

Biodiversidad humana y Evolución

**Daniel Turbón Borrega
Lourdes Fañanás Saura
Carme Rissech Badalló
Araceli Rosa de la Cruz
(editores)**



Biodiversidad humana y Evolución

1ª Edición - Noviembre 2012

COMITÉ ORGANIZADOR

Comité Organizador

Presidente:

Daniel Turbón

Comité Científico Organizador:

Miguel Hernández, Lourdes Fañanás,
Domingo I. Toja, Mireia Esparza,
Araceli Rosa, Bárbara Arias, Carme
Rissech, Jordi Galbany, Laura Martínez

Miembros

Ana Clavero, Beatriz Pinilla, Amando
Juan, Aniol Pujol, Laura Baiges, Mireya
Alcina, Marta San Millán

Colaboradores

Anna Casas, Laura Franco,
Chantal Martí, Marta Merino,
Vanessa Muñoz, Carla Crespo,
Ares Rocañín, Lara Sellès

Patronos

Universidad de Barcelona
Sociedad Española de Antropología
Física (SEAF)
Laboratorios URIACH
Ministerio de Economía
y Competitividad

Diseño y maquetación

Purpurink. Estudi editorial

Ilustraciones de las cubiertas

Amando Juan

ISBN (impreso): 978-84-695-6322-9

ISBN (PDF): 978-84-695-6323-6

Reconstrucción directa de la dieta mediante análisis de isótopos estables del carbono y del nitrógeno en individuos del Paleolítico Medio y Superior europeo

Salazar-García, Domingo Carlos (domingo_carlos@eva.mpg.de)

Max-Planck Research Group
on Plant Foods in Hominin Dietary Ecology
Max-Planck Institute
for Evolutionary Anthropology
(Deutscher Platz 6, 04103 Leipzig, Alemania)

RESUMEN

Para la reconstrucción de la dieta de individuos del Paleolítico Medio y Superior se utiliza habitualmente métodos indirectos como por ejemplo estudios arqueozoológicos. Actualmente existen técnicas biogeoquímicas capaces de investigar dichos aspectos directamente sobre los restos óseos de los individuos objeto de estudio: los homínidos Paleolíticos. Realizando análisis de isótopos estables del carbono y del nitrógeno en colágeno óseo se puede averiguar si hubo consumo regular de proteína marina o de agua dulce, así como el lugar que ocupan dichos individuos en la cadena alimentaria. Los resultados de carbono y nitrógeno en colágeno óseo muestran una dieta proteica para los humanos del Paleolítico Medio basada en recursos de origen terrestre y que los define como grandes depredadores. Se aprecia una mayor variabilidad dietaria entre los individuos del Paleolítico Superior al reflejar isotópicamente estos últimos aporte proteico de recursos acuáticos en algún caso.

PALABRAS CLAVE: isótopos estables, paleodieta, neandertales, humanos modernos, Paleolítico

ABSTRACT

Indirect methods such as zooarchaeological studies are normally used when addressing the diet from individuals of the Middle and Upper Palaeolithic. Nowadays exist several biogeochemical techniques that allow us to study the diet directly on the Palaeolithic hominin individuals. Carbon and nitrogen stable isotope analysis on bone collagen show if there was regular marine or freshwater protein input on the diet, as well as the position an organism occupies in the trophic foodchain. On Middle Palaeolithic individuals, carbon and nitrogen stable isotope results portrait a proteic diet based on terrestrial foods and define Neanderthals as top-predators. A higher dietary variability is observed amongst Upper Palaeolithic humans, showing clearly in some cases aquatic protein input on the diet.

KEY WORDS: stable isotopes, palaeodiet, neanderthals, modern humans, Palaeolithic

INTRODUCCIÓN

Los análisis isotópicos son un gran aliado de la arqueología prehistórica a la hora de generar conocimiento sobre la dinámica socioeconómica del pasado. De entre los variados tipos de campos en los que contribuyen destaca el de la paleodieta. Con la información directa que son capaces de aportar a los estudios de dieta arrojan nueva luz sobre información que de otra forma sólo se puede estudiar mediante evidencias indirectas al analizar los distintos restos materiales que aparecen en los yacimientos arqueológicos (restos vegetales, plantas, fauna, industria...). Además, este tipo de análisis permite individualizar o aislar fenómenos con escalas temporales y espaciales muy precisas, y a partir de ahí evidenciar situaciones y dinámicas difíciles de conocer a través de otros medios. No obstante, no hay que caer en el error de considerar los métodos biogeoquímicos como válidos por sí solos, pues éstos tienen también sus restricciones. Es por tanto necesaria la combinación de los métodos bioquímicos con los métodos tradicionales y con las diversas ramas de la antropología física para poder tener una idea más clara y global sobre las prácticas de subsistencia de los grupos humanos del pasado.

Entre los estudios bioquímicos usados para la reconstrucción de la paleodieta, los análisis de isótopos estables del carbono y del nitrógeno sobre colágeno óseo son los más habituales. Estos análisis se llevan aplicando en la investigación de la Prehistoria europea desde la década de los ochenta, aunque hasta el siglo XXI no han visto potencialmente incrementado su uso. En España, y aún a pesar de que en los últimos años se están publicando más estudios de este tipo en humanos (Arias, 2005/2006; Arias y Schulting, 2010; Fuller *et al*, 2010; García-Guixé *et al*, 2004, 2006; Márquez-Grant *et al*, 2003; McClure *et al*, 2011; Salazar-García, 2009, 2011; Salazar-García *et al*, 2010; Van Strydonck *et al*, 2005), son todavía escasos los análisis isotópicos en restos arqueológicos, especialmente para cronologías paleolíticas (García-Guixé *et al*, 2009).

