



### Filogeografía de los Neandertales de la península Ibérica. Estado de la cuestión

#### *Phylogeography of the Neanderthals of the Iberian Peninsula. State of the art*

Rosas, A. <sup>(1)</sup>; García-Taberner, A. <sup>(1)</sup>; Morales, J.I. <sup>(2,3)</sup>

(1) Group of Paleanthropology, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid, Spain. [arosas@mncn.csic.es](mailto:arosas@mncn.csic.es)

(2) IPHES-CERCA, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, Tarragona, Spain.

(3) Departament d'Història i Història de l'Art, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain.

#### Resumen

La posibilidad de analizar ADN de Neandertales (restos esqueléticos y sedimentos) permite proponer modelos sobre la filogeografía de esta especie extinta. Las ciencias arqueo-paleontológicas se enfrentan al reto de aportar información relevante que dialogue con los datos genéticos. El registro de la península Ibérica puede jugar un importante papel en este ámbito. Hasta el momento se han identificado tres radiaciones de poblaciones Neandertales. Hace 145-130 ka (MIS 6) divergen las de Altai (Siberia), otros grupos antiguos europeos (Hohlenstein-Stadel —Alemania— y Scladina —Bélgica—), además de los representados en los niveles inferiores de la Galería de las Estatuas (GE), a los que se le puede sumar la evidencia de Valdegova (ambas en Burgos, España). Hace unos 105 ka se identifica una segunda oleada en la que poblaciones occidentales se dispersaron por Siberia y sustituyeron a la población local (el llamado Neandertal de Altai). La posible fuente de la dispersión se encontraría en las culturas micoquienses de Europa Central y Oriental, Crimea y el Cáucaso. En Iberia este evento está representado por la aparición de los perfiles genéticos nuevos identificados en los niveles superiores de GE y posiblemente en Gibraltar (Forbes Quarry). Hace unos 55 ka se identifica una nueva radiación resultante posiblemente de la fragmentación de poblaciones durante el MIS 4. Surgen los denominados Neandertales tardíos que engloban la diversidad representada en Goyet y Spy (Bélgica), Vindija (Croacia) y Mezmaiskaya 2 (Cáucaso norte, Rusia). Este evento dio lugar a un segundo reemplazamiento poblacional hace entre 47 y 39 ka, identificado en Mezmaiskaya. El ADNmt de El Sidrón (España) entra dentro de este grupo, junto al holotipo de la especie (Feldhofer, Alemania). Falta establecer cuáles de las otras colecciones ibéricas formarían parte de este grupo y si se produjo la permanencia de poblaciones relictas contemporáneas a los grupos recién llegados. Una posible nueva oleada de Neandertales parece haber tenido lugar en Iberia hace 43 ka, esta vez portadoras del Chatelperroniense, cultura que representa una clara ruptura con la tecnología del Paleolítico Medio precedente. Todos estos aspectos conducen a un cambio de escala en el estudio de la evolución de *H. neanderthalensis*. Ciencias clásicas y moleculares están en el tiempo de construir una teoría sobre la filogeografía de los Neandertales.

**Palabras clave:** Neandertal, Filogeografía, Península Ibérica, ADN antiguo, Paleolítico Medio.



## Abstract

The ability to analyze Neanderthal DNA extracted from skeletal remains and sediments has opened up opportunities for proposing models regarding the phylogeography of this extinct species. The fields of archaeo-paleontology now face the challenge of providing meaningful insights through a dialogue with genetic data. The Iberian Peninsula's rich archaeological record can play a pivotal role in advancing this area of study. Thus far, researchers have identified three separate radiations of Neanderthal populations. Around 145-130 ka (during MIS 6), a divergence occurred, leading to the emergence of Neanderthal populations in Altai (Siberia), as well as other ancient European groups in Hohlenstein-Stadel (Germany) and Scladina (Belgium). Additionally, there is evidence of Neanderthal presence in the lower levels of the Galería de las Estatuas (GE) in Iberia, complemented by findings in Valdegova, both located in Spain's Burgos region. Approximately 105 ka, a second wave of Neanderthal dispersal is discerned, in which western populations extended their presence through Siberia and supplanted the indigenous population, often referred to as the 'Altai Neanderthal.' The possible origin of this dispersal can be traced back to the Micoquian cultures of Central and Eastern Europe, Crimea, and the Caucasus. In the Iberian Peninsula, this event is marked by the emergence of novel genetic profiles observed in the upper levels of the GE and possibly in Gibraltar (Forbes Quarry). Around 55 Ka, another Neanderthal radiation event was identified, possibly as a result of population fragmentation during MIS 4. This gave rise to what is commonly referred to as the 'late Neanderthals,' encompassing the diversity represented at sites such as Goyet and Spy in Belgium, Vindija in Croatia, and Mezmaiskaya 2 in the North Caucasus. This event marked the onset of a second population replacement that occurred between 47 and 39 ka, as evidenced at Mezmaiskaya (Russian Federation). The mitochondrial DNA (mtDNA) from El Sidrón in Spain falls within this group, along with the holotype of the Neanderthal species (Feldhofer, Germany). It remains to be determined which of the other Iberian collections would be classified within this group, and whether relict populations that coexisted with the newly arrived groups persisted. Around 43 ka, it appears that another potential wave of Neanderthal migrations took place in Iberia, this time associated with the Chatelperronian culture, which represents a distinct departure from the technology of the preceding Middle Paleolithic. These findings collectively signal a significant shift in the way we study the evolution of *H. neanderthalensis*. The fields of classical and molecular sciences are now converging to formulate a comprehensive theory on the phylogeography of Neanderthals.

