

## Eco-cultural niche modeling of the *Homo neanderthalensis* on the central Iranian plateau

Masoud Yousefi\*

Ph.D., Department of Environmental Sciences, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Iran

(Received: Mar. 14, 2020 - Accepted: Dec. 29, 2020)

## مدل سازی آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال *Homo neanderthalensis* در فلات مرکزی ایران

مسعود یوسفی\*

دکتری، گروه محیط زیست، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۱۲/۲۴ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۱۰/۹)

### Abstract

Ecological niche models have found many applications in paleoecology, archeology and paleoanthropology. These models are based on niche theory and are used to model the distribution of species through time and space. Species distribution models use species distribution data and environmental predictors to model species distribution. In this study I used MaxEnt model, distribution records of the *Homo neanderthalensis* (Mousterian artefacts) and topographic and climatic data to reconstruct eco-cultural niche of the species on the Central Iranian Plateau. The performance of the model was assessed using the area (AUC) under the receiver operating curve (ROC). The predictive ability of the model was high (AUC = 0.827 for training and 0.813 for test data). The species past distribution model showed that there were numerous suitable patches for distribution of the species in the study area. The most continues patches were found in Yazd province, west of Semnan province and east of Isfahan province. With 48.3 percent contribution to the model, topographic heterogeneity was the most important predictor of this archaic human distribution. This is because topographic heterogeneity influences resource availability, meaning that areas with higher topographic heterogeneity provide more resources. The eco-cultural niche model predicts many suitable patches which can be target of future field excavations in the study area.

**Keywords:** Cultural niche, ecological niche, *Homo neanderthalensis*, paleoanthropology, topographic heterogeneity.

### چکیده

مدل‌های آشیان بوم‌شناختی کاربردهای فراوانی در بوم‌شناسی دیرینه، باستان‌شناسی و انسان‌شناسی دیرینه پیدا کرده‌اند. این مدل‌ها بر مبنای تئوری آشیان بوم‌شناختی هستند و برای ساخت آشیان بوم‌شناختی گونه‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرند. مدل‌های آشیان بوم‌شناختی با استفاده از اطلاعات حضور گونه‌ها و متغیرهای محیطی احتمال حضور آنها را در یک محدوده جغرافیایی معین تعیین می‌کنند. در مطالعه حاضر با استفاده از مدل مکسنت، نقاط حضور انسان نئاندرتال در فلات ایران (بر اساس مصنوعات سنگی فرهنگ موستری) و متغیرهای اقلیم گذشته و توپوگرافی، توزیع دیرینه این انسان باستانی در فلات مرکزی ایران بازسازی شد. نتایج حاصل نشان داد لکه‌های فراوانی دارای مطلوبیت بالا برای حضور گونه بوده که پیوسته‌ترین مناطق مطلوب در غرب استان سمنان، شرق اصفهان و استان یزد قرار دارند. متغیر تنوع توپوگرافی با ۴۸/۳ درصد اهمیت، مهم‌ترین عامل مؤثر بر توزیع انسان نئاندرتال تشخیص داده شد. اهمیت بالای متغیر تنوع توپوگرافی به این دلیل است که در مناطق با تنوع توپوگرافی بالاتر منابع غذایی بیشتری در دسترس است. بر اساس مدل مکسنت مناطقی در منطقه مورد مطالعه وجود دارند که دارای مطلوبیت بالا برای حضور انسان نئاندرتال بوده اما تا کنون آثاری از حضور نئاندرتال‌ها در آنها یافت نشده است. بنابراین مدل حاضر که مدل آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال در ایران مرکزی نامیده می‌شود، می‌تواند راهنمایی برای انتخاب مناطق با اولویت بالا برای پایش‌های صحرائی به منظور یافتن آثار نئاندرتال‌ها در فلات مرکزی ایران باشد.

**واژه‌های کلیدی:** آشیان بوم‌شناختی، آشیان فرهنگی، انسان نئاندرتال، انسان‌شناسی دیرینه، تنوع توپوگرافی.

## مقدمه

گونه انسان نئاندرتال نزدیک‌ترین خویشاوند انسان امروزی تلقی می‌شود (Green *et al.*, 2010; Higham *et al.*, 2014; Gómez-Robles, 2019). با این وجود دانش ما درباره این گونه انسانی اندک بوده به شکلی که حتی زمان پیدایش آن به‌طور دقیق مشخص نشده است. نتایج مطالعات اخیر نشان داده، گونه انسان نئاندرتال در حدود ۸۰۰۰۰۰-۱۲۰۰۰۰۰ سال پیش از تبار انسان‌های امروزی جدا شده است (Gómez-Robles, 2019). این بازه زمانی بسیار پیش‌تر از آن است که در مطالعات سال‌های قبل تخمین زده شده است (Green *et al.*, 2010). بر اساس شواهد موجود این گونه در حدود ۴۰۰۰۰ سال پیش منقرض شده (Higham *et al.*, 2014) و دلیل انقراض آنها یکی از چالش برانگیزترین ابهامات بوده و دلایل مختلفی مانند تغییرات اقلیمی و رقابت با انسان مدرن برای انقراض آن ارائه شده است (Higham *et al.*, 2014; Staubwasser *et al.*, 2018; Melchionna *et al.*, 2018).

