

سازگاری آناتومیک انسان نئاندرتال در محیط‌های توپوگرافی ناهمگون: مدلی برای جستجوی کنام‌های زیستی آنها در سرزمین ایران

سید امیرعلی هاشمی نژاد^{۱,۲*}، سامان ح. گوران^{۳,۴}

- ۱- دانشجوی کارشناسی زمین شناسی، گروه زمین شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران
- ۲- عضو، بنیاد پژوهش‌های پارینه سنگی دیار مهر، ایران
- ۳- رئیس بنیاد پژوهش‌های پارینه سنگی دیار مهر، ایران
- ۴- پژوهشگر ارشد، مؤسسه پیش از تاریخ، دانشگاه کلن، کلن، آلمان

Email: s.a.hasheminezhad@mail.um.ac.ir

sguran@uni-koeln.de

چکیده

نئاندرتال‌ها یک گونه یا زیرگونه منقرض شده از انسان‌های باستانی هستند که از حدود ۴۳۰,۰۰۰ تا ۴۰,۰۰۰ سال پیش در سراسر اروپای غربی و بخش‌هایی از آسیا زندگی می‌کردند. هرچند این زیرگونه انسانی بسیار به انسان مدرن شیوه است؛ اما آناتومی آنها تفاوت‌هایی با ما داشته است. برای مثال آن‌ها دارای استخوان‌های ضخیمتر و عضلات قوی‌تر بودند که نشان دهنده ساخت و سرد اقلیمی است. در این مقاله کوتاه به ارائه مدلی برای ردیابی کنام‌های نئاندرتال در فلات ایران می‌پردازیم. رویکرد ما عوامل مختلفی را شامل می‌شود، از جمله توزیع مکان‌های پارینه سنگی مرتبط با بقایای نئاندرتال، ویژگی‌های ژئومورفولوژیکی (توپوگرافی ناهمگون) در مناطقی که می‌زیسته‌اند، و سرانجام ویژگی‌های آناتومیکی نئاندرتال‌ها با تأکید بر اندام‌های حرکتی برای سطوح پرشیب سطح زمین.

کلیدواژه‌ها: فلات ایران، کوهستان زاگرس، همو نئاندرتال، آناتومی، توپوگرافی ناهمگون

Neanderthal anatomical adaptability in the high contrast topographic environments: a model for tracing their ecological niche on the Iranian Plateau

Seyed Amirali Hasheminezhad^{1,2*}, Saman H. Guran^{3,4}

1- BSc student in Geology, Department of Geology, Faculty of Science, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran

2- Member, Diyarmehr Institute for Paleolithic Research, Iran

3- Senior Researcher, Institute for Prehistoric Archaeology, University of Cologne, Cologne, Germany

4- Head of Diyarmehr Institute for Paleolithic Research, Iran

Email: s.a.hasheminezhad@mail.um.ac.ir
sguran@uni-koeln.de

Abstract

Neanderthals are an extinct species or subspecies of archaic humans who lived across western Europe and parts of Asia from approximately 430,000 to 40,000 years ago. Neanderthals had robust body, with a prominent brow ridge, a larger braincase, and a wide nose. They were well-adapted to cold climates. In this short article, we present a model for tracing the Neanderthal niches on the Iranian Plateau. Our approach incorporates various factors, including the distribution of Paleolithic occupations associated with Neanderthal remains, geomorphological characteristics (high contrast topography) around them, and the anatomical features of Neanderthals.

Keywords: Iranian Plateau, Zagros Mountains, *Homo neanderthalensis*, Anatomy, high contrast topography

مقدمه

انسان ریخت نئاندرتال (*Homo neanderthalensis*) از لحاظ تبار شناسی ژنتیکی (Phylogenetically) گونه‌ای از انسان‌های باستانی (Archaic humans) محسوب می‌شوند. گرچه الگوی تکاملی آنها مورد بحث است (Dean et al., 1998; Hublin, 2009; Rosas et al., 2019)، اما بر اساس ویژگی‌های آناتومیک آنها احتمالاً حدود ۴۳۰ هزار سال قبل در هومینین‌های سیما دل هوئوس (Sima de los Huesos) در اسپانیا فرگشت یافته‌اند (Arsuaga et al., 2014, 2015) و سپس در گستره وسیع جغرافیایی از غرب اروپا تا آسیای جنوب غربی و تا بخش‌هایی از کوهستان آلتای پراکنده شده‌اند. نئاندرتال‌ها در حدود ۴۰ هزار سال پیش، به دلایل نه چندان مشخص انقراض یافت‌اند (Higham et al., 2014). ویژگی‌های فیزیولوژیک و رفتاری نئاندرتال‌ها به گونه‌ای بوده است که قادر بوده‌اند چندین دوره‌ی یخ‌بندان از میانه پلیستوسن تا اواخر آن دوام آورند (Bar-Yosef, 2013). بدنهای نئاندرتال‌ها از جمله قابلیت‌های انعطاف‌پذیری رفتاری (Behavioral Resilience) و به گونه‌ای سازگاری یافته بودند که امکان تطبیق با شرایط آب‌وهوای سخت را داشته‌اند (Helmuth, 1998). بقایای باستان‌شناسی کشف شده از محوطه‌های باستانی همراه با اسکلت آنها، از جمله ابزارهای سنگی و بقایای