Las formas de subsistencia de los grupos humanos paleolíticos son inferidas básicamente a través de métodos indirectos como el estudio de restos de fauna y de industria preservados en los yacimientos. Además, resulta muy difícil estimar adecuadamente la importancia relativa y específica de los alimentos vegetales, que son ca-

si invisibles en el registro arqueológico de estas cronologías. Análisis y estudios arqueológicos han sugerido casi siempre que la caza de mamíferos de medio y gran tamaño fue un elemento clave en la subsistencia de los neandertales. Por otro lado, se reconoce de forma general que las dietas de los humanos modernos del Pleistoceno superior debían de incluir una amplia variedad de recursos animales y vegetales. Para ambos periodos, cuantificar el consumo real de diferentes tipos de alimentos (vegetales, acuáticos, terrestres, etc.) resulta muy complicado debido a los problemas de preservación. Por ello, el análisis de isótopos estables en colágeno óseo que proporciona una medida directa del tipo de ingesta predominante está siendo aplicado a varios restos neandertales y de humanos anatómicamente modernos paleolíticos europeos desde principios de la década de los 90 del siglo pasado.

MATERIAL Y MÉTODOS

El principio básico sobre el que se fundamentan estos estudios es el de "somos lo que comemos", es decir, que las unidades básicas que conforman todos los tejidos corporales de cualquier animal, incluyendo los huesos, provienen de los alimentos que éstos han ingerido a lo largo de su vida. En este contexto es en el que la proporción entre los distintos isótopos del carbono (^{12}C , ^{13}C) y del nitrógeno (^{14}N , ^{15}N) cambian de una manera específica y conocida durante el proceso de incorporación de los átomos de la dieta al hueso, proceso que se conoce con el nombre de fraccionamiento isotópico (Schoeller, 1999). Para una correcta interpretación de los datos hay que tener en cuenta que las medidas sobre colágeno óseo reflejan sobre todo la ingesta de proteínas, lo cual resulta en un enmascaramiento de la parte de la dieta procedente de los vegetales que poseen poca cantidad de proteínas (Jim *et al*, 2006). Por otra parte, los valores obtenidos proporcionan información sobre la media del tipo de dieta que el individuo ha consumido durante sus últimos años de vida, de 2 a 15 años según el tipo de hueso del que se extraiga el colágeno en bruto (Katzenberg, 2008; Robins y New, 1997). Esto último presenta la ventaja de que se aporta una imagen realista de la alimentación de los individuos a medio y largo plazo, pero presenta también el inconveniente de que su resolución no permite discernir variaciones estacionales o puntuales de la dieta que pueden ser relevantes para reconstruir la subsistencia de los grupos prehistóricos.

Se representa un esquema teórico de los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (en ‰) de distintos ecosistemas en la gráfica de la Figura 1. En ella se puede apreciar como el uso combinado de los valores $\delta^{13}\text{C}$ (proporción isotópica entre ^{13}C y ^{12}C de la muestra en relación a la proporción de éstos en el carbono fósil marino) y $\delta^{15}\text{N}$ (proporción isotópica entre ^{15}N y ^{14}N de la muestra en relación a la proporción de éstos en el nitrógeno atmosférico) aporta información sobre el origen terrestre o acuático (marino o lacustre-fluvial) de los principales recursos alimentarios proteicos (Chisholm *et al*, 1982; De Niro, 1978, 1981). Además, los isótopos estables del carbono son capaces de forma aislada de discriminar entre la presencia en la dieta de plantas con rutas fotosintéticas diferentes: plantas C_3 y plantas C_4 . Las plantas C_3 son aquellas adaptadas a regiones templadas y frías, como el trigo, que poseen valores $\delta^{13}\text{C}$ de en torno a -26 ‰. Las plantas C_4

son las de regiones tropicales, áridas o semiáridas, como el mijo, que tienen valores $\delta^{13}\text{C}$ de en torno a -12,5 ‰ (Deines, 1980). Por su parte los isótopos estables del nitrógeno, al experimentar $\delta^{15}\text{N}$ un incremento de entre 3 y 5 ‰ por cada nivel trófico (Minagawa y Wada, 1984), son capaces de situar a los humanos en el puesto de la cadena trófica que por su tipo de dieta les corresponda.

Para poder extraer el colágeno del hueso, que es sobre el material que se realizan los análisis, antes hay que tomar las muestras óseas. Habitualmente la cantidad de hueso que se necesita para poder realizar estos análisis es de entre 200-300 mg. Una vez tomado, el proceso de extracción del colágeno habitualmente utilizado es un método Longin (Longin, 1971) modificado con el añadido de un paso de ultrafiltración (Brown *et al*, 1988): limpieza de las muestras mediante abrasión con óxido de aluminio, desmineralización de las muestras en 0.5M HCl a 4-5 °C, gelatinización en pH 3 a 70 °C durante 48 horas, filtrado con malla de 5 μm , ultrafiltración con filtros de 30 kDa en un primer momento y de 10 kDa en un segundo momento, congelación de las muestras a -20 °C, liofilización de las muestras a -55 °C, y pesado del colágeno. Los análisis de los ratios de isótopos estables del carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) y del nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) se realizan sobre la fracción >30kDa del colágeno siempre que éstase haya conseguido extraer, pues las moléculas de colágeno mayores son las mejor preservadas.

