

El poblamiento Achelense de Europa y el origen de la anatomía neandertal

Acheulean peopling of Europe and the Neanderthal anatomy origins

EDUARDO GARCÍA SÁNCHEZ*

RESUMEN

El presente trabajo sintetiza el proceso de introducción del tecnocomplejo achelense en Europa, planteando la posibilidad de que durante las fases isotópicas pares del Pleistoceno medio el subcontinente viera concentrarse las poblaciones humanas en los márgenes mediterráneos, que actuarían como áreas refugio. Este proceso recurrente de retracción-expansión podría explicar el origen de la morfología neandertal.

ABSTRACT

Present paper synthesizes the process of introduction and development into Europe of the Acheulean technological complex, outlining the possibility that during the Middle Pleistocene cold climatic phases, European human populations could be concentrated into the Mediterranean margins, regions that would act as refuge areas. This recurrent process of demographic retraction and expansion could explain the origin of the Neanderthal morphology.

PALABRAS CLAVE

Pleistoceno medio, Achelense, Homo heidelbergensis, Homo neanderthalensis, áreas refugio, biogeografía, genética de poblaciones.

KEY WORDS

Middle Pleistocene, Acheulean, Homo heidelbergensis, Homo neanderthalensis, glacial refuge areas, biogeography, populations' genetics.

1. PREÁMBULO

Desde que su conocida tesis doctoral (Cabrera Valdés, 1984) revisara, organizara, contextualizara y reinterpretara el registro de la Cueva de El Castillo (Puente Viesgo, Cantabria) exhumado a comienzos del siglo XX bajo la coordinación de

* Departamento de Prehistoria y Arqueología, UNED.

Breuil y Obermaier, el grueso la investigación desarrollada por Victoria Cabrera estuvo consagrado al Paleolítico medio y los comienzos del Paleolítico superior. Especialmente relevantes y abundantes han sido sus trabajos centrados en el complejo y debatido tema de la transición Paleolítico medio/Paleolítico superior en Europa, a cuyo conocimiento e interpretación Victoria Cabrera, junto a su equipo de colaboradores, realizó aportaciones sustanciales y, por qué no decirlo, atrevidas en el marco de los paradigmas predominantes (p. e. Cabrera Valdés y Bernaldo de Quirós, 1996; Cabrera Valdés *et alii*, 2001). De este modo, su figura constituye una referencia ineludible a la hora de intentar comprender y explicar el destino de los neandertales y su cultura en el occidente europeo.

No obstante, en menor medida pero con igual brillantez, su producción científica, ya desde la tesis anteriormente citada, también abordó las raíces culturales del mundo neandertal, realizando aportaciones que suponen un lúcido antecedente del modelo explicativo de los orígenes del Paleolítico medio europeo desarrollado en los últimos años. De ahí que no deje de ser un tanto atrevido contribuir a este volumen con una hipótesis sobre la génesis de la configuración anatómica de los neandertales. Las páginas que siguen no pretenden más que ser un humilde homenaje a Victoria Cabrera, cuyo fallecimiento ha dejado un vacío científico y personal imposible de llenar.

2. EL PRIMER POBLAMIENTO DE EUROPA, UN FENÓMENO HETEROCRÓNICO

A mediados de la década de 1990, el debate sobre la antigüedad del primer poblamiento europeo había basculado su fiel hacia la *Hipótesis de las Cronológicas Recientes* (Gamble, 1994; Roebroeks y van Kolfschoten, 1994; 1995b). La misma, que criticaba la autenticidad de toda evidencia de presencia humana en Europa anterior a ca. 550 Ka BP, fue falseada por el descubrimiento en 1994 de indudables restos humanos asociados a industrias líticas y restos de fauna en el Estrato Aurora (TD-6 superior), en Gran Dolina de Atapuerca (A-TD) (Carbonell *et alii*, 1995). Esta unidad estratigráfica del yacimiento burgalés se sitúa por debajo del límite paleomagnético Matuyama/Brunhes (Parés y Pérez González 1999), demostrando la existencia de homínidos, al menos en el suroeste de Europa, a finales del Pleistoceno inferior. Concretamente, en cronologías iguales o superiores a 850 Ka BP, a tenor de los resultados obtenidos por medio de las dataciones ESR y de series de uranio (Falguères *et alii*, 1999).

Al yacimiento burgalés se sumaron los datos procedentes de otras localidades ibéricas, francesas e itálicas como Fuente Nueva-3; Barranco León-5 o Ceprano, cuyas dataciones, establecidas por diferentes métodos, redundan en situar los primeros homínidos europeos en cronologías relativamente recientes del Pleistoceno inferior (cfr. García Sánchez 2004, 2005a, y 2006 para las citas y una discusión más pormenorizada de las cronologías de estos y otros yacimientos).

Ahora bien, esta concentración de datos en las provincias mediterráneas occidental y central, según la división de la geografía europea propuesta por Clive Gamble (1990), ¿indica los inicios de un poblamiento continuado del subcontinente? Por el contrario, ¿evidencia una actividad antrópica puntual en Europa, como han sugerido quienes inicialmente propusieron la *Hipótesis de las Cronologías Recientes*? A juicio de estos autores, el poblamiento efectivo de Europa no se produciría hasta la introducción del tecnocomplejo achelense en el subcontinente, cuando comenzaron a habitarse ecosistemas situados en latitudes septentrionales al paralelo 40° (Roebroeks y van Kolfschoten, 1998; Gamble, 1999; Roebroeks, 2001).

La revisión del registro arqueológico y paleontológico actualmente disponible para el Paleolítico inferior de Europa podría mostrar la realidad de un poblamiento heterocrónico del subcontinente (García Sánchez, 2005a, b; 2006). La concentración cronológica de los yacimientos se ajusta a un mínimo de tres dispersiones de homínidos por la geografía europea, puntuadas por dos hiatos o vacíos demográficos (figura 1):

(1) El primer episodio, representado por tres yacimientos ibéricos (figura 2) datados entre 1,5 y 1,25 Ma BP, podría tener un origen africano. A juzgar por las características de las industrias líticas publicadas, pudiera estar relacionado con la dispersión de homínidos desde África hacia Eurasia representada por Dmanisi (Georgia).

(2) El segundo episodio correspondería a una serie de yacimientos ibéricos, franceses e italianos (figura 2) datados en torno a la transición Pleistoceno inferior/Pleistoceno medio. Las características de los restos humanos de A-TD-6 y Ceperano, así como de las industrias líticas identificadas en este segmento cronológico, apuntan hacia un posible origen asiático de estas poblaciones (García Sánchez, 2005a; 2006; Martín-Torres *et alii*, 2005/2006).

(3) Un tercer episodio (figura 3), con un posible origen africano, correspondería a la difusión de los tecnocomplejos del Modo 2 y las poblaciones clasificadas como *Homo heidelbergensis* (García Sánchez, 2005a). Su penetración en Europa no parece remontarse más allá de ca. 600-550 Ka BP, evidenciándose una clara continuidad demográfica y cultural con las poblaciones y los tecnocomplejos propios de las primeras fases del Pleistoceno superior. Precisamente en algunos aspectos de esta tercera dispersión de homínidos por Europa se centra este trabajo.

3. EL POBLAMIENTO ACHELENSE DE EUROPA: UN ENSAYO DE CRONOESTRATIGRAFÍA

Tras el episodio de poblamiento europeo identificado en torno al límite Matuyama/Brunhes, en el lapso comprendido entre las transiciones OIS 19/ OIS 18 y OIS 16/OIS 15, puede apreciarse ausencia de registro arqueológico y paleoantropológico (García Sánchez 2005a, b; 2006). A partir de este último momento vuel-

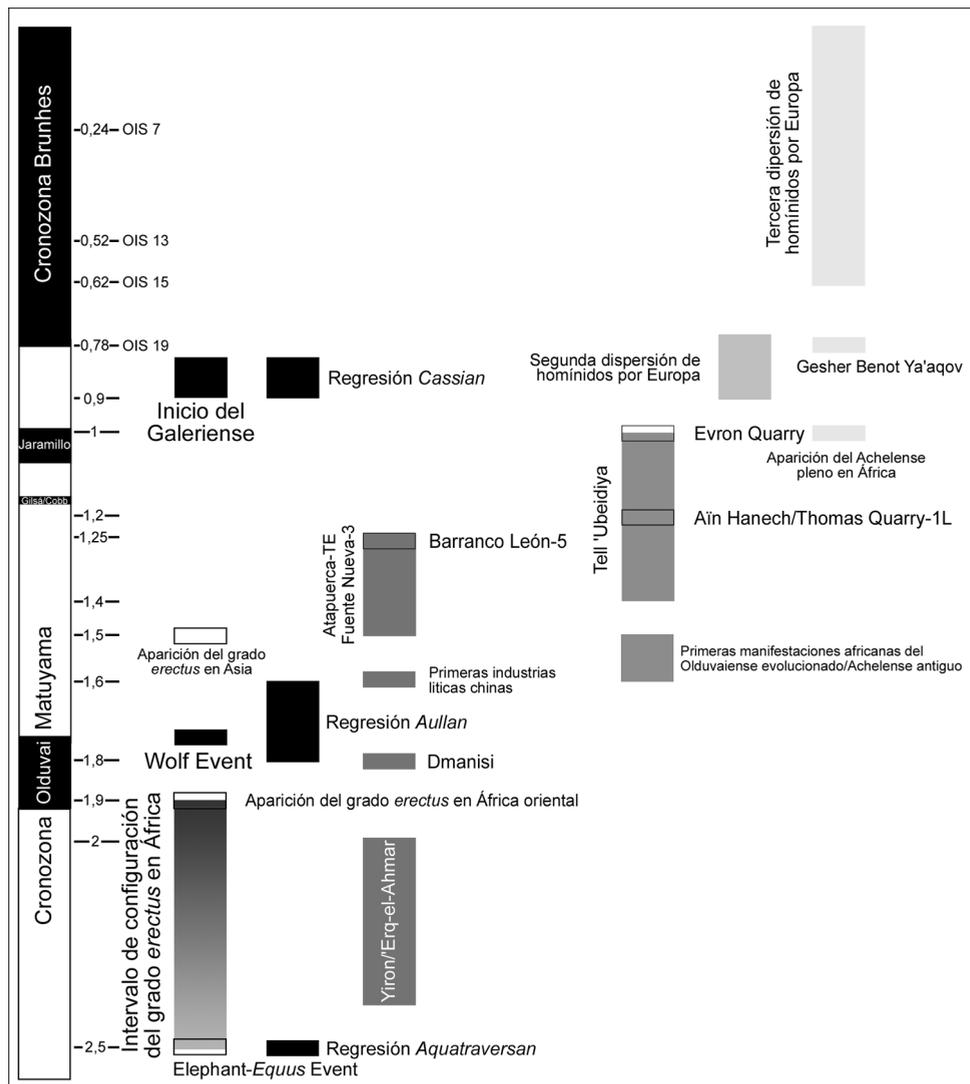


Fig. 1. Esquema resumen donde se expone la secuencia cronológica de los diferentes procesos de reemplazo faunístico, regresiones marinas y transformaciones tecnológicas relacionadas con los episodios de dispersión de homínidos mencionados en el texto.

ven a documentarse evidencias de actividad antrópica en el subcontinente, tanto en el ámbito mediterráneo como en latitudes correspondientes a Europa Central y Septentrional. No obstante, los yacimientos con esa antigüedad son escasos, aumentando significativamente el número de los mismos desde la fase OIS 13, cuando el poblamiento europeo ofrece mayor visibilidad arqueológica, tal vez como reflejo de un notable incremento de la densidad demográfica. Aún a riesgo

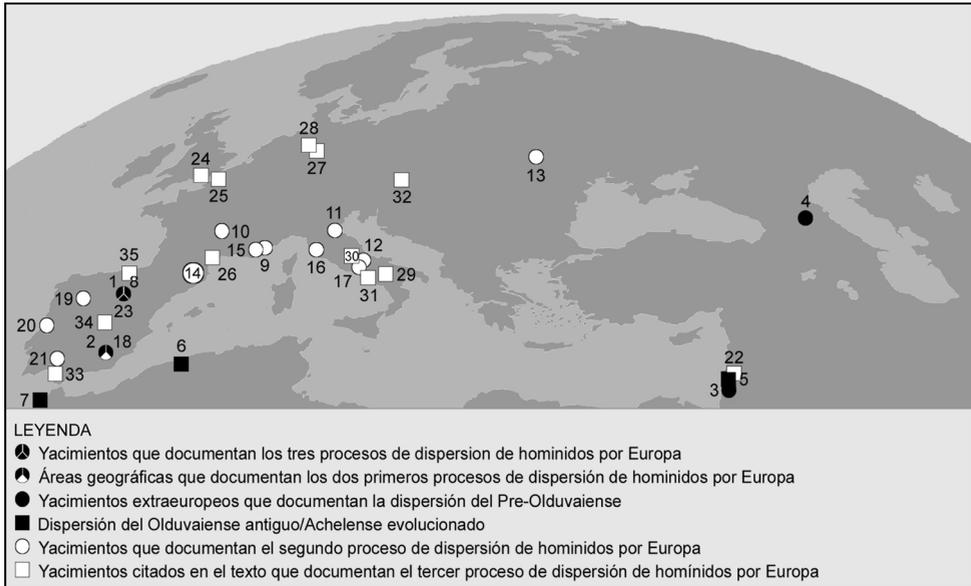


Fig. 2.. Localización geográfica de los yacimientos que documentan los dos primeros episodios de dispersión de homínidos por Europa y la difusión del Olduvaiense evolucionado/Achelense antiguo, además de algunos yacimientos que documentan el tercer episodio de poblamiento europeo mencionados en el texto. Dispersión más antigua (Pre-Olduvaiense): 1. Atapuerca TE; 2. Barranco León-5 y Fuente Nueva-3; 3. Yiron y 'Erq-el-Ahmar; 4. Dmanisi. Dispersión del Olduvaiense evolucionado/Achelense antiguo: 5. Tell 'Ubeidiya y Evron Quarry; 6. Ain Hanech; 7. Thomas Quarry 1. Segundo episodio de poblamiento europeo: 8. Atapuerca TD; 9. Vallonet; 10. Soleihac; 11. Ca' Belvedere di Monte Poggiolo; 12. Ceprano; 13. Korolevo y Rossokovo; 14. Localizaciones de los Pirineos occidentales; 15. Viadauban; 16. Collinaia y Bibbona; 17. Arce, Fontana Liri y Castro dei Volsci; 18. Cúllar de Baza-I; 19. Monfarracinos; 20. Quinta do Cónego/Pusias; 21. Guadalquivir T-6. Yacimientos correspondientes al Achelense pleno: 22. Geshen Benot Ya'aqov; 23. Isernia la Pineta.

de resultar tedioso, sin ser exhaustivo, este epígrafe estará dedicado a recapitular los principales yacimientos europeos datados entre OIS 15 y OIS 9, a fin de proporcionar un esquema cronoestratigráfico del Achelense europeo (una exposición más detallada del registro y los criterios de datación del mismo puede encontrarse en García Sánchez, 2005a: 250-507).

