

## 1997-2001: EL ESTATUS DE *HOMO ANTECESSOR*

### *1997-2001: the status of Homo antecessor*

José María BERMÚDEZ DE CASTRO\* y Juan Luis ARSUAGA\*\*

\* *Profesor de Investigación. Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid. Correo-e: mcnbc54@mncn.csic.es*

\*\* *Catedrático. Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid. 28040 Madrid. Correo-e: azara@eucmax.sim.ucm.es*

Fecha de aceptación de la versión definitiva: 21-12-2001

BIBLID [0514-7336 (2000-2001) 53-54; 5-14]

RESUMEN: En 1997 denominamos una nueva especie del género *Homo*, *H. antecessor* (Bermúdez de Castro *et alii*, 1997), para incluir la variabilidad observada en los restos humanos fósiles procedentes del nivel TD6 (Estrato Aurora) del yacimiento de la Gran Dolina de la Sierra de Atapuerca (Burgos). Los nuevos hallazgos realizados desde entonces en otros yacimientos europeos (e. g. Dmanisi, República de Georgia), así como la reinterpretación de algunos ejemplares fósiles han reforzado la credibilidad de la especie. El hipodigma de *H. antecessor* se ha incrementado con la inclusión del espécimen descubierto en 1994 cerca de la localidad italiana de Ceprano. Por otra parte, la especie *H. antecessor* continúa siendo la mejor candidata para representar el último antecesor común de los neandertales y de las poblaciones modernas.

*Palabras clave:* Evolución humana. *Homo antecessor*. Sierra de Atapuerca.

ABSTRACT: In 1997 we named a new *Homo* species, *H. antecessor* (Bermúdez de Castro *et alii*, 1997), to accommodate the variability observed in the human fossil remains coming from the TD6 level (Aurora Stratum) of the Gran Dolina site in the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). The new findings made since then in other European sites (e. g. Dmanisi, Republic of Georgia), as well as the re-examination of some fossil specimens have strengthened the credit of the species. The *H. antecessor* hypodigm has increased with the inclusion of the adult calvaria discovered in 1994 near Ceprano (Italy). Moreover, *H. antecessor* is still the best candidate for representing the last common ancestor to Neanderthals and modern humans.

*Key words:* Human evolution. *Homo antecessor*. Sierra de Atapuerca.

### 1. Introducción

La especie *Homo antecessor* (Bermúdez de Castro *et alii*, 1997) fue definida a partir de los restos humanos fósiles localizados entre los años 1994 y 1996 en el denominado Estrato Aurora del nivel TD6 del yacimiento de la Gran Dolina, en la Trinchera del Ferrocarril de la Sierra de Atapuerca (Carbonell *et alii*, 1995). La historia de las investigaciones arqueológicas de Gran Dolina, los estudios de biocronología, estratigrafía, magnetocronología y dataciones por ESR y series de

uranio, así como los análisis más concretos de tafonomía, zooarqueología, paleoecología, fauna e industria lítica del nivel TD6, pueden encontrarse en un volumen monográfico editado por la revista *Journal of Human Evolution* (Bermúdez de Castro, Carbonell y Arsuaga, 1999).

La colección de fósiles humanos de TD6 está formada por más de 85 restos muy fragmentados de cráneo y esqueleto postcranial. La muestra incluye 43 restos de clavícula, radio, fémur, vértebras diversas y costillas, rótulas, metacarpo, metatarso y falanges de pies y manos. Además,

| HOMÍNIDO | RESTOS ATRIBUIDOS   | EDAD DE MUERTE (AÑOS) |
|----------|---|-----------------------|
| H1       | Fragmento mandibular derecho con M1-M3 <i>in situ</i><br>Fragmento de maxilar (C-P3 <i>in situ</i> )<br>Dientes mandibulares, izquierdos: C, I2<br>derechos: C, P3, P4<br>Dientes maxilares, izquierdos: P4, M1<br>derechos: P3, P4, M1, M2 | 13-15                 |
| H2       | Fragmento de maxilar del lado izquierdo con dc y dm1 <i>in situ</i>   | 3-4                   |
| H3       | Maxilar + cigomático del lado izquierdo con P3, M1, M2 y M3 izquierdos & I2-M1 derechos   | 10-12                 |
| H4       | I2 mandibular izquierdo   | -                     |
| H5       | I2 mandibular izquierdo   | -                     |
| H6       | Germen de I2 maxilar izquierdo  | 3-4                   |

TABLA 1: *Homínidos identificados en el hipodigma de restos humanos del estrato Aurora de TD6.*

en la colección están representados los huesos frontal, parietal, temporal, occipital, maxilar, cigomático, esfenoides y mandibular. También se reconocieron como humanos un total de 30 dientes deciduos y permanentes. Los fósiles humanos representan a un mínimo de seis individuos, que se identifican mediante los restos del maxilar, mandíbula y aparato dental (Tabla 1). Dos incisivos inferiores aislados representan a sendos individuos adultos, cuya edad de muerte es difícil de precisar, aunque probablemente se trata de adultos jóvenes de entre 18 y 25 años.

