



Cuaternario y Geomorfología

ISSN: 0214-1744

www.rediris.es/CuaternarioyGeomorfologia/

Investigación paleoantropológica de los fósiles neandertales de El Sidrón (Asturias, España)

Paleoanthropological research of the neandertal fossils from El Sidrón (Asturias, Spain)

Rosas, A.⁽¹⁾; Estalrich, A.⁽¹⁾; García-Taberner, A.⁽¹⁾; Huguet, R.⁽²⁾;
Lalueza-Fox, C.⁽³⁾; Ríos, L.⁽¹⁾; Bastir, M.⁽¹⁾; Fernández-Cascón, B.⁽¹⁾;
Pérez-Criado, L.⁽¹⁾; Rodríguez-Pérez, F.J.⁽¹⁾; Ferrando, A.⁽¹⁾;
Fernández-Cerezo, S.⁽¹⁾; Sierra, E.⁽¹⁾ y de la Rasilla, M.⁽⁴⁾

¹Grupo de Paleoantropología, Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC; José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid. arosas@mncn.csic.es

²Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES) (Unidad Asociada al CSIC) Universitat Rovira i Virgili (URV), Campus Catalunya, Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona.

³Instituto de Biología Evolutiva, CSIC-UPF, Dr. Aiguader 88, 08003 Barcelona.

⁴Área de Prehistoria, Departamento de Historia, Universidad de Oviedo, Oviedo.

Resumen

Tras 13 campañas de excavación metódica, y una vez concluidos definitivamente los trabajos de campo en la Galería del Osario de la cueva de El Sidrón (Asturias, España), se presenta una breve evaluación de las investigaciones paleoantropológicas realizadas. Los restos neandertales recuperados ascienden a más de 2550, a los que hay que sumar las 400 piezas de industria lítica musteriense y los muy escasos restos de fauna; asociación que hace de este yacimiento un lugar muy singular. Análisis sedimentológicos, tafonómicos y estructurales del karst aclaran que el depósito fosilífero se encuentra en posición secundaria y procede, por desplazamiento en masa, de una galería/abrigo de un nivel superior. Todas las partes del esqueleto están representadas y se han identificado 13 individuos: 7 adultos (3 masculinos, 4 femeninos), 3 adolescentes (2 masculinos, 1 femenino), 2 juveniles masculinos y un infantil. En la actualidad, la colección de El Sidrón constituye la muestra de neandertales más numerosa y diversa de la Península Ibérica y permite abordar estudios sistémicos sobre el *tempo* y modo de aparición de los caracteres derivados en el linaje neandertal. El amplio programa de investigación paleobiológica emprendido abarca los diferentes niveles de organización biológica, desde los anatómicos macroscópicos al molecular. En este último destaca especialmente la extracción de secuencias de ADN, con participación de El Sidrón en los proyectos genoma y exoma neandertal, además de la caracterización de los haplotipos de ADN mitocondrial de 12 indivi-



duos. Los resultados genéticos, ratificados por datos osteológicos, definen a los neandertales de El Sidrón como un grupo homogéneo, con estrechos lazos familiares entre sus individuos. Finalmente, las numerosas evidencias del tratamiento antrópico de los restos hacen de El Sidrón un ejemplo paradigmático de prácticas de canibalismo entre los neandertales.

Palabras clave: neandertal; fósil; paleoantropología; karst; canibalismo; ADN antiguo.

Abstract

The archaeological project in the Gallery of the Osario of the cave of El Sidrón (Asturias, Spain) has recently concluded after 13 field seasons of detailed, methodical excavation. We present here a summary of the lines of research and the paleoanthropological studies carried out to date, as well as a brief perspective of the ongoing investigations. More than 2550 neandertal fossil remains have been recovered from this singular deposit, together with 400 pieces of Mousterian lithic industry, and less than 60 non-human remains. Sedimentological, taphonomic and structural analyses of the karst clarify that this fossil assemblage is in a secondary position and comes by mudflow from a gallery/shelter located in a superior level of the karst. All the skeletal parts are represented, and 13 individuals have been identified: 7 adults (3 males, 4 females), 3 adolescents (2 males, 1 female), 2 male juveniles and an infant. The El Sidrón collection constitutes the most numerous and diverse neandertal sample of the Iberian Peninsula, allowing systemic studies on *tempo* and modo of appearance of the derived characters in the neandertal lineage. The wide undertaken paleobiological research program includes the study of the different levels of biological organization, from demographic and evolutionary dynamics to molecular aspects. With regard to the latter, the extraction of DNA sequences has played a central role, with the characterization of the mt-DNA haplotype of 12 individuals, and with the inclusion of samples from El Sidrón in the Neandertal Genome and Exome projects. Results from the genetic and osteological studies define El Sidrón neandertals as a homogenous group, with narrow kinship bonds between their individuals. Finally, the numerous evidences of human-induced treatment of the bones make of El Sidrón a paradigmatic example of practices of cannibalism between the neandertals.

Key words: neandertal; fossil; paleoanthropology; karst; cannibalism; ancient DNA.

1. Introducción

En la actualidad, los fósiles de El Sidrón constituyen la colección de restos neandertales más completa hallada en la Península Ibérica y ha pasado a ser una de las más significativas a escala mundial. Estos fósiles han venido a llenar una escasez secular de restos neandertales en el registro paleoantropológico español. Afortunadamente, otros yacimientos ibéricos han deparado también en los últimos años buenas colecciones de restos neandertales, entre los que cabe citar a los de Cabezo Gordo en Murcia; Bolomor, Cova Negra y Cova Foradà en Valencia, Pinilla del Valle en Ma-

drid, Valdegoba en Burgos o Cova del Gegant en Barcelona (ver revisión de Rosas, 2012); y a los que podríamos sumar los portugueses del sistema kárstico de Almonda (Torres Novas) (ver contexto en Hoffman *et al.*, 2012). Juntos complementan un registro y una imagen previamente inexistente en el panorama paleoantropológico tradicional ibérico, dando lugar a un incremento exponencial en el número de trabajos científicos publicados.

Desde la primera publicación científica sobre los primeros restos óseos neandertales hallados en la cueva asturiana de El Sidrón (Rosas y Aguirre, 1999), la incipiente colec-

ción despertó la curiosidad de especialistas y aficionados. Fue, sin embargo, tras el inicio de las excavaciones sistemáticas iniciadas en el año 2000 (Fortea *et al.*, 2003), cuando esta colección ha llegado a ocupar un lugar relevante en el campo de la paleontología humana (Rosas *et al.*, 2004; 2006a; 2011a; 2013a; Lalueza-Fox *et al.*, 2005; 2007; 2012a; Green *et al.*, 2010, Rasilla *et al.*, 2014), atrayendo además un continuado interés de los medios de comunicación. En el año 2014 tuvo lugar la última campaña arqueo-paleontológica, una vez agotado el yacimiento. Así, finalizados los trabajos de excavación metódica en la Galería del Osario de la cueva de El Sidrón, presentamos aquí un breve balance de estos años de investigación.

2. Relevancia de investigar a los neandertales

Los neandertales son un linaje humano fósil, clasificado como *Homo neanderthalensis*, que habitó extensas áreas de la mitad occidental del gran continente euroasiático. Su origen como especie se estima que tuvo lugar hace unos 250.000 años, y su extinción en el entorno de los 40.000 años, salvo quizá la persistencia de algún grupo relictivo. Tanto por su anatomía como por su cronología, los neandertales se sitúan como la especie de homínidos evolutivamente más cercana a la nuestra (*H. sapiens*); y de ahí su papel central, tanto en ámbitos científicos como en la sociedad en general (Stringer and Gamble, 1993; Shreeve, 1995; Rosas, 2010).

Esta proximidad evolutiva sirve de referencia para testar hipótesis científicas sobre el *cuándo* y el *por qué* aparecieron las características propiamente sapiens (por ejemplo, cuándo apareció el prolongado periodo de crecimiento típico de los humanos modernos). Así, una vez descartado que los neandertales hayan sido antepasados de los humanos modernos, hoy en día se aplica una lógica evolutiva que establece que dos especies relacionadas comparten un último antepasado común (UAC), más o menos próximo. Cuanto más reciente

sea ese UAC mayor especificidad se puede deducir de la comparación de las formas relacionadas. En el caso que nos ocupa, la lógica es la siguiente: si sapiens y neandertales hemos compartido un UAC más o menos reciente, entonces los rasgos que compartimos con los neandertales son los heredados de ese UAC (a menos que sean rasgos convergentes). Por el contrario, los rasgos distintivos de ambos grupos (no compartidos) habrán surgido en la evolución específica de cada linaje desde ese UAC. De este modo se pretende identificar lo inequívocamente "humano". El importante proyecto Genoma Neandertal ilustra perfectamente este enfoque. Para comprender e identificar los rasgos que definen a *H. sapiens*, este proyecto se planteó usar la referencia neandertal para identificar y aislar los rasgos genéticos que nos hacen específicamente humanos (aquellos derivadas que no son neandertales) (Green *et al.*, 2010; Burbano *et al.*, 2010). En este proyecto los fósiles de El Sidrón aportaron una valiosa información dado su elevado contenido en ADN antiguo (ver Lalueza-Fox *et al.*, 2012b).

Por otro lado, debido a la dispersión (y escasez) de restos fósiles de neandertales, es frecuente que los estudios morfológicos, paleobiológicos y de comportamiento reúnan en una misma muestra individuos muy dispares, procedentes de yacimientos separados por miles de kilómetros y distanciados en decenas de milenios. La colección de El Sidrón, con su relativa abundancia de individuos y proximidad biológica, permite acometer estudios de variación anatómica, etológica y paleogenética de un mismo grupo natural, circunstancia hasta ahora casi inabordable. Es en este contexto donde, de una forma u otra, los neandertales de El Sidrón están ayudando a matizar aspectos relevantes relacionados con nuestra evolución más reciente.

