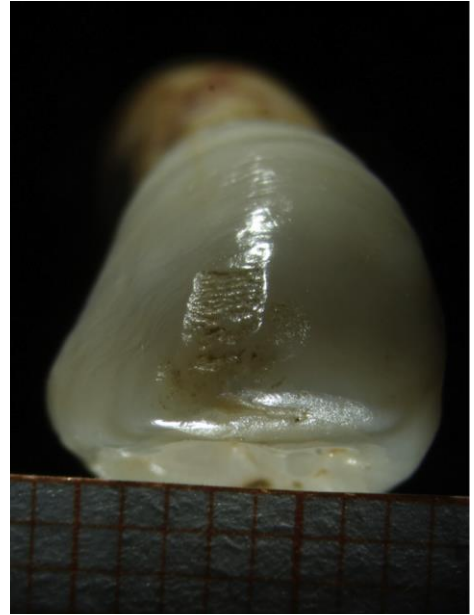
Jedan od argumenata za različitu taksonomiju između neandertalaca i modernih ljudi jest i potencijalno različit tempo rasta i razvoja. Budući da su kroz čitav red primata dentalni i somatski razvoj povezani, obrasci nicanja zuba i obrasci formacije cakline mogu se povezati s tom problematikom (Guatelli-Steinberg et al. 2007: 212). Kod modernih ljudskih populacija, mliječna denticija počinje nicati oko 6. mjeseca života te se kompletira s oko 2,5 godine života (Harris 2016: 142; Liversidge 2016: 160). Oko 6. godine života započinje zamjena mliječnih za trajne zube, a takva mješovita denticija traje do otprilike 12. godine života (Harris 2016: 143). Tada u denticiji više nema mliječnih zuba, a svi trajni, izuzev trećeg kutnjaka, su u procesu rasta (Harris 2016: 143). Okvirna sekvenca rasta trajnih zuba započinje prvim kutnjacima, slijede sjekutići, očnjaci i pretkutnjaci niču otprilike u isto vrijeme, a treći kutnjak uvijek je zadnji zub koji dostigne okluziju (Liversidge 2016: 166). U širem smislu, vrijeme nicanja određenih zuba korelira sa životnim događajima poput prelaska na krutu hranu ili spolne zrelosti (Smith et al. 2010: 20923). Nekoliko je studija istaknulo mogućnost da neandertalci rastu i sazrijevaju brže od modernih ljudi (Wolpoff 1979: 79; Ramirez Rozzi, Bermúdez de Castro 2004: 937; Smith et al. 2010: 20924). Obrasci formiranja zuba mogu se pratiti na mikroskopskoj razini jer zubna tkiva kao što su dentin, caklina i cement, rastu postepeno, izmjenjujući periode bržeg i sporijeg rasta koji su vidljivi u tkivu (Dean 2000: 81). Na primjer, na caklinskom tkivu vidljive su tamne linije koje označavaju dnevno izlučivanje ameloblasta\*, a nazivaju se Retzijusove strije\* (Dean 2000: 88; Ramirez Rozzi, Bermúdez de Castro 2004: 936). Prosječno vrijeme formacije tih linija kod modernih ljudi iznosi 8.3 dana dok kod neandertalaca iznosi 7.4 dana (Smith et al. 2010: 20924) što znači da je formacija zubne cakline kod neandertalaca bila brža (Zilberman et al. 1992: 255). Također, na krapinskom uzorku utvrđeno je da treći kutnjaci niču u 15. godini života što je značajno različito od modernih ljudi kojima isti zub niče prosječno u 18. godini života (Wolpoff 1979: 79). Na temelju nicanja i

stadija formacije zuba u fosilnim čeljustima određuje se i dob u vrijeme smrti jedinke (Smith 1991: 163).

## ANALIZE PATOLOGIJA

Uz trošenje, jedini način na koji se zubi mijenjaju su bolesti (Hillson 2007: xxiv). Usna šupljina je okolina puna virusa i bakterija, a zubi su idealno mjesto za njihovo taloženje čime nastaje zubni kamenac\* (Hillson 2005: 286). Minearalizacijom najdubljih slojeva zubnog kamenca nastaje kalkulus\* (Hillson 2005: 288). Jedna od najčešćih zubnih patologija je svakako karijes\* koji podrazumijeva progresivnu demineralizaciju cakline, dentina i cementa uslijed čega se u zubu stvaraju rupe (Hillson 2005: 290). Budući da se nastanak karijesa ponajviše veže uz pretjeranu konzumaciju šećera (Hillson 2005: 291), on je među fosilnim ostacima lovaca-skupljača rijedak. Ipak, do sada je utvrđen kod najmanje 6 europskih neandertalaca (Arnaud et al. 2017: 5): Aubesier 5 i 12 (Francuska), Banyoles 1, Sima de las Palomas 25 i 59 (Španjolska) te Nadale 1 (Italija) (Trinkaus et al. 2000: 1017; Lebel, Trinkaus 2002: 555; Walker et al. 2011: 429; Arnaud et al. 2017: 5). U paleolitičkom uzorku česti su poremećaji u razvoju zuba, a posebice hipoplastični defekt cakline (Ortner 2003: 595). Da bi se primijetio u trajnoj denticiji, uzrok ovog poremećaja mora se dogoditi prije 6. godine života jer se veže za proces formiranja krune zuba (Ortner 2003: 595). Stoga, hipoplazija ulazi u spektar proučavanja obrazaca rasta i razvoja. Radi se o prekidima u normalnoj stopi lučenja caklinskog matriksa od strane ameloblasta čime na zubu nastaju dijelovi tanje cakline (Guatelli-Steinberg 2016b: 451-452). Neki od razloga ovog poremećaja su sistemski fiziološki stres, infektivne dječje bolesti, prehrambeni nedostaci i dr. (Guatelli-Steinberg 2016b: 452). Radi se o promjenama na mikroskopskoj razini koje su često vidljive jedino u histološkim presjecima (Guatelli-Steinberg 2016b: 456). Hipoplazije često nastaju u razdoblju života kada djeca prelaze s majčinog mlijeka na krutu hranu (eng. *weaning*) što bi mogao biti značajan stresor u razvoju (Guatelli-Steinberg 2016b: 457). Prema Molnar i Molnar (1985: 538) hipoplazije su prisutne u 13 od 18 uzoraka dentalnih lukova s artikuliranim zubima u uzorku iz Krapine. Uočene su i kod neandertalskog djeteta s nalazišta Devil's Tower (Gibraltar) i kod jedinke Marillac 13 (Carbonell 1965: 42; Garralda et al. 2019: 20), ali i kod starijih europskih populacija poput one na nalazištu Sima de los Huesos (Španjolska) (vrsta *Homo heidelbergensis* ili rani neandertalci) gdje od najmanje 25 jedinki, njih 7 ima znakove hipoplazije (Cunha et al. 2004: 225). Još jedno od

patoloških stanja koje valja spomenuti je gingivitis, tj. kronična upala desni koja se može proširiti na dublje dijelove periodontalnog\* tkiva čime nastaje stanje paradontoze (Hillson 2005: 307). Ukoliko se ne liječi, ova stanja mogu dovesti do gubitka zuba pa čak i dijela alveolarne kosti (Ortner 2003: 593). Patologija ove vrste uočena je kod neandertalske jedinke s nalazišta Cova Forada (Španjolska) (Lozano et al. 2013: 3). Na ovom mjestu treba spomenuti i traume koje se uglavnom odnose na različite frakture zuba koje mogu obuhvaćati samo krunu, samo korijen zuba ili oboje (Hillson 2005: 314). U tu kategoriju može se ubrojiti i dentalno odlamanje do kojeg dolazi tijekom mehaničkog odnosa zuba sa zubom ili sa nekim stranim objektom (Belcastro et al. 2018: 96). U neandertalskom dentalnom uzorku iz Krapine odlamanje cakline ustanovljeno je u 75% uzorka, točnije u 220 od 293 zuba (Belcastro et al. 2018: 98). Ono je češće u anteriornoj denticiji, a povezuje se s neprehranbenim aktivnostima ili snažnim mehaničkim stresom uslijed jedenja ili pripreme tvrde hrane kao što su primjerice sjemenke ili orašasti plodovi (Belcastro et al. 98, 103). Također, do anomalija u denticiji može doći i tijekom nicanja zuba (Hillson 2005: 315).



*Slika 10.* Primjer dentalnog odlamanja cakline na očnjaku iz Krapine (prema: Belcastro et al. 2018: 103).

## ANALIZE TROŠENJA

Uz analize stabilnih izotopa, analize trošenja su direktan dokaz prehranbenih strategija i ponašanja drevnih populacija (Krueger 2011: 45). Oblik zuba prije trošenja govori nam o tome kako se može koristiti, a istrošeni zub o tome kako se uistinu koristio (Teaford 2007: 346). Oni se troše i dok žvačemo i dok spavamo, a na to utječu tri procesa, atricija\*, abrazija\* i erozija\* (Hillson 2005: 214). Brzina trošenja ovisi o mnogim faktorima poput opće morfologije krune, razvojnim poremećajima, mehanici žvakanja, prehrani i neprehranbenom ponašanju (Hillson 2005: 214). Trošenje se događa na okluzijskim, bukalnim\* te labijalnim površinama zuba. Jaka istrošenost nekih zuba znatno utječe na morfologiju pa može doći do otežane ili nesigurne identifikacije zuba ili taksonomije jedinke (Burnett 2016: 423). Uslijed primjerice okluzijskog trošenja, odontoplasti\*

koji okružuju pulpnu šupljinu\* stvaraju duž nje sekundarni dentin\* koji osigurava njenu zaštitu te njegova količina može biti okvirni pokazatelj starosti jedinke (Rose, Ungar 1998: 349). Kod ovih studija važan je i efekt posljednje večere, tj. ideja da zubi pokazuju samo nedavno trošenje (Teaford 2007: 352) što svakako treba uzeti u obzir kod interpretacije. Kod ovih je analiza posebno važna i komparativna metodologija koja često uključuje recentne lovačko-skupljačke zajednice s poznatim obrascima prehrane i ponašanja (Krueger 2016: 398). Važno je znati i da smo u ovom pristupu ograničeni samo na hranu koja ostavlja tragove na denticiji (Krueger 2016: 399). Prehrambeno trošenje može se proučavati na makroskopskoj i mikroskopskoj razini, a metoda analize teksture dentalnog mikrotrošenja jedna je od novijih u ovom polju (Krueger 2016: 400). Osim hranjenjem, zubi se troše i neprehrambenim aktivnostima koje ostavljaju različite tragove, najčešće na labijalnim površinama sjekutića (Janković, Šešelj 2019b: 347). Stoga se slučajevi ekstremno istrošenih zuba nerijetko smatraju dokazom o njihovom korištenju kao oruđem čije se analogije mogu naći primjerice kod australskih Aboridžina i meksičkih Indijanaca (Brace, Molnar 1967: 213). Anteriorna denticija mogla je poslužiti kao višenamjensko oruđe za rezanje, kidanje, držanje i oblikovanje različitih objekata (Wallace 1975: 393). Dokazi takvog ponašanja sagledat će se odvojeno od prehrambenih aktivnosti.

#### Makroskopsko trošenje

Studije makroskopskog trošenja najčešće se baziraju na proučavanju trošenja na okluzijskim površinama zuba koje je vidljivo golim okom, a nastaje kao rezultat različitih fizikalnih svojstava hrane ili izraženim neprehrambenim aktivnostima (Fiorenza 2009: 23, 25). Primjerice, kod neandertalskih populacija često je vidljiva istrošenost na prednjim zubima koja u nekim slučajevima upućuje na korištenje prednje denticije kao treće ruke (Fiorenza 2009: 4). Za razliku od mikroskopskog, makroskopsko trošenje bilježi dentalne promjene tijekom cijelog života (Fiorenza et al. 2020: 41). Za različite obrasce okluzijskog trošenja tijekom žvakanja odgovorni su mastikatorni mišići i cjelokupna mehanika i proces lomljenja i reduciranja hrane kao i različiti nagibi na zubima posteriorne denticije koja najviše sudjeluje u žvakanju (Fiorenza 2009: 17, 20). Kod žvakanja razlikujemo tri procesa: trganje, drobljenje i mljevenje hrane (Fiorenza 2009: 21). U fazi vertikalnog drobljenja rijetko dolazi do kontakta zuba o zub, dok je on čest u fazi ritmičnog žvakanja (Fiorenza 2009: 21). Takvim kontaktom nastaju glatke i polirane površine na zubima s jasnim rubovima koje se nazivaju facete okluzijskog trošenja, a mogu se podijeliti na facete bukalne faze I, lingvalne faze I i faze II (Fiorenza 2009: 26-27). Formiraju se na različitim

kvržicama kutnjaka i ponekad se mogu povezati s vrstom hrane koju je jedinka konzumirala (Fiorenza 2009: 34). Na ovim temeljima razvijena je metoda analize otiska okluzijskog trošenja koja pomoću trodimenzionalnog modeliranja kvantificira facete trošenja i na taj način ih povezuje s obrascima prehranjivanja (Fiorenza 2015: 3; Fiorenza et al. 2018: 154). Tako primjerice L. Fiorenza (2009) analizira i uspoređuje uzorke pleistocenskih populacija s recentnim lovačko-skupljačkim zajednicama za koje postoje pouzdani podaci o načinu prehrane. U studiju je uključeno 73 umjereno istrošena M1 ili M2 od kojih je 19 pripisano neandertalcima, 12 ranim modernim ljudima, a 42 recentnim lovcima-skupljačima (Fiorenza 2009: 39). Uzorci su dodatno podijeljeni i na temelju okoliša u kojem su živjeli pa tako razlikuje stepsko/crnogorični ekosustav, ekosustav listopadnih šuma i mediteranski ekosustav (Fiorenza 2009: 111). Također, skupinu recentnih lovaca-skupljača dijeli na one s pretežito mesojednom ishranom (Inuiti, plemena Vancouverskog otoka i Ognjene zemlje) te na one s mješovitom ishranom (Aboridžini i Bušmani) (Fiorenza 2009: 114). Njegova analiza pokazala je da morfologija faceta može ukazivati na fazu žvakanja tijekom koje one nastaju te da postoji značajna varijacija unutar pojedinih grupa u njihovoj veličini (Fiorenza 2009: 124). Također, čini se da jedinice različitih taksonomskih jedinica, ali koje su živjele u sličnim okolišima, imaju sličan obrazac trošenja (Fiorenza 2009: 125). Sličnosti su uočene i kod usporedbe pleistocenskih s recentnim populacijama. Tako su primjerice neandertalski i uzorak ranih modernih ljudi iz stepsko/crnogoričnih okoliša u trošenju slični recentnim lovcima-skupljačima iz hladnih okoliša (Fiorenza 2009: 128). Što se tiče veze s načinom prehrane, povećana konzumacija mesa uzrokuje pojačan razvoj faceta bukalne faze I, a konzumacija biljaka razvoj faceta lingvalne faze I (Fiorenza 2009: 130). Na temelju toga su uočene sličnosti Aboridžina i Bušmana s neandertalcima i ranim modernim ljudima iz mediteranskog okoliša i listopadnih šuma što upućuje na mješovit način prehrane (Fiorenza 2009: 136). Općenito se snažnije trošenje može povezati sa stupnjem tvrdoće i abrazivnosti hrane koju ljudi konzumiraju. Uočeno je kako su populacije poput Inuita i plemena Vancouverskog otoka konzumirale velike količine mesa koje samo po sebi nije abrazivno, ali je praksa sušenja ili jedenja sirovog mesa ili ribe uzrokovala snažno trošenje njihovih kutnjaka (Fiorenza et al. 2018: 159). S druge pak strane, hrana koju danas ljudi konzumiraju je zbog različitih metoda pripreme i kuhanja vrlo mekana te je stoga snažnije trošenje zuba rijetko (Fiorenza et al. 2018: 159).

Što se tiče nešto jednostavnijeg pristupa makroskopskom trošenju, mogu se spomenuti mliječni zubi s gornjopaleolitičkog nalazišta Grub/Kranawetberg (Austrija) kod kojih je uznapredovalo

okluzijsko trošenje i eksponirani dentin korišten za procjenu dobi jedinki na 5 do 7 i na 7 do 9 godina u trenutku gubitka zuba (Teschler-Nicola et al. 2004: 233-235). Na sličan način, kod jedinke s kasno epigravetijenskog lokaliteta Villabruna (Italija) uočena je uznapredovala istrošenost prednje denticije koja je protumačena kao posljedica korištenja zuba u neprehrambene svrhe (Vercellotti et al. 2008: 151).