**Key words:** Neanderthal, Phylogeography, Iberian Peninsula, Ancient DNA, Middle Paleolithic.

## 1. Introducción

La singular posición geográfica de la península Ibérica y la creciente calidad en su registro arqueo-paleontológico la convierten en un referente para el estudio de la historia de las poblaciones Neandertales (Garralda, 2005; Aguirre, 2007). En Iberia se detectan las evidencias morfológicas más antiguas y sólidas del origen del linaje Neandertal (Rosas, 2001; Martinon-Torres *et al.*, 2012; Arsuaga *et al.*, 2014), el número de colecciones de fósiles Neandertales es creciente (Morales *et al.*, 2023) y además se dispone de datos paleogenéticos muy relevantes para el esclarecimiento de su filogeografía. Es decir, de los procesos históricos responsables de la dis-

tribución geográfica de los distintos linajes Neandertales (Vernot *et al.*, 2021; Andreeva *et al.*, 2022).

El conjunto de los datos disponibles actualmente permite apreciar que la filogeografía de los Neandertales es compleja, con recurrentes extinciones locales (*extirpations*) asociadas a cambios climáticos (Hublin y Roebroeks, 2009) y posterior re-colonización de grandes áreas geográficas por linajes genéticos procedentes de otras zonas refugio (Dalén *et al.*, 2012; Carrión *et al.*, 2018). Iberia ocupa una posición geográfica extrema en el límite occidental de la distribución de los Neandertales y pudo haber servido alternativamente como lugar de persistencia

de poblaciones relictas (*cul-de-sac*) o como potencial refugio de poblaciones y fuente de posteriores dispersiones. Además, hay cada vez mejores evidencias de fenómenos de reemplazamientos poblacionales (*turnovers*) (Picin *et al.*, 2020; Vernot *et al.*, 2021). Actualmente, el estudio del linaje Neandertal admite dos niveles de análisis. Un nivel supraespecífico que atiende al origen y evolución del linaje Neandertal en un marco amplio de la filogenia del género *Homo*. Y un nivel subespecífico que atiende a los procesos biológicos y medioambientales que modelaron el desa-

rollo espaciotemporal de los distintos linajes en los que se ha desplegado el fenotipo Neandertal. En este último contexto, falta sin embargo ordenar las diferentes colecciones de fósiles Neandertales ibéricos (ver Fig. 1), muy en especial de aquellas que no han deparado información paleogenética, en un marco filogeográfico en construcción. Tanto colecciones más clásicas como Gibraltar (Forbes Quarry) o Cova Negra (Valencia), como los posteriores hallazgos de Valdegoba (Burgos), Sima de las Palomas (Murcia) o Cova Simanya (Barcelona), por nombrar solo algunas (ver Lalueza-



Figura 1. Mapa de la península Ibérica donde se señalan los principales yacimientos que han deparado restos esqueléticos neandertales, evidencias culturales del Paleolítico Medio y/o secuencias de ADN antiguo extraído tanto de restos esqueléticos como de sedimentos.

Figure 1. Map of the Iberian Peninsula displaying the primary locations where Neanderthal skeletal remains, Middle Paleolithic cultural artifacts, and/or ancient DNA sequences have been discovered, extracted from both skeletal remains and sediments.

Fox *et al.*, 2012), precisan ser ubicadas en un contexto filogeográfico. De este modo podremos aspirar a inscribir los registros arqueopaleontológicos de ámbito local en un marco de evolución biocultural de dimensión supracontinental. En este trabajo revisamos el estado actual de conocimiento de la historia de las poblaciones Neandertales y planteamos posibles vías de conjugar los datos paleogenéticos con la evidencia morfológica.

## 2. Contexto evolutivo del linaje Neandertal

Hoy se acepta que los Neandertales fueron un linaje evolutivo extinto de homínidos enraizado en Eurasia occidental, que alcanzó sin embargo una extensa distribución geográfica, desde Iberia hasta Siberia (Rosas, 2010; Rosas, 2011). Para un buen número de autores, estas formas corresponden a la especie humana *H. neanderthalensis* (Tattersall y Schwartz, 1999; Harvati *et al.*, 2003; Tattersall, 2011), diferente a *H. sapiens*. Ambas especies representan puntos finales evolutivos que compartieron un último antepasado común (UAC) que vivió posiblemente durante el Pleistoceno inferior (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997; Gómez-Robles *et al.*, 2013). Estimaciones genéticas recientes predicen una edad entre hace 550 y 765 ka para este UAC (Prüfer *et al.*, 2014; Kuhlwilm *et al.*, 2016), mientras que Gómez-Robles (2019) sostiene sobre la base de criterios de morfología dental que los Neandertales y los humanos modernos divergieron hace más de 800 ka.

El origen filogenético de la especie *H. neanderthalensis* sigue sin embargo rodeado de incertidumbre. Desde el punto de vista procesual, se han propuesto dos modelos básicos para explicar la aparición de rasgos Neandertales: el “modelo de acreción” (Hublin, 1998) y el modelo en dos fases (Rosas *et al.*, 2006; véase Hublin [2009] para una revisión en profundidad). Posteriormente, nuevos datos han obligado a un cierto reajuste de estos modelos y han surgido algunas variantes dentro de estos marcos conceptuales. El “modelo de acreción” es el más extendido para explicar la

llamada “Neandertalización”, que establece una adición más o menos continua de nuevos caracteres dentro de dinámicas poblacionales. Como alternativa al modelo de acreción, Rosas *et al.* (2006) propusieron el denominado “modelo en dos fases”, en el que los caracteres Neandertales responden a modificaciones sistémicas del organismo y emergen en dos fases evolutivas sucesivas, cada una con determinantes “adaptativos” bien diferenciados. La primera fase se extiende desde el origen del linaje hasta hace unos 300 ka, define la especie *H. heidelbergensis* (*sensu stricto*) y se caracteriza por un aumento del tamaño y robustez corporal, así como la aparición de un prognatismo medio-facial. La segunda fase evolutiva abarca desde el origen de la especie *H. neanderthalensis*, hace ~300-250 ka, y se caracteriza por un marcado aumento del cerebro, disminución de la estatura y cambios en el neurocráneo y la mandíbula, entre otros aspectos (Rosas *et al.*, 2022).