Las muestras se combustionan y analizan por duplicado en un analizador de elementos (por ejemplo el modelo Flash EA 2112 de la compañía Thermo-Finnigan) acoplado a un espectrómetro de masas (por ejemplo un modelo Delta XP también de Thermo-Finnigan). Los resultados se presentan en partes por mil (‰) en términos de notación $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ relativos a los estándares vPDB (PeeDee Belamite-Vienna standard) y N_2 atmosférico (AIR-ambient inhalable reservoir standard) respectivamente. Para comprobar la calidad bioquímica del colágeno se deben utilizar varios parámetros: %C (>35), %N (>10) y C:N (2,9-3,6) (De Niro, 1985; Van Klinken, 1999). A su vez, es también necesario realizar análisis de varios estándares repartidos entre las muestras para calibrar y reforzar la validez de los datos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las reconstrucciones de paleodietas en homínidos europeos del Pleistoceno mediante estudios de isótopos estables realizados sobre restos neandertales y restos de fauna asociados, que datan aproximadamente de entre 120000 y 30000 años BP, han ido dando informaciones precisas sobre la alimentación de dichos homínidos a lo largo de los últimos 18 años de investigaciones. Los primeros análisis se realizaron sobre individuos neandertales de la Cueva de Les Pradelles (Charentes, France) (Fizet *et al*, 1995). Desde aquella investigación pionera, la paleodieta de otros especímenes neandertales ha sido estudiada utilizando los análisis de isótopos estables en Europa (Figura 2a): neandertales de los yacimientos de la Cueva de Scladina (Bocherens *et al*, 1999, 2001), la Cueva de Awirs (Bocherens *et al*, 2001) y la Cueva de Spy (Bocherens *et al*, 2001) en Bélgica, de la Cueva Vindija (Richards *et al*, 2000b; Smith *et al*, 1999; Higham *et al*, 2006) en Eslovenia, de los yacimientos de Saint-Césaire (Bocherens y Drucker, 2003), Rochers de Villeneuve (Beauval *et al*,

2006), Jonzac (Richards *et al*, 2008) y nuevos especímenes de Les Pradelles (Bocherens *et al*, 2005) en Francia, de dos especímenes del yacimiento Kleine Feldhofer Grotte del valle de Neander (Richards y Schmitz, 2008) en Alemania, del neandertal de Zeeland encontrado bajo las aguas (Hublin *et al*, 2009) en Holanda, y del espécimen de Okladnikov (Krause *et al*, 2007a) en la Siberia rusa. Un intento por extender esta aproximación de estudio a un neandertal de Oriente Próximo falló debido a una deficiente conservación del colágeno (Ambrose, 1998), y todavía no se han publicado resultados sobre neandertales del litoral mediterráneo.

Al consultar la Tabla 1 se puede ver cómo los valores de los 18 especímenes de neandertales analizados hasta la fecha (16 con índices de calidad del colágeno aceptables) muestran la dieta neandertal como relativamente uniforme. Dicha dieta estaba basada en el consumo de carne de grandes herbívoros (Bocherens y Drucker, 2003), descartándose un consumo isotópicamente detectable de recursos tanto marinos como de agua dulce. Así pues, los resultados isotópicos de todos los especímenes de neandertales estudiados hasta el momento muestran una ecología trófica similar independientemente de la situación geográfica de éstos. Y es que en todos los casos los valores en neandertales de $\delta^{15}\text{N}$ son bastante más elevados que los de herbívoros europeos coetáneos a ellos, y similares o algo más elevados a los de depredadores (Bocherens *et al*, 2005, 2001; Feranec *et al*, 2010; Iacumin *et al*, 2000; Richards *et al*, 2000b, 2008).

Debido a que los datos isotópicos muestran una similitud en la adaptación de los neandertales a lo largo y ancho de Europa en diferentes momentos cronológicos y en distintos entornos, estos resultados se han utilizado para argumentar que los neandertales fueron cazadores sofisticados y no carroñeros oportunistas (Richards y Schmitz, 2008). Esto apoya la visión, contraria a ideas previas (Lieberman 2007; Lieberman *et al*, 1992), de que los neandertales pudieron comunicarse entre ellos de forma eficiente, casi con total seguridad mediante el habla como sugiere su genética (Krause *et al*, 2007b), tanto como para ser capaces de planificar y llevar a cabo una caza frecuente y sistemática.

