

# Los neandertales de El Sidrón (Asturias): contexto y paleobiología

**Dr. Antonio Rosas González, D.<sup>a</sup> Almudena Estalrrich Albo, Dr. Carles Lalueza Fox, Dra. Rosa Huguet Pàmies, D. Antonio García-Taberner, D. Samuel García Vargas, Dr. Markus Bastir, D. Ángel Peña Melián, D. David Santamaría Álvarez y Dr. Marco de la Rasilla Vives**

## Resumen

La muestra de fósiles humanos de El Sidrón (Asturias) representa, hoy en día, la colección de restos neandertales más numerosa y completa encontrada en la Península Ibérica. Su valor científico reside en diferentes aspectos. En la muestra se encuentran representados al menos 12 individuos de ambos sexos y diferentes edades. Sus caracteres anatómicos denotan una cierta variabilidad propia del universo de los neandertales y abre la posibilidad de estudiar la diversidad paleogeográfica de sus poblaciones. En este marco, la Península Ibérica ha pasado a ser un territorio clave a la hora de entender el proceso de evolución de los neandertales. Los yacimientos ibéricos aportan claves fundamentales tanto del origen de la especie *Homo neanderthalensis* como de su desaparición final. Los fósiles de El Sidrón vienen a sumarse a la investigación de estos aspectos e incorporan un significativo caudal de datos morfológicos, paleobiológicos y paleogenéticos. Relacionado con esto último, los estudios paleogenéticos que se están desarrollando en el yacimiento de El Sidrón incluyen aspectos muy variados, desde las propias técnicas de excavación, con la implementación de un protocolo de "excavación limpia", hasta los estudios de ADN mitocondrial (mt) y ADN nuclear, siendo pioneros en el aná-

lisis de genes nucleares específicos y habiendo participado en el importante proyecto "Genoma Neandertal". Recientes estudios de ADNmt han permitido establecer la diversidad genética dentro del grupo de neandertales "Sidrón", con importantes implicaciones en el esclarecimiento de la biología reproductiva de esta especie fósil.

## Introducción

En este trabajo se presenta una perspectiva general de la colección de neandertales del yacimiento de El Sidrón (Asturias, España), atendiendo tanto a los restos fósiles y al propio yacimiento, como a las líneas de investigación que se están desarrollando.

El estudio de El Sidrón debe inscribirse en el marco del interés genuino y propio que despierta el mundo de los neandertales. *Homo neanderthalensis* representa la especie humana más próxima a los seres humanos actuales (*Homo sapiens*), con los que comparten un antepasado común. La especie *Homo antecessor* fue propuesta por el equipo investigador de Atapuerca como candidata a ser antepasada de dos linajes: el linaje humano (el nuestro), con *Homo rhodesiensis* en posición intermedia, representado, entre otros, por los restos de Kabwe y Bodo. Y, por otro lado, el linaje de

los neandertales, con *Homo heidelbergensis* como antepasado inmediato de los neandertales, y representado por los restos hallados en La Sima de los Huesos de Atapuerca (Bermúdez de Castro *et al.*, 1996; Rosas *et al.*, 2006). La asignación filogenética de los fósiles de Mauer, Tautavel o Steinheim ha vuelto a ser reconsiderada recientemente (Tattersall, 2010). En qué modo el estudio de El Sidrón puede aportar información útil para esclarecer el proceso evolutivo y la paleobiología de los neandertales representa la raíz del programa de nuestro equipo de investigación.

## El yacimiento de El Sidrón (Asturias)

El yacimiento de El Sidrón se localiza en Piloña, Asturias, próximo al litoral cantá-

brico. Se trata de un yacimiento en cueva y los restos óseos proceden de una pequeña galería –La Galería del Osario– perpendicular al eje principal del sistema, denominado Galería del Río (figura 1). De este yacimiento procede la que es, hoy en día, la mejor colección de restos neandertales de la Península Ibérica y viene a llenar, junto con otros yacimientos ibéricos actualmente en excavación (Sima de Las Palomas en Murcia, Cova Forada y Cova Negra en Valencia, Pinilla del Valle en Madrid), un secular vacío en el registro fósil de neandertales en España.

A pesar de lo reducido del espacio, el yacimiento presenta una elevada heterogeneidad de los sedimentos. Esto ha motivado un planteamiento muy original de la excavación, realizado por el profesor Javier