جانوری، نشان می‌دهند که آن‌ها فرهنگی نسبتاً پیشرفته داشتند (Brown et al., 2011) و قادر به ساخت پناهگاه، لباس، و ابزارهای پیشرفته‌ای از مواد خامی به جز سنگ، مانند استخوان و چوب بودند (Hardy et al., 2013). مطالعات گسترده روی رفتار تعذیبه‌ای نناندرتال‌ها نشان داده است که استراتژی‌های پیشرفته و متنوعی برای بقا داشتند. به طور کلی، شکار متنوع حیوانات نیازمند «دانش نظری و عملی، تجربه، و شکل گیری سنت‌ها بوده و حافظه ایجاد می‌کند، و جامعه را با افزایش آنسجام و همکاری اجتماعی شکل می‌دهد» (Patou-Mathis, 2000). با توجه به این اطلاعات پیرامون آنها، DNA، گستره‌ی وسیع جغرافیایی و ویژگی‌های اجتماعی-رفتاری نناندرتال‌ها، مشخص شده است که توان بالای آن‌ها برای سازگاری با محیط و انعطاف پذیری، یکی از عوامل مهم بقای بلندمدت این انسان ریخت بوده است (Heydari-Guran et al., 2023). نناندرتال‌ها از فن آوری ساخت ابزار سنگی خاصی به نام موستری (Mousterian) بهره می‌برند. این نوع ابزارهای سنگی تقریباً یکی از ساخته‌های آنها بوده و می‌توان وجود آنها در یک منطقه نشانه حضور انسان‌های نناندرتال در منطقه بزرگ غرب اوراسیا محسوب گردد، هر چند موارد استثنایی نیز گزارش شده است. نناندرتال‌ها نزدیک ترین خویشاوندان انسان خردمند (Homo sapience) بودند و شواهد ژنتیکی نشان می‌دهند که در اوخر پلیستوسن در بخش‌های غربی اوراسیا با انسان خردمند همیزیستی داشته و گاه به گاه با هم آمیزش داشته‌اند، به شکلی که تمام انسان‌های امروزی خارج از قاره آفریقا میزان بالغ بر ۱ تا ۴ درصد ژنوم نناندرتال‌ها را حامل هستند (Green et al., 2010). تحقیقات مختلف زمان در هم آمیختگی این دو گونه را فازهای مختلف اواخر پلیستوسن عنوان می‌کنند اما برخی گزارشات نشان از این دارد منطقه خاور میانه و به ویژه غرب فلات ایران، محلی با پتانسیل بالا برای تماس این دو زیر گونه‌ی انسانی بوده است (Heydari-Guran et al., 2024).