Hasta la fecha, y debido tanto a la existencia de más especímenes como a la mejor preservación del tejido esquelético, se han realizado en Europa más análisis isotópicos a humanos del Paleolítico superior que a neandertales. Muchas veces esto ha sido fruto de los proyectos de radiocarbono que han intentado realizar dataciones directas en los huesos humanos, ya que la extracción del colágeno para dataciones por ^{14}C y para análisis isotópicos es en muchos casos idéntica. Desgraciadamente, esto último también implica que en algunos de los especímenes sólo se cuenta con valores de isótopos del carbono, y no con los del nitrógeno. Se cuenta con datos publicados de al menos 47 humanos del Paleolítico medio de 23 yacimientos de diversas zonas de Europa, de distintos entornos, y situados tanto en la costa como en el interior (Figura 2b). Cronológicamente se trata de 16 individuos previos al último periodo máximo glacial (20000 BP) de entre los que se incluyen dos de antes del 30000 BP, 14 individuos gravetienses, y 23 individuos del Paleolítico superior final. En concreto, se han estudiado los individuos del Paleolítico superior de los yacimientos ingleses de Gough's Cave, Sun Hole Cave, Kendrick's Cave,

Eel Point y Paviland (Richards *et al*, 2000a, 2001, 2005; Schulting *et al*, 2005), los checos de Brno-Francouszká y Dolní Věstonice (Richards *et al*, 2001), los rusos de Kostenki, Mal'ta y Sungir (Richards *et al*, 2001), los italianos de Arene Candide (Pettit *et al*, 2003) y Grotta del Romito (Craig *et al*, 2010), los franceses de Duruthy, Cap Blanc, La Madelaine, Saint-Germain-la-Rivière, Abri Pataud, La Rochette y Cro-Magnon (Drucker y Henry-Gambier, 2005; Hayden *et al*, 1987), el croata de Sandalja (Richards y Trinkaus, 2009), el alemán de Neuessing (Grupe *et al*, 2003), el rumano de Pestera cu Oase (Trinkaus *et al*, 2003), y el catalán de Balma Guilanyà (García-Guixé *et al*, 2009). Todos los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de estos humanos del Paleolítico superior aparecen recopilados en la Tabla 2.

En general, los datos isotópicos del Paleolítico superior indican a través de los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ que la proteína animal obtenida mediante la caza, especialmente la de herbívoros terrestres, fue el principal aporte de proteína dietética para la mayoría de los humanos de este periodo. Esto implica que el consumo de recursos vegetales no fue una parte importante de la alimentación, al menos en lo que a proteínas se refiere, pudiéndose descartar la existencia de una recogida abundante de vegetales de alto contenido proteico como es el caso de los frutos secos (García-Guixé *et al*, 2009; Richards, 2002). En la Figura 3 se observa cómo muchos humanos modernos tienen valores $\delta^{15}\text{N}$ todavía más elevados que los neandertales, lo que se puede interpretar como que también los humanos modernos eran dependientes de la carne animal. También se puede observar cómo $\delta^{13}\text{C}$ va desplazándose hacia valores más positivos en el caso de los humanos modernos en comparación con los neandertales, y que el valor $\delta^{15}\text{N}$ es más constante entre los neandertales que entre los humanos del Paleolítico superior.

Por otro lado, y a diferencia de lo visto para los neandertales, los valores de carbono y nitrógeno entre los humanos modernos sugieren que la pesca y el subsiguiente aporte de proteína de origen acuático tanto marino (enriquecida en ^{15}N y ^{13}C) como de agua dulce (enriquecida en ^{15}N) fue en algunas circunstancias una fuente importante de alimentación. Esto confirma que los humanos modernos ya desde un inicio poseían una diversificación en la base de los recursos alimentarios no vista entre los neandertales, lo que implica que no dependerían para su subsistencia de un tipo de recurso concreto (Richards y Trinkaus, 2009). Esto último se ve sobre todo entre los humanos modernos más antiguos estudiados, en los cuales la impronta isotópica denota un consumo importante de recursos de agua dulce; o entre algunos de los humanos gravetienses y del final del Paleolítico superior, que presentan una impronta isotópica marcada por un consumo nada despreciable de proteína de origen marino.

Las diferencias de valores existentes en el Paleolítico superior, especialmente en su fase final, indican que las pautas económicas de las poblaciones de humanos anatómicamente modernos del Pleistoceno superior varían tanto entre zonas geográficas distantes como entre poblaciones cercanas. Ello implica tanto una capacidad de adaptación importante de éstos al medio como una variabilidad nada despreciable en sus pautas alimentarias y de actividad. Esto demuestra que hubo diversas adaptaciones, y queda establecido un modelo de subsistencia claramente no tan especializado como el de las pobla-

ciones neandertales. Por tanto, el humano moderno se adaptaría mejor a los cambios climáticos, de flora y de fauna, obteniendo así un "triunfo" adaptativo frente al neandertal en el tránsito del Paleolítico medio al Paleolítico superior en Eurasia, fomentando también su expansión por todo el planeta.

En cualquier caso aún hacen falta más resultados para completar dicha visión. Especialmente necesario es poder contar con resultados de neandertales que vivieron en zonas meridionales más templadas, así como ampliar las muestras de humanos modernos paleolíticos del entorno mediterráneo. En esta línea, en breve saldrán publicados los resultados de varios yacimientos paleolíticos tanto de la península ibérica como de la península itálica. Estos resultados definirán para los neandertales del sur una rigidez trófica alimentaria no tan marcada como la vista en los individuos del norte al mostrar el consumo de recursos de agua dulce y de recursos vegetales. Respecto a los humanos modernos del Paleolítico superior, definirán un consumo intensivo de recursos marinos en diversos yacimientos mediterráneos.