Los problemas de datación que manifiesta el yacimiento italiano de Isernia la Pineta, en la región Mediterránea Central, parecen estar resolviéndose en la actualidad y los últimos resultados ubicarían el mismo en la transición OIS 16/OIS 15 (Coltorti *et alii.*, 2005). Entre los conjuntos líticos de los Pirineos orientales se han propuesto cronologías de mediados del Pleistoceno medio para lotes como los de Butte du Four, Llavanera o Piá. Éstos incorporan algunos elementos tipológicos característicos del Achelense, así como manifestaciones del empleo de esquemas técnicos propios de este tecnocomplejo. Collina-Girard (1975; 1976) ha correlacionado estas colecciones con los limos eólicos de la Caune de l'Arago (niveles G a J). Los mismos se han situado en las fases isotópicas OIS 13-OIS 12 (de Lumley

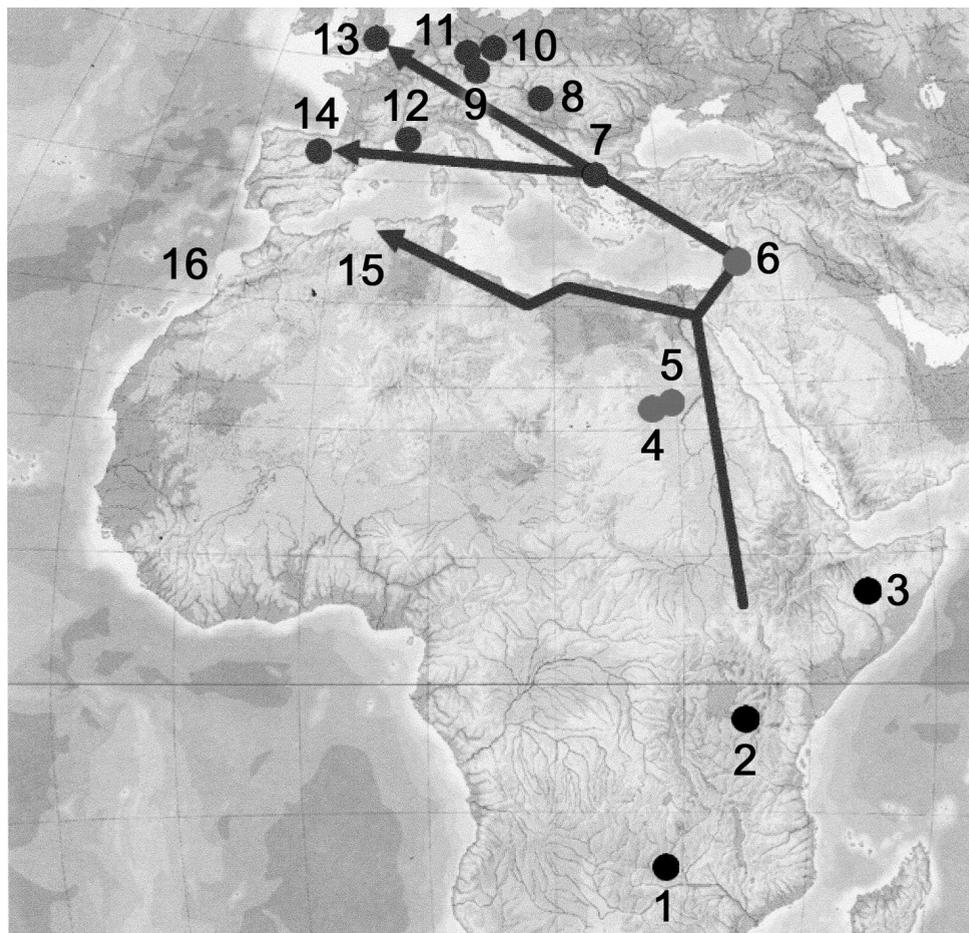


Fig. 3. El valle del Nilo pudo constituir una de las posibles rutas de dispersión del Achelense pleno hacia Próximo Oriente y Europa. Fósiles más antiguos de *Homo rodhesiensis* (variante africana de *Homo heidelbergensis*): 1. Kabwe-Broken Hill; 2. Ndotu; 3. Bodo. Yacimientos nilóticos del Achelense pleno datados en la transición Pleistoceno inferior/Pleistoceno medio: 4. Kiseiba I, Bir Sahara East; 5. Bir Tarfawi; Achelense pleno más antiguo de Próximo Oriente: 6. Gesher Benot Ya'akov. Principales fósiles europeos de *Homo heidelbergensis*: 7. Petralona; 8. Vérstésszöllös; 9. Steinheim; 10. Bilzingsleben; 11. Mauer; 12. Arago; 13. Boxgrove; 14. Atapuerca Sima de los Huesos. Fósiles norteafricanos datados a comienzos del Pleistoceno medio, asociados a industrias del Achelense pleno: 15. Tighenif; 16. Sidi Abderrahman.

et alii, 2004; de Lumley y Barsky, 2004). Canal y Carbonell (1989) consideran de fecha similar Puig d'en Roca III-IV y Costa Roja (Girona).

La acumulación de restos humanos de Atapuerca Sima de los Huesos podría corresponder al lapso OIS 14-OIS 12 (Bischoff *et alii*, 2003). También en Atapuerca, TD10 y TD11 (Gran Dolina) y el relleno de Galería son penecontemporáneos o ligeramente posteriores a Sima de los Huesos.

Los yacimientos británicos más antiguos plantean problemas cronológicos. Tal es el caso de Waverley Wood, que la aminoestratigrafía ubica en OIS 15 mientras litoestratigrafía y bioestratigrafía no lo llevan más allá de finales de OIS 13 o comienzos de OIS 12 (Rose *et alii*, 1992; Roberts *et alii*, 1995). Datación similar es la propuesta para High Lodge y Warren Hill (Roberts *et alii*, 1995). La impresión que se desprende de la revisión de las estaciones de Gran Bretaña es que el primer poblamiento de la isla se produjo durante OIS 13, constituyendo Boxgrove uno de los mejores ejemplos del proceso (Roberts *et alii*, 1995; Roberts y Parfitt, 1999). A idéntico lapso de tiempo parecen corresponder los vestigios más antiguos de actividad antrópica documentados en la Cornisa Cantábrica (Rodríguez Asensio, 1996; Rodríguez Asensio y Noval Fonseca, 1998), y el Macizo central francés, dejando a un lado la excepción de Soleihac, pues también a OIS 13 podría corresponder la Capa III de Artenac (Tournepiche, 1984).

Desde OIS 12/OIS 11 se conocen yacimientos que proporcionan información de calidad desigual sobre medios de subsistencia y pautas de conducta, pero que manifiestan un innegable aumento de las poblaciones de homínidos. Entre ellos cabe citarse San Quirce del Río Pisuerga para la Península Ibérica, si tomamos como válidas las estimaciones cronológicas de Raposo y Santonja (1995). Para el mediterráneo francés se conocen en este intervalo algunos yacimientos, como Arago D-G (de Lumley *et alii*, 2004; de Lumley y Barsky, 2004) y Terra Amata (Villa, 1983). En la Península Itálica, algunos ejemplos relevantes son Visogliano (Boschian *et alii*, 1999); Fontana Ranuccio (Caloi y Palombo, 1986); Loreto B (Baïssas, 1980) y Notarchirico, cuya secuencia posiblemente se extienda hasta fases isotópicas posteriores. También Loreto cuenta con un conjunto (A) correspondiente a OIS 13 y otro (B), ya mencionado, que se correlaciona con OIS 11 (Mussi, 1995; 2001; Villa, 2001).

Ligeramente anteriores, pues podrían correlacionarse con OIS 13 a tenor de sus faunas, son algunas estaciones del Mediterráneo francés como las cuevas de Aldène (Barral y Simone, 1972; 1976) y Lune Viel (Bonifay, 1968). Bien es cierto que el análisis tecnológico de las colecciones líticas de este última ha determinado la existencia de elementos técnicos que no se documentan en otros yacimientos europeos antes de OIS 9 (Villa, 1983).

En el Noroeste de Francia y Aquitania existen algunos datos, como Carrière Carpentier y Barbas 6 que indican la existencia de actividad antrópica en la transición OIS 16/OIS 15. Carrière Carpentier, depositado en ambiente fluvial, es muy posible que mezcle elementos propios de diferentes cronologías (Tuffreau y Antoine, 1995). El Nivel 6 de la Cueva de Barbás sólo ha podido datarse con imprecisión por medios geomorfológicos, señalándose que su deposición podría corresponder a un momento comprendido entre OIS 22 y OIS 16 (Böeda y Kervazo, 1991). La estructura tipológica de su reducida colección lítica, compuesta por 21 elementos entre lascas, muescas y denticulados, invita a considerar la posibilidad de que no sea más antiguo de OIS 16. Sobre todo si tenemos en cuenta la cir-

cunstancia de que este utillaje fue retocado sobre fragmentos de sílex fracturados por fatiga térmica (*Ibidem*), lo que dota al conjunto de cierto aspecto arcaizante. Una cronología similar es la atribuida a las recogidas superficiales de Maleret, Les Verges y La Rafette, en el curso inferior del Garona (Geneste *et alii*, 1991). Estas estimaciones, también imprecisas, derivan de la posición de las terrazas fluviales donde aparecieron los lotes, por lo que de nuevo parece aconsejable mantener cierta prudencia, pues la misma no indica más que un *terminus postquem*. La estructura tipológica de los conjuntos de Vignoble des Graves (Burdeos) y Verdier (Vèzère), también recogidos en superficies de terrazas fluviales (*Ibidem*), no invita a considerar que el mismo pueda corresponder a una cronología superior a OIS 16/OIS 15. Fechas a partir de las cuales podrían datarse Nauteré à La Romieu XIV y XI, Camp-de-Peyre y La Plane (Geneste *et alii*, 1991; Turq, 1988).

La densidad de yacimientos en el área no aumenta hasta OIS 13 (p. e. Stade, Champ de Mars, Marcelin Berthelot; Grotte Vauffrey XII y XI; Pointe-aux-Oies) y la ocupación del territorio no parece adquirir cierta estructuración hasta OIS 12/OIS 11, fechas a las que corresponden el complejo de yacimientos del área de Cagny, los niveles 6-8 de Coudolous I, la colección de Saint-Colomban y la estación de Menez-Drégan 1 (Sommé y Tuffreau, 1976; Monnier, 1986; Geneste, 1988; Geneste *et alii*, 1991; Jaubert y Servelle, 1992; Monnier *et alii*, 1994; Antoine y Tuffreau, 1993; Tuffreau y Antoine, 1995; Tuffreau *et alii*, 1997). En cuanto a Gran Bretaña, el sur de la isla parece ver consolidado su poblamiento desde OIS 11, momentos a los que corresponden yacimientos como Wivenhoe, Kent's Cavern, Barnfield Pit, Swanscombe, Clacton-on-Sea o Hoxne (Roberts *et alii*, 1995).

En Europa central y oriental, los datos fiables más antiguos corresponden a Mauer, Kärlich G y H y Miesenheim, correlacionados con OIS 13 (Bosinski, 1995). En OIS 12 sólo se documenta Kärlich Seeufer (Gaudzinski, 1998), aumentando la nómina de yacimientos atribuidos a OIS 11 como Trzebница, en Polonia (Burdukiewicz y Meyer, 1991) o Vérstesszöllös, en Hungría (Valoch, 1995), Kärlich Hungen, Kärlich Seeufer y Miesenheim I, en Alemania (Bosinski, 1995; Turner, 1999a, b). A esta misma fase isotópica, aunque con dudas sobre la posibilidad de que en realidad correspondan a OIS 9, se atribuyen Bilzingsleben y Schöningen, Karstein, Köchstedt, Wallendorf, Sachsenburg, Geiseltal y Münzenberg (Bosinski, 1995; 1996; Mania, 1995; Thieme *et alii*, 1993).

También OIS 9 es la datación de Cuesta de la Bajada (Santonja *et alii*, 1992), Ambrona, Torralba (Santonja y Villa, 1990; Santonja *et alii*, 1999), los niveles basales de la Cova de Bolomor (Fernández Peris, 2004) y, posiblemente, Áridos I y II (Santonja *et alii*, 1999), entre otros yacimientos de la Península Ibérica. A esta misma fase parecen corresponder los niveles inferiores de la Cueva de Orgnac 3 (Moncel, 1999) y la secuencia de Combe Joubert (Slimak *et alii*, 2004), en el Mediterráneo francés. En Italia, La Polledrada di Cecanibbio se ha situado entre finales de OIS 10 y comienzos de OIS 9 (Anzidei *et alii*, 2004) y en el Mediterráneo oriental, en Grecia, los conocidos restos humanos de Petralona podrían corresponder a

OIS 9 (Ikeya, 1980), aunque hay algunos estudios que plantean la posibilidad de que no sean anteriores a OIS 7 (Grün, 1996). En cualquier caso, los escasos datos arqueológicos que se conocen para el Paleolítico inferior de Albania y Grecia no parece que puedan remontarse más allá de OIS 9, si exceptuamos el yacimiento albanano de Gajtán, ubicado en OIS 13 con ciertas dudas (Darlas, 1994; 1995).

A modo de recapitulación, las primeras evidencias del tecnocomplejo Achelense en Europa corresponderían a la transición OIS 16/OIS 15, momento al que parece corresponder el yacimiento italiano de Isernia la Pineta, si se tienen en cuenta tanto las últimas dataciones absolutas publicadas (Coltorti *et alii*, 2005) como los datos paleoambientales (Peretto, Arzarello *et alii*, 2004). Algo más imprecisa es la cronología del yacimiento francés de Carrière Carpentier, que podrían entrar de lleno en OIS 15 (Tuffreau y Antoine, 1995). Ya se ha comentado como algunos otros yacimientos del noroeste francés podrían datarse a partir de OIS 16, pero su cronología es imprecisa y no puede descartarse que correspondan a una fase posterior.

Sólo los niveles J a Q de la Caune de l'Arago, en el mediterráneo francés, pueden correlacionarse con OIS 14, iniciando una secuencia continua hasta OIS 12 (de Lumley *et alii*, 2004). En este lapso se data la acumulación de restos humanos documentada en Atapuerca Sima de los Huesos, sin que por el momento sea posible alcanzar un mayor grado de precisión (Bischoff *et alii*, 2003).

Si bien la secuencia del Noroeste Francés parece ofrecer alguna manifestación de presencia de homínidos entre OIS 14-OIS 13 (Tuffreau y Antoine, 1995), es muy posible que la misma corresponda a la segunda fase. En este sentido, resulta sintomático que sea a partir de OIS 13 cuando aumente la nómina de yacimientos europeos, con ejemplos asignados a esta cronología en todas las provincias del subcontinente. Este es el momento en el que parece poblarse por primera vez la Cornisa Cantábrica (Rodríguez Asensio, 1996), así como el sur de Gran Bretaña (Roberts *et alii*, 1995); los Países Bajos (Ulrix-Closset y Cordy, 1991) y Europa Central (Bosinski, 1995), si se descartan aquellos conjuntos de más que dudosa atribución antrópica.

El yacimiento británico de Boxgrove parece documentar presencia de homínidos hasta principios de OIS 12 (Roberts y Parfitt, 1999), si bien en Gran Bretaña el poblamiento parece interrumpirse en OIS 12, registrándose yacimientos nuevamente en OIS 11. Durante la fase OIS 10, la impresión que se desprende es que la isla vuelve a convertirse en un desierto demográfico, renovándose la actividad antrópica en OIS 9. Teniendo en cuenta esta circunstancia, una síntesis relativamente reciente del Paleolítico inferior británico, relacionando datos arqueológicos con los relativos a faunas y paleoclimas, ha propuesto que las condiciones extremas podrían haber convertido Gran Bretaña en un desierto durante los máximos glaciares (White y Schreve, 2000). Cada vez que las condiciones climáticas fueran propicias y el paisaje del sur de la isla recobrará unos niveles de biomasa aceptables para mantener un mínimo de población, tanto los macromamíferos como los grupos humanos

comenzarían a recolonizar unos territorios británicos virtualmente desiertos, atravesando las áreas desecadas del Mar del Norte y/o la cuenca del Canal de la Mancha (algo también propuesto por A. Turner [1992] en el caso de las faunas).

Pues bien, si organizamos los datos expuestos apresuradamente en los párrafos anteriores (Tabla 1), una situación similar podría proponerse para otras áreas europeas. En el caso del noroeste de Francia, Europa central y oriental, el único yacimiento que a buen seguro puede correlacionarse con OIS 12 es Kärlich Seeufer (Gaudzinski, 1998), aumentando la nómina de estaciones en OIS 11 (Tuffreau y Antoine, 1995; Bosinski, 1995; Mania, 1995). En OIS 10 vuelve a apreciarse un vacío demográfico, en prácticamente toda Europa. Sólo Progreby (en los márgenes orientales de la Provincia sur), datado a caballo de OIS 11-OIS 10 y la Polledrara di Cecanibbio, en Italia, ubicado entre finales de OIS 10 y principios de OIS 9, manifiestan datos que podamos encuadrar en esta fase.