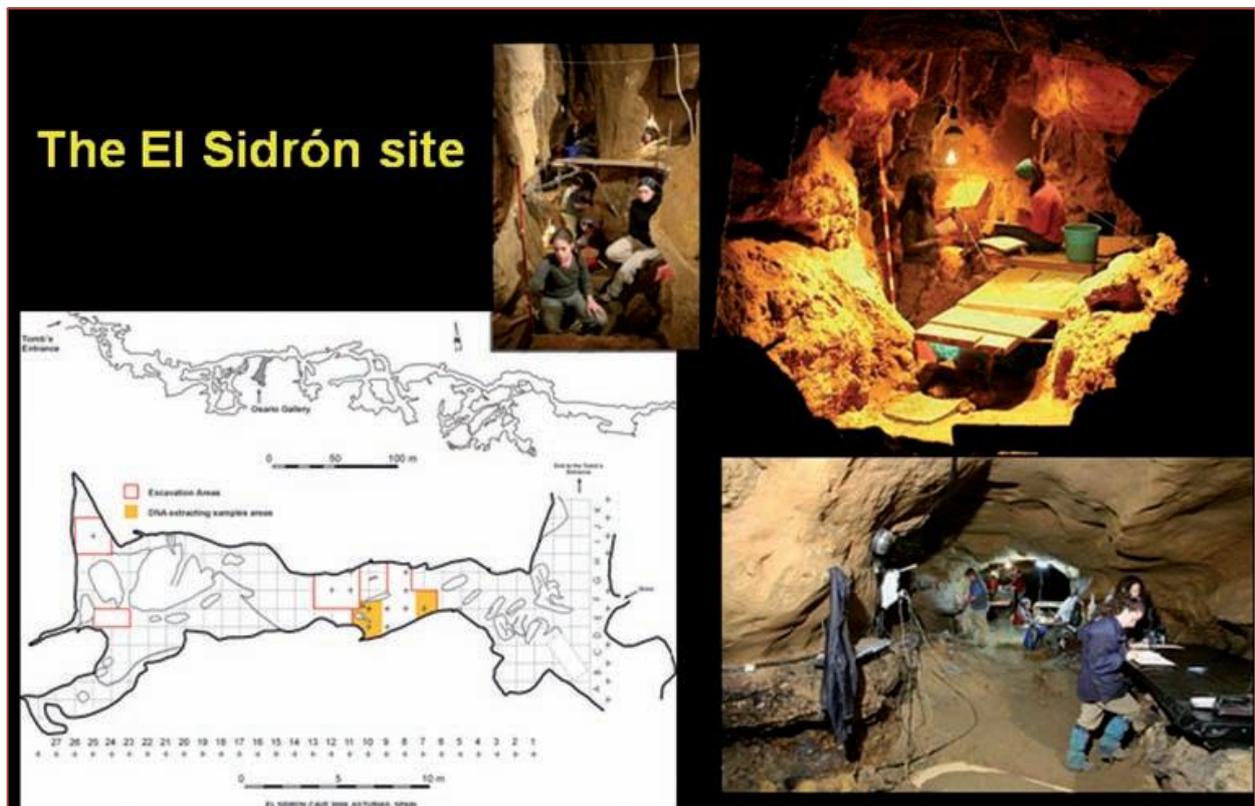


Figura 1. El yacimiento de El Sidrón (Asturias). Plano de las galerías kársticas y de diferentes imágenes de la Galería del Río y de la Galería del Osario.

Fortea, catedrático de Prehistoria de la Universidad de Oviedo, gestor y diseñador de la excavación de El Sidrón, fallecido en octubre de 2009, a quien desde aquí queremos expresar nuestro reconocimiento y admiración. Gracias a este planteamiento de la excavación, hoy en día disponemos de una serie de secciones estratigráficas levantadas a lo largo del eje principal de la Galería del Osario, que han permitido alcanzar un modelo de acumulación del conjunto fósil. Se han distinguido cinco unidades estratigráficas. Los fósiles humanos proceden de la unidad III.

Los fósiles han sido datados por diferentes métodos radiométricos. El carbono 14 y OSL (luminiscencia óptica estimulada) convergen en una cronología próxima a los 49.000 años (Torres *et al.*, 2010; Wood *et al.*, 2012). Tanto desde el punto de vista cronométrico como desde el geográfico (y veremos también el anatómico), los fósiles de El Sidrón corresponden a los llamados “neandertales clásicos”.

Actualmente, la colección de fósiles de El Sidrón se compone de más de 1.900 restos humanos, correspondientes a un número mínimo de 12 individuos. Todas las regiones del esqueleto están representadas, lo que no quiere decir que se conserve el esqueleto completo de los 12 individuos. Prácticamente todos los restos hallados en la Galería del Osario son humanos, con un número muy bajo de restos de animales, entre los que encontramos rebeco, un bóvido de gran tamaño (*Bos* o *Bison*), un équido, gamo, ciervo, oso, lobo, conejo, lirón y batracios, además de malacofauna. Además, se han recuperado más de 300 restos de industria lítica musteriense, íntimamente asociados a los restos óseos humanos (Santamaría *et al.*, 2010, 2011).

Desde el punto de vista tafonómico, el conjunto fósil se encuentra en posición secundaria. Se interpreta que hubo un depósito original de los restos, posiblemente situado en un nivel superior del karst, y que, tras una gran tormenta, todo el depósito –huesos y sedimentos– se deslizó por uno de los canales verticales hasta alcanzar el nivel donde hoy los encontramos (Cañaveras *et al.*, 2011). La unidad III, compuesta por una mezcla caótica de arenas, gravas y huesos, evidencia la entrada en masa de todo el material hacia su posición secundaria en un evento único.