El objetivo de este trabajo es exponer el estado de la cuestión sobre la evolución humana en Europa, a la luz de los hallazgos e investigaciones realizados desde 1997. ¿En qué medida ha variado el estatus de la especie *H. antecessor* durante estos últimos cuatro años?

## 2. *Homo antecessor*

### 2.1. Antecedentes

Durante los años ochenta del siglo XX se gestó un cambio radical en la interpretación de

un registro fósil de los homínidos cada vez más rico y diverso. Este cambio supuso la partición de algunos hipodigmas en especies distintas y bien definidas (Tattersall, 1986, 1992; Wood, 1992; Stringer, 1996). Así, el paradigma de una evolución anagenética del género *Homo* en tres grados evolutivos no siempre bien diferenciados dejó paso a un modelo más complejo, en el que cabía no sólo un mayor número de especies, sino que admitía una contemporaneidad de líneas evolutivas distintas y la extinción de todos los linajes, excepto el que culminó en *H. sapiens*. Además, la cuestión del momento y modo de aparición de nuestra especie, ha sido objeto del debate quizás más polémico de los años noventa (e. g. Stringer y Andrews, 1988; Wolpoff, 1989; Waddle, 1994).

En este contexto se plantearon dos problemas cruciales interrelacionados: el concepto de especie y la elección de un método apropiado para el reconocimiento de paleoespecies en el registro fósil. Es obvio que el concepto biológico de especie no puede ser aplicado a las investigaciones paleontológicas y no insistiremos en esta cuestión. Los esfuerzos de muchos investigadores se han centrado en definir una larga lista de

caracteres cualitativos y cuantitativos esqueléticos y dentales, cuya variación se puede comparar con la de las especies actuales. Así, trataremos de consensuar los límites de la variabilidad que permiten reconocer las unidades taxonómicas básicas en un determinado conjunto de restos fósiles.

La introducción de la cladística en la evolución humana no sólo ha enriquecido el debate, sino que ha producido un cierto nivel de complejidad en el reconocimiento de las especies. De manera general se asume un concepto filogenético de especie, nacido del reconocimiento del propio proceso evolutivo. Los caracteres no son elementos estáticos, sino el resultado de ese proceso evolutivo. Se establece así una "polaridad" en los caracteres, desde su forma primitiva o plesiomorfa en un determinado conjunto de especies (clado), hasta su forma más derivada o apomorfa. Algunos investigadores, como Tattersall (1986), propusieron el reconocimiento de especies fósiles mediante el uso de autapomorfías; es decir, de caracteres derivados exclusivos. Sin embargo, este criterio es muy restrictivo y se ha mostrado poco operativo. Es por ello que los defensores más ortodoxos de la cladística como herramienta de la taxonomía han suavizado sus criterios. Por ejemplo, Kimbel y Rak (1993) consideran que una paleoespecie puede ser aceptada si somos capaces de distinguir un conjunto o combinación única de caracteres, cuyo "estatus cladístico" no tiene porque ser conocido. Harrison (1993) aún llega más lejos al afirmar que esta combinación única de caracteres puede tener una base fenética y no cladística. Se trataría de reconocer morfotipos distintos, sin una determinación de la polaridad de los caracteres.

## 2.2. Definición de la nueva especie y cuestiones filogenéticas

El estudio de los diferentes restos humanos fósiles de TD6 nos permitió observar un razonable conjunto de caracteres craneales, mandibulares y dentales, cuya polaridad había sido establecida en trabajos previos (Bermúdez de Castro, 1994; Arsuaga *et alii*, 1997; Martínez y Arsuaga, 1997; Rosas, 1997).