3. Antecedentes de la excavación

El hallazgo de los primeros restos humanos precedentes de la cueva de El Sidrón se vio rodeado de peculiares avatares, conveniente-

mente detallados en Fortea *et al.* (2003; 2009) y Rasilla *et al.* (2011). En resumen, los primeros fósiles fueron descubiertos por espeleólogos y llevados a la Guardia Civil, quién procedió al levantamiento *in situ* de algunos otros restos (n=295; que recibieron posteriormente la notación SDR). Una vez en manos judiciales, se enviaron al Instituto Anatómico Forense con sede en Madrid, donde fueron identificados como restos neandertales (Prieto y Abenza 1999 a y b; Prieto, 2001; 2005). Una vez los restos retornaron a Asturias, los extraídos por la Guardia Civil fueron objeto de unos primeros estudios antropológicos en la facultad de Biología de la Universidad de Oviedo (Egocheaga, 2007; Egocheaga y Sierra 2002; 2005; Egocheaga *et al.*, 2000; 2004; Rodríguez *et al.*, 2002; Trabazo y Egocheaga, 2002). En el año 2000, el profesor Javier Fortea acometió la excavación reglada y científica de la Galería del Osario (Fortea *et al.*, 2003, Rasilla *et al.*, 2011) y un estudio multidisciplinar del registro que, salvo en el año 2003, ha continuado en campañas anuales hasta la última de 2014. Como resultado de estos trabajos se han recuperado más de 2250 restos (con la notación SD) pertenecientes a 13 individuos. De los fósiles recobrados, un componente significativo corresponde a restos de pequeño tamaño, muchos no identificables; si bien se han encontrado piezas de entidad tales como 4 mandíbulas, 3 maxilares, restos de cráneo, abundantes huesos largos, 232 piezas dentales, 1 hioides, entre otros elementos. Destaca la conservación de un esqueleto parcial perteneciente a un individuo juvenil, además de varios elementos esqueléticos en conexión anatómica (Rosas *et al.*, 2006a; 2012a).

4. Contexto de los fósiles

Todos los restos óseos e instrumentos líticos proceden de la Galería del Osario, cuyo acceso público quedó protegido con una verja desde el comienzo de las intervenciones arqueológicas. Dicha galería se ubica en el interior del sistema kárstico de la cueva de El Sidrón, estructurado en cuatro niveles con una directriz principal E-O, excavado en el seno

de un macizo rocoso de conglomerados calcáreos muy cementados de edad paleógena, entre los que se intercalan niveles de areniscas y arcillas arenosas menos resistentes. El depósito fosilífero se localiza en el segundo nivel, constituido por la Galería del Río, como eje principal, y sus tributarios transversales, entre ellos la Galería del Osario (Figura 1). Dispuesta en el lateral sur del eje principal del karst (Galería del Río), a unos 220 m de la entrada de La Tumba (Rasilla *et al.*, 2011), la Galería del Osario forma una estrecha galería con buen desarrollo vertical, en cuyo techo se localizan morfologías de disolución; cúpulas y tubos más o menos inclinados así como entradas obturadas con sedimentos que comunican con galerías superiores (Sánchez-Moral *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2011).

El relleno sedimentario acumulado en la Galería del Osario muestra una alta complejidad (Sánchez-Moral *et al.*, 2007; Cañaveras *et al.*, 2011). La unidad con restos óseos y líticos consiste en un depósito en masa (*mudflow*) compuesto por una mezcla caótica de cantos, fango y agua, con una fricción mínima entre sus elementos, incluidos los huesos, lo que favoreció una buena conservación durante su transporte y acumulación. En otros términos, se trata de un depósito producto de un flujo gravitatorio de alta densidad y viscosidad que se generó como un evento rápido de alta energía (Cañaveras *et al.*, 2011). El flujo de detritos que introdujo los restos óseos en la Galería del Osario se desencadenó y cesó de forma relativamente rápida depositando en un solo episodio todo el material transportado desde algún nivel superior del karst.

Complementario a lo anterior, el estado de conservación de los restos óseos es indicativo de que estos provienen del exterior, aunque debieron estar en un ambiente protegido (tal como un abrigo rocoso, zona de entrada a una galería, etc.) y su permanencia en condiciones superficiales fue corta, dados los escasos signos de alteración (marcas de raíces, mordeduras de carnívoros) que presentan las muestras. En resumen, una masa de material suelto situado en esa cavidad/galería superior

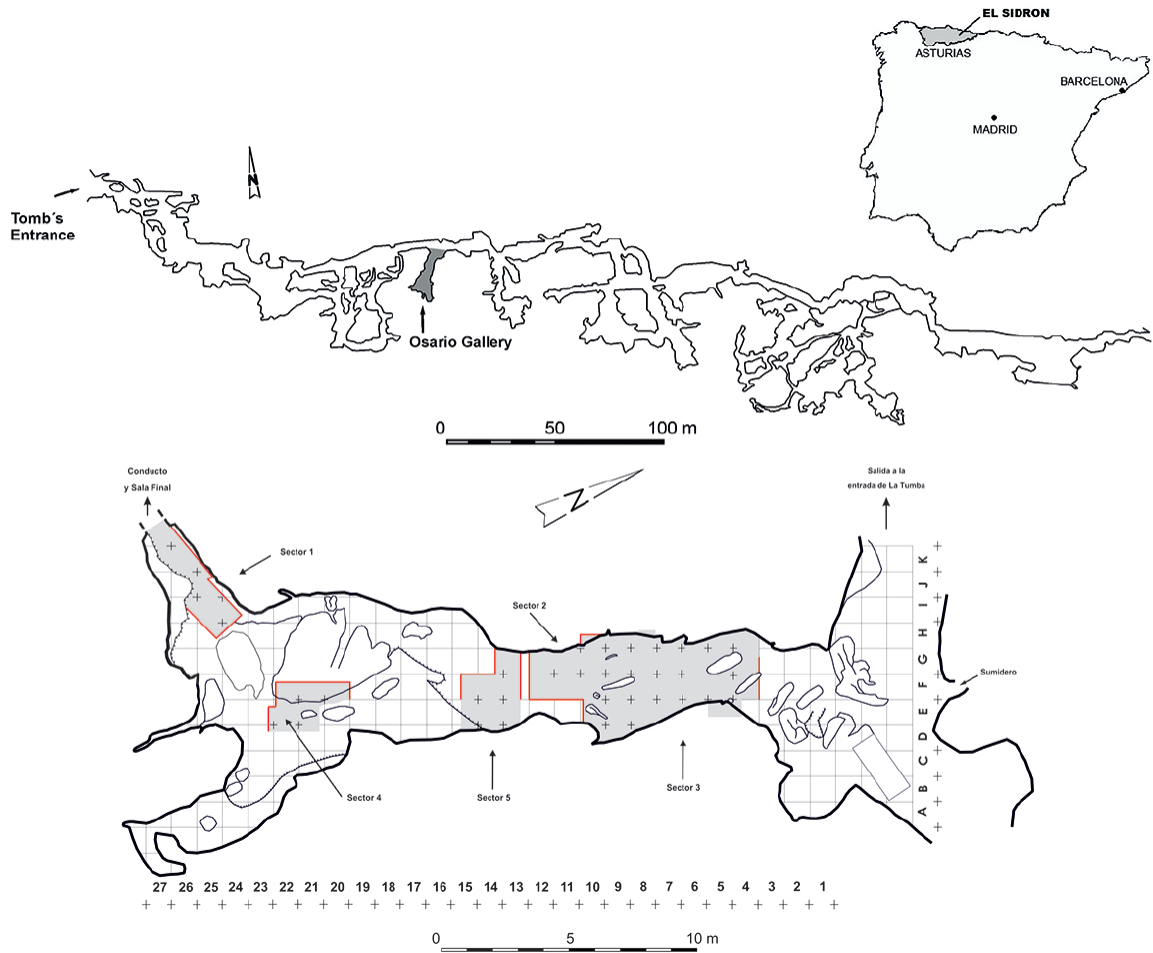


Figura 1: Localización de la Cueva de El Sidrón (Borines, Concejo de Piloña) y plano del sistema kárstico y localización de la Galería del Osario donde se ha recuperado la colección de fósiles humanos neandertales. En mayor detalle, la Galería del Osario con la cuadrícula arqueológica proyectada y accidentes rocosos precuaternarios (Dibujo D. Santamaría y E. Duarte).

Figure 1: El Sidrón cave location (Borines, Concejo de Piloña, northern Spain), karstic system map, and Galería del Osario, where the neandertal fossil collection was recovered. In detail, the archaeological grid and pre-quaternary rocks of site projected (illustration by D. Santamaría y E. Duarte).

(Silva *et al.*, 2011), se introdujo agua abajo en la cueva en forma de un episodio único, posiblemente un evento de tormenta.

Las piezas de industria lítica encontradas (sílex, cuarcita), si bien no muy numerosas (unas 400), son de tipología musteriense (Forkea *et al.*, 2003; Santamaría *et al.*, 2010; Rasilla *et al.*, 2011). Presentan el interés de remontar en un elevado porcentaje, pudiéndose reconstruir con precisión la secuencia de talla por la que fueron extraídas. Están, al igual

que los huesos, en posición secundaria, por lo que es lógico pensar que entraron en el mismo evento que los fósiles (Santamaría *et al.*, 2010). La fauna asociada es muy escasa y prácticamente testimonial, sin encontrarse asociación evidente con los fósiles humanos (Rosas *et al.*, 2011b). Algunos restos de mamíferos han sido hallados también en otros puntos del sistema kárstico (incluido la Galería de Osario) aunque sin ninguna relación detectable con los fósiles neandertales.

Dado el carácter eminentemente paleoantropológico de este artículo, remitimos al lector interesado en los aspectos más geológicos a las publicaciones especializadas. Respecto al contexto temporal, tras el empleo de diversas técnicas de datación, se puede concluir una antigüedad próxima a los 49.000 años (48.400 ± 3200 BP) (de [Torres et al., 2010](#); [Wood et al., 2013](#)), lo cual lo sitúa entre los eventos H4 y H5 de Heinrich del estadio paleoclimático MIS 3. Es precisamente este último periodo glacial del que proceden un buen porcentaje de los llamados «neandertales clásicos», entre los cuales podemos situar al grupo de El Sidrón.