Bibliografía

- Ambrose S.H. (1998) Prospects for stable isotopic analysis of later Pleistocene hominid diets in West Asia and Europe. En: *Origin of Neandertals and Humans in West Asia*. Eds. Akazawa T., Aoli K. y Bar-Yosef O. Plenum Press, Nueva York. pp: 277-289.
- Arias P. (2005/2006) Determinaciones de isótopos estables en restos humanos de la región Cantábrica. Aportación al estudio de la dieta de las poblaciones del Mesolítico y el Neolítico. *MUNIBE Arqueología Antropología* 57: 359-374.
- Arias P. y Schulting R.J. (2010) Análisis de isótopos estables sobre los restos humanos de La Braña-Arintero. Aproximación a la dieta de los grupos mesolíticos de la cordillera cantábrica. En: *Los Hombres Mesolíticos de la cueva La Braña-Arintero (Valdelugeros, León)*. Coords. Vidal J.M. y Prada M.E. Diputación de León, León. pp: 130-137.
- Beauval C., Lacrampe-Cuvaubere F., Maureille B. y Trinkaus, E. (2006) Direct radiocarbon dating and stable isotopes of the Neandertal femur from Les Rochers de Villeneuve. *Bulletins et Memoires de la Societe d'Anthropologie de Paris* 18: 35-42.
- Bocherens H. y Drucker D. (2003) Reconstructing Neandertal diet from 120,000 to 30,000 BP using carbon and nitrogen isotopic abundances. En: *Le rôle de l'environnement dans les comportements des chasseurs-cueilleurs préhistoriques* Eds. Patou-Mathis M. y Bocherens H. British Archaeopress, Oxford. pp: 1-7.
- Bocherens H., Billiou D., Patou-Mathis M., Otte M., Toussaint M., Bonjean D. y Mariotti, A. (1999) Palaeoenvironmental and palaeodietary implications of isotopic biogeochemistry of late interglacial Neandertal and mammal bones in Scladina Cave (Belgium). *Journal of Archaeological Science* 26: 599-607.
- Bocherens H., Toussaint M., Billiou D., Patou-Mathis M., Bonjean D., Otte M., Mariotti A. (2001) New isotopic evidence for dietary habits of Neandertals from Belgium. *Journal of Human Evolution* 40: 497-505.
- Bocherens H., Drucker D., Billiou D., Patou-Mathis M., Vandermeersch B. (2005) Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Césaire I Neanderthal: review and use of a multi-source mixing model. *Journal of Human Evolution* 49: 71-87.
- Brown T.A., Nelson D.E., Vogel J.S. y Southon (1988) Improved Collagen Extraction by Modified Longin Method. *Radiocarbon* 30: 171-177.
- Chisholm B.S., Nelson D.E. y Schwarcz (1982) Stable carbon isotope ratios as a measure of marine versus terrestrial protein in ancient diets. *Science* 216: 1131-1132.
- Craig O.E., Biazzo M., Colonese A.C., Di Giuseppe Z., Martínez-Labarga C., Lo Vetro D., Lelli R., Martine F. y Rickards O. (2010) Stable isotope analysis of Late Upper Palaeolithic human and faunal remains from Grotta del Romito (Cosenza), Italy. *Journal of Archaeological Science* 37: 2504-2512.
- De Niro M. (1985) Postmortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *Nature* 317: 806-809.
- De Niro M. y Epstein S. (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 49: 97-115.
- De Niro M. y Epstein S. (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495-506.
- Deines P. (1980) *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*. Ed. Elsevier Science and Technology. Nueva York. 554 pp.
- Drucker D. y Henry-Gambier D. (2005) Determination of the dietary habits of a Magdalenian woman from Saint-Germain-la-Rivière in southwestern France using stable isotopes. *Journal of Human Evolution* 49: 19-35.
- Feranec R., García N., Díez J.C. y Arsuaga, J.L. (2010) Understanding the ecology of mammalian carnivores and herbivores from Valdegoba cave (Burgos, northern Spain) through stable isotope analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 263-272.
- Fizet M., Mariotti A., Bocherens H., Lange-Badre B., Vandermeersch B., Borel J.P. y Bellon G. (1995) Effect of diet, physiology and climate on carbon and nitrogen isotopes of collagen in a late Pleistocene anthropic paleoecosystem (France, Charente, Marillac). *Journal of Archaeological Science* 22: 67-79.
- Fuller B.T., Márquez-Grant N. y Richards M.P. (2010) Investigation of Diachronic Dietary Patterns on the Islands of Ibiza and Formentera, Spain: Evidence from Carbon and Nitrogen Stable Isotope Ratio Analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 143: 512-522.
- García-Guixé E., Martínez-Moreno J., Mora R., Núñez M. y Richards M.P. (2009) Stable isotope analysis of human and animal remains from the Late Upper Palaeolithic site of Balma Guilanyà, southeastern Pre-Pyrenees, Spain. *Journal of Archaeological Science* 36: 1018-1026.
- García-Guixé E., Subirà M.E. y Richards M.P. (2006) Paleodiets of humans and fauna from the Spanish Mesolithic site of El Collado. *Current Anthropology* 47: 549-556.