Los dientes humanos de TD6 presentan una mayoría de plesiomorfías para el clado de *Homo*,

como la presencia de cíngulo bucal en caninos y premolares inferiores, secuencia de tamaño creciente en molares superiores e inferiores, segundo premolar inferior de corona muy asimétrica o la forma en pala de los incisivos superiores. El único fragmento de mandíbula de TD6 presenta una morfología que se podría considerar intermedia entre la de los representantes africanos de *Homo* más primitivos y los representantes más recientes de nuestro género en África y Europa, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. Finalmente y como rasgo más destacado del cráneo, el macizo facial del Homínido 3 de TD6 presenta una morfología idéntica a la de nuestra especie. Además, la anchura frontal mínima del resto de hueso frontal ATD6-15 (adscrito provisionalmente al Homínido 3) sugiere que la capacidad craneal de los homínidos de TD6 era superior a 1.000 centímetros cúbicos. En definitiva, los homínidos del Estrato Aurora mostraron una combinación única (a la vez que sorprendente) de caracteres plesiomorfos y apomorfos. La morfología de las raíces de los premolares inferiores no se había descrito previamente en otros homínidos, por lo que podría considerarse como una autapomorfía de *H. antecesor*. La posición y orientación del surco milohioideo de la mandíbula sólo es comparable (pero no idéntica) a la del ejemplar KNM-WT 15000 de *H. ergaster* (Rosas y Bermúdez de Castro, 1999).

La presencia de esta combinación de rasgos primitivos y claramente derivados invitó a plantear en primer lugar la hipótesis de un origen africano de *H. antecesor*. La especie *H. ergaster* sería entonces el mejor ancestro posible de los homínidos de Gran Dolina. Por otro lado, la morfología totalmente moderna de la cara del Homínido 3 nos llevó a considerar que *H. antecesor* podría tener una relación filogenética con *H. sapiens*. En una investigación posterior (Bermúdez de Castro *et alii*, 1999a) hemos podido establecer que el patrón de desarrollo dental y la erupción de los dientes permanentes de *H. antecesor* fue similar a los de las poblaciones modernas. Finalmente, la presencia en los homínidos de TD6 de algunos rasgos craneales compartidos con *H. sapiens* y *H. neanderthalensis* (ver más adelante) permitió considerar la hipótesis de una relación filogenética de *H. antecesor* con los

