

# SUBSILIENCE: Subsistencia y resiliencia humana ante los drásticos eventos climáticos acontecidos en Europa durante el Estadio Isotópico Marino 3\*

*SUBSILIENCE: Subsistence and human resilience to sudden climatic events in Europe during MIS3*

Ana B. Marín-Arroyo<sup>a</sup>

## RESUMEN

El clima se ha propuesto como uno de los posibles factores desencadenantes de la extinción de los Neandertales. Las oscilaciones rápidas y abruptas, registradas en diferentes registros climáticos del hemisferio norte, empujaron los ecosistemas hacia resultados catastróficos durante el Estadio Isotópico 3 (MIS3). En estas condiciones, la supervivencia de una especie dependió, fundamentalmente, de sus habilidades de adaptación. Comprender el rol que esos episodios tuvieron en la subsistencia de las últimas poblaciones neandertales, pero también en la de los Humanos Anatómicamente Modernos en el continente europeo durante la transición del Paleolítico Medio al Superior es, por lo tanto, esencial. El proyecto SUBSILIENCE, financiado por el *European Research Council* (ERC), aborda esta cuestión mediante la evaluación de la flexibilidad del comportamiento y la resiliencia de ambas especies humanas analizando tanto su dieta como los diferentes patrones de subsistencia adoptados. A la vez, con base en los mismos elementos de su dieta, se centra en reconstruir las condiciones climáticas y ambientales a nivel local y regional. A partir del análisis de los materiales arqueozoológicos de más de 20 yacimientos localizados en las penínsulas del sur de Europa, este proyecto permitirá obtener respuestas sobre qué patrones de subsistencia particulares (si es que los hubo) favorecieron a nuestra especie en condiciones medioambientales tan cambiantes y a su vez, en qué grado las oscilaciones climáticas afectaron en la desaparición final de los Neandertales. La metodología, resultados y conclusiones de este proyecto serán relevantes para el estudio de la Prehistoria a escala paneuropea.

## ABSTRACT

*Climate has long been proposed as a possible trigger factor for the extinction of Neanderthals. Abrupt and acute oscillations of climate, as recorded from different climatic proxies such as Greenland polar ice sheets, are particularly threatening as they can push ecosystems towards catastrophic outcomes. Under these conditions, the survival of a species critically depends on their adaptive skills. Understanding the exact role that these episodes could have had on both Neanderthals and Anatomically Modern Humans (AMH) during the Middle to Upper Palaeolithic transition is, therefore, essential. SUBSILIENCE, a funded ERC project, is addressing this problem by assessing the behavioural flexibility and resilience of both human species based on their subsistence strategies, together with a newly obtained accurate climatic and environmental reconstruction across southern European peninsulas during MIS3. This novel approach will offer precise answers to questions concerning a) which particular subsistence patterns (if any) favoured AMH while coping with the changing environments and b) the extent to which climatic oscillations affected Neanderthal extinction. This it will be of relevance to the study of Prehistory on a pan-European scale.*

**Palabras clave:** Neandertales; Humanos Anatómicamente Modernos; Europa; Estadio Isotópico 3 (MIS3); subsistencia; clima; medioambiente.

**Key words:** Neanderthals; Anatomically Modern Humans; Europe; MIS3; subsistence; climate; environment.

\* Esta investigación está financiada por la Consejo Europeo de Investigación, bajo el Programa Horizonte 2020 en Investigación e Innovación de la Unión Europea (convenio de subvención núm. 818299, Proyecto SUBSILIENCE <https://www.subsilience.eu>).

<sup>a</sup> Grupo de I+D+i EVOADAPTA (Evolución Humana y Adaptaciones Económicas y Ecológicas durante la Prehistoria). Dpto. Ciencias Históricas. Universidad de Cantabria. Avd. Los Castros 44. 39005 Santander. España. Correo e.: [anablen.marin@unican.es](mailto:anablen.marin@unican.es) <https://orcid.org/0000-0003-3353-5581>  
Recibido 14-VII-2021; aceptado 3-III-2022.

## 1. INTRODUCCIÓN

El objetivo de este artículo es presentar el proyecto SUBSILIENCE (*Subsistence and human resilience to sudden climatic events in Europe during MIS3*), iniciado en junio de 2019 y de cinco años de duración. Está dirigido por la firmante y desarrollado en el Dpt. de Ciencias Históricas de la Universidad de Cantabria. El Consejo Europeo de Investigación (ERC) lo financia íntegramente con dos millones de euros dentro del marco del programa de investigación e innovación Horizonte 2020 de la Unión Europea (acuerdo de subvención no 818299 - ERC-2018-Consolidator).

En la convocatoria de 2018, cuando este proyecto fue presentado, el Consejo Europeo de Investigación recibió 2.389 propuestas, de las cuales 291 (el 12,2 %) fueron seleccionadas para recibir financiación, únicamente 16 de ellas para desarrollar en centros españoles. El 32 % de las subvenciones concedidas se otorgaron a mujeres. De las 2.389 solicitudes, 634 procedían del área de Ciencias Sociales y Humanidades (*Social Sciences and Humanities* - panel SH). En conjunto los seis paneles únicamente premiaron 77. Dentro del panel SH6, dedicado al Estudio del Pasado, 16 proyectos fueron concedidos, 2 de ellos liderados por investigadoras en instituciones españolas. SUBSILIENCE es uno de ellos. En esta convocatoria se apoyaron a investigadores de veinte países y cuarenta nacionalidades<sup>1</sup>.

Según Jean-Pierre Bourguignon, presidente del Consejo Europeo de Investigación en ese momento, el objetivo principal de las ayudas *ERC-Consolidator Grants* es impulsar la investigación y la innovación creativa en Europa de los mejores científicos (con independencia de su nacionalidad), para que persigan sus objetivos y desarrollen sus ideas más arriesgadas. Estas ayudas les permiten así establecer y fortalecer sus equipos al situarlos a la vanguardia de la investigación en Europa. Además, de un impulso a la carrera de los beneficiarios, este apoyo europeo igualmente ofrece un excelente entorno de trabajo para investigadores jóvenes a nivel pre y postdoctoral. Hasta este momento, el proyecto SUBSILIENCE ha permitido contratar un equipo central de siete personas: una para hacer su tesis doctoral (Alicia Sanz), cuatro investigadores postdoctorales (Gabriele Terlato, Delphine Vettese, Monica Fernández García y Marco Vidal Cordasco), una divulgadora científica (Aurora Diaz Obregon) y una responsable técnica de laboratorio (Lucía Agudo Pérez). Asimismo, gracias a la concesión de este proyecto se ha creado un nuevo espacio con instalaciones

para trabajar con materiales arqueológicos, un laboratorio limpio para análisis bioquímicos, sala de microscopía y fotogrametría y espacio de oficina. En paralelo, la Universidad de Cantabria reconoció al Grupo de I+D+i EvoAdapta (Evolución Humana y Adaptaciones Económicas y Ecológicas durante la Prehistoria) como grupo de investigación reconocido, en la actualidad con amplia proyección en Prehistoria, tanto en España, como en otros países europeos. Además de la captación del ERC este grupo ha conseguido cinco ayudas Marie Skłodowska-Curie<sup>2</sup> y participa en un proyecto COST (iNEAL) en curso relacionado con el legado neandertal desde el pasado al día de hoy<sup>3</sup>.

### 1.1. Estado de la cuestión. Las últimas poblaciones neandertales y la llegada de los humanos modernos

A día de hoy, aún se desconocen las verdaderas causas de la desaparición de los Neandertales y los motivos que nos permitieron a nosotros, los *Homo sapiens*, sobrevivir como única especie humana en el planeta. Las hipótesis no son concluyentes. Cada perspectiva teórica y tipo de registro arqueológico que se estudie aporta sus propias explicaciones: ineficiencia tecnológica (Villa y Soriano 2010; Hardy *et al.* 2013, 2020; Aranguren *et al.* 2018), estrés nutricional (Cortés-Sánchez *et al.* 2011; Hardy y Moncel 2011; Cochard *et al.* 2012; Bocherens *et al.* 2016; Terlato *et al.* 2019; Zilhão *et al.* 2020; Marín-Arroyo y Sanz-Royo 2021), disminución de la diversidad genética (Hajdinjak *et al.* 2018; Slon *et al.* 2018), o efectos de los cambios climáticos y ambientales (Finlayson y Carrión 2007; Müller *et al.* 2011; Banks *et al.* 2013; Davies *et al.* 2015; Wolf *et al.* 2018; Columbu *et al.* 2020; Sánchez-Goñi 2020), entre otras (Villa y Roebroeks, 2014).

Cuando los humanos modernos se encontraron con los Neandertales en Europa, hace unos 47.000 años, estos últimos habían habitado con éxito Eurasia durante más de 200.000 años (Higham *et al.* 2014; Fewlass *et al.* 2020). Habían sobrevivido a entornos hostiles, enfrentándose a eventos climáticos extremos y, por lo tanto, habían sido capaces de adaptarse a diferentes contextos ecológicos en condiciones adversas (Bar-Yosef 2013). Lejos queda hoy ya esa imagen primitiva y atrasada que proporcionó la reconstrucción del individuo de la Chapelle-aux-Saints a principios del siglo XX. Hoy sabemos que los Neandertales controlaban el fuego (Roebroeks y Villa 2011; Vallverdú

<sup>1</sup> Los resultados y estadísticas se pueden consultar en [https://erc.europa.eu/news/erc-2018-consolidator-grants-results?fbclid=IwAR1\\_n0B7vrZ5\\_jspYQUs7MS9CdtZ9Au1hPa9enYwmg-gKqKrdIsrtk9Fw](https://erc.europa.eu/news/erc-2018-consolidator-grants-results?fbclid=IwAR1_n0B7vrZ5_jspYQUs7MS9CdtZ9Au1hPa9enYwmg-gKqKrdIsrtk9Fw) (consulta 01-05-2022).

<sup>2</sup> Una *Career Integration Grant (CIG)*, una *Global Fellowships (Global IF)* y tres *Individual Fellowships (IF)*.

<sup>3</sup> <http://inealcost.inantro.hr/> (consulta 01-05-2022).

*et al.* 2012), enterraban a sus muertos (Pettit 2002; Rendu *et al.* 2014; Balzeau *et al.* 2020), se adornaban (Zilhão *et al.* 2010; Peresani *et al.* 2011; Rodríguez-Hidalgo *et al.* 2019) y, posiblemente, tenían capacidades lingüísticas bastante complejas (D'Anastasio *et al.* 2013; Nowak *et al.* 2000). También desarrollaron una avanzada tecnología lítica, denominada Musteriense, así como efectivas técnicas de caza (Villa y Soriano 2010), explotando una amplia gama de recursos, tanto bióticos, como abióticos (Rios-Garaizar 2012; Hardy *et al.* 2013; Henry *et al.* 2014). Actualmente, los datos cronológicos indican que existió una contemporaneidad de Neandertales y Humanos Anatómicamente Modernos (AMH en sus siglas en inglés) en varias regiones de Eurasia, durante varios milenios (Fewlass *et al.* 2020; Slimack *et al.* 2022). Los estudios de paleogenética han demostrado que ambas especies humanas se cruzaron de manera frecuente aproximadamente hace 60–50 ka cal BP (Green *et al.* 2010; Fu *et al.* 2014; Prüfer *et al.* 2014, 2017), probablemente en el suroeste de Asia y más frecuentemente de lo imaginado (Hajdinjak *et al.* 2021; Prüfer *et al.* 2021), demostrando así su interacción en términos biológicos (Callaway 2016). Sin embargo, los Neandertales no lograron sobrevivir a la llegada de los Humanos Anatómicamente Modernos. Desaparecieron en menos de 7.000 años, después de su primer encuentro en Europa (Higham *et al.* 2014; Hublin 2015; Marín-Arroyo *et al.* 2018; Haws *et al.* 2020), aunque hay recientes evidencias en Cueva Mandrin en Francia de la presencia de Humanos Anatómicamente Modernos entre hace 56.800 y 51.700 años, lo que extendería el tiempo de cohabitación entre ambas especies.