A su vez, OIS 9 constituye un momento en el de nuevo aumenta el número de localidades en prácticamente todas las regiones europeas. La excepción a esta dinámica parece encontrarse en la Provincia Sur. Toda vez se han descartado una serie de yacimientos que parecen constituir conjuntos líticos con atributos de talla originados por causas naturales (García Sánchez, 2005a), su nómina de yacimientos es muy escasa para el Pleistoceno medio, reduciéndose ésta a las evidencias de su primer poblamiento, documentadas desde OIS 14/OIS 13. Las mismas parecen tener continuidad hacia las fases isotópicas posteriores (p. e. Rodríguez Asensio, 1996; 2004). No ocurre lo mismo en el Macizo central francés y Europa central oriental. Para la primera área sólo contamos con Artenac, que podría datarse en OIS 13. A idéntica fase isotópica se asignan las colecciones de Trzebnica, en Polonia, y Vértesöllös, en la República Checa, mientras que Karlstejn, en las cercanías de Praga, podría corresponder con OIS 9.

Es muy posible que esta ausencia de evidencia deba atribuirse más a las características geomorfológicas de estas regiones que a un auténtico vacío demográfico. Las mismas están conformadas por extensas cuencas sedimentarias que durante el Pleistoceno inferior se han visto sometidas a una intensa actividad volcánica (es el caso del Macizo central francés) y constituyeron las áreas periglaciares de los glaciares alpinos (recordemos que los Alpes están comprendidos en esta Provincia) y de los grandes inlandsis que durante las fases glaciares cubrieron la franja euro-siberiana. En consecuencia, en estas áreas se han acumulado amplias secuencias loésicas difíciles de prospectar y excavar. Por otra parte, la riqueza de los suelos formados por estos procesos sedimentarios, altamente productivos con tecnologías agrarias simples, ha supuesto que estas regiones hayan sido objeto de una intensa explotación agrícola desde las primeras fases de neolitización de Europa.

Por añadidura, la accidentada orografía de esta geografía, las características topográficas de la plataforma continental y la relativamente escasa profundidad de algunas áreas marinas como el Egeo cicládico y peloponésico y el Mar Adriático, inducen a considerar la posibilidad de que algunas de las zonas más propicias para

Tabla 1. Distribución cronológica del registro arqueológico europeo entre OIS 30 y OIS 8.

OIS	Provincia Mediterránea		Provincia Sur	Provincia Norte
8	Atapuerca GIII			
	Atapuerca GIIb			
9	Atapuerca TD 10-TD11*; Atapuerca GIIa*; Lune Viel; Cuesta de la Bajada; Torralba; Ambrona; Aridos; Ormagac 3; Combe Joubert; Bolomor I; Petralona*; Malágrotta; Torre in Prieta; Castel di Guido	La Polledrara di Cecanibbio	Karstejn	Karstein; Köchstedt; Wallendorf.; Sachsenburg; Geiseltal; Münzenberg Bilzingsleben*; Schoningen*; Beeches Pit*
10			Progreby	Little Turrek
11	Atapuerca TD10-TD11*; Atapuerca GIIa* Loreto B; Fontana Ranuccio		Trzebnica; Vérteszöllös	Saint-Colomban; Menez-Drégan 1 Coudolous I; Wivenhoe; Kent's Cavern; Hoxne; Swanscombe; Clacton; beeches Pit* Bilzingsleben*; Schoningen* Complejo Cangy
12	Arago D-G	San Quirce Terra Amata Visogliano		Kärlich Seeufer
13	Aldène Arago H-I Loreto A Notarchirico Gajtan	Atapuerca SH		Boxgrove High Lodge Warren Hill Waverley Wood; Wivenhoe
		Butte du Four; Liavanera; Piá Puig d'en Roca III-IV; Costa Roja	Artenac Cornisa Cantábrica	Stade; Champ de Mars; Marcelin Berthelot; Grotte Vauffrey XII-XI Pointe-aux-Oies Mauer; Kärlich G - H; Miesenheim
14	Arago J-Q			
	Isernia La Pineta			
15				Camp-de-Peyre; La Plane Nauteré à La Romieu XIV y XI Vignoble des Graves; Verdier Carrière Carpentier; Barbas 6
16				Malereti; Vergesi; Rafette!

el poblamiento de homínidos emergieran durante las fases de regresión marina. Es muy plausible que estas porciones terrestres hoy sumergidas desempeñaran un importante papel en los procesos de dispersión y concentración demográfica.

La yuxtaposición de estos factores podría explicar la dificultad de localizar estaciones paleolíticas en contextos no kársticos en la mayoría de las regiones de Europa suroccidental y suroriental y, en consecuencia, la escasez de yacimientos que documenten el primer poblamiento de las provincias mediterránea oriental y meridional oriental.

4. NUEVAS TECNOLOGÍAS, NUEVOS COMPORTAMIENTOS

Parece paradójico que Isernia la Pineta, uno de los yacimientos más antiguos que documentan la dispersión del tecnocomplejo Achelense por Europa ofrezca unas industrias líticas aparentemente arcaicas. No obstante, el desarrollo de esquemas técnicos simples que caracteriza el yacimiento puede relacionarse sin problemas con las limitaciones que impone la materia prima, de origen estrictamente local, utilizada en el mismo (Crovetto, 1994, Crovetto *et alii*, 1994a, b, c). En este sentido, sin salir de la Península Itálica, cabe citar el ejemplo de Quarto delle Cintonare. El yacimiento está bien datado en OIS 15 (Milliken *et alii*, 1999). El análisis del conjunto ha permitido determinar afinidades con otros yacimientos del Pleistoceno medio italiano como Anagni-Fontana Ranuccio y Cava Pompei, parecido matizado por las peculiaridades de la materia prima utilizada en Quarto delle Cintonare. Esto explicaría la ausencia de bifaces, lo que plantea dudas sobre la praxis de utilizar estos objetos como guías cronológicas y culturales (*Ibidem*, 1999: 427-428; cfr. Díez Martín, 2002).

En cuanto al análisis tafonómico de los restos óseos de Isernia, señala que la acumulación de fauna responde a un acceso primario de los grupos de homínidos que frecuentaron el lugar, posiblemente como resultado de actividades cinegéticas (p. e. Anconetani, 1999; Peretto, Arzarello *et alii*, 2004). No es el único caso documentado en el Paleolítico inferior clásico europeo, existiendo ejemplos en prácticamente todo el subcontinente. Los datos procedentes de Boxgrove y Atapuerca TD10 y TD11 indican claramente el desarrollo de estrategias cinegéticas de cierta sofisticación (cfr. García Sánchez 2005a y la bibliografía allí recogida).

Menos evidente es el caso de los numerosos conjuntos líticos asociados a restos de proboscidos que menudean en el registro europeo. Es profusa la literatura dedicada a discutir sobre las relaciones de industrias achelenses y megafauna en estaciones igualmente importantes para reconstruir el comportamiento de los grupos de homínidos del Pleistoceno medio europeo. Tal sería el caso del, por ejemplo, Ambrona (Howell y Freeman, 1982), Torralba (Binford, 1987; Villa, 1990), Aridos I y Aridos II (Santonja *et alii*, 1980; Santonja y Villa, 1990). Interpretados tradicionalmente como áreas de carnicería de elefantes, las marcas tafonómicas

fruto de procesado cárnico son escasas, tal vez como consecuencia de una combinación de factores de conservación y del propio desarrollo de estas tareas, pues las marcas de corte no son habituales en carcasas de proboscidios procesadas y estudiadas etnográficamente (Crader, 1983).

En definitiva, esta pobreza de evidencia inequívoca de uso de los bifaces para actividades de carnicería (la combinación de marcas tafonómicas en la fauna y traceológicas en el propio instrumental) podría reflejar el reducido número de yacimientos en posición primaria que se han investigado, las variables condiciones que permiten la preservación de los restos de fauna y carencias de las investigaciones antiguas a la hora de documentar las marcas de corte. Si bien estas asociaciones no pueden interpretarse en términos de una adquisición cinegética de especímenes de megafauna, es muy posible que señalen cómo las poblaciones europeas del Pleistoceno medio obtuvieron parte de su sustento aprovechando cadáveres frescos de proboscidios muertos por causas naturales. El mecanismo parece haber consistido en la frecuentación de abrevaderos, donde las posibilidades de encontrar este tipo de recurso eran altas, manifestando una variante más del comportamiento económico identificado en Atapuerca Galería, yacimiento con una cronología similar a Atapuerca TD10 y TD11.

En estos últimos depósitos se documentan asociaciones de faunas e industrias líticas que pueden interpretarse como resultado del desarrollo de actividades diversas, incluyendo las de talla lítica. Las faunas parecen representar un aporte diferencial de partes anatómicas, posiblemente como resultado del transporte al lugar de aquellas que son susceptibles de proporcionar una mayor cantidad de nutrientes y, en consecuencia, el yacimiento se interpreta en términos de procesado de biomasa animal obtenida por medio de actividades cinegéticas (Carbonell i Roura y Rosell Ardèvol, 2004). A su vez, Galería, cuenta con asociaciones de fauna e industrias líticas, sin manifestar el desarrollo de actividades de talla completas en el lugar (Carbonell, Márquez *et alii*, 1998; 1999; Carbonell, Rodríguez y Sala, 1998; Carbonell, Mosquera *et alii*, 2001). Las faunas fueron aportadas por medios naturales y los análisis tafonómicos han determinado que en la cavidad se combinaron actividades de carnívoros y de homínidos en las carcasas, constituyendo un lugar de aprovechamiento oportunista de biomasa animal (Huguet *et alii*, 1999; Díez, Moreno *et alii*, 1999; Rosas *et alii*, 1999). Fue visitada de forma reiterada por grupos de homínidos que procesaron las carcasas allí depositadas, de la misma forma que se habrían frecuentado aquellos abrevaderos naturales donde no fuera inusual que se encontraran restos de elefantes fallecidos por senectud o enfermedad. En definitiva, un indicio más de que estas comunidades dispusieron de un conocimiento profundo de su entorno y de los recursos que éste proporcionaba, además de desplegar un comportamiento económico flexible, en el que la práctica de la recolección y la caza era complementada con el carroñeo.

La acumulación de restos humanos de Atapuerca Sima de los Huesos no se asocia a restos de ungulados, aunque sí de carnívoros (Arsuaga, Martínez *et alii*,

1997). Las industrias líticas se reducen a un único bifaz, interpretado como ofrenda funeraria (Carbonell, Mosquera *et alii*, 2003). Entre las diferentes posibilidades barajadas para explicar la génesis del yacimiento, la alternativa más plausible a juicio del equipo que ha abordado su investigación es que representa una acumulación de homínidos originada culturalmente, tal vez como resultado de prácticas funerarias (Bermúdez de Castro, Martínón Torres *et alii*, 2004).

Si realmente estos investigadores se encuentran en lo cierto, esta posible manifestación de pensamiento abstracto podría relacionarse con un intrigante aspecto del registro de Bilzingsleben. En este yacimiento alemán, datado en OIS 11, se describen cuatro objetos óseos con incisiones que no responden a las relacionadas con el aprovechamiento cárnico (p. e. Mania, 2004). Se trata de marcas rítmicas sobre huesos largos, entre las que destacan por su complejidad relativa y geometría las realizadas en ambos lados de un hueso plano de elefante. Este yacimiento manifiesta asimismo una distribución de restos que podría denotar la existencia de cabañas y áreas de actividad diferenciadas. A juicio de otros investigadores, estas pautas podrían explicarse mejor como resultado de que las tareas desarrolladas en el yacimiento se realizaran en torno al tronco de varios árboles (Gamble, 1999). En cualquier caso, la distribución diferencial de restos hubiera sido resultado de una compartimentación del espacio ausente del registro europeo anterior.

En resumen, los datos que se desprenden del registro correspondiente al tercer proceso de dispersión de homínidos por Europa, las diferencias respecto a los anteriores van mucho más allá de la introducción de un nuevo modo tecnológico. Permite apreciar un cambio marcado entre finales de OIS 16/comienzos de OIS15 y OIS 13. A partir de esa cronología se documentan los primeros yacimientos europeos del tecnocomplejo achelense, con una mayor densidad de los mismos desde 500-450 Ka BP en casi todas las regiones del continente, lo que implica la capacidad de subsistir en medioambientes con una diferencia estacional en la distribución de recursos mucho más marcada (Santonja y Villa, 1990; trabajos reunidos en Roebroeks y van Kolfschoten, eds. 1995; Gamble, 1999; Villa, 1991; 2001).

En fechas similares a las de los yacimientos achelenses más antiguos de Europa, incluso en cronologías posteriores, continúan documentándose algunos conjuntos adscritos al Modo 1 por la carencia de elementos bifaciales. Sin embargo, los primeros ensayos de sistematización de ambas tecnologías han señalado cómo la ausencia de bifaces y hendedores no implica que una colección no corresponda al tecnocomplejo achelense (Villa, 2001; Díez Martín, 2002).

Tal sería el caso, por ejemplo, de los yacimientos italianos de Notarchirico y el ya adelantado de Isernia. La aparente interestratificación de ambos modos tecnológicos que manifiesta el primero de ellos, se ha utilizado como apoyo a la explicación del reemplazo progresivo de un sistema por otro (Carbonell, Mosquera *et alii*, 1998), pero se cuenta con más elementos de juicio que permiten encuadrar las industrias de todos sus niveles arqueológicos en la nómina del tecnocomplejo achelense (Díez Martín, 2002: 19, nota 3 y tabla 2). Por otra parte, algunos ejem-

Fases neandertales: (Nº de fase) Nombre	Estadios isotópicos (fases climáticas)	Características anatómicas europeas derivadas	Especímenes ejemplo
1 “pre-Neandertales tempranos” [<i>H. sapiens</i> arcaicos europeos tempranos]	Pre OIS 12 (Complejo Cromer) OIS 12 (Elster-Anglian-Mindel)	Perfil infra-orbital horizontal, convexo y en disminución	Arago, Mauer, Petralona
2 “pre-Neandertales” [<i>H. sapiens</i> “arcaicos” europeos tardíos]	OIS 11-9 (Hoxnian <i>sensu lato</i> ; Holstein <i>sensu lato</i> ; Mindel/Riss)	<i>Torus</i> occipital saliente bilateralmente; depresión suprainiaca (de incipiente a bien definida); acusada protuberancia yuxtamastoidea; proceso styloide no alineado con el foramen estylomastoideo y el surco digástrico; incipiente forma subcircular, “en bomba”, de la vista posterior del cráneo; incipiente convexidad lateral del plano occipital; <i>sulcus</i> post-toral lateral se hace más profundo en su parte inferior; desplazamiento antero-inferior de glabella, interrumpiendo el arco superciliar anteriormente horizontal; reducción del contrafuerte maxilar; cara avanza anteriormente y se orienta sagitalmente	Bilzingsleben (?1), Vértesszöllös (?1), Atapuerca SH (C1), Swanscombe, Steinheim, Reilingen, Montmaurin
3 “Neandertales tempranos” [Muestran algunas características “clásicas” de Neandertales]	OIS 7-5 (tramo final de Saale-Riss; Eem-Riss/Wurm)	Depresión suprainiaca completa; forma subcircular, “en bomba”, de la vista posterior del cráneo; convexidad del plano occipital alta; mastoideo reducido; proceso yuxtamastoideo grande; hueso temporal alargado; tubérculo mastoideo anterior; meato auditivo exterior completamente deprimido; incremento de la dolicocefalia	Ehringsdorf, Biache I, La Chaise Suard, Lazaret, La Chaise Bourgeois- Delaunay, Saccopastore, (la mayor parte de) Krapina (?u), (parte de) Shanidar (?u)
4 “Neandertales clásicos”	OIS 4-3 (Weichsel inicial- Würm)	Convexidad del plano occipital muy marcada; depresión suprainiaca muy marcada; elevado prognatismo mesofacial; apertura piriforme grande; morfología circumbital redondeada; <i>sulcus</i> post-toral se hace más profundo	Neandertal, Spy, (resto de) Monte Circeo, Gibraltar Forbes Quarry (?u), La Chapelle-aux- Saints, La Quina, La Ferrassie, La Moustier, Shanidar, Amud

Tabla 2. Las cuatro fases del Modelo Gradualista de la evolución neandertal (ligeramente modificado a partir de Dean et alii, 1998; 487, tabla 1). Los especímenes de ejemplo se han asignado a cada fase teniendo en cuenta las dataciones del momento. Aquellos acompañados de un signo de interrogación seguido de un número presentan afinidades morfológicas con otras fases del proceso (por ejemplo, “?1” indica que un espécimen es, desde un punto de vista morfológico, similar a la Fase 1 de los Neandertales). En el caso de Atapuerca SH, dataciones publicadas con posterioridad a la elaboración de este cuadro situarían estos fósiles en la Fase 1. Si al signo de interrogación le acompaña una “u”, se indica que la morfología es dudosa, generalmente porque se trata de especímenes bastante incompletos. No se conocen especímenes datados en OIS 8.

plos del Modo 1 tardío europeo, como Vértésszöllös, Isernia, Arago o El Aculadero, podrían ser el resultado de adaptaciones locales, comportamientos pragmáticos o restricciones impuestas por la materia prima (Tran Tieu, 1991; Raposo y Santonja, 1995; Santonja, 1996; Villa, 2001). Este último aspecto, relacionado con la capacidad de fractura de los materiales y la morfología y tamaño de los nódulos disponibles, es importante, si se tiene en cuenta el predominio del uso de materias primas locales hasta bien avanzado el Paleolítico medio (Féblot-Augustins, 1997).