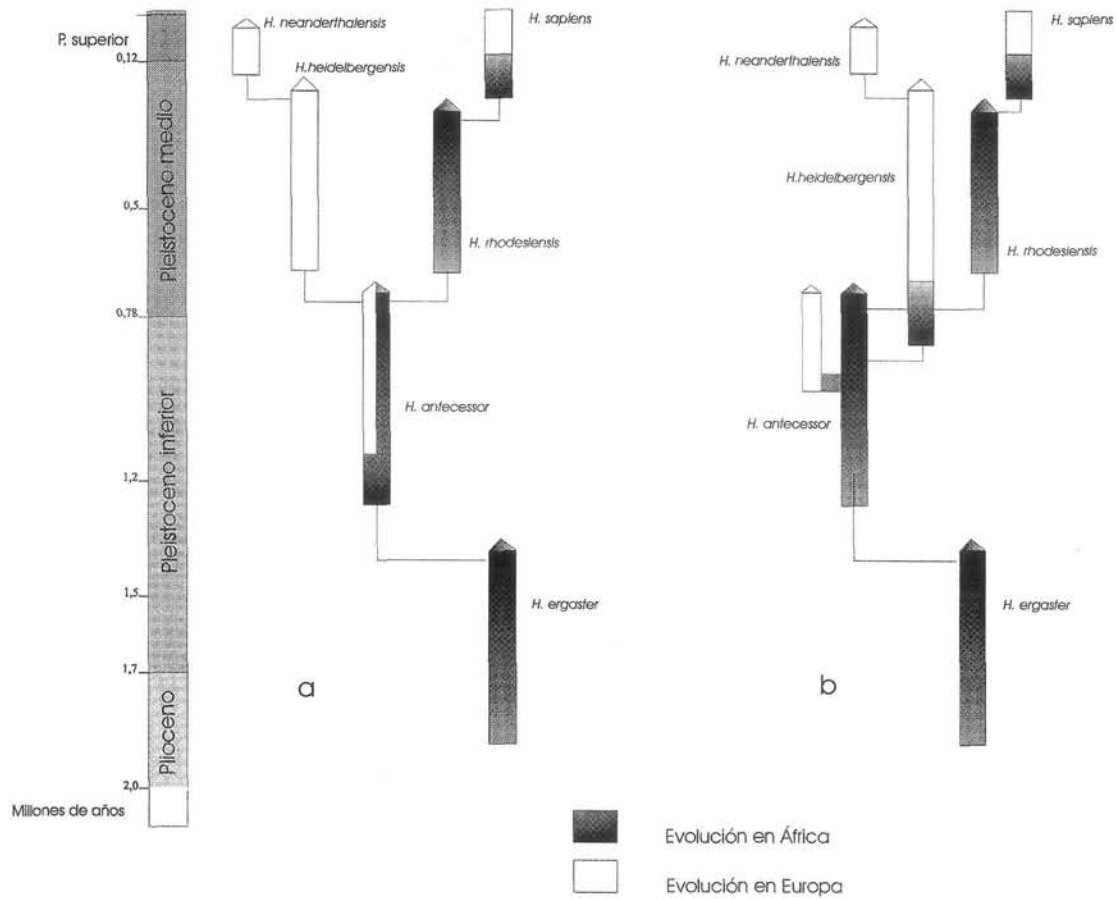


FIG. 1. *Propuestas alternativas para la filogenia del género Homo en África y Europa durante el Pleistoceno, según los escenarios evolutivos explicados en el texto.*

neandertales. De este modo, los homínidos de Gran Dolina pertenecerían a la última especie antecesora común de los neandertales y de las poblaciones humanas actuales (Figura 1 a). Asimismo, se propuso que el primer poblamiento de Europa habría sucedido durante el Pleistoceno inferior, hace algo más de un millón de años y que *H. antecessor* habría sido el protagonista de esa primera ocupación de nuestro continente. Esta hipótesis era alternativa a la planteada por los defensores de la denominada “cronología corta” del poblamiento de Europa (Roebroeks y

Van Kolfschoten, 1994; Dennell y Roebroeks, 1996).

### 3. Nuevas evidencias

En fecha reciente, Manzi, Mallegni y Ascenzi (2001) han publicado una revisión de la calvaria de Ceprano (Italia). Este fósil humano fue encontrado el 13 de marzo de 1994 durante la construcción de una autopista en la región de Campogrande, a unos 100 kilómetros de Roma

(Ascenzi *et alii*, 1996). El neurocráneo fue reconstruido a partir de los fragmentos producidos con uno de los vehículos que participaban en los trabajos de construcción de la carretera, aunque lamentablemente no pudieron localizarse los huesos de la cara. Los restos craneales estaban incluidos en una capa de arcilla muy endurecida, donde no se encontraron otros restos fósiles ni tampoco restos de polen; es decir, excepto por la presencia de los fósiles del homínido el nivel es estéril desde el punto de vista paleontológico. El estudio de las correlaciones estratigráficas regionales sugieren que la calvaria de Ceprano puede tener una antigüedad de entre 450.000 y un millón de años. Ascenzi *et alii* (1996) suponen que el cráneo procede de la erosión y posterior resedimentación de un nivel más antiguo depositado hace entre 800.000 y tal vez no más de 900.000 años. La antigüedad de este nivel se ha estimado en base a la presencia de una fauna del Pleistoceno inferior e industrias líticas del Modo 1. Ciertos datos del análisis de los sedimentos contenidos en la calvaria y la posición estratigráfica del ejemplar apoyan una cronología de entre 800.000 y 900.000 años (Manzi, Mallegni y Ascenzi, 2001).

El cráneo de Ceprano fue descrito por Ascenzi *et alii* (1996), que observaron una combinación de rasgos característicos de la especie *H. erectus*, como la presencia de un torus supra-orbitario masivo, prominente y continuo o la coincidencia del inion con el opistocráneo, y de rasgos que no se emplean para la definición de esta especie, como una constricción postorbital poco marcada o el desarrollo de senos frontales. Además, las primeras estimaciones de la capacidad craneal del cráneo de Ceprano dieron una cifra próxima a 1.200 centímetros cúbicos, que denotaban un notable incremento del grado de encefalización de este homínido con respecto a *H. erectus*. A pesar de ello, las conclusiones preliminares de Ascenzi *et alii* (1996) proponían la inclusión del cráneo de Ceprano en esta última especie. Sin embargo, la reconstrucción original del cráneo ha sido posteriormente revisada por varios investigadores y ha motivado un nuevo estudio más exhaustivo del ejemplar italiano. Manzi, Mallegni y Ascenzi (2001) realizaron