Los humanos modernos abandonaron África hace ~ 80.000-60.000 años y rápidamente colonizaron Europa, desde el Próximo Oriente hasta la península ibérica (Stringer 2016) portando la cultura Protoauriñaciense. Reemplazaron gradualmente a las poblaciones neandertales portadoras de las tecnologías Musteriense y Chatelperroniense durante el GI 10 (42ka cal BP) y el subsiguiente GS 10 (40ka cal BP) (Hublin 2015) (Rios-Garaizar *et al.* 2022). El primer asentamiento Auriñaciense se identifica en Mochi (Italia) e Isturitz (Francia) hace ~ 47-45ka cal BP, durante el GI12 (Hublin 2015; Hublin *et al.* 2020). La naturaleza biológica de los creadores de estas primeras fases del Paleolítico Superior está pobremente documentada en restos humanos, pero recientes estudios genéticos están revelando con más claridad la llegada de los Humanos Anatómicamente Modernos a Europa (Hajdinjak *et al.* 2021; Lalueza-Fox 2021). La similitud del Protoauriñaciense con el Ahmario inicial del Próximo Oriente, asociado con los humanos modernos, llevó a sugerir que reflejaba un avance de esos primeros humanos modernos hacia el oeste del continente desde dicha zona

(Hublin 2015). El análisis de dos incisivos deciduales de las capas protoauriñaciense de Riparo Bombrini y de Fumane (Benazzi *et al.* 2015) apoya la idea de que los creadores del Protoauriñaciense fueron muy posiblemente humanos modernos.

La expansión de los Humanos Anatómicamente Modernos se ha rastreado a través del llamado Paleolítico Superior Inicial a través de los complejos Protoauriñaciense y Auriñaciense y las industrias tecnológicas 'de transición' (Chatelperroniense, Uluzziano y Lincombian-Ranisian-Jerzmanowiciano [LRJ] en Europa occidental y LRJ y Szeletiano en Europa central). Algunas de estas industrias muestran la naturaleza del contacto cultural entre las poblaciones locales y migrantes y el inicio del Paleolítico Superior en Europa occidental y central (Davies *et al.* 2015).

Las poblaciones auriñacienses (~44-32ka cal BP) (Bicho *et al.* 2017; Shao *et al.* 2021), a las que se atribuye ser las primeras de nuestra especie en Europa, parecen haberse extendido principalmente a lo largo del valle del Danubio de acuerdo con las nuevas investigaciones en la zona (Borić *et al.* 2021; Marín-Arroyo *et al.* e. p.; Mihailović 2020), beneficiándose de la expansión de las zonas de bosque abierto a expensas de las de estepa desértica (Sánchez Goñi 2020). En cambio, las evidencias arqueológicas señalan que las primeras poblaciones protoauriñacienses (aparentemente también originarias del Próximo Oriente) se distribuyeron a lo largo de la costa mediterránea y en algunas áreas de Europa Central según industrias del Paleolítico Superior Inicial, como las de Bacho-Kiro (Bulgaria) y Bohuniciano (este de la República Checa). Estos grupos del Paleolítico Superior Inicial, ubicados en Europa del Este, son muy similares en edad a los Uluzziano de Italia y a los Chatelperronienses del suroeste de Francia y el norte de la península ibérica, atribuidos los últimos a Neandertales, lo cual demuestra una gran superposición temporal entre el GI 10 y el subsiguiente GS 10 (Higham *et al.* 2014; Davies *et al.* 2015; Hublin *et al.* 2020). De momento no hay una respuesta arqueológica sobre los patrones de continuidad o discontinuidad estratigráfica y tecno-tipológica (Villa *et al.* 2018) del reemplazamiento de los creadores del Uluzziano por los del Protoauriñaciense acontecido menos de dos milenios antes de la erupción de la Ignimbrita Campaniense (Villa *et al.* 2018). Los grupos humanos auriñacienses fueron reemplazados por gravetienses, que experimentaron un rápido crecimiento demográfico, ocupando nuevos territorios deshabitados, a pesar de enfrentar inestabilidades climáticas y condiciones ambientales generalmente duras. A partir de 37ka cal BP, esta cultura se extendió por todo el continente, desarrollando una estrategia de subsistencia bien adaptada y una identidad distintiva (Fu *et al.* 2016; Bicho *et al.* 2017). Esta expansión sentaría las bases del florecimiento posterior

de los cazadores-recolectores europeos durante el último período glacial.

SUBSILIENCE tiene como objetivo analizar críticamente el enfoque de las causas más probables, propuestas hoy en día para explicar la desaparición de los Neandertales: el cambio climático y la competencia con Humanos Anatómicamente Modernos. Para ello establecerá cómo ambas pudieron afectar a la disponibilidad y distribución de los recursos de la dieta de los Neandertales y su subsistencia que, al final y al cabo, es el mecanismo que, en último término, afecta a la supervivencia de cualquier especie. Se investigarán las estrategias de subsistencia adoptadas por los últimos Neandertales y los primeros Humanos Anatómicamente Modernos en diferentes contextos ecológicos durante el Estadio Isotópico Marino 3 (*MIS3* por sus siglas en inglés) a partir de las variaciones climáticas y ambientales en las regiones del sur de Europa, en concreto en Serbia, Croacia, Italia, sur de Francia y norte de España.

Esta visión ya se ha propuesto (d'Errico y Sánchez Goñi 2003; Finlayson *et al.* 2006; Zilhão 2006; Jiménez-Espejo *et al.* 2007; Tzedakis *et al.* 2007; Müller *et al.* 2011; Banks *et al.* 2013), pero, por falta de datos cuantificables y métodos de experimentación adecuados, no había evidencias significativas para evaluar la relación de los cambios climáticos con la extinción de los Neandertales, como las que habían demostrado recientemente la correlación de los eventos de extinción de la megafauna con oscilaciones climáticas abruptas (Cooper *et al.* 2015; Sullivan *et al.* 2017; Fricke *et al.* 2022). Además, la subsistencia y la adaptación humana a contextos ecológicos variados en un escenario climático inestable requieren mayor dinamismo en su evaluación, operando a escalas espaciales y temporales cambiantes, en lugar de instantáneas espaciales y temporales aisladas o desconectadas. La respuesta de los últimos grupos neandertales y los primeros *Homo sapiens* a las oscilaciones ambientales continuas y persistentes del *MIS3* debe evaluarse en combinación con la capacidad de carga potencial de los diferentes ecosistemas explotados por ellos, las densidades de población humana estimadas y la movilidad humana en contextos espacio-temporales similares. En la actualidad el proyecto SUBSILIENCE realiza precisamente esto.

Algunos estudios al evaluar cómo respondieron los últimos Neandertales y primeros *Homo sapiens* a los desastres ambientales y climáticos abruptos han visto que estos cambios no son la única razón detrás de la desaparición de los Neandertales (Golovanova *et al.* 2010; Badino *et al.* 2020; Columbu *et al.* 2020). Diversas investigaciones han sugerido que los efectos de la erupción de la Ignimbrita Campaniense y su combinación con el Evento Heinrich 4 no afectaron a la desaparición final de los Neandertales, pese a deses-

tabilizar los nichos ecológicos y la distribución de los recursos bióticos (Lowe *et al.* 2012, 2015). Su aproximación es muy puntual espacialmente, pero proponen que los Humanos Anatómicamente Modernos, que se habían extendido por gran parte de Europa antes de la erupción de la Ignimbrita Campaniense, no se vieron afectados por este evento. En los yacimientos de las áreas de estudio en las que se centra SUBSILIENCE no hay evidencias de que dicha erupción interrumpiera la ocupación.

El *MIS3* (~ 57-27 ka cal BP) coincide en el tiempo con la transición entre las últimas poblaciones neandertales y los primeros Humanos Anatómicamente Modernos, y se caracteriza por fluctuaciones climáticas agudas repetidas a escala milenaria. Esos cambios abruptos han quedado registrados en los núcleos de hielo de Groenlandia [especialmente Greenland Ice Sheet Project (GISP) y North Greenland Ice Core Project (NGRIP) en Groenlandia] (Rasmussen *et al.* 2014), junto con registros de polen fósil en sedimentos marinos y lacustres (Badino *et al.* 2020), p. ej., en el Lago Grande di Monticchio, en Italia (Allen *et al.* 2000), en el mar de Alborán en el Mediterráneo occidental (Moreno *et al.* 2004) y espeleotemas de la zona italiana de Apulia (Columbu *et al.* 2020). La particularidad de estos episodios es que su magnitud y frecuencia son mayores que en períodos anteriores. Los conjuntos de animales consumidos reflejan estos cambios, aunque en ocasiones no son buenos indicadores climáticos. De hecho, tanto la dieta de los Neandertales, como la de los Humanos Anatómicamente Modernos, aunque con una ingesta significativa de recursos vegetales y/o marinos (Henry *et al.* 2014; Fiorenza 2015), se basaban principalmente en la caza de ungulados que suelen ser euritermos (Discamps *et al.* 2011) y capaces de vivir en diversos escenarios topográficos y ambientales (Stewart 2007; Marín-Arroyo y Sanz-Royo 2021). Claramente, la información disponible hasta ahora es insuficiente para establecer, una relación causa-efecto entre el clima continental (sobre todo, su tasa de cambio) y la respuesta humana. Aún se desconoce el papel directo que pudieron jugar las oscilaciones climáticas del *MIS3* en la subsistencia y, por tanto, en la supervivencia de las especies. Igualmente, el impacto potencial de la competencia inter-específica aún es poco conocido, ya que depende decisivamente de la capacidad de adaptarse a los cambios y ampliar los nichos ecológicos.

En consecuencia, a pesar de décadas de investigación y continuos avances metodológicos, siguen sin respuesta preguntas como: ¿Cómo afectaron las oscilaciones climáticas del *MIS3* a la subsistencia de los Neandertales y Humanos Anatómicamente Modernos en diferentes medioambientes y entornos climáticos? ¿Cuál fue la respuesta de ambas especies, en términos de subsistencia, a escenarios ecológicos rápidamente

cambiantes? ¿Fue la capacidad de carga del ecosistema, durante la ocupación neandertal, menor que durante la ocupación Humanos Anatómicamente Modernos? ¿Un cambio significativo en la abundancia de ungulados podría justificar una posible competencia por los recursos entre ambos grupos humanos, o incluso su fragmentación a gran escala en búsqueda de nuevos recursos?

Responder a estas preguntas requiere una mejor comprensión de sus respectivas estrategias de subsistencia, en relación directa con una nueva y ajustada reconstrucción del registro climático a nivel local y regional en los sitios que habitaron. Este doble objetivo (correlación entre la subsistencia y la reconstrucción climática y medioambiental) se realizará a través del análisis de los restos animales acumulados en yacimientos arqueológicos como resultado de la dieta de ambos grupos. Los elementos macrofaunísticos son los restos orgánicos mejor conservados y más abundantes en yacimientos arqueológicos. En un mismo fragmento óseo o dental se combina una valiosa información paleoeconómica, paleoclimática y cronológica, que permite a su vez asegurar la integridad de la interpretación final. Se ha probado el consumo de recursos alimenticios vegetales y marinos en la dieta neandertal, pero, a día de hoy, faltan evidencias para una comparación sistemática con la dieta de los HAM, dada la presencia fragmentaria y la recuperación limitada de dichos recursos alimenticios en el registro fósil.