## Rasgos anatómicos de los restos humanos

A continuación pasaremos a explorar algunas de las características anatómicas de los homínidos de El Sidrón. Antes, un breve repaso de los rasgos más típicos del cráneo neandertal. Entre estos cabe destacar: los rasgos de la cara derivados del prognatismo medio facial, consistente en una proyección anterior de la zona media de la cara (p. ej.: glabella, región nasal, malares), los rasgos de la región occipito-mastoidea, con una marcada fosa suprainiac, un claro chiñón, o mastoides reducidas, entre otros. También podemos destacar la aparición de un espacio retro-molar o la posición retrasada, bajo el primer molar, del foramen mentoniano, así como una dentición anterior relativamente grande.

En El Sidrón hemos recuperado varios especímenes de la región occipital (restaurados por Fernández Cascón *et al.*, 2009), que presentan caracteres típicos de los neandertales, como los ya mencionados, y un toro occipital bilateralmente proyectado.

Sin embargo, y aquí aparece una cuestión interesante, las proporciones del hueso occipital se asemejan a las de los occipitales de homínidos más antiguos de Europa, tales como Petralona. Así, el occipital de El Sidrón es ancho y redondeado, frente a otros neandertales clásicos, como Saccopastore o La Chapelle-aux-Saints, que son más estrechos y alargados (Bastir *et al.*, 2010).

En el caso de la mandíbula también encontramos caracteres propios de los neandertales, tales como la posición del foramen mentoniano o la marcada inclinación de la línea milohioidea. Pero al comparar las mandíbulas de El Sidrón con otros neandertales clásicos, hemos observado una diferencia en la expresión de algunos caracteres tales como el tamaño del triángulo retromolar, siendo este más corto en los restos asturianos, lo que les hace mostrar

una expresión más primitiva del carácter. Rosas *et al.* (2006) plantearon la hipótesis de que esta diferencia podría deberse a diferencias geográficas. Para testarla, dividimos la muestra en neandertales del norte y neandertales del sur, haciendo pasar la frontera norte/sur por las cordilleras que separan las penínsulas del sur: la Ibérica, la Itálica y los Balcanes. Usando métodos de morfometría geométrica, comprobamos que en las mandíbulas se detecta una diferencia norte/sur entre las poblaciones neandertales. Los fósiles de El Sidrón se incluyen, según este método, entre las poblaciones del sur (figura 2). Este fenómeno, es decir, la apariencia primitiva en algunos rasgos y las posibles diferencias geográficas, es uno de los temas de investigación actualmente más atractivos. Se pretende, en esencia, llegar a entender el significado evolutivo de los caracteres. Tal escenario in-



Figura 2. Esquema que recoge la hipótesis de la existencia de dos variedades neandertales: los del Norte y los del Sur. En el mapa se reflejan las áreas geográficas en las que se distribuyen estos dos grupos.

investigador es del todo relevante, ya que nos conecta de lleno con las posibles dinámicas de expansión y retracción de las poblaciones neandertales durante el Pleistoceno. La pregunta que late es saber si los llamados neandertales clásicos tienen su origen en un refugio del sur, en una época glacial tras la cual hubo una posterior expansión, o si, por el contrario, podemos encontrar una estructura geográfica poblacional más antigua, con persistencia de poblaciones en diferentes ámbitos geográficos a lo largo de diferentes ciclos glaciales.

Otro de los aspectos en estudio concierne a la paleoneurología. En la figura 3 podemos ver una imagen de un hueso occipital de El Sidrón, su reconstrucción virtual y el molde endocraneal. Una de las conclusiones que emergen del estudio del cerebro de los neandertales y del sistema de drenaje venoso es una clara asimetría del encéfalo (Rosas *et al.*, 2009; Peña-Melián *et al.*, 2011). Tal asimetría se aprecia tanto en la estructura general, con las llamadas petalias (consistentes en asimetrías volumétricas y direccionales, en este caso en el adelantamiento espacial de uno de los lóbulos occipitales con respecto al otro), como en la asimetría en el riego venoso. Un cerebro muy asimétrico es interpretado como un cerebro muy especializado.

Otro estudio en proceso, usando técnicas de antropología virtual, es el de las estructuras internas del cráneo, como por ejemplo el oído interno. Las técnicas de antropología virtual las hemos usado también para ensayar la excavación virtual de bloques concrecionados que englobaban una gran cantidad de fósiles. Un ejemplo claro lo tenemos en la figura 4, donde podemos ver un bloque concre-