Los nuevos descubrimientos genéticos han abierto la posibilidad de abordar el análisis de la historia evolutiva de las poblaciones que corresponden a esta segunda fase, desde la aparición de la especie *H. neanderthalensis* hasta su extinción. La capacidad de resolución de los datos paleogenómicos integrados en los modelos de genética de poblaciones ha abierto la posibilidad de explorar los aspectos que conciernen a las dinámicas bioculturales a un nivel subespecífico. Está aún en una fase menos avanzada la integración en estos modelos de los datos morfológicos y culturales.

## 3. Resultados

### 3.1. Radiación de poblaciones

A partir del ADN nuclear se han identificado tres radiaciones de poblaciones Neandertales (Fig. 2). Por su parte el árbol filogenético del ADNmt responde en gran medida a estos fenómenos (Andreeva *et al.*, 2022). Estos autores, partiendo de un grupo basal (Neandertales arcaicos) diferencian tres grandes clústeres: Neandertales antiguos, intermedios y tardíos.

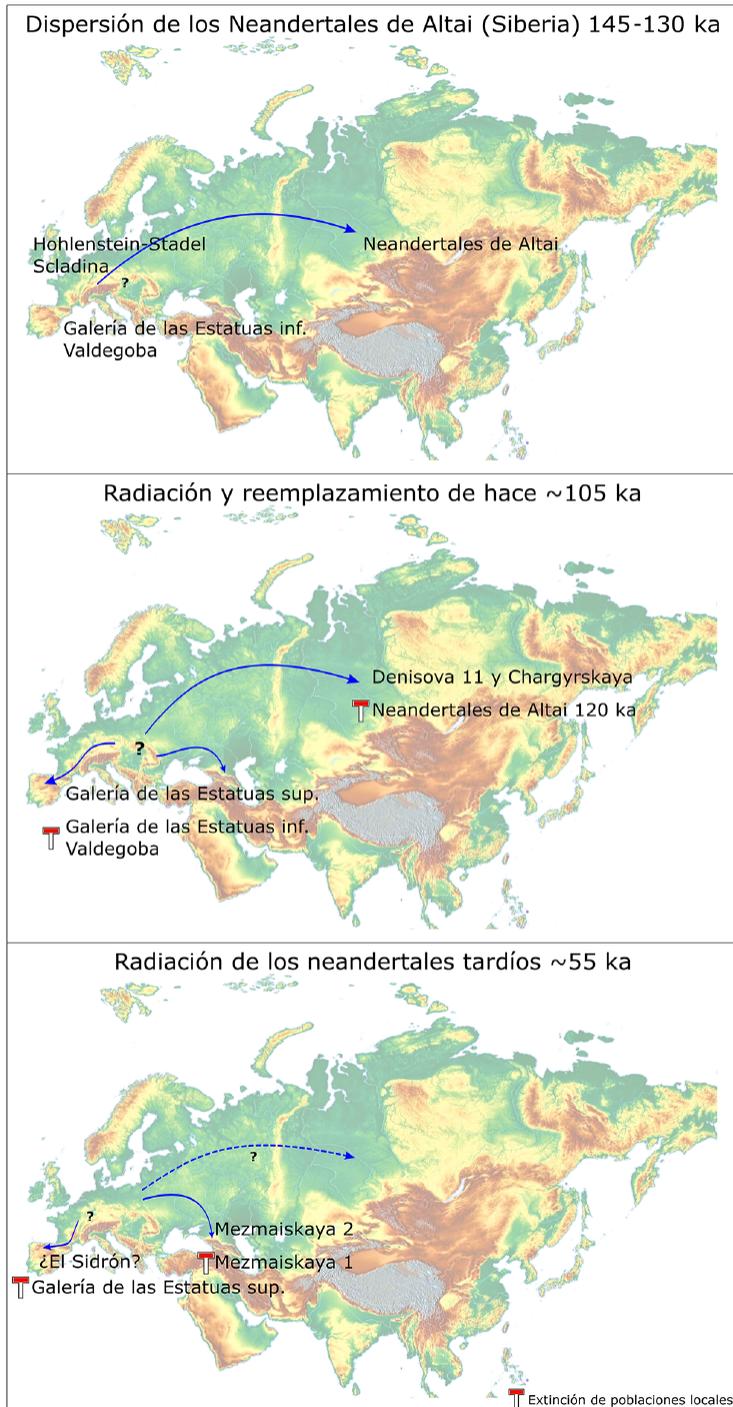


Figura 2. Secuencia de mapas de Eurasia en los que se indican los sucesivos eventos de dispersión y fenómenos de reemplazamiento poblacional Neandertales. En conjunto confieren la base actual conocida de la filogeografía de las poblaciones Neandertales.

Figure 2. Series of maps depicting the sequential Neanderthal dispersion events and instances of population replacement across Eurasia. These maps collectively serve as the current foundational knowledge for understanding the phylogeography of Neanderthal populations.