Por último, contamos con avances en la técnica de radiocarbono gracias a los recientes trabajos que han permitido la reconstrucción espacio-temporal de la transición del Paleolítico Medio al Superior (Higham *et al.* 2014; Marín-Arroyo *et al.* 2018; Haws *et al.* 2020), además de una nueva calibración de la curva de radiocarbono IntCal20 (Reimer *et al.* 2020) que se extiende hasta hace 55.000 años. Gracias a ellos, estamos en un momento idóneo para explorar las relaciones entre 1) estrategias de subsistencia, 2) cambios climáticos y ambientales abruptos durante el MIS3 y 3) el destino final de los Neandertales, pero también evaluar el éxito de nuestra especie humana. Esta aproximación permitirá establecer finalmente qué papel jugaron la competencia, el clima, ambos factores o ninguno de ellos en un episodio tan particular de la evolución humana durante el Pleistoceno Final.

## 1.2. Objetivos

Los objetivos de SUBSILIENCE son:

1. Caracterizar las habilidades de adaptación y resiliencia de las poblaciones neandertales y de los Humanos Anatómicamente Modernos a través de sus estrategias de subsistencia.

2. Generar una secuencia cronológica climática y ambiental continua, en relación directa con las ocupaciones de los Neandertales y Humanos Anatómicamente Modernos, durante la transición del Paleolítico Medio al Superior en el sur de Europa.

3. Reconstruir el paisaje y capacidad de carga del ecosistema existente que permita evaluar cómo adaptaron su subsistencia en respuesta a los cambios climáticos.

4. Comprobación de las hipótesis propuestas que permitan explicar el declive neandertal. Estas se podrán comprobar a partir de las correlaciones entre la interacción de las tasas de cambio climático (Objetivo 2) con la presencia o ausencia de Humanos Anatómicamente Modernos y las respuestas en sus estrategias de subsistencia (Objetivos 1 y 3).

Estos objetivos se están abordando de manera detallada y sistemática combinando los diferentes enfoques de la arqueología, la geoquímica, la ecología y la modelización. El proyecto está organizado en cuatro paquetes de trabajo interconectados. El primero se centra en el estudio y reconstrucción de las estrategias de subsistencia mediante análisis arqueozoológicos y tafonómicos de conjuntos de fauna acumulados por ambas especies humanas. El 2º Paquete de Trabajo mide los diferentes valores isotópicos en restos de ungulados consumidos por humanos para reconstruir en cada yacimiento las condiciones climáticas y ambientales existentes en su entorno local y regional, además de establecer cuándo se acumularon los depósitos. El tercero está dedicado a caracterizar el paisaje, estimar la abundancia y tipo de presas y el contexto ecológico del hábitat. A partir de ello se podrán evaluar las respuestas humanas adaptativas durante los distintos cambios ambientales y climáticos. El último paquete integrará los resultados de los tres primeros para comprobar así las hipótesis sobre las respuestas humanas al cambio climático y la competencia a lo largo del MIS3 y obtener de ese modo conclusiones espacio-temporales.

## 2. MATERIALES

Las penínsulas balcánica, italiana e ibérica situadas en el sur de Europa son clave para responder a la pregunta principal de este proyecto. Su estratégica posición geográfica permite rastrear la dispersión de los Humanos Anatómicamente Modernos, el relegamiento de los Neandertales y su coexistencia espacial. Cada una de estas regiones, situadas entre 40 y 45º de latitud norte, tienen condiciones climáticas particulares (mediterráneas, atlánticas y continentales). Dada la heterogeneidad significativa de sus hábitats, incluyendo límites ecotonaes de llanuras fluviales, zonas costeras, ambientes rocosos y paisajes montañosos, ambas espe-

cies humanas habrían tenido acceso a una amplia variedad de nichos ecológicos. La selección de yacimientos realizada podría permitir una mejor comparación de la interacción entre el medioambiente, las estrategias de subsistencia y la resiliencia de los dos grupos humanos. La riqueza de sus registros arqueológicos va a permitir evaluar de manera integral cómo estos grupos adaptaron su subsistencia a las oscilaciones climáticas del MIS3. La detallada selección de yacimientos ha tenido en cuenta sus métodos de excavación, su estratigrafía, cronología, industria lítica y preservación de los materiales arqueofaunísticos. SUBSILIENCE se centra actualmente en 23, incluyendo complejos tecnoculturales del Musteriense Final, Chatelperroniense, Uluzziano, Protoauriñaciense, Auriñaciense y Gravetiense (Fig. 1 y Tab. 1).

N	Yacimiento	País	MF	CH/UL	Au	GR
1	Šalitreca Pecina	Serbia				
2	Tabula Traiana					
3	Hadži Prodanova					
4	Romualdo	Croacia				
5	Abri Kontija					
6	Riparo Mochi	Italia				
7	Bombrini					
8	Riparo Tagliente					
9	Fumane					
10	San Bernardino					
11	Grotta La Fabbrica					
12	La Viña	España				
13	Covalejos					
14	La Garma					
15	El Castillo					
16	El Mirón					
17	Axlor					
18	Amalda					
19	Labeko Koba					
20	Aitzibitarte III					
21	Isturitz		Francia			

Tab. 1. Yacimientos seleccionados para el proyecto SUBSILIENCE. Se indica las ocupaciones culturales en cada uno de ellos. MF: Musteriense Final; CH/UL: Chatelperroniense/Uluzziano; AU: Auriñaciense; GR: Gravetiense.

## 2.1. Marco teórico de SUBSILIENCE

El proyecto SUBSILIENCE va más allá de la mera recopilación y correlación de datos. El objetivo de su metodología es abordar cuestiones específicas dentro de un marco teórico bien definido (Fig. 2). Comienza por distinguir niveles de causalidad. No excluye causas últimas, como el clima y la llegada de una nueva especie humana, que pudieron haber llevado a los Neandertales a su extinción. Sin embargo, los considera mediados por causas próximas, mecanismos que, en definitiva, afectarían a la demografía y, por tanto, pudieron conducir a la extinción. El impacto sobre una especie no procede de la idea abstracta de cambio climático o competencia, sino de los cambios reales en la distribución y disponibilidad de los recursos de los que depende. Tanto la llegada de los Humanos Anatómicamente Modernos, como las oscilaciones climáticas habrían tenido ese efecto, reduciendo la eficiencia en la estrategia de subsistencia de los Neandertales, tal vez aumentando el tiempo de adquisición de recursos o eliminando el acceso a recursos específicos. A la vez la subsistencia de los Humanos Anatómicamente Modernos, por diferencias biológicas y/o cognitivas, no habría experimentado el mismo nivel de estrés que en los Neandertales, pudiendo expandir y diversificar sus territorios de captación de recursos. En resumen, SUBSILIENCE pretende determinar cómo diferentes causas últimas podrían haber sido mediadas por diferentes mecanismos próximos. El cambio climático, p. ej., podría haber eliminado hábitats y, por lo tanto, ciertos tipos de alimentos de forma definitiva, mientras que la competencia podría simplemente haber reducido el acceso a esos recursos, incluso cuando todavía estaban presentes.

Las respuestas a las preguntas están relacionadas con:

1. Establecer cómo el cambio climático y/o la competencia se reflejaron en el medioambiente y la disponibilidad de recursos (causa última).

2. Identificar la amplitud y frecuencia de los cambios ambientales y cómo estos afectaron la disponibilidad de recursos y, por ende, las estrategias de subsistencia (causa próxima).

3. Comprender qué habilidades permitieron a ambas especies humanas adaptarse o no a un entorno cambiante (resultado demográfico).

Este modelo también considera, primero, que la desaparición de los Neandertales no fue un proceso continental, producido al mismo tiempo y de la misma manera en todas partes. Por ello, y para evitar cualquier sesgo, estudia la variación regional y temporal. En segundo lugar, en relación con el cambio climático valora la tasa de cambio a la que ocurre los cambios y la duración de su estabilidad, lo que exige una secuencia climática detallada. En tercero defiende que los Humana-

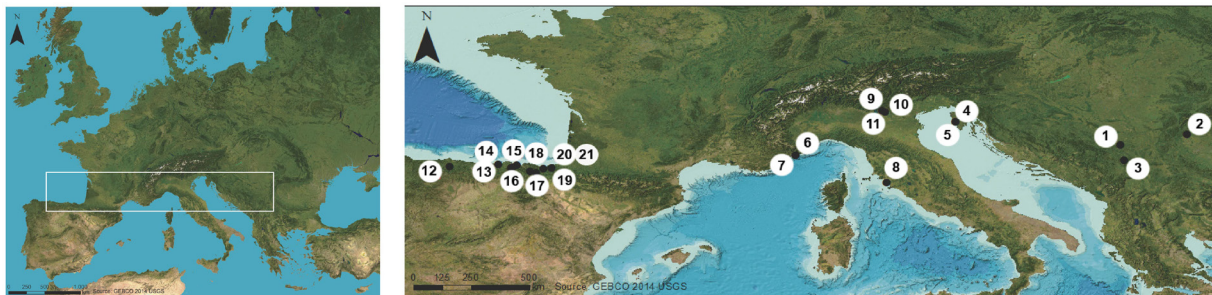


Fig. 1. Yacimientos estudiados en el proyecto SUBSILIENCE: 1. Šalitrena Pecina (Kolubara, Serbia); 2. Tabula Traiana (Bor, Serbia); 3. Hadži Prodanova (Moravica, Serbia); 4. Romualdo (Istria, Croacia); 5. Abri Kontija (Istria, Croacia); 6. Riparo Mochi (Liguria, Italia); 7. Riparo Bombrini (Liguria, Italia); 8. Grotta La Fabbrica (Toscana, Italia); 9. Riparo Tagliente (Verona, Italia); 10. Grotta Fumane (Verona, Italia); 11. San Bernardino (Vicenza, Italia); 12. La Viña (Asturias, España); 13. Covalejos (Cantabria, España); 14. El Castillo (Cantabria, España); 15. La Garma (Cantabria, España); 16. El Mirón (Cantabria, España); 17. Axlor (Vizcaya, España); 18. Amalda (Guipúzcoa, España); 19. Labeko Koba (Guipúzcoa, España); 20. Aitzbitarte III (Guipúzcoa, España); 21. Isturitz (Baja Navarra, Francia). El mapa incorpora los niveles marinos durante el Pleistoceno Final (tono claro). Fuente: *General Bathymetric Chart of the Oceans (GEBCO 2014 USGS)*. En color en la versión electrónica.

nos Anatómicamente Modernos finalmente sobrevivieron, se consolidaron y se expandieron geográficamente mucho después de la desaparición de los Neandertales y, por lo tanto, que los grupos gravetienses también proporcionarán evidencias relevantes de su éxito ya establecidos en toda Europa.

### 3. METODOLOGÍA

SUBSILIENCE propone un salto metodológico significativo en el análisis de la desaparición de los Neandertales y su reemplazo por los Humanos Anatómicamente Modernos para inferir las habilidades de adaptación y de resiliencia humana. En los yacimientos arqueológicos seleccionados, mediante una metodología arqueozoológica y tafonómica homogénea, se están reconstruyendo las estrategias de subsistencia adoptadas por ambas especies humanas (1<sup>er</sup> Paquete de Trabajo). La información existente del paleoclima global y regional durante el MIS3 (sondeos marinos y del hielo, polen, conchas, espeleotemas, microfauna, etc.) se está ampliando y mejorando mediante mediciones de isótopos estables en animales incluidos en la dieta humana, los cuales, gracias a una cronología de radiocarbono detallada, ayudarán a situar en el tiempo las oscilaciones climáticas a escala local y regional durante las diversas ocupaciones humanas (2<sup>o</sup> Paquete de Trabajo). Además, se están estimando los recursos disponibles (animales/vegetales) en las regiones de estudio en los momentos cuando fueron ocupadas por una u otra especie (3<sup>er</sup> Paquete de Trabajo). Por último, se espera poder interpretar el resultado demográfico comparando las estrategias humanas con las limitaciones ambientales contemporáneas, proporcionando, al contar con una evidencia

espacio-temporal precisa de las elecciones alimentarias humanas y de la resiliencia (4<sup>o</sup> Paquete de Trabajo).