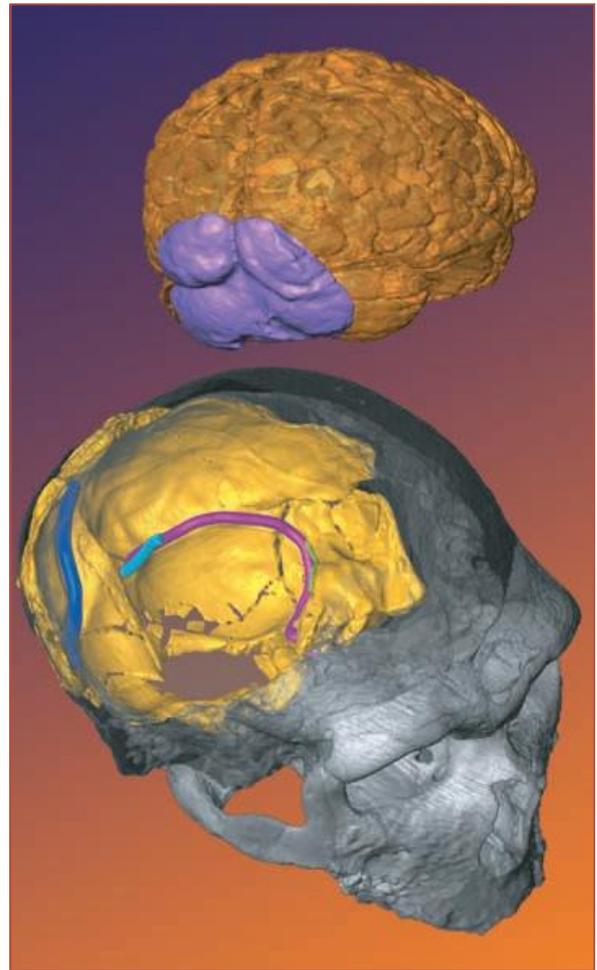


Figura 3. Técnicas de antropología virtual aplicadas a los restos craneales de El Sidrón. En la imagen inferior un fragmento de occipital (posicionado anatómicamente en un cráneo) con parte de su sistema de drenaje venoso craneal. Arriba reconstrucción de los lóbulos occipitales del mismo occipital, situado igualmente en un encéfalo.

cionado, su radiografía y su excavación virtual. Podemos apreciar la presencia de un pie en conexión anatómica, parte del esqueleto axial, costillas, una tibia y multitud de dientes aislados. Igualmente, la reconstrucción de fósiles fragmentarios es uno de los aspectos de mayor desarrollo en la actualidad de la antropología virtual, trabajados por Markus Bastir y Antonio García-Taberner. El paso más simple en este sentido es, por ejemplo, la reconstrucción de la imagen especular de elementos simétricos.

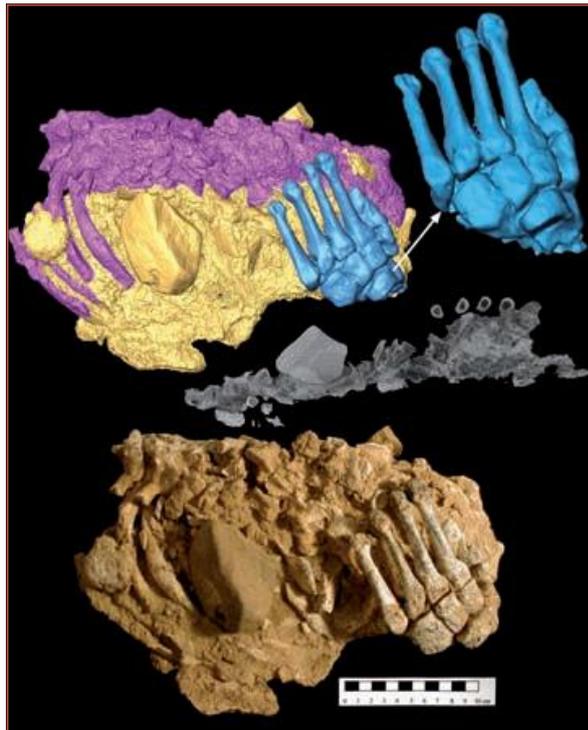


Figura 4. Excavación virtual del bloque SD-437. Abajo: el bloque real, con numerosos huesos englobados en sedimento concrecionado. Medio: corte de tomografía computarizada. Superior: el bloque virtual donde por segmentación se ha separado una columna vertebral (rosa) y parte de un pie (azul).

## Individuos neandertales de El Sidrón y su paleobiología

Pasamos ahora a comentar los individuos que hemos identificado en El Sidrón, ejercicio en el que han participado de forma activa Almudena Estalrich y Samuel García-Vargas. Se trata de un número mínimo de 12 individuos entre los que están representados tres hombres y tres mujeres adultas (figura 5), tres adolescentes y tres individuos juveniles e infantiles. La identificación de estos individuos la hemos realizado usando como elemento de referencia el más repetido: los primeros molares inferiores izquierdos. Desde ellos, mediante criterios de congruencia tales como el tamaño, el grado de desgaste, la presencia de hipoplasias y

la coincidencia especular de los surcos sub-verticales de las facetas interproximales (estudiadas en Estalrich *et al.*, 2011), hemos ido reconstruyendo las denticiones. Faltan aún por asignar muchos elementos post-craneales a los individuos dentales. Entre los aspectos físicos que caracterizan a los individuos de El Sidrón hemos podido reconstruir la estatura por medio de relaciones proporcionales, siendo esta similar a la de otros neandertales, con una media en torno a los 1,64 m (Sánchez-Meseguer, 2007). A modo de curiosidad, en El Sidrón encontramos al neandertal más “bajito”.

Una importante fuente de información la tenemos en las marcas y desconchones que quedan registrados en los dientes. Tenemos, por un lado, los desconchones de esmalte que nos hablan del uso de los dientes como un instrumento. Por otro, en la cara anterior de los dientes, en particular en los incisivos, quedan una serie de estrías producidas por el uso de cuchillos de piedra al sujetar la carne con la boca, usada como una tercera mano, y cortarla. La dirección de los cortes visibles en la dentición permite deducir la lateralidad manual, por lo que sabemos que todos los individuos de El Sidrón eran diestros. También encontramos surcos interproximales que evidencian el uso de algún utensilio a modo de palillo de dientes.