- García-Guixé E., Subirà M.E. y Richards M.P. (2004): Régime et société d'après l'analyse des isotopes stables: l'exemple de la population de «Can Reinés» (Mallorca, Espagne, 600 ap. J.C.). *Anthropos* 7: 171-176.
- Grupe G., Mikić Ž., Peters J., Manhart H. (2003) Vertebrate food webs and subsistence strategies of Meso and Neolithic populations of Central Europe. En: *Decyphering ancient bones. The research potential of bioarchaeological collections*. Eds. Grupe G. y Peters J. Rahden, Leidorf. pp: 193-213.
- Hayden B., Chisholm B., Schwarcz H. (1987) Fishing and foraging: Marine resources in the Upper Paleolithic of France". En: *The Pleistocene Old World: Regional Perspectives*. Ed. Soffer O. Plenum Press, Nueva York. pp: 279-291.
- Higham T., Bronk-Ramsey C., Karavanic I., Smith F.H. y Trinkaus, E. (2006) Revised direct radiocarbon dating of the Vindija G₁ Upper Paleolithic Neandertals. *Proceedures of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 553-557.
- Hublin J.J., Weston D., Gunz P., Richards M., Roebroeks W., Glimmerveen J. y Anthonis, L. (2009) Out of the North Sea: the Zeeland Ridges Neandertal. *Journal of Human Evolution* 57: 777-785.
- Iacumin P., Nikolaev V. y Ramigni M. (2000) C and N stable isotope measurements on Eurasian fossil mammals, 40000 to 10000 years BP: Herbivore physiologies and palaeoenvironmental reconstruction. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 163: 33-47.
- Jim S., Jones V., Ambrose S.H. y Evershed R.P. (2006) Quantifying dietary macronutrient sources of carbon for bone collagen biosynthesis using natural abundance stable carbon isotope analysis. *British Journal of Nutrition* 95: 1055-1062.
- Katzenberg M.A. (2008) Stable Isotope Analysis: A tool for studying past diet, demography, and life history. En: *Biological Anthropology of the Human Skeleton*. Eds. Katzenberg M.A. y Saunders S.R. Wiley, New Jersey. pp: 413-441.
- Krause J., Orlando L., Serre D., Viola B., Prüfer K., Richards M.P., Hublin J.J., Hänni C., Derevianko A.P. y Pääbo, S. (2007a) Neanderthals in central Asia and Siberia. *Nature* 449: 902-904.
- Krause J., Lalueza-Fox C., Orlando L., Enard W., Green R.E., Burbano H.A., Hublin J.J., Hänni C., Fortea J., de la Rasilla M., Bertanpetit J., Rosas A. y Pääbo, S. (2007b) The derived FOXP2 variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals. *Current Biology* 17: 1908-1912.
- Lieberman P. (2007) Current views on Neanderthal speech capabilities: A reply to Boe et al. (2002). *Journal of Phonetics* 35: 552-563.
- Lieberman P., Laitman J.T., Reidenberg J.S. y Gannon P.J. (1992) The anatomy, physiology, acoustics and perception of speech: essential elements in analysis of the evolution of human speech. *Journal of Human Evolution* 23: 447-467.
- Longin R. (1971) New Method of Collagen Extraction for Radiocarbon Dating. *Nature* 230: 241-242.
- Márquez-Grant N., Fuller B.T. y Richards M.P. (2003) Análisis de patrones de dieta en restos humanos de la isla de Ibiza a partir del contenido de los isótopos estables de carbono, nitrógeno y azufre En: *Antropología y Biodiversidad*. Eds. Aluja M.P., Malgosa A. y Nogués R. Bellaterra, Barcelona. pp. 352-356.
- McClure S., García O., Roca de Togores C., Culleton B. y Kenett D. (2011) Osteological and paleodietary investigation of burials from Cova de la Pastora, Aicante, Spain. *Journal of Archaeological Science* 38: 420-428.
- Minagawa M. y Wada E. (1984) Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48: 1135-1140.
- Pettitt P.B., Richards M.P., Maggi R. y Formicola V. (2003) The Gravettian burial known as the Prince ("Il Principe"): new evidence for his age and diet. *Antiquity* 77: 15-19.
- Richards M.P. (2002) A brief review of the archaeological evidence for Paleolithic and Neolithic subsistence. *European Journal of Clinical Nutrition* 56: 1270-1278.
- Richards M.P. y Schmitz R.W. (2008) Isotope evidence for the diet of the Neanderthal type specimen. *Antiquity* 82: 553-559.
- Richards M.P. y Trinkaus E. (2009) Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *Proceedures of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 16034-16039.
- Richards M.P., Jacobi R., Currant A., Stringer C., Hedges R.E.M. (2000a) Gough's Cave and Sun Hole Cave human stable isotope values indicate a high animal protein diet in the British Upper Paleolithic. *Journal of Archaeological Science* 27: 1-3.
- Richards M.P., Pettitt P.B., Trinkaus E., Smith F.H., Paunovic M. y Karavanic I. (2000b) Neandertal diet at Vindija and Neandertal predation: The evidence from stable isotopes. *Proceedures of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 7663-7666.
- Richards M.P., Pettitt P.B., Stiner M.C. y Trinkaus E. (2001) Stable isotope evidence for increasing dietary breadth in the European mid-Upper Paleolithic. *Proceedures of the National Academy of Science of the United States of America* 98: 6528-6532.
- Richards M.P., Jacobi R., Cook J., Pettitt P.B. y Stringer C.B. (2005) Isotope evidence for the intensive use of marine foods by Late Upper Paleolithic humans. *Journal of Human Evolution* 49: 390-394.
- Richards M.P., Taylor G., Steele T., McPherron S.P., Soressi M., Jaubert J., Orschiedt J., Mallye J.B., Rendu W. y Hublin J.J. (2008) Isotopic dietary analysis of a Neanderthal and associated fauna from the site of Jonzac (Charente-Maritime), France. *Journal of Human Evolution* 55: 179-185.
- Robins S.P. y New S.A. (1997) Markers of bone turnover in relation to bone health. *Proceedings of the Nutrition Society* 56: 903-914.
- Salazar-García D.C. (2009) Estudio de la dieta en la población neolítica de Costamar. Resultados preliminares de análisis de isótopos estables de C y N. En: *Torre la Sal (Ribera de Cabanes, Castellón): Evolución del paisaje antrópico desde la Prehistoria hasta el Medioevo*. Coord. Flors E. Diputación de Castellón, Castelló. pp. 411-418.
- Salazar-García D.C. (2011) Aproximación a la dieta de la población neolítica de La Vital a través del análisis de isótopos estables del carbono y del nitrógeno sobre restos óseos. En: *La Vital (Gandia, Valencia). Vida y muerte en la desembocadura del Serpis durante el III y el I milenio a.C.* Eds. Pérez-Jordá G., Bernabeu Aubán J., Carrión Marco Y., García-Puchol O., Molina Balaguer Ll. y Gómez Puche M. Servicio de Investigaciones Prehistóricas, València. pp. 139-143.