Esta tendencia podría responder a cierto pragmatismo conductual, similar al que puede apreciarse en los aspectos económicos ya comentados. Esta flexibilidad tecnológica estaría manifestada en una adaptación de los gestos técnicos y secuencias de trabajo para obtener aquellos productos más efectivos en función de las posibilidades que ofrezcan los materiales disponibles. Algunos casos, incluso, representarían una mayor economía de medios y tiempo en circunstancias concretas, que exigieran una intervención rápida y, por tanto, no permitieran la producción de instrumental que a nuestros ojos se presenta como más sofisticado. Este rasgo se manifiesta con mayor intensidad en el registro inferopaleolítico italiano, donde abundan conjuntos escasos en bifaces y con un alto porcentaje de «cantos trabajados» o que, como ocurre con Isernia La Pineta y Quarto delle Cintonare, los elementos característicos del tecnocomplejo achelense se encuentren ausentes. Pero no resulta ajeno al contexto de la Península Ibérica. En la franja septentrional de esta región se localizan colecciones de aspecto arcaico como Irikaitz IV (Guipúzcoa) o Espinilla (Cantabria), carentes de bifaces y con escasos elementos propios de los Modos 2 y 3, que no se datan en momentos anteriores a OIS 7 y al intervalo OIS 14-OIS 8, respectivamente (Arrizabalaga y Iriarte, 2004; Arrizabalaga *et alii*, 2004; Arrizabalaga, comunicación personal; Gutiérrez Morillo y Serrano Cañadas, 2004). En otros ámbitos peninsulares donde abundan las materias primas de buena calidad para la producción de bifaces y hendedores, los mismos se configuran de una forma poco estandarizada. Tal sería el caso de un yacimiento como Tafesa, cercano tanto geográfica como cronológicamente a estaciones achelenses clásicas como Arriaga II u Oxígeno (Baena y Baquedano, 2004).

En definitiva, los datos disponibles para el Achelense europeo tienden a manifestar novedades conductuales relacionadas con: (1) una explotación del medio más intensa y sistemática, deduciéndose la existencia de lugares donde se desarrollaron actividades específicas o complementarias (p. e. Tuffreau y Antoine, 1995); (2) un conocimiento del entorno y sus recursos más sistemático y estructurado (Gamble 1999, Roebroeks 2001); y (3) el éxito y la eficiencia que alcanzaron las estrategias de subsistencia desarrollada por estos grupos (p. e., Roberts y Parfitt, 1999). Por otra parte, la proliferación de estaciones arqueológicas conocidas para OIS 13 en adelante y su distribución geográfica permiten suponer que el impulso migratorio relacionado con la introducción del Achelense en Europa fue relativamente rápido a la hora de ocupar buena parte del territorio (Gamble, 1990; 1993; 1995; Roberts *et alii*, 1994; Roebroeks, 2001).

5. CONTINUIDAD DEMOGRÁFICA EN EL PLEISTOCENO MEDIO EUROPEO

Algunos rasgos característicos de los neandertales clásicos pueden apreciarse en los fósiles europeos mesopleistocenos, algo interpretado como evidencia de continuidad demográfica en Europa (Arsuaga, Martínez *et alii*, 1997; Arsuaga, Lorenzo *et alii*, 1998; 2001; Dean *et alii*, 1998; Arsuaga y Martínez, 2001) y expresados en el *Modelo de Neandertalización Gradual* (Dean *et alii*, 1998; Tabla 2), que documenta un proceso gradual de transformación morfológica de las poblaciones mesopleistocenas de Europa desde los tipos clasificados como *Homo heidelbergensis* hasta configurar los denominados neandertales antiguos entre OIS 8 y OIS 7 y los neandertales clásicos entre OIS 6 y OIS 4 (Dean *et alii*, 1998).

Por otra parte, las poblaciones de *Homo heidelbergensis* parecen tener su origen en África, donde los fósiles de *Homo* correspondientes a las primeras fases del Pleistoceno medio suelen agruparse bajo la denominación específica *rhodesiensis*, denominación taxonómica que debería revisarse, dado el alto grado de identidad morfológica de los fósiles europeos y africanos correspondientes a estas cronologías.

Philip Rightmire (2004a, b) ha relacionado las novedades tecnológicas y conductuales apreciadas en África y Próximo Oriente desde finales del Pleistoceno inferior y comienzos del Pleistoceno medio, similares a las aquí descritas para el registro europeo, con el salto cualitativo que se aprecia en el coeficiente de encefalización de *Homo heidelbergensis/Homo rhodesiensis*. Esta característica parece que ha de relacionarse con el episodio de especiación identificado en África a finales del Pleistoceno inferior por numerosos especialistas, entre los que se cuenta el propio Rightmire. En otro trabajo, se ha señalado como a dicho episodio de transformación de las poblaciones africanas, cuyo resultado parece ser la morfología característica de los fósiles del Pleistoceno medio afroeuropeo, contribuyeron aportes demográficos procedentes de Asia a finales del Pleistoceno inferior (García Sánchez, 2005a). De la misma forma, las similitudes que ofrecen los especímenes mesopleistocenos chinos con los agrupados en los hipodigmas *rhodesiensis* y *heidelbergensis* podrían indicar que a comienzos del Pleistoceno medio continuaba existiendo cierto grado de continuidad genética ente África y Asia.

Existen argumentos de peso que previenen sobre la identificación que a menudo intenta establecerse entre variedad de *Homo* y manifestaciones culturales (p. e. Lindly y Clark, 1990). No obstante, teniendo en consideración que es una ecuación que no debe aplicarse como regla general, parece que en este caso concreto se documentan dos procesos de transformación, uno biológico y otro cultural, que coinciden en tiempo y lugar. Por tanto, resulta difícil explicar sin relacionarlos entre sí esta aparición de un nuevo tipo humano y las evidencias arqueológicas, cada vez más numerosas, relativas a un comportamiento novedoso y un nuevo fenómeno de dispersión démica desde el lugar donde ambas tendencias tuvieron su origen (Rightmire, 1998; 2004a, b). De hecho, la nueva pauta de conducta parece

haber constituido la clave que permitió ocupar permanentemente los arduos ecosistemas europeos del Pleistoceno medio.

Homo rhodesiensis/heidelbergensis no se caracteriza por una anatomía post-craneal esencialmente distinta a la del grado *erectus* del Pleistoceno inferior. La diferencia fundamental que se aprecia entre ambos grupos de hipodigmas es el incremento del cerebro que parece producirse a finales de la Cronozona Matuyama. El mismo no sólo tiene tanta importancia cuantitativa como cualitativa, pues este aumento resulta más llamativo si prestamos atención a los valores que alcanza el coeficiente de encefalización (Rightmire, 2004a, b). No puede pasarse por alto que este proceso de transformación anatómica no sólo se relacionaría con la penetración de poblaciones asiáticas en África. También lo haría con las transformaciones ambientales que implican el establecimiento de ciclos climáticos más dilatados y contrastados, cuyo resultado en el entorno esteafricano pudo ser una acentuación de la tendencia a la aridificación. La producción primaria del medio experimentaría cierto declive, acompañado de un mayor grado de variabilidad en la distribución de recursos. Todo ello habría exigido la transformación de las estrategias de subsistencia y la tecnología por parte de los homínidos. Un requerimiento habría sido el aumento de los territorios de explotación, pero también la capacidad de afrontar ecosistemas menos predecibles. Ello habría implicado la génesis o mejora de aquellos mecanismos mentales que posibilitan memorizar la distribución geográfica y temporal de recursos, el establecimiento de mapas mentales y la capacidad de comunicarse entre los miembros de uno o varios grupos. En lo referente a este último aspecto, además de la aparente sofisticación del tecnocomplejo achelense, que a partir de ahora podríamos considerar como un Achelense pleno, desde esta cronología el registro africano ofrece evidencias que indican un mayor desarrollo del comportamiento social. Por ejemplo, la supervivencia de individuos con malformaciones y lesiones, como los especímenes de Kabwe o Salé. La misma habría sido imposible de no haber existido un comportamiento solidario, pues no se hubieran desarrollado tras el nacimiento o subsistido tras sufrir determinadas infecciones y lesiones (McBrearty y Brooks, 2000: 484).

Una vez ocupado el espacio europeo por estas nuevas poblaciones, el registro del subcontinente no vuelve a manifestar nuevas rupturas hasta la plena aparición de las tecnologías del Modo 4, en momentos avanzados del Pleistoceno superior, aspecto que tradicionalmente se relaciona con la dispersión de *Homo sapiens*. Dejando a un lado la constante documentación de yacimientos en Europa a partir de OIS 15, existen dos aspectos que claramente demuestran esta permanencia demográfica. Uno de ellos es el tránsito sin rupturas entre las tecnologías del tecnocomplejo achelense y las propias del Paleolítico medio, apreciado en algunas regiones europeas durante el intervalo comprendido desde finales de OIS 12 hasta OIS 8, cuando las segundas parecen generalizarse (Tuffreau, 1995; Tuffreau y Antoine 1995; Rolland, 1995; Gamble, 1999; Roebroeks y Gamble, 1999; White y Ashton, 2003). La aparición evidente de sistemas de talla musterienses hacia 300-250 Ka BP en el subcontinente es penecontemporánea a Próximo Oriente

(Debono y Goren-Inbar, 2001) y África (Foley y Mirazón-Lahr, 1997; McBrearty y Brooks, 2000). El grado de resolución de los sistemas de datación actuales no permite dilucidar hasta qué punto se trata de fenómenos convergentes o si, por el contrario, obedece a la circulación y transmisión de tecnologías e ideas y si en las mismas también se implicó un aporte demográfico.

Foley y Mirazón-Lahr (1997; Foley, 2002) interpretan los datos en este sentido, señalando la posibilidad de un episodio de dispersión desde África hacia Europa circa 300-250 Ka BP, protagonizado por la especie *Homo helmei*, que consideran último antepasado común de neandertales y *sapiens*. Pero existen datos que podrían avalar la primera opción. Uno de ellos es que la dispersión del Achelense pleno documentada en Geshert Benot Ya'akov ya manifiesta algunos rasgos técnicos similares, si no idénticos, a los sistemas de talla propios del Musteriense (Saragusti y Goren-Inbar, 2001). En el registro europeo se conocen yacimientos, como el más antiguo de la secuencia de Cagny la Garenne, datado entre finales de OIS 12 y OIS 11, que documentan formas de trabajo Levallois vinculadas con la producción de bifaces (Tuffreau y Antoine, 1995). En esencia, parece que el germen del desarrollo de las tecnologías más características del Paleolítico medio ya se encuentra en el proceso de dispersión del Achelense pleno hacia Próximo Oriente y Europa, no siendo necesario recurrir a nuevos procesos de difusión démica para explicar la generalización del Paleolítico medio en Europa.

Por añadidura, el registro paleoantropológico y paleogenético europeo aporta indicios que permiten desestimar nuevos aportes demográficos en Europa. Los datos que sustentan el *Modelo de Neandertalización Gradual* no indican un aporte genético exógeno a las poblaciones mesopleistocenas de Europa. Bien al contrario, lo que se aprecia es una disminución de la variabilidad endocástica en cronologías ligeramente posteriores a la generalización de las tecnologías de corte musterienense en el subcontinente (Dean *et alii*, 1998). Precisamente el fenómeno contrario a la consecuencia que previsiblemente hubiera tenido una hibridación entre los grupos de homínidos ya establecidas en Europa con otros procedentes de África y Próximo Oriente. De haberse producido ésta, debiera haberse manifestado en forma de una mayor variabilidad fenotípica.

Lo que en realidad indican los datos paleontológicos sobre los que se basa el *Modelo de Neandertalización Gradual* y la replicación de ADN neandertal y su comparación con el de *Homo sapiens* (Krings *et alii*, 1997; 1999; Ingman *et alii*, 2000; Ovchinnikov *et alii*, 2000) es que relativamente poco después del establecimiento de poblaciones de *Homo heidelbergensis* en Europa, posiblemente desde circa 450 Ka BP, estas se aislaron genéticamente y experimentaron un proceso de evolución alopátrida que culminó con la aparición de los neandertales clásicos, mientras los homínidos africanos contemporáneos siguieron su propio camino evolutivo hacia *Homo sapiens*. El origen de los neandertales está relacionado con una progresiva restricción de la variabilidad endocástica, clara manifestación de una reducción gradual de alelos en el transcurso del Pleistoceno medio europeo.

6. LAS ÁREAS REFUGIO MEDITERRÁNEAS MESOPLEISTOCENAS: UNA HIPÓTESIS PARA LA GÉNESIS DE LA MORFOLOGÍA NEANDERTAL.

Las poblaciones neandertales no se caracterizan por una serie de apomorfías, pues el análisis comparativo de los diferentes rasgos anatómicos tradicionalmente propuestos como específicos para *Homo neanderthalensis* no son privativos de la especie. De este modo, lo que caracteriza la misma es la alta frecuencia en que aparecen combinados dichos rasgos anatómicos (Haber Uriarte, 2006). Algo que bien podría ser resultado de la pérdida de variabilidad endocástica que se refleja en el proceso de aislamiento y homogeneización genética apreciado en el *Modelo Gradual de Neandertalización* (Dean *et alii*, 1998).

Este trabajo plantea que esta homogeneización genética podría vincularse con la desaparición de poblaciones en latitudes septentrionales europeas durante las fases climáticas plenamente glaciares. Las mismas se verían retraídas a áreas refugio que parecen localizarse en el ámbito circummediterráneo europeo, concretamente en las penínsulas Ibérica, Itálica y Balcánica. Desde las mismas se recolonizarían diferencialmente los entornos septentrionales, durante las fases cálidas.