منشا انسان نئاندرتال اروپا بوده هرچند توزیع آن به اروپا محدود نبوده و شواهد محکمی نیز از حضور گونه در قاره آسیا ارائه شده است (Heydari-Guran, 2014; Vahdati Nasab & Ariamanesh, 2019; Zanolli *et al.*, 2015). در آسیا، فلات ایران از جایگاه ویژه‌ای برخوردار بوده و یکی از مهمترین مناطق حضور آن محسوب می‌شود (Heydari-Guran, 2014; Vahdati Nasab *et al.*, 2013; Bazgir *et al.*, 2017). فلات ایران همچنین به‌عنوان یک گذرگاه انتشار و محلی مهم برای تکامل انسان ریخت‌ها معرفی شده است (Vahdati Nasab *et al.*, 2013). بیشتر شواهد به دست آمده از انسان نئاندرتال در ایران مربوط به مصنوعات سنگی بوده اما فسیل انسان نئاندرتال یافت شده در غار وزمه کوچکترین ابهامات درباره حضور این گونه را برطرف می‌کند (Zanolli *et al.*, 2019).

اگرچه مطالعات مختلفی برای شناخت مناطق حضور و ویژگی‌های فرهنگی جمعیت‌های مختلف انسان نئاندرتال در ایران صورت گرفته (Heydari-Guran, 2017; Bazgir *et al.*, 2015; Biglari, 2014) اما بسیاری از جنبه‌های بوم‌شناختی گونه در ایران ناشناخته مانده است (Yousefi *et al.*, 2020).

مدل‌های آشیان بوم‌شناختی یا مدل‌های توزیع گونه‌ها با استفاده از نقاط حضور گونه‌ها و متغیرهای محیطی مانند اقلیم، توپوگرافی و پوشش گیاهی ارتباط گونه با عوامل محیطی را بررسی نموده و احتمال حضور یا آشیان بوم‌شناختی آنها را ارائه می‌کنند (Guisan & Zimmermann, 2000; Phillips *et al.*, 2006; Merow *et al.*, 2013; Guisan *et al.*, 2017). این مدل‌ها در زمینه‌های مختلفی مانند بوم‌شناسی، حفاظت، تغییرات اقلیمی، جغرافیای زیستی، تکامل و بوم‌شناسی دیرینه کاربرد دارند (Nogués-Bravo, 2009; Zimmermann *et al.*, 2010; Varela *et al.*, 2011; Svenning *et al.*, 2011; Moradi *et al.*, 2019; Yousefi *et al.*, 2019). باستان‌شناسی و انسان‌شناسی دیرینه یکی از فعال‌ترین علوم هستند که از توسعه مدل‌های آشیان بوم‌شناختی سود جسته به طوری که این مدل‌ها در مقالات مختلفی در حیطه باستان‌شناسی و انسان‌شناسی دیرینه مورد استفاده قرار گرفته و به انتشار مقالات سرعت بخشیده است (Franklin *et al.*, 2015). با استفاده از این روش‌ها و با داشتن نقاط حضور گونه‌ها و متغیرهای محیطی (که شرایط زیستگاهی گذشته را در خود دارند) می‌توان توزیع گذشته انسان‌های باستانی و انسان مدرن را بازسازی کرد (Franklin *et al.*, 2015). در باستان‌شناسی مدل‌های آشیان بوم‌شناختی با نام مدل‌های آشیان بوم-فرهنگی نیز شناخته می‌شوند (Banks *et al.*, 2017). در مدل‌های آشیان بوم-فرهنگی نقاط حضور متعلق به فرهنگی خاص برای ساخت مدل مورد استفاده قرار می‌گیرند. در این صورت می‌توان رابطه

بنابراین منابع منتشرشده در ارتباط با دوره پارینه‌سنگی میانی فلات مرکزی ایران بررسی شد (Biglari, 2007; Conard *et al.*, 2009; Biglari *et al.*, 2009; Heydari *et al.*, 2009; Vahdati *et al.*, 2010; Vahdati Nasab, 2011; Vahdati Nasab *et al.*, 2013; Vahdati Nasab & Feyz, 2014; Heydari-Guran, 2014; Vahdati Nasab & Ariamanesh, 2015; Biglari *et al.*, 2015; Vahdati Nasab & Hashemi, 2016; Vahdati Nasab & Hashemi, 2018) و مناطق حضور انسان نئاندرتال جمع‌آوری شد. مناطق حضور بر اساس مصنوعات سنگی متعلق به فرهنگ موستری به انسان نئاندرتال منسوب شده است. نظر به این که دقت لایه‌های مورد استفاده در ساخت مدل آشیان بوم‌شناختی یک کیلومتر بود، ۱۳ نقطه با فاصله حداقل یک کیلومتر از منابع بررسی شده استخراج و وارد فرایند مدل‌سازی شد. به منظور اطمینان از فاصله نقاط، فاصله آنها در فضای نرم‌افزار R 3.4.3 (R Core Team, 2017) و با استفاده از بسته آماری Raster اندازه‌گیری شد (Hijmans, 2015).