La primera actividad relativa al 1<sup>er</sup> Paquete de Trabajo, actualmente en marcha, se centra en discernir si las acumulaciones faunísticas se deben al consumo humano a través de un estudio tafonómico. Es un paso esencial para interpretar el depósito con precisión, ya que en este periodo los carnívoros también son usuales acumuladores de ungulados y moradores de cuevas y abrigos en las zonas de estudio (Marín-Arroyo y Sanz-Royo 2021; Terlato *et al.* 2021). Esta fase permite descartar conjuntos resultantes de actividades de carnívoros o poner en cuarentena aquellos donde han jugado un papel significativo. Una vez identificados los conjuntos faunísticos resultantes de la actividad humana, podemos establecer el comportamiento económico de los grupos humanos. Los métodos en SUBSILIENCE están diseñados para maximizar la información recuperada en términos de preferencia de caza, labores de carnicería, áreas de captación de recursos, transporte de las presas, patrones de movilidad humana, así como la funcionalidad y estacionalidad de sitios. En definitiva, factores que permitan evaluar si los humanos que acumularon esos conjuntos tuvieron o no estrés nutricional.

El procedimiento identifica taxonómica y anatómicamente cada espécimen y después el análisis tafonómico busca modificaciones antrópicas, biológicas y naturales. Por último, se estima la edad y el sexo siempre que sea posible. Los miembros del equipo de forma simultánea en distintos países registran la información recopilada de cada yacimiento en una base de datos que la compila de manera uniforme garantizando la posibilidad de comparar los resultados. Una vez recopilada la información arqueozoológica de cada conjunto, la base de datos permite calcular automáticamente índi-

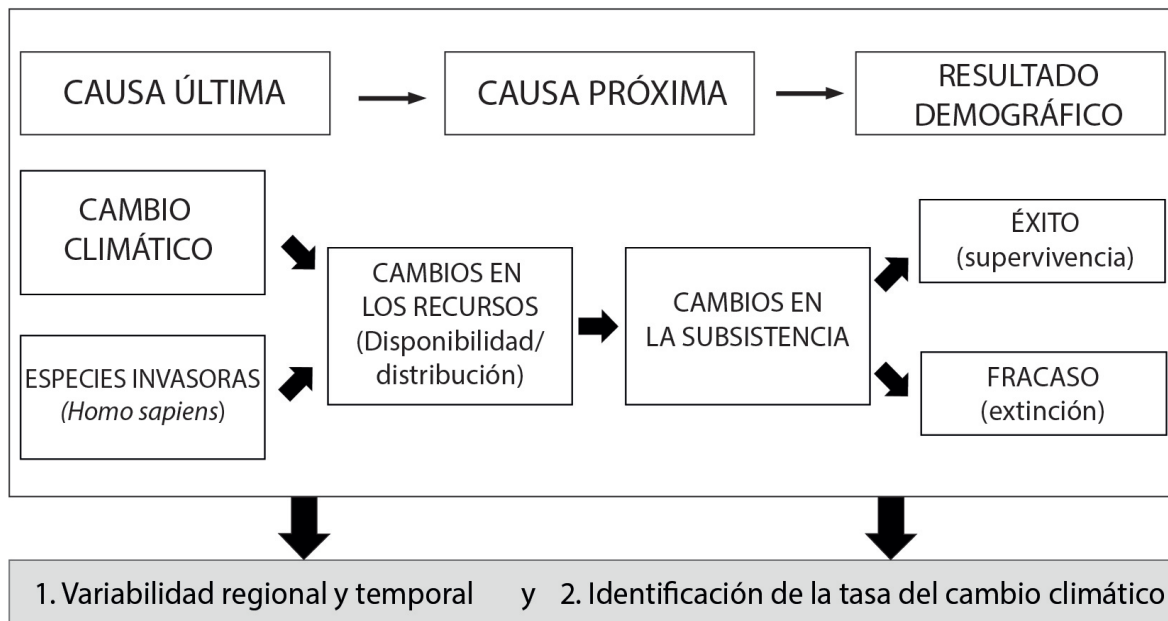


Fig. 2. Marco teórico del proyecto SUBSILIENCE. *Subsistence and human resilience to sudden climatic events in Europe during MIS3.*

ces como Número de Restos (NR), Número de especímenes identificados (NISIP), Número Mínimo de Individuos (MNI), Número Mínimo de Elementos (MNE) y Unidades Animales Mínimas (MAU). Igualmente, la base de datos permite analizar los perfiles esqueléticos que ayudan a conocer el tipo de transporte de las presas, a la vez que la atrición acontecida en cada nivel (Marín-Arroyo y Ocio 2018). El tipo de transporte y la extensión de los territorios de caza alrededor de cada sitio se han estimado calculando sus áreas de captación que permiten reconstruir los tiempos de viaje óptimos para explotar las diferentes presas explotadas considerando la topografía del lugar. Por último, para evaluar las evidencias de estrés alimentario, se han comparado el tipo de presas, la biomasa aportada, las proporciones de especies de presa de alto y bajo rango, la relación de individuos juveniles vs adultos, la intensidad de los procesos de carnicería y la extensión de las áreas de captación en cada momento. En resumen, los resultados arqueozoológicos están ayudando a determinar cómo los Neandertales y los Humanos Anatómicamente Modernos cumplieron con sus necesidades energéticas en cada región con base en las condiciones ambientales y climáticas temporales.

El 2º Paquete de Trabajo tiene por objeto reconstruir una secuencia climática y ambiental continua en los yacimientos y regiones de estudio, donde se va a elaborar un modelo cronológico de alta precisión y se integrará el registro climático y ambiental obtenido. Para ello, los restos de ungulados consumidos por ambas especies

siguen siendo la evidencia más directa del medioambiente en el que habitaron, tanto los Neandertales, como los Humanos Anatómicamente Modernos. Se están seleccionando los herbívoros (rumiantes y no rumiantes) más comúnmente cazados, dado que sus diferentes fisiologías, hábitos alimentarios y migratorios y su área de hábitat afectan las variaciones isotópicas individuales y, por tanto, permiten evaluar la diversidad.

Distintos valores de isótopos estables están siendo medidos en los restos de macromamíferos, con el objetivo de obtener los resultados más precisos de las condiciones paleoambientales, paleoclimáticas y paleoestacionales. Primero, los isótopos de carbono y nitrógeno serán medidos en el colágeno óseo. Estos valores reflejan, por un lado, el  $\delta^{15}\text{N}$  el tipo de ingesta de proteínas consumidas por los animales en la última parte de su vida, a la vez que el  $\delta^{13}\text{C}$  es un indicador de la cobertura vegetal. En climas templados donde predominan las plantas C3, caso de las regiones de estudio, se podrá distinguir la vegetación que recibe luz solar directa, como las praderas abiertas, de la que crece debajo de áreas boscosas. Por otro lado, las variaciones en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  suelen estar relacionadas con cambios en la actividad microbiana del suelo (valores más bajos en condiciones más frías/secas) o en la intensidad de luz recibida. También se correlaciona con la aridez, con valores más altos a medida que el clima se vuelve más cálido (Michener y Lajtha 2007). Por lo tanto, los datos de isótopos de carbono y nitrógeno re-



cogidos en los herbívoros informarán sobre las condiciones ambientales locales durante la vida del animal.

En segundo lugar, se medirán los valores de oxígeno ( $\delta^{18}\text{O}$ ) incorporado en el apatito del esmalte dental y que deriva principalmente del agua meteórica ingerida (Longinelli 1984; Hedges *et al.* 2004). Su variación suele estar relacionada con la temperatura del aire en climas templados, pero las precipitaciones locales también pueden influir. El análisis secuencial del esmalte revelará variaciones interanuales proporcionando condiciones climáticas estacionales de alta resolución.

En tercer lugar, los isótopos de azufre ( $\delta^{34}\text{S}$ ) y estroncio ( $\delta^{87}\text{Sr}$ ) controlados por el sustrato geológico, la deposición atmosférica y los procesos microbianos acontecidos en el suelo servirán como indicadores de la ubicación geográfica del animal (Drucker *et al.* 2011; Britton *et al.* 2011). Estos valores isotópicos se utilizarán para reconstruir la movilidad animal y podrán ayudar a entender posibles diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Su estudio resulta fundamental para descartar esta posibilidad antes de atribuir las variaciones a cambios climáticos. La medición de valores de carbono, nitrógeno y azufre en faunas paleolíticas de la zona cantábrica (Jones *et al.* 2018; 2019; 2020; 2021; Stevens *et al.* 2014) permitió probar la fiabilidad metodológica aquí propuesta y valorar la calidad de los resultados obtenidos.

En cuarto y último lugar, el deuterio en el colágeno óseo permitiría acceder a un registro climático promedio de largo plazo. Los valores de  $\delta\text{D}$  reflejan las condiciones paleoclimáticas locales a través del agua ingerida por los animales. Estudios anteriores han mostrado una buena correlación con la precipitación (Leyden *et al.* 2006; Gröcke *et al.* 2017; Reynard *et al.* 2020). Algunos átomos de hidrógeno están débilmente enlazados y pueden intercambiarse rápidamente, por lo que el estudio se centrará en los isótopos no intercambiables, que son los que conservan un registro de biosíntesis (Lee-Thorp 2008; Topalov *et al.* 2013). Los recientes avances en las técnicas analíticas facilitarán el análisis de las proporciones de isótopos de hidrógeno de la materia orgánica (Sauer *et al.* 2009; van der Sluis *et al.* 2018; Reynard *et al.* 2020). Los resultados del estudio piloto de  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{34}\text{S}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  sobre ungulados de la Región Cantábrica durante el Musteriense, Chatelperroniense, Auriñaciense y Gravetiense revelaron episodios de aridez a inicios del Auriñaciense que, hasta entonces, no habían sido identificados en esta región (Jones *et al.* 2018; 2019), pero sí en la zona suroeste de Francia (Bocherens *et al.* 2014).

Las tres regiones de estudio de SUBSILIENCE se ubican en la misma latitud, entre  $43^\circ\text{N}$  y  $45^\circ\text{N}$ , lo que ayuda a excluir el efecto de las diferencias latitudinales y geográficas a menudo observadas entre poblaciones de herbívoros. Por lo tanto, en cada yacimiento la integración de los resultados de los estudios multi-isotópicos

( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta\text{D}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  en el colágeno óseo y  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{87}\text{Sr}$  en el esmalte dental) mostrará los diferentes nichos ecológicos donde habitaron los herbívoros cazados. Además, es esperable observar en ellos cambios a lo largo del tiempo, así como una variabilidad interindividual. La integración de las distintas escalas de registros de isótopos estables en hueso y diente permitirá obtener una señal climática a mayor escala, mientras que la ubicación espacio-temporal de cada yacimiento, las diferentes especies animales muestreadas e incluso las señales locales de animales actuales ayudarán a la interpretación final de los datos isotópicos.

Para producir un modelo cronológico de alta precisión del registro climático, las fechas de radiocarbono se están obteniendo directamente a partir de muestras con análisis de isótopos previos, en particular en las que la conservación del colágeno es buena, asegurando así los resultados. Las dataciones en el material arqueológico están permitiendo lograr un marco cronológico local y regional preciso con una escala suficientemente detallada para identificar las fluctuaciones climáticas del MIS3. El proyecto utiliza Espectrometría de Masas con Aceleradores (AMS por su sigla en inglés) con ultrafiltración, ya que elimina de forma más efectiva los contaminantes de bajo peso molecular (Higham *et al.* 2006), incluso la datación de un solo aminoácido (en muestras con baja conservación de colágeno). Los resultados por yacimiento y región serán convertidos en modelos bayesianos generados con la última versión del *software* OxCal y el uso de la última curva de calibración INTCAL20 (Reimer *et al.* 2020). Una vez que los datos climáticos y ambientales se hayan fechado cronológicamente, serán comparados 1) con otros *proxies* climáticos locales y regionales; 2) con la información paleoclimática global que permita probar la precisión y seguridad de la interpretación multi-isotópica, como los datos del proyecto INTIMATE para la zona occidental y oriental del continente (Feurdean *et al.* 2014; Heiri *et al.* 2014; Moreno *et al.* 2014) y 3) con datos específicos de cada yacimiento como macro/micro-mamíferos, polen, moluscos, espeleotemas, etc.