5. Características de la muestra de El Sidrón

Los fósiles aparecen la mayor parte de las veces envueltos en una costra calcárea, con abundante material detrítico fino adherido. Esto ha exigido un método de extracción de la concreción tanto mecánica (con vibroincisor, bisturí y fibra de vidrio), como mediante el empleo de ácidos orgánicos a bajas concentraciones para ayudar en la disolución de las costras ([Rosas et al., 2005](#); [Fernández-Cascón et al., 2010](#); [2015](#)). En paralelo, se ha iniciado un programa de reproducción de réplicas por técnicas de prototipado rápido y posterior tratamiento artístico, algunas de las cuales están expuestas de forma permanente en el Museo de Oviedo y el Museo Arqueológico Nacional, además de las exposiciones temporales, la itinerante *Los 13 de El Sidrón* y la de *Homenaje a Emiliano Aguirre* en el MNCN (2015).

Por lo general, el estado de conservación es fragmentario, lo que desde el punto de vista del estudio anatómico representa un grave inconveniente. Sin embargo, desde el punto de vista tafonómico, el conjunto resulta especialmente atractivo dadas las causas principalmente antrópicas de su fracturación. El Sidrón es un ejemplo paradigmático de prácticas de canibalismo en los grupos neandertales ([Rosas et al., 2006a](#); [2011c](#); [Huguet et al., en prep.](#)). Falta por aclarar el modelo de antropofagia practicada, si se trata de endo-

exocanibalismo, y si estamos ante una práctica exclusivamente alimenticia, o si encierra además elementos bélicos o simbólicos y/o de ritual.

Todos los huesos del esqueleto están representados, lo que no quiere decir que todos los esqueletos estén completos. Muy al contrario, a veces la representación de elementos es baja. Así los mejor representados son los dientes, seguidos de húmeros y fémures, si bien el grado de fracturación de estos últimos es elevado. Es además frecuente la aparición de restos en conexión anatómica.

6. Los 13 individuos de El Sidrón

Mediante la interconexión de piezas dentales aisladas y ocasionalmente agrupadas en mandíbulas y maxilares, junto con elementos postcraneales en el caso de individuos inmaduros, se han podido identificar 13 individuos (Figura 2) ([Rosas et al., 2012a](#); [2013a](#)). La edad y el sexo de los mismos fue establecido a través del estado de desarrollo (de la dentición y de algunos elementos óseos) y el tamaño de los caninos, respectivamente, lo que nos ha permitido detectar 7 adultos (4 femeninos y 3 masculinos), 3 adolescentes (2 masculinos y 1 femenino), 2 juveniles masculinos y un infantil. El diagnóstico sexual fue posteriormente ratificado mediante identificación paleogenética de fragmentos del cromosoma Y, realizada por vez primera en restos neandertales ([Lalueza-Fox et al., 2011a](#)).

Uno de los objetivos del proyecto ha sido el “personalizar” a cada uno de estos individuos, definiendo el mayor número posible de rasgos distintivos, tanto físicos como de comportamiento, que ayuden a caracterizar al sujeto más allá de las generalidades de su grupo o especie.

7. Líneas de investigación y resultados

El programa de investigación emprendido en la muestra aborda el análisis de los diferen-

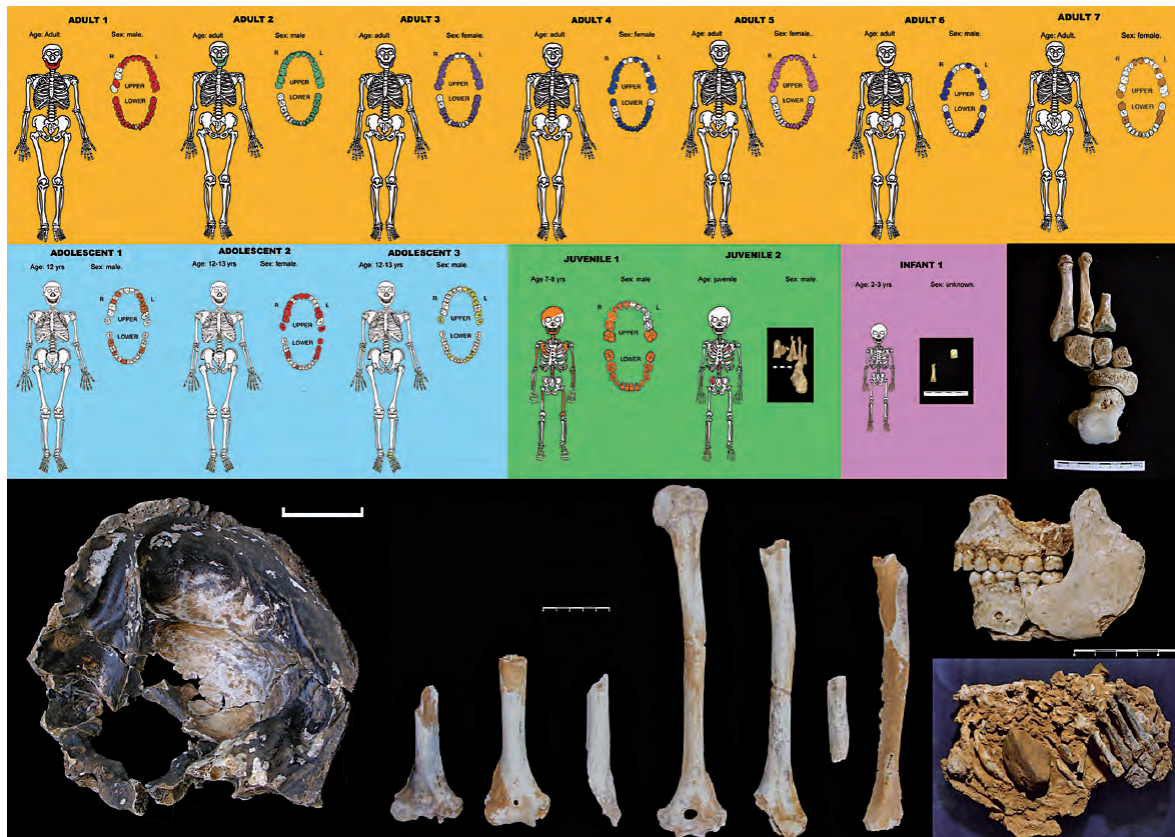


Figura 2: Esquemas de los elementos asignados a cada uno de los 13 individuos identificados en el yacimiento de El Sidrón, representados por colores según su clase de edad. Abajo, imágenes de alguno de los restos óseos más representativos recuperados. Elementos de un pie de individuo adolescente, hueso occipital (SD-1219), restos de húmero, mandíbula y maxilar asociado del Adulto 3 y bloque de concreción calcárea (SD-437) que integra 21 restos dentales además de: a) parte de un pie y b) un segmento de columna vertebral y costillas asociadas, ambos en conexión anatómica.

Figure 2: Schematic drawings of the 13 neanderthal individuals identified at El Sidrón site, with the skeletal elements assigned to each other. Colours represent age ranks. Below, pictures of some of the most representative fossil remains: Adolescent's foot, occipital bone (SD-1219), humerus, mandible and maxilla belonging to Adult 3, and a calcareous brick (SD-437) covering a total of 21 teeth plus a partial foot and a section of the rib cage, both in anatomical connection.

tes niveles de la organización biológica: el nivel molecular con la extracción y secuenciación del ADN; el nivel histológico mediante la elaboración de lámina fina e histología de superficie (Martinez-Maza *et al.*, 2011); el nivel morfológico (Rosas *et al.*, 2006b; 2008a; 2012b; Bastir *et al.*, 2010; 2015), el nivel orgánico centrado en la paleoneurología (Peña-Melián *et al.*, 2011, Rosas *et al.*, 2008b; 2013b; 2014), sistémico y fisiológico por ejemplo del aparato respiratorio (Bastir *et al.*, 2013; 2015), poblacional y evolutivo (Rosas *et al.*, 2006a; 2012c).

7.1 Estado de preservación y análisis de ADN

Sin duda, uno de los aspectos que más relieve han conferido a El Sidrón han sido los estudios pioneros en el área de la paleogenética. Tres factores han concurrido. Por un lado, la voluntad clara del equipo de acometer la extracción y análisis del ADN antiguo, en un momento histórico en el que se estaban desarrollando estas técnicas, incluida la colaboración con equipos internacionales de primera línea, en especial con el Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology. Por otro, la buena

preservación de ADN en las muestras (algunas veces, con una abundante proporción de ADN de posible origen microbiano). Y, finalmente, la implementación de técnicas novedosas de excavación, con el denominado “protocolo de excavación limpia” (Figura 3). Tal protocolo consiste en el genotipado del personal investigador implicado en el manejo de los restos, equipamiento de los excavadores con trajes



Figura 3: Protocolo de excavación limpia implementado para evitar la contaminación de los restos neandertales extraídos de la Galería del Osario (Cueva de El Sidrón) con el ADN humano de los excavadores y posteriores manipulaciones. En la imagen se aprecia a un excavador con el traje, guantes y máscara sujetando la nevera portátil que transportará el resto fósil a bajas temperaturas hasta su congelación a -20°C . El instrumental de excavación (segundo plano) ha sido, a su vez, previamente desinfectado con lejía.

Figure 3: Clean excavation protocol developed to avoid contamination by modern human DNA (from the palaeontologists and archaeologists) of the neandertal remains unearthed at Galería del Osario (El Sidrón cave). As it is shown in the picture, the worker wears a special suit, gloves and mask while holding the portable icebox to keep the fossil cold, until its final destination where it will be frozen at -20°C . Excavation instrumental (at the back of the worker) was previously bleached to avoid further contamination.

y guantes estériles, uso de máscaras, lavado del material de excavación con lejía, extracción del fósil e inmediato mantenimiento en frío, hasta su posterior congelación a -20°C (Fortea *et al.*, 2008).