Otro aspecto particularmente importante y también visible en la dentición es la hipoplasia dental, estudiada por Samuel García-Vargas. Las hipoplasias son defectos en la forma del esmalte o la dentina producidos por una interrupción en la secreción de estos tejidos durante su desarrollo. Cuando encontramos hipoplasias en diferentes dientes que se están formando al mismo tiempo, estas son re-

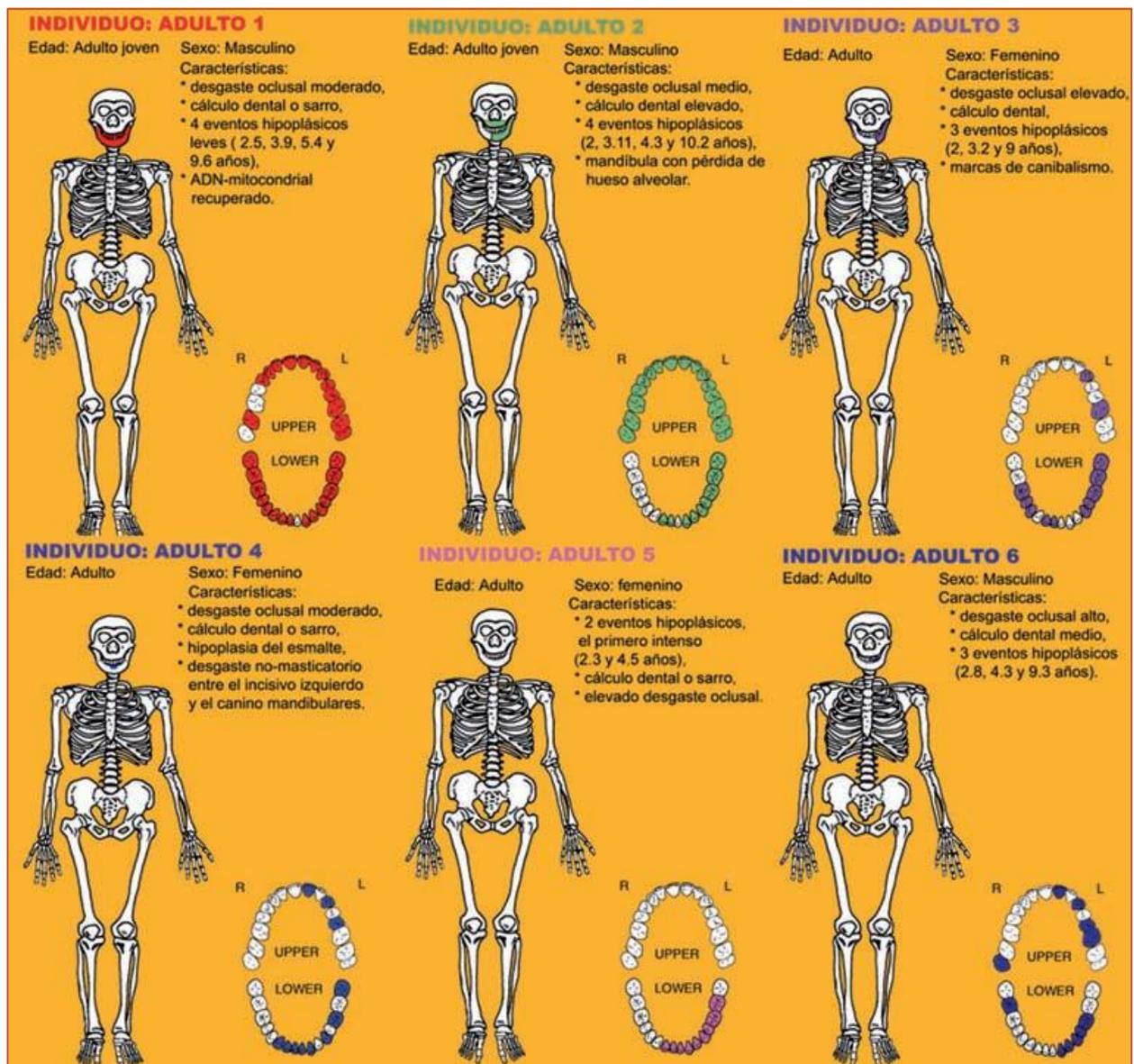


Figura 5. Representación de los neandertales adultos identificados hasta el momento. Se trata de los individuos Adulto 1, Adulto 2, Adulto 3, Adulto 4, Adulto 5 y Adulto 6.

flejo de episodios de estrés fisiológico no específico, tales como infecciones, fiebres o deficiencias nutricionales. Todos los individuos de El Sidrón presentan hipoplasias en su dentición y encontramos una alta frecuencia de las mismas (56,8%) en el total de los dientes de la muestra. Es posible datar la edad en la que sucedieron estos fenómenos de estrés fisiológico mediante el conteo de marcas incrementales que se forman pe-

riódicamente durante el desarrollo del diente (estriaciones cruzadas –diarias–, y estrías de Retzius y *perikymata* –perisemanales–). En El Sidrón encontramos un pico de incidencia entre los 2,5 y 3,5 años, que podría estar asociado con la edad de destete en esta población. También son indicativos de la paleobiología los llamados “*subvertical grooves*”, o surcos subverticales (figura 6), que nos hablan de las fuerzas y las frecuencias en