شواهد حضور انسان نناندرتال در سرزمین ایران

مطالعات و تحقیقات باستان‌شناسی در فلات ایران حاکی از حضور گسترده انسان نناندرتال در مناطق غربی و شمال غربی فلات ایران در امتداد کوهستان زاگرس است. تا به حال شواهد سنگواره‌ای سه نناندرتال در بخش‌های داخلی مرز سیاسی ایران و ده مورد در غار شانیدر در منطقه شمالی کردستان عراق، در فاصله اندکی از مرز ایران به دست آمده است (Stewart, 1959.; Trinkaus and Biglari, 2006; Pomeroy et al., 2017; Zanolli et al., 2019; Heydari-Guran et al., 2021). تمامی یافته‌ها در سامانه نامهواری زاگرس واقع هستند. بقایای سه نناندرتال بدست آمده در ایران متعلق به بخش زاگرس غرب مرکزی در استان کرمانشاه هستند. اولین بار کارلتون کون (Coon 1951) از کشف بقایای انسان‌های پارینه سنگی از بیستون کرمانشاه گزارش کرد؛ طی بررسی دوباره، آن را مربوط به بقایای فیزیکی نناندرتال دانسته‌اند (Trinkaus and Biglari, 2006). نمونه دیگر بقایایی از دندان یک نناندرتال ۸ ساله از غار و زمرة منطقه کرمانشاه گزارش شده است (Zanolli et al., 2019). پژوهشی دیگر (Heydari-Guran et al., 2021) خبر از کشف دیگری از بقایای انسان نناندرتال در کرمانشاه داشت. یک دندان شیری متعلق به کودکی بین ۶ تا ۹ ساله در پناه گاه صخره‌ای باوه یوان در حاشیه کوهستان یوان کوه در امتداد صخره‌های پرشیب بلوک زمین شناسی بیستون شاهو همراه با ابزارهای سنگی موستری و بقایای جانوری متنوع گاو و گوسفند سانان بود (Heydari-Guran et al., 2023). تمامی این بقایای نناندرتال‌ها مربوط به محدوده زمانی حدودی ۸۰ تا ۴۰ هزار سال پیش هستند (همان).

آناتومی انسان نناندرتال با تأکید بر ویژگی‌های مچ پا

دیدگاه‌های پیشین پیرامون فرایند‌های سازگاری‌های آناتومیک نناندرتال‌ها منطبق بر تأثیر اقلیم سرد بر آنها بود و بر اساس قوانین آلن (Allen) و برگمن (Bergmann) توصیف شده است (Higgins and Ruff, 2011). بر اساس قانون برگمن، موجودات عرض‌های جغرافیایی بالاتر و مناطق سردتر باید بزرگتر و ضخیم تر باشند تا گرما را در کالبد خود بهتر حفظ کنند. همچنین قانون آلن نیز بیان می‌کند که برخی از اندام‌های آنان کوتاه‌تر و ضخیم تری خواهند داشت و در حقیقت تاکید هر دو قانون بر کاهش نسبت سطح به حجم درجه حفظ هرچه بیشتر گرماست (Shelomi and Zeuss, 2017). به عنوان مثال طول کوتاه‌تر اندامها (shorter total limb lengths) و نسبتهای دیستال اندامها (distal limb proportions)، تنه‌های پهن (wide trunks)، لگن‌های (pelvis) گسترش یافته و کلیت ساختار قوی و تنمند آنها (overall robusticity) از جمله این ویژگی‌ها هستند (Trinkaus, 1981; Ruff, 1994; Holliday, 1997; Holliday, 1999). با این حال پژوهش‌های جدید پیرامون جغرافیایی زیستی دیرینه نناندرتال‌ها در ارتباط با تغییرات اقلیمی پلیستوسن نشان می‌دهند که آنها لزومنا جانورانی سازگارشده با اقلیم سرد نیستند (Yaworsky et al., 2024).

هرچند که در سالهای اخیر گرایش‌هایی به توصیف ویژگی‌های آناتومیک نناندرتال‌ها جهت سازگاری برای حرکت در محیط‌های پرشیب ایجاد شده است اما تحلیل‌های مرتبط با ریخت شناسی حرکتی نناندرتال‌ها (locomotion) کمتر رایج هستند؛ و از میان آن‌ها، مطالعاتی که به نقش ریخت شناسی زمین پردازند نیز بسیار نادر است. برخی ویژگی‌های ساختاری اسکلت نناندرتال‌ها ممکن است با جابجایی مکرر در زمین‌های ناهموار (uneven terrain) مرتبط باشد. به عنوان مثال، ضخامت بیشتر کشکک (patellar thickness) و جابجایی خلفی بر جستگی مفصلی استخوان دراز ساق پا (posteriorly displaced tibial condyles) به طور مشترک احتمالاً مزیت مکانیکی (mechanical advantage) عضلات چهارسر ران (quadriceps muscles) را از طریق افزایش بازوی گشتاور (moment arm) بیشتر کرده‌اند؛ همان‌طور که شاخص‌های کرووال (crural) پایین (نسبت طول درشت نی به استخوان ران) به این مزیت افزوده است (Trinkaus, 1986; Miller and Gross, 1998; Trinkaus and Rhoads, 1999).