El 3<sup>er</sup> Paquete de Trabajo está enfocado a la reconstrucción paleoecológica en cada una de las zonas de estudio durante el MIS3. Los objetivos marcados se centran en 1) obtener un conjunto empírico de valores de temperatura y precipitación; 2) establecer la cobertura vegetal y la productividad primaria neta de cada región; 3) estimar la presencia y abundancia de poblaciones de ungulados y, por último, 4) modelar el efecto de la explotación cinegética humana en diferentes escenarios ambientales y climáticos.

El registro isotópico obtenido en el 2<sup>o</sup> Paquete de Trabajo servirá para comprender las implicaciones de los cambios climáticos en la subsistencia humana. De manera novedosa, se obtendrá la productividad prima-

ria neta de los nichos ecológicos a los que tuvieron que hacer frente ambas especies humanas, en diferentes contextos regionales. Ello servirá para interpretar mejor sus estrategias de subsistencia, lo que implica un salto significativo en la aplicación de análisis isotópicos al conocimiento de la Prehistoria, en general, y de la transición del Paleolítico Medio al Superior en particular. Por primera vez, se pasará de un resultado cualitativo a otro cuantitativo en el estudio de las condiciones ambientales existentes. Diferentes modelizaciones con sus respectivos análisis de sensibilidad permitirán verificar la fiabilidad de los resultados.

Los datos de temperatura y precipitación se obtendrán de las fórmulas empíricas respaldadas por modelos paleoclimáticos (Kjellström *et al.* 2010; Armstrong *et al.* 2019) y de los estudios sobre fraccionamiento de isótopos en huesos y dientes de mamíferos (Hoppe 2006; Arppe y Karhu 2010; Scherler *et al.* 2014). Unas y otros permitirán la conversión de los valores de isótopos estables obtenidos (principalmente  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta\text{D}$ ) en valores de temperatura y precipitación. El punto de partida de esa conversión es que, si animales de la misma especie ingieren agua de las mismas fuentes, las condiciones de precipitación de apatita en dientes y huesos serán las mismas y, por lo tanto, existe una relación lineal entre los valores  $\delta^{18}\text{O}$  registrados en el esmalte dental y en el agua meteórica (Longinelli 1984).

Las fórmulas disponibles para esta conversión (Strandberg *et al.* 2011; Scherler *et al.* 2014) serán contrastadas y modificadas con respecto a la fauna moderna en las regiones de estudio. Esta asimilación presupone que los análogos modernos tienen un metabolismo y fraccionamiento isotópico similar al de los extintos, algo generalmente aceptado en la literatura (Scherler *et al.* 2014). Por otro lado, la temperatura del aire durante los períodos lluviosos juega un papel primordial en la determinación de los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  a escala global, ya que la condensación del  $^{18}\text{O}$ , más pesado, aumentará en la lluvia a temperaturas más bajas (Fricke *et al.* 1998). Lo mismo ocurre con  $\delta\text{D}$ , cuyo fraccionamiento en biosíntesis es constante y mayormente controlado por la vía bioquímica, convirtiéndose así en un buen *proxy* climático (Sachse *et al.* 2004). La cantidad de lluvia puede afectar la proporción de estos isótopos estables, con valores de  $\delta$  más altos con menos lluvia, ya que los isótopos más pesados se precipitan antes. Las relaciones regionales entre  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta\text{D}$ , temperatura del aire y precipitación se derivarán de datos modernos registrados en la red mundial de isótopos en precipitación de la Agencia Internacional de Energía Atómica en estaciones cercanas a las zonas de estudio.

La aplicación de cualquier relación moderna entre isótopos y clima del pasado no es sencilla, ya que los patrones climáticos probablemente fueron diferentes. Ello implica que la generación de lluvia y el origen del

agua precipitada podrían haber variado en relación con los tiempos actuales. La modelización climática ofrece información para comprobar la validez de las relaciones actuales. Los resultados obtenidos con los modelos paleoclimáticos en términos de 1) precipitación media anual, 2) temperatura media anual, 3) temperatura mínima mensual, 4) radiación solar, 5) profundidad de nieve y, 6) número de días de lluvia por mes, están disponibles para el Máximo Glacial Tardío y el Estadal 12 de Groenlandia, siendo hasta la fecha la mejor representación del clima europeo pasado (Strandberg *et al.* 2011; Armstrong *et al.* 2019). Las diferencias entre este modelo y las estimaciones procedentes de las relaciones empíricas servirán para corregir estas últimas antes de su uso sistemático.

La reconstrucción de la vegetación utilizará programas que permitan conocer la vegetación existente en la zona donde se ubican los yacimientos arqueológicos cuando estos fueron ocupados por los grupos humanos. Estos modelos de vegetación son capaces de reproducir los principales tipos de plantas (Poulter *et al.* 2011), así como los factores fenológicos e hidrológicos asociados a partir de los datos sobre las variables climáticas regionales (lluvia y temperatura) y las concentraciones de dióxido de carbono atmosférico (disponibles en los registros de núcleos de hielo, véase Lüthi *et al.* 2008). Para cada zona, el modelo calculará la productividad primaria neta y los valores de biomasa lo que proporcionará una representación precisa de la evolución del paisaje a lo largo del tiempo, así como las posibilidades del ecosistema de sustentar las poblaciones animales. Los resultados se compararán con los conjuntos de datos de polen y otros *proxies* disponibles en busca de cualquier inconsistencia antes de aceptarlos. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  también ayudarán a verificar la proporción de área boscosa predicha por los modelos de vegetación.

Una vez estimada la vegetación y la productividad primaria neta, el “modelo de presencia de especies” servirá para transformar el paisaje existente y la producción de biomasa en presencia y abundancia de ungulados. Este tipo de modelo se basa en información geocodificada actual sobre la distribución de especies y su relación con las condiciones ambientales para poder predecir las posibles distribuciones de especies en otros escenarios climáticos (Franklin 2009). Se considerarán variables ambientales tales como precipitación anual, temperatura media anual, porcentaje de paisaje boscoso y productividad primaria neta. Los resultados del modelo, al menos en términos de presencia / ausencia de ungulados, serán contrastados con el registro arqueozoológico de cada yacimiento. También se aplicarán las relaciones alométricas entre el tamaño corporal de los animales y su abundancia para distintos nichos ecológicos (Damuth 1981). Este tipo de relación repre-

senta el límite superior máximo de abundancia local en lugar de un valor medio.

La combinación de los modelos previamente aplicados proporcionará la base para ejecutar la modelización de la dinámica de la población de ungulados y su interacción con las decisiones cinegéticas adoptadas por los diferentes grupos humanos, de modo que pueda estimarse la máxima población humana que pudo sustentarse de manera sostenible en las regiones seleccionadas durante el período de estudio. Los modelos realizados en la zona cantábrica durante la transición Pleistoceno/Holoceno servirán de referencia (Marín-Arroyo 2009, 2010).

La evolución geográfica y temporal de la capacidad de carga de cada ecosistema permitirá teorizar sobre el rol que jugó el clima en la desaparición de los Neandertales y la supervivencia de los Humanos Anatómicamente Modernos. Será particularmente interesante, por ejemplo, determinar y observar cuánto tiempo una población de ungulados pudo sostener una determinada población humana en condiciones prolongadas de estrés ambiental. Por último, se abordarán las posibles incertidumbres derivadas del modelo ejecutando en cada caso un análisis de sensibilidad para fijar el rango probable de resultados. Esto ayudará a establecer si las conclusiones finales deben ser reinterpretadas, aumentando así la confiabilidad del proyecto. SUBSILIEN-CE es consciente del riesgo de aplicar al pasado modelos desarrollados a partir de las condiciones ecológicas actuales. Por ello, en vez de basar las conclusiones en valores absolutos, se utilizarán extensiones relativas para probar las diferentes hipótesis.

Finalmente, en el 4º paquete de trabajo se integrarán los resultados obtenidos en los tres previos. El objetivo final es ponderar el impacto del clima en la desaparición de los Neandertales y en la supervivencia de nuestra especie estableciendo la probabilidad de las causas últimas y próximas que sustentan el modelo teórico propuesto. La evolución espacio-temporal de las condiciones climáticas y ambientales locales, definida a partir del registro isotópico, se correlacionará con el comportamiento paleoeconómico, de manera que se pueda establecer la influencia de las primeras sobre las segundas. No basta analizar el período de cohabitación en Europa de los últimos Neandertales y los primeros humanos modernos. Los momentos finales del Paleolítico Medio donde solo estaban los Neandertales y los posteriores, como el Gravetiense, cuando los Humanos Anatómicamente Modernos eran los únicos habitantes también son esenciales para caracterizar las habilidades de la adaptación humana sin competencia.

La detallada escala cronológica de las condiciones paleoambientales y de subsistencia ayudarán a sacar conclusiones estadísticamente significativas, permitiendo la identificación de los periodos estadales e in-

terestadales en cada yacimiento y en cada región. Se comparará la evolución de las decisiones de caza de ambas especies humanas con la ocurrencia y magnitud de las oscilaciones climáticas, y en particular con la tasa de cambio, para identificar diferencias en cada especie. Además, la correlación de los índices de estrés alimentario con la capacidad de carga de los nichos ecológicos explotados permitirá poner a prueba la relación causa-efecto entre el clima y las estrategias de subsistencia. El modelo de densidad máxima de población humana (Binford 2001; Mellars y French 2011), que podría vivir de manera sostenible en función de densidades variables de población de ungulados, también se comparará con la metapoblación humana estimada para identificar episodios de caza excesiva. La base para ello serán las estimaciones obtenidas a partir del número de sitios arqueológicos y de las correlaciones entre datos etnográficos, clima y productividad primaria neta (Binford 2001).

En general, el objetivo es evaluar cómo los Neandertales y los Humanos Anatómicamente Modernos adaptaron sus estrategias de subsistencia (explotación de mamíferos y de otras evidencias dietéticas disponibles) a las oscilaciones climáticas y ambientales del MIS3. Es decir, se busca determinar en qué medida la efectividad de las decisiones de caza adoptadas por ambas especies humanas podría haber afectado su supervivencia. Por ejemplo, la hipótesis de la competencia entre especies sería más probable si durante el final del Musteriense el estrés dietético apenas cambió con el clima, pero aumentó significativamente con la llegada de los Humanos Anatómicamente Modernos, sobre todo si estos últimos resistieron los cambios climáticos durante el Gravetiense. En cambio, la causa climática se debe considerar como responsable de la extinción de los Neandertales si sus últimos grupos sufrieron significativamente durante periodos de limitaciones ecológicas y, durante el período de coexistencia, las oscilaciones climáticas también fueron altas. Debido a la incertidumbre en la atribución de las industrias de transición a una especie humana en particular, una prueba de sensibilidad verificará la solidez de las conclusiones comparando los resultados cuando también se considere la atribución menos probable.

Los resultados esperados son:

1. Una caracterización de las respuestas adaptativas en términos de subsistencia ideadas por los Neandertales y los Humanos Anatómicamente Modernos, con una estimación de su efectividad.
2. Una reconstrucción sistemática de las condiciones paleoclimáticas y paleoambientales a escala local y regional del período cuando los últimos Neandertales y los primeros Humanos Anatómicamente Modernos habitaron la misma franja latitudinal de las penínsulas ibérica, italiana y balcánica.