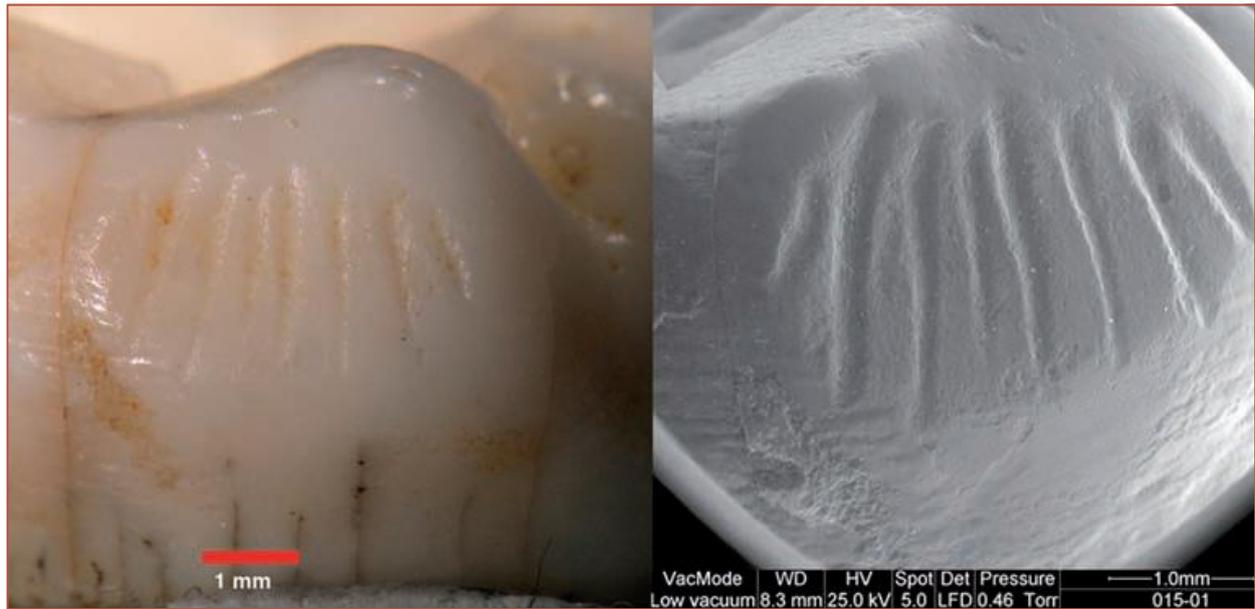


Figura 6. Surcos subverticales en una cara interdental en el molar SDR-015 de la colección de El Sidrón. Izquierda, vista con lupa binocular a 30 aumentos. Derecha, vista con microscopio electrónico de barrido a 40 aumentos.

la masticación, así como el cálculo dental o sarro, que tiene que ver con la dieta e ingesta de sustancias procedentes del ambiente, y cuya mayor o menor presencia puede verse influida por el estado de salud del individuo.

Finalmente, quizá de los aspectos más destacados de la muestra de El Sidrón son

los claros signos de prácticas de canibalismo, estudiadas por Rosa Huguet. Estos se evidencian por la presencia de marcas de corte (como las visibles en esta mandíbula a la altura de la inserción del masetero –figura 7– o en el húmero a la altura de la articulación del codo), que nos hablan del descarnado de los huesos.



Figura 7. Mandíbula neandertal en la que se aprecian (imagen aumentada) las llamadas marcas de corte dejadas sobre el hueso por los cuchillos de piedra al descarnar. Las marcas de corte, junto a otras evidencias, son pruebas de prácticas de canibalismo.

También otra serie de signos evidencian las prácticas caníbales, como las marcas de percusión, que indican la fracturación de los huesos para acceder a la nutritiva médula ósea.

## El ADN fósil

El estudio del ADN fósil de El Sidrón, cuyas diferentes líneas de trabajo han dado muy buenos resultados, se organiza en tres apartados: 1) ADN mitocondrial, que permite conocer la variabilidad poblacional, 2) el estudio de genes nucleares específicos, que nos hablan de la adaptabilidad, y 3) los estudios genómicos, que nos permiten establecer modelos evolutivos al ser comparados con nuestro genoma o el de otros primates actuales.

Hoy en día está sólidamente establecido que el ADN mitocondrial de los neandertales está fuera de la variabilidad humana actual, lo que sustentó, en su momento, el modelo de que *H. sapiens* y *H. neanderthalensis* denominan a dos especies distintas. En la actualidad se han secuenciado seis mitogenomas completos a partir de fósiles neandertales de distintos yacimientos, entre ellos El Sidrón, detectándose una baja diversidad genética, y se ha estimado que esta variabilidad enraíza en una hipotética “Eva neandertal” hace unos 110.000 años.