منبسط کننده زانو (knee extensors) در مرحله ابتدایی گام در چرخه راه رفت (early stance phase of the gait cycle) در زمین های شیب دار و ناهموار کمک کردند (Lange et al., 1996; Muller et al., 1998; Costigan et al., 2002; Rieker et al., 2003; Nadeau et al., 2005; Lin et al., 2005). از سوی دیگر، پیشنهاد شده است که پاشنه های نسبتاً ضخیمتر (relatively long calcaneal moment) در مقایسه با طول اندامها (limb length) در نثادرتالها ممکن است گشتاور عضلات بازکننده مچ پا (tubers) را افزایش داده و در نتیجه گشتاور بیشتری (increased torque) در حین حرکت به سمت بالا در سطوح شیب دار فراهم کرده باشد (Raichlen et al., 2011).

بنگرید به تصویر ۱ (شکل ۲).

پژوهش Higgins and Ruff, 2011 نکات جدیدی پیرامون بیومکانیک عملکردی نثادرتالها و همچنین در مقایسه با گاوستان ارائه شد. علی رغم کوتاه تر بودن اندام های نثادرتالها، شاخص کرووال پایینتر در آنها باعث افزایش طول گام به ازای هر زاویه حرکتی در زمین های شیبدار میشود؛ این تاثیر با افزایش شبیه بیشتر می شود و به کاهش هزینه انرژی کمک میکند. از طرفی، کوتاه شدن بخش دستمال اندام های حرکتی آنها قابل مقایسه با سازگاری های تکاملی گاوستان است. در حقیقت ارتباط مستقیمی بین کوتاه تر شدن بخش دستمال اندام های حرکتی گاوستان و طول گام های آنها در مناطق کوهستانی وجود دارد، به نوعی که مشخصه گاوستانی در نظر گرفته می شود که در مناطق ناهموار تری زندگی می کنند و این ویژگی آنatomیک ارتباط خاصی با شرایط اقلیمی محیط زندگی آنها ندارد (Higgins and Ruff, 2011). پژوهش های سورینتینو و همکاران (2021) نیز، به بررسی تفاوت های مورفولوژیکی و بیومکانیکی استخوان "تالوس" (Talus) در نثادرتالها و هوموسایپنس (Homo sapiens) پرداخته است. به این منظور ۱۰ نمونه از نثادرتالها و ۸۱ نمونه از هوموسایپنس (شکارچی-گردار دنگان، کشاورزان و جوامع پس اصنعتی) سوردمطالعه قرار گرفتند. با استفاده از اسکن های سه بعدی و تحلیل های مورفومتری هندسی، مشخص شد که نثادرتالها به دلیل وزن بدن بیشتر و بار مکانیکی بالاتر، گردنی کوتاه تر، سری پهن تر، و تراکم استخوانی بیشتری نسبت به انسان های مدرن دارند بنگرید به تصویر ۱ (شکل ۱). این ویژگی ها نشان دهنده سازگاری با سطوح بالای فعالیت های حرکتی و بارگذاری های مکانیکی مدام است. تحلیل ساختار داخلی استخوان نیز تراکم بیشتر و درجه هی ناهمسانگردی بالاتر (Degree of Anisotropy) را در نثادرتالها نشان داد که حاکمی از حرکات شدیدتر و فشار های مکانیکی است. تمامی این مدارک حاکمی از این است که آنatomی نثادرتالها به گونه ای بوده است که توانایی خاصی از طی مسافت در شیب های بالا تر از ۴۰ درجه و احتمالاً صخره ای را داشته اند.

بحث

بر اساس مدارک کنونی به شکل بارزی حضور انسان نثادرتال در مناطق زمین ریخت خاصی در فلات ایران متمرکز است. شمال تا غرب زاگرس مرکزی منطقه ای از لحاظ توپوگرافیک به شدت پر شیب بوده که دشت های میان کوهی نسبتاً وسیعی در میانه آنها شکل گرفته است (تصویر ۱). این پدیده ریخت شناسی حاصل روند فرسایشی کارستی بر یک منطقه وسیع توالي سنگ های کربناته است که گاهی به ضخامت حدود بیش از ۳۰۰۰ متر میرسد به عنوان بخشی از توالي رسوبی زاگرس مرتفع به سن تریاس پسین - کرتاسه پسین رخمنون دارند. این سامانه در بسیاری از بخش های زاگرس از شمال آن تا جنوب به طول بیش از ۱۵۰۰ کیلومتر مشاهده می شود. وجود دشت های بسیار هموار و وسیع (برای مثال دشت میان کوهی کرمانشاه با ۴۹۰۰ کیلومتر مربع) بزرگترین دشت میان کوهی برای تمامی کوهستان زاگرس را شکل می دهد (Brookes, 1989). بر اساس مطالعات پیشین و بررسی پراکندگی دست ابزار های سنگی موستری ساخته نثادرتالها شرایط زمین ریخت ناهمواری بسیار ناهمگون ترکیبی از صخره ای پر شیب بین ۴۰ تا ۸۰ درجه در کنار دشت هموار (High contrast topography) از محیط های مورد علاقه ای آنها بوده است. این محیط دسترسی به تنوع منابع غذایی در فاصله نزدیک به هم را مهیا می ساخته است (Heydari-Guran, 2014). این شرایط در تصویر (۱) به نمایش در آمد.