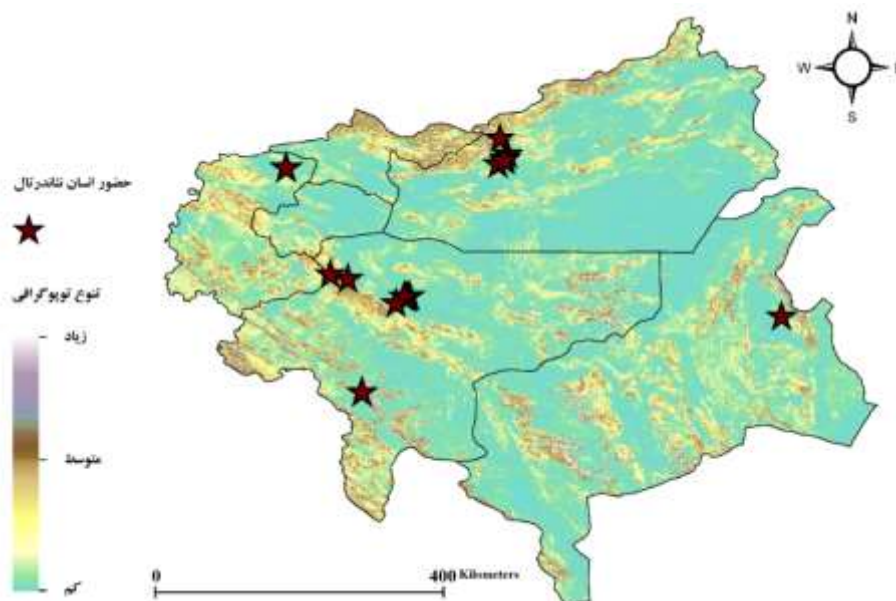
فرهنگ‌های باستانی و تقابل آنها با محیط را مطالعه کرده و نحوه تغییر آنها در گذر زمان را مورد بررسی قرار دارد (Banks, 2017).

هدف اصلی مطالعه حاضر بازسازی توزیع گونه انسان نئاندرتال در فلات مرکزی ایران با استفاده از ساخت مدل آشیان بوم-فرهنگی است. همچنین هدف مطالعه حاضر شناسایی مهمترین متغیر محیطی مؤثر بر توزیع انسان نئاندرتال در فلات مرکزی ایران است. برای نیل به این اهداف از مدل MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006) و دو دسته متغیر محیطی یعنی اقلیم و توپوگرافی استفاده شد. پیش بینی می‌شود توزیع دیرینه گونه با مناطق با تنوع توپوگرافی بالاتر که می‌توانند منابع غذایی بیشتر در دسترس قرار دهند (Heydari-Guran *et al.*, 2011) همخوانی داشته باشد.

## مواد و روش‌ها

### نقاط حضور انسان نئاندرتال

حضور انسان نئاندرتال در ایران مقارن با عصر پارینه‌سنگی میانی است (Heydari-Guran, 2014; Vahdati Nasab & Ariamanesh, 2015).



شکل ۱. توزیع نقاط حضور انسان نئاندرتال (*Homo neanderthalensis*) در فلات مرکزی ایران بر اساس مصنوعات سنگی یافت شده و تنوع توپوگرافی منطقه مورد مطالعه

بوم‌شناختی گونه‌ها دارد (Elith *et al.*, 2006). مدل مکسنت همچنین مهمترین متغیرهای محیطی مؤثر بر توزیع گونه تحت مطالعه را شناسایی می‌کند و قابلیت ارائه منحنی‌های پاسخ را دارد که نشان می‌دهد هر گونه چگونه به متغیرهای محیطی پاسخ می‌دهد. در نهایت مساحت مناطق با مطلوبیت بالا برای حضور انسان نئاندرتال محاسبه شد. برای تعیین مساحت مناطق مطلوب ابتدا مدل مطلوبیت پیوسته گونه در فضای نرم‌افزار R 3.4.3 (R Core Team, 2017) با استفاده از جعبه ابزار Raster (Hijmans, 2015) به مدل مطلوب/ نامطلوب طبقه‌بندی شد سپس، مساحت مناطق مطلوب محاسبه شد. برای طبقه‌بندی نقشه پیوسته از حد آستانه حضور ۱۰ درصد استفاده شد (Young *et al.*, 2011).

#### سنجش کارایی مدل‌ها

یک گام مهم در مطالعات مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی گونه‌ها سنجش کارایی آنها است. در مطالعه حاضر کارایی مدل آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال با استفاده از معیار سطح زیر منحنی ROC (AUC) سنجیده شد. این یک معیار قابل قبول برای سنجش کارایی مدل‌ها است (Guisan *et al.*, 2017) که ارزش عددی آن از صفر تا یک متغیر است، به طوری که مدل با ارزش عددی نزدیک به ۰/۵ فاقد اعتبار و مدل با ارزش عددی نزدیک یک، مدل با کارایی بالا محسوب می‌شود (Araújo *et al.*, 2005).

#### نتایج

نتیجه سنجش کارایی مدل آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال نشان داد که مدل ساخته‌شده در مطالعه حاضر کارایی بالایی دارد (AUC داده‌های تعلیمی ۰/۸۲۷ و AUC داده‌های آزمون ۰/۸۱۳). بر اساس مدل آشیان بوم-فرهنگی، لکه‌های فراوانی در منطقه مورد مطالعه دارای مطلوبیت بالا برای حضور گونه بوده که پیوسته‌ترین مناطق مطلوب در غرب استان سمنان،