Sin embargo, en todo el proceso investigador conducente a la extracción de ADN antiguo, uno de los problemas de mayor consideración ha sido el problema de la contaminación, que puede llegar a ser uno de los mayores impedimentos. Hoy en día, este problema está más o menos resuelto en el caso del ADNmt, puesto que conocemos bien las

diferencias entre los neandertales y los humanos modernos (*H. sapiens*). Sin embargo, el problema claramente persiste para el ADN nuclear. En este contexto, en la excavación del registro fósil de El Sidrón hemos desarrollado el llamado protocolo de “excavación limpia”. Este protocolo, que a su vez ha ido sofisticándose a medida que se iban desarrollando los análisis, persigue la extracción de restos sin ningún contacto físico directo con el excavador, de modo que podamos tener una elevada confianza en la ausencia de ADN contaminante antes del proceso de extracción de ADN. Por otro lado, una vez extraído el fósil, el protocolo concede gran importancia al mantenimiento de la cadena de frío que evite la degradación del material genético previa a su estudio en el laboratorio.

Retomando los tres puntos antes referidos sobre el estudio del ADN, pasamos a los genes específicos analizados en El Sidrón, entre los que se encuentran: El FOXP2, que es un gen implicado en la capacidad del habla, cuya mutación se relaciona con trastornos específicos del lenguaje. Recordar que no se trata del gen del lenguaje, no es tan simple, puesto que en dicha función intervienen numerosísimas variables: distintas áreas sensitivas cerebrales, las implicadas en la asociación y la cognición (área de Wernicke y de Broca, por ejemplo), las áreas motoras del cerebro, y todo el aparato musculoesquelético necesario para la vocalización. Los resultados obtenidos sostienen que los neandertales muestran para dicho gen la misma secuencia que en humanos modernos. El MC1R es un gen implicado en la pigmentación de la piel. Se ha compro-

bado mediante estudios funcionales (introduciendo la variedad neandertal del gen en células pigmentarias) que la variante genética neandertal desarrolla actividades celulares propias de individuos pelirrojos, por lo que cabe inferir la existencia de individuos con esta variedad pigmentaria en las poblaciones neandertales (Lalueza *et al.*, 2007). Su secuencia genética, sin embargo, no es igual que la de los *H. sapiens* pelirrojos. Se trataría, por tanto, de un caso de convergencia. Otros genes estudiados han sido el implicado en el sistema sanguíneo ABO, dando como resultado que los neandertales son del grupo O (Lalueza *et al.*, 2010), y el gen implicado en la detección del gusto amargo, el TAS2R38, cuya variedad neandertal es la misma que la de los *sapiens* no gustadores (Lalueza *et al.*, 2011).

El último de los apartados concierne a los estudios genómicos. Se trata en este caso de la secuenciación masiva de todo el ADN neandertal conservado en una muestra. Se persigue con ello la caracterización del genoma completo. El proyecto estrella en este sentido ha sido el llamado Genoma Neandertal. Los resultados del proyecto, que son muchos, se pueden agrupar en dos bloques. Por un lado, la identificación de genes que son típicamente humanos (es decir, aquellos que los neandertales tienen en expresión primitiva y que, por tanto, se han diferenciado en los humanos modernos desde la "divergencia *sapiens*-neandertal"). Por otro, las conclusiones sobre el modelo evolutivo que se derivan de los análisis genómicos. En el primer bloque podemos distinguir genes con cambios derivados implicados en: 1) la fisiología de la piel, 2) aspectos cognitivos, 3) el desarrollo del

esqueleto, y 4) funciones olfativas. En cuanto al modelo evolutivo, el resultado más llamativo que se desprende del proyecto Genoma Neandertal es la existencia de secuencias genéticas comunes entre los neandertales y los humanos modernos no subsaharianos. Este hecho se interpreta con la existencia de un momento de hibridación en el Próximo Oriente, cuando los humanos modernos, al salir de África, se encontraron con las poblaciones neandertales residentes en esta región geográfica hace unos 80.000 años. En ese momento se habría producido un intercambio de genes, y en la posterior dispersión de los grupos humanos, estos habrían arrastrado un porcentaje de genes neandertales, entre el 2 y el 4%. Curiosamente, no se ha detectado mayor rastro genético neandertal en los europeos actuales que en otras poblaciones no subsaharianas, lo que puede interpretarse como ausencia de hibridación posterior entre neandertales y cromañones, pese a que ambos cohabitaron en Europa durante miles de años (desde hace aproximadamente 40.000 años, fecha en que entraron los humanos anatómicamente modernos en Europa, hasta la desaparición de los neandertales, hace cerca de 28.000 años).

Otro aspecto recientemente publicado es el estudio de la variabilidad genética del ADNmt dentro de la muestra de El Sidrón (Lalueza *et al.*, 2011). Se ha detectado una distribución diferencial de haplotipos por sexos. En efecto, los individuos masculinos adultos presentan todos un mismo haplotipo, mientras que las tres mujeres adultas presentan tres haplotipos distintos. Tal distribución se ha interpretado como consecuencia de un modelo reproductivo patri-

local. Según este modelo, los machos permanecen en el territorio parental, mientras que serían las mujeres las que cambiarían de residencia, abandonando el territorio parental y pasando a otro.