Durante estos años se ha acometido el estudio de ADN mitocondrial (ADNmt), aportando datos sobre el modelo filogeográfico y de variación intragrupal en las poblaciones neandertales (Lalueza-Fox *et al.*, 2005; 2006; Briggs *et al.*, 2009). Además se han secuenciado genes específicos, tales como el FOXP2 o MC1R, con posible valor adaptativo (Krause *et al.*, 2007; Lalueza-Fox *et al.*, 2007, Maricic *et al.*, 2013), y se ha caracterizado el grupo sanguíneo ABO en neandertales (Lalueza-Fox *et al.*, 2008), o la capacidad de percepción del gusto amargo en algunos individuos (Lalueza-Fox *et al.*, 2009). Otro hito ha sido la incorporación de la muestra de El Sidrón al proyecto Genoma Neandertal (Green *et al.*, 2010) y a la reciente publicación del Exoma Neandertal (Castellano *et al.*, 2014). Una extensa síntesis de todos estos resultados y su contexto puede consultarse en Lalueza-Fox *et al.*, (2012b) y Sánchez-Quinto y Lalueza-Fox (2015).

Un resultado fundamental alcanzado mediante el análisis de muestras de ADNmt de El Sidrón ha sido la determinación de nexos familiares estrechos entre los individuos del grupo (Lalueza-Fox *et al.*, 2011a). En particular, los hombres comparten todos el mismo haplotipo mitocondrial mientras que todas las mujeres lo tienen distinto. Este hecho permite dos inferencias clave. Por un lado, que se trata de un grupo neandertal con estrechos lazos familiares, en especial entre los varones. Y por otro que tales grupos practicarían la estrategia de la patrilocalidad. Es decir, la permanencia de los hombres en el territorio paterno y el cambio de grupo de algunas mujeres jóvenes (Lalueza-Fox *et al.*, 2011a y b).

Desde una perspectiva demográfica, la evidencia paleogenética obtenida del estudio de material de El Sidrón, y de otros yacimientos como los de Vindija (Croacia) y Denisova (Montes de Altai, Siberia), indican que el em-

pareamiento entre individuos genéticamente próximos puede haber sido más común en neandertales que en humanos actuales (ver Sánchez-Quinto y Lalueza Fox, 2015). Estos resultados se ven ratificados por el hallazgo en los restos de El Sidrón de frecuencias relativamente altas de anomalías congénitas que en las poblaciones de *H. sapiens* aparecen en muy baja frecuencia. Dos ejemplos lo ilustran. Por un lado, la retención de caninos de leche en dos individuos (Dean *et al.*, 2013), o la presencia de defectos en la osificación de la primera vértebra cervical en otros dos (quizá tres) individuos (Ríos *et al.*, 2014; 2015). En conclusión, los neandertales de la zona y cronología de El Sidrón probablemente vivían en pequeños grupos, relativamente aislados y con una baja diversidad genética.

7.2 Evolución de caracteres anatómicos

Si bien estos estudios nos dan una visión general de la variación de la especie, resulta difícil evaluar el significado real de dicha variación a una escala en la que puedan operar factores selectivos en un ambiente concreto. En este sentido, El Sidrón nos aporta datos de un grupo homogéneo y contemporáneo de homínidos de anatomía arcaica, del que conocemos algunas de sus relaciones interpersonales, y de ahí su relevancia.

Desde el descubrimiento de los primeros restos neandertales a mediados del siglo XIX una cuestión relevante ha sido el determinar si estos humanos prehistóricos constituían una especie distinta a la nuestra, o se trataba de una variedad más de entre las muchas que encontramos en *H. sapiens*. Para tratar de dilucidar esta cuestión, aún vigente, la paleoantropología ha procedido a la comparación sistemática de la anatomía de los restos neandertales con la de los humanos actuales. Tal ejercicio ha llevado a la identificación de un buen número de caracteres distintivos entre ambos grupos. Al extender estas comparaciones con otras especies de primates, los rasgos que definen la peculiar anatomía de los neandertales han recibido el nombre colectivo de

“caracteres neandertales”. Tales rasgos, por su singularidad, han sido interpretados como adaptaciones específicas de estos humanos a condiciones ambientales concretas. En particular, a los ambientes fríos propios de la llamada última glaciación (en concreto, final del MIS 5, MIS 4 y 3). Sin embargo, al completarse el registro fósil humano, muy en especial con el hallazgo de restos del Pleistoceno Inferior y Medio europeo, se ha comprobado que los llamados rasgos neandertales aparecen ya en poblaciones muy antiguas, previas al hipotético UAC neandertales - sapiens (Bermúdez de Castro *et al.*, 2012; 2015). Tal circunstancia ha desembocado en la necesidad de determinar cuál es el origen evolutivo de todo ese conjunto de rasgos hasta ahora asociados a los humanos del frío. Con este fin, hemos emprendido un programa de investigación encaminado a determinar qué caracteres son heredados de antepasados más remotos y cuáles son auténticas especializaciones de los neandertales.

Aprovechando la variación detectada en El Sidrón como punto de arranque de los análisis, este ejercicio se lleva a cabo mediante el uso de técnicas de morfometría geométrica 3D y antropología virtual (Rosas *et al.*, 2007; 2015; Bastir *et al.*, 2010; 2015; Pérez-Criado *et al.*, 2015) de todos y cada uno de los elementos del esqueleto. La imagen que emerge es compleja, definiendo una evolución en mosaico, en la que los sistemas anatómicos han cambiado a diferentes ritmos (Rosas *et al.*, 2006b). Así, buena parte de la anatomía postcranial de los neandertales parece haber surgido en el Pleistoceno Inferior y a partir de ese nuevo plan corporal se desarrollaron posteriormente algunas especializaciones (autapomorfías). Sin embargo, las evidentes especializaciones de la anatomía craneal se van configurando a lo largo del Pleistoceno Medio, permitiendo trazar la evolución del linaje neandertal.

7.3 Estudios sobre el ciclo vital

Cabe destacar la preservación de elementos esqueléticos susceptibles de relacionarse a

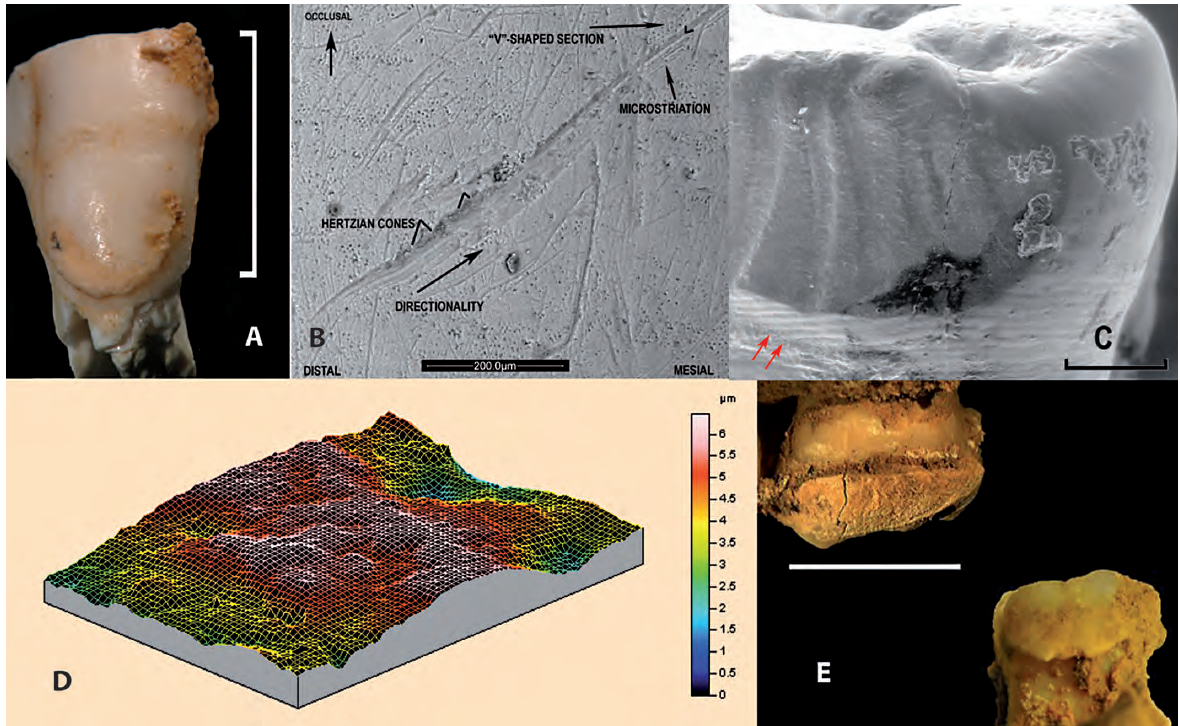


Figura 4. Imágenes de piezas dentales procedentes de El Sidrón e imágenes de observación microscópica realizadas en distintos estudios. A, hipoplasia del esmalte dental en un canino maxilar izquierdo. B, Estría cultural con morfología de marca de corte (uno de los marcadores de actividad estudiados) con los detalles morfológicos que la identifican. C, Surcos subverticales en la faceta de contacto interdental en un premolar maxilar y perikymata o líneas de crecimiento dental (indicados con flechas rojas) escala 1 mm. D, Representación en 3D de la superficie oclusal de un molar neandertal. E, Ejemplos de depósitos de cálculo dental (sarro) en los individuos de la colección de El Sidrón. Escala 1 cm, excepto si se indica lo contrario.

Figure 4. Dental remains from the El Sidrón collection. Pictures are from both the actual teeth and from the microscopic studies. A, Enamel hypoplasia on an upper left canine tooth. Cultural or instrumental striation (one of the activity-markers analysed) with the distinctive cut-mark morphology. C, Interproximal subvertical grooves on the distal facet of a premolar tooth, and the perikymata or enamel growth lines (red arrows) scale 1 mm. D, 3D representation of the occlusal surface of a molar tooth. E, Dental calculus deposits on two teeth from the El Sidrón neandertals. Scale bar= 1 cm, otherwise indicated on the picture.

un mismo individuo con posible asociación en esqueletos parciales (juveniles 1 y 2). Tal circunstancia permite abordar estudios conjuntos de crecimiento dental, cerebral y post-craneal en un mismo individuo, situación muy poco frecuente en otros yacimientos con fósiles humanos. Como elemento aglutinador de estos aspectos se encuentra la determinación del ritmo de crecimiento en los individuos neandertales; vital para esclarecer cómo y cuándo se establece en la evolución de los homínidos el peculiar y lento desarrollo ontogénico de los humanos modernos, pieza clave en el universo adaptativo de nuestra especie.