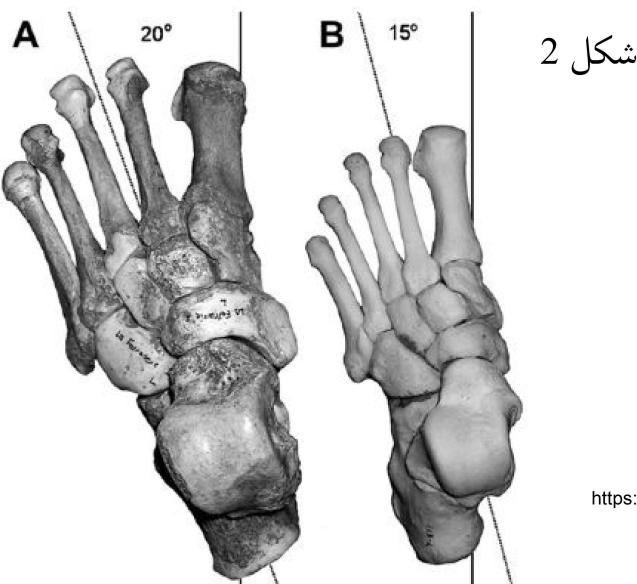
نتیجه گیری

بر اساس پراکنش مکان هایی که در فلات ایران که نثادرتالها در آن زیسته اند و همچنین ویژگی های آنatomیک آنها، برای کشف مکان های زیستی آنها، مدل پیشنهادی ما تمرکز بر بخش های زمین ریختی در فلات ایران که دارای توپوگرافی ناهمگون شدید یعنی وجود دشت هموار در کنار دامنه پرشیب صخره ای بالاتر از ۴۰ درجه است.

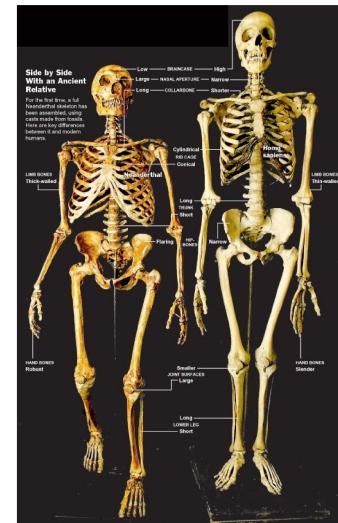
سپاسگزاری

نگارندهای این مقاله از پروفسور کریستوفر راف (Christopher Ruff)، استاد بازنشسته دانشگاه جانز هاپکیت، بابت در اختیار گذاشتن چند مقاله کاربردی پیرامون ارتباط زمین های شیبدار و سازگاری های حرکتی نثادرتالها، سپاسگزار هستیم.

^۱ مباحث بخش آنatomی این مقاله عمدها بر اساس مقاله Higgins and Ruff, 2011 است.