## Nota final

Con lo escrito en estas páginas se ha pretendido transmitir al lector una perspectiva general de los estudios que se llevan a cabo con la muestra de fósiles neandertales de El Sidrón. Son muchos los aspectos que todavía quedan por estudiar, desde la paleobiología y el modelo evolutivo hasta los aspectos cognitivos, o los múltiples estudios que se han abierto en el campo de la paleogenética. Esperemos que tanto los fósiles actualmente descubiertos como los previsiblemente recuperables en próximas campañas sigan aportando un rico caudal de información. Confiamos en que en un futuro próximo el equipo de El Sidrón pueda ofrecer nuevos datos de interés sobre el origen, vida y ocaso del linaje neandertal.

## Agradecimientos

Queremos agradecer desde aquí a todos los integrantes y colaboradores del equipo de El Sidrón, de cuyo trabajo y entrega emana la información aquí recogida. El proyecto de El Sidrón es financiado por la Consejería de Cultura del Gobierno del Principado de Asturias. Aspectos parciales de los estudios quedan recogidos en los proyectos del Plan Nacional CGL2009-09013 y BFU2009-06974.

## Bibliografía recomendada

Bastir M, Rosas A, Tabernero AG, et al. Comparative morphology and morphometric as-

essment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000-2008). *Journal of Human Evolution* 2010; 58:68-78.

Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, et al. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and Modern Humans. *Science* 1997; 276:1.392-5.

Cañaveras JC, Sánchez-Moral S, Lario J, et al. La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinaria de un grupo neandertal. *Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias. Oviedo.* 2011; 43-63.

Estalrich A, Rosas A, García-Vargas S, et al. Brief communication: Subvertical grooves on interproximal wear facets from the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal dental sample. *American Journal of Physical Anthropology* 2011; 144:154-61.

Fernández Cascón B, Rosas A, Estalrich A, et al. Restoration of the Neandertal remains from El Sidrón cave (Asturias, Spain). Poster en el I Conservation Workshop: Finding Global Solutions for Natural History Collections. Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Sabadell. 2009.

Lalueza-Fox C, Römpler H, Caramelli D, et al. A melanocortin 1 receptor variant suggests light skin and red hair in some Neanderthals. *Science* 2007; 114:7.417-9.

Lalueza-Fox C, Gigli E, De la Rasilla M, et al. Genetic characterization of the ABO blood group in Neandertals. *BMC Evolutionary Biology* 2008; 8:342-7.

Lalueza-Fox C, Rosas A, Estalrich A, et al. Genetic evidence for patrilocal mating behaviour among Neandertal groups. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011; 108:250-3.

Peña-Melián A, Rosas A, García-Tabernero A, et al. Paleoneurology of Two New Neandertal Occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the Context of Homo Endocranial Evolution. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 2011; 294:1.370-81.

Prieto JL. Hallazgos paleopatológicos en la mandíbula SDR-7-8 de El Sidrón. Monografías. Museo de Altamira. Santander. 2005; 20:397-403.

Rosas A, Bastir M, Martínez-Maza C, et al. Inquiries into Neanderthal cranio-facial development and evolution: accretion vs organismic models. In: Harrison T, Harvati K (eds) Neanderthals Revisited. Springer Verlag, New York University, 2006a; 38-69.

Rosas A, Martínez-Maza C, Bastir M, et al. Paleobiology and comparative morphology of a late Neanderthal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA. 2006b; 103;19:266-71.

Rosas A. Los neandertales. En Los libros de la catarata, colección ¿Qué sabemos de? Madrid: Ediciones CSIC, 2010.

Sánchez Meseguer A. Estatura y Proporciones Corporales de los Neandertales de El Sidrón. Trabajo de Suficiencia Investigadora. Doctorado en Paleontología (UCM-UAM-UAH) 2008.

Santamaría D, Fortea J, De La Rasilla M, et al. The technological and typological behaviour of a neanderthal group from El Sidrón cave (Asturias, Spain). Oxford Journal of Archaeology 2010; 29:119-48.

Santamaría D, Martínez L, Duarte E, et al. Los remontajes líticos musterienses de la Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). En XIII Reunión Nacional de Cuaternario. V. Turu y A. Constante (eds.). El Cuaternario en España y áreas afines, avances en 2011. AEQUA y Fundación Marcel Chevalier, Andorra (julio, 2011), 2011; 229-33.

Tattersall I. Before the Neanderthals: Hominid Evolution in Middle Pleistocene Europe. In (Condemi, S. and Weniger, G. Eds.) Continuity and discontinuity in the peopling of Europe. One Hundred Fifty Years of Neanderthal Study. Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology series. Springer Dordrecht Heidelberg London New York, 2010; 47-53.

Torres de T, Ortiz JE, Grün R, et al. Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón cave (Piloña, Asturias, north Spain): An example of a multi-methodological approach to the dating of upper pleistocene sites. Archaeometry 2010; 52:680-705.

Wood RE, Higham TFG, Torres T. De, et al. A new date for the neanderthals from El Sidrón cave (Asturias, northern Spain). Archeometry (en prensa) 2012.