La determinación de la edad cronológica (o calendárica) de los individuos mediante técnicas de histología dental, ofrece un estándar contra el que comparar el desarrollo y maduración biológica de diferentes sistemas anatómicos. El esmalte dental crece mediante la superposición de capas concéntricas de hidroxiapatito que en sección se ven estratificadas mostrando incrementos periódicos, tanto circadianos como de otras frecuencias de periodo de entre los 6 y los 12 días (cuyo reflejo en la superficie exterior del esmalte dental es llamado *perikymata*) (ver Figura 4). El conteo de estas capas permite estimar

una cronología en la formación de los dientes además de posibles alteraciones durante su crecimiento. Por ejemplo, periodos de enfermedad o crisis alimenticia prolongada ocurridos en la vida de los niños pueden afectar al crecimiento de estas capas de esmalte, de modo que dejan una alteración macroscópica en el diente (una banda de hipoplasia o de menor crecimiento). Los neandertales de El Sidrón presentan de forma regular líneas de hipoplasia, pudiéndose estimar que en todos los individuos se produjo un episodio de crisis de crecimiento a la edad aproximada de los 2,8 años. Este hecho se ha asociado al proceso del destete, cuando los lactantes dejan de ingerir leche materna, viéndose privados de sus capacidades inmunoprotectoras además de verse enfrentados a un cambio de dieta. Por tanto, ya por infecciones ya por bajadas en la calidad nutritiva, los neandertales experimentaban una crisis biológica al final de su periodo de niñez (Rosas *et al.*, 2006a; 2012a).

7.4 Marcadores de actividad

Algunos aspectos referidos al comportamiento se están abordando mediante el análisis de marcadores de actividad: huellas de origen antrópico aparecidas tanto en huesos como sobre los dientes como resultado de distintas actividades posturales o de manipulación. El estudio de estos marcadores y pautas de desgaste en los dientes ha sido, hasta la fecha, una de las líneas más fructíferas (Estalrich *et al.*, 2015). Al no sufrir remodelación durante la vida del individuo, los dientes acumulan un buen número de huellas causadas por la interacción de la boca con el medio ambiente. La huella más inmediata se debe al desgaste dentario por la dieta. Sin embargo, cuando la boca se usa como una tercera mano ayudando en la realización de determinados trabajos, estos, de una forma u otra suelen dejar su impronta en la superficie dental (Estalrich *et al.*, 2013).

Mediante estas técnicas, hemos comprobado que todos los individuos analizados eran diestros, con la posible excepción de un in-

dividuo adulto (Adulto 2), que cambió su lateralidad manual por la presencia de una condición patológica dental (Estalrich *et al.*, 2012a; Estalrich y Rosas, 2013; Dean *et al.*, 2013). La distribución de marcadores de actividad en la dentición también es distinta en hombres y en mujeres por lo que hemos podido establecer una cierta división sexual del trabajo entre los neandertales (Estalrich y Rosas, 2015). Tal división ha sido considerada como uno de los pilares de la estructuración social de los grupos cazadores-recolectores. Los neandertales presentaban una división del trabajo si bien no estrictamente idéntica a la observada en los grupos actuales, ya que las mujeres y niños si podrían haber participado en las tareas de caza mayor (Kuhn y Stinner, 2006; Estalrich *et al.*, 2012b; Estalrich y Rosas, 2015).

Una huella cuya interpretación aún se está debatiendo, pero que es muy frecuente en la muestra dental de El Sidrón, es la presencia de surcos subverticales en las facetas interdetales (Estalrich *et al.*, 2011), posiblemente relacionados con el ejercicio de elevadas fuerzas de masticación e introducción en la boca de materiales abrasivos, posiblemente relacionada con tareas no masticatorias.

7.5 Dieta y paleoecología

El estudio de la dieta del grupo neandertal de El Sidrón se ha realizado mediante el análisis de la microtextura del esmalte dental en la cara oclusal de los molares, indicando una dieta mixta de carne y vegetales (muy abundante en este grupo) (Estalrich *et al.*, en prep). Además, se han realizado estudios sobre los microcontenidos atrapados en el cálculo dental o sarro de estos individuos. El sarro funciona a modo de una trampa de partículas que se incluyen en la dieta o bien que han pasado por la boca del organismo bajo análisis. Los estudios de Hardy *et al.* (2012) han revelado el consumo de vegetales, la inhalación de aire cargado de humo y el empleo de plantas con fines terapéuticos, como la manzanilla y la aquilea. También se

han identificado restos de madera de conífera no comestible en la mujer identificada como Adulto 5 (Radini *et al.*, en prensa), y bitumen (sustancia viscosa frecuentemente empleada como pegamento natural para enmangar herramientas) en el individuo masculino Adulto 2 (Hardy *et al.*, 2012).

8. Proyectos de futuro

Varios son los aspectos en fase de investigación y aún más las potenciales vías de análisis abiertas por el desarrollo de nuevas tecnologías. Destacamos aquí solo algunas de las más inmediatas.

Un aspecto clave aún no resuelto en la muestra de El Sidrón consiste en la asociación inequívoca de los restos postcraneales a los individuos identificados a partir de piezas dentales, un ejercicio básico para la asociación de esqueletos y la comprensión de una paleobiología organísmica. Tal asociación se ha ensayado mediante técnicas genéticas y geoquímicas sin que por el momento tengamos resultados satisfactorios. Esperamos que la aplicación de nuevas técnicas forenses a un mayor número de marcadores genéticos pueda ayudar en este fin.

La continuación con el análisis de ADN y la genómica es pieza esencial del proyecto. Tales estudios podrán en un futuro expandirse al genotipado no sólo de genes humanos sino de organismos ligados a la biología de los neandertales, por ejemplo la biota bucal o intestinal. La exploración del bioma no humano asociado a los restos puede eventualmente abrir puertas al conocimiento de los ecosistemas del pasado (bacterias, hongos, protozoos). Además, merece la pena destacar la posibilidad de conocer las posibles relaciones de parentesco dentro del grupo de El Sidrón mediante el genotipado de posiciones variables del genoma nuclear, así como la posibilidad de capturar y secuenciar cromosomas completos (por ejemplo el cromosoma 21, Kuhlwilm *et al.*, 2016).

Profundizar en los análisis morfométricos y determinar la polaridad de rasgos en el linaje neandertal, conociendo así el origen de su forma corporal, es un objetivo prioritario que avanza a buen ritmo gracias al empleo de nuevas técnicas de análisis ligadas a la antropología virtual. Esto nos permitirá avanzar en la discusión sobre si los llamados caracteres neandertales son en realidad autapomorfías neandertales o son caracteres primitivos heredados. Por otro lado, la presencia en el norte de la Península Ibérica de una muestra de hipotéticos antepasados de los neandertales (La Sima de los Huesos de Atapuerca), junto a sus supuestos descendientes en El Sidrón, distanciados en menos de 300 km, hacen de la comparación de estas dos colecciones una oportunidad única para explorar en detalle la evolución del linaje neandertal.

Finalmente, conocer mejor las pautas de alimentación, paleoecología y filogeografía de los grupos neandertales es un tema de creciente interés. La cada vez más evidente diferenciación de subpoblaciones neandertales, tanto en el espacio como en sus dinámicas temporales, hacen de los neandertales de El Sidrón un buen referente para el estudio. En este sentido, un aspecto hasta la fecha poco desarrollado concierne al amplio campo de los análisis isotópicos, ya que hasta el momento, tan solo el estroncio está siendo evaluado.

En resumen, queda aún mucho trabajo y esfuerzo para tratar de entender algo más de la evolución del mundo pleistoceno y en particular de los neandertales de El Sidrón (Asturias).

Agradecimientos

Queremos mostrar nuestro reconocimiento y mayor gratitud a la entrega y pasión arqueológica del profesor Javier Fortea, director del "Proyecto Sidrón" desde su inicio hasta su fallecimiento, en 2009. Agradecemos sinceramente el minucioso trabajo realizado por un buen número de estudiantes y licenciados

de la UNIOVI durante las campañas de excavación. A todos los estudiantes del Grupo de Paleoantropología del MNCN-CSIC por su contribución al desarrollo de este programa de investigación. A todos los colegas que con sus discusiones y críticas nos ayudan a mejorar en el planteamiento y análisis. La consejería de Cultura del Principado de Asturias ha financiado generosamente las investigaciones de campo y gabinete durante sucesivos convenios. A la Clínica Ruber, con la Dra. Marina de la Fuente, Aurora Camarero y David Cano, por su constante apoyo en el empleo de técnicas médicas de análisis de imagen. A los revisores de este trabajo y editor de la revista, por sus comentarios siempre constructivos. Proyectos del Plan Nacional de promoción del conocimiento del gobierno de España han contribuido al uso de técnicas especializadas (CGL2006-02131; CGL2009-09013; CGL2012-36682).