3. Una reconstrucción espacio-temporal de los nichos paleoecológicos explotados por ambas especies humanas.

4. La identificación del papel que las oscilaciones climáticas abruptas, en términos de magnitud y frecuencia, tuvieron en la desaparición de los Neandertales y la supervivencia de los Humanos Anatómicamente Modernos.

Una vez obtenidos los resultados podrán probarse las hipótesis generales que vertebran el proyecto (Fig. 3). La fuerza de SUBSILIENCE radica en su alta resolución cronológica y, además, en el hecho de que la comparación de regiones clave de las penínsulas del sur de Europa, situadas en la misma latitud, permitirá la verificación de hipótesis más sutiles, que incluso identifiquen diferentes resultados espacio-temporales. La selección de las tres regiones de estudio permitirá reconocer cómo ambas especies humanas respondieron a limitaciones ecológicas similares en diferentes condiciones ambientales.

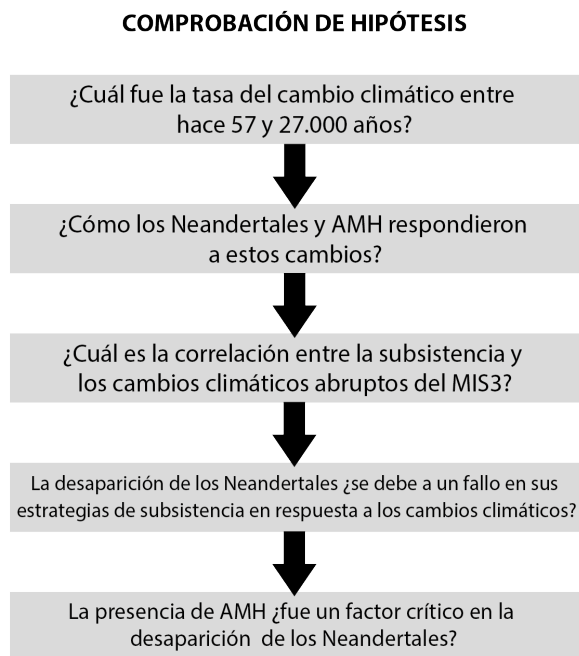


Fig. 3. El proyecto SUBSILIENCE permitirá, por primera vez, probar una serie de hipótesis novedosas de forma sistemática y fiable.

#### 4. LA INNOVACIÓN QUE APORTA SUBSILIENCE

Hasta el momento, el desarrollo de SUBSILIENCE está permitiendo implementar una combinación de técnicas de alta precisión (arqueozoología, tafonomía, isótopos estables, dataciones, modelización) cuya ló-

gica e interconexión están bien establecidas. Además, cuenta con un capital humano con amplia experiencia y formación, al mismo tiempo que está permitiendo formar a una nueva generación de doctores y técnicos especializados. El proyecto también está impulsando la investigación metodológica sobre las interrelaciones entre grupos humanos, medioambiente y cambio climático. La amplia participación de especialistas y arqueólogos en un equipo multidisciplinar y la participación de instituciones y museos líderes en el continente procedentes de España, Francia, Italia, Croacia, Serbia, Reino Unido y Francia, hacen que este proyecto esté sentando las bases de la investigación que se pueda hacer en España en Paleolítico, al menos, durante la próxima generación.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Allen, J. R. M.; Watts, W. A. y Huntley, B. 2000: "Weichselian palynostratigraphy, palaeovegetation and palaeoenvironment; the record from Lago Grande di Monticchio, southern Italy". *Quaternary International* 73-74: 91-110. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(00\)00067-7](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(00)00067-7)
- Aranguren, B.; Revedin, A.; Amico, N.; Cavulli, F.; Giachi, G.; Grimaldi, S... y Santaniello, F. 2018: "Wooden tools and fire technology in the early Neanderthal site of Poggetti Vecchi (Italy)". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115 (9): 2054-2059. <https://doi.org/10.1073/pnas.1716068115>
- Armstrong, E.; Hopcroft, P. O. y Valdes, P. J. 2019: "A simulated Northern Hemisphere terrestrial climate dataset for the past 60,000 years". *Scientific Data* 6: 265. <https://doi.org/10.1038/s41597-019-0277-1>
- Arppe, L. y Karhu, J. 2010: "Oxygen isotope values of precipitation and the thermal climate in Europe during the middle to late Weichselian ice age". *Quaternary Science Reviews* 29 (9-10): 1263-1275. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.02.013>
- Badino, F.; Pini, R.; Ravazzi, C.; Margaritora, D.; Arrighi, S.; Bortolini, E... y Benazzi, S. 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 (20): 7-28. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.09.024>
- Balzeau, A.; Turq, A.; Talamo, S.; Daujeard, C.; Guérin, G.; Welker, F... y Gómez-Olivencia, A. 2020: "Pluridisciplinary evidence for burial for the La Ferrassie 8 Neanderthal child". *Scientific Reports* 10: 21230. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77611-z>
- Banks, W. E.; d'Errico, F. y Zilhão, J. 2013: "Human-climate interaction during the Early Upper Paleolithic: Testing the hypothesis of an adaptive shift between the Proto-Aurignacian and the Early Aurignacian". *Journal of Human Evolution* 64 (1): 39-55. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.10.001>
- Bar-Yosef, O. 2013: "Neandertals and Modern Humans across Eurasia". En T. Akazawa, Y. Nishiaki y K. Aoki (eds.): *Dynamics of learning in Neanderthals and Modern Humans. Volume 1: Cultural perspectives*. Springer. Tokyo: 7-21.
- Benazzi, S.; Slon, S.; Talamo, S.; Negrino, F.; Peresani, M.; Bailey, S. E. ... Hublin, J. J. 2015: "The makers of the Protoaurignacian and implications for Neanderthal extinction". *Science* 348: 793-796. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2773>
- Bicho, N.; Cascalheira, J. y Gonçalves, C. 2017: "Early Upper Paleolithic colonization across Europe: Time and mode of the Gravettian diffusion". *PLoS ONE* 12(5): e0178506. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178506>

- Binford, L. R. 2001: *Constructing frames of reference. An analytical method for archaeological theory building using ethnographic and environmental data sets*. University of California Press, California.
- Bocherens, H.; Diaz-Zorita, M.; Daujeard, C.; Fernandes, P.; Raynal, J. P. y Moncel, H. 2016: "Direct isotopic evidence for subsistence variability in Middle Pleistocene Neanderthals (Payre, southeastern France)". *Quaternary Science Reviews* 154: 226-236. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.11.004>
- Bocherens, H.; Drucker, D. y Madelainebe, S. 2014: "Evidence for a 15N positive excursion in terrestrial foodwebs at the Middle to Upper Palaeolithic transition in south-western France: Implications for early modern human palaeodiet and palaeoenvironment". *Journal of Human Evolution* 69: 31-43. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.12.015>
- Borić, D.; Cristiani, E.; Hopkins, R.; Schwenninger, J.-L.; Gerometta, K.; French, C... y White, D. 2021: "Neanderthals on the Lower Danube: Middle Palaeolithic evidence in the Danube Gorges of the Balkans". *Journal of Quaternary Science* 37 (2): 142-180. <https://doi.org/10.1002/jqs.3354>
- Britton, K.; Grimes, V.; Niven, L.; Steele, T.; McPherron, S.; Soressi, M... y Richards, M. 2011: "Strontium isotope evidence for migration in late Pleistocene Rangifer: Implications for Neanderthal hunting strategies at the Middle Palaeolithic site of Jonzac, France". *Journal of Human Evolution* 61: 176-185. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.03.004>
- Callaway, E. 2016: "Evidence mounts for interbreeding bonanza in ancient human species". *Nature*, News 17 February. <https://doi.org/10.1038/nature.2016.19394>
- Cochard, D.; Brugal, J. P.; Morin, E. y Meignen, L. 2012: "Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France". *Quaternary International* 264: 32-51. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.02.014>
- Columbu, A.; Chiarini, V.; Spötl, C.; Benazzi, S.; Hellstrom, J.; Cheng, H. y De Waele, J. 2020: "Speleothem record attests to stable environmental conditions during Neanderthal-modern human turnover in southern Italy". *Nature Ecology and Evolution* 4: 1188-1195. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1243-1>
- Cooper, A.; Turney, C.; Hughen, K.; Brook, B.; McDonald, G. y Bradshaw, C. 2015: "Abrupt warming events drove Late Pleistocene Holocene megafaunal turnover". *Science* 349: 602-606. <https://doi.org/10.1126/science.aac4315>
- Cortés-Sánchez, M.; Morales-Muñiz, A.; Simón-Vallejo, M. D.; Lozano-Francisco, M. C.; Vera-Peláez, J. L.; Finlayson, C... y Bicho, N. F. 2011: "Earliest known use of marine resources by Neanderthals". *PLoS One* 8 (12): e21476. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024026>
- D'Anastasio R.; Wroe, S.; Tuniz, C.; Mancini, L.; Cesana, D. T.; Dreossi, D... y Capasso, L. 2013: "Micro-biomechanics of the Kebara 2 hyoid and its implications for speech in Neanderthals". *PLoS One* 8.12: e82261. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082261>
- D'Errico, F. y Sánchez Goñi, M. F. 2003: "Neanderthal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS3". *Quaternary Science Reviews* 22: 769-788. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(03\)00009-X](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(03)00009-X)
- Damuth, J. 1981: "Population density and body size in mammals". *Nature* 290: 699-700. <https://doi.org/10.1038/290699a0>
- Davies, W.; White, D.; Lewis, M. y Stringer, C. 2015: "Evaluating the transitional mosaic: frameworks of change from Neanderthals to *Homo sapiens* in eastern Europe". *Quaternary Science Reviews* 118: 211-242. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.12.003>
- Discamps, E.; Jaubert, J. y Bachellerie, F. 2011: "Human choices and environmental constraints: deciphering the variability of large game procurement from Mousterian to Aurignacian times. MIS 5-3 in southwestern France". *Quaternary Science Reviews* 30: 2755-2775. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.06.009>
- Drucker, D. G.; Bridault, A.; Cupillard, C.; Hujic, A. y Bocherens, H. 2011: "Evolution of habitat and environment of red deer (*Cervus elaphus*) during the Late-glacial and early Holocene in eastern France (French Jura and the western Alps) using multi-isotope analysis ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{15}N$ ,  $\delta^{18}O$ ,  $\delta^{34}S$ ) of archaeological remains". *Quaternary International* 245: 268-278. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.07.019>
- Feurdean, A.; Perşoiu, A.; Tanţău, I.; Stevens, T.; Magyari, E. K.; Onac, B... y Zernitskaya, V. 2014: "Climate variability and associated vegetation response throughout Central and Eastern Europe (CEE) between 8 and 60 kyrs ago". *Quaternary Science Reviews* 106: 205-223. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.06.003>
- Fewlass, H.; Talamo, S.; Wacker, L.; Kromer, B.; Tuna, T.; Fagault, Y... y Hublin, J. J. 2020: "A 14C chronology for the Middle to Upper Palaeolithic transition at Bacho Kiro Cave, Bulgaria". *Nature Ecology and Evolution* 4: 794-801. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1136-3>
- Finlayson, C. y Carrión, J. S. 2007: "Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations". *Trends in Ecology and Evolution* 22: 213-222. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.02.001>
- Finlayson, C.; Giles Pacheco, F.; Rodríguez-Vidal, J.; Fa, D. A.; Gutiérrez López, J. M.; Santiago Pérez, A... y Sakamoto, T. 2006: "Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe". *Nature* 443, 850-853. <https://doi.org/10.1038/nature05195>
- Fiorenza, L. 2015: "Reconstructing diet and behaviour of Neanderthals from Central Italy through dental macrowear analysis". *Journal of Anthropological Sciences* 93: 119-133. <https://doi.org/10.4436/JASS.93002>
- Franklin, J. 2009: *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fricke, E. C.; Hsieh, C.; Middleton, O.; Gorczynski, D.; Cappello, C. D.; Sanisidro, O... y Beaudrot, L. 2022: "Collapse of terrestrial mammal food webs since the Late Pleistocene". *Science* 377 (6609): 1008-1011. <https://doi.org/10.1126/science.abn4012>
- Fricke, H.; Clyde, W. C. y O'Neil, J. R. 1998: "Intra-tooth variations in  $\delta^{18}O$  (PO4) of mammalian tooth enamel as a record of seasonal variations in continental climate variables". *Geochimica et Cosmochimica Acta* 62: 1839-1850. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(98\)00114-8](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(98)00114-8)
- Fu, Q.; Li, H.; Moorjani, P.; Jay, F.; Slepchenko, S.; Bondarev, A... y Pääbo, S. 2014: "Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia". *Nature* 514: 445-449. <https://doi.org/10.1038/nature13810>
- Fu, Q.; Posth, C.; Hajdinjak, M.; Petr, M.; Mallick, S.; Fernandes, D... y Reich, D. 2016: "The genetic history of Ice Age Europe". *Nature* 534 (7606): 200-205. <https://doi.org/10.1038/nature17993>
- Golovanova, L.; Doronichev, V.; Cleghorn, N.; Koulikova, M.; Sapelko, T. y Shackley M. S. 2010: "Significance of ecological factors in the Middle to Upper Paleolithic Transition". *Current Anthropology* 51: 655-691. <https://doi.org/10.1086/656185>
- Green, R. E.; Krause, J.; Briggs, A.; Maricic, T.; Stenzel, U.; Kircher, M... y Pääbo, S. 2010: "A draft sequence of the Neanderthal genome". *Science* 328: 710-722. <https://doi.org/10.1126/science.1188021>
- Gröcke, D. R.; Sauer, P.; Bridault, A.; Drucker, D.; Germonpré, M. y Bocherens, H. 2017: "Hydrogen isotopes in Quaternary mammal collagen from Europe". *Journal of Archaeological Science: Reports* 11: 12-16. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.11.020>
- Hajdinjak, M.; Fu, Q.; Hübner, A.; Petr, M.; Mafessoni, F.; Grote, S... y Kelso, J. 2018: "Reconstructing the genetic history of late Neanderthals". *Nature* 555: 652-656. <https://doi.org/10.1038/nature26151>
- Hajdinjak, M.; Mafessoni, F.; Skov, L.; Vernot, B.; Hübner, A.; Fu, Q... y Pääbo, S. 2021: "Initial Upper Palaeolithic humans in Europe had recent Neanderthal ancestry". *Nature* 592, 253-257. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03335-3>
- Hardy, B. L. y Moncel, M. 2011: "Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125-250,000 years ago". *PLoS One*, 6 (8): e23768. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023768>
- Hardy, B. L.; Moncel, M.; Daujeard, C.; Fernandez, P.; Bearez, P.; Desclaux, E... y Gallotti, R. 2013: "Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during marine isotope stage 4 (Abri du Maras, France)". *Quaternary Science Reviews* 82: 23-40. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.09.028>
- Hardy, B. L.; Moncel, M.; Kerfant, C.; Lebon, M.; Bellot-Gurlet, L. y Mélard, N. 2020: "Direct evidence of Neanderthal fibre technology and its cognitive and behavioral implications". *Scientific Reports* 10: 4889. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61839-w>
- Haws, J. A.; Benedetti, M. M.; Talamo, S.; Bicho, N.; Cascalheira, J.; Grace Ellis, M... y Zinsious, B. 2020: "The early Aurignacian dispersal of modern humans into westernmost Eurasia". *Proceedings of the*