به منظور ساخت آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال از دو دسته متغیر یعنی اقلیمی (حداکثر دمای گرم‌ترین ماه سال، حداقل دمای سردترین ماه سال، متوسط بارش سالانه و بارش در گرم‌ترین فصل سال) و توپوگرافی (ارتفاع و تنوع توپوگرافی) استفاده شد (Benito *et al.*, 2017). متغیرهای اقلیمی گذشته از بانک داده‌های اقلیمی Worldclim تهیه شد. متغیرهای توپوگرافی از مدل رقومی ارتفاع (the Shuttle Radar Topography Mission SRTM) استخراج شدند (Jarvis *et al.*, 2008). برای آماده‌سازی متغیرهای محیطی نیز از نرم‌افزار ArcGIS 9.3 و جعبه ابزار Raster (Hijmans, 2015) استفاده شد. برای اطمینان از عدم هم‌خطی بین لایه‌های محیطی ابتدا با استفاده از معیار تورم واریانس (VIF) (Quinn & Keough, 2002) هم‌خطی لایه‌ها در بسته آماری 'usdm' (Naimi, 2015) بررسی و پس از حصول اطمینان از عدم هم‌خطی وارد مدل شدند. منطقه مورد مطالعه بر اساس مرز استان‌های واقع در گستره ایران مرکزی که نقاط حضور فرهنگ موستری در آنها یافت شده و استان‌های مابین آنها تعیین شد. اگرچه استفاده از مرز استانی در مطالعات باستان‌شناسی دارای اهمیت نیست اما انتخاب گستره منطقه مورد مطالعه بر اساس مرز استان‌ها می‌تواند کاربرد یافته‌های تحقیق را تسهیل کند.

#### نحوه ساخت آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال

برای ساخت مدل آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال در فلات مرکزی ایران از نرم‌افزار Maxent 3.4.1 استفاده شد (Phillips *et al.*, 2017). برای این منظور از حد آستانه همگرایی برابر با ۰/۰۰۰۰۱ استفاده شد و ۱۰۰۰۰ نقطه تصادفی به عنوان نقاط زمینه انتخاب شد (Phillips *et al.*, 2006). دلیل انتخاب این نرم‌افزار این است که مکسنت در مواقعی که تعداد نقاط حضور اندک است (در اینجا نقاط اندک ثبت شده از حضور انسان نئاندرتال) کارایی بالاتری نسبت به سایر روش‌های ساخت مدل آشیان

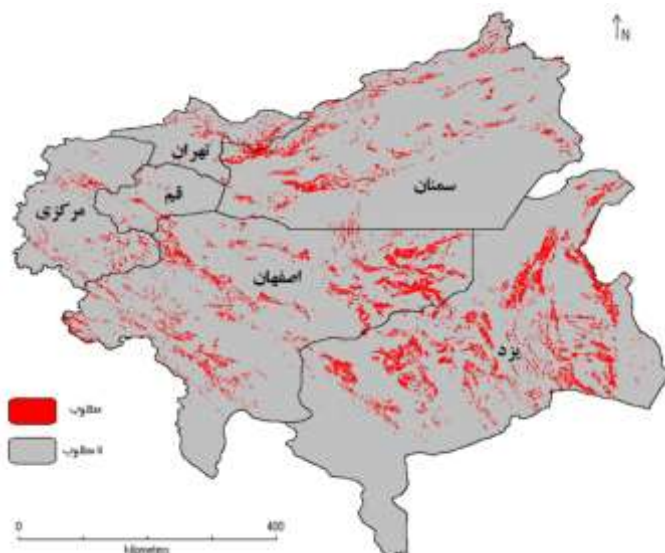
تنوع توپوگرافی در گستره منطقه، مطلوبیت آن برای حضور انسان نئاندرتال افزایش می یابد (شکل ۳).

**جدول ۱.** درصد مشارکت متغیرهای اقلیمی و توپوگرافی در ساخت مدل آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال در فلات مرکزی ایران

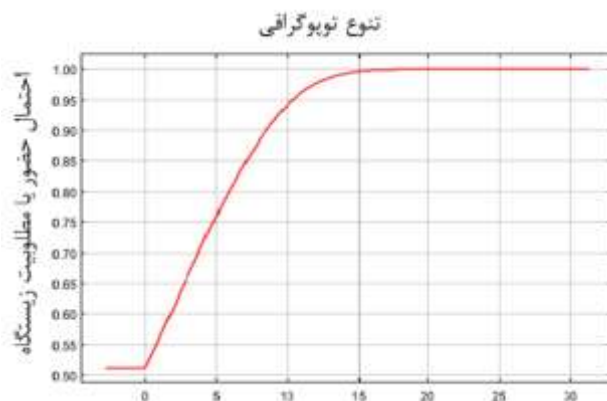
متغیر محیطی	درصد مشارکت
تنوع توپوگرافی	۴۸/۳
بارش در گرم ترین فصل سال	۳۱/۸
ارتفاع	۱۴/۳
حداقل دمای سردترین ماه سال	۴/۵
متوسط بارش سالانه	۰/۵
حداکثر دمای گرم ترین ماه سال	۰/۵

شرق اصفهان و استان یزد قرار دارند (شکل ۲). مساحت مناطق مطلوب در منطقه مورد مطالعه برابر با ۳۳۲۰۳ کیلومتر مربع است.

متغیر تنوع توپوگرافی با ۴۸/۳ درصد مشارکت در ساخت مدل مهمترین عامل مؤثر در ساخت مدل آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال تشخیص داده شد. بارش در گرم ترین فصل سال و ارتفاع نیز به ترتیب با ۳۱/۸ درصد و ۱۴/۳ درصد مشارکت دومین و سومین متغیر مهم در ساخت مدل آشیان بوم-فرهنگی گونه بودند (جدول ۱). تنوع توپوگرافی تأثیر مثبت بر احتمال حضور/مطلوبیت زیستگاه انسان نئاندرتال داشته یعنی با افزایش



**شکل ۲.** مدل آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال در استان های مرکزی کشور. گستره های قرمز رنگ مناطق با مطلوبیت بالا برای حضور گونه هستند.