Bibliografía

- Bastir, M.; García-Martínez, D.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Huguet, R.; Barash, A.; Recheis, W.; Rasilla, M. de la; Rosas, A. (2013). A preliminary assessment of the thoracic remains of the El Sidrón Neandertals (Asturias, Spain). *3rd Annual Meeting of the ESHE*, Vol. 2. Evolution ESftSoH, Vienna (Austria). 40.
- Bastir, M.; García-Martínez, D.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Huguet, R.; Ríos, L.; Barash, A.; Recheis, W.; Rasilla, M. de la; Rosas, A. (2015). The relevance of the first ribs of the El Sidrón site (Asturias, Spain) for the understanding of the Neandertal thorax. *J Hum Evol*, 80, 64-73. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.10.008>
- Bastir, M.; Rosas, A.; García-Taberner, A.; Peña-Melián, A.; Estalrich, A.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2010). Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000-2008). *J Hum Evol*, 58, 68-78. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.08.006>
- Bermúdez de Castro, J.M.; Carretero, J.M.; García-Gonzalez, R.; Rodríguez-García, L.; Martín-Torres, M.; Rosell, J.; Blasco, R.; Martín-Frances, L.; Modesto, M.; Carbonell, E. (2012). Early pleistocene human humeri from the Gran Dolina-TD6 site (sierra de Atapuerca, Spain). *Am J Phys Anthropol*, 147, 604-617. <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.22020>
- Bermúdez de Castro, J.M.; Quam, R.; Martín-Torres, M.; Martínez, I.; Gracia-Téllez, A.; Arsuaga, J.L.; Carbonell, E. (2015). The medial pterygoid tubercle in the Atapuerca Early and Middle Pleistocene mandibles: Evolutionary implications. *Am J Phys Anthropol*, 156, 102-109. <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.22631>
- Briggs, A.W.; Good, J.M.; Green, R.E.; Krause, J.; Maricic, T.; Stenzel, U.; Lalueza-Fox, C.; Rudan, P.; Brajkovic, D.; Kucan, Z.; Gusic, I.; Schmitz, R.; Doronichev, V.B.; Golovanova, L.V.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Pääbo, S. (2009). Targeted Retrieval and Analysis of Five Neandertal mtDNA Genomes. *Science*, 325, 318-321. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1174462>
- Burbano, H.A.; Hodges, E.; Green, R.E.; Briggs, A.W.; Krause, J.; Meyer, M.; Good, J.M.; Maricic, T.; Johnson, P.L.F.; Xuan, Z.; Rooks, M.; Bhattacharjee, A.; Brizuela, L.; Albert, F.W.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Lachmann, M.; Hannon, G.J.; Paabo, S. (2010). Targeted Investigation of the Neandertal Genome by Array-Based Sequence Capture. *Science*, 328, 723-725. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1188046>
- Cañaveras, J.C.; Sanchez-Moral, S.; Lario, J.; Cuezva, S.; Fernández Cortes, A.; Muñoz, M.C. (2011). El modelo de relleno, o cómo llegaron los restos a la Galería del Osario. En: *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*. (M. de la Rasilla; A. Rosas; J.C. Cañaveras; C. Lalueza-Fox; eds.). Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S. L. U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 43-64.
- Castellano, S.; Parra, G.; Sánchez-Quinto, F.A.; Racimo, F.; Kuhlwilm, M.; Kircher, M.; Sawyer, S.; Fu, Q.; Heinze, A.; Nickel, B.; Dabney, J.; Siebauer, M.; White, L.; Burbano, H.A.; Renaud, G.; Stenzel, U.; Lalueza-Fox, C.; Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Rudan, P.; Brajković, D.; Kucan, Ž.; Gušić, I.; Shunkov, M.V.; Derevianko, A.P.; Viola, B.; Meyer, M.; Kelso, J.; Andrés, A.M.; Pääbo, S. (2014). Patterns of coding variation in the complete exomes of three Neandertals. *P Natl Acad Sci*, 111, 6666-6671. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1405138111>
- de Torres, T.; Ortíz, J.; Grün, R.; Eggins, S.; Valladas, H.; Mercier, N.; Tisnérat-Laborde, N.; Juliá, R.; Soler, V.; Martínez, E.; Sánchez-Moral, S.; Lalueza-Fox, C.; Cañaveras, J.C.; Rosas, A.;

- Lario, J.; Santamaría, D.; Badal, E.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2010). Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of Upper Pleistocene sites. *Archaeometry*, 52, 680-705.
- Dean, M.C.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Huguet, R.; Lalueza-Fox, C.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la. (2013). Longstanding dental pathology in Neandertals from El Sidrón (Asturias, Spain) with a probable familial basis. *J Hum Evol*, 64, 678-686. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.03.004>
- Egocheaga, J.E. (2007). Evidencia de lesión osteolítica tumoral en una tibia del hombre de Sidrón. En: *Enfermedad, muerte y cultura en las sociedades del pasado., Vol 1.* (J. Barca Durán; J. Jiménez Ávila; eds.). Fundación Academia Europea de Yuste., 57-64.
- Egocheaga, J.E.; Sierra, M.J. (2002). Los restos óseos del autópodo superior de la Cueva de Sidrón (Piloña, Asturias). En: *Antropología y Biodiversidad* (A. Malgosa Morera; R.M. Nogués; M.P. Aluja; eds.). Universidad de Barcelona, Barcelona, 494-505.
- Egocheaga, J.E.; Sierra, M.J. (2005). Identificación de un infante en la colección SDR-1994 de fósiles del Hombre de Sidrón. *Revista Española de Antropología Física*, 25, 1-6.
- Egocheaga, J.E.; Pérez-Pérez, A.; Rodríguez, L.; Galbany, J.; Mónica Martínez, L.; Telles Antunes, M. (2004). New evidence and interpretation of subvertical grooves in neandertal teeth from Cueva de Sidrón (Spain) and Figueira Brava (Portugal). *Anthropologie* 42(1), 49-52.
- Egocheaga, J.E.; Trabazo, R.; Rodríguez, L.; Cabo, L.L.; Sierra, M.J. (2000). Avance sobre el descubrimiento, características del yacimiento y estudio paleontológico de los restos óseos de homínidos mesopleistocénicos de la cueva de Sidrón (Piloña, Asturias). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza*, 46, 219-263.
- Estalrich, A.; Rosas, A. (2013). Handedness in Neandertals from the El Sidrón (Asturias, Spain): Evidence from Instrumental Striations with Ontogenetic Inferences. *PLoS ONE*, 8, e62797. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0062797>
- Estalrich, A.; Rosas, A. (2015). Division of labor by sex and age in Neandertals: an approach through the study of activity-related dental wear. *J Hum Evol*, 80, 51-63. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.07.007>
- Estalrich, A.; Rosas, A.; García-Taberner, A.; Huguet, R.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la. (2012a). Handedness on 11 Neanderthals from the El Sidrón cave (Asturias, Spain): Evidence from the non-dietary dental wear. *2nd Annual Meeting of the ESHE*, Vol., 1. Evolution ESftSoH. Bordeaux (France), 74.
- Estalrich, A.; Rosas, A.; García-Vargas, S.; García-Taberner, A.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la. (2011). Brief communication: Subvertical grooves on interproximal wear facets from the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal dental sample. *Am J Phys Anthropol*, 144, 154-161. <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.21359>
- Estalrich, A.; Rosas, A.; Huguet, R.; Rasilla, M. de la (2013). Unique within his group: High incidence of chipping enamel may reflect a specialized behavior in the El Sidrón Neandertal group. *3rd Annual Meeting of the ESHE*, Vol., 2. Evolution ESftSoH, Vienna (Austria), 84.
- Estalrich, A.; Rosas, A.; Huguet, R.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; García-Vargas, S.; Rasilla, M. de la (2012b). Evidence for Non-Foraging Sexual Division of Labor in Neandertals from the El Sidrón Site (Asturias, Spain). *21st PaleoAnthropology Society Annual Meeting*. Society P, Memphis (Tennessee), A12.
- Estalrich, A.; Rosas, A.; Huguet, R.; García-Taberner, A.; de la Rasilla, M. (2015). Marcadores de actividad en la dentición anterior de los Neandertales: el caso de las estrías culturales. *XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP)*. Madrid, 106-108.
- Fernández-Cascón, B.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; García-Vargas, S.; Huguet, R.; Bastir, M.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2010). Preparation of the neandertal remains from the El Sidrón cave (Asturias, Spain). En: *Paleontología i Evolució. Memoria especial nº 4* (C. Cancelo Fernández; S. Val Molina; J. Marigó Cortés; L. Celia Gelabert; eds.). Sabadell, 175-182.
- Fernández-Cascón, B.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Huguet, R.; López-Polín, L.; Corchado, Y.; Gimeno, M.; Rasilla, M. de la (2015). Conservación y restauración en la investigación paleontológica en el yacimiento de El Sidrón (Asturias): Estado de la cuestión. *XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP)*. Madrid, 108-111.
- Fortea, J.; Rasilla, M. de la; García-Taberner, A.; Gigli, E.; Rosas, A.; Lalueza-Fox, C. (2008). Excavation protocol of bone remains for Neandertal DNA analysis in El Sidrón Cave (Asturias, Spain). *J Hum Evol*, 55, 353-357. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.03.005>

- Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Martínez, E.; Sánchez-Moral, S.; Cañaveras, J.C.; Cuezva, S.; Rosas, A.; Soler, V.; Julià, R.; de Torres, T. (2003). La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias): primeros resultados. *Estud Geol*, 59, 159-179.
- Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Santamaría, D.; Martínez, L.; Duarte, E.; Fernández de la Vega, J.; Martínez, E.; Cañaveras, J.C.; Sánchez-Moral, S.; Cuezva, S.; Lario, J.; Rosas, A.; Martínez-Maza, C.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; Hugué, R.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; Sánchez-Meseguer, A.; León, S.; Lalueza-Fox, C.; de Torres, T.; Ortiz, J.; Julià, R.; Grün, R.; Valladas, H.; Mercier, N.; Tisnèrat-Laborde, N.; Soler, V.; Silva, P.; Carrasco, P.; Ayarza, P.; Álvarez, F.; Santos, G.; Altuna, J.; Badal, E.; Alonso, J. (2009). *La cueva de El Sidrón, Borines (Piloña). Campañas de excavación de 2003 a 2006*. Trabe S.L.U.-Gobierno del Principado de Asturias, Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 547 pp.
- Green, R.E.; Krause, J.; Briggs, A.W.; Maricic, T.; Stenzel, U.; Kircher, M.; Patterson, N.; Li, H.; Zhai, W.; Fritz, M.H.-Y.; Hansen, N.F.; Durand, E.Y.; Malaspina, A.-S.; Jensen, J.D.; Marques-Bonet, T.; Alkan, C.; Prufer, K.; Meyer, M.; Burbano, H.A.; Good, J.M.; Schultz, R.; Aximu-Petri, A.; Butthof, A.; Hober, B.; Hoffner, B.; Siegemund, M.; Weihmann, A.; Nusbaum, C.; Lander, E.S.; Russ, C.; Novod, N.; Affourtit, J.; Egholm, M.; Verna, C.; Rudan, P.; Brajkovic, D.; Kucan, Z.; Gusic, I.; Doronichev, V.B.; Golovanova, L.V.; Lalueza-Fox, C.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Schmitz, R.W.; Johnson, P.L.F.; Eichler, E.E.; Falush, D.; Birney, E.; Mullikin, J.C.; Slatkin, M.; Nielsen, R.; Kelso, J.; Lachmann, M.; Reich, D.; Pääbo, S. (2010). A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science*, 328, 710-722. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1188021>
- Hardy, K.; Buckley, S.; Collins, M.; Estalrich, A.; Brothwell, D.; Copeland, L.; García-Taberner, A.; García-Vargas, S.; Rasilla, M. de la; Lalueza-Fox, C.; Hugué, R.; Bastir, M.; Santamaría, D.; Madella, M.; Wilson, J.; Cortés, Á.; Rosas, A. (2012). Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. *Naturwissenschaften*, 99, 617-626. <http://dx.doi.org/10.1007/s00114-012-0942-0>
- Hoffmann, A.W.; Pike, W.G.; K. Wainer; J. Zilhão (2013). New U-series results for the speleogenesis and the Palaeolithic archaeology of the Almonda karstic system (Torres Novas, Portugal). *Quat. Int.*, 294, 168-182. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2012.05.027>
- Krause, J.; Lalueza-Fox, C.; Orlando, L.; Enard, W.; Green, R.E.; Burbano, H.A.; Hublin, J.-J.; Hänni, C.; Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Bertranpetit, J.; Rosas, A.; Pääbo, S. (2007). The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals. *Curr Biol*, 17, 1908-1912. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2007.10.008>
- Kuhlwilm, M.; Gronau, I.; Hubisz, M.J.; Filipp, C. de; Prado, J.; Kircher, M.; Fu, Q.; Burbano, H.A.; Lalueza-Fox, C.; Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Rudan, P.; Brajkovic, D.; Kucan, Ž.; Gušić, I.; Marques-Bonet, T.; Andrés, A.M.; Viola, B.; Pääbo, S.; Meyer, M.; Siepel, A. y Castellano, S. (2016). Evidence of ancient gene flow from modern humans into the Altai Neandertal. *Nature*.
- Kuhn, S.L.; Stinner, M.C. (2006). What's a mother to do? A hypothesis about the division of labor among Neanderthals and modern humans in Eurasia. *Curr Anthropol*, 47, 953-980. <http://dx.doi.org/10.1086/507197>
- Lalueza-Fox, C.; Gigli, E.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A. (2009). Bitter taste perception in Neanderthals through the analysis of the TAS2R38 gene. *Biol Lett*, 5, 809-811. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2009.0532>
- Lalueza-Fox, C.; Gigli, E.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Bertranpetit, J.; Krause, J. (2008). Genetic characterization of the ABO blood group in Neandertals. *BMC Evol Biol*, 8, 342. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-8-342>
- Lalueza-Fox, C.; Gigli, E.; Sánchez-Quinto, F.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A. (2012b). Issues from Neandertal genomics: Diversity, adaptation and hybridisation revised from the El Sidrón case study. *Quatern Int*, 247, 10-14. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2010.10.012>
- Lalueza-Fox, C.; Krause, J.; Caramelli, D.; Catalano, G.; Milani, L.; Sampietro, M.L.; Calafell, F.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; García-Taberner, A.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Pääbo, S.; Bertranpetit, J.; Rosas, A. (2006). Mitochondrial DNA of an Iberian Neandertal suggests a population affinity with other European Neandertals. *Curr Biol*, 16, R629-R630. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.044>
- Lalueza-Fox, C.; Rompler, H.; Caramelli, D.; Staubert, C.; Catalano, G.; Hughes, D.; Rohland, N.; Pilli, E.; Longo, L.; Condemi, S.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Stoneking, M.; Schöneberg, T.; Bertranpetit, J.; Hofreiter, M. (2007). A Melanocortin 1 Receptor Allele Suggests Varying Pigmentation Among Neandertals. *Science*, 318, 1453-1455. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1147417>

- Lalueza-Fox, C.; Rosas, A.; Rasilla, M. de la (2012a). Palaeogenetic research at the El Sidrón Neanderthal site. *Ann Anat*, 194, 133-137. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aanat.2011.01.014>
- Lalueza-Fox, C.; Rosas, A.; Rasilla, M. de la; Gilbert, M.T.P.; Willerslev, E. (2011b). Reply to Vigilant and Langergraber: Patrilocality in Neandertals is still the most plausible explanation. *P Natl Acad Sci*, 108:E88. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1103479108>
- Lalueza-Fox, C.; Rosas, A.; Estalrich, A.; Gigli, E.; Campos, P.F.; García-Taberner, A.; García-Vargas, S.; Sánchez-Quinto, F.; Ramírez, O.; Civit, S.; Bastir, M.; Hugué, R.; Santamaría, D.; Gilbert, P.; Thomas, M.; Willerslev, E.; Rasilla, M. de la (2011a). Genetic evidence for patrilocal mating behavior among Neandertal groups. *P Natl Acad Sci*, 108, 250-253. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1011553108>
- Lalueza-Fox, C.; Sampietro, M.L.; Caramelli, D.; Puder, Y.; Lari, M.; Calafell, F.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; Fordea, J.; Rasilla, M. de la; Bertranpetit, J.; Rosas, A. (2005). Neandertal Evolutionary Genetics; Mitochondrial DNA Data from the Iberian Peninsula. *Mol Biol Evol*, 22, 1077-1081. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msi094>
- Maricic, T.; Günther, V.; Georgiev, O.; Gehre, S.; Cürlein, M.; Schreiweis, C.; Naumann, R.; Burbano, H.A.; Meyer, M.; Lalueza-Fox, C.; de la Rasilla, M.; Rosas, A.; Gajović, S.; Kelso, J.; Enard, W.; Schaffner, W.; Pääbo, S. (2013). A Recent Evolutionary Change Affects a Regulatory Element in the Human FOXP2 Gene. *Mol Biol Evol*, 30, 844-852. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/mss271>
- Martínez-Maza, C.; Rosas, A.; García-Vargas, S.; Estalrich, A.; Rasilla, M. de la. (2011). Bone remodelling in Neandertal mandibles from the El Sidrón site (Asturias, Spain). *Biol Lett*, 7, 593-596. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2010.1188>
- Peña-Melián, A.; Rosas, A.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la. (2011). Paleoneurology of Two New Neandertal Occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the Context of Homo Endocranial Evolution. *Anat Rec.*, 294, 1370-1381. <http://dx.doi.org/10.1002/ar.21427>
- Pérez-Criado, L.; Rosas, A.; Bastir, M.; Pastor, J.F. (2015). Lateralidad humeral en neandertales. Un análisis con morfometría geométrica en 3D. *XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP)*. Madrid, 203-205.
- Prieto, J.L. (2005). Hallazgos paleopatológicos en la mandíbula SDR-7-8 del Sidrón. En: *Mono-grafías del Museo de Altamira 20* (R. Montes-Barquín; J.A. Lasheras-Corruchaga; eds.). Madrid, 397-403.
- Prieto, J.L.; Abenza, J.M. (1999a). Anomalías de la dentición en la mandíbula SDR 7-8 del Sidrón. *V Congreso de Paleopatología Alcalá La Real*. Jaén. Póster.
- Prieto, J.L.; Abenza, J.M. (1999b). Evidencia de patología periodontal en la mandíbula SDR 7-8 del Sidrón. *V Congreso de Paleopatología Alcalá La Real*. Jaén. Póster.
- Prieto, J.L.; Abenza, J.M.; Muñoz Fernández, E.; Montes Barquín, R. (2001). Hallazgos Antropológicos y Arqueológicos en el Complejo Kárstico de El Sidrón (Vallobal, Infiesto, Concejo de Piloña, Asturias). *Munibe Antropología-Arkeología*, 53, 19-29.
- Radini, A.; Buckley, S.; Rosas, A.; Estalrich, A.; Rasilla, M. de la; Hardy, K. (en prensa). Neandertals and Trees: Non-edible conifer fibres found in Neandertal dental calculus suggests extra-masticatory activity. *Antiquity*.
- Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Cañaveras, J.C.; Lalueza-Fox, C. (2011). *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias)*. *Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*, Ed. Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S.L.U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 211 pp.
- Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Cañaveras, J.C.; Lalueza-Fox, C.; Santamaría, D.; Sánchez-Moral, S.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Silva, P.G.; Martínez, E.; Santos, G.; Martínez, L.; Duarte, E.; Hugué, R.; Bastir, M.; Fernández de la Vega, J.; Suárez, P.; Díez, A.B.; Fernández Cascón, B.; Cuezva, S.; Fernández Cortés, Á.; García Antón, E.; Muñoz, C.; Lario, J.; Carrasco, P.; Huerta, P.; Ayarza, P.; Álvarez Lobato, F.; Rodríguez, L.; Picón, I.; Fernández, B. (2014). La cueva de El Sidrón (Piloña, Asturias). En: *Cazadores recolectores del Pleistoceno y Holoceno de la Península Ibérica y Estrecho de Gibraltar* (R. Sala, ed.). Universidad de Burgos- Fundación Atapuerca, Burgos, 122-128.
- Ríos, L.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; Hugué, R.; Pastor, F.; Sanchís-Gimeno, J.A.; Rasilla, M. de la. (2015). Possible Further Evidence of Low Genetic Diversity in the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal Group: Congenital Clefts of the Atlas. *PLoS ONE*, 10:e0136550. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0136550>
- Ríos, L.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Hugué, R.; Bastir, M.; Llidó, S.; Sanchís-Gimeno, J.; Dean, M.C.; Pastor, J.F. (2014). Type A defect of the atlas in the Neandertals from