- National Academy of Sciences of the United States of America* 117 (41): 25414-25422. <https://doi.org/10.1073/pnas.2016062117>
- Hedges, R. E. M.; Stevens, R. E. y Richards, M. P. 2004: "Using bone stable isotopes as a source for local climatic information". *Quaternary Science Reviews* 23 (7-8): 959-965. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.06.022>
- Heiri, O.; Koinig, K. A.; Spötl, C.; Barret, S.; Brauer, A.; Drescher-Schneider, R. y Tinner, W. 2014: "Palaeoclimate records 60–8 ka in the Austrian and Swiss Alps and their forelands". *Quaternary Science Reviews* 106: 186-205. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.05.021>
- Henry, A.; Brook, A. y Piperno, D. 2014: "Plant foods and the dietary ecology of Neanderthals and early modern humans". *Journal of Human Evolution* 69: 44-54. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.12.014>
- Higham, T.; Douka, K.; Wood, R.; Bronk Ramsey, C.; Brock, F.; Basell, L. y Jacobi, R. 2014: "The timing and spatiotemporal patterning of Neanderthal disappearance". *Nature* 512: 306-309. <https://doi.org/10.1038/nature13621>
- Higham, T.; Higham Jacobi, R. M. y Bronk Ramsey, C. 2006: "AMS radiocarbon dating of ancient bone using ultrafiltration". *Radiocarbon* 48: 179-195. <https://doi.org/10.1017/S0033822200066388>
- Hoppe, K. 2006: "Correlation between the oxygen isotope ratio of North American bison teeth and local waters: Implication for paleoclimatic reconstructions". *Earth and Planetary Science Letters* 244: 408-417. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2006.01.062>
- Hublin, J. J. 2015: "The modern human colonization of western Eurasia: when and where?". *Quaternary Science Reviews* 118: 194-210. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.08.011>
- Hublin, J. J.; Sirakov, N.; Aldeias, V.; Bailly, S.; Bard, E.; Delvigne, V. y Tsanova, T. 2020: "Initial Upper Palaeolithic *Homo sapiens* from Bacho Kiro Cave, Bulgaria". *Nature* 581: 299-302. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2259-z>
- Kjellström, E.; Brandefelt, J.; Näslund, J.; Smith, B.; Strandberg, G.; Voelker, A. y Wohlfarth, B. 2010: "Simulated climate conditions in Europe during the Marine Isotope Stage 3 stadial". *Boreas* 39: 436-456. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2010.00143.x>
- Jiménez-Espejo, F. J.; Martínez-Ruiz, F.; Finlayson, C.; Paytan, A.; Sakamoto, T.; Ortega-Huertas, M. y Fa, D. 2007: "Climate forcing and Neanderthal extinction in Southern Iberia: insights from a multiproxy marine record". *Quaternary Science Reviews* 26 (7-8): 836-852. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.12.013>
- Jones, J. R.; Marín Arroyo, A. B.; Corchón Rodríguez, M. S. y Richards, M. P. 2021: "After the Last Glacial Maximum in the refugium of northern Iberia: Environmental shifts, demographic pressure and changing economic strategies at Las Caldas Cave (Asturias, Spain)". *Quaternary Science Reviews* 262: 106931. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.106931>
- Jones, J. R.; Marín-Arroyo, A. B.; Straus, L. G. y Richards, M. 2020: "Adaptability, resilience and environmental buffering in European Refugia during the Late Pleistocene: Insights from La Riera Cave (Asturias, Cantabria, Spain)". *Scientific Reports*: 10, 1217. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-57715-2>
- Jones, J. R.; Richards, M. P.; Reade, H.; Bernaldo de Quirós, F. y Marín-Arroyo, A. B. 2019: "Multi-Isotope investigations of ungulate bones and teeth from El Castillo and Covalejos caves (Cantabria, Spain): Implications for paleoenvironment reconstructions across the Middle-Upper Palaeolithic transition". *Journal of Archaeological Science: Reports* 23: 1029-1042. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2018.04.014>
- Jones, J. R.; Richards, M. P.; Straus, L. G.; Reade, H.; Altuna, J.; Mariezkurrena, K.; Marín-Arroyo, A. B. 2018: "Changing environments during the Middle-Upper Palaeolithic transition in the eastern Cantabrian Region (Spain): direct evidence from stable isotope studies on ungulate bones". *Scientific Reports* 8: 84-88. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32493-0>
- Lalueza-Fox, C. 2021: "Neanderthal assimilation?". *Nature Ecology and Evolution* 5: 711-712. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01421-3>
- Lee-Thorp, J. A. 2008: "On isotopes and old bones". *Archaeometry* 50 (6): 925-950. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.2008.00441.x>
- Leyden, J. J.; Wassenaar, L. I.; Hobson, K. Q. y Walker, E. G. 2006: "Stable hydrogen isotopes of bison bone collagen as a proxy for Holocene climate on the Northern Great Plains". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239: 87-99. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.01.009>
- Longinelli, A. 1984: "Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research?". *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48 (2): 385-390. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90259-X](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90259-X)
- Lowe, J.; Barton, N.; Blockley, S.; Bronk Ramsey, C.; Cullen, V.; Davies, W. y Tzedakis, P. 2012: "Volcanic ash layers illuminate the resilience of Neanderthals and early modern humans to natural hazards". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109 (34): 13532-13537. <https://doi.org/10.1073/pnas.1204579109>
- Lowe, J.; Bronk Ramsey, C.; Housley, R.; Lane, C.; Tomlinson, E. L.; RESET Team y RESET Associates 2015: "The RESET project: constructing a European tephra lattice for refined synchronisation of environmental and archaeological events during the last c. 100 ka". *Quaternary Science Reviews* 118: 1-17. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.04.006>
- Lüthi, D.; Le Floch, M.; Bereiter, B.; Blunier, T.; Barnola, J. M.; Siegenthaler, U. y Stocker, T. 2008: "High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000-800,000 years before present". *Nature* 453: 379-382. <https://doi.org/10.1038/nature06949>
- Marín-Arroyo, A. B. 2009: "Economic adaptations during the Late Glacial in northern Spain: a simulation approach". *Before Farming* 2: 1-18. <https://doi.org/10.3828/bfarm.2009.2.3>
- Marín-Arroyo, A. B. 2010: *Arqueozoología en el Cantábrico Oriental durante la transición Pleistoceno/Holoceno: La Cueva del Mirón*. PubliCan, Universidad de Cantabria. Santander.
- Marín-Arroyo, A. B.; Jones, J. R.; Cristiani, E.; Stevens, R. E.; Mihailović, D. y Mihailović, D. (en prensa): "Late Pleistocene hominin settlement patterns in the Central Balkans: Šalitrema Pećina, Serbia". En A. Ruiz-Redondo y W. Davies (eds.): *Recent research on the prehistoric hunter-gatherers of South-eastern Europe*. Proceedings of the British Academy, Oxford University Press. Oxford.
- Marín-Arroyo, A. B. y Ocio, D. 2018: "Disentangling faunal skeletal profiles. A new probabilistic framework". *Historical Biology* 30 (6): 720-729. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1336620>
- Marín-Arroyo, A. B.; Rios-Garaizar, J.; Straus, L. G.; Jones, J. R.; Rasi-lla, M. de la; González Morales, M. R. y Ocio, D. 2018: "Chronological reassessment of the Middle to Upper Paleolithic transition and Early Upper Paleolithic cultures in Cantabrian Spain". *PLoS ONE* 13 (6): e01999954. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194708>
- Marín-Arroyo, A. B. y Sanz-Royo, A. 2021: "What Neanderthals and AMH ate: Reassessment of the subsistence across the Middle-Upper Paleolithic transition in the Vasco-Cantabrian region of SW Europe". *Journal of Quaternary Science*: 1-15. <https://doi.org/10.1002/jqs.3291>
- Mellars, P. y French, S. 2011: "Tenfold Population Increase in Western Europe at the Neanderthal-to-Modern Human Transition". *Science* 333 (6042): 623-627. <https://doi.org/10.1126/science.1206930>
- Michener, R. y Lajtha, K. (eds.) 2007: *Stable isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Publishing. Malden. <https://doi.org/10.1002/9780470691854>
- Mihailović, D. 2020: "Push-and-pull factors of the Middle to Upper Paleolithic transition in the Balkans". *Quaternary International* 551: 47-62. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.10.010>
- Moreno, A.; Cacho, I.; Canals, M.; Grimalt, J. y Sanchez-Vidal, A. 2004: "Millennial-scale variability in the productivity signal from the Alboran Sea record, Western Mediterranean Sea". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 211: 205-219. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.05.007>
- Moreno, A.; Svensson, A.; Brooks, S.; Connor, S.; Engels, S.; Fletcher, W. y Zanchetta, G. 2014: "A compilation of Western European terrestrial records 60–8 ka BP: towards an understanding of latitudinal climatic gradients". *Quaternary Science Reviews* 106: 167-185. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.06.030>
- Müller, U. C.; Pross, J.; Tzedakis, P. C.; Gamble, C.; Kotthoff, U.; Schmiel, G. y Christanis, K. 2011: "The role of climate in the spread of modern humans into Europe". *Quaternary Science Reviews* 30 (3-4): 273-279. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.11.016>