Los indicios que señalan esta tendencia son variados. Desde un punto de vista estrictamente arqueológico, se aprecia una clara reducción de yacimientos durante las fases isotópicas pares. La misma se ve acentuada en las provincias Sur y Norte del subcontinente, donde los escasos vestigios que podemos atribuir a OIS 14, OIS 12, OIS 10 y OIS 8 podrían corresponder a los momentos iniciales o finales de estos estadios (Tabla 1). Esto es, a los periodos inmediatamente anteriores y posteriores al establecimiento de las plenas condiciones glaciares. A su vez, la brevedad y relativa benevolencia de OIS 10 dificulta que puedan diferenciarse claramente qué yacimientos corresponden a OIS 11 y OIS 9.

En cuanto al registro paleontológico y paleopolínico, el establecimiento durante el Pleistoceno medio de los ecosistemas característicos del espacio Europeo, la denominada Estepa de Mamut (Guthrie, 1990), parece relacionarse con la periódica extinción de comunidades vegetales en Europa septentrional y central (de Jong, 1988; Tzedakis y Bennet, 1995). Las únicas secuencias polínicas continuas se localizan en los márgenes meridionales del subcontinente, donde se establecerían áreas refugio, a partir de las cuales se recolonizaban las latitudes septentrionales durante las fases propicias a ello. Este proceso es muy similar al identificado en las especies de grandes carnívoros europeos (O'Regan *et alii*, 2002). En paralelo, durante las fases más cálidas, la repoblación forestal del norte y el centro de Europa parece acompañarse de la desaparición de especies animales características de entornos periglaciares, como el mamut y el reno, que recolonizarían estos espacios desde las estepas orientales durante los periodos fríos (van Kolfschoten, 1992).

Un tercer aspecto a considerar en esta cuestión son los datos genéticos disponibles para algunas especies vegetales y animales actuales, que se comentan a continuación.

6.1. Oscilaciones climáticas y áreas refugio meridionales: los datos genéticos

Las secuencias polínicas de Europa y Norte América indican que las especies vegetales que actualmente habitan regiones templadas y boreales tuvieron refugios al sur de los casquetes glaciares y las áreas periglaciares, expandiéndose hacia el norte durante las oscilaciones cálidas (Hewitt, 1989; Tzedakis, 1993; Tzedakis y Bennet, 1995). Esta expansión de las áreas de distribución fue significativamente rápida en algunos *taxa*, en relación con lo relativamente abrupto de la sucesión de ciclos climáticos documentados en las columnas de hielo y de los fondos sedimentarios marinos que alcanzan hasta finales de la Cronozona Matuyama. Las poblaciones localizadas en los márgenes septentrionales de las áreas refugio, conforme mejoraran las condiciones climáticas, pudieron expandirse en amplias zonas de territorio aprovechable según sus requisitos ecológicos. Especialmente las de especies vegetales, que se caracterizan por ofrecerse de forma dispersa en el paisaje, que pudieron establecer colonias y rápidamente ocupar estos nichos antes de que llegaran otras. Algunos datos genéticos de especies animales indican que éstas siguieron una pauta similar, sobre todo si se caracterizan por tener áreas amplias de captación de recursos (Hewitt, 2000).

Cuando las condiciones climáticas de nuevo oscilaran hacia una fase fría, lo que se produciría sería una contracción de las poblaciones a las áreas refugio meridionales. Esta pauta pudo repetirse en diferentes ocasiones durante el Pleistoceno, especialmente desde el establecimiento de una ciclicidad dominante de 100 Ka. La sucesión en el tiempo de varios episodios poblacionales de «efecto fundador» puede llevar a la pérdida de alelos y una mayor homogeneidad genética, estableciéndose áreas homocigóticas en el ámbito de dispersión de una especie que persisten en el espacio y se incrementan con el tiempo (Hewitt, 1993; 1996). En definitiva, la repetición de contracciones demográficas hacia áreas refugio y recolonizaciones relativamente rápidas desde las mismas, repercute en el establecimiento de áreas de distribución con una reducida variabilidad genómica. La menor diversidad genética actualmente existente en Europa septentrional respecto a Europa meridional, (apreciada en términos de diversidad de especies, diferenciaciones subespecíficas y variabilidad de alelos), parece relacionarse con las transformaciones de los ámbitos de dispersión de *taxa* impuestos por las oscilaciones climáticas.

En el Hemisferio Norte, la zona terrestre donde mayor impacto tuvieron las oscilaciones climáticas cuaternarias, cada vez se disponen más datos que demuestran una diversidad genética menor de las especies actuales (Hewitt, 1996; 2000).

Tal es el caso, por ejemplo, del análisis realizado con 41 *taxa* de piscícolas norteamericanas (Bernatchez y Wilson, 1998). Cuando una población recoloniza un espacio de forma rápida, cierra la posibilidad de ampliar su ámbito de dispersión a otras de la misma especie, procedentes de áreas refugio diferentes (Hewitt, 1993; 2000). Esta barrera de alta densidad implica que las diferencias genéticas entre los grupos expandidos y los bloqueados van a persistir durante un tiempo en las áreas de distribución no periféricas de estos últimos. En cuanto a las regiones de contacto entre poblaciones, aparecerán grupos con características genéticas mixtas, pudiendo apreciarse estas pautas en la actualidad (Hewitt, 1989; 1996; 2000; Bernatchez y Wilson, 1998). Los análisis y comparaciones genéticos efectuados en diferentes poblaciones europeas de vegetales, insectos, reptiles y mamíferos señalan claramente que durante el Último Máximo Glaciar, siguiendo una pauta que se remonta a las oscilaciones anteriores, entroncando con los últimos momentos del Pleistoceno inferior, los márgenes circunmediterráneos de Europa constituyeron áreas refugio durante las oscilaciones climáticas frías. Desde ellas diferentes *taxa* recolonizaron latitudes más septentrionales, conforme los casquetes de hielo y las regiones periglaciares fueron retrocediendo (Hewitt, 2000). Algunos de los ejemplos mejor documentados son los del saltamontes común europeo, el erizo y el oso pardo y las floras asociadas a sus respectivos nichos ecológicos:

(1) En el saltamontes común europeo (*Chorthippus parallelus*), la secuencia nuclear revela que el genoma del taxón se divide en un mínimo de cinco regiones geográficas principales (Cooper *et alii*, 1995; figura 4a). A lo largo de Europa los haplotipos manifiestan poca diversidad, siendo muy similares a los característicos de los Balcanes, lo que se interpreta como resultado de una expansión postglacial desde un área de refugio localizada en la Península Balcánica. Las poblaciones de Turquía, Grecia, Italia y la Península Ibérica contienen porciones grandes de haplotipos propios, lo que señala que estas áreas también constituyeron refugios meridionales. Las zonas híbridas en la diversidad genética de la especie se localizan entre la Península Ibérica y Francia occidental y entre la Península Itálica, Francia oriental y Austria, encontrándose ambos genomas en el área de los Alpes (Flanagan *et alii*, 1999). Los datos palinológicos señalan que la vegetación relacionada con el nicho ecológico del saltamontes común europeo estuvo restringida a las regiones meridionales de Europa durante el Último Máximo Glacial, exhibiendo un rápido avance recolonizador hacia el este en el periodo postglacial. Las pautas genéticas de algunos de estos *taxa* vegetales, como el aliso y el haya, y otros de reptiles, como el tritón coronado, son relativamente similares al apreciado en el saltamontes, consistente con una recolonización predominante de latitudes septentrionales desde los Balcanes y menos intensa desde el resto de áreas de la Europa circunmediterránea (King y Ferris, 1998; Hewitt, 1999).

(2) Otro taxón sobre el que se conocen datos filogeográficos soportados por análisis genéticos es el erizo de Europa occidental (*Erinaceus europeus*), especie aparentemente pátrida de *Erinaceus concolor*, distribuida por regiones orientales (Santucci *et alii* 1998). Las distancias genéticas entre ambos *taxa* indican una di-

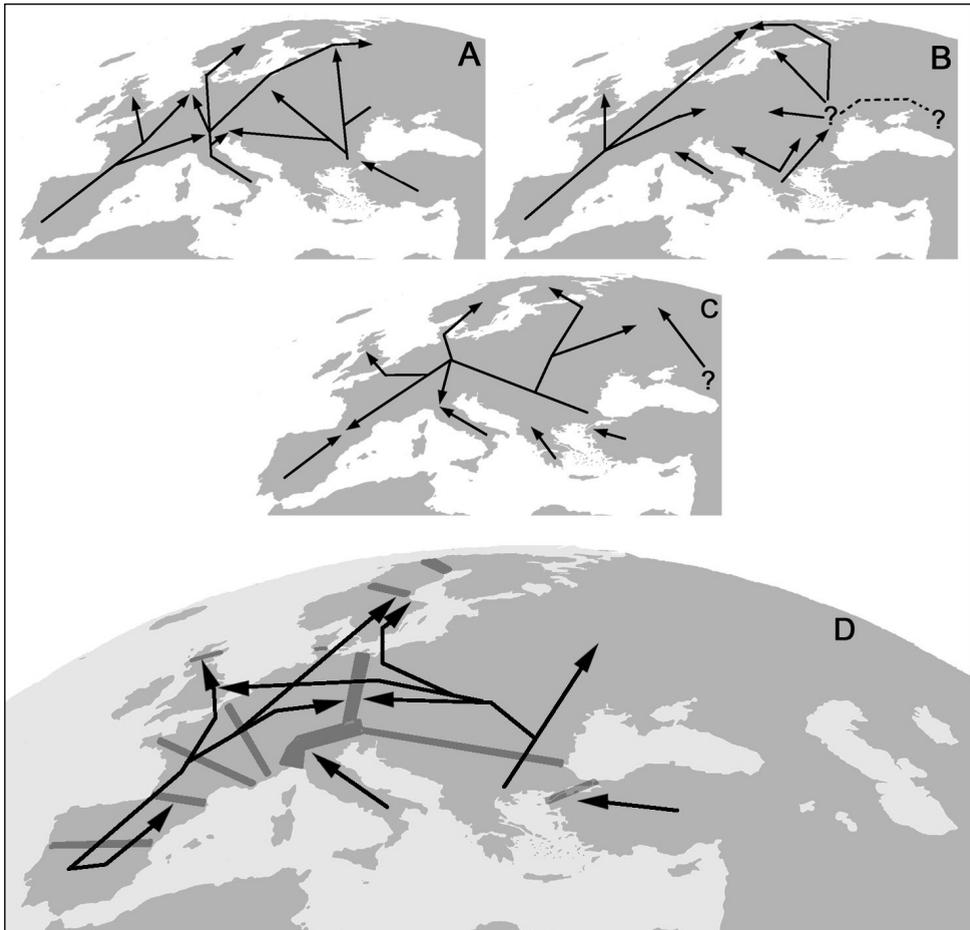


Fig. 4. Gradación geográfica de la variabilidad genética de algunas especies animales y vegetales características de los actuales ecosistemas europeos. La misma indica el proceso de recolonización desde áreas refugio al finalizar la última fase glaciaria. La pauta general indica el predominio de alelos originarios de poblaciones antiguas radicadas en las regiones mediterráneas occidental y oriental, con un menor aporte de los alelos propios del Mediterráneo central y escasa o ausente presencia de alelos originados en regiones centrales y septentrionales. Este mismo proceso, reiterado en el transcurso de las oscilaciones climáticas del Pleistoceno medio, pudo configurar la escasa variabilidad endocástica (en el seno de la población) de los neandertales. En términos genéticos, esta pérdida de variabilidad endocástica y la adquisición de un mayor grado de homogeneidad morfológica por parte de las poblaciones europeas del Pleistoceno medio, no es más que el reflejo de una reducción de alelos. Esto es, supuso una menor variabilidad de variedades de un mismo gen. A: Pauta de diversidad genética del erizo común europeo, similar a la apreciada en el roble y el abeto plateado. B: Pauta de diversidad genética del oso pardo, similar a la apreciada en musarañas, ratas acuáticas y otros mamíferos. Tal vez sea interesante recordar que el oso es un mamífero omnívoro, con requisitos climáticos no muy diferentes a los de los grupos humanos. C: Pauta de diversidad genética del saltamontes común y de la comunidad de vegetación asociada a su nicho ecológico. Es similar a la apreciada en especies vegetales como del aliso y el haya, y en batracios como el tritón coronado. D: Esquema combinado de las diferentes pautas, indicando las áreas sombreadas aquellas barreras biogeográficas que pueden apreciarse al observar las mismas. Los Alpes constituyen la más intensa de todas las identificadas en el territorio europeo (modificado a partir de Hewitt, 2000).

vergencia considerable y diferentes clados en cada una de ellas. La separación de ambos linajes parece haberse producido a comienzos del Cuaternario. El genoma del erizo europeo se divide en tres grandes franjas en sentido norte-sur, con un cuarto clado en Próximo Oriente. Esta diversidad démica del erizo se interpreta como resultado de la recolonización de las latitudes septentrionales europeas desde tres refugios (figura 4b): uno occidental, en la Península Ibérica; otro central, en la Península Itálica y un tercero oriental, en los Balcanes. Turquía parece haber constituido un cuarto área refugio. Una pauta similar de reocupación de espacios coincidiendo con mejoras climáticas se aprecia en el roble y el abeto plateado, que manifiestan genomas procedentes de varios refugios meridionales que contribuyeron a la expansión de poblaciones (Ferris *et alii*, 1998; Hewitt, 1999).

(3) El oso pardo (*Ursus arctos*) tuvo un vasto área de distribución holocena, reducida en tiempos recientes por la acción humana a varios focos aislados en el occidente europeo y poblaciones mayores en Escandinavia, Europa oriental y Rusia. Los análisis del mtADN de estas poblaciones relictas, relacionados con los esfuerzos desarrollados para lograr la supervivencia de la especie, ha revelado la existencia de dos linajes: uno oriental y otro occidental (Taberler y Bouvet, 1994). Parece que el oso pardo recolonizó la mayor parte de Europa desde refugios glaciares localizados en la Península Ibérica y las regiones del Cáucaso y los Cárpatos (Hewitt, 1999; figura 4c). Estas expansiones demográficas parece que configuraron un área híbrida en Suecia, posiblemente cuando en la región se fundieron definitivamente los casquetes polares hace unos 9 Ka BP. El linaje occidental se subdivide en varios clados, pero los correspondientes a la Península Itálica y los Balcanes no parecen haberse expandido hacia Europa occidental, posiblemente porque hubo una recolonización muy rápida de las poblaciones procedentes desde los otros refugios. Esta pauta es similar a la apreciada en musarañas y ratas acuáticas (Taberlet *et alii*, 1999; Hewitt, 1999). La existencia de zonas genéticas híbridas de las poblaciones de varios micromamíferos en las mismas regiones suecas en que se manifiesta la del oso pardo, parece indicar que existieron pautas similares de recolonización desde refugios occidentales y orientales conforme retrocedieron los casquetes glaciares (Jaarola *et alii*, 1999). Todos los *taxa* cuentan con variedades genéticas propias en la Península Itálica y otras áreas de Europa meridional, pero sus poblaciones no se expandieron con idéntica rapidez a las ibéricas y orientales, tal vez porque los Alpes se erigieron en un filtro biogeográfico muy efectivo.

Estos datos sobre genética de poblaciones animales y vegetales indican que la zona balcánica supuso un área refugio para buena parte de las poblaciones que recolonizaron las regiones orientales de Europa y la Península Ibérica para las que se dispersaron por Europa occidental, siendo especialmente significativo el caso de *Ursus arctos*, un macromamífero que comparte un rasgo común con nuestro género: el omnivorismo. En cuanto a la Península Itálica, sus genomas parecen haberse dispersado con menor frecuencia hacia el resto del subcontinente. Los Alpes constituyeron una barrera para la expansión septentrional mucho más efectiva que

los Pirineos, cuyos pasos orientales y occidentales, ampliados en las fases regresivas, pudieron facilitar el tránsito hacia Francia (figura 4d). Cuando los genomas en expansión entraron en contacto se constituyeron áreas híbridas. Las descritas para Europa se concentran en los Alpes y Europa central y, en menor medida, en los Balcanes septentrionales y los Pirineos (Hewitt, 1993; 1996; 1999; 2000; Taberlet *et alii*, 1998), que se constituirían en «zonas de sutura». La evidente «zona de sutura» apreciada en Suecia central es muy posible que se formara como resultado de la fundición de los casquetes polares escandinavos, propiciándose el encuentro entre poblaciones orientales y occidentales (Hewitt, 2000).