1. Hace entre 145-130 ka divergen los Neandertales de Altai. Parece corresponder al MIS 6. La comparación de los genomas del Neandertal de Altai (Denisova 5) con los de Vindija y Mezmaiskaya establecieron un tiempo de divergencia de las poblaciones representadas en Siberia de 145-130 ka (Prüfer *et al.*, 2017). Vernot *et al.* (2021) identifican una diversificación genética coincidente con esa fecha. Debe corresponder con una radiación de poblaciones que incluyen a Neandertales antiguos tales como Hohlenstein-Stadel (Alemania) y Scladina (Bélgica), además de los niveles inferiores de la Galería de las Estatuas (GE) de la Sierra de Atapuerca (Fig. 2). Andreeva *et al.* (2022) incluyen el ADNmt de Valdegova (Burgos) en el mismo clúster que estos últimos, por lo que representaría el fenotipo de estos Neandertales ibéricos antiguos.
2. Hace unos 105 ka divergen los Neandertales de Chagyrskaya. Slon *et al.* (2018) secuenciaron el resto Denisova 11, que resultó ser un híbrido de madre Neandertal y padre denisovano. Comprobaron que la madre Neandertal de Denisova 11 procedía de una población más emparentada con Vindija 33.19 que con el Neandertal de Altai. Es decir, su madre fue un Neandertal de Siberia que vivió hace 90 ka y compartía más alelos con Neandertales que vivieron al menos 20 ka más tarde en Europa que con un Neandertal anterior de la misma cueva (Neandertal de Altai). Ante esto caben dos hipótesis. Una, que los Neandertales orientales se extendieron por Europa occidental en algún momento después de 90 ka. O alternativamente, que los Neandertales occidentales se extendieron por Siberia antes de esa fecha y sustituyeron parcialmente a la población local. La continuidad genética entre los Neandertales occidentales antiguos representados por Hohlenstein-Stadel (HST) (Alemania) y Scladina (Bélgica), datados en unos 120 ka y los posteriores representados por Vindija inclina la balanza hacia la segunda hipótesis. Es de-

cir, en una segunda oleada, poblaciones Neandertales occidentales se dispersaron por Siberia y sustituyeron a la población local (el llamado Neandertal de Altai). La posible fuente de la dispersión se encontraría en las culturas micoquienses de Europa Central y Oriental, Crimea y el Cáucaso (Picin *et al.*, 2020).

La secuenciación de Chagyrskaya ratificó este modelo (Mafessoni *et al.*, 2020a), mientras que Vernot *et al.* (2021) consideran que este evento se puede inscribir en una nueva radiación de poblaciones Neandertales que incluyen a las nuevas del Este y en Iberia están representadas por los niveles superiores de GE (Fig. 3). Andreeva *et al.* (2022) incluyen el ADNmt de Gibraltar (Forbes Quarry) en este grupo. Corresponde a los Neandertales intermedios.

3. Hace unos 55 ka, tras el MIS 4, se identifica una nueva radiación poblacional resultante posiblemente del aislamiento de poblaciones acaecido durante este nuevo periodo frío. Hajdinjak *et al.* (2018) identifican diversificación genética entre los denominados Neandertales tardíos (*late Neandertals*) que incluiría la diversidad de Goyet y Spy (Belgica), Mezmaiskaya 2 (Cáucaso norte) y Vindija (Croacia). Andreeva *et al.* (2022) incluyen el ADNmt de El Sidrón 1351e dentro de este grupo (Fig. 3), junto al holotipo de la especie procedente de Feldhofer (Alemania). Constituyen los Neandertales tardíos. Cabe preguntarse cuáles de las otras colecciones Neandertales ibéricas formarían parte de este grupo (p.e. Simanya).

### 3.2. Reemplazamiento de poblaciones (turnovers).

Los fenómenos de radiación anteriormente mencionados se corresponden localmente con fenómenos de reemplazamiento. La investigación paleogenética ha identificado al menos dos reemplazamientos de poblacio-

nes durante la historia de los Neandertales (Andreeva *et al.*, 2022). El primer evento está relacionado con la sustitución de los primeros Neandertales de Altai por Neandertales de Europa occidental, que se asoció con la expansión del Micoquiense oriental a la región siberiana (Mafessoni *et al.*, 2020b; Picin *et al.*,

2020). Este fenómeno puede coincidir con el detectado en el registro de la GE que Vernot *et al.* (2021) estiman ocurrió hace unos 105 ka. Generalizando, en el interglaciar MIS 5, estas poblaciones se redistribuyen, expanden y se producen eventos de sustitución. El segundo evento de reemplazamiento poblacio-