- Nowak, M.; Plotkin, J. y Jansen, V. 2000: "The evolution of syntactic communication". *Nature* 404: 495-498. <https://doi.org/10.1038/35006635>
- Peresani, M.; Fiore, I.; Gala, M.; Romandini, M. y Tagliacozzo, A. 2011: "Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 3888-3893. <https://doi.org/10.1073/pnas.1016212108>
- Pettit, P. 2002: "The Neanderthal dead". *Before Farming* 2002 (1): 1-26. <https://doi.org/10.3828/bfarm.2002.1.4>
- Poulter, B.; Ciais, P.; Hodson, E.; Lischke, H.; Maignan, F.; Plummer, S. y Zimmermann, E. 2011: "Plant functional type mapping for earth system models". *Geoscientific Model Development* 4: 993-1010. <https://doi.org/10.5194/gmd-4-993-2011>
- Prüfer, K.; De Filippo, C.; Grote, S.; Mafessoni, F.; Korlević, P.; Hajdinjak, M.... y Pääbo, S. 2017: "A high-coverage Neandertal genome from Vindija Cave in Croatia". *Science* 358: 655-658. <https://doi.org/10.1126/science.aao1887>
- Prüfer, K.; Posth, C.; Yu, H.; Stoussel, A.; Spyrou, M.; Deviese, T.... y Krause, J. 2021: "A genome sequence from a modern human skull over 45,000 years old from Zlatý kůň in Czechia". *Nature Ecology and Evolution* 5: 820-825. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01443-x>
- Prüfer, K.; Racimo, F.; Patterson, N.; Jay, F.; Sankararaman, S.; Sawyer, S.... y Pääbo, S. 2014: "The complete genome sequence of a Neandertal from the Altai Mountains". *Nature* 505: 43-49. <https://doi.org/10.1038/nature12886>
- Rasmussen, S.; Bigler, M.; Blockley, S. P.; Blunier, T.; Buchardt, S. L.; Calusen, H. B.... y Winstrup, M. 2014: "A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: refining and extending the INTIMATE event stratigraphy". *Quaternary Science Reviews* 106: 14-28. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.09.007>
- Reimer, P.; Austin, W.; Bard, E.; Bayliss, A.; Blackwell, P.; Bronk Ramsey, C. y Talamo, S. 2020: "The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP)". *Radiocarbon* 62(4): 725-757. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41>
- Rendu, W.; Beauval, C.; Crevecoeur, I.; Bayle, P.; Balzeau, A.; Bismuth, T.... y Maureille, B. 2014: "Evidence supporting an intentional Neandertal burial at La Chapelle-aux-Saints". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111.1: 81-86. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316780110>
- Reynard, L. M.; Ryan, S. E.; Guirguis, M.; Contreras-Martinez, M.; Pompianu, E.; Ramis, D.... y Tuross, N. 2020: "Mediterranean precipitation isoscape preserved in bone collagen  $\delta^2\text{H}$ ". *Scientific Reports* 10: 8579. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65407-0>
- Rios-Garaizar, J. 2012: *Industria lítica y sociedad en la Transición del Paleolítico Medio al Superior en torno al Golfo de Bizkaia*. Editorial de la Universidad de Cantabria, Santander.
- Rios-Garaizar, J.; Iriarte, E.; Arnold, L. J.; Sánchez-Romero, L.; Marín-Arroyo, A. B.; San Emeterio A.... y Ortega, I. 2022: "The intrusive nature of the Châtelperronian in the Iberian Peninsula". *PLoS ONE* 17 (3): e0265219. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0265219>
- Rodríguez-Hidalgo, A.; Morales, J.; Cebrià, A.; Courtenay, L. A.; Fernández-Marchena, J. L.; García-Argudo, G.... y Fullola, J. M. 2019: "The Châtelperronian Neandertals of Cova Foradada (Calafell, Spain) used imperial eagle phalanges for symbolic purposes". *Science Advances* 5 (11): eaax1984. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax1984>
- Roebroeks, W. y Villa, P. 2011: "On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 5209-5214. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018116108>
- Sachse, D.; Radke, J. y Gleixner, G. 2004: "Hydrogen isotope ratios of recent lacustrine sedimentary n-alkanes record modern climate variability". *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68 (23): 4877-4889. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2004.06.004>
- Sanchez Goñi, M. F. 2020: "Regional impacts of climate change and its relevance to human evolution". *Evolutionary Human Sciences* 2: e55. <https://doi.org/10.1017/ehs.2020.56>
- Sauer, P. E.; Schimmelmann, A.; Session, A. y Topalov, K. 2009: "Simplified batch equilibration for D/H determination of non-exchangeable hydrogen in solid organic material". *Rapid Communication Mass Spectrometry* 23: 949-956. <https://doi.org/10.1002/rcm.3954>
- Scherler, L.; Tütken, T. y Becker, D. 2014: "Carbon and oxygen stable isotope compositions of late Pleistocene mammal teeth from dolines of Ajoie (Northwestern Switzerland)". *Quaternary Research* 82: 378-387. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2014.05.004>
- Shao, Y.; Limberg, H.; Klein, K.; Wegener, C.; Schmidt, I.; Weniger, C. G.... y Rostami, M. 2021: "Human-existence probability of the Aurignacian techno-complex under extreme climate conditions". *Quaternary Science Reviews* 263: 106995. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.106995>
- Slimak, L.; Zanolli, C.; Higham, T.; Frouin, M.; Schwenninger, J.-L.; Arnold, L. J.... y Metz, L. 2022: "Modern human incursion into Neandertal territories 54,000 years ago at Mandrin, France". *Science Advances* 8 (6). <https://doi.org/10.1126/sciadv.abj9496>
- Slon, V.; Mafessoni, F.; Vernot, B.; Filippo, C.; Grote, S.; Viola, B.... y Pääbo, S. 2018: "The genome of the offspring of a Neandertal mother and a Denisovan father". *Nature* 561: 113-116. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0455-x>
- Stewart, J. 2007: "Neandertal extinction as part of the faunal change in Europe during Oxygen Isotope Stage 3". *Acta zoologica cracoviensia* 50A (1-2): 93-124. <https://doi.org/10.3409/00000007783995372>
- Stevens, R. E.; Hermoso-Buxán, X. L.; Marín-Arroyo, A. B.; González-Morales, M. R. y Straus, L. G. 2014: "Investigation of Late Pleistocene and Early Holocene palaeoenvironmental change at El Mirón Cave Cantabria, Spain: Insights from carbon and nitrogen isotope analyses of red deer". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 414: 46-60. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.05.049>
- Strandberg, G.; Brandefelt, J.; Kjellström, E. y Smith, B. 2011: "High-resolution regional simulation of the last glacial maximum climate in Europe". *Tellus A*, 63: 107-125. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0870.2010.00485.x>
- Stringer, C. 2016: "The origin and evolution of *Homo sapiens*". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371: 20150237. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0237>
- Sullivan, A.; Bird, D. y Perry, G. 2017: "Human behaviour as a long-term ecological driver of non-human evolution". *Nature Ecology and Evolution* 1: 0065. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0065>
- Terlato, G.; Livraghi, A.; Romandini, M. y Peresani, M. 2019: "Large bovids on the Neandertal menu: exploitation of *Bison priscus* and *Bos primigenius* in northern Italy". *Journal of Archaeological Science: Reports* 25: 129-143. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.04.006>
- Terlato, G.; Lubrano, V.; Romandini, M.; Marín-Arroyo, A. B.; Benazzi, S. y Peresani, M. 2021: "Late Neandertal subsistence at San Bernardino cave (Berici Hills – Northeastern Italy) inferred from zooarchaeological data". *Alpine and Mediterranean Quaternary* 34 (2): 1-23. <https://doi.org/10.26382/AMQ.2021.10>
- Topalov, K.; Schimmelmann, A.; David Polly, P.; Sauer, P. E. y Lowry, M. 2013: "Environmental, trophic, and ecological factors influencing bone collagen  $\delta\text{D}$ ". *Geochimica et Cosmochimica Acta* 111, 88–104. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.11.017>
- Tzedakis, P.; Hughen, K.; Cacho, I. y Harvati, K. 2007: "Placing late Neandertals in a climatic context". *Nature* 449, 206-208. <https://doi.org/10.1038/nature06117>
- Vallverdú, J.; Alonso, S.; Bargalló, A.; Bartroli, R.; Campeny, G.; Carrancho, A.... y Carbonell, E. 2012: "Combustion structures of archaeological level O and Mousterian activity areas with use of fire at the Abric Romani rockshelter, NE Iberian Peninsula". *Quaternary International* 247: 313–324. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.12.012>
- Van Der Sluis, L. G.; Reimer, P. J. y Ogle, N. 2018: "Adding hydrogen to the isotopic inventory—Combining  $\delta^3\text{H}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^2\text{H}$  stable isotope analysis for palaeodietary purposes on archaeological bone". *Archaeometry* 61 (3): 720-749. <https://doi.org/10.1111/arc.12441>
- Villa, P. y Roebroeks, W. 2014: "Neandertal demise: an archaeological analysis of the modern human superiority complex". *PLoS ONE* 9: e96424. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096424>
- Villa, P.; Pollarolo, L.; Conforti, J.; Marra, F.; Biagioni, C.; Degano, I.... y Panzeri, L. 2018: "From Neandertals to modern humans: New data on the Uluzzian". *Plos One* 13 (5): e0196786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196786>

- Villa, P. y Soriano, S. 2010: "Hunting weapons of Neanderthals and Early Modern Humans in South Africa: similarities and differences". *Journal of Anthropological Research* 66: 5-38.  
<https://doi.org/10.3998/jar.0521004.0066.102>
- Wolf, D.; Kolb, T.; Alcaraz-Castaño, M.; Heinrich, S.; Baumgart, P.; Calvo, R.... y Faust, D. 2018: "Climate deteriorations and Neanderthal demise in interior Iberia". *Scientific Reports* 8: 7048.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-25343-6>
- Zilhão, J. 2006: "Genes, fossils, and culture. An overview of the evidence for Neanderthal-modern human interaction and admixture". *Proceedings of the Prehistoric Society* 72: 1-20.  
<https://doi.org/10.1017/S0079497X00000761>
- Zilhão, J.; Angelucci, D. E.; Araujo Igreja, M. A.; Arnold, L. J.; Badal, E.; Callapez, P.... y Souto, P. 2020: "Last Interglacial Iberian Neandertals as fisher-hunter-gatherers". *Science* 367 (6485): eaaz7943.  
<https://doi.org/10.1126/science.aaz7943>
- Zilhão, J.; Angelucci, D. E.; Badal, E.; d'Errico, F.; Daniel, F.; Dayet, L.... y Zapata, J. 2010: "Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107 (3): 1023-1028.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0914088107>