6.2. Refugios meridionales y continuidad del poblamiento europeo: datos paleoantropológicos

El Proceso Gradual de Neandertalización manifiesta una mayor variabilidad en la morfología de los fósiles mesopleistocenos de Europa en sus primeras fases. Progresivamente, las poblaciones humanas europeas alcanzan un alto grado de homogeneidad a partir de OIS 8-OIS 7, acentuada en OIS 6-OIS 4 (Dean *et alii*, 1998). Esta reducción de la variabilidad endocástica se ha interpretado como consecuencia de un alto grado de endemismo de los grupos humanos europeos, que habrían quedado aislados del resto del Viejo Mundo (Hublin 1982; 1991; Hublin y Tillier, 1999). Aunque los neandertales clásicos o plenos están documentados en Próximo Oriente, el Modelo Gradualista mantiene que el núcleo de las poblaciones neandertales siempre estuvo centrado en Europa. Algo consecuente con la consideración de que el flujo genético estuvo restringido en este continente entre mediados del Pleistoceno medio y momentos avanzados del Pleistoceno superior (Dean *et alii*, 1998), aislamiento reproductivo atribuido a los cambios medioambientales documentados para estas cronologías. Las poblaciones europeas iniciarían un proceso de evolución alopátrida que las diferenciaría morfológicamente de sus contemporáneas africanas y asiáticas desde cronologías cercanas o ligeramente anteriores a 400 Ka BP (Hublin 1991; 1998).

En la actualidad no parece que podamos descartar ese aislamiento reproductivo, corroborado por los datos paleogenéticos disponibles. Los mismos se interpretan en el sentido de que la diferenciación genética de los linajes neandertal y *sapiens* se produjo en la horquilla 600-500 Ka BP, con unos límites de confianza situados entre 741 y 317 Ka BP (Kriings *et alii*, 1997; 1999; Ingman *et alii*, 2000; Ovchinnikov *et alii*, 2000). Pero además de esa circunstancia, la reducción de la variabilidad endocástica de las poblaciones neandertales puede relacionarse con el establecimiento de refugios meridionales en las fases de máximo glaciario y la posterior recolonización de latitudes septentrionales.

La disminución de la variedad morfológica en el seno de una población es la manifestación de una reducción de la variabilidad genética de la misma, con pérdida de alelos y haplotipos. Especialmente si existen condicionantes geográficos

que permiten un proceso de recolonización más rápido desde alguna de las áreas refugio que desde el resto (Hewitt, 1996; 2000). De la misma forma que este proceso se ha documentado en algunas especies animales y vegetales europeas, pudo producirse en las humanas del Pleistoceno medio. Las que en periodos fríos restringieran su rango geográfico a la Península Itálica habrían encontrado un filtro biogeográfico en los Alpes, contribuyendo en menor medida a la variabilidad genética general que las procedentes de los márgenes occidental y oriental del Mediterráneo. El establecimiento de zonas híbridas en las fases climáticas cálidas habría contribuido a la difusión de otros alelos hacia Italia, homogeneizando los grupos humanos de toda Europa. Tal vez una manifestación de la menor contribución de las poblaciones que se establecieron en el Mediterráneo central durante el proceso de dispersión del tecnocomplejo achelense por Europa en el Pleistoceno medio, sea la especificidad del Achelense italiano, adaptado a las peculiaridades de las materias primas de la región. Este proceso se manifiesta en la abundancia de «cantos trabajados» y utillaje óseo de los yacimientos achelenses italianos, rasgos que tienen una incidencia menor en el resto de las regiones europeas.

7. RECAPITULACIÓN A MODO DE EPÍLOGO

Recapitulando lo expuesto en los epígrafes inmediatamente anteriores, los datos de variabilidad genómica de *taxa* tan característicos de los ecosistemas europeos como el aliso; el haya; el roble; el abeto plateado; el saltamontes común; el tritón coronado; las musarañas; las ratas acuáticas; el erizo y el oso pardo indican, en todos los casos, que las poblaciones actuales descienden de las que estuvieron retraídas en las áreas refugio meridionales durante las oscilaciones frías del Pleistoceno. Más aún, los datos señalan que la recolonización de las latitudes septentrionales se produjo preferentemente desde el área Ibérica y Balcánica, con diferencias según especies. Las poblaciones que permanecieron refugiadas en la Región Mediterránea Central parecen haber contribuido de forma muy limitada a la variabilidad genética actual de estos *taxa*, posiblemente porque los Alpes ejercieron una efectiva función de filtro biogeográfico cuando las mejoras climáticas permitieron la expansión por Europa central y septentrional. En consecuencia, los recolonizadores procedentes del entorno ibérico y balcánico ocuparon con mayor rapidez los nuevos entornos, limitando la capacidad de penetración en los mismos de las poblaciones itálicas.

Esta pauta recurrente de retracción-expansión podría ser la que caracterizara a *Homo heidelbergensis* en el transcurso de su evolución hacia *Homo neanderthalensis*. La reducción de alelos que manifiesta la progresiva homogeneización morfológica de este proceso podría relacionarse con esa menor contribución a la variabilidad genética general de las poblaciones que permanecieron en los refugios itálicos y vieron limitadas por los Alpes sus posibilidades de expansión durante las

fases cálidas. A su vez, éstas recibirían por medio de las zonas de frontera o contacto (las denominadas «áreas de sutura» en terminología genética) el acervo genético predominante en el resto de los grupos europeos, homogeneizándose con ellos. Asimismo, esta pauta podría explicar porqué algunos rasgos específicos del Achelense y el Musteriense italianos, como la mayor incidencia de las industrias óseas, no se difundieron al resto de los espacios europeos. Los mismos surgieron como consecuencia de la adaptación a las limitaciones impuestas por las materias primas líticas predominantes en el ámbito itálico y su difusión hacia otros entornos encontró las mismas dificultades que la de los rasgos genéticos de las poblaciones que desarrollaron tales adaptaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- DE AGUIRRE ENRÍQUEZ, E.; ed. (1998): *Atapuerca y la Evolución Humana*, Fundación Ramón Areces, Madrid.
- ANCONETANI, P. (1999): *An experimental approach to intentional bone fracture: A case study from the Middle Pleistocene site of Isernia La Pineta*. En S. Gaudzinski y E. Turner (eds), pp. 121-138.
- ANTOINE, P. y TUFFREAU, A. (1993): «Contexte stratigraphique et paléotopographique des occupations acheuléennes de la moyenne terrasse de la Somme», *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 90, pp. 243-250.
- ANZIDEI, A. P.; ARNOLDUS-HUYZENDVELD, A.; PALOMBO, M. R.; ARGENTI, P.; CALOI, L.; LEMORINI, C.; MARCOLINI, F. y MUSSI, M. (2004): «Nouvelles données sur le gisement Pléistocène moyen de la Polledrada di Cacanibbio (Latium, Italie)». En E. Baquedano y S. Rubio (eds): Tomo IV., pp. 20-29.
- ARRIZABALAGA, A. y IRIARTE, M. J. (2004): «El yacimiento arqueológico de Irkaitz (Zestoa, País Vasco). Descripción del depósito y caracterización industrial de su Nivel IV». En G. Flor (ed), pp. 205-210.
- ARRIZABALAGA, A.; IRIARTE, M. J. y RUIZ ALONSO, M. (2004): «El yacimiento arqueológico de Irkaitz (Zestoa, País Vasco). Contextualización arqueobotánica en el marco del Paleolítico inferior vasco». En G. Flor (ed), pp. 211-218.
- ARSUAGA, J. L.; LORENZO, C.; GRACIA, A. y MARTÍNEZ, I. (1998): «Los fósiles humanos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca): Su significado en la evolución humana». En E. de Aguirre Enriquez (ed), pp. 169-237.
- ARSUAGA, J. L.; MARTÍNEZ, I.; GRACIA, A.; CARRETERO, J. M.; LORENZO, C.; GARCÍA, N. y ORTEGA, A. I. (1997): «Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site», *Journal of Human Evolution*, 33 (2/3), pp. 109-127.
- ARSUAGA, J. L.; MARTÍNEZ, I. y GRACIA, A. (2001): «Analyse phylogénétique des hominidés de la Sierra de Atapuerca (Sima de los Huesos et Gran Dolina TD-6): L'evidence crânienne», *L'Anthropologie*, 105 (2), pp. 161-178.
- BAENA PREYSLER, J. y BAQUEDANO, I. (2004): «Avance de los trabajos arqueológicos realizados en el yacimiento paleolítico de Tafesa, antiguo Transfesa (Villaverde, Madrid): Principales rasgos tecnológicos del conjunto lítico». En E. Baquedano y S. Rubio (eds): Tomo IV, pp. 30-47.
- BAÏSSAS, P. (1980): «Données paléomagnétiques et sédimentologiques sur les dépôts de la coupe de Loreto». *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 24, pp. 13-56.
- BAQUEDANO, E. y RUBIO, S.; eds. (2004): *Miscelánea en Homenaje a Emiliano Aguirre*, (Zona Arqueológica, 4). Museo Regional de Arqueología, Alcalá de Henares.
- BARRAL, L. y SIMONE, S. (1972): «Le Mindel-Riss et le Riss à la grotte d'Aldène (Cesseras, Hérault)», *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 18, pp. 45-68.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; MARTÍN-TORRES, M.; BERMÚDEZ DE CASTRO, A.; MUELA, A.; SARMIENTO, S. y LOZANO, M. (2004): «Paleodemografía del yacimiento del Pleistoceno medio de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos)». En E. Baquedano y S. Rubio (eds): Tomo IV, pp. 10-23.
- BERNATCHEZ, L. y WILSON, C. C. (1998): «Comparative phylogeography of nearctic and palearctic fishes». *Molecular Ecology*, 7, pp. 431-452.
- BINFORD, L. R. (1987): «Where there elephants hunters at Torralba?». En M. H. Nitecki y D. V. Nitecki (eds). *The Evolution of Human Hunting*, Plenum Press, Nueva York, pp. 47-105.

- BISCHOFF, J. L.; SHAMP, D. D.; ARAMBURU, A.; ARSUAGA, J. L.; CARBONELL, E. y BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. (2003): «The Sima de los Huesos Hominids date to beyond U/Th Equilibrium (>350 kyr) and perhaps to 400-500 kyr: New radiometric dates», *Journal of Archaeological Science*, 30, pp. 275-280.
- BOÉDA, E. y KERVAZO, B. (1991): «Une vieille industrie du Sud-Ouest de la France: Le niveau inférieur de Barbas (Creysse, Dordogne)». En E. Bonifay y B. Vandermeersch (eds.), pp. 27-38.
- BONIFAY, E. (1968): «Stratigraphie et industries lithiques de la grotte n° 1 du Mas des Caves à Lunel-Viel (Hérault)», *La Préhistoire: Problèmes et tendances*, pp. 37-46.
- BONIFAY, E. y VANDERMEERSCH, B.; eds. (1991). *Les Premiers Européens. Actes du 114e Congrès National du Sociétés Savants (Paris, 3-9 avril 1989)*. Editions du Comité des Travaux Historiques es Scientifiques, Paris.
- BOSCHIAN, G.; MALLEGNI, F. y TOZZI, C. (1999): «The *Homo erectus* site of Visogliano shelter (Trieste, NE Italy)». En J. Gibert, F. Sánchez, L. Gibert y E. Ribot (1999), pp. 437-442.
- BOSINSKI, G. (1995): «The earliest occupation of Europe: Western Central Europe». En W. Roebroeks y T. van kolfschoten (eds.), pp. 103-128.
- BURDUKIEWICZ, M. y MEYER, K.-D. (1991): «The Analysis of Erratics from Glacial Deposits in Trzebnica (Silesia)», *Śląskie Sprawozdania Archeologiczne*, 32, pp. 29-42.
- CABRERA VALDÉS, V. (1984): *El yacimiento de la Cueva de «El Castillo» (Puente Viesgo, Santander)*. CSIC, Madrid.
- CABRERA VALDÉS, V. y BERNARDO DE QUIRÓS, F. (1996): «The origins of the Upper Palaeolithic: A Cantabrian perspective». En E. Carbonell y M. Vaquero (eds.): *The Last Neanderthals, the First Anatomically Modern Humans*, pp. 251-265.
- CABRERA, V.; PIKE-TAY, A.; LLORET, M. y BERNALDO DE QUIRÓS, F. (2001): «Continuity patterns in the Middle-Upper Palaeolithic transition in Cantabrian Spain». En C. B. Stringer, R. N. E. Barton y J. C. Finlayson (eds). *Neanderthals on the Edge. Papers from a Conference Marking the 150th Anniversary of the Forbes' Quarry Discovery, Gibraltar*, Oxbow Books, Oxford, pp. 85-93.
- CALOI, L. y PALOMBO, M. R. (1986): «Le mammalofaune plio-pleistoceniche dell'area laziale: Problemi biostratigrafici ed implicazioni paleoclimatiche». *Memorie della Società Geologica Italiana*, 35, pp. 99-126.
- CANAL, J. y CARBONELL, E. (1989): *Catalunya Paleolítica*. Patronat Francesc Eiximenis/Generalitat de Catalunya/Diputació de Girona, Gerona.
- CARBONELL, E.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; ARSUAGA, J. L.; Díez, J. C.; ROSAS, A.; CUENCA-BESCÓS, G.; SALA, R.; MOSQUERA, M. y RODRÍGUEZ, X. P. (1995): «Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain)», *Science*, 269 (5.225), pp. 826-830.14.
- CARBONELL I ROURA, E.; ROSAS GONZÁLEZ, A. y J. C. Díez FERNÁNDEZ-LOMANA, J. C.; eds. (1999): *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería* (Memorias de Arqueología en Castilla y León, 7). Consejería de Educación y Cultura de la Junta de Castilla y León, Valladolid.
- CARBONELL, E.; MÁRQUEZ, B.; MARTÍN, A.; MOSQUERA, M.; OLLÉ, A.; RODRÍGUEZ, X. P.; SALA, R. y VERGÈS, J. M. (1998): «La technologie lithique des gisements du Pléistocène inférieur et moyen de la Sierra de Atapuerca (Burgos, Espagne)». En J. L. Arsuaga, J. M. Bermúdez de Castro y E. Carbonell (coords). *Workshop 21: The Archo-Paleontological Sites of the Sierra de Atapuerca (Spain)*. [C. Peretto y C. Giunchi (eds). *Proceedings of the XIII International Congress of the Union of Prehistoric and Protohistoric Sciences. Forlì, Italia. 8-14 September, 1996*. Vol. 6/Workshops]: Tome II, ABACO Edizioni, Forlì, pp. 1237-1245.
- CARBONELL, E.; MÁRQUEZ, B.; MOSQUERA, M.; OLLÉ, A.; RODRÍGUEZ, X. P.; SALA, R. y VERGÈS, J. (1999): «El Modo 2 en Galería. Análisis de la industria lítica y sus procesos técnicos». En E. Carbonell i Roura, A. Rosas González y J. C. Díez Fernández-Lomana (eds), pp. 299-352.
- CARBONELL, E.; MOSQUERA, M.; OLLÉ, A.; RODRÍGUEZ, X. P.; SAHNOUNI, M.; SALA, R.; VAQUERO, M. y VERGÈS, J. M. (2001): «Structure morphotechnique de l'industrie lithique du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne)», *L'Anthropologie*, 105 (2), pp. 259-280.
- CARBONELL, E.; MOSQUERA, M.; OLLÉ, A.; RODRÍGUEZ, X. P.; SALA, R.; VERGÈS, J. M.; ARSUAGA, J. L. y BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. (2003): «Les premiers comportements funéraires aurient-ils prirent place à Atapuerca, il y a 350.000 ans?», *L'Anthropologie*, 107, pp. 1-14.
- CARBONELL, E.; MOSQUERA, M.; RODRÍGUEZ, X. P.; SALA, R. y VAN DER MADE (1998): «Out of Africa: The dispersal of the earliest technological systems reconsidered», *Journal of Anthropological Archaeology*, 18 (2), pp. 119-136.
- CARBONELL, E.; RODRÍGUEZ, X. P. y SALA, R. (1998): «Secuencia diacrónica de sistemas litotécnicos en la Sierra de Atapuerca (Burgos)». En E. de Aguirre Enríquez (ed), pp. 393-419.
- CARBONELL I ROURA, E. y ROSELL I ARDEVOL, J. (2004): «Ocupaciones de homínidos en el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca». En E. Baquedano y S. Rubio (eds): Tomo IV, pp. 102-115.