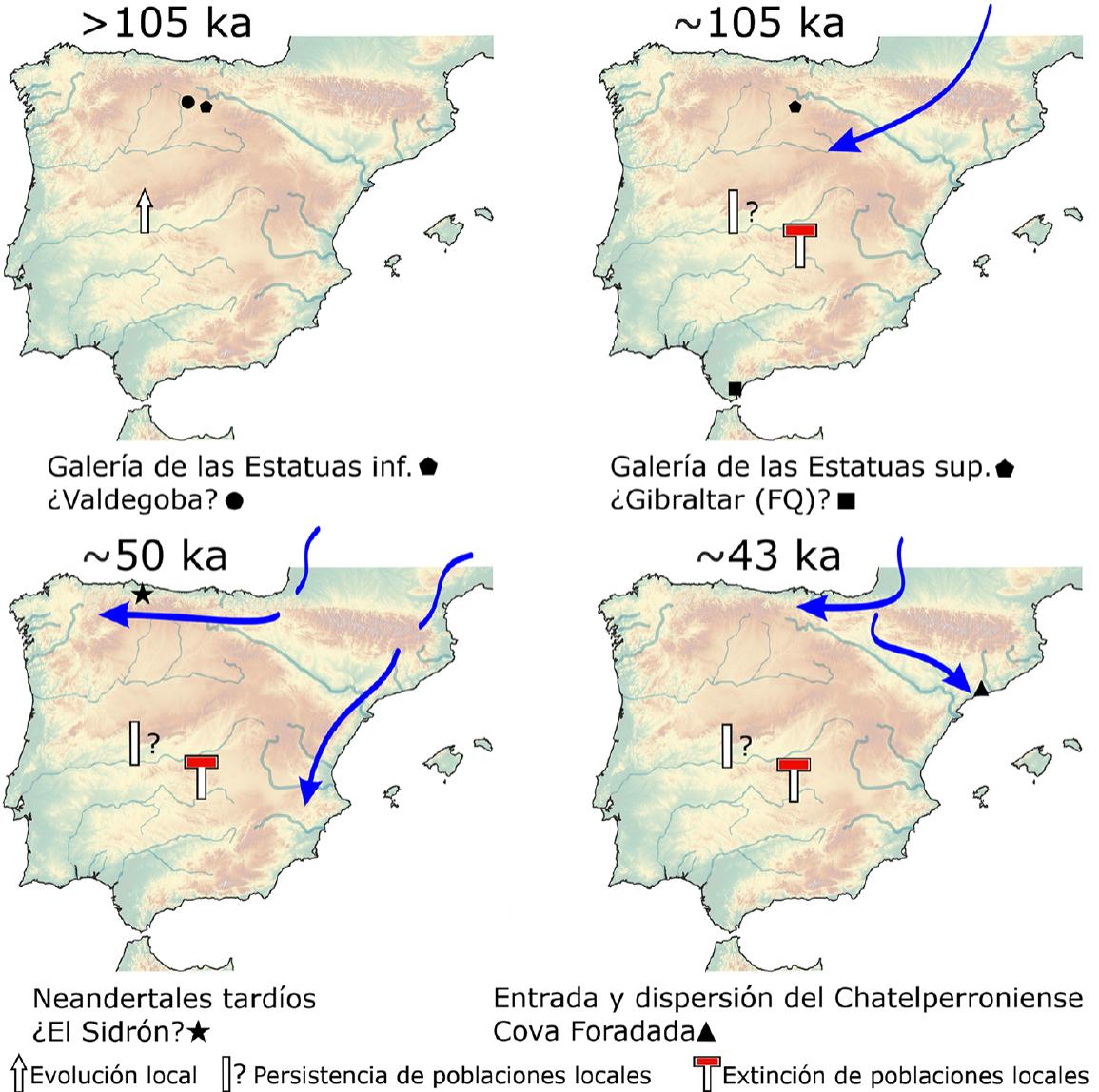


Figura 3. Hipótesis sobre la secuencia de eventos de dispersión y fenómenos de reemplazamiento de poblaciones Neandertales identificadas en la península Ibérica, con indicación de los yacimientos y/o restos de los que se dispone de una información más completa.

Figure 3. Hypotheses on sequence of Neanderthal population dispersal events and replacement occurrences identified in the Iberian Peninsula, with indications of sites and/or remains for which the most comprehensive information is accessible.

nal se produjo hacia el final de la historia de los Neandertales, hace entre 47 y 39 ka, identificado en el yacimiento de Mezmaiskaya. No es del todo claro si esta sustitución afectó únicamente a la población Neandertal del Mioceno oriental en el Cáucaso septentrional o si este cambio se produjo también entre los grupos Neandertales del Paleolítico Medio (PM) tardío de toda Europa (Hajdinjak *et al.*, 2018). La identificación en Iberia de poblaciones de Neandertales antiguos e intermedios, además de las de El Sidrón con similitudes genéticas con los centroeuropeos tardíos hace pensar que también en Iberia se produjo una nueva sustitución de poblaciones.

#### 4. Discusión y conclusiones

Según las estimaciones de los tiempos de divergencia genética entre poblaciones Neandertales, en torno a los 135 ka tuvo lugar una radiación identificada genéticamente por los niveles inferiores de GE (Vernot *et al.*, 2021), cuyos antepasados deben corresponder a las poblaciones del Pleistoceno Medio final de Europa (Neandertales arcaicos). Estos Neandertales arcaicos estarían posiblemente representados en Iberia por los restos procedentes de niveles inferiores de Bolomor, el húmero de Lezetxiki y el molar de Mollet. Sería de alto interés comprobar si existe continuidad genética en la secuencia de Bolomor, del mismo modo que será altamente valioso conocer si el esqueleto parcial de la Cueva Foradà (Castellón) pudiera pertenecer a este grupo.

La radiación de poblaciones acaecida en torno a hace 135 ka bien podría ser consecuencia de un aislamiento poblacional, resultado de la fragmentación de territorios causada por el frío MIS 6. Esta hipótesis puede venir avalada por la discrepancia encontrada entre los datos del ADNmt y el ADNn, la cual puede revelar la existencia de una profunda estructuración de las poblaciones Neandertales (subdivisiones genéticas dentro del área total de distribución) durante ese periodo (Peyrégne *et al.*, 2019). Se conoce la presencia de un ADNmt muy divergente en individuos portadores de

haplotipos de ADNn más derivado congruente con cronologías posteriores a las estimadas por el reloj molecular del ADNmt. Variantes de este ADNmt muy arcaico, tipificado en HST (Posth *et al.*, 2017), se encuentra también en las muestras de GE inferior y Valdegoba (Andreeva *et al.*, 2022). Su presencia en Iberia señala la existencia de poblaciones arcaicas que fueron sustituidas durante el MIS 5 (hace 105 ka) por Neandertales procedentes del Norte. Este episodio de reemplazamiento puede corresponder al mismo fenómeno de expansión detectado en el híbrido de Denisova (Denisova 11) y en Chagyrskaya, y enmarcarse en una dinámica de reestructuración demográfica a gran escala resultante de la mejora climática del MIS 5. Esta posibilitaría la expansión de las poblaciones genéticamente estructuradas durante el MIS 6, generando un escenario complejo y heterogéneo que incluiría procesos de intercambio y reemplazamiento genético y la posible expansión de nuevas tradiciones culturales.