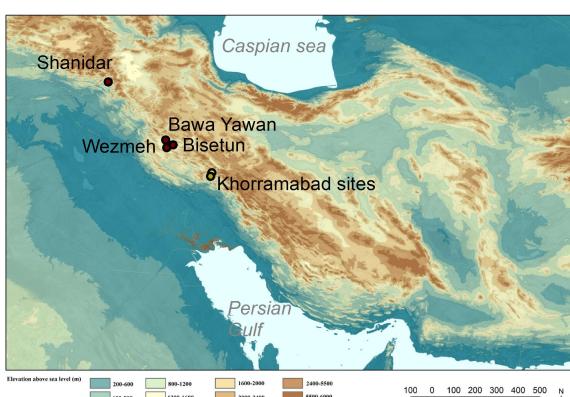


شکل ۲

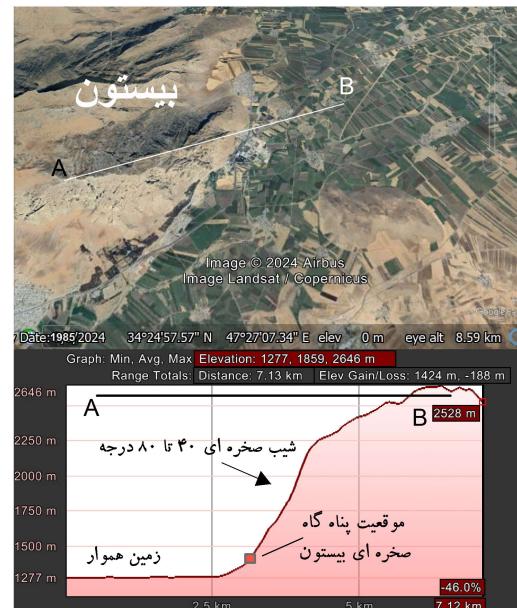


شکل ۱

<https://www.yorku.ca/kdenning/++2140%202006-7/2140-21Nov2006.htm>



شکل ۳



شکل ۴

تصویر (۱): شکل ۱. مقایسه اسکلت انسان ریخت ناندرتال و انسان مدرن. شکل ۲، مقایسه استخوان های پای ناندرتال (چپ) و انسان مدرن (راست). شکل ۳، نقشه فلات ایران و پراکندگی مکان های ناندرتال که بقایای اسکلتی (سیاه رنگ) و بقایای ابزرا سنگی عمدۀ مربوط به این گونه به دست آمده است. شکل ۴، شرایط توپوگرافیک ناهمگون به عنوان یک زیستگاه مورد علاقه ناندرتال بر اساس دسترسی به منابع غذایی و آناتومی آنها به تصویر در آمده است. منطقه به نمایش در آمده کوهستان بیستون در کرمانشاه است مکانی که اولین بقایای انسان ناندرتال در آن یافت شده است.

منابع

Aiello LC, Wheeler P., 2003. Neanderthal thermoregulation and the glacial climate. In: van Andel TH, Davies W, editors. *Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation*. Cambridge: McDonald Institute. P 147–166.

Arsuaga, J.L., Lorenzo, C., Carretero, J.-M., Gracia, A., Martínez, I., García, N., Bermúdez de Castro, J.-M., Carbonell, E., 1999. A complete human pelvis from the middle Pleistocene of Spain. *Nature* 399 (6733), 255–258.

Arsuaga, J.L., Carretero, J.-M., Lorenzo, C., Gomez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., García-González, R., Bonmatí, A., Quam, R.M., Pantoja-Perez, A., Martínez, I., Aranburu, A., Gracia-Tellez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcazar de Velasco, A., Cuenca-Bescos, G., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Postcranial

morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. Proc. Natl. Acad. Sci. 112 (37), 11524–11529.

Bar-Yosef, Ofer., 2013. "Neanderthals and Modern Humans across Eurasia." In *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 1*, edited by Takeru Akazawa, Yoshihiro Nishiaki and Kenichi Aoki, 7–20. Tokyo: Springer Japan.

Brooks, I., 1989. "The Physical Geography, Geomorphology and Late Quaternary History of the Mahidasht Project Area, Qara Su Basin, Central Western Iran," ROM Mahidasht Project Report 1, Royal Ontario Museum, Toronto.

Brown, Kimberly, Darren A. Fa, Geraldine Finlayson, and Clive Finlayson., 2011. "Small Game and Marine Resource Exploitation by Neanderthals: The Evidence from Gibraltar." In *Trekking the Shore. Changing Coastlines and the Antiquity of Coastal Settlement*, edited by Nuno F. Bicho, Jonathan A. Haws, Loren G. Davis, 247–72. New York: Springer.

Churchill SE., 2007. Bioenergetic perspectives on Neanderthal thermoregulatory and activity budgets. In: Harvati K, Harrison T, editors. *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives*. Dordrecht: Springer. P 113–134.

Coon, C. S. (1951). *Cave Explorations in Iran 1949*, Museum Monographs. Philadelphia, PA: The University Museum, University of Pennsylvania.

Costigan PA, Deluzio KJ, Wyss UP., 2002. Knee and hip kinetics during normal stair climbing. *Gait Posture* 16:31–37.

Dean, D., Hublin, J.-J., Holloway, R., Ziegler, R., 1998. On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *J. Hum. Evol.* 34, 485–508.