- COLLINA-GIRARD, J. (1975): *Les industries archaïques des terrasses quaternaires de la plaine du Roussillon*. Université de Provence, Marsella.
- COLLINA-GIRARD, J. (1976): «Les industries archaïques sur galets des terrasses quaternaires de la Têt et du Tec (Catalogne française)», *Geologie Méditerranéenne*, III (3).
- COLTORTI, M.; FERAUD, G.; MARZOLI, A.; PERETTO, C.; TON-THAT, T.; VOINCHET, P.; BAHAIN, J.-J.; MINELLI, A. y THUN HOHENSTEIN, U. (2005): «New 40Ar/39Ar, stratigraphic and palaeoclimatic data on the Isernia La Pineta Lower Palaeolithic site, Molise, Italy». *Quaternary International*, 131, pp. 11-22.
- COOPER, S. J. B.; IBRAHIM, K. M. y HEWITT, G. M. (1995): «Postglacial expansion and genome subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*», *Molecular Ecology*, 4, pp. 49-60.
- CRADER, D. C. (1983): «Recent single-carcass bone scatters and the problem of butchery sites in the archaeological record». En J. Clutton-Brock y C. Grigson (eds). *Animals and Archaeology*. Volume 1, (BAR International Series 13). British Archaeological Reports, Londres, pp. 107-141.
- CROVETTO, C. (1994): «Le industrie litiche. Analisi tecnologica dei repertori di scavo». En C. Peretto (ed), pp. 183-354.
- CROVETTO, C.; FERRARI, M.; PERETTO, C. y VIANELLO, F. (1994a): «Le industrie litiche. La scheggiatura, descrizione degli insiemi, i rimontaggi». En C. Peretto (ed), pp. 87-118.
- CROVETTO, C.; FERRARI, M.; PERETTO, C. y VIANELLO, F. (1994b): «Le industrie litiche. La sperimentazione litica». En C. Peretto (ed), pp. 119-182.
- CROVETTO, C.; FERRARI, M.; LONGO, L.; PERETTO, C. y VIANELLO, F. (1994c): «The carinated denticulates from the Palaeolithic site of Isernia La Pineta (Molise, Central Italy): Tools or flaking waste?», *Human Evolution*, 9, pp. 175-207.
- DARLAS, A. (1994): «Le Paléolithique inférieur et moyen de la Grèce», *L'Anthropologie*, 98 (2), pp. 305-328.
- DARLAS, A. (1995): «The earliest occupation of Europe: the Balkans». En W. Roebroeks y T. van Kolfschoten (eds), pp. 50-59.
- DEAN, D.; HUBLIN, J.-J.; HOLLOWAY, R. y ZIEGLER, R. (1998): «On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany», *Journal of Human Evolution*, 34, pp. 485-508.
- DEBONO, H. y GOREN-INBAR, N. (2001): «Note on a link between the Acheulean handaxes and the Levallois method». *Journal of the Israel Prehistoric Society*, 31, pp. 9-23.
- DIBBLE, H. L. y BAR-YOSEF, O.; eds. (1995): *The Definition and Interpretation of the Levallois Technology*. Prehistory Press, Madison, pp. 333-359.
- DÍEZ FERNÁNDEZ-LOMANA, J. C.; MORENO, V.; RODRÍGUEZ, J.; ROSELL, J.; CÁCERES, I. y HUGUET, R. (1999): «Estudio arqueológico de los restos de macrovertebrados de la Unidad GIII de Galería (Sierra de Atapuerca)». En E. Carbonell i Roura, A. Rosas González y J. C. Díez Fernández-Lomana (eds), pp. 265-281.
- DÍEZ MARTÍN, F. (2002): «Reassessment of the European Mode 1 occurrences: Elements for their technological definition and interpretation», *Trabajos de Prehistoria*, 59 (2), pp. 11-25.
- FALGUÉRES, C.; BAHAIN, J.-J.; YOKOHAMA, Y.; ARSUAGA, J. L.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; CARBONELL, E.; BISCHOFF, J. L. y DOLO, J.-M. (1999): «Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain», *Journal of Human Evolution*, 37 (3/4), pp. 343-352.
- FÉBLOT-AUGUSTINS, J. (1997): *La circulation des matières premières au Paléolithique*. Tomo I. (Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, 75). C. N. R. S./Université de Paris X Nanterre, Lieja.
- FERNÁNDEZ PERIS, J. (2004): «Datos sobre la incidencia de carnívoros en La Cova de Bolomor (Tavernes de la Valldigna, Valencia)». En E. Baquedano y S. Rubio (eds) Tomo IV, pp. 140-157.
- FERRIS, C.; KING, R. A.; VAINOLA, R. y HEWITT, G. M. (1998): «Chloroplast DNA recognises three refugial sources of European oaks and shows independent eastern and western immigrations to Finland». *Heredity*, 80, pp. 584-593.
- FLANAGAN, N. S.; MASON, P. L.; GONSALVEZ, J. y HEWITT, G. M. (1999): «Chromosomal differentiation through an Alpine hybrid zone in the grasshopper *Chorthippus parallelus*», *Evolutionary Biology*, 12, pp. 577-585.
- FLOR, G.; ed. (2004): *Actas de la XI Reunión Nacional de Cuaternario. Oviedo, 2-4 de julio de 2003*. AEQUA/Universidad de Oviedo, Oviedo.
- FOLEY, R. (2002): «Adaptive radiations and dispersals in hominid evolutionary ecology». *Evolutionary Anthropology*, Suppl. 1, pp. 32-37.
- FOLEY, R. y MIRAZÓN-LAHR, M. (1997): «Mode 3 technologies and the evolution of modern humans», *Cambridge Archaeological Journal*, 7, pp. 3-36.
- GAMBLE, C. (1990) [1986]: *El poblamiento paleolítico de Europa*. Crítica, Barcelona.
- GAMBLE, C. (1993): *Timewalkers. The Prehistory of Global Colonization*. Harvard University Press, Cambridge (USA).

- GAMBLE, C. (1994): «Time for Boxgrove Man», *Nature*, 369 (6.478), pp. 275-276.
- GAMBLE, C. (1999): *The Palaeolithic Societies of Europe*. Cambridge World Archaeology. Cambridge University Press, Cambridge.
- GARCÍA SÁNCHEZ, E. (2004): «El poblamiento más antiguo de la Península Ibérica. Una revisión, una propuesta cronoestratigráfica y algunas reflexiones sobre la colonización de Eurasia». En E. Baquedano y S. Rubio (eds): Tomo IV, pp. 178-194.
- GARCÍA SÁNCHEZ, E. (2005a): *El primer poblamiento de Europa. Su significado en el contexto de la Evolución Humana y su relación con la dispersión de homínidos por el viejo mundo*. Tesis Doctoral. Depto. de Prehistoria y Arqueología. UNED, Madrid.
- GARCÍA SÁNCHEZ, E. (2005b): «El Rapto de Europa... ¿Una y otra vez?», *Zephyrus*, LVIII, pp. 23-36.
- GARCÍA SÁNCHEZ, E. (2006): «El poblamiento de Europa en torno al límite Matuyama/Brunhes: Su origen y significado en la Evolución Humana», *Trabajos de Prehistoria*, 63 (1), pp. 47-68.
- GAUDZINSKI, S. (1998): «Kärlich-seeufer. Untersuchungen zu einer altpaläolithischen Fundstelle im Neuwieder Becken (Rheinland/Deutschland)». *Jahrbuch des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz*, 43, pp. 3-239.
- GAUDZINSKI, S. y TURNER, E., eds. (1999): *The Role of Early Humans in the Accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic Bone Assemblages: Ergebnisse eines Kolloquiums*. Römisch-Germanisches Zentralmuseum/European Science Foundation, Bonn.
- GENESTE, J.-M. (1988): «Les industries de la Grotte Vauffrey: Technologie du débitage, économie et circulation de la matière première lithique». En J.-Ph. Rigaud (ed). *La Grotte Vauffrey à Cenac et Saint Julien (Dordogne). Paléoenvironnement. Chronologie. Activités humaines*: (Mémoires de la Société Préhistorique Française, XIX). Société Préhistorique Française, Paris, pp. 441-517.
- GENESTE, J.-M.; TExIER, J.-P. y RIGAUD, J.-P. (1991): «Les plus anciens vestiges de la présence humaine en Aquitaine». En E. Bonifay y B. Vandermeersch (eds), pp. 11-26.
- GIBERT, J.; SÁNCHEZ, F.; GIBERT, L. y RIBOT, E.; eds. (1999): *The Hominids and their Environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia. Proceedings of the International Conference of Human Paleontology (Orce, 1995)*. Museo de Prehistoria y Paleontología «J. Gibert»/Ayuntamiento de Orce, Orce.
- GRÜN, R. (1996): «A re-analysis of electron spin resonance dating results associated with the Petralona hominid». *Journal of Human Evolution*, 30 (3), pp. 227-241.
- GUTHRIE, R. D. (1990): *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe*. Chicago University Press, Chicago.
- GUTIÉRREZ MORILLO, A. y SERRANO CAÑADAS, E. (2004): «El yacimiento del Paleolítico inferior de Espinilla (Campoo de Suso, S. de Cantabria). Aproximación cultural, cronológica y geomorfológica». En G. FLOR (ed), pp. 165-174.
- HABER URIARTE, M. (2006): «Los Neandertalenses: ¿Ocaso, cambio o continuidad?». En V. Cabrera Valdés, F. Bernardo de Quirós y J. M. Maíllo Fernández (eds.). *En el Centenario de la Cueva de El Castillo. El ocaso de los Neandertales*: C. A. UNED en Cantabria, Santander, pp. 107-125.
- HEWITT, G. M. (1989): «The subdivision of species by hybrid zones». En D. Otte y J. Endler (eds). *Speciation and its Consequences*: Sinauer Associates, Sunderland), pp. 85-110.
- HEWITT, G. M. (1993): «After the Ice: Parallelus meets erythropus in the Pyrenees». En R. G. Harrison (ed). *Hybrid zones and Evolutionary Process*: Oxford University Press, Oxford, pp. 140-164.
- HEWITT, G. M. (1996): «Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation», *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, pp. 247-276.
- HEWITT, G. M. (1999): «Post-glacial recolonization of European biota», *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, pp. 87-112.
- HEWITT, G. M. (2000): «The genetic legacy of the Quaternary ice ages», *Nature*, 405, pp. 907-913.
- HOWELL, F. C. y FREEMAN, L. G. (1982): «Ambrona: An early Stone Age site on the Spanish Meseta». *The L. S. B. Leakey Foundation News*, 22, pp. 11-13.
- HUBLIN, J.-J. (1982): «Les anténéandertaliens: Présapiens ou préneandertaliens?», *Geobios. Memoire Special*, 6, pp. 345-357.
- HUBLIN, J.-J. (1991): «Le passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur en Europe: Un point de vue paléogéographique». En C. Farizy (ed). *Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe. Colloque International de Nemours, 9-11 mai 1988*: (Mémoires du Musée de Préhistoire d'Ille de France, 3). Musée de Préhistoire d'Ille de France, Nemours, pp. 29-38.
- HUBLIN, J.-J. (1998): «Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neanderthals». En T. Akazawa, K. Aoki y O. Bar-Yosef (eds). *Neanderthals and Modern Humans in West Asia*: Plenum Press, New York, pp. 295-310.
- HUBLIN, J.-J. y TILLIER, A.-M. (1999) [1991]: «El *Homo sapiens* en Europa Occidental: Gradualismo y ruptura». En J.-J. Hublin y A.-M. Tillier (eds). *Homo sapiens: En busca de sus orígenes*: Fondo de Cultura Económica, México D. F., pp. 255-286.

- HUGUET, R.; CÁCERES, I.; Díez FERNÁNDEZ-LOMANA, J. C. y ROSELL, J. (1999): «Estudio tafonómico y zooarqueológico de los restos óseos de macromamíferos de la unidad Gil de Galería (Sierra de Atapuerca)». En E. Carbonell i Roura, A. Rosas González y J. C. Díez Fernández-Lomana (eds), pp. 245-265.
- IKEYA, M. (1980): «ESR dating of carbonates at Petralona Cave». *Anthropos*, 7, pp. 143-151.
- INGMAN, M.; KAESSMANN, H.; PÄÄBO, S. y GILLENSTEN, U. (2000): «Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans». *Nature*, 408, pp. 708-713.
- JAAROLA, M.; TEGELSTROM, H. y FREDGA, K. (1999): «Colonization history in Fenno scandian rodents». *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, pp. 113-127.
- JAUBERT, J. y SERVELLE, C. (1992): «L'Acheuléen dans le Bassin de la Garonne (région Midi-Pyrénées): État de la question et implications». En *L'Acheuléen dans l'Ouest de l'Europe. Actes du Colloque de Saint-Riquier*, 1989. Université des Sciences et Technologies de Lille, Lille.
- DE JONG, J. (1988): «Climatic variability during the past three million years, as indicated by vegetational evolution in northwest Europe and with emphasis on data from the Netherlands». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 318, pp. 603-617.
- KING, R. A. y FERRIS, C. (1998): «Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn». *Molecular Ecology*, 4, pp. 95-103.
- VAN KOLFSCHOTEN, T. (1992): «Aspects of the migration of mammals to northwestern Europe during the Pleistocene, in particular the re-immigration of *Arvicola terrestris*». En W. von Koenigswald y L. Werdelin (eds). *Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary*. (Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 153) Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt, pp. 213-220.
- KRINGS, M.; STONE, A.; SCHMIDT, R. KRAINITZ, H.; STONEKING, M. y PÄÄBO, S. (1997): «Neanderthal DNA sequences and the origin of Modern Humans». *Cell*, 90, pp. 19-30.
- KRINGS, M.; GIESERT, H.; SCHMIDT, R. KRAINITZ, H. y PÄÄBO, S. (1999): «DNA sequence of the mitochondrial hypervariable region II from the Neanderthal type specimen». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 96, pp. 5581-5585.
- LINDLY, J. M. y CLARK, G. A. (1990): «Symbolism and modern human origins». *Current Anthropology*, 31 (3), pp. 233-261.
- DE LUMLEY, H. y BARSKY, D. (2004): «Évolution des caracteres technologiques et typologiques des industries lithiques dans la stratigraphie de la Caune de l'Arago». *L'Anthropologie*, 108, pp. 185-237.
- DE LUMLEY, H.; GRÉGOIRE, S.; BARSKY, D.; BATALLA, G.; BAILON, S.; BELDA, V.; BRIKI, D.; BYRNE, L.; DESCLAUZ, E.; EL GUENOUNI, K.; FOURNIER, A.; KACIMI, S.; LACOMBAT, F.; DE LUMLEY, M.-A.; MOIGNE, A.-M.; MOUTOUSSAMY, J.; PAUNESCU, C.; PERRENOUD, C.; POIS, V.; QUILS, J.; RIVALS, F.; ROGER, T. y TESTU, A. (2004): «Habitat et mode de vie des chasseurs paléolithiques de la Caune de l'Arago (600.000-400.000 ans)». *L'Anthropologie*, 108, pp. 159-184.
- MANIA, D. (1995): «The earliest occupation of Europe: The Elbe-Saale region (Germany)». En W. Roebroeks y T. van Kolfschoten (eds) 113-127. 85-101.
- MANIA, D. (2004): «The Neanderthal had pitch-New cultural flash-lights emerging from the darkness of our past». En E. Baquedano y S. Rubio (eds): Tomo IV, pp. 292-299.
- MARTINÓN-TORRES, M.; SARMIENTO, S.; GÓMEZ, A.; CARBONELL, E.; LOZANO, M. y BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. (2005/2006): «Origen y filogenia de los primeros homínidos de Europa», *Munibe*, 57 (3), pp. 279-287.
- MCBREARTY, S. y BROOKS, A. S. (2000): «The revolution that wasn't: A new interpretation of the origin of modern human behaviour», *Journal of Human Evolution*, 39 (5), pp. 453-563.
- MILLIKEN, S.; LA ROSA, M. y PERETTO, C. (1999): «A new Lower Palaeolithic site in West-Central Italy: Reconstruction of the Palaeogeography and raw material economy». En J. Gibert, F. Sánchez, L. Gibert y E. Ribot (eds.), pp. 423-436.
- MOLONEY, M.; RAPOSO, L. y SANTONJA, M.; eds. (1996). *Non-Flint Stone Tools and the Palaeolithic Occupation of the Iberian Peninsula*. BAR International Series, 649. Hadrian Books/Tempsv Reparatvm, Oxford.
- MONCEL, M.-H. (1999): *Les assemblages lithiques du Pléistocène moyen d'Orgnac 3 (Ardèche, Moyenne Vallée di Rhône, France)*. (Études et Reserches Archéologiques de l'Université de Liège, 89). Université de Liège, Lieja.
- MONNIER, J. L. (1986): «Chronostratigraphie et faciès culturels du Paléolithique inférieur et moyen en Bretagne. Comparaison avec les regions loessiques». En A. Tuffreau y J. Sommé (eds). *Chronostratigraphie et faciès culturels du Paléolithique inférieur et moyen dans l'Europe du Nord-Ouest. Actes du Colloque International. Lille, 4-6 septembre 1984. 22e Congrès Préhistorique de France: Société Préhistorique Française/Association Française pour l'Étude du Quaternaire*, pp. 113-127.
- MONNIER, J. L.; HALLEGOUET, B.; HINGUANT, S.; LAURENT, M.; AUGUSTE, P.; BAHAIN, J.-J.; FLAGUÉRES, C.; GEHARDT, A.; MARGUERIE, D.; MOLINES, N.; MORZADEC, H. y YOKOHAMA, Y. (1994): «A new regional group