Salazar-García D.C., Vives-Ferrándiz J., Fuller B.T. y Richards M.P. (2010) Alimentación estimada de la población del Castellet de Bernabé (ss. V-III a.C.) mediante el uso de ratios de isótopos estables de C y N. *Saguntum* Extra, 9: 317-326.

Schoeller D.A. (1999) Isotope Fractionation: Why Aren't We What We Eat? *Journal of Archaeological Science* 26: 667-673.

Schulting R.J., Trinkaus E., Higham T., Hedges R.E.M., Richards M.P. y Cardy, B. (2005) A Mid-Upper Paleolithic human humerus from Eel Point, South Wales, UK. *Journal of Human Evolution* 48: 493-505.

Smith F.H., Trinkaus E., Pettitt P.B., Karavanic I. y Paunovic M. (1999) Direct radiocarbon dates for Vindija G₁ and Velika Pecina Late Pleistocene hominid remains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 12281-12286.

Trinkaus E., Moldvan O., Milota S., Bilgar A., Sarcina L., Athreya S., Bailey S.E., Rodrigo R., Mircea G., Higham T., Bronk Ramsey C. y Van der Plicht, J. (2003) An early modern human from the Pesteta cu Oase, Romania. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 11231-11236.

Van Klinken G.J. (1999) Bone Collagen Quality Indicators for Palaeodietary and Radiocarbon Measurements. *Journal of Archaeological Science* 26: 687-695.

Van Strydonck M., Boudin M., Ervynck A., Orvay J. y Borms H. (2005) Spatial and temporal variation of dietary habits during the prehistory of the Balearic Islands as reflected by ¹⁴C, ^δ¹⁵N and ^δ¹³C analyses on human and animal bones. *Mayurqa* 30: 523-541.

Figura 1. Valores ^δ¹³C y ^δ¹⁵N de ecosistemas típicos (lacustre-fluvial, marino y terrestre).

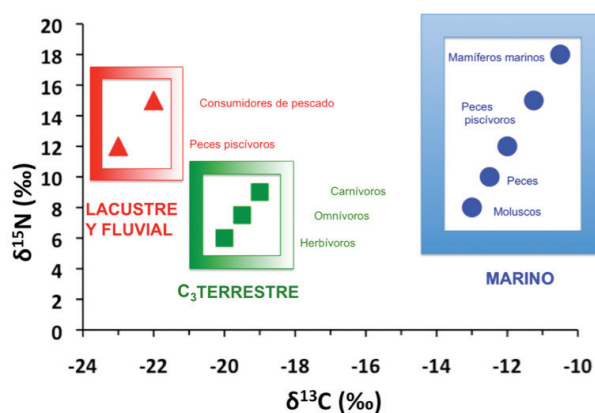


Figura 3. Valores ^δ¹⁵N y ^δ¹³C de neandertales del Paleolítico medio y humanos modernos del Paleolítico superior europeos.

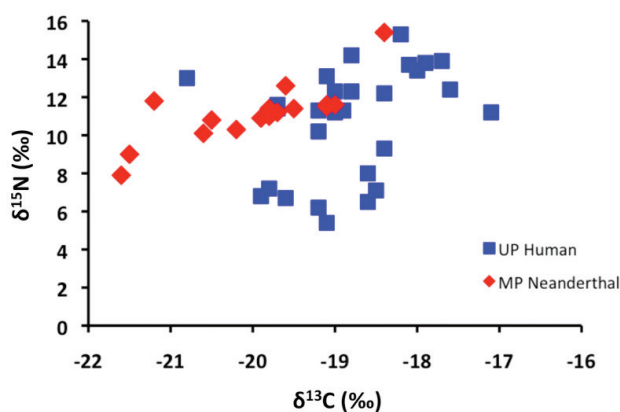


Figura 2. Localización de los yacimientos con (a) neandertales y (b) humanos modernos del Paleolítico analizados.