**شکل ۳.** نحوه تغییر احتمال حضور و یا مطلوبیت زیستگاه انسان نئاندرتال در مقابل تغییرات متغیر تنوع توپوگرافی در منطقه مورد مطالعه

## بحث و نتیجه‌گیری

امروزه در دسترس قرار گرفتن داده‌های اقلیمی گذشته امکان بازسازی آشیان بوم‌شناختی بسیاری از گونه‌ها را فراهم آورده است ( Nogués-Bravo, 2009; Varela et al., 2011; Svenning et al., 2011). برای مثال مدل‌های آشیان بوم‌شناختی در مطالعات مختلفی برای تعیین آشیان اقلیمی، توزیع دیرینه و شناسایی مهمترین عوامل محیطی مؤثر بر توزیع انسان ریخت‌های باستانی مورد استفاده قرار گرفته‌اند ( Banks et al., 2011; Beeton et al., 2014; Benito et al., 2017).

## عوامل تأثیرگذار بر آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال

در مطالعه حاضر آشیان بوم-فرهنگی انسان نئاندرتال در گستره ایران مرکزی بازسازی و مهمترین عوامل مؤثر بر توزیع گونه در منطقه شناسایی شد. تنوع توپوگرافی مهمترین پیش‌بینی‌کننده توزیع انسان نئاندرتال در منطقه تشخیص داده شد. پیشنهاد شده تنوع توپوگرافی می‌تواند دسترسی‌پذیری به منابع غذایی را افزایش دهد ( Stein et al., 2014). برای انسان نئاندرتال نیز احتمالاً افزایش تنوع توپوگرافی می‌توانسته دسترسی به منابع را افزایش دهد (Heydari-Guran et al., 2011). در واقع محیط‌های با ناهمگونی بیشتر نسبت به محیط‌های همگون تنوع گونه‌ای بالاتر و در نتیجه منابع غذایی بیشتری دارند (Stein et al., 2014).

به‌طور کلی، در مقیاس کلان یعنی در سطح قاره‌ای متغیرهای اقلیمی، اما در مقیاس کوچکتر یعنی منطقه‌ای و محلی متغیرهای توپوگرافی مهمترین پیش‌بینی‌کننده‌های توزیع گونه‌ها هستند ( Pearson & Dawson, 2003). این الگو برای گونه انسان نئاندرتال نیز صدق می‌کند (Benito et al., 2017). مدل‌سازی آشیان بوم‌شناختی انسان‌های نئاندرتال در گستره اروپا و منطقه ایرانی-تورانی نشان داد در مقیاس کلان، بارش سالیانه و در مقیاس خرد عامل

توپوگرافی مهمترین پیش‌بینی‌کننده‌های توزیع انسان نئاندرتال می‌باشند. نتایج مطالعه حاضر نشان داد در مناطق مرکزی ایران متغیر توپوگرافی اهمیت بالاتری نسبت به متغیرهای اقلیمی دارد که با نتایج مطالعات پیشین همخوانی دارد (Benito et al., 2017). بررسی توزیع این گونه انسانی در محدوده کوهستان زاگرس نیز نشان داد عامل بارش متوسط سالیانه مهمترین متغیر مؤثر بر توزیع انسان نئاندرتال در غرب ایران بوده است (Yousefi et al., 2020). این یافته‌ها همچنین نشان می‌دهد عوامل مختلفی در مقیاس کلان و خرد در انتخاب زیستگاه انسان نئاندرتال نقش داشته‌اند که برای درک نحوه انتخاب زیستگاه این گونه انسانی نقش مهمی دارد.

## آشیان بوم‌شناختی بالقوه و بالفعل

آشیان بوم‌شناختی بالقوه (آشیان بنیادی) یک گونه مجموعه شرایطی است که یک گونه می‌تواند در آن تولید مثل کرده و بقا داشته باشد ( Hutchinson, 1959; Hutchinson, 1958). در منطقه مورد مطالعه گستره‌های متعددی بر اساس پارامترهای اقلیمی و توپوگرافی برای حضور انسان نئاندرتال مطلوب تشخیص داده شده‌اند که معادل آشیان بوم‌شناختی بالقوه ( Chase & Leibold, 2003) آن است. اما آشیان بالقوه انسان نئاندرتال می‌تواند متفاوت‌تر از مدل ارائه شده در این مقاله باشد. چرا که اقلیم و توپوگرافی تنها دو بعد از آشیان گونه‌ها را در بر می‌گیرند، اما عوامل مختلفی می‌توانند نقش تعیین‌کننده در شکل‌گیری آشیان گونه‌ها داشته باشند (Chase & Leibold, 2003).

آشیان بوم‌شناختی بالفعل (آشیان تحقق‌یافته) به معنی بخشی از آشیان بنیادی است که گونه با حضور رقبا و صیادان آن را اشغال می‌کند ( Chase & Leibold, 2003). بنابراین آشیان تحقق‌یافته بخشی از آشیان بنیادی خواهد بود. از آنجایی که نشان داده شده انسان نئاندرتال از پستانداران علفخوار تغذیه می‌کرده ( Richards et al., 2000; Richards & Trinkaus, )

گستره به دست نیامده است (Vahdati Nasab & Ariamanesh, 2015). بنابراین مدل سازی حاضر، یک مدل سازی بر اساس مصنوعات سنگی منسوب به نئاندرتال ها (فرهنگ موستری) انجام شده است و نه شواهد فسیلی از حضور خود آن. پایش های آینده در فلات مرکزی ایران ممکن است منجر به یافتن شواهد فسیلی از این انسان باستانی شود. در مطالعه حاضر برای ساخت آشیان بوم-فرهنگی گونه دو عامل اقلیم و توپوگرافی مورد استفاده قرار گرفت، استفاده از متغیرهای مانند پوشش گیاهی، وجود و عدم وجود طعمه و گونه های شکارچی که در حال حاضر برای گستره مورد مطالعه با دقت مناسب در دسترس نیست نیز می تواند نتایج را تحت تأثیر قرار دهد.