Green, Richard E., Johannes Krause, Adrian W. Briggs, Tomislav Maricic, Udo Stenzel, Martin Kircher, Nick Patterson et al., 2010. "A Draft Sequence of the Neanderthal Genome." *Science* 328 (5979): 710–22.

Hardy, Bruce L., Marie-Hélène Moncel, Camille Daujeard, Paul Fernandes, Philippe Béarez, Emmanuel Desclaux, Maria Gema Chacon Navarro, Simon Puaud, and Rosalia Gallotti., 2013. "Impossible Neanderthals? Making String, Throwing Projectiles and Catching Small Game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France)." *Quaternary Science Reviews* 82: 23–40. doi: 10.1016/j.quascirev.2013.09.028.

Helmuth, H., 1998. "Body Height, Body Mass and Surface Area of the Neandertals." *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*: 1–12.

Heydari-Guran, Saman. (2014). Paleolithic landscapes of Iran. BAR International Series.

Heydari-Guran S, Benazzi S, Talamo S, Ghasidian E, Hariri N, Oxilia G, Asiabani S, Azizi F, Naderi R, Safaierad R, Hublin JJ, Foley RA, Lahr MM. The discovery of an in situ Neanderthal remain in the Bawa Yawan Rockshelter, West-Central Zagros Mountains, Kermanshah. *PLoS One.*, 2021 Aug 26;16(8):e0253708. doi: 10.1371/journal.pone.0253708. PMID: 34437543; PMCID: PMC8389444.

Heydari-Guran, S., Hariri, N., Kehl, M., Asiabani, S., Azizi, F. & Ghasidian, E., 2023. Evidence of Neanderthal Resilience from Forty- Five to Thirty-Nine Thousand Years Ago at the Bawa Yawan Rockshelter, Kermanshah, Zagros, In: Bernbeck, R., Eberhardt, G. & Pollock, S. (Eds.) *Highlands Coming to Terms with the Future. Concepts of Resilience for the Study of Early Iranian Societies*. Leiden: Sidestone .

Higham, T., Douka, K., Wood, R., Ramsey, C.B., Brock, F., Basell, L., Camps, M., Arrizabalaga, A., Baena, J., Barroso-Ruiz, C., Bergman, C., Boitard, C., Boscato, P., Caparros, M., Conard, N.J., Draily, C., Froment, A., Galvan, B., Gambassini, P., Garcia-Moreno, A., Grimaldi, S., Haesaerts, P., Holt, B., Iriarte-Chiapusso, M.-J., Jelinek, A., Jordà Pardo, J.F., Maillo Fernandez, J.-M., Marom, A., Maroto, J., Menendez, M., Metz, L., Morin, E., Moroni, A., Negrino, F., Panagopoulou, E., Peresani, M., Pirson, S., de la Rasilla, M., Riel-Salvatore, J., Ronchitelli, A., Santamaría, D., Semal, P., Slimak, L., Soler, J., Soler, N., Villaluenga, A., Pinhasi, R., Jacobi, R., 2014. The timing and spatiotemporal patterning of Neanderthal disappearance. *Nature* 512, 306–309.

Higgins, R., Ruff, C., 2011). The Effects of Distal Limb Segment Shortening on Locomotor Efficiency in Sloped Terrain: Implications for Neandertal Locomotor Behavior. *American journal of physical anthropology*. 146. 336-45. 10.1002/ajpa.21575.

Holliday TW., 1997. Postcranial evidence of cold adaptation in European Neandertals. *Am J Phys Anthropol* 104:245–258.

Holliday TW., 1999. Brachial and crural indices of European late Upper Paleolithic and Mesolithic humans. *J Hum Evol* 36:549–566.

Holliday TW, Ruff CB., 2001. Relative variation in human proximal and distal limb segment lengths. *Am J Phys Anthropol* 116:26–33.

Hublin, J.J., 2009. The origin of Neandertals. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 16022–16027.

Lange GW, Hintermeister RA, Schlegel T, Dillman CJ, Steadman JR., 1996. Electromyographic and kinematic analysis of graded treadmill walking and the implications for knee rehabilitation. *J Orthop Sports Phys Ther* 23:294–301.