La morfología de los restos de Valdegoba es, en opinión de los autores, primitiva (sínfisis mandibular) y, consecuentemente, su edad cronológica debería corresponder a un periodo relativamente temprano. Una cronología posterior de estos restos implicaría la persistencia de poblaciones relictas. La posibilidad de poblaciones Neandertales relictas ha sido destacada en Altamura (Italia) y Forbes Quarry (Gibraltar). Resulta muy plausible que los fenómenos de reemplazamiento de poblaciones pueden no haber sido completos en las penínsulas Itálica e Ibérica.

Siguiendo con la secuencia filogeográfica, a partir de hace 105 ka en Iberia se detecta la presencia de poblaciones foráneas cuya procedencia septentrional está aún por determinar. En algunas secuencias arqueológicas, como es el caso La Griera (Tarragona), se intuye la existencia de un cambio significativo en las dinámicas tecnológicas entre los conjuntos anteriores y posteriores al MIS 5b, que bien podría interpretarse como una ruptura tecnológica derivada de un recambio poblacional. Sería necesaria una evaluación a gran

escala de la continuidad tecnológica entre el MIS 6 - MIS 4 para integrar las dinámicas comportamentales dentro del emergente mapa filogeográfico Neandertal de la península Ibérica. En este sentido, el ADNmt señala una fuerte similitud de GE superior con Gibraltar (Forbes Quarry), grupo al que pertenecerían también los restos de Stajnia (Polonia), estos últimos asociados al Micoquiense.

No hay datos genéticos que atestigüen directamente una nueva sustitución poblacional en Iberia hace 50 ka, tiempo en el que se ha identificado una nueva radiación poblacional. No obstante, la nueva diversidad genética detectada durante el MIS 3 asociada a los Neandertales tardíos (p.e Vindija, Feldhofer, Spy) señala cierta similitud con muestras ibéricas, tales como las de El Sidrón. Tal coincidencia debería corresponder a poblaciones llegadas a la península Ibérica hace unos 50 ka. Sin embargo, simultáneamente, El Sidrón presenta rasgos primitivos en su anatomía (Rosas y Aguirre, 1999; Rosas *et al.*, 2015) que remiten a fenotipos más arcaicos. Tal circunstancia podría llevar al plantear la posible persistencia de poblaciones y/o individuos relictos.

Una posible nueva oleada de poblaciones Neandertales parece haber tenido lugar hace 43 ka, esta vez portadoras de una de las llamadas culturas de transición: el Chatelperroniense, cuya extensión geográfica pudo estar limitada al tercio norte peninsular.

El Chatelperroniense ibérico representa una clara ruptura con la tecnología del PM precedente y se expande de forma muy parcial desde la cornisa cantábrica hasta el mediterráneo (Morales *et al.*, 2019; Rios-Garaizar *et al.*, 2022). En la cornisa cantábrica incluso se identifica un hiato entre el último PM y el Chatelperroniense, por lo que se plantea un evento de desaparición previa de los Neandertales locales (ca. 45 ka, Marín-Arroyo *et al.*, 2018) y una llegada posterior de otros grupos procedentes del sur de Francia. En paralelo, el uso de garras de águila como ornamentos en Cova Foradada (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2019) plantea la persistencia de una tradición

cultural que se extiende principalmente por el SE de Francia y N de Italia durante el MIS 3. No obstante, en Combe Grenal, Pech de l'Aze IV y Krapina se han documentado en cronologías de MIS 5 (ca. 100 ka). Aunque hoy por hoy muy especulativo: ¿podría esta tradición cultural apuntar a una continuidad poblacional a más largo plazo?

Todos estos aspectos nos conducen a un cambio de escala en el estudio de la evolución del linaje Neandertal. Mientras que en la prehistoria clásica la atención estaba dirigida a los cambios a nivel de especie, el extraordinario incremento en la capacidad de resolución de episodios evolutivos que proporciona el análisis del ADN antiguo permite explorar fenómenos poblacionales. Tal circunstancia constituye un verdadero reto para las ciencias arqueo-paleontológicas obligadas a contemplar nuevas perspectivas de investigación y tal vez recuperar viejas controversias (Binford y Binford, 1966; Bordes y de Sonneville-Bordes, 1970) para formular y testar con rigor hipótesis que construyan una teoría sobre la filogeografía de los Neandertales.

## Agradecimientos

A los editores de Cuaternario y Geomorfología Javier Elez y Askoa Ibisate por ofrecernos la posibilidad de publicar de este trabajo. Agradecemos a Florent Rivals, un revisor anónimo y al editor sus comentarios y correcciones. A todos los colegas que han trabajado en el campo en los distintos yacimientos de donde proceden los restos Neandertales, objeto de esta investigación. Esta investigación ha sido financiada por el Ministerio de Ciencia e Innovación de España a través del proyecto PID2021-122356NB-I00.