- of the Lower Palaeolithic in Brittany (France), recently dated by Electron Spin Resonance». *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 319 (IIa), pp. 155-160.
- MUSSI, M. (1995): «The earliest occupation of Europe: Italy». En W. Roebroeks y T. van Kolfschoten (eds.), pp. 27-49.
- O'REGAN, H. J.; TURNER, A. y WILKINSON, D. M. (2002): «European quaternary refugia: A factor in large carnivore extinction?» *Journal of Quaternary Science*, 17 (8), pp. 789-795.
- OVCCHINNIKOV, I. V.; GÖTHERSTRÖM, A.; ROMANOVA, G. P.; KHARITONOV, V. M.; LIDÉN, K. y GOODWIN, W. (2000): «Molecular analysis of Neanderthal DNA from the Northern Caucasus». *Nature*, 389, pp. 917-918.
- PARÉS, J. M. y PÉREZ-GONZÁLEZ, A. (1999): «Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain)». *Journal of Human Evolution*, 37 (3/4), pp. 334-342.
- PERETTO, C.; ed. (1994): *Le industrie litiche del giacimento paleolitico di Isernia La Pineta. La tipologia, le tracce di utilizzazione, la sperimentazione*. Istituto Regionale per gli Studi Storici del Molise «V. Cuoco»/Cosmo Iannone, Isernia.
- PERETTO, C.; ARZARELLO, M.; GALLATI, R.; LEMBO, G.; MINELLI, A. y THUN HOHENSTEIN, U. (2004): «Middle Pleistocene behavioural strategies: The contribution of Isernia La Pineta site (Molise, Italy)». En E. Baquedano y S. Rubio (eds): Tomo 4, pp. 370-381.
- RAPOSO, L. y SANTONJA, M. (1995): «The earliest occupation of Europe: The Iberian Peninsula». En W. Roebroeks y T. van Kolfschoten (eds.), pp. 7-25.
- RIGHTMIRE, G. P. (1998): «Human Evolution in the Middle Pleistocene: The Role of *Homo heidelbergensis*». *Evolutionary Anthropology*, 6 (6), pp. 218-227.
- RIGHTMIRE, G. P. (2004a): «Brain Size and Encephalization in Early to Mid Pleistocene Homo». *American Journal of Physical Anthropology*, 124113-127. 109-123.
- RIGHTMIRE, G. P. (2004b): «Encephalization and behavior in Middle Pleistocene humans». En E. Baquedano y S. Rubio (eds): Tomo III, pp. 336-348.
- ROBERTS, M. B.; GAMBLE, C. S. y BRIDGLAND, D. R. (1995): «The earliest occupation of Europe: The British Isles». En W. Roebroeks y T. van Kolfschoten; (eds.), pp. 165-191.
- ROBERTS, M. B. y PARFITT, S. A.; eds. (1999): *Boxgrove: A Middle Pleistocene Hominid site at Eartham Quarry, Boxgrove, West*. English Heritage, Londres.
- ROBERTS, M. B.; STRINGER, C. B. y PARFITT, S. A. (1994): «A hominid tibia from Pleistocene sediments at Boxgrove, UK». *Nature*, 369 (6.478), pp. 311-313.
- RODRÍGUEZ ASENSIO, J. A. (1996): «Analysis of quartzites as implement blanks in the Early Palaeolithic of Asturias, Northern Spain». En M. Moloney, L. Raposo, y M. Santonja (eds), pp. 33-36.
- RODRÍGUEZ ASENSIO, J. A. (2004): «¿Territorios en el Paleolítico antiguo? El caso de Asturias (Norte de la Península Ibérica)». En E. Baquedano y S. Rubio (eds): Tomo IV, pp. 432-439.
- RODRÍGUEZ ASENSIO, J. A. y NOVAL FONSECA, M. A. (1998): *Gijón antes de Gijón. Breve aproximación a los primeros grupos predadores en la Prehistoria de Asturias*. (Serie Patrimonio, 4). Ayuntamiento de Gijón/Gran Enciclopedia Asturiana, Gijón.
- ROEBROEKS, W. (2001): «Hominid behaviour and the earliest occupation of Europe: An exploration». *Journal of Human Evolution*, 41 (5), pp. 437-461.
- ROEBROEKS, W. y GAMBLE, C. S., eds. (1999): *The Middle Palaeolithic occupation of Europe*. University of Leiden, Leiden.
- ROEBROEKS, W. y VAN KOLFSCHOTEN, T. (1994): «The earliest occupation of Europe: A short chronology». *Antiquity*, 68 (265), pp. 489-503.
- ROEBROEKS, W. y VAN KOLFSCHOTEN, T.; eds. (1995a): *The Earliest Occupation of Europe. Proceedings of the European Science Foundation Workshop at Tautavel (France), 1993*. Leiden University Press, Leiden.
- ROEBROEKS, W. y VAN KOLFSCHOTEN, T. (1995b): «The earliest occupation of Europe: a reappraisal of artefactual and chronological evidence». En W. Roebroeks y T. van Kolfschoten (eds.), pp. 297-315.
- ROEBROEKS, W. y VAN KOLFSCHOTEN, T. (1998): «The earliest occupation of Europe: A view from the North». En E. de Aguirre Enríquez (ed), pp. 155-168.
- ROLLAND, N. (1995): «Levallois technique emergence: Single or multiple? A review of the Euro-African record». En H. L. Dibble y O. Bar-Yosef (eds), pp. 333-359.
- ROSAS, A.; CARBONELL, E.; OLLÉ, A.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; VALLVERDÚ, J.; HUGUET, R.; CÁCERES, I.; ROSELL, J.; SALA, R.; MOSQUERA, M.; VAN DER MADE, J.; SÁNCHEZ, A.; CUENCA-BESCÓS, G.; RODRÍGUEZ, X. P. y RODRÍGUEZ, J. (1999): «Contribución del yacimiento de Galería (Sierra de Atapuerca) al Cuaternario Ibérico». En E. Carbonell i Roura, A. Rosas González y J. C. Díez Fernández-Lomana (eds), pp. 377-390.
- ROSE, J. I.; DAVIES, H. y LEWIS, S. G. (1992): «High Lodge: Regional context and geological Background». En N. M. Ashton, J. Cook, S. G. Lewis y J. Rose (eds). *High Lodge: Excavations by G. de G. Sieveking 1962-1968 and J. Cook 1988*, British Museum, Londres, pp. 94-102.

- SANTONJA GÓMEZ, M. (1996): «The Lower Palaeolithic in Spain: Sites, raw material and occupation of the land». En M. Moloney, L. Raposo, y M. Santonja (eds), pp. 1-19.
- SANTONJA, M.; LÓPEZ, N. y PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; eds. (1980): *Las industrias achelenses en la región de Madrid. Ocupaciones achelenses en el Valle del Jarama*. Publicaciones de la Diputación Provincial de Madrid, Madrid.
- SANTONJA, M.; MOISSENET, E. y PÉREZ-GONZÁLEZ, A. (1992): «Cuesta de la Bajada (Teruel). Nuevo sitio Paleolítico inferior». *Boletín del Seminario de Arte y Arqueología de la Universidad de Valladolid*, LVIII, pp. 25-46.
- SANTONJA, M.; SOTO, E.; VILLA, P.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; SESÉ, C. y MORA, R. (1999): «Human activities and Middle Pleistocene faunal assemblages from the central region of the Iberian Peninsula». En S. Gaudzinski y E. Turner (eds), pp. 207-218.
- SANTONJA, M. y VILLA, P. (1990): «The Lower Paleolithic of Spain and Portugal». *Journal of World Prehistory*, 4 (1), pp. 45-94.
- SANTUCCI, F., EMERSON, B. y HEWITT, G. M. (1998): «Mitochondrial DNA phylogeography of European hedgehogs». *Molecular Ecology*, 7, pp. 1.163-1.172.
- SARAGUSTI, I. y GOREN-INBAR, N. (2001): «The bifacial assemblage from Gesher Benot Ya'aqov, Israel: Illuminating patterns in 'Out of Africa' dispersal». *Quaternary International*, 75, pp. 85-89.
- SLIMAK, L.; BRESSY, C.; DA SILVA, J.; GILABERT, C.; GUENDON, J.-L.; MONTROYA, C.; OLLIVIER, V.; RAYDON, V. y RENAULT, S. (2004): «La Combe Joubert (Céreste, France), un assemblage paléolithique original en haute Provence». *Comptes Rendus Palevol*, 3, pp. 77-84.
- SOMMÉ, J. y TUFFREAU, A. (1976): «Les formations quaternaires et les industries de la Pointe-aux-Oies (Wimereux, Pas-de-Calais)». *Livret guide Excursion A 10 (Nord-Ouest de la France. IX Congrès. Union Internationale des Sciences Préhistoriques et Protohistoriques (Nice, 13-18 septembre 1976)*, Université de Nice, Niza, pp. 163-168.
- TABERLET, P. y BOUVET, J. (1994): «Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe». *Proceedings of the Royal Society of London B*, 255, pp. 195-200.
- TABERLET, P.; FUMAGALLI, L.; WUST-SAUCY, A. G. y COSSONS, J.-F. (1998): «Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe». *Molecular Ecology*, 7, pp. 453-464.
- THIEME, H.; URBAN, B.; MANIA, D. y VAN KOLFSCHOTEN, T. (1993): «Schöningen (Nordharzvorland). Eine altpaläolithische Fundstelle aus dem mittleren Eiszeitalter». *Archaeologisches Korrespondenzblatt*, 23, pp. 147-163.
- TOURNEPICHE, J.-F. (1984): «Faunes et industries ateriennes de la Grotte d'Artenac (Charente)». *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Serie III*, 298 (9), pp. 423-428.
- TRAN TIEU, L. (1991): *Palaeolithic Pebble Industries in Europe*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- TUFFREAU, A. (1995): «The variability of Levallois technology in Northern France and neighbouring areas». En H. L. Dibble y O. Bar-Yosef (eds), pp. 413-427.
- TUFFREAU, A. y ANTOINE, A. (1995): «The earliest occupation of Europe: Continental Northwestern Europe». En W. Roebroeks y T. van kolfschoten (eds), pp. 147-163.
- TUFFREAU, A.; LAMOTTE, A. y MARCY, J.-L. (1997): «Land-use and site function in Acheulean complexes of the Somme Valley». *World Archaeology*, 29 (2), pp. 225-241.
- TURNER, A. (1992): «Large carnivores and earliest European hominids: Changing determinants of resource availability during the Lower and Middle Pleistocene». *Journal of Human Evolution*, 22, pp. 109-126.
- TURNER, E. (1999a): «The Problems of Interpreting Hominid Subsistence Strategies at Lower Palaeolithic Sites: Miesenheim I: A case-study from the Central Rhineland of Germany». En H. Ullrich (ed). *Hominid Evolution*: 365-382. Edition Archaea, Gelsenkirchen/Schwelm.
- TURNER, E. (1999b): «Lithic artifacts and animal bones in flood-plain deposits at Miesenheim I (Central Rhineland, Germany)». En S. Gaudzinski y E. Turner (eds). *The Role of Early Humans in the accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic Bone Assemblages. Ergebnisse eines Kolloquiums, Römisch-Germanisches Zentralmuseum/European Science Foundation, Mainz*, pp. 103-119.
- TURQ, A. (1988): «Le Paléolithique inférieur et moyen du Haut-Agenais: État des recherches». *Revue de l'Agenais*, 1, pp. 83-112.
- TZEDAKIS, P. C. (1993): «Long-term tree populations in northwest Greece through multiple Quaternary climatic cycles». *Nature*, 364, pp. 437-440.
- TZEDAKIS, P. C. y BENNETT, K. D. (1995): «Interglacial vegetation succession: A view from southern Europe». *Quaternary Science Reviews*, 14, pp. 967-982.
- ULRIX-CLOSSET, M. y CORDY, J.-M. (1991): «Les premiers peuplements humains dans le Bénélux». En E. Bonifay y B. Vandermeersch (eds), pp. 177-187.
- VALOCH, K. (1995): «The earliest occupation of Europe: Eastern Central and Southeastern Europe». En W. Roebroeks y T. van kolfschoten (eds), pp. 67-84.

- VILLA, P. (1983): *Terra Amata and the Middle Pleistocene Archaeological Record of Southern France*. University of California Press, Berkeley.
- VILLA, P. (1990): «Torralba and Aridos: Elephant exploitation in Middle Pleistocene Spain», *Journal of Human Evolution*, 19, pp. 299-309.
- VILLA, P. (1991): «Middle Pleistocene Prehistory in Southwestern Europe: The state of our knowledge and ignorance», *Journal of Anthropological Research*, 47 (2), pp. 193-217.
- VILLA, P. (2001): «Early Italy and the colonization of Western Europe», *Quaternary International*, 75, pp. 113-130.
- WHITE, M. J. y ASHTON, N. (2003): «Lower Palaeolithic core technology and the origins of the Levallois method in North-Western Europe», *Current Anthropology*, 44 (4), pp. 598-609.
- WHITE, M. J. y SHREVE, D. C. (2000): «Island Britain-Peninsula Britain: Palaeogeography, colonization and the Earlier Palaeolithic Settlement of the British Isles». *Proceedings of the Prehistoric Society*, 66, pp. 1-28.