#### کاربرد برای مطالعات آینده

از مدل های آشیان بوم شناختی برای شناسایی جمعیت های ناشناخته و تعیین گستره های مناسب برای پایش های صحرایی گونه های حیات وحش استفاده می شود (Guisan *et al.*, 2017). بر اساس مدل آشیان بوم-فرهنگی ساخته شده در مطالعه حاضر، مناطقی در گستره مورد مطالعه شناسایی شد که در گذشته دارای مطلوبیت بالا برای زیست نئاندرتال ها بوده اند. این مناطق می توانند هدف پایش های صحرایی دقیق تر برای یافتن بقایا و آثار به جامانده از این انسان باستانی منقرض شده در گستره فلات مرکزی باشند.

## REFERENCES

Araújo, M.B.; Pearson, R.; Thuiller, W.; Erhard, M. (2005). Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*; 11: 1504-1513.

Banks, W.E. (2017). The application of ecological niche modeling methods to archaeological data in order to examine culture-environment relationships and cultural trajectories. *Quaternaire*; 28:

271-276.

Bocherens, 2011; 2009), احتمالاً پستانداران گوشتخوار از جمله رقبای غذایی اصلی انسان نئاندرتال بوده و آشیان بوم شناختی آن را تحت تأثیر قرار می دادند. برای درک بهتر آشیان بالفعل گونه باید حضور گونه های رقیب و شکارگران آن نیز در بازسازی آشیان بوم شناختی آن مورد توجه قرار گیرد. افزون بر این، دسترسی داشتن به منابع سنگ مادر برای ساخت ابزارهای سنگی نیز یکی دیگر از مهمترین عوامل مؤثر بر استقرار نئاندرتال ها بوده است (Heydari-Guran, 2014). بنابراین انتظار می رود فقط برخی از مناطق مطلوب تشخیص داده شده در مطالعه حاضر در گذشته تحت اشغال جمعیت های مختلف انسان نئاندرتال بوده باشند.

با وجود این که مفهوم نظری آشیان بوم شناختی ساده و قابل فهم است در عمل تعیین دقیق آشیان بوم شناختی یک گونه در طبیعت بسیار دشوار است. دشواری تعیین آشیان بوم شناختی این است که ابعاد آشیان یک گونه می تواند بسیار زیاد و در پاره ای از موارد غیر قابل شناسایی باشد (Chase & Leibold, 2008; Polechová & Storch, 2003). این مهم در گونه های مانند انسان نئاندرتال با رفتارهای انتخاب زیستگاه پیچیده، نمود بیشتری می یابد.

#### محدودیت های مطالعه حاضر

تعلق محوطه های بررسی شده به انسان های نئاندرتال از روی مصنوعات سنگی یافت شده تأیید شده و تا کنون هیچ نمونه فسیلی از انسان نئاندرتال در این

Banks, W.E.; Aubry, T.; d'Errico, F.; Zilhão, J.; Lira-Noriega, A.; Townsend Peterson, A. (2011). Eco-cultural niches of the Badegoulian: Unraveling links between cultural adaptation and ecology during the Last Glacial Maximum in France. *Journal of Anthropological Archaeology*; 30: 359-374.