Tabla 1. Valores $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y datación de restos neandertales (en letra itálica aparecen los especímenes que no reúnen los criterios de calidad del colágeno).

YACIMIENTO/INDIVIDUO	DATACIÓN	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Cueva de Awirs	35000 - 40000 BP	-19.6	12.6
Jonzac	ca. 40000 BP	-19.7	11.2
<i>Les Pradelles 9</i>	<i>40000 - 45000 BP</i>	<i>-20.2</i>	<i>9.3</i>
Les Pradelles 10	40000 - 45000 BP	-19.1	11.6
Les Pradelles M300	40000 - 45000 BP	-19.1	11.5
Les Pradelles M400	40000 - 45000 BP	-19.5	11.4
<i>Les Pradelles M100</i>	<i>40000 - 45000 BP</i>	<i>-21.8</i>	<i>8.4</i>
Kleine Feldhofer Grotte Nea1	39900 ± 620 BP	-21.5	9.0
Kleine Feldhofer Grotte NN1	39240 ± 670 BP	-21.6	7.9
Okladnikov	37800 ± 450 BP	-19.1	12.9
Les Rochers de Villeneuve	ca. 45000 BP	-19.0	11.6
Saint-Césaire	ca. 36000 BP	-19.8	11.4
Scladina SC18800	80000 - 130000 BP	-19.9	10.9
Scladina MT500	ca. 40000 BP	-21.2	11.8
Cueva de Spy	35000 - 40000 BP	-19.8	11.0
Vindija 207	29080 ± 400 BP	-20.5	10.8
Vindija 208	32400 ± 800 BP	-20.2	10.3
Zeeland	45000-25000 BP	-20.6	10.1

Tabla 2. Valores $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y datación de humanos del Paleolítico superior europeo.

YACIMIENTO/INDIVIDUO	DATACIÓN	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Abri Pataud	ca. 18000 BP	-20.4	*
Abri Pataud	ca. 18000 BP	-19.9	*
Abri Pataud	ca. 18000 BP	-20.3	*
Abri Pataud	ca. 18000 BP	-20.0	*
Arene Candide	23440 ± 190 BP	-17.6	12.4
Balma Guilanyà	11095 ± 195 BP	-19.6	6.7
Balma Guilanyà	10195 ± 255 BP	-19.9	6.8
Brno-Francouzka 2	23680 ± 200 BP	-19.0	12.3
Cap Blanc	ca. 12000 BP	-18.8	*
Cro-Magnon	ca. 25-30000 BP	-19.4	*
Cro-Magnon	ca. 25-30000 BP	-19.5	*
Cro-Magnon	ca. 25-30000 BP	-19.6	*
Cro-Magnon	ca. 25-30000 BP	-19.9	*
Dolni Vestonice 35	22840 ± 200 BP	-18.8	12.3
Duruthy	ca. 11150 BP	-19.4	*
Eel Point	24470 ± 110 BP	-19.7	11.4
Gough's Cave	11820 ± 120 BP	-18.6	8.0
Gough's Cave	ca. 12000 BP	-18.5	7.1
Gough's Cave	12300 ± 100 BP	-18.6	6.5
Gough's Cave	11700 ± 100 BP	-19.1	5.4
Gough's Cave	11480 ± 100 BP	-19.2	6.2
Grotta del Romito 2	-	-20.0	10.3
Grotta del Romito 3	-	-19.3	10.1
Grotta del Romito 4	11340 ± 90 BP	-19.6	10.0
Grotta del Romito 5	10862 ± 70 BP	-19.7	9.3
Grotta del Romito 6	-	-19.5	8.9
Grotta del Romito 7	-	-19.1	9.7
Grotta del Romito 8	-	-19.5	9.7
Grotta del Romito 9	13915 ± 70 BP	-18.9	12.4
Kendrick's Cave	11760 ± 90 BP	-18.1	13.7
Kendrick's Cave	12090 ± 90 BP	-17.7	13.9
Kendrick's Cave	11930 ± 90 BP	-18.0	13.4
Kendrick's Cave	11880 ± 90 BP	-17.9	13.8
Kostenki 1	32600 ± 1,100 BP	-18.2	15.3
Kostenki 18	21020 ± 180 BP	-19.1	13.1
La Madelaine	ca. 13000 BP	-20.0	*
La Rochette	ca. 25000 BP	-17.1	11.2
Mal'ta 1	19880 ± 160 BP	-18.4	12.2
Neuessing	16200 cal BC	-19.7	11.6
Pestera cu Oase	34950 + 990 -890 BP	-18.8	14.2
Paviland 1	25840 ± 280 BP	-18.4	9.3
Saint-Germain-la-Riviere	15780 ± 200 BP	-19.2	10.2
Sandalja	11025 ± 60 BP	-20.8	13.0
Sun Hole Cave	12210 ± 160 BP	-19.8	7.2
Sunghir 1	22930 ± 200 BP	-19.2	11.3
Sunghir 2	23830 ± 220 BP	-19.0	11.2
Sunghir 3	24100 ± 240 BP	-18.9	11.3