## Bibliografía

- Aguirre, E. (2007). Neandertales ibéricos. *Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 101(1), 203-210.
- Andreeva, T. V., Manakhov, A. D., Gusev, F. E., Patrikeev, A. D., Golovanova, L. V., Doronichev,

- V. B.,... Rogaev, E. I. (2022). Genomic analysis of a novel Neanderthal from Mezmaiskaya Cave provides insights into the genetic relationships of Middle Palaeolithic populations. *Scientific Reports*, 12(1), 13016. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16164-9>
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Arnold, L. J., Aranburu, A., Gracia-Tellez, A., Sharp, W. D.,... Carbonell, E. (2014). Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 344(6190), 1358-1363. <https://doi.org/10.1126/science.1253958>
- Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J. L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., y Mosquera, M. (1997). A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans. *Science*, 276, 1392-1394. <https://doi.org/10.1126/science.276.5317.1392>
- Binford, L. R., y Binford, S. R. (1966). A Preliminary Analysis of Functional Variability in the Mousterian of Levallois Facies. *American Anthropologist*, 68(2), 238-295. <https://doi.org/10.1525/aa.1966.68.2.02a001030>
- Bordes, F., y de Sonneville-Bordes, D. (1970). The Significance of Variability in Palaeolithic Assemblages. *World Archaeology*, 2(1), 61-73. <http://www.jstor.org/stable/124167>. <https://doi.org/10.1080/00438243.1970.9979464>
- Carrión, J. S., Ochando, J., Fernández, S., Blasco, R., Rosell, J., Munuera, M.,... Finlayson, C. (2018). Last Neanderthals in the warmest refugium of Europe: Palynological data from Vanguard Cave. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 259, 63-80. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.09.007>
- Dalén, L., Orlando, L., Shapiro, B., Brandström-Durling, M., Quam, R., Gilbert, M. T. P.,... Götherström, A. (2012). Partial Genetic Turnover in Neandertals: Continuity in the East and Population Replacement in the West. *Molecular Biology and Evolution*, 29(8), 1893-1897. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss074>
- Garralda, M. (2005). Los Neandertales en la Península Ibérica. *Munibe*, 57, 289-314.
- Gómez-Robles, A. (2019). Dental evolutionary rates and its implications for the Neanderthal-modern human divergence. *Science Advances*, 5(5), eaaw1268. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw1268>
- Gómez-Robles, A., Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J.-L., Carbonell, E., y Polly, P. D. (2013). No known hominin species matches the expected dental morphology of the last common ancestor of Neandertals and modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(45), 18196-18201. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302653110>
- Hajdinjak, M., Fu, Q., Hübner, A., Petr, M., Mafessoni, F., Grote, S.,... Kelso, J. (2018). Reconstructing the genetic history of late Neandertals. *Nature*, 555, 652. <https://www.nature.com/articles/nature26151#supplementary-information>. <https://doi.org/10.1038/nature26151>
- Harvati, K., Panagopoulou, E., y Karkanas, P. (2003). First Neanderthal remains from Greece: the evidence from Lakonis. *Journal of Human Evolution*, 45(6), 465-473. <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6WJS-49WMVYY-2/1/bc5dc106ec210030a77aefb60f8e6a54>. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2003.09.005>
- Hublin, J.-J. (2009). The origin of Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(38), 16022-16027. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904119106>
- Hublin, J.-J., y Roebroeks, W. (2009). Ebb and flow or regional extinctions? On the character of Neandertal occupation of northern environments. *Comptes Rendus Palevol*, 8(5), 503-509. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2009.04.001>
- Hublin, J. J. (1998). Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals. In T. Akazawa, K. Aoki, y O. Bar-Yosef (Eds.), *Neandertals and modern humans in Western Asia* (pp. 295-310). Plenum. [https://doi.org/10.1007/0-306-47153-1\\_18](https://doi.org/10.1007/0-306-47153-1_18)
- Kuhlwilm, M., Gronau, I., Hubisz, M. J., de Filippo, C., Prado-Martinez, J., Kircher, M.,... Castellano, S. (2016). Ancient gene flow from early modern humans into Eastern Neandertals [Article]. *Nature*, 530, 429-433. <https://doi.org/10.1038/nature16544>. <https://doi.org/10.1038/nature16544>
- Lalueza-Fox, C., Rosas, A., y de la Rasilla, M. (2012). Palaeogenetic research at the El Sidrón Neandertal site. *Annals of Anatomy*, 194(1), 133-137. <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-84855507776ypartnerID=40ymd5=b72fe9e937f0410c8dc42c3ce3aabb33>. <https://doi.org/10.1016/j.aanat.2011.01.014>
- Mafessoni, F., Grote, S., de Filippo, C., Slon, V., Kolobova, K. A., Viola, B.,... Pääbo, S. (2020a). A high-coverage Neandertal genome from Chagyrskaya Cave. *117(26)*, 15132-15136. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004944117>
- Mafessoni, F., Grote, S., de Filippo, C., Slon, V., Kolobova, K. A., Viola, B.,... Pääbo, S. (2020b). A high-coverage Neandertal genome from Chagyrskaya Cave. *Proceedings of the National Academy*