Bazgir, B.; Ollé, A.; Tumung, L.; Becerra-

- Valdivia, L.; Douka, K.; Higham, T.; Made, J. van der, Picin, A.; Saladié, P.; López-García, J.M.; Blain, H.-A.; Allué, E.; Fernández-García, M.; Rey Rodríguez, I.; Arceredillo, D.; Bahrololoumi, F.; Azimi, M.; Otte, M.; Carbonell, E. (2017). Understanding the emergence of modern humans and the disappearance of Neanderthals: Insights from Kaldar Cave (Khorramabad Valley, Western Iran). *Scientific Reports*; 7: 43460.
- Beeton, T.A.; Glantz, M.M.; Trainer, A.K.; Temirbekov, S.S.; Reich, R. M. (2014). The fundamental hominin niche in late Pleistocene Central Asia: a preliminary refugium model. *Journal of Biogeography*; 41: 95-110.
- Benito, B.M.; Svenning, J.; Kellberg-Nielsen, T.; Riede, F.; Gil-Romera, G.; Mailund, T.; Kjaergaard, P.C.; Sandel, B.S. (2017). The ecological niche and distribution of Neanderthals during the Last Interglacial. *Journal of Biogeography*; 44: 51-61.
- Biglari, F.; Mashkour, M.; Shidrang, S.; Javeri, M.; Yazdi, M.; Tengberg, M.; Bahrololoumi, F.; Darvish, J.; Taheri, K. (2015). Qaleh Bozi, new evidence of Late Middle Paleolithic occupation in the Zayandeh-Rud Basin, Esfahan Province. *Archaeological Researches of Iran*; 7: 7-26.
- Biglari, F. (2007). The Lower and Middle Paleolithic occupations of Iran: A brief review, In *Iran, Fragments from Paradise*, pp.31-39, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Mexico City.
- Biglari, F.; Javeri, M.; Mashkour, M.; Yazdi, M.; Shidrang, S.; Tenberg, M.; Taheri K. (2009). Test Excavations at the Middle Paleolithic Sites of Qaleh Bozi, Southwest of Central Iran, a Preliminary Report". In *Iran Paleolithic*, edited by M. Otte, F. Biglari, and J. Jaubert. *Proceedings of the XV World Congress (Lisbon, 4-9 September 2006)*.
- Bocherens, H. (2011). Diet and ecology of Neanderthals: implications from C and N isotopes: insights from bone and tooth biogeochemistry. In: Conard NJ and Richter J (eds). *Neanderthal lifeways, subsistence, and technology: one hundred fifty years of Neanderthal study*. New York: Springer, 73-85.
- Conard, N.; Ghasidian, E.; Heydari, S. (2009). The open-air Late Paleolithic site of Bardia and the Paleolithic occupation of the Qaleh Gusheh sand dunes, Esfahan Province, Iran. In: Otte, M., Biglari, F., Jaubert, J. (Eds.), *Iran Paleolithic*, pp. 141-154, *Proceedings of the XV World Congress UISPP, Lisbon, Vol. 28, BAR International Series 1968*.
- Chase, J.M.; Leibold, M. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Chicago; London: University of Chicago Press.
- Franklin, J.; Potts, A.J.; Fisher, E.C.; Cowling, R.M.; Marean, C.M. (2015). Paleodistribution modeling in archaeology and paleoanthropology. *Quaternary Science Reviews*; 110: 1-14.
- Gómez-Robles, A. (2019). Dental evolutionary rates and its implications for the Neanderthal-modern human divergence. *Science Advances*; 5: eaaw1268.
- Green, R.E.; Krause, J.; Briggs, A.W.; Maricic, T.; Stenzel, U.; M. Kircher, N. Patterson, H.; Li, W.; Zhai, M.H.-Y.; Fritz, N.F.; Hansen, E.Y.; Durand, A.-S.; Malaspinas, J.D.; Jensen, T.; Marques-Bonet, C.; Alkan, K.; Prüfer, M.; Meyer, H.A.; Burbano, J.M.; Good, R.; Schultz, A.; Aximu-Petri, A.; Butthof, B.; Höber, B.; Höffner, M.; Siegemund, A.; Weihmann, C.; Nusbaum, E.S.; Lander, C.; Russ, N.; Novod, J.; Affourtit, M.; Egholm, C.; Verna, P.; Rudan, D.; Brajkovic, Ž.; Kucan, I.; Gušić, V.B.; Doronichev, L.V.; Golovanova, C.; Lalueza-Fox, M.; de la Rasilla, J.; Fortea, A.; Rosas, R.W.; Schmitz, P.L.F.; Johnson, E.E.; Eichler, D.; Falush, E.; Birney, J.C.; Mullikin, Slatkin, M.; Nielsen, R.; Kelso, J.; Lachmann, M.; Reich, D.; Pääbo, S., (2010). A Draft



- Sequence of the Neandertal Genome. *Science*; 328: 710-722.
- Guisan, A.; Zimmermann, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*; 135: 147-186.
- Guisan, A.; Thuiller, W.; Zimmermann, N.E. (2017). *Habitat suitability and distribution models: With Applications in R*. Cambridge University Press; Cambridge, UK.
- Heydari-Guran, S. (2014). *Paleolithic Landscapes of Iran*. Archaeopress, Oxford.
- Heydari-Guran, S.; Ghasidian, E.; Maerker, M.; Conard, N.J. (2011). Development of a geospatial database with WebGIS for the Paleolithic of the Iranian Plateau. *The Lower and Middle Palaeolithic in the Middle East and Neighbouring Regions*. Publisher: ERAUL 126, J.-M. Le Tensorer, R. Jagher & M. Otte (eds.).
- 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.; Boscatto, P.; Caparrós, M.; Conard, N.J.; Draily, C.; Froment, A.; Galván, B.; Gambassini, P.; Garcia-Moreno, A.; Grimaldi, S.; Haesaerts, P.; Holt, B.; Iriarte-Chiapusso, M.-J.; Jelinek, A.; Pardo, J.F.J.; Maíllo-Fernández, J.-M.; Marom, A.; Maroto, J.; Menéndez, M.; Metz, L.; Morin, E.; Moroni, A.; Negrino, F.; Panagopoulou, E.; Peresani, M.; Pirson, S.; la Rasilla, de, M.; Riel-Salvatore, J.; Ronchitelli, A.; Santamaria, 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.
- Hijmans, R.J. (2015). *Raster: geographic data analysis and modeling*. R package.
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*; 93: 45-159.
- Hutchinson, G.E. (1958). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*; 22: 415-427.
- Jarvis, A.; Reuter, H.I.; Nelson, A.; Guevara, E. (2008). *Hole-filled SRTM for the globe Version 4*. Available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database <http://srtm.csi.cgiar.org> on 15 April 2015.
- Melchionna, M.; Di Febbraro, F.; Carotenuto, L.; Rook, A.; Mondanaro, S.; Castiglione, C.; Serio, V.A.; Vero, G.; Tesone, M.; Piccolo, J.; Diniz-Filho, A.F.; Raia P. (2018). Fragmentation of Neanderthals' pre-extinction distribution by climate change. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*; 496: 146-154.
- Merow, C.; Smith, M.J.; Silander, J.A. (2013). Practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*; 36: 1058-1069.
- Moradi, S.; Sheykhi Iianloo, S.; Kafash, A.; Yousefi, Y. (2019). Identifying high-priority conservation areas for avian biodiversity using species distribution modeling. *Ecological Indicators*; 97: 159-164.
- Naimi, B. (2015). Uncertainty analysis for species distribution models. *R package version 1.1-15*.
- Nogués-Bravo, D. (2009). Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology Biogeography* 18: 521-531.
- Pearson, R.G.; Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*; 12: 361-371.
- Phillips, S.J.; Anderson, R.P.; Dudík, M.; Schapire, R.E.; Blair, M.E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*; 40: 887-893.
- Phillips, S.J.; Anderson, R.P.; Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic

- distributions. *Ecological Modeling*; 190: 231-259.
- Pinhasi, R.; Jacobi, R. (2014). The timing and spatiotemporal patterning of Neanderthal disappearance. *Nature*; 512: 306-309.
- Polechová, J.; Storch, D. (2008). Ecological niche. In: *Evolutionary Ecology. Encyclopedia of Ecology*. Vol. 2. (Jørgensen SE, Fath BD, eds). Elsevier, Oxford, pp 1088-1097.
- Quinn, G.P.; Keough, M.J. (2002). *Experimental designs and data analysis for biologists*. Cambridge University Press; Cambridge, UK.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Available from: <https://www.R-project.org/>.
- Richards, M.P.; Trinkaus, E.R. (2009). Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 106: 16034-16039.
- Richards, M.P.; Pettitt, P.B.; Trinkaus, E.R.; Smith, F.H.; Paunović, M.; Karavanić, I. (2000). Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: the evidence from stable isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 97: 7663-7666.
- Staubwasser, M.; Drăgușin, V.; Onac, B.P.; Assonov, S.; Ersek, V.; Hoffmann D.L.; Veres, D. (2018). Impact of climate change on the transition of Neanderthals to modern humans in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*; 115: 9116-9121.
- Stein, A.; Gerstner, K.; Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*; 17: 866-880.
- Svenning, J.C.; Fløjgaard, C.; Marske, K.A.; Nógues-Bravo, D.; Normand, S. (2011). Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*; 30: 2930-2947.
- Vahdati Nasab, H.; Roustaei, K.; Rezvani, H. (2010). In: "Delazian (Mirak I): Evidence of Paleolithic Settlement at the Northern Edge of the Iranian Central Desert", *Proceedings of the 6th International Congress on the Archaeology of the Ancient Near East*, Rome, 5-10 May.
- Vahdati Nasab, H. (2011). Paleolithic archaeology of Iran. *International Journal of Humanities*; 18: 63-87.
- Vahdati Nasab, H.; Clark, G.A.; Turkamandi, S. (2013). Late Pleistocene dispersal corridors across the Iranian plateau: A case study from Mirak. A Middle Paleolithic Site on the Northern edge of the Iranian Central Desert (Dasht-e Kavir). *Quaternary International*; 300: 267-281.
- Vahdati Nasab, H.; Feyz, Z. (2014). In: Investigation and identification of Paleolithic sites in the northern margin of Iranian Central Desert between Semnan and Sorkheh, *Proceedings of the 12th Annual Archaeological Forum*; pp. 466-468.
- Vahdati Nasab, H.; Ariamanesh, S. (2015). Archeology of the Paleolithic period of Iran from the Beginning of the rural life. *Cultural Heritage and Tourism Research Center, Tehran*.
- Vahdati Nasab, H.; Hashemi, M. (2016). Playas and Middle Paleolithic settlement of the Iranian Central Desert: The discovery of the Chah-e Jam Middle Paleolithic site. *Quaternary International*; 408: 140-152.
- Vahdati Nasab, H.; Hashemi, M. (2018). Chah-e Jam, a Paleolithic site in southern Damghan. *Iranian J. Archaeol. Res.* 16 (8), 26-26. A. Sadraei, B. Anani / *L'anthropologie* (2018) 15 G Model ANTHRO-2693; No. of Pages 15.
- Varela, S.; Lobo, J.M.; Hortal, J. (2011). Using species distribution models in paleobiogeography: A matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*; 310: 451-463.

- Yousefi, M.; Heydari-Guran, S.; Kafash, A.; Ghasidian, E. (2020). Species distribution models advance our knowledge of the Neanderthals' paleoecology on the Iranian Plateau. *Scientific Reports*; 10: 14248. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71166-9>.
- Yousefi, M.; Kafash, A.; Valizadegan, N.; Sheykhi Ilanloo, S.; Rajabizadeh, M.; Malekoutikhah, S.; Hosseinian Yousefkhani, S.S.; Ashrafi, S. (2019). Climate change is a major problem for biodiversity conservation: a systematic review of recent studies in Iran. *Contemporary Problems of Ecology*; 12: 394-403.
- Young, N.; Carter, L.; Evangelista, P. (2011). A MaxEnt model v3. 3.3 e tutorial (ArcGIS v10). Natural Resource Ecology Laboratory, Colorado State University and the National Institute of Invasive Species Science, Denver, Colorado.
- Zanolli, C.; Biglari, F.; Mashkour, M.; Abdi, K.; 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: 102643.
- Zimmermann, N.E.; Edwards, T.C.; Graham, C.H.; Pearman, P.B.; Svenning, J.-C. (2010). New trends in species distribution modelling. *Ecography*; 33: 985-989.