- Lin HC, Lu TW, Hsu HC., 2005. Comparisons of joint kinetics in the lower extremity between stair ascent and descent. *J Mech* 21:41–50.
- Miller JA, Gross MM., 1998. Locomotor advantages of Neandertal skeletal morphology at the knee and ankle. *J Biomech* 31:355–362.
- Muller R, Bisig A, Kramers I, Stussi E., 1998. Influence of stair inclination on muscle activity in normals. *J Biomech* 31:32–32.
- Nadeau S, McFadyen BJ, Malouin F., 2003. Frontal and sagittal plane analyses of the stair climbing task in healthy adults aged over 40 years: what are the challenges compared to level walking? *Clin Biomech* 18:950–959.
- Patou-Mathis, Marylène., 2000. "Neanderthal Subsistence Behaviours in Europe." *International Journal of Osteoarchaeology* 10 (5): 379–95. doi: 10.1002/1099-1212(200009/10)10:5<379::AID-OA558>3.0.CO;2-4.
- Pearson OM., 2000. Postcranial remains and the origin of modern humans. *Evol Anthropol* 9:229–247.
- Pomeroy, E. and Mirazon Lahr, M. and Crivellaro, F. and Farr, L. and Reynolds, Tim and Hunt, C. and Barker, G., 2017. Newly-discovered Neanderthal remains from Shanidar Cave, Iraqi Kurdistan, and their attribution to Shanidar 5. *Journal of Human Evolution* 111 , pp. 102-118. ISSN 0047-2484.
- Raichlen DA, Armstrong H, Lieberman DE., 2011. Calcaneus length determines running economy: implications for endurance running performance in modern humans and Neandertals. *J Hum Evol* 60:299–308.
- Riener R, Rabuffetti M, Frigo C., 2002. Stair ascent and descent at different inclinations. *Gait Posture* 15:32–44.
- Rosas, A., Bastir, M., Alarcon, J.A., 2019. Tempo and mode in the Neandertal evolutionary lineage: a structuralist approach to mandible variation. *Quat. Sci. Rev.* 217, 62–75.
- Rosas, A., Bastir, M., García-Tornero, A., 2022. Neanderthals: Anatomy, genes, and evolution. In: Romagnoli, F., Rivals, F., Benazzi, S. (Eds.), *Updating Neanderthals*. Academic Press, pp. 71–87.
- Ruff CB., 1994. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *Yearb Phys Anthropol* 37:65–107.
- Stewart, T.D., 1959. "Restoration and study of the Shanidar I Neanderthal skeleton in Baghdad, Iraq". *Year Book of the American Philosophical Society for 1958*: 274–278.
- Sankararaman, S.; Mallick, S.; Dannemann, M.; Prüfer, K.; Kelso, J.; Pääbo, S.; Patterson, N.; Reich, D. (2014). "The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans". *Nature*. 507 (7492): 354–357. Bibcode:2014Natur.507..354S. doi:10.1038/nature12961. PMC 4072735. PMID 24476815.
- Sorrentino, R., Stephens, N., Marchi, D., DeMars, L., Figus, C., Bortolini, E., Badino, F., & Saers, J., Bettuzzi, M., Boschin, F., Capecchi, G., Feletti, F., Guarneri, T., May, H., Morigi, M., Parr, W., Ricci, S., Ronchitelli, A., Stock, J., Benazzi, S. (2021). Unique foot posture in Neanderthals reflects their body mass and high mechanical stress. *Journal of Human Evolution*. 161. 103093. 10.1016/j.jhevol.2021.103093.
- Trinkaus E., 1981. Neanderthal limb proportions and cold adaptation. In: Stringer CB, editor. *Aspects of human evolution*. London: Taylor and Francis. p 187–224.
- Trinkaus E., 1986. The Neandertals and modern human origins. *Annu Rev Anthropol* 15:193–218.
- Trinkaus E, Rhoads ML., 1999. Neandertal knees: power lifters in the Pleistocene? *J Hum Evol* 37:833–859.
- Trinkaus, E., Biglari, F., 2006. Middle Paleolithic Human Remains from Bisitun Cave, Iran. *Paléorient*. Vol.32. 105-111. 10.2307/41496783.
- Yaworsky, P., Nielsen, E., Nielsen, T., 2024. The Neanderthal niche space of Western Eurasia 145 ka to 30 ka ago. *Scientific Reports*. 14. 10.1038/s41598-024-57490-4. C., Biglari, F., Mashkour, M., Monchot, H., Debue, K., Mazurier, A., Bayle, P., Le Luyer, M., Rougier, H., Trinkaus, E., Macchiarelli, R., 2019. A Neanderthal from the Central Western Zagros, Iran. Structural reassessment of the Wezmeh 1 maxillary premolar. *Journal of Human Evolution*. 135. 10.1016/j.jhevol.2019.102643.