- of Sciences of the USA*, 117(26), 15132-15136. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004944117>
- Marín-Arroyo, A. B., Rios-Garaizar, J., Straus, L. G., Jones, J. R., de la Rasilla, M., González Morales, M. R.,... Ocio, D. (2018). Chronological reassessment of the Middle to Upper Paleolithic transition and Early Upper Paleolithic cultures in Cantabrian Spain. *PLoS ONE*, 13(4), e0194708. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194708>
- Martinon-Torres, M., Bermudez de Castro, J. M., Gomez-Robles, A., Prado-Simon, L., y Arsuaga, J. L. (2012). Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain) [Research Support, Non-U.S. Gov't]. *J Hum Evol*, 62(1), 7-58. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.08.007>
- Morales, J. I., Cebrià, A., Burguet-Coca, A., Fernández-Marchena, J. L., García-Argudo, G., Rodríguez-Hidalgo, A.,... Fullola, J. M. (2019). The Middle-to-Upper Paleolithic transition occupations from Cova Foradada (Calafell, NE Iberia). *PLoS ONE*, 14(5), e0215832. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215832>
- Morales, J. I., Cebrià, A., Soto, M., Rodríguez-Hidalgo, A., Hernando, R., Moreno-Ribas, E.,... Rosas, A. (2023). A new assemblage of late Neanderthal remains from Cova Simanya (NE Iberia) [Brief Research Report]. *Frontiers in Earth Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/feart.2023.1230707>
- Peyrégne, S., Slon, V., Mafessoni, F., de Filippo, C., Hajdinjak, M., Nagel, S.,... Prüfer, K. (2019). Nuclear DNA from two early Neandertals reveals 80,000 years of genetic continuity in Europe. *5(6)*, eaaw5873. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw5873>
- Picin, A., Hajdinjak, M., Nowaczewska, W., Benazzi, S., Urbanowski, M., Marciszak, A.,... Talamo, S. (2020). New perspectives on Neanderthal dispersal and turnover from Stajnia Cave (Poland). *Scientific Reports*, 10(1), 14778. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71504-x>
- Posth, C., Wißing, C., Kitagawa, K., Pagani, L., van Holstein, L., Racimo, F.,... Krause, J. (2017). Deeply divergent archaic mitochondrial genome provides lower time boundary for African gene flow into Neanderthals [Article]. 8, 16046. <https://doi.org/10.1038/ncomms16046>
- Prüfer, K., de Filippo, C., Grote, S., Mafessoni, F., Korlević, P., Hajdinjak, M.,... Pääbo, S. (2017). A high-coverage Neanderthal genome from Vindija Cave in Croatia [10.1126/science.aao1887]. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.aao1887>
- Prüfer, K., Racimo, F., Patterson, N., Jay, F., Sankararaman, S., Sawyer, S.,... Pääbo, S. (2014). The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505(7481), 43-49. <https://doi.org/10.1038/nature12886>
- Rios-Garaizar, J., Iriarte, E., Arnold, L. J., Sánchez-Romero, L., Marín-Arroyo, A. B., San Emeterio, A.,... 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. I., Cebrià, A., Courtenay, L. A., Fernández-Marchena, J. L., García-Argudo, G.,... Fullola, J.-M. (2019). The Châtelperronian Neanderthals of Cova Foradada (Calafell, Spain) used imperial eagle phalanges for symbolic purposes. *Science Advances*, 5(11), eaax1984. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax1984>
- Rosas, A. (2001). Occurrence of Neanderthal features in mandibles from the Atapuerca-SH site. *American Journal of Physical Anthropology*, 114(1), 74-91. [https://doi.org/10.1002/1096-8644\(200101\)114:1<74::AID-AJPA1007>3.0.CO;2-U](https://doi.org/10.1002/1096-8644(200101)114:1<74::AID-AJPA1007>3.0.CO;2-U)
- Rosas, A. (2010). *Los neandertales*. Catarata-CSIC.
- Rosas, A. (2011). Neandertales. Desde Iberia hasta Siberia. In M. d. I. E. Humana (Ed.). Burgos: Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo.
- Rosas, A., y Aguirre, E. (1999). Restos humanos Neandertales de la cueva de El Sidrón, Piloña, Asturias. Nota preliminar. *Estudios Geológicos*, 55, 181-190. <https://doi.org/10.3989/egeol.99553-4174>
- Rosas, A., Bastir, M., y García-Taberner, A. (2022). Neanderthals: Anatomy, genes, and evolution. In F. Romagnoli, F. Rivals, y S. Benazzi (Eds.), *Updating Neanderthals* (pp. 71-87). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821428-2.00007-X>
- Rosas, A., Bastir, M., Martínez-Maza, C., García-Taberner, A., y Lalueza-Fox, C. (2006). *Inquiries into Neanderthal craniofacial development and evolution: "accretion" versus "organismic" models*. Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5121-0\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5121-0_4)
- Rosas, A., Estalrich, A., García-Taberner, A., Huguet, R., Lalueza-Fox, C., Ríos, L.,... de la Rasilla, M. (2015). Investigación paleoantropológica de los fósiles neandertales de El Sidrón (Asturias, España). *Cuaternario y Geomorfología*, 29 (3-4), 77-94. <https://doi.org/10.17735/cyg.v29i3-4.40066>

- Slon, V., Mafessoni, F., Vernot, B., de Filippo, C., Grote, S., Viola, B.,... Pääbo, S. (2018). The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, 561(7721), 113-116. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0455-x>
- Tattersall, I. (2011). Before the Neanderthals: Hominid Evolution in Middle Pleistocene Europe. In S. Condemi y G.-C. Weniger (Eds.), *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe: One Hundred Fifty Years of Neanderthal Study* (pp. 47-53). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0492-3\\_4](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0492-3_4)
- Tattersall, I., y Schwartz, J. H. (1999). Hominids and hybrids: The place of Neanderthals in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(13), 7117. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.13.7117>
- Vernot, B., Zavala, E. I., Gómez-Olivencia, A., Jacobs, Z., Slon, V., Mafessoni, F.,... Meyer, M. (2021). Unearthing Neanderthal population history using nuclear and mitochondrial DNA from cave sediments. *Science*, eabf1667. <https://doi.org/10.1126/science.abf1667>

Recibido el 2 de noviembre de 2023

Aceptado el 17 de noviembre de 2023