#### Mikroskopsko trošenje

Osim makroskopski, obrasci trošenja mogu se proučavati na mikroskopskoj razini. Još od 70-ih godina 20. stoljeća postavlja se pitanje ostavlja li različita hrana i ponašanje različite i predvidljive obrasce trošenja na zubima (Ungar et al. 2008: 391). Dentalno mikrotrošenje direktan je dokaz preferenci određene jedinke, a generalno se može reći kako prednji zubi govore o ponašanju, a zadnji o prehrani (Krueger 2016: 398). Ipak, u prehranbenim rekonstrukcijama, interpretacija je ograničena na onu hranu koja zbog svojih fizikalnih svojstava ostavlja tragove na zubnoj caklini (Krueger 2016: 399). Također, analize mikrotrošenja daju uvid u samo jedan kraći interval života prije smrti zbog već spomenutog efekta posljednje večere (Krueger 2016: 399). U zadnjih petnaestak godina razvijena je metoda analize teksture dentalnog mikrotrošenja koja kombinira konfokalnu mikroskopiju s bijelim svjetlom i fraktalnu analizu s ciljem što veće objektivnosti, repetitivnosti i isplativosti analize (Ungar et al. 2008: 399). Radi se o trodimenzionalnoj metodi koja bilježi 5 teksturalnih varijabli čije se vrijednosti mogu povezati s određenim mastikatornim ili nemastikatornim aktivnostima (Krueger 2016: 401). Krueger (2011: 111) je analizirala dentalno mikrotrošenje 378 prednjih zuba - 69 od neandertalaca, 57 od ranih modernih ljudi te 257 od recentnih lovaca-skupljača. U uzorku recentnih populacija uočene su statistički značajne varijacije u varijablama koje uglavnom govore o različitim stupnjevima abrazivnosti prehrane ili korištenja zuba u neprehrambene svrhe (Krueger 2011: 182). Kod neandertalskog uzorka uočene su razlike na temelju klimatskih subkategorija (Krueger 2011: 221). Snižene vrijednosti varijable anizotropije povezuju se s češćim neprehrambenim korištenjem zuba, a zabilježene su kod neandertalaca iz stepskih okoliša (Krueger 2011: 231; 2016: 403). Također, vrijednosti volumena teksturalne ispune kod stepskih neandertalaca ukazuju na češće držanje i stezanje objekata među zubima što bi se moglo povezati s preradom kože (Krueger 2011: 234; 2016: 406). S druge strane, neandertalci iz šumskih okoliša imaju niže vrijednosti te varijable što znači da su tu aktivnost obavljali na drugačiji način ili s manjim intenzitetom (Krueger 2016: 406). Dio uzorka koji se pripisuje sjevernijim nalazištima ima dokaze o većoj izloženosti abraziji u svom okolišu odnosu

na ona s južnih (Krueger 2011: 241). Uočen je trend većeg opterećenja na prednju denticiju kod neandertalaca iz hladnijih faza te onih iz stepskih okoliša koji su u svojim vrijednostima slični uzorku današnjih Inuita (Krueger 2011: 231, 242). U svakom slučaju, varijacije ukazuju na vrlo dinamično ponašanje, prehranu i adaptivne strategije ovisno o klimi i ekosustavima (Krueger 2011: 246; 2016: 406). Analiza krapinskog uzorka dala je umjerene rezultate za sve varijable mikrotrošenja što se tumači kao umjereno abrazivno opterećenje te povremeno korištenje zuba kao oruđa (Krueger, Ungar 2012: 658). U uzorku kasnopleistocenskih modernih ljudi nisu uočene statistički značajne razlike ovisno o klimi i lokaciji, a dokazi za neprehrambene aktivnosti su izuzetno rijetki što se možda može povezati s drugačijom tehnologijom prerade hrane, ali i primjerice odjeće (Krueger 2011: 270-271).

Mikrotrošenjem kod neandertalaca s ciljem rekonstrukcije prehrambenih navika bavila se i S. El Zaatari (2007). Njen uzorak činila su 54 kutnjaka neandertalaca i ranih modernih ljudi te 165 kutnjaka komparativnog uzorka recentnih lovaca-skupljača (El Zaatari 2007: 51, 89). Kod svih grupa uočene su statistički značajne razlike u varijablama (El Zaatari 2007: 105). U komparativnom uzorku, najkompleksnije površine imaju grupe iz arktičkog kruga kao što su Ipiutak i Tigara Inuiti i to zbog vrlo visokog udjela abrazivnosti koji se može povezati s praksom smržavanja i sušenja mesa (El Zaatari 2007: 127). Najniže vrijednosti kompleksnosti imaju pretežito mesojedne grupe iz toplijih krajeva kao što su Chumash Indijanci i stanovnici Ognjene zemlje (El Zaatari 2007: 129). Razlike u neandertalskom uzorku vidljive su kada se on podijeli na šumske i stepske jedinke (El Zaatari 2007: 136). Niti jedna od tih skupina ne može se usporediti sa stupnjem abrazivnosti kod prehrane Inuita, ali čini se da su šumski imali nešto abrazivniju prehranu što može upućivati na veću konzumaciju biljaka, dok su stepski sličniji mesojednim skupinama umjerenije klime poput Ognjene zemlje (El Zaatari 2007: 137-140). Raspon varijacije u uzorku ranih modernih ljudi obuhvaća i neandertalce i recentne zajednice što se uklapa u ideju o iskorištavanju šireg spektra resursa tijekom gornjeg paleolitika (El Zaatari 2007: 147). U nešto kasnijoj studiji gornjopaleolitičkog uzorka, ustanovljene su razlike između kategorija litičke industrije, ali ne i među geografskim i paleoklimatskim varijablama (El Zaatari, Hublin 2014: 573). Najviše razlika pokazuju jedinke iz orinjasijena u odnosu na one iz magdalenijena što se možda može povezati s kulturnim inovacijama i većom neovisnošću o klimatskim čimbenicima (El Zaatari, Hublin 2014: 577). Istom metodom, komparativna analiza uzoraka iz Krapine i Vindije ukazuje na pretežno mesojednu ishranu obje populacije, ali i veću zastupljenost tvrdih i vlaknastih



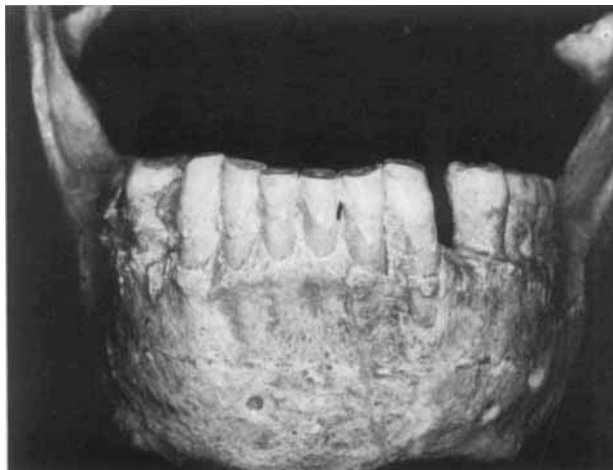
biljaka u krapinskom uzorku što je vjerojatno posljedica drugačijeg okoliša u različitim MIS fazama (Karriger et al. 2016: 179-180).

Visok broj mikroskopskih strija uočen je kod jedinke Gibraltar 2 s nalazišta Devil's Tower (Gibraltar) (Lalueza-Fox, Pérez-Pérez 1993: 29). Radi se o djetetu od oko 5 godina starosti kod kojeg brojne strije na bukalnim površinama upućuju na visoku abrazivnost prehrane i/ili okoliša, ali i visok udio mesa u prehrani (Lalueza-Fox, Pérez-Pérez 1993: 39). Na tom tragu, Pérez-Pérez i suradnici (2003) provode studiju bukalnog mikrotrošenja na uzorku od 68 fosilnih zuba. Oni su utvrdili veći broj strija na zubima jedinki iz hladnih faza i sjevernijih nalazišta što povezuju s većom abrazivnosti (Pérez-Pérez et al. 2003: 506). Takva slika ne uklapa se u generalnu ideju o većoj konzumaciji mesa, koje je mekše i manje abrazivno. Autori su mišljenja da se ovdje radi o češćoj konzumaciji tvrdih, žilavih i korjenastih biljaka u vremenima smanjene ekološke raznolikosti (Pérez-Pérez et al. 2003: 506). Također, među neandertalcima su uočili značajnu varijabilnost što ne podržava hipotezu o homogenoj i pretežno mesojednoj prehrani te populacije, a razlike se mogu povezati s klimatskih fluktuacijama u okolišu (Pérez-Pérez et al. 2003: 507).

U mikroskopske dentalne analize mogu se uključiti i studije kalkulusa. Tako su u dentalnom kalkulusu neandertalskih jedinki s nalazišta Spy (Belgija) i Shanidar (Irak) pronađene granule škroba (Henry et al. 2011: 488; Hardy et al. 2012: 618; Henry et al. 2014: 5). Pet neandertalaca s nalazišta El Sidrón (Španjolska) u dentalnom kalkulusu ima dokaze bitumena, masti i voska iz biljaka, škroba i udisanja dima (Hardy et al. 2012: 620-622), a u jednom slučaju pronađen je fragment nejestive četinjače koja se možda koristila za ogrijev (Radini et al. 2016:292). Ovi rezultati sugeriraju viši udio iskorištavanja biljnih komponenti u prirodi nego što to obično sugeriraju analize stabilnih izotopa (Hardy et al. 2012: 623).

Neprehrambene strije i interproksimalno\* trošenje

Za razliku od tragova koji nastaju prehranom, urezi i žlijebovi koji se stvaraju uslijed nekih drugih aktivnosti uglavnom ostavljaju pravilne i ponavljajuće tragove, nalaze se na točno određenim mjestima na zubu i često su međusobno paralelni (Molnar 2011: 686). Također, ukoliko se promjene nalaze na okluzijskim površinama, neće biti jednakih tragova na nasuprotnom zubu (Fiorenza et al. 2020: 64). Iako su u



*Slika 11. Zaobljena istrošenost prednje denticije donje čeljusti J, Krapina (prema: Wolpoff 1979:75).*

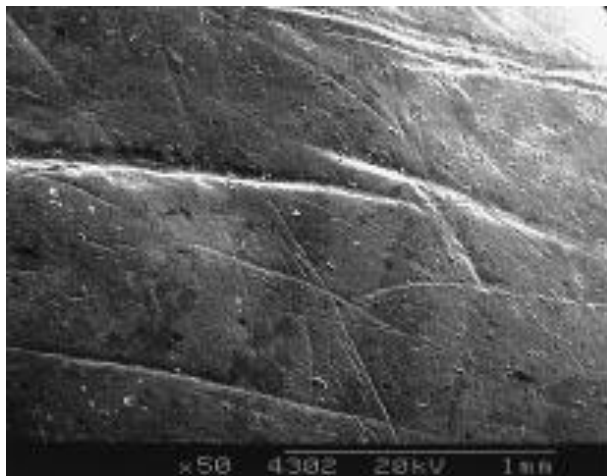
posteriornoj denticiji rjeđi, tragovi neprehrambenih aktivnosti na kutnjacima manifestiraju se kao mali odlomljeni komadi cakline u kombinaciji s neobičnim atricijskim ili abrazivnim površinama, a nazivaju se para facete (Fiorenza et al. 2011: 2183). Mogu se povezati s grizanjem ili lomljenjem izrazito tvrdih objekata (Fiorenza et al. 2011: 2187).

Zbog svoje veličine, uzorak iz Krapine možda je i najbolje istražen u ovom aspektu. U njemu izražena istrošenost na svim zubima može se zamijetiti već oko 20. godine života, a u potpunosti nestala kruna do 30. (Wolpoff 1979: 100). Generalni trend redukcije zadnje i povećanja prednje denticije uglavnom se povezuje s korištenjem zuba u kulturne svrhe te s većim opterećenjem prednjih zuba (Wolpoff 1979: 102). Od 279 zuba iz Krapine, 89 je trajnih zuba prednje denticije među kojima postoji širok raspon okluzijske atricije (Smith, F.H. 1976: 167). Kod nekih se može uočiti takozvana zaobljena istrošenost koja podrazumijeva zaobljenost bukalno-incizivnog\* ruba prema dolje i prema van u donjoj čeljusti te prema gore i prema van u gornjoj čeljusti (Smith, F. H. 1976: 167). Jednak tip, ali mnogo izraženiju istrošenost imala je jedinka La Ferrassie 1 (Wallace 1975: 393). Interpretacije ovakvih slučajeva kreću se od znatne abrazivnosti prehrane koja se povezuje s primjerima kod Bušmana (Wallace 1975; 393), do povezanosti s neprehrambenim korištenjem anteriorne denticije (Smith, F.H. 1976: 168). Također, ovakav obrazac trošenja čest

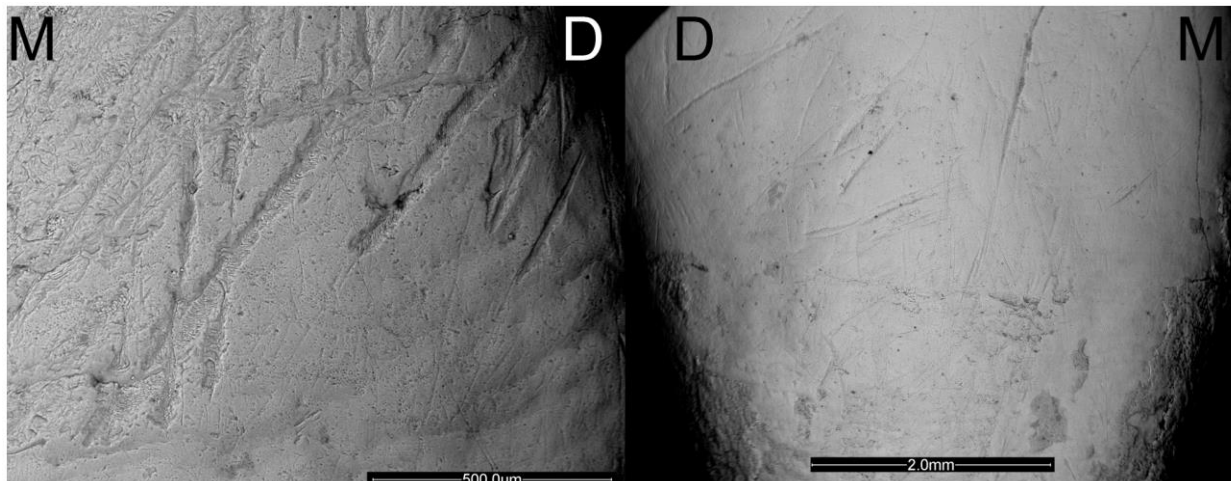
je kod starijih jedinki te stoga možda predstavlja prilagodbu u načinu žvakanja zbog određenih infekcija ili pretjerane istrošenosti drugih zuba (Smith, P. 1976: 149).

Na prednjim zubima krapinskih neandertalaca, ali i onih iz La Quine, Hortusa (Francuska) te Shanidara (Irak) uočene su neprehrambene strije na labijalnim površinama zuba (Lalueza-Fox, Frayer 1997: 133). Ti se tragovi vežu uz držanje nekog predmeta ili hrane zubima i jednom rukom, dok se drugom rukom i kamenim oruđem taj predmet rezao te povremeno dodirivao zube (Lalueza-Fox, Frayer 1997:134).

Stoga, prema usmjerenju tih tragova, moguće je odrediti koja je bila dominantna ruka osobe (Lalueza-Fox, Frayer 1997:134). Od sedam osoba u Krapini s ovim tragovima, šest su bili dešnjaci, a jedan ljevak (Lalueza-Fox, Frayer 1997: 146). Na isti način, kao ljevak, definirana je i jedinka Hortus VIII (Lalueza-Fox, Frayer 1997: 147). Osim ureza, na labijalno-incizivnom rubu često je i mikro odlamanje te žljebljenje od korištenja zuba u pripremi predmeta, primjerice konopa, košara, kože i tetiva (Lalueza-Fox, Frayer 1997: 145). Tragovi neprehrambenih aktivnosti prisutni su u trajnoj, ali i u mliječnoj denticiji što znači da su se i djeca koristila zubima na sličan način kao i odrasli (Lalueza-Fox, Frayer 1997: 140). Kod svih 11 jedinki na nalazištu El Sidrón uočene su kulturne strije te njihova orijentacija upućuje na dešnjake (Estalrrich, Rosas 2013: 4), a neprehrambene aktivnosti pretpostavljaju se i u uzorku iz Marillaca (Francuska) radi nekoliko primjera dentalnog mikroskopskog lomljenja (Garralda et al 2019: 21). Važno je napomenuti kako se ovi tragovi javljaju u svim spolnim i dobnim kategorijama što se može povezati s ujednačenom podjelom rada u zajednici (Estalrrich, Rosas



Slika 12. Labijalna površina RI<sup>2</sup> KDP 30 (prema: Lalueza-Fox, Frayer 1997: 137). (KDP= *Krapina dental people*).



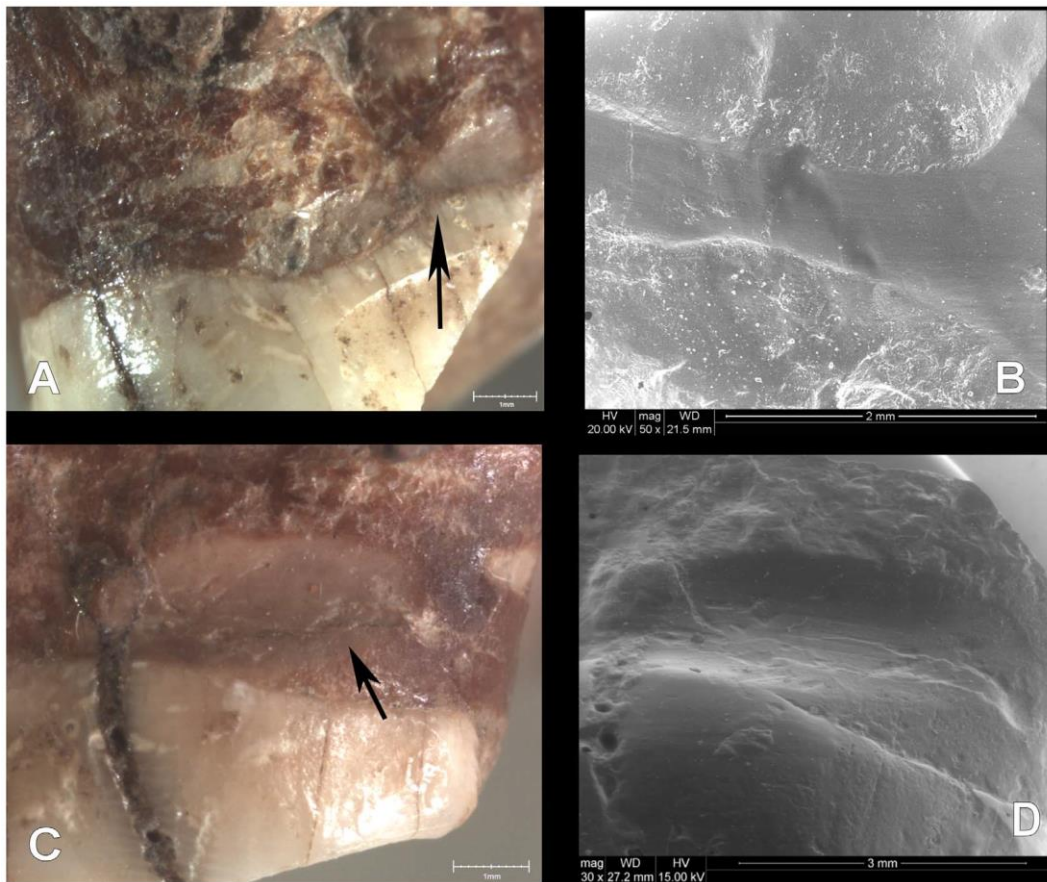
*Slika 13. Strije na zubima jedinki iz El Sidróna  
(prema: Estalrrich, Rosas 2013: 3).*

2015: 8). Strije na prednjim zubima prisutne su i u srednjopleistocenskoj populaciji s nalazišta Sima de los Huesos (Španjolska) (Lozano-Ruiz et al. 2004). Geneza tih tragova dokazana je eksperimentom na 10 kirurški odstranjenih zuba (Lozano-Ruiz et al. 2004: 1129). Preko njih se prelazilo odbojcima od rožnjaka, pješčenjaka i kvarcita te je dokazano kako su ti urezi svojom morfologijom istovjetni onima u arheološkom uzorku (Lozano-Ruiz et al. 2004: 1129, 1132).

Detaljnou analizom umjetnih žljebova u interproksimalnom prostoru na krapinskim zubima bavili su se D. Frayer i M. Russel (1987). Ovi tragovi nalaze se na distalnim i mezijalnim površinama korijena, u blizini granice s krunom zuba (Frayer, Russel 1987: 393). U cijelom uzorku izniklih zuba, 8% ih ima jasne znakove dentalne manipulacije, žljebovi se javljaju podjednako u obje čeljusti, a svi, osim jednog sjekutića nalaze se na zadnjoj denticiji (Frayer, Russel 1987: 400-401). Njihova lokacija i morfologija su konzistentni, a neki su vidljivi i bez uvećanja (Frayer, Russel 1987: 393-394). Unutar samih ureza mogu se uočiti i longitudinalne strije te poliranje što je indikativno za naprijed-natrag pokrete (Frayer, Russel 1987: 404). Zbog svega navedenog, ovi tragovi najviše odgovaraju korištenju drvenih čačkalica što može biti dokaz za ponašanje vezano za higijenu ili neku vrstu liječenja usne šupljine (Frayer, Russel 1987: 404). Potencijalno korištenje čačkalica navodi se i kod jedinke s nalazišta Cova Forada (Španjolska) (Lozano et al. 2013: 1). Zubi ove jedinke značajno su istrošeni s dijelovima eksponiranog sekundarnog dentina, a moguća je i prisutnost periodontalne bolesti (Lozano et al. 2013: 3). Stoga je moguće da si je jedinka povlačenjem čačkalice ili nekog drugog materijala nastojala olakšati bolove (Lozano et al. 2013:

3). Među gornjopaleolitičkim lokalitetima s dokazima ovakvog ponašanja, izdvajaju se uzorci iz Grimaldija i to jedinke Grotte des Enfants 4 te Barma Grande 2 i 5 (Italija) (Formicola 1988: 663).

Iz navedenih primjera, čini se da su neandertalci u značajnoj mjeri opterećivali svoje prednje zube. Stoga, pozitivna selekcija i genetski odmak su djelomično mogli utjecati na jedinstvenu kraniofacijalnu morfologiju neandertalaca (Clement et al. 2012: 367). Također, statistički je dokazano značajnije trošenje u anteriornoj denticiji neandertalaca u odnosu na recentne ljudske populacije, iako je ono zamijećeno i kod dijela gornjopaleolitičkog uzorka anatomski modernih ljudi (Clement et al. 2012: 379). Ostaje otvoreno pitanje jesu li te dvije populacije zube koristile za slične ili različite zadatke (Clement et al. 2012: 379).



Slika 14. Inteproksimalni žljebovi na zubima neandertalaca s nalazišta Cova Forada (prema: Lozano et al. 2013: 4).

## 5. REZULTATI ANALIZA U KONTEKSTU EKOLOGIJE I KULTURA KASNOG PLEISTOCENA

Iz navedenih primjera jasno je koliko su analize dentalnog arheološkog uzorka korisne i raznolike. Međutim, važno je njihove rezultate uklopiti u širi kontekst kako bismo pridonijeli znanstvenoj raspravi o životima različitih lovačko-skupljačkih zajednica. Naravno, i kod takvih istraživanja postoje određeni problemi i ograničenja. Jedan od najvećih izazova u dentalnim analizama je svakako onaj metodološke prirode (Teaford 2007: 358). Korištenje SEM-a (eng. *Scanning Electron Microscope*) često je vrlo dugotrajno i skupo, a i ostale metode su dobrim dijelom subjektivne i podložne ljudskoj grešci (Teaford 2007: 358). Ipak, metode poput analize otiska okluzijskog trošenja ili analize teksture dentalnog mikrotrošenja koje su razvijene zadnjih godina, pokazale su se vrlo preciznima, nedestruktivnima i korisnima za stvaranje sve većih baza podataka. Među nedestruktivnim metodama ističe se i radiografsko snimanje zuba koje determinira osnovu morfologije uzorka, neke nemetričke osobine poput taurodontizma te osnovne metričke podatke poput veličine krune ili debljine cakline (Zilberman, Smith 1992: 387, 390). Do danas je analiziran uzorak još uvijek relativno malen te ima mnogo prostora za napredak (Teaford 2007: 358). Također, mnogo više je objavljenih analiza neandertalskih zuba u odnosu na anatomske moderne ljude gornjeg paleolitika.

U mnogim paleoantropološkim studijama, pa i onima vezanima za denticiju, susrećemo se s različitim definicijama vrste. Bilo kakva kvantitativna granica između vrsta ovisi o tome koji se koncept vrste koristi (Ahern 2006: 265). Kada se bavimo populacijama u prošlosti, jedan od glavnih problema je raspon varijacije unutar populacije (Ahern 2006: 264). Geografski raspon paleolitičkih populacija je prevelik, a naš uzorak premali da bismo sa sigurnošću znali koliko su one biološki bile bliske, odnosno udaljene (Finlayson 2004: 76). Pitanje je jesu li arheološke, morfološki određene jedinice valjane evolucijske vrste (Ahern 2006: 264). Prema nekima biološki koncept vrste uopće nije primjenjiv na fosilne ostatke (Finlayson 2004: 7). Stoga, na tragu modela o multiregionalnoj evoluciji, C. Finlayson liniju od *Homo erectus* do *Homo sapiens* smatra jedinstvenom, kronološki povezanom vrstom koja je uzastopno rezultirala divergentnim linijama kroz geografsku izolaciju (Finlayson 2004: 1), a jednu od tih linija čini i populacija neandertalaca (Finlayson 2004: 7). Po njemu, rasprava o čovjeku treba biti evolucijska, a taksonomske jedinice trebaju biti samo pomoćno oruđe u njihovom razlikovanju, a ne krajnji rezultat analiza (Finlayson

2004: 73). Na sličan način potrebno je promatrati i termine kao što su srednji i gornji paleolitik. Oni su iz pomoćnih, kronološki okvirnih alata prešli u sinonim za jasno odvojene kulturno-vremenske cjeline (Ahern et al. 2013: 195). Kad govorimo o pojavi novih vrsta, teško je postaviti jasnu granicu između posljednjeg pripadnika jedne i prvog pripadnika druge vrste, pogotovo u slučaju pretpostavljene anageneze\* (Ahern et al. 2013: 198). Znanstvenici se u raspravama često koriste tim terminima i datumima kao specifičnim i statičnim točkama u vremenu što dovodi do različitih interpretacija istih rezultata. Mnoge rasprave vođene su i po pitanju reproduktivnog miješanja neandertalaca s anatomski modernim ljudima. Danas znamo da je razmjena gena postojala (Green et al. 2010: 718; Sankararaman et al. 2012: 6; Prüfer et al. 2014: 45; Smith et al. 2017 i navodi u njemu) što znači da reproduktivna odvojenost ovih populacija nije bila dovoljno duga da bi došlo do specijacije u punom smislu (Finlayson 2004: 7). Dakle, više nije pitanje je li došlo do hibridizacije, već koliko je ona utjecala na ljudski genetski bazen (Finlayson 2004: 79). 1-4% gena današnje euroazijske populacije je neandertalskog nasljeđa (Green et al. 2010: 721), ali nemamo podatke o stupnju miješanja na razini pojedinih regija (Ahern et al. 2013: 199). Budući da su neandertalci sami imali nisku genetsku varijabilnost te da je gustoća stanovništva tijekom MIS 3 već bila niska (Krings et al. 2000: 145; Lalueza-Fox et al. 2006: R629), za pretpostaviti su i rijetki kontakti te još rjeđa genetska razmjena.

Najranije primjene dentalnih analiza arheoloških ostataka bile su vezane za morfologiju te su mahom nastojale na tom temelju razlikovati taksonomske jedinice. Kao kandidate za određivanje filogenetskih veza često ih koristi Bailey (2002) te se u procjeni metričkih i nemetričkih svojstava koristi ASUDAS\*-om. Ona smatra da prvi korak u analizi ljudskih ostataka mora biti točno određivanje vrste te smatra da su zubi dobar izvor podataka za taj zadatak (Bailey 2006b: 11). Iz tog razloga, većinu svojih studija posvetila je upravo kvantificiranju dentalnih razlika između neandertalaca i modernih ljudi kako bi s jedne strane potvrdila njihovu biološku odvojenost, a s druge strane postavila temelje za točno taksonomsko određivanje fragmentiranih dentalnih uzoraka (Bailey 2000, 2002, 2006a, 2006b). U neandertalskoj denticiji vidi jedinstven obrazac u odnosu na moderne ljude što tumači kao dokaz značajne biološke udaljenosti tih populacija (Bailey 2006a: 254, 265). Ipak, preklapanje u frekvenciji izraženosti većine svojstava nije rijetkost te određene razlike postoje i među živućim ljudskim populacijama (Martinón-Torres, Bermúdez de Castro 2016: 67). Upravo zbog toga, vraćamo se na ranije spomenut problem različitih koncepata vrste. Iako je provela mnoge studije, Bailey je prije svega determinirana svojim pogledom na

model razvoja i širenja modernih ljudi što, po mojemu mišljenju, utječe na njene interpretacije. Istina je da su karakteristike zuba uvelike nasljedne, ali na dentalni fenotip, uz genotip\* može utjecati i okoliš (Hillson 2005: 257).

Sekvence rasta u nekoj populaciji slične su te prate veće životne događaje pa mogu biti okviran indikator dobi jedinke (Hillson 2005: 207). Nije rijetkost da je dentalna dob nešto drugačija od skeletne, a u arheološkom materijalu treba naglasiti da se ne procjenjuje kronološka dob već samo dostignut stupanj biološkog razvoja te su stoga procjene uvijek u okviru nekoliko godina (Hillson 2005: 213). Prirodna selekcija na mikroevolucijskoj razini može djelovati na zube lošije kvalitete koji će se brže istrošiti što u ekstremnom slučaju može značiti i smrt osobe (Scott, Turner 1988: 105). Na dentalnu varijaciju snažno utječu i vrste genetskog odmaka kao što su efekt utemeljitelja\* i efekt uskog grla\*. Dugotrajniji trendovi u dentalnoj evoluciji poput generalne redukcije veličine ili pojednostavnjenja morfologije kvržica ukazuju na usmjerenu prirodnu selekciju (Greene 1970: 277). Moguće je i da su neke dentalne karakteristike sekundarni produkt selekcije nekih kraniofacijalnih svojstava (Greene 1970: 276). Metričke promjene na zubima neki vežu uz evoluciju tehnoloških i kulturnih sustava te su one čak veće između ranog i kasnog gornjeg paleolitika nego između kasnog gornjeg paleolitika i mezolitika (Fruyer 1977: 117).

Podaci o patologijama poput genetskih i infektivnih bolesti u razdoblju paleolitika su za sada rijetki, a neki smatraju da bi kroničan nedostatak nutrijenata poput nekih vitamina i minerala uzrokovao veći mortalitet novorođenčadi (Fiorenza et al. 2015: 58). Iako taj argument stoji, u ovom trenutku jako teško možemo govoriti o pouzdanosti te slike zbog i dalje premalih uzoraka. Zadnjih godina u literaturi su istaknuti i nedostaci isključivo mesne prehrane poput stanja *rabbit starvation*, tj. proteinskog trovanja (Fiorenza et al. 2015: 59). Također, među koštanim ostacima zasad nema dokaza skorbuta koji bi upućivao na nedostatak vitamina C (Fiorenza et al. 2015: 59). Signale stresa u populacijama daju relativno česte hipoplazije zubne cakline. Na temelju prisutnosti i vremena nastanka linearnih hipoplazija, čini se da je u kasnom pleistocenu najstresnija bila 3. ili 4. godina djetinstva, što se okvirno poklapa s prijelazom s majčinog mlijeka na krutu hranu (Cunha et al. 2004: 226). Za nekolicinu neandertalskih jedinki s utvrđenim karijesom pretpostavlja se i povećana konzumacija kariogenih ugljikohidrata (Trinkaus et al. 2000: 1019). Ipak, zbog vrlo malih količina ugljikohidrata, u tradicionalnim društvima nema dijabetesa (Lindeberg 2009: 48). Prema dosadašnjim saznanjima, prehrana lovaca-skupljača rijetko je



uzrokovala kardiovaskularne i ostale bolesti povezane s prehranom (Lindeberg 2009: 43). Budući da je unos masti važan za izgradnju stanične membrane i ostale stanične funkcije te energiju (Lindeberg 2009: 49), još je otvoreno pitanje koji prehrambeni resursi su zadovoljavali te potrebe.

Za rekonstrukcije prehrambenih navika, vrlo korisne su se pokazale različite analize trošenja. Dok je hrana 21. stoljeća u tolikoj mjeri mekana, kuhana i procesuirana da uglavnom ne ostavlja tragove na našim zubima (Teaford 2007: 352), ona je u paleolitiku, ovisno o svojim fizikalnim svojstvima, stvarala određene obrasce trošenja koji se sve većim bazama podataka i komparativnim uzorcima povezuju s različitim prehrambenim izvorima. I mikroskopske i makroskopske analize pokazale su da preference prema određenim resursima više ovise o geografskom području i općenito klimatskim uvjetima, nego o populaciji kojoj jedinke pripadaju. Visoka varijacija prehrambenog trošenja na bukalnim površinama zuba iz kasnog pleistocena ne podržava hipoteze o homogenoj i striktno mesojednoj prehrani (Pérez- Pérez et al. 2003: 507). Generalno uzorci iz hladnijih okoliša imaju više strija na zubima od onih iz toplih (Pérez- Pérez et al. 2003: 507). Osim prehrane, zubi se troše i različitim neprehrambenim aktivnostima. U komparativnoj analizi biomehaničkih svojstava mastikatornog sustava neandertalaca i Inuita, zaključuje se da je moguća morfološka specijalizacija anteriornih zuba na povećano opterećenje kod obje populacije (Spencer, Demes 1993: 17). S druge strane, razlike u posteriornoj denticiji autori povezuju s povišenom konzumacijom biljaka u neandertalskoj populaciji u odnosu na Inuite (Spencer, Demes 1993: 17). Iako su komparativni uzorci vrlo korisni, još nam nedostaje znanja o faktorima koji utječu na trošenje (Clement et al. 2012: 379). Moguće je da se ne radi toliko o jačini sile kojom se zubi opterećuju, već o učestalosti tog opterećenja (Clement et al. 2012: 380). Osim komparacije s kasnijim populacijama, važno je naglasiti i da dokaze o nemastikatornom korištenju zuba možemo uočiti i kod ranijih populacija. Vrlo detaljne i kvalitetne analize rađene su na materijalu sa srednjopleistocenskog nalazišta Sima de los Huesos (Španjolska) (*Homo heidelbergensis* ili predneandertalci) (Lozano et al. 2008). I na tom uzorku može se pretpostaviti korištenje anteriornih zuba kao oruđa, ali i prevladavanje dešnjaka u populaciji što dokazuje ranu lateralizaciju mozga pripadnika roda *Homo* (Lozano et al. 2008: 724). Nadalje, tragovi kulturnih aktivnosti na dentalnim ostacima govore o podjednakoj raspodjeli poslova među spolovima i dobi što ide u prilog nekoj vrsti egalitarnosti unutar zajednice. Ipak, uočene su statistički značajne razlike u duljinama strija između muških i ženskih jedinki s nalazišta Hortus, Spy i El Sidrón (Estarrich, Rosas 2014: 7). Dakle, svi članovi zajednice koristili su zube za neprehrambene aktivnosti, a

vjerojatno su koristili i ista oruđa, dok je razlika bila u zadatku, materijalu i repetitivnosti među spolovima (Estarrich, Rosas 2014: 9).

U pokušajima rekonstrukcija prehrane koriste se različiti pristupi i metode (Grine 2007: 292). Uz ovdje navedene analize na dentalnom materijalu, najčešće su funkcionalne studije kamenih alata, zooarheološke analize te analize stabilnih izotopa. Kao direktan dokaz, omjer stabilnih izotopa ugljika, kisika i dušika u kolagenu\* govori o tipu okoliša u kojem je jedinka živjela te o kontinentalnom ili morskom podrijetlu proteina u njenoj prehrani (Prossinger, Willms 1998: 318, Bocherens 2009: 242). Važno je napomenuti kako se kolagen za analizu stabilnih izotopa može izolirati i iz dentina što bi bilo značajno za proučavanje morskih proteina, ali i prehrane u djetinjstvu (Bocherens 2009: 244; Fiorenza et al. 2015:52). Do danas se takve analize nisu radile na kasnopleistocenskom uzorku već prevladavaju one na koštanom kolagenu. U Europi je više od 13 jedinki neandertalaca analizirano za stabilne izotope ugljika i dušika (Richards, Trinkaus 2009: 16035). Sve jedinice imaju signal dušika koji ih smješta među najmesojednije zvijeri dok ugljik ukazuje na kontinentalne izvore lovnih životinja (Richards, Trinkaus 2009: 16035; Fiorenza et al. 2015: 52). Primjerice, među svim belgijskim neandertalcima (Scladina, Spy, Engis) zabilježene su vrlo visoke vrijednosti izotopa dušika što se tumači kao značajna konzumacija kontinentalnih biljojeda (Bocherens et al. 2001: 499). Slične vrijednosti dobivene su i izotopskom analizom neandertalskog uzorka iz Vindije (Richards et al. 2000: 7664). Ono što u toj slici nedostaje su uzorci s nalazišta s umjerenom klimom (Fiorenza et al. 2015: 52). Također, te analize prikazuju samo proteine, ali ne i ostale nutrijente, a istraživanja su pokazala da i umjerene količine mesnih proteina maskiraju količinu biljaka u ishrani (Fiorenza et al. 2015: 52). Na primjer, postoje resursi koji su izrazito siromašni proteinima, a imaju puno kalorija te nema načina da se sačuvaju u arheološkom sloju i stoga o njima nemamo nikakve podatke (Richards, Trinkaus 2009: 16037). Ipak, da je prehrana većinom bazirana na biljnim resursima razlike bi bile vidljive (Fiorenza et al. 2015: 52). Za populacije gornjeg paleolitika rezultati su heterogeniji. Među njima valja istaknuti primjer gravetijenskog ukopa mladića s nalazišta Arene Candide (Italija) kod kojeg rezultati ukazuju na udio morskih proteina u prehrani između 20 i 25% (Pettitt et al. 2003: 17). Slična prehrana pretpostavlja se i za jedinku s nalazišta Riparo Mochi (Italija) asociranog s orinjasijenskom industrijom (Holt, Formicola 2008: 83). Jedan od najstarijih nalaza anatomske modernih ljudi na području Europe, Oase 1 (Rumunjska), u prehrani je značajne količine proteina dobivao iz slatkovodnih životinja (Richards, Trinkaus 2009: 16036), a analize su provedene i na jedinkama s

nalazišta Brno, Dolní Věstonice (Češka), Kostenki, Mal'ta, Sunghir (Rusija) i Paviland (Ujedinjeno Kraljevstvo) (Richards et al. 2001: 6528). Kontinentalna nalazišta, Kostenki, Brno, Dolní Věstonice i Mal'ta imaju visoke signale konzumacije slatkovodnih izvora proteina, a Kostenki ima i najviše vrijednosti dušika što se interpretira kao preko 50% proteina dobivenih iz slatkovodnih životinja (Richards et al. 2001: 6529). Kod ostalih jedinki je postotak slatkovodnih izvora između 25% i 50% dok tri jedinke iz Sunghira imaju umjereno visok udio dušikovih izotopa te stoga i najveći udio proteina iz kontinentalnih biljojeda (Richards et al. 2001: 6529). Jedinka iz Pavilanda ima obalni signal ugljika te vjerojatnu konzumaciju morskih proteina u oko 15% prehrane (Richards et al. 2001: 6529). Iz vremena gornjeg paleolitika ističu se i jedinke s nalazišta Kendrick's Cave (Ujedinjeno Kraljevstvo) koje su se djelomično oslanjale na morske resurse te jedinke s nalazišta Šandalja II (Hrvatska) koje su se hranile slatkovodnom ribom (Richards 2009: 254; Richards et al. 2015: 209). U usporedbi s rezultatima neandertalskih uzoraka koji uglavnom ukazuju na konzumaciju kontinentalnih biljojeda, može se reći da postoje značajne razlike (Richards et al. 2001: 6530). Ipak, većina uzorka i dalje pokazuje primarno oslanjanje na kontinentalne životinjske proteine (Richards, Trinkaus 2009: 16036), a morski resursi postaju puno važniji u kasnom gornjem paleolitu (Holt, Formicola 2008: 83). Razdoblje zadnjeg glacijalnog maksimuma, tj. prijelaz sa gravetijena na kasnije tehnološke industrije jedna je od ključnih prekretnica ljudske mobilnosti (Lugli et al. 2019: 905). Gravetijenske zajednice u svom su rasponu obuhvaćale velike teritorije i raznovrsne resurse na sezonalnoj razini (Lugli et al. 2019: 905). Na nalazištu Grotta Paglicci (Italija) uočena je razlika u omjeru izotopa stroncija na jedinkama koje datiraju u gravetijen i epigravetijen (Lugli et al. 2019: 906). Tako su gravetijenske majke vjerojatno većinu svoje trudnoće provele na tom mjestu te su se hranile kontinentalnim biljojedima, dok su epigravetijenske jedinke bile usmjerene na ne lokalne resurse ili su većinu svoje trudnoće provele na nekom drugom mjestu (Lugli et al. 2019: 907-909). Jedna od interpretacija ovih rezultata ide u smjeru populacijske zamjene tijekom epigravetijena na što ukazuju i provedene genetske studije (Lugli et al. 2019: 910).

Slika o pretežno mesojednoj prehrani ima nekoliko problema. Ukoliko se potreba za kalorijama zadovoljavala isključivo mesnim proteinima, to je bilo značajno opterećenje za jetru, a pitanje je i kako su se hranile trudnice i dojilje kojima je bilo potrebno puno masnoće (Speth, Spielmann 1983: 2; Churchill 2014: 87, 94). U ljudskom organizmu postoje metaboličke potrebe za moderiranje visokih razina dušika koje proizlaze iz pretežno mesne ishrane (Jones 2009: 171). U

najzahtjevnijim okolišima poput borealnih zona, moguće je iskorištavanje i kore drveća (Jones 2009: 177). Do danas je jako malo dokaza o biljnim ostacima na arheološkim nalazištima, ali treba imati na umu da su mnoga od njih istraživana kada praksa prosijavanja i flotiranja svog sedimenta nije bila uobičajena te je moguće da je dio informacija izgubljen (Jones 2009: 178). Logično je za pretpostaviti da se u različitim okolišima ljudi različito hrane (Salazar-García et al. 2013: 1). Recimo, mediteranski dio Pirenejskog poluotoka je sa svojim umjerenim temperaturama i s više padalina imao veću bioraznolikost (Salazar-García et al. 2013: 2). U mozaičnom šumskom okolišu uspjevale su i mnoge jestive biljke, a promjene razine mora vidljive su u faunalnim ostacima na nalazištima (Salazar-García et al. 2013: 3-4). Bez obzira na to, analize stabilnih izotopa nalazišta kao što su Cova Negra i Abric del Salt govore u prilog kontinentalnoj prehrani baziranoj na iskorištavanju biljojeda (Salazar-García et al. 2013: 9). O korištenju biljaka u paleolitiku generalno imamo vrlo malo dokaza. Jedan od rijetkih slučajeva nagorenih sjemenki pronađen je na bliskoistočnom nalazištu Kebara (Henry et al. 2014: 2). Na nalazištima Vanguard i Gorham's Cave (Gibraltar) pronađeni su nagoreni ostaci češera i školjki, a u ostatku Pirenejskog poluotoka pretpostavlja se prisutnost žira, lješnjaka, divljeg voća i bobica, jestivih gomolja, sjemenki trava i mahunarki koje su ljudske populacije mogle iskorištavati (Haws 2004: 49, 51). U orinjasijenskim slojevima špilje Klissoura (Grčka) pronađene su sjemenke trava (Haws 2004: 51). Sposobnost reprodukcije je primarni faktor strategija preživljavanja i prehrambene vrijednosti resursa, a ne maksimalno iskorištavanje energije (Haws 2004: 75). Resursi poput pinjola, lješnjaka i drugih orašastih plodova imaju mnogo masti i proteina i realno je za pretpostaviti da su se konzumirali, ali nisu opstali u arheološkim slojevima (Haws 2004: 78). Jedan od načina detektiranja biljaka u prehrani je već spomenuta analiza dentalnog kalkulusa gdje se može uočiti prisutnost biljnih fitolita ili zrnaca škroba (Henry et al. 2014: 3) kao što je to slučaj na nalazištu Sima de las Palomas (Salazar-García et al. 2013: 10). Nadalje, ostaci bitumena u zubnom kalkulusu mogu biti dokaz o izradi kompozitnog oruđa, a prisutnost pigmenata i gorkih trava govore u prilog nekoj vrsti liječenja (Hardy et al. 2012: 623). Fitolite i škrob moguće je pronaći i mikroskopskim analizama radnih rubova kamenih alatki (Henry et al. 2014: 3). Na lokalitetu Payre (Francuska) čije se stratigrafske sekvence datiraju u kraj MIS 8 i početak MIS 7 te kraj MIS 6 i početak MIS 5 provedene su analize tragova korištenja na litičkom materijalu (Hardy, Moncell 2011: 1). Na 125 od 182 komada litike uočen je neki tip funkcionalnog dokaza kao što su ostaci biljaka, drveća,

riba, ptica, škroba, mesa ili kože, a što upućuje na širok spektar aktivnosti, ali i prehrane (Hardy, Moncell 2011: 3).

Stoga, o prehrani u paleolitu indirektno govore i nalazi kamenog oruđa te životinjski ostaci (Krueger 2011: 44). Interpretacije takvih nalaza uglavnom navode kako rani moderni ljudi koriste veći spektar resursa od neandertalaca, dok primjerice analize okluzijskog trošenja za jedinke iz sličnih okoliša to nisu potvrdile (Fiorenza 2009: 140). Neki smatraju da se tehnološke promjene događaju kao bihevioralni odgovori u izmijenjenim okolišnim uvjetima (Finlayson 2004: 123). Tako progresivna specijalizacija modernih ljudi na lov na velike sisavce u otvorenim ravnicama dovodi do tehnološkog napretka koji vrhunac doživljava u solitrejenu i epigravetijenu, a posebno se ističe razvoj projektilnog oružja (Finlayson 2004: 119, 123). S druge strane, neki autori su mišljenja da je pojava kompleksnog tehnološkog paketa i ponašanja rezultat dugog i postepenog procesa akumulacije koji započinje još u srednjem kamenom dobu Afrike (McBrearty, Brooks 2000: 456). Mnogi smatraju da u gornjopaleolitičkim zajednicama važnu ulogu igra podjela rada koja je najčešće uvjetovana spolom i dobi osobe (Stiner, Kuhn 2009: 158). S druge strane, u srednjem paleolitu se pretpostavlja veća egalitarnost jer je u lovu glavni cilj velika životinja (Stiner, Kuhn 2009: 158). Oko 15 tisuća godina prije sadašnjosti dolazi do velikog povećanja stanovništva na Mediteranu, a iz tog vremena imamo i više dokaza o proizvodnji odjeće i razvijenijim skloništima (Stiner, Kuhn 2009:164). Upravo zbog takve socijalne diversifikacije pretpostavlja se podjela rada. Ipak, dugotrajan uspjeh neandertalaca s lovom koji je fokusiran na životinje koje se sporo razmnožavaju znači da su im lovne strategije mnogo složenije i efikasnije nego što im se to često priznaje. Što se tiče samog prijelaza srednjeg na gornji paleolitik koji zauzima dobar dio znanstvenih rasprava već desetljećima, situacija je dugo problematična zbog nejasne situacije ljudskih u odnosu na materijalne ostatke. Drugim riječima, nije bilo sigurne asocijacije najranijeg orinjasijenskog kompleksa i nekih prijelaznih industrija s ranim modernim ljudima kao što je primjerice jedinka Oase 1 (Rumunjska) (Bailey et al. 2009: 11, 22). Nedavne dentalne nalaze poput onoga iz Grotte del Cavallo (Italija) ili iz Bacho Kira (Bugarska) neki autori interpretiraju kao anatomske moderne ljude te ih povezuju s prijelaznim industrijama ili onima početnog gornjeg paleolitika (Benazzi et al. 2011; Hublin et al. 2020). Ipak, na tu temu još ne postoji znanstvena usuglašenost te, za sad, ova problematika ostaje otvorena.

Od prijelaznih industrija ističe se šatelperonijen s kojim su na nalazištima Ary-sur-Cure i St. Cesairé asocirani neandertalski ostaci (Bailey et al. 2009: 23). Neka od najranijih gornjopaleolitičkih nalazišta sa dentalnim ostacima modernih ljudi u Europi su: Mladeč (Češka), Grotte de Fontechavade, Font de Gaume, La Ferrassie, Brassempouy (Francuska), Bacho Kiro (Bugarska) i drugi (Bailey et al. 2009: 21- 22).

Osim za prehranu i kulturne aktivnosti, zubi su važan faktor i u govoru (Sheets 1977: 518). Ispravno formirana i pozicionirana denticija integralni je dio artikularnog sustava jer sudjeluje u produkciji nekih zvukova (Sheets 1977: 518). Morfologija zuba i dentalnog luka koji su prikladni za razvoj jezika javljaju se još u miocenu te stoga ne mogu biti siguran argument za samu njegovu pojavu (Sheets 1997: 524). U tom smislu, pitanje pojave jezika, kao jedno od najkompleksnijih u ljudskoj evoluciji, i dalje ostaje neodgovoreno, barem iz perspektive evolucije denticije.

Za ljudsku prilagodbu posebno je važna struktura vegetacije jer određuje potencijalni plijen te njegovu vidljivost (Finlayson 2004: 9). Prema sastavu vegetacije, staništa možemo podijeliti na šume, šikare, otvorena staništa, pustinje, stjenovita, mozaična staništa itd. (Finlayson 2004: 10- 11). Za pleistocensku Europu važan je srednji planinski pojas koji se proteže od Pirenejskog poluotoka sve do Himalaja jer se južno od njega često formiraju refugiji (Finlayson 2004: 15). Na sjeveru Euroazije, od Britanije te sve do Beringova prolaza, nalazi se Velika euroazijska ravnica sa borealnim šumama, stepama i tundrama (Finlayson 2004: 16). Klimatske promjene snažno utječu i na rasprostranjenost te migracije životinjskih vrsta (Finlayson 2004: 35). Tijekom pleistocena, Europu iz Sjeverne Amerike koloniziraju konji, a za ljudski lov od posebne su važnosti cervidi i bovidi zbog širokog geografskog raspona u kojem žive te zbog kretanja u krdima (Finlayson 2004: 21, 27, 29). Za strategije preživljavanja od iznimne je važnosti sezonalnost resursa jer ona utječe na mobilnost, veličinu populacije te socijalnu organizaciju zajednice (Grine 2007: 292). U faunskim skupovima kasnopleistocenske srednje i zapadne Europe dominiraju veliki biljojedi i to uglavnom po jedna vrsta poput konja, mamuta, jelena, bizona i drugih (El Zaatari 2007: 29). Nešto raznolikije skupove imaju nalazišta koja datiraju u MIS 5e zbog povoljne klime (El Zaatari 2007: 30). Stoga su glavne vrste koje su neandertalci lovili bile one koje žive u krdima, ali ponekad i osamljene životinje poput nosoroga (Gaudzinski-Windheuser, Niven 2009: 100). U zooarheološkom uzorku vidljiva je i selekcija te kontroliran i sistematičan izlov tijekom duljeg vremena što sugerira ponavljajuće, zajedničke lovne epizode (Gaudzinski-Windheuser, Niven

2009: 100). Primjerice, na lokalitetu Salzgitter-Lebenstedt (Njemačka) pretpostavlja se jedna epizoda u kojoj je izlovljeno cijelo krdo sobova (Gaudzinski-Windheuser, Niven 2009: 100). Analize su pokazale da su najčešće lovljene zdrave i odrasle jedinke što znači da je fokus na životinji koja će dati najviše hrane, a ne na onoj najslabijoj (Gaudzinski-Windheuser, Niven 2009: 106). Na prostoru istočne Europe imamo problem malog broja neandertalskih nalazišta (Hoffecker 2009: 88). Najviše ih datira u MIS 5e, a nalaze se na Krimu i Kavkazu (Hoffecker 2009: 89). Na tim je nalazištima mnogo faunskih ostataka velikih sisavaca poput stepskih bizona, mamuta, konja i jelena, a česti su i kapridi poput divljih ovaca i koza (Hoffecker 2009: 89-90). Slične životinje pronađene su i u gornjopaleolitičkim slojevima, no ponekad se javljaju i manji sisavci te nešto ptica i riba (Hoffecker 2009: 93). Ovo je područje i istočnogravetijenskog kompleksa unutar kojeg se oko 25 tisuća godina prije sadašnjosti javljaju jame za skladištenje, prva pojava keramike i pletenih košara, a prije oko 18 tisuća godina domesticiraju se psi (Hoffecker 2009: 95).

Nestanak neandertalaca te pojava i širenje modernih ljudi mogla bi biti dva neovisna, klimatski vezana događaja (Finlayson 2004: 8). Kroz svoje posljedice na biljni i životinjski svijet, klimatske oscilacije mogle su biti središnji faktor u ljudskoj evoluciji (Finlayson 2004: 8). Do migracije i odvajanja dijela zajednica može doći i uslijed kompeticije unutar populacije (Finlayson 2004: 41). S druge strane, izumiranje manjih, lokalnih zajednica neke populacije nije neuobičajeno, dok je regionalno izumiranje nešto rijeđe, a u tu kategoriju moglo bi se ubrojiti neandertalsko izumiranje (Finlayson 2004: 43-44). Tijekom blažih uvjeta, neandertalci koloniziraju područja centralne i zapadne europske ravnice, a u hladnijim se povlače na mediteranske poluotoke (Finlayson 2004: 149). Ipak, ne radi se o iznenadnom i brzom događaju. Vjerojatnije je da su neandertalci izumrli krajem faze MIS 3 zbog dugih serija hladnih i suhih epizoda koje su imale efekt potiskivanja i fragmentiranja čitave europske populacije (Finlayson 2004: 49). Što se tiče migracije prvih modernih ljudi u Europu, moguće je da se ona odvila u više valova, a slika o već cjelovitom orinjasijenskom paketu kojeg oni donose, iz godine u godinu je manje uvjerljiva (Finlayson 2004: 65).

Na temelju ovdje predstavljenih analiza, vjerojatno je da su u raznolikim regijama neandertalci bili svejedi, a povećana konzumacija mesa događala se u marginalnim područjima te reflektira povećani stres u populaciji (Finlayson 2004: 98). Obje kasnopleistocenske populacije bile su fleksibilne u stupnju specijalizacije lova, ovisno o regiji i sezoni (Finlayson 2004: 99). Ipak,

postoje indikacije o različitim preferancama u odabiru okoliša. Dok rani moderni ljudi najčešće nastanjuju otvorena staništa, kasni neandertalci biraju ekotonalno bogata staništa koja su na malom prostoru jako heterogena (Finlayson 2004: 106). Stoga, argument o neandertalskoj specijalizaciji na vrlo hladne okoliše ne podupiru dokazi o zadnjim zajednicama na Mediteranu, kao ni suočavanje modernih ljudi s najdrastičnijim uvjetima tijekom zadnjeg glacijalnog maksimuma (Finlayson 2004: 111). U smislu okolišne adaptacije, više su značili vatra, odjeća, sklonište i kompleksni društveni sustav od same morfologije tijela (Finlayson 2004: 113). Što se tiče razlike u ekologiji zajednica modernih ljudi u odnosu na neandertalce, one su imale veći raspon staništa i veći dnevni opseg kretanja, same grupe su imale više članova te su bile podijeljene u substrukture te je izražena bila selektivnost prema mesnim izvorima prehrane (Finlayson 2004: 115). Pretpostavlja se da su neandertalci imali zrakasti obrazac mobilnosti koji podrazumijeva seljenje iz baznog kampa u sezonske kampove u blizini važnih resursa, a moderni ljudi kružni koji podrazumijeva sezonalne migracije cijele grupe između serija privremenih kampova (Finlayson 2004: 116). U vidu simboličkog i socijalnog ponašanja, razlike između srednjeg i gornjeg paleolitika kvantitativne su prirode te su rezultat promjena ekoloških i društvenih uvjeta, a ne njihov uzrok (Finlayson 2004: 125). Na temelju arheoloških nalaza, kod obje grupe je prisutna plastičnost u ponašanju kao i visoka inteligencija (Finlayson 2004: 129). Moguće je da su na neandertalsko izumiranje djelovali dugotrajni klimatski procesi i izumiranje megafaune, a ne kompeticija ili istrebljenje od strane novopridošlih modernih ljudi (Krueger 2011: 44). U svakom slučaju, populacijska dinamika, migracije i izumiranje ovih populacija može se objasniti bez argumenta o biološkoj superiornosti jedne grupe (Finlayson 2004: 192). Postoji ideja o tome da su populacije u stresnim uvjetima najinovativnije, a do najveće tehnološke eksplozije dolazi upravo u magdalenijenu, nakon zadnje deglacijacije, tijekom demografske eksplozije i izumiranjem velikih biljojeda (Finlayson 2004: 200).



## 6. ZAKLJUČAK

Ni arheološki ni ljudski ostaci ne govore nam ni približno dovoljno o varijaciji ponašanja i kulture pleistocenskih populacija (Holt, Formicola 2008: 87). Napretkom metoda analize, ali i sve preciznijim iskopavanjima, arheološka znanost vrlo brzo napreduje. Ovim radom nastojalo se predstaviti jedan mali, ali važan dio arheoloških ostataka te ukazati na mogućnosti koje nam njegove analize pružaju. Zubi su brojni, izdržljivi i direktni dokazi života u prošlosti. Na temelju ovdje predstavljenih analiza o kasnopleistocenskim populacijama možemo izvesti nekoliko važnih zaključaka, ali i pitanja:

1. Morfološke analize su kroz dugogodišnju tradiciju postavile čvrst temelj za taksonomsku kategorizaciju uzoraka te vrlo precizne metričke baze podataka koje su postale osnova proučavanja svakog zuba iz paleolitika. Među nalazima iz kasnog pleistocena uočava se nekoliko značajnih razlika u učestalosti dentalnih karakteristika. Tako su u neandertalskoj populaciji visoke frekvencije kombinacija svojstava poput taurodontizma, lopatastih sjekutića i Carabellijeve kvržice. Također, neandertalci imaju kompleksniju morfologiju donjih pretkutnjaka od modernih ljudi, kao i veći retromolarni prostor. Između ove dvije populacije uočava se i blagi trend redukcije veličine denticije, ali koji je ipak izraženiji među populacijama kasnog gornjeg paleolitika, mezolitika i neolitika. Iako neki autori te karakteristike smatraju definirajućim značajkama određene vrste, uvijek treba ostaviti prostor za sumnju zbog nepoznatog raspona varijacije drevne populacije ili vrste.
2. Metričke morfološke analize koriste se i za procjenu starosti te analize razvoja. Do danas znamo da su neandertalci i rani moderni ljudi imali razmjerno sličan tempo nicanja i rasta zuba s iznimkom trećeg kutnjaka koji je kod neandertalaca, čini se, nicao ranije. Ipak, točna uloga ovog fenomena je još uvijek nerazjašnjena.
3. Što se tiče patologija, dokaza je malo te se uglavnom tiču stanja koja ukazuju na intenzivniji stres tijekom djetinjstva kod obje populacije. One se najčešće manifestiraju kao hipoplastični defekti cakline i često se datiraju oko 4. godine života. Malobrojnost patologija je, mogli bismo reći, i očekivana zbog niskih ili pak nikakvih udjela šećera u prehrani, a koji je glavni izvor dentalnih bolesti u kasnijim razdobljima. Kao vrstu patologije možemo navesti i dentalno odlamanje koje je mehaničke prirode, a može biti posljedica nesreće ili nebrehrambenih aktivnosti.

4. Analize trošenja danas daju najplodnije rezultate jer imaju mogućnost ukazivanja na različite aspekte prehrambenog i neprehrambenog ponašanja lovačko-skupljačkih zajednica. Ovdje navedene makroskopske analize pokazale su da uzorci neandertalaca i ranih modernih ljudi iz istih okoliša imaju slične obrasce trošenja te time vjerojatno i sličan način ishrane. Također, ti obrasci su povezani s tragovima trošenja na zubima recentnih lovaca-skupljača umjerenih pojasa.
5. Mikroskopske analize trošenja, koje govore o stupnju abrazivnosti prehrane ili o neprehrambenom korištenju zuba, također su pokazale slične obrasce kod populacija iz istih ekoloških niša. Za neandertalce iz hladnijih faza uočen je trend većeg opterećenja na zube koji može biti povezan s učestalijim korištenjem zuba kao treće ruke te s abrazivnijom prehranom. U uzorku modernih ljudi izdvajaju se razlike između orinjasijenskih i magdalenijenskih primjeraka što ukazuje na veći utjecaj materijalne kulture na samo ponašanje.
6. Dokazi o neprehrambenom trošenju uglavnom se nalaze na anteriornoj denticiji. Na temelju ujednačenih, ponavljajućih uzoraka zaključuje se o učestalom korištenju zuba kod svakodnevnih zadataka u neandertalskim populacijama. Prema usmjerenju tih uzoraka zaključuje se i o dominantnoj ruci jedinke te se čini da je omjer dešnjaka i ljevaka kod neandertalaca bio sličan kao i kod današnjih populacija modernih ljudi.
7. Interpsoksimalno trošenje dokaz je namjernog uvođenja stranog objekta u usnu šupljinu i manipulacije desni iz higijenskih ili drugih razloga.
8. Generalno gledajući, dentalne analize mnogo su detaljnije provedene na neandertalskom uzorku. Zubi anatomske modernih ljudi kasnog paleolitika uglavnom se analiziraju samo opisno i metrički te u tom aspektu ima mnogo mjesta za napredak.

„Neandertalci su često definirani svojim izumiranjem. Zato što su izumrli, mora da su nešto radili pogrešno“ (Hardy, Moncell 2011: 8)<sup>2</sup>. Analize koje su predstavljene ovdje, ali i mnoge druge ukazuju kako hipoteza o izumiranju neandertalaca zbog nemogućnosti prilagodbe više nije zadovoljavajuća (Fiorenza et al. 2015: 60). Brojni su dokazi o velikoj varijaciji u ponašanju te populacije, koja je često karakterizirana kao malena i homogena. Iz godine u godinu, razlike između neandertalaca i modernih ljudi čine se sve više kvantitativne, a manje kvalitativne.

---

<sup>2</sup> Prevedeno s engleskog izvornika.

Svakako treba imati na umu da su ljudske populacije u paleolitiku neodvojiv dio ekosustava te da su selektivni pritisci jedan od glavnih okidača promjena bez obzira na socijalne komponente ljudskih društava (Finlayson 2004: 41). Migracije i promjene geografskih raspona odgovor su na demografske pritiske te na povoljniji okoliš na periferiji tog raspona (Finlayson 2004: 41). Često se raspravlja i o potencijalnim kontaktima ove dvije populacije. S jedne strane, postoje dokazi o genetskom miješanju neandertalaca i anatomske modernih ljudi (Green et al. 2010: 721). S druge strane, kulturna razmjena između tih populacija nije nemoguća i nevjerojatna opcija, ali ju je vrlo teško dokazati (Finlayson 2004: 157). Ono što sigurno znamo jest da su neandertalci preživjeli u surovom i ekološki varijabilnoj Europi duže od 200 tisuća godina. Isto tako, znamo da tijekom, a posebice nakon zadnjeg glacijalnog maksimuma dolazi do kulturne i tehnološke eksplozije popraćene i većom gustoćom stanovništva. Svaka od tih komponenti zaslužuje da ju se proučava objektivno i bez predrasuda.

Na temelju arheoloških i antropoloških nalaza, danas pretpostavljamo kako neandertalci žive u heterogenom okolišu srednjeg klimatskog pojasa te se u periodima nesigurnosti oslanjaju na više mesnih izvora (Finlayson 2004: 133). Iako oportunistički lešinari, bili su i uspješni lovci s oružjem koje je trebalo nešto više održavati (Finlayson 2004: 133). Bili su organizirani u manje grupe, a jezik i simboličko ponašanje korišteni su za zadovoljavanje potreba među pojedincima te grupe (Finlayson 2004: 133). Anatomske moderni ljudi također su uspješni lovci i oportunistički lešinari, ali zbog života u većoj zajednici razvili su i načine skladištenja, dijeljenja i razmjene hrane (Finlayson 2004: 134). Unutar grupe postojala je podjela rada, razvoj i širenje tehnoloških ideja te je oruđe bilo pouzdano i učinkovito (Finlayson 2004: 134). Stvaranje takvog paketa ponašanja vjerojatno traje mnogo duže od njihove prisutnosti na tlu Europe. Moguće je da je afrički okoliš, s povoljnijom klimom u odnosu na europski, predstavljao manje pritiske na njihovu populaciju zbog čega je došlo do gradualne akumulacije tehnoloških i socijalnih komponenti koje su u konačnici bile drugačije od neandertalskih.

Kao i uvijek, mjesta za napredak ima mnogo. Analize dentalnih ostataka ubrzano se razvijaju, a širenjem baze komparativnih uzoraka postajat će sve vrednije i neizostavnije. Kvalitetnom suradnjom i nadopunjavanjem s ostalim granama arheoloških analiza pomoći će u stvaranju kvalitetnih, znanstveno utemeljenih interpretacija te konstruktivnih rasprava čiji je cilj rekonstrukcija života naših bližih, ali i daljih predaka.

## RJEČNIK

### A

- Abrazija (eng. *abrasion*) - dentalno trošenje koje je rezultat kontakta zuba sa stranom supstancom unutar usne šupljine, primjerice hrana s abrazivnim česticama ili držanje neprehrambenih supstanci među zubima (Burnett 2016: 416).
- Ageneza zuba (eng. *agenesis*) - nedostatak formacije određenog zuba u denticiji, npr. trećega kutnjaka (White, Folkens 2005: 133).
- Ameloblasti (eng. *ameloblasts*) - stanice koje stvaraju caklinsko tkivo (Tuross 2003: 65).
- Amelogeneza (eng. *amelogenesis*) – proces formiranja zubne cakline (Wood 1981:68).
- Anageneza (eng. *anagenesis*) – preobražaj jedne vrste u drugu tijekom vremena ( <http://struna.ihjj.hr/naziv/anageneza/27411/> ).
- ASUDAS (eng. *Arizona state University - Dental anthropological system*) - standardizirani sustav bilježenja varijacija na krunama i korijenu zuba modernih ljudi (Bailey 2002: 149).
- Atricija (eng. *attrition*) - dentalno trošenje koje je rezultat kontakta zuba o zub, javlja se na okluzijskim i interproksimalnim površinama, može biti rezultat prehrambenih ili neprehrambenih aktivnosti (Burnett 2016:415).
- Autapomorfija (eng. *autapomorphy*) – izvedeno svojstvo koje je jedinstveno nekoj vrsti ili grupi unutar veće filogenetske grupe; primjerice govor je ljudska autapomorfija u odnosu na ostale primata ( <https://medical-dictionary.thefreedictionary.com/autapomorphy> ).

### B

- Bukalno (eng. *buccal*) - suprotno od lingvalno, prema obrazima, koristi se za pretkutnjake i kutnjake (White, Folkens 2005: 69).
- Bukolingvalno / labiolingvalno (eng. *buccolingual/labiolingual*) - os koja se pruža od bukalnog ili labijalnog ka lingvalnom (White, Folkens 2005:69).

### C

- Caklina (eng. *enamel*) - mineralizirano epitelno tkivo bez stanica, krvnih žila i živaca (Hillson 2007: xxiii); prekriva krunu zuba (Hillson 2005:8); najtvrdža komponenta čovjekovog organizma (Janković, Šešelj 2019a: 331).

- Carabellijeva kvržica (eng. *Carabelli's trait*) - nemetričko svojstvo, dodatna kvržica na meziolingvalnoj ili lingvalnoj površini protoconea na prvim gornjim kutnjacima (M<sup>1</sup>) (Sarpangala, Devasya 2017: 1).
- Cement (eng. *cement*) - vezivno tkivo za periodontalni ligament koji drži zub u alveoli čeljusti, formira se na površini korijena zuba (Hillson 2005: 193).

## D

- Dansgaard-Oeschger ciklusi (eng. *Dansgaard-Oeschger cycles*) - vrsta naglih klimatskih oscilacija nepravilne periodičnosti unutar glacijalnih/interglacijalnih ciklusa, zabilježeni su u ledenjačkim jezgrama Grenlanda i povezuju se s naglim zatopljenjem i naknadnim postepenim hlađenjem (Fiorenza et al. 2015: 45).
- Dentalna okluzija (eng. *dental occlusion*) - kontakt između nasuprotnih zuba u gornjoj i donjoj čeljusti kada su čeljusti zatvorene (Fiorenza 2009:16).
- Dentalno trošenje (eng. *dental wear*) - postepeni gubitak površine zuba uzrokovan od strane tri procesa: atricije, abrazije ili erozije (Fiorenza 2009: 23).
- Dentin (eng. *dentine*) - tkivo koje tvori jezgru zuba, nema vlastite krvne žile, podupiru ga krvne žile iz pulpe, nalazi se u unutrašnjosti zuba, između cakline i pulpe (White, Folkens 2005: 130).
- Distalno (eng. *distal*) - suprotno od mezijalno, prema kutnjacima (White, Folkens 2005: 69).

## E

- Efekt uskog grla (eng. *bottleneck effect*) - varijanta nasumičnog genetskog odmaka u kojem se genetski bazen populacije drastično smanjuje u kratkom vremenu zbog nekog okolišnog događaja (prirodne katastrofe, epidemije i slično). (<https://www.britannica.com/science/evolution-scientific-theory/Genetic-drift#ref311623>)
- Efekt utemeljitelja (eng. *founder effect*) – varijanta genetskog odmaka u kojem se genetski bazen populacije drastično smanjuje kada se manji dio te populacije izdvoji i migrira u novi okoliš ( <https://www.britannica.com/science/founder-principle> ).
- *Entoconid* - distolingvalna kvržica na kutnjacima donje čeljusti (Janković, Šešelj 2019a: 332).

- Erozija (eng. *erosion*) - dentalno trošenje uslijed kemijskog raspadanja cakline, uglavnom fenomen modernih populacija (Burnett 2016: 416).

## F

- Fenotip (eng. *phenotype*) - značajke organizma nastale međudjelovanjem genotipa i okoliša ( <http://struna.ihjj.hr/naziv/fenotip/25541/#naziv> ).

## G

- Genotip (eng. *genotype*) - kombinacija alela na barem jednom lokusu neke jedinke ( <http://struna.ihjj.hr/naziv/genotip/25540/#naziv> ).

## H

- Heinrichovi događaji (eng. *Heinrich events*) - vrsta naglih klimatskih oscilacija nepravilne periodičnosti unutar glacijalnih/interglacijalnih ciklusa koje obilježavaju hladni intervali povezani s formacijom deponiranja kršja prenesenog ledom u sjevernom Atlantiku (Fiorenza et al. 2015: 45).
- Hipoplazija (eng. *hypoplasia*) - poremećaj u formaciji cakline koji se manifestira kao transverzalne linije, udubine ili druge nepravilnosti na površini cakline (White, Folkens 2005: 133).
- *Hypocone* - distolingvalna kvržica na kutnjacima gornje čeljusti (Janković, Šešelj 2019a: 332).
- *Hypoconid* - distobukalna kvržica na kutnjacima donje čeljusti (Janković, Šešelj 2019a: 332).
- *Hypoconulid* - peta distalna kvržica na kutnjacima donje čeljusti (Janković, Šešelj 2019a: 332).

## I

- Incizalno (eng. *incisal*) - okluzijski rub sjekutića (White, Folkens 2005:69)
- Interproksimalno (eng. *interproximal*) - između, tj. u kontaktu sa susjednim zubima u istoj čeljusti (White, Folkens 2005: 69).

- Interproksimalno trošenje (eng. *interproximal wear*) - kružni glatki tragovi na mezijalnim i distalnim površinama zuba koji nastaju uslijed kontakta zuba sa susjednim zubom (Burnett 2016: 418).

## K

- Kalkulus (eng. *calculus*) - kalcificirani zubni kamenac (Hillson 2005: 288); mineralizirani talog kalcijevog fosfata koji se formira radi neočišćenog zubnog kamenca (Radini et al. 2016: 290).
- Karijes (eng. *caries*) - patološki process koji rezultira demineralizacijom dentalnog tkiva (White, Folkens 2005:133).
- Kolagen (eng. *collagen*) - vlaknasti protein građen od dvadesetak aminokiselina, u ljudskom tijelu nalazi se primjerice u kostima, dentinu i cementu, radi se o stabilnoj komponenti koja se ne otapa u vodi (Hillson 2005: 147).
- Korijen zuba (eng. *tooth root*) - dio zuba koji usidrava zub u alveolu donje ili gornje čeljusti (White, Folkens 2005: 130).
- Kruna zuba (eng. *tooth crown*) - dio zuba pokriven caklinom (White, Folkens 2005: 130).
- Kvržica (eng. *cusp*) - okluzijska projekcija krune (White, Folkens 2005: 131)

## L

- Labijalno (eng. *labial*) - suprotno od lingvalno, prema usnama, koristi se za sjekutiće i očnjake (White, Folkens 2005: 69).
- Lingvalno (eng. *lingual*) - prema jeziku (White, Folkens 2005: 69)

## M

- *Metacone* - distobukalna kvržica na kutnjacima gornje čeljusti (Janković, Šešelj 2019a: 332).
- *Metaconid* - meziolingvalna kvržica na kutnjacima donje čeljusti (Janković, Šešelj 2019a: 332).
- Mezijalno (eng. *mesial*) - prema središnjem dijelu dentalnog luka, prema sjekutićima (White, Folkens 2005: 69)
- Mezioidalno (eng. *mesiodistal*) - os koja se pruža od mezijalnog ka distalnom (White, Folkens 2005: 69).

## O

- Odontoblasti (eng. *odontoblasts*) - stanice koje stvaraju dentinsko tkivo (Tuross 2003: 65).
- Okluzalno (eng. *occlusal*) - prema suprotnom dentalnom luku, tj. čeljusti, površina žvakanja svakog zuba (White, Folkens 2005: 69).

## P

- *Paracone* - meziobukalna kvržica na kutnjacima gornje čeljusti (Janković, Šešelj 2019a: 332).
- Perikymate (eng. *perikymata*) - serija sukcesivnih, regularnih, horizontalnih, inkrementalnih grebena koji ostaju na vanjskoj površini zuba periodičnim i kratkim prekidima u deponiranju zubne cakline, predstavljaju krajeve strija Retziusa (Macchiarelli, Bailey 2007: 141).
- Periodontalni ligament (eng. *periodontal ligament*) - vlakna kojima se zub veže za alveolarnu kost (Hillson 2005: 9).
- *Protocone* - meziolingvalna kvržica na kutnjacima gornje čeljusti (Janković, Šešelj 2019a: 332).
- *Protoconid* - meziobukalna kvržica na kutnjacima donje čeljusti (Janković, Šešelj 2019a: 332).
- Pulpa (eng. *pulp*) - meko tkivo unutar pulpne šupljine koje sadrži živce i krvne žile (White, Folkens 2005: 131).
- Pulpna šupljina (eng. *pulp chamber*) - unutrašnji dio zuba u kojem se nalazi tkivo pulpe (White, Folkens 2005: 130).

## R

- Retromolarni prostor (eng. *retromolar space*) - jasna odvojenost distalne površine trećeg kutnjaka od anteriorne margine vrata donje čeljusti u bočnom pogledu (Franciscus, Trinkaus 1995: 577).

## S

- Sekundarni dentin (eng. *secondary dentine*) - dentin koji se luči uslijed trošenja okluzijske površine kako bi se dodatno zaštitilo eksponiranje zubne pulpe (Rose, Ungar 1998: 349).



- Speleotem (eng. *speleothem*) – špiljska naslaga, kristalna naslaga kalcijevog karbonata u unutrašnjosti špilje koja nastaje otapanjem vapnenca od strane podzemnih voda, može formirati npr stalagmite i stalaktite ( <https://www.britannica.com/science/cave-deposit> ).
- Strije Retziusa (eng. *striae of Retzius*) - inkrementalne linije koje se manifestiraju kao serije tamnih i svijetlih linija (Antoine, Hillson 2016: 227); zajedno s perikymatama\* čine kronološke oznake razvoja zuba (Henke 1998: 191).

## **T**

- Taurodontizam (eng. *taurodontism*) - stanje proširene pulpne širine nauštrb debljine korijena (White, Folkens 2005:133).

## **Z**

- Zubni kamenac (eng. *dental plaque*) – meka naslaga živih i neživih organizama na zubnoj površini (Hillson 2005: 286, <http://struna.ihjj.hr/naziv/zubni-plak/15445/#naziv> ).

## POPIS LITERATURE

- Ahern, James C. M. (2006). Non-metric variation in recent humans as a model for understanding Neanderthal-early modern human differences: just how “unique” are Neanderthal unique traits?. U: Harvati, Katerina; Harrison, Terry (ur.). *Neanderthals revisited: New approaches and perspectives*. Springer, Dordrecht, 255-268.
- Ahern, James C. M.; Janković, Ivor; Voisin, Jean-Luc; Smith, Fred H. (2013). Modern human origins in Central Europe. U: Nitecki, Doris V.; Nitecki, Matthew H. (ur.). *The origins of modern humans: Biology reconsidered*, Springer, Dordrecht, 151-221.
- Antoine, Daniel; Hillson, Simon (2016). Enamel structure and Properties. U: Irish, Joel D.; Scott, G. Richard (ur.). *A companion to dental anthropology*. John Wiley & Sons, Chichester, 223-244.
- Arnaud, Julie; Benazzi, Stefano; Romandini, Matteo; Livraghi, Alessandra; Panetta, Daniele; Salvadori, Piero A.; Volpe, Lisa; Peresani, Marco (2017). A Neanderthal deciduous human molar with incipient carious infection from the Middle Palaeolithic De Nadale cave, Italy. *American Journal of Physical Anthropology* 162/2, 370-376.
- Badino, Federica; Pini, Roberta; Ravazzi, Cesare; Margaritora, Cesare; Arrighi, Simona; Bartolini, Eugenio; Figus, Carla; Giaccio, Biagio; Lugli, Federico; Marciani, Giulia; Monegato, Giovanni; Moroni, Adriana; Negrino, Fabio; Oxilia, Gregorio; Peresani, Marco; Romandini, Matteo; Ronchitelli, Annamaria; Spinapolice, Enza E.; Zerboni, Andrea; Benazzi, Stefano (2020). An overview of Alpine and Mediterranean palaeogeography, terrestrial ecosystems and climate history during MIS 3 with focus on the Middle to Upper Palaeolithic transition. *Quaternary International* 551, 7-28.
- Bailey, Shara E. (2000). Dental Morphological Affinities Among Late-Pleistocene and Recent Humans *Dental Anthropology Journal* 14/2, 1-8.
- Bailey, Shara E. (2002). A closer look at Neanderthal postcanine dental morphology: the mandibular dentition. *The Anatomical Record* 269/3, 148-156.
- Bailey, Shara (2006a). Beyond shovel-shaped incisors: Neanderthal dental morphology in a comparative context." *Periodicum Biologorum* 108/3, 253-267.

- Bailey, Shara E. (2006b). The evolution of non-metric dental variation in Europe." *Mitteilungen der Gesellschaft für Urgeschichte* 15, 9-30.
- Bailey, Shara E. (2007). Introduction. U: Bailey, Shara E.; Hublin, Jean-Jacques (ur.). *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology*, Part I Dental evolution and dental morphology. Springer, Dordrecht.
- Bailey, Shara E.; Weaver, Timothy D.; Hublin, Jean-Jacques (2009). Who made the Aurignacian and other early Upper Paleolithic industries? *Journal of Human Evolution* 57/1, 11-26.
- Belcastro, Maria Giovanna; Mariotti, Valentina; Riga, Alessandro; Bonfiglioli, Benedetta; Frayer, David W. (2018). Tooth fractures in the Krapina Neandertals. *Journal of Human Evolution* 123, 96-108.
- Benazzi, Stefano; Douka, Katerina; Fornai, Cinzia; Bauer, Catherine C.; Kullmer, Ottmar; Svoboda, Jiří; Pap, Ildikó; Mallegni, Francesco; Bayle, Priscilla; Coquerelle, Michael; Condemi, Silvana; Ronchitelli, Annamaria; Harvati, Katerina, Weber, Gerhard W. (2011). Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behaviour. *Nature* 479/7374, 525-528.
- Bocherens, Hervé (2009). Neanderthal Dietary Habits: Review of the Isotopic Evidence. U: Hublin, Jean-Jacques; Richards, Michael P. (ur.). *The evolution of hominin diets: integrating approaches to the study of palaeolithic subsistence*. Springer, Dordrecht, 241-250.
- Bocherens, Hervé; Billiou, Daniel; Mariotti, André; Toussaint, Michel; Patou-Mathis, Marylène; Bonjean, Dominique; Otte, Marcel (2001). New isotopic evidence for dietary habits of Neandertals from Belgium. *Journal of Human Evolution* 40/6, 497-505.
- Brace, C. Loring; Molnar, Stephen (1967). Experimental studies in human tooth wear: I. *American Journal of Physical Anthropology* 27/2, 213-221.
- Burnett, Scott E. (2016): Crown Wear: Identification and Categorization. U: Irish, Joel D.; Scott, G. Richard (ur.). *A Companion to Dental Anthropology*. John Wiley & Sons, Chichester, 415-432.
- Carbonell, Virginia M. (1965). The teeth of the Neanderthal child from Gibraltar: A re-evaluation. *American Journal of Physical Anthropology* 23/1, 41-49.
- Churchill, Steven E. (2014). *Thin on the Ground: Neanderthal Biology, Archeology, and Ecology*. John Wiley & Sons.

- Clement, Anna F.; Hillson, Simon W.; Aiello, Leslie C. (2012). Tooth wear, Neanderthal facial morphology and the anterior dental loading hypothesis. *Journal of Human Evolution* 62/3, 367-376.
- Cunha, Eugénia; Ramirez Rozzi, Fernando; Bermúdez de Castro, José María; Martínón-Torres, María; Wasterlain, Sofia N.; Sarmiento, Susana (2004). Enamel hypoplasias and physiological stress in the Sima de los Huesos Middle Pleistocene hominins. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 125/3, 220-231.
- Dean, M. Christopher (2000). Progress in understanding hominoid dental development. *Journal of Anatomy* 197/1, 77-101.
- Doughty, Christopher E.; Wolf, Adam; Field, Christopher B. (2010). Biophysical feedbacks between the Pleistocene megafauna extinction and climate: The first human-induced global warming?. *Geophysical Research Letters* 37/15, 1-5.
- El Zaatari, Sireen (2007). *Ecogeographic variation in Neandertal dietary habits: evidence from microwear texture analysis*. Stony Brook University, doktorska disertacija.
- El Zaatari, Sireen; Grine, Frederick E., Ungar, Peter S.; Hublin, Jean-Jacques (2011). Ecogeographic variation in Neandertal dietary habits: evidence from occlusal molar microwear texture analysis. *Journal of Human Evolution* 61/4, 411-424.
- El Zaatari, Sireen; Hublin, Jean-Jacques (2014). Diet of Upper Paleolithic modern humans: evidence from microwear texture analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 153/4, 570-581.
- Emes, Yusuf; Aybar, Buket; Yalcin, Serhat (2011). On the evolution of human jaws and teeth: a review. *Bulletin of the International association for paleodontology* 5/1, 37-47.
- Estalrich, Almudena; Rosas, Antonio (2013). Handedness in Neandertals from the El Sidrón (Asturias, Spain): evidence from instrumental striations with ontogenetic inferences. *PLoS One* 8/5, e62797, 1-9.
- Estalrich, Almudena; Rosas, Antonio (2015). Division of labor by sex and age in Neandertals: an approach through the study of activity-related dental wear. *Journal of Human Evolution* 80, 51-63.

- Feurdean, Angelica; Persoiu, Aurel; Tantau, Ioan; Stevens, Thomas; Magyari Enikő K.; Onac, Bogdan B.; Marković, Slobodan; Andrić, Maja; Connor, Simon; Galka, Mariusz; Hoek, Wim Z.; Lamentowicz, Mariusz; Sümegi, Pal; Persoiu, Ioana; Kolaczek, Piotr; Kuneš, Petr; Marinova, Elena; Slowinski, Michal; Michczyńska, Danuta; Stancikaite, Migle; Svensson, Anders; Veski, Siim; Fărcaș, Sorina; Tămaș, Tudor; Zernitskaya, Valentina; Timar, Alida; Tonkov, Spassimir; Toth, Monika; Willis, Kathy J.; Płóciennik, Mateusz; Gaudeny, Tivadar (2014). Climate variability and associated vegetation response throughout Central and Eastern Europe (CEE) between 60 and 8 ka. *Quaternary Science Reviews* 106, 206-224.
- Finlayson, Clive (2004). *Neanderthals and modern humans: an ecological and evolutionary perspective*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fiorenza, Luca (2009). *Occlusal wear pattern analysis of functional morphology in neanderthals and early homo sapiens dentition*. Johann Wolfgang Goethe University, doktorska disertacija.
- Fiorenza, Luca (2015). Reconstructing diet and behaviour of Neanderthals from Central Italy through dental macrowear analysis. *Journal of Anthropological Sciences* 93, 1-15.
- Fiorenza, Luca; Benazzi, Stefano; Kullmer, Ottmar (2011). Para-masticatory wear facets and their functional significance in hunter-gatherer maxillary molars. *Journal of Archaeological Science* 38/9, 2182-2189.
- Fiorenza, Luca; Benazzi, Stefano; Henry, Amanda G.; Salazar-García, Domingo C.; Blasco, Ruth; Picin, Andrea; Wroe, Stephen; Kullmer, Ottmar (2015). To meat or not to meat? New perspectives on Neanderthal ecology. *American Journal of Physical Anthropology* 156, 43-71.
- Fiorenza, Luca; Benazzi, Stefano; Oxilia, Gregorio; Kullmer, Ottmar (2018). Functional relationship between dental macrowear and diet in Late Pleistocene and recent modern human populations. *International Journal of Osteoarchaeology* 28/2, 153-161.
- Fiorenza, Luca; Benazzi, Stefano; Kullmar, Ottmar; Zampirolo, Giulia; Mazurier, Arnaud; Zanolli, Clément; Macchiarelli, Roberto (2019). Dental macrowear and cortical bone distribution of the Neanderthal mandible from Regourdou (Dordogne, Southwestern France). *Journal of Human Evolution* 132, 174-188.

- Fiorenza, Luca; Benazzi, Stefano; Estalrich, Almudena; Kullmer, Ottmar (2020). Diet and cultural diversity in Neanderthals and modern humans from dental macrowear analyses. U: *Dental Wear in Evolutionary and Biocultural Contexts*, ur: Schmidt, Christopher W.; Watson, James T., Academic Press, 2020, 39-72.
- Fitzgerald, Charles M.; Hillson, Simon (2008): Dental reduction in Late Pleistocene and Early Holocene hominids: alternative approaches to assessing tooth size. U: Irish, Joel D.; Nelson, Greg C. (ur.). *Technique and application in dental anthropology*. Vol. 53. Cambridge University Press, Cambridge, 364- 388.
- Fletcher, William J.; Sánchez Goñi, Maria Fernanda; Allen, Judy R.M.; Cheddadi, Richard; Combourieu-Nebout, Nathalie; Huntley, Brian; Lawson, Ian; Londeix, Laurent; Magri, Donatella; Margari, Vasiliki; Müller, Ulrich C.; Naughton, Filipa; Novenko, Elena; Roucoux, Katy; Tzedakis, P.C. (2010). Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe. *Quaternary Science Reviews* 29/21-22, 2839-2864.
- Formicola, Vincenzo (1988). Interproximal grooving of teeth: additional evidence and interpretation. *Current Anthropology* 29/4, 663-671.
- Franciscus, Robert G.; Trinkaus, Erik (1995). Determinants of retromolar space presence in Pleistocene Homo mandibles. *Journal of Human Evolution* 28/6, 577-595.
- Fruyer, David W. (1977). Metric dental change in the European Upper Paleolithic and Mesolithic. *American Journal of Physical Anthropology* 46/1, 109-120.
- Fruyer, David W.; Russell, Mary D. (1987). Artificial grooves on the Krapina Neanderthal teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 74/3, 393-405.
- Garralda, María Dolores; Maureille, Bruno; Le Cabec, Adeline; Oxilia, Gregorio; Benazzi, Stefano; Skinner, Matthew M.; Hublin, Jean-Jacques; Vandermeersch, Bernard (2019). The Neanderthal teeth from Marillac (Charente, Southwestern France): Morphology, comparisons and paleobiology. *Journal of Human Evolution* 138, 1-27.
- Gaudzinski-Windheuser, Sabine; Niven, Laura (2009). Hominin Subsistence Patterns During the Middle and Late Paleolithic in Northwestern Europe. U: Hublin, Jean-Jacques; Richards, Michael P.

(ur.). *The evolution of hominin diets: integrating approaches to the study of palaeolithic subsistence*. Springer, Dordrecht, 99-112.

Gibbard, Philip L.; Head, Martin J. (2010). The newly-ratified definition of the Quaternary System/Period and redefinition of the Pleistocene Series/Epoch, and comparison of proposals advanced prior to formal ratification. *Episodes* 33/3, 152-158.

Greene, David L. (1970). Environmental influences on Pleistocene hominid dental evolution. *Bioscience* 20/5, 276-279.

Green, Richard E.; Krause, Johannes; Briggs, Adrian W.; Maričić, Tomislav; Stenzel, Udo; Kircher, Martin; Patterson, Nick; Li, Heng; Zhai, Weiwei; Fritz, Markus His-Yang; Hansen, Nancy F.; Durand, Eric Y.; Malaspinas, Anna-Sapfo; Jensen, Jeffrey D.; Marques-Bonet, Tomas; Alkan, Can; Prüfer, Kay; Meyer, Matthias; Burbano, Hernán A.; Good, Jeffrey M.; Schultz, Rigo; Aximu-Petri, Ayinuer; Butthof, Anne; Höber, Barbara; Höffner, Barbara; Siegemund, Madlen, Weihmann, Antje; Nusbaum, Chad; Lander, Eric S.; Russ, Carsten; Novod, Nathaniel; Affourtit, Jasen; Egholm, Michael; Verna, Christine; Rudan, Pavao; Brajković, Dejana; Kučan, Željko; Gušić, Ivan; Doronichev, Vladimir B.; Golovanova, Liubov V.; Lalueza-Fox, Carles; de la Rasilla, Marco; Fortea, Javier; Rosas, Antonio; Schmitz, Ralf W.; Johnson, Philip L.F.; Eichler, Evan E.; Falush, Daniel; Birney, Ewan; Mullikin, James C.; Slatkin, Montgomery; Nielsen, Rasmus; Kelso, Janet; Lachmann, Michael; Reich, David; Pääbo, Svante (2010). A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science* 328/5979, 710-722.

Grine, Frederick E. (2007). Introduction. U: Bailey, Shara E.; Hublin, Jean-Jacques (ur.) (2007). *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology, Part IV Dentition and diet*. Springer, Dordrecht, 291-302.

Guatelli-Steinberg, Debbie (2016a). *What teeth reveal about human evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

Guatelli-Steinberg, Debbie (2016b). Dental Stress Indicators from Micro- to Macroscopic. U: Irish, Joel D.; Scott, G. Richard (ur.). *A companion to dental anthropology*. John Wiley & Sons, Chichester, 450- 464.

- Guatelli-Steinberg, Debbie; Reid, Donald J.; Bishop, Thomas A.; Spencer Larsen, Clark (2007): Imbricational enamel formation in Neandertals and recent modern humans. U: Bailey, Shara E.; Hublin, Jean-Jacques (ur.). *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology, Part II. Dental Microstructure and Life history*. Springer, Dordrecht, 211-230.
- Hardy, Bruce L.; Moncel, Marie-Hélène (2011). Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125-250,000 years ago. *PloS One* 6/8, e23768, 1-10.
- Hardy, Karen; Buckley, Stephen; Collins, Matthew J.; Estalrich, Almudena; Brothwell, Dan; Copeland, Les; García-Taberner, Antonio; García-Vargas, Samuel; de la Rasilla, Marco; Lalueza-Fox, Carles; Huguet, Rosa; Bastir, Markus; Santamaría, David; Madella, Marco; Wilson, Julie; Fernández Cortés, Ángel; Rosas, Antonio (2012). Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. *Naturwissenschaften* 99/8, 617-626.
- Harris, Edward F. (2016). Odontogenesis. U: Irish, Joel D.; Scott, G. Richard (ur.). *A companion to dental anthropology*. John Wiley & Sons, Chichester, 142-158.
- Haws, Jonathan (2004). An Iberian perspective on Upper Paleolithic plant consumption. *Promontoria, Revista do Departamento de História, Arqueologia e Património da Universidade do Algarve* 2, 49-106.
- Henke, Winfried (1998). Current Aspects of Dental Research in Paleoanthropology. U: Alt, Kurt W.; Rösing, Friedrich W.; Teschler-Nicola, Maria (ur.). *Dental Anthropology. Fundamentals, Limits and Prospects*. Springer, Vienna, 179-200.
- Henry, Amanda G.; Brooks, Alison S.; Piperno, Dolores R. (2011). Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108/2, 486-491.
- Henry, Amanda G.; Brooks, Alison S.; Piperno, Dolores R. (2014). Plant foods and the dietary ecology of Neanderthals and early modern humans. *Journal of Human Evolution* 69, 44-54.
- Hillson, Simon (2005). *Teeth*. Cambridge university press, Cambridge.



- Hillson, Simon (2007). Introduction. U: Bailey, Shara E.; Hublin, Jean-Jacques (ur.). *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology*. Springer, Dordrecht, xxiii-xxviii.
- Hoffecker, John F. (2009). Neanderthal and Modern Human Diet in Eastern Europe. U: Hublin, Jean-Jacques; Richards, Michael P. (ur.). *The evolution of hominin diets: integrating approaches to the study of palaeolithic subsistence*. Springer, Dordrecht, 87-98.
- Holt, Brigitte M.; Formicola, Vincenzo (2008). Hunters of the Ice Age: the biology of Upper Paleolithic people. *American Journal of Physical Anthropology* 137/S47, 70-99.
- Hublin, Jean-Jacques; Sirakov, Nikolay; Aldeias, Vera; Bailey, Shara; Bard, Edouard; Delvigne, Vincent; Endarova, Elena; Fagault, Yoann; Fewlass, Helen; Hajdinjak, Mateja; Kromer, Bernd; Krumov, Ivaylo; Marreiros João; Martisius, Naomi L.; Paskulin, Lindsey; Sinet-Mathiot, Virginie; Meyer, Matthias; Pääbo, Svante; Popov, Vasil; Rezek, Zeljko; Sirakova, Svoboda; Skinner, Matthew M.; Smith, Geoff M.; Spasov, Rosen; Talamo, Sahlia; McPherron, Shannon P.; Tsanova, Tsenka (2020). Initial Upper Palaeolithic *Homo sapiens* from Bacho Kiro Cave, Bulgaria. *Nature* 581, 299-302.
- Janković, Ivor; Ahern, James C.M.; Karavanić, Ivor; Stockton, Trent; Smith, Fred H. (2012). Epigravettian human remains and artifacts from Šandalja II, Istria, Croatia. *PaleoAnthropology* 2012, 87-122.
- Janković, Ivor; Šešelj, Maja (2019a). Važnost dentalnih nalaza u proučavanju evolucije čovjeka: metode i izazovi. U: Lauc, Tomislav; Čuković-Bagić, Ivana (ur.). *Čeljust, zubi, lice- dentalna i kraniofacijalna antropologija*. Alfa, Zagreb, 331-338
- Janković, Ivor; Šešelj, Maja (2019b). Zubi i čeljusti kod hominina: kratak pregled fosilne građe. U: Lauc, Tomislav; Čuković-Bagić, Ivana (ur.). *Čeljust, zubi, lice- dentalna i kraniofacijalna antropologija*. Alfa, Zagreb, 339-350.
- Jones, Martin (2009). Moving North: Archaeobotanical Evidence from Plant Diet in the Middle and Upper Paleolithic Europe. U: Hublin, Jean-Jacques; Richards, Michael P. (ur.). *The evolution of hominin diets: integrating approaches to the study of palaeolithic subsistence*. Springer, Dordrecht, 171-180.

- Karriger, Whitney M.; Schmidt, Christopher W.; Smith, Fred H. (2016). Dental Microwear Texture Analysis of Croatian Neandertal Molars. *PaleoAnthropology* 2016, 172-184.
- Krings, Matthias; Capelli, Cristian; Tschentscher, Frank; Geisert, Helga; Meyer, Sonja; von Haeseler, Arndt; Grossschmidt, Karl; Göran, Possnert; Paunović, Maja; Pääbo, Svante (2000). A view of Neandertal genetic diversity. *Nature genetics* 26/2, 144-146.
- Krueger, Kristin L. (2011). *Dietary and behavioral strategies of Neandertals and anatomically modern humans: evidence from anterior dental microwear texture analysis*. University of Arkansas, doktorska disertacija.
- Krueger, Kristin L. (2016). Dentition, Behavior, and Diet Determination. U: Irish, Joel D.; Scott, G. Richard (ur.). *A companion to dental anthropology*. John Wiley & Sons, Chichester, 396-412.
- Krueger, Kristin L.; Ungar, Peter S. (2012). Anterior dental microwear texture analysis of the Krapina Neandertals. *Open Geosciences* 4/4, 651-662.
- Lalueza-Fox, Carles; Pérez-Pérez, Alejandro (1993). The diet of the Neanderthal Child Gibraltar 2 (Devil's Tower) through the study of the vestibular striation pattern. *Journal of Human Evolution* 24/1, 29-41.
- Lalueza-Fox, Carles; Frayer, David W. (1997). Non-dietary marks in the anterior dentition of the Krapina Neanderthals. *International Journal of Osteoarchaeology* 7/2, 133-149.
- Lalueza-Fox, Carles; Krause, Johannes; Caramelli, David; Catalano, Giulio; Milani, Lucio; Sampietro, Lourdes María; Calafell, Francesc; Martínez-Maza, Cayetana; Bastir, Markus; García-Tabernero, Antonio; de la Rasilla, Antonio; Fortea, Javier; Pääbo, Svante; Bertranpetit, Jaume; Rosas, Antonio (2006). Mitochondrial DNA of an Iberian Neandertal suggests a population affinity with other European Neandertals. *Current Biology* 16/16, R629-R630.
- Lebel, Serge; Trinkaus, Erik (2002). Short Note. A Carious Neandertal Molar from the Bau de l'Aubesier, Vaucluse, France. *Journal of Archaeological Science* 29/5, 555-557.
- Lindeberg, Staffan (2009). Modern Human Physiology with Respect to Evolutionary Adaptations that Relate to Diet in the Past. U: Hublin, Jean-Jacques; Richards, Michael P. (ur.). *The evolution of hominin diets: integrating approaches to the study of palaeolithic subsistence*. Springer, Dordrecht, 43-58.

- Lisiecki, Lorraine E.; Raymo, Maureen E. (2005). A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records. *Paleoceanography* 20/1, 1-17.
- Liversidge, Helen M. (2016). Tooth Eruption and Timing. U: Irish, Joel D.; Scott, G. Richard (ur.). *A companion to dental anthropology*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Lozano-Ruiz, Marina; Bermúdez De Castro, José M.; Martín-Torres, María; Sarmiento, Susana (2004). Cutmarks on fossil human anterior teeth of the Sima de los Huesos site (Atapuerca, Spain). *Journal of Archaeological Science* 31/8, 1127-1135.
- Lozano, Marina; Bermúdez De Castro, José M.; Carbonell, Eudald; Arsuaga, Juan L. (2008). Non-masticatory uses of anterior teeth of Sima de los Huesos individuals (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 55/4, 713-728.
- Lozano, Marina; Eulàlia Subirà, Maria; Aparicio, José; Lorenzo, Carlos; Gómez-Merino, Gala (2013). Toothpicking and periodontal disease in a Neanderthal specimen from Cova Foradà site (Valencia, Spain). *PloS One* 8/10, e76852, 1-6.
- Lugli, Federico; Cipriani, Anna; Capecchi, Giulia; Ricci, Stefano; Boschin, Francesco; Boscato, Paolo; Iacumin, Paola; Badino, Federica; Mannino, Marcello A.; Talamo, Sagra; Richards, Michael P.; Benazzi, Stefano; Ronchitelli, Annamaria (2019). Strontium and stable isotope evidence of human mobility strategies across the Last Glacial Maximum in southern Italy. *Nature Ecology & Evolution* 3/6, 905-911.
- Macchiarelli, Roberto; Bailey, Shara E. (2007). Introduction. U: Bailey, Shara E.; Hublin, Jean-Jacques (ur.) (2007). *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology*. Springer, Dordrecht, 139-146.
- Martín-Torres, Maria; Bermúdez de Castro, José M. (2016). The Hominins 2: The Genus Homo. U: Irish, Joel D.; Scott, G. Richard (ur.). *A companion to dental anthropology*. John Wiley & Sons, Chichester, 67-84.
- McBrearty, Sally; Brooks, Alison S. (2000). The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of human evolution*, 39/5, 453-563.
- Molnar, Petra (2011). Extramasticatory dental wear reflecting habitual behavior and health in past populations. *Clinical Oral Investigations* 15/5, 681-689.

- Molnar, Stephen; Molnar, Iva M. (1985). The incidence of enamel hypoplasia among the Krapina Neandertals. *American Anthropologist* 87/3, 536-549.
- Molnar, Stephen; Hildebot, Charles; Molnar, Iva M.; Radovčić, Jakov; Gravier, Michael (1993). Hominid enamel thickness: I. The Krapina Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology* 92/2, 131-138.
- Obreht, Igor; Hambach, Ulirch; Veres, Daniel; Zeeden, Christian; Böskén, Janina; Stevens, Thomas; Marković, Slobodan B.; Klasen, Nicole; Brill, Dominik; Burow, Christoph; Lehmkuhl, Frank (2017). Shift of large-scale atmospheric systems over Europe during late MIS 3 and implications for Modern Human dispersal. *Scientific Reports* 7/1, 1-10.
- Ortner, Donald J. (2003). Dental Disease and Miscellaneous Pathological Conditions of Jaws. U: Ortner, Donald J. (ur.). *Identification of pathological conditions in human skeletal remains*. Drugo izdanje, Academic Press, San Diego, 589-639.
- Otto-Bliesner, Bette L.; Brady, Esther C.; Clauzet, Gabriel; Tomas, Robert; Levis, Samuel; Kothavala, Zav (2006). Last glacial maximum and Holocene climate in CCSM3. *Journal of Climate* 19/11, 2526-2544.
- Pérez-Pérez, Alejandro; Espurz, Vanesa; Bermúdez de Castro, José María; de Lumley, Marie Antoinette; Turbón, Daniel (2003). Non-occlusal dental microwear variability in a sample of Middle and Late Pleistocene human populations from Europe and the Near East. *Journal of Human Evolution* 44/4, 497-513.
- Pettitt, Paul B.; Richards, Michael P.; Maggi, Roberto; Formicola, Vincenzo (2003). The Gravettian burial known as the Prince ('Il Principe'): new evidence for his age and diet. *Antiquity*. 77/295, 15-19.
- Prossinger, Hermann; Willms, Christoph (1998). Diet and Nutrition in Prehistoric Central Europe. U: Alt, Kurt W.; Rösing, Friedrich W.; Teschler-Nicola, Maria (ur.). *Dental Anthropology. Fundamentals, Limits and Prospects*. Springer, Vienna, 315-336.
- Prüfer, Kay; Racimo, Fernando; Patterson, Nick; Jay, Flora; Sankararaman, Sriram; Sawyer, Susanna; Heinze, Anja; Renaud, Gabriel; Sudmant, Peter H.; de Filippo, Cesare; Li, Heng; Mallick, Swapan; Dannemann, Michael; Fu, Qiaomei; Kircher, Martin; Kuhlwilm, Martin; Lachmann, Michael;

- Meyer, Matthias; Ongyerth, Matthias; Siebauer, Michael; Theunert, Christoph; Tandon, Arti; Moorjani, Priya; Pickrell, Joseph; Mullikin, James C.; Vohr, Samuel H.; Green, Richard E.; Hellmann, Ines; Johnson, Philip L.F.; Blanche, H el ene; Cann, Howard; Kitzman, Jacob O.; Shendure, Jay; Eichler, Evan E.; Lein, Ed S.; Bakken, Trygve E.; Golovanova, Liubov V.; Doronichev, Vladimir B.; Shunkov, Michael V.; Derevianko, Anatoli P; Viola, Bence; Slatkin, Montgomery; Reich, David; Kelso, Janet, P a bo, Svante (2014). The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505/7481, 43-49.
- Radini, Anita; Buckley, Stephen; Rosas, Antonio; Estarrich, Almudena; de la Rasilla, Marco; Hardy, Karen (2016). Neanderthals, trees and dental calculus: new evidence from El Sidr on." *Antiquity* 90/350, 290-301.
- Ramirez Rozzi, Fernando V.; Berm udez de Castro, Jos e Mar a (2004). Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature* 428/6986, 936-939.
- Richards, Michael P. (2009). Stable Isotope Evidence for European Upper Paleolithic Human Diets. U: Hublin, Jean-Jacques; Richards, Michael P. (ur.). *The evolution of hominin diets: integrating approaches to the study of palaeolithic subsistence*. Springer, Dodrecht, 251-258.
- Richards, Michael P.; Pettitt, Paul B.; Trinkaus, Erik; Smith, Fred H.; Paunovi , Maja; Karavani , Ivor (2000). Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: The evidence from stable isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97/13, 7663-7666.
- Richards, Michael P.; Pettitt, Paul B.; Stiner, Mary C.; Trinkaus, Erik (2001). Stable isotope evidence for increasing dietary breadth in the European mid-Upper Paleolithic. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98/11, 6528-6532.
- Richards, Michael P.; Trinkaus, Erik (2009). Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106/38, 16034-16039.
- Richards, Michael P.; Karavani , Ivor; Pettit, Paul B.; Miracle, Preston (2015). Isotope and faunal evidence for high levels of freshwater fish consumption by Late Glacial humans at the Late Upper Palaeolithic site of  andalja II, Istria, Croatia. *Journal of Archaeological Science* 61, 204-212.

- Rose, Jerome C.; Ungar, Peter S. (1998). Gross Dental Wear and Dental Microwear in Historical Perspective. U: Alt, Kurt W.; Rösing, Friedrich W.; Teschler-Nicola, Maria (ur.). *Dental Anthropology. Fundamentals, Limits and Prospects*. Springer, Vienna, 349-386.
- Salazar-García, Domingo C.; Power, Robert C., Sanchis Serra, Alfred; Villaverde, Valentín; Walker, Michael J.; Henry, Amanda G. (2013). Neanderthal diets in central and southeastern Mediterranean Iberia. *Quaternary International* 318, 3-18.
- Sankararaman, Sriram; Patterson, Nick; Li, Heng; Pääbo, Svante; Reich, David (2012). The Date of Interbreeding between Neandertals and Modern Humans. *PLoS One* 8/10, e1002947, 1-9.
- Sarpangala, Mythri; Devasya, Ashwin (2017). Occurrence of Cusp of Carabelli in Primary Second Molar Series of three Cases. *Journal of Clinical and Diagnostic Research* 11/3, 1-2.
- Scott, G. Richard; Turner, Christy G. (1988). Dental anthropology. *Annual review of Anthropology* 17, 99-126.
- Sheets, John W. (1977). Hominid dental evolution and the origins of language. *Man* 12/3, 518-526.
- Sheets, John W.; Gavan, James A. (1977). Dental reduction from Homo erectus to Neanderthal. *Current Anthropology* 18/3, 587-588.
- Smith, Fred H. (1976). On anterior tooth wear at Krapina and Ochoz. *Current Anthropology* 17/1, 167-168.
- Smith, Fred H.; Ahern, James C.M.; Janković, Ivor; Karavanić, Ivor (2017). The Assimilation Model of modern human origins in light of current genetic and genomic knowledge. *Quaternary International* 450, 126-136.
- Smith, B. Holly (1991). Dental development and the evolution of life history in Hominidae. *American Journal of Physical Anthropology* 86/2, 157-174.
- Smith, Patricia (1976). Dental pathology in fossil hominids: what did Neanderthals do with their teeth?. *Current Anthropology* 17/1, 149-151.
- Smith, Tanya M.; Tafforeau, Paul; Reid, Donald J.; Pouech, Joane; Lazzari, Vincent; Zermeno, John P.; Guatelli-Steinberg, Debbie; Olejniczak, Anthony J.; Hoffman, Almut; Radovčić, Jakov; Makaremi, Masrour; Toussaint, Michel; Stringer, Chris; Hublin, Jean-Jacques (2010). Dental

- evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107/49, 20923-20928.
- Sommer, Robert S.; Nadachowski, Adam (2006). Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Review* 36/4, 251-265.
- Spencer, Mark A.; Demes, Brigitte (1993). Biomechanical analysis of masticatory system configuration in Neandertals and Inuits. *American Journal of Physical Anthropology* 91/1, 1-20.
- Speth, John D.; Spielmann, Katherine E. (1983). Energy Source, Protein Metabolism, and Hunter-Gatherer Subsistence Strategies. *Journal of Anthropological Archaeology* 2, 1-31.
- Stiner, Mary C.; Kuhn, Steven L. (2009). Paleolithic Diet and the Division of Labor in Mediterranean Eurasia. U: Hublin, Jean-Jacques; Richards, Michael P. (ur.). *The evolution of hominin diets: integrating approaches to the study of palaeolithic subsistence*. Springer, Dodrecht, 157-170.
- Stuart, Anthony J.; Kosintev Pavel A.; Higham, Thomas F. G.; Lister, Adrian M. (2004). Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth. *Nature* 431/7009, 684-689.
- Suarez, Brian K. (1974). Neandertal dental asymmetry and the probable mutation effect. *American Journal of Physical Anthropology* 41/3, 411-416.
- Surić, Maša (2018). Speleothem-based Quaternary research in Croatian karst – A review. *Quaternary International* 490, 113-122.
- Teaford, Mark F. (2007). Dental microwear and paleoanthropology: Cautions and possibilities. U: Bailey, Shara E.; Hublin, Jean-Jacques (ur.). *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental paleoanthropology, Part IV Dentition and diet*. Springer, Dordrecht, 345-368.
- Teschler-Nicola, Maria E.; Antl-Weiser, Walpurga; Prossinger, Hermann (2004). Two Gravettian human deciduous teeth from Grub/Kranawetberg, lower Austria. *Homo* 54/3, 229-239.
- Trinkaus, Erik; Smith, Richard J.; Lebel, Serge (2000). Dental caries in the Aubesier 5 Neandertal primary molar. *Journal of Archaeological Science* 27/11, 1017-1021.
- Trinkaus, Erik; Moldovan, Oana; Milota, Ștefan; Bîlgăr, Adrian; Sarcina, Laurențiu; Athreya, Sheela; Bailey, Shara E.; Rodrigo, Ricardo; Mircea, Gherase; Higham, Thomas; Ramsey, Christopher

- Bronk, van der Plicht, Johannes (2003). An early modern human from the Peștera cu Oase, Romania. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100/20, 11231-11236.
- Tuross, Noreen (2003). Recent Advances in Bone, Dentin, and Enamel Biochemistry. U: Ortner, Donald J. (ur.). *Identification of pathological conditions in human skeletal remains*. Drugo izdanje, Academic Press, San Diego, 65- 72.
- Ungar, Peter S.; Scott, Robert S.; Scott, Jessica R.; Teaford, Mark (2008). Dental microwear analysis: historical perspectives and new approaches. U: Irish, Joel D.; Nelson, Greg C. (ur.). *Technique and application in dental anthropology*. Vol. 53. Cambridge University Press, Cambridge, 389-425.
- van Andel, Tjeerd H.; Tzedakis, P. Chronis (1996). Palaeolithic landscapes of Europe and environs, 150,000-25,000 years ago: an overview. *Quaternary Science Reviews* 15/5-6, 481-500.
- van Andel, Tjeerd; Davies, William (ur.) (2003). *Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation: archaeological results of the Stage 3 Project*. McDonald Institute for Archaeological Research, Cambridge.
- Vercellotti, Giuseppe; Alciati, Giancarlo; Richards, Michael P.; Formicola, Vincenzo (2008). The Late Upper Paleolithic skeleton Villabruna 1 (Italy): a source of data on biology and behavior of a 14.000 year-old hunter. *Journal of Anthropological Sciences Vol. 86*, 143-163.
- Walker, Michael J.; Zapata, Josefina; Lombardi, Vincent A.; Trinkaus, Erik (2011). New evidence of dental pathology in 40,000-year-old Neanderthals. *Journal of Dental Research*, 90, 428–432.
- Wallace, John A. (1975). Did La Ferrassie I use his teeth as a tool? *Current Anthropology* 16/3, 393-401.
- White, Tim D.; Folkens, Pieter A. (2005). *The human bone manual*. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Wolpoff, Milford H. (1979). The Krapina dental remains. *American Journal of Physical Anthropology* 50/1, 67-113.



Wood, Bernard A. (1981). Tooth size and shape and their relevance to studies of hominid evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 292/1057, 65-76.

Zilberman, Uriel; Skinner, Matthew; Smith, Patricia (1992). Tooth components of mandibular deciduous molars of *Homo sapiens sapiens* and *Homo sapiens neanderthalensis*: a radiographic study. *American Journal of Physical Anthropology* 87/3, 255-262.

Zilberman, Uriel; Smith, Patricia (1992). A comparison of tooth structure in Neanderthals and early *Homo sapiens sapiens*: a radiographic study. *Journal of Anatomy* 180/3, 387-393.

**Internetske stranice:**

<http://struna.ihjj.hr/> (zadnji pristup 5. veljače 2021.)

<https://www.britannica.com/> (zadnji pristup 5. veljače 2021.)

<http://railsback.org/> (zadnji pristup 5. veljače 2021.)

<https://medical-dictionary.thefreedictionary.com/> (zadnji pristup 5. veljače 2021.)

## POPIS PRILOGA

*Slike:*

*Slika 1.* Karta Europe tijekom interglacijala MIS5e (prema: Fiorenza 2009: 44).

*Slika 2.* Karta Europe tijekom kasne MIS4 faze (prema: Fiorenza 2009: 45).

*Slika 3.* Karta Europe tijekom tople faze MIS3 (prema: Fiorenza 2009: 47).

*Slika 4.* Karta Europe tijekom zadnjeg glacijalnog maksimuma (prema: Badino et al. 2020: 17).

*Slika 5.* Anatomija zuba (prema: White, Folkens 2005: 130).

*Slika 6.* Gornja čeljust i kvržice kutnjaka (prema: White, Folkens 2005: 132).

*Slika 7.* Donja čeljust i kvržice kutnjaka (prema: White, Folkens 2005: 132).

*Slika 8.* Morfologija neandertalskih zuba. 1.a lopatasti sjekutić, 1.b lingvalna kvržica, 1.c labijalna konveksnost, 2.a transverzalni greben na P<sub>4</sub>, 2.b dodatna kvržica na P<sub>4</sub>, 3.a mid-trigonid greben na M<sub>1</sub>, 3.b anteriorna udubina na M<sub>1</sub>, 4.a Carabellijeva kvržica na M<sup>1</sup> (prema: Fiorenza 2009: 6).

*Slika 9.* Primjer taurodontnog kutnjaka iz Krapine (lijevo) i netaurodontnog kutnjaka s nalazišta Les Rois, mjerka 5mm. (prema: Bailey 2006b: 12).

*Slika 10.* Primjer dentalnog odlamanja cakline na očnjaku iz Krapine (prema: Belcastro et al. 2018: 103).

*Slika 11.* Zaobljena istrošenost prednje denticije donje čeljusti J, Krapina (prema: Wolpoff 1979:75).

*Slika 12.* Labijalna površina RI<sup>2</sup> KDP 30 (prema: Lalueza-Fox, Frayer 1997: 137).

*Slika 13.* Strije na zubima jedinki iz El Sidróna (prema: Estalrich, Rosas 2013: 3).

*Slika 14.* Inteproksimalni žljebovi na zubima neandertalaca s nalazišta Cova Forada (prema: Lozano et al. 2013: 4).

*Tablice:*

*Tablica 1.* Kronologija kvartara i kasnog pleistocena (izradila: L. Vidas, prema: Lisiecki, Raymo 2005, Gibbard, Head 2010; <http://struna.ihjj.hr/naziv/kvartar/31729/#naziv>).

*Tablica 2.* Karakteristike pojedinih stadija izotopa kisika (izradila: L. Vidas, prema: van Andel, Tzedakis 1996; Lisiecki, Raymo 2005; Otto-Bliesener et al. 2006; Sommer, Nadachowski 2006; Krueger 2011; Churchill 2014; Feurdean et al. 2014; Badino et al. 2020).