- El Sidrón (Asturias, Spain). 20th European Paleopathology Association Meeting Association. Lund, Suecia. Póster.
- Rodríguez, L.; Cabo, L.L.; Egocheaga, J.E. (2002). Breve Nota sobre el hioides neandertalense de Sidrón (Piloña, Asturias). En: *Antropología y Biodiversidad* (M.P. Aluja; A. Malgosa; R. Nogués; eds.). Universidad de Barcelona, Barcelona, 484-493.
- Rosas, A. (2010). *Los Neandertales*. CSIC-Catarata, Madrid, 135 pp.
- Rosas, A. (2012). Paleontología de la Península Ibérica: el Paleolítico. En: *Prehistoria Antigua de la Península Ibérica* (M. Menéndez, ed.). UNED, Madrid, 121-201.
- Rosas, A.; Aguirre, E. (1999). Restos humanos neandertales de la cueva del Sidrón, Piloña, Asturias. Nota preliminar. *Estud Geol*, 55, 181-190. <http://dx.doi.org/10.3989/egool.99553-4174>
- Rosas, A.; Bastir, M.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Hugué, R.; Peña-Melián, A.; Alarcón, J.A.; Rasilla, M. de la. (2012b). A juvenile mandible from the El Sidrón (Asturias, Spain) site and the growth of the Neandertal craniofacial system. *2nd Annual Meeting of the ESHE*, Vol., 1. Evolution ESftsoH, Bordeaux (France), 151.
- Rosas, A.; Bastir, M.; García-Taberner, A.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2008a). Comparative morphology and morphometric assessment of the occipitals from the El Sidrón Neanderthals (Asturias, Northern Spain). *Am J Phys Anthropol*, 135-182.
- Rosas, A.; Bastir, M.; Martínez-Maza, C.; García-Taberner, A.; Lalueza-Fox, C. (2006b). Inquiries into Neandertal cranio-facial development and evolution: 'accretion' vs 'organismic' models. En: *Neanderthals revisited: New approaches and perspectives* (K. Harvati; T. Harrison; eds.). Springer, Dordrecht, 37-69.
- Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; García-Vargas, S.; Sánchez-Meseguer, A.; Hugué, R.; Lalueza-Fox, C.; Peña-Melián, A.; Kranioti, E.F.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2012a). Les Néandertaliens d' El Sidrón (Asturies, Espagne). Actualisation d'un nouvel échantillon. *L'Anthropologie*, 116, 57-76. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anthro.2011.12.003>
- Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; Hugué, R.; Peña-Melián, A. (2011c). Los fósiles neandertales de la cueva de El Sidrón. En: *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias) Investigación interdisciplinaria de un grupo neandertal*. (M. de la Rasilla; A. Rosas; J.C. Cañaveras; C. Lalueza-Fox; eds.). Consejería de Cultura y
- ción interdisciplinaria de un grupo neandertal*. (Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Cañaveras, J.C.; Lalueza-Fox, C.; eds.). Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S. L. U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 81-116.
- Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; García-Taberner, A.; Hugué, R.; Lalueza-Fox, C.; Rasilla, M. de la (2013a). Identification of Neandertal individuals in fragmentary fossil assemblages by means of tooth associations: The case of El Sidrón (Asturias, Spain). *C R Palevol*, 12, 279-291. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2013.06.003>
- Rosas, A.; Estalrich, A.; Lalueza-Fox, C.; Hugué, R.; García-Taberner, A.; García-Vargas, S.; Bastir, M.; Peña-Melián, A.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la (2012c). Los Neandertales de El Sidrón (Asturias): contexto y paleobiología. En: *Visiones del ser humano: Del pasado al presente*. (A. Mateos-Cachorro; A. Perote-Alexandre; eds.). Cátedra Tomás Pasual-CENIEH Y Ed. ICM., Madrid, 49-60.
- Rosas, A.; Fortea, J.; de la Rasilla, M.; Bastir, M.; Martínez-Maza, C. (2004). Neanderthals from El Sidrón Cave (Asturias, Spain). Presentation of a new sample. *Am J Phys Anthropol*, S123, 169.
- Rosas, A.; Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Fernández-Colón, P.; Hidalgo González, A.; Lacasa Marquina, E.; Martínez-Maza, C.; García-Taberner, A.; Bastir, M. (2005). Restos neandertales de la Cueva de El Sidrón: una restauración al servicio de la investigación paleontológica. *PH Boletín del Instituto Andaluz del Patrimonio Histórico*, 53, 70-73.
- Rosas, A.; García-Taberner, A.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; Bastir, M.; Lalueza-Fox, C.; Hugué, R.; Peña-Melián, A.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2011a). La imagen de los neandertales a la luz de los últimos descubrimientos. El caso de El Sidrón (Asturias). En: *Arqueología, Paleontología y Geomorfología del Cuaternario en España: X aniversario del seminario Francisco Sousa (La Rinconada, Sevilla)*. (J.J. Fernández Caro; R. Baena Escudero; eds.). Ayto. de La Rinconada-AEQUA, Sevilla, 95-122.
- Rosas, A.; Hugué, R.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; García-Vargas, S.; Bastir, M.; Peña-Melián, A. (2011b). Fauna de macromamíferos en la Galería del Osario. En: *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias) Investigación interdisciplinaria de un grupo neandertal*. (M. de la Rasilla; A. Rosas; J.C. Cañaveras; C. Lalueza-Fox; eds.). Consejería de Cultura y

- Turismo-Ediciones Trabe S. L. U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 147-148.
- Rosas, A.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; García-Taberner, A.; Lalueza-Fox, C.; Hugué, R.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2007). Paleobiological aspects of El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertals. *Am J Phys Anthropol*, 132, 202.
- Rosas, A.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; García-Taberner, A.; Lalueza-Fox, C.; Hugué, R.; Ortiz, J.E.; Julià, R.; Soler, V.; de Torres, T.; Martínez, E.; Cañaveras, J. C.; Sánchez-Moral, S.; Cuezva, S.; Lario, J.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2006a). Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *P Natl Acad Sci*, 103, 19266-19271. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0609662104>
- Rosas, A.; Peña-Melián, A.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la (2013b). Temporal lobe surface anatomy and the bony reliefs in the middle cranial fossa. The case of the El Sidrón (Spain) Neandertal sample. *3rd Annual Meeting of the ESHE*, Vol., 2. Evolution ESftSoH, Vienna (Austria), 192.
- Rosas, A.; Peña-Melián, A.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la (2014). Temporal Lobe Sulcal Pattern and the Bony Impressions in the Middle Cranial Fossa: The Case of the El Sidrón (Spain) Neandertal Sample. *Anat Rec*, 297, 2331-2341. <http://dx.doi.org/10.1002/ar.22957>
- Rosas, A.; Peña-Melián, A.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2008b). Endocranialoccipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). *Anat Rec*, 291, 502-512. <http://dx.doi.org/10.1002/ar.20684>
- Rosas, A.; Pérez-Criado, L.; Bastir, M.; Estalrich, A.; Hugué, R.; García-Taberner, A.; Pastor, J.F.; Rasilla, M. de la (2015). A geometric morphometrics comparative analysis of Neandertal humeri (epiphyses-fused) from the El Sidrón cave site (Asturias, Spain). *J Hum Evol*, 82, 51-66. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.02.018>
- Sánchez-Moral, S.; Cañaveras, J. C.; Lario, J.; Cuezva, S.; Silva, P. G.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2007). Caracterización del relleno sedimentario de la Galería del Osario (cueva de El Sidrón, Asturias, España). *XII Reunión Nacional de Cuaternario*. Ávila, 123-124.
- Sanchez-Quinto, F.; Lalueza-Fox, C. (2015). Almost 20 years of Neandertal palaeogenetics: adaptation, admixture, diversity, demography and extinction. *Phil Trans R Soc B*, 370, 20130374. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0374>
- Santamaría, D.; Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Martínez, L.; Martínez, E.; Cañaveras, J.C.; Sánchez-Moral, S.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Lalueza-Fox, C. (2010). The technological and typological behaviour of a neandertal group from El Sidrón cave (Asturias, Spain). *Oxford J Archaeol*, 29, 119-148. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1468-0092.2010.00342.x>
- Shreeve, J. (1995). *The Neandertal Enigma: Solving the Mystery of Modern Human Origins*. Ed. William Morrow and Co., Nueva York, 398 pp.
- Silva, P. G.; Santos, G.; Carrasco, P.; Huerta, P.; Ayarza, P.; Álvarez Lobato, F.; Fernández Macarro, B.; Standling, M. (2011). La geomorfología, topografía y prospección geofísica del complejo de El Sidrón. La búsqueda del lugar de procedencia de los restos fósiles. En: *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*. (M. de la Rasilla; A. Rosas; J.C. Cañaveras; C. Lalueza-Fox; eds.). Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S. L. U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 75-80.
- Stringer, Ch.; Gamble, C. (1993). *In search of the neanderthals*. Ed. Thames and Hudson, New York, 247 pp.
- Trabazo, R.; Egocheaga, J.E. (2002). Análisis tafonómico de los restos óseos humanos de la cueva de Sidrón, Asturias (NW Spain): II. Formación del depósito y edad relativa de los fósiles mandibulares. En: *Antropología y Biodiversidad*. (M.P. Aluja; A. Malgosa; R. Nogués; eds.). Universidad de Barcelona, Barcelona, 545-556.
- Wood, R.E.; Higham, T.F.G.; de Torres, T.; Tisnérat-Laborde, N.; Valladas, H.; Ortiz, J.E.; Lalueza-Fox, C.; Sánchez-Moral, S.; Cañaveras, J.C.; Rosas, A.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la (2013). A new date for the neanderthals from El Sidrón cave (Asturias, northern Spain). *Archaeometry*, 55, 148-158. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-4754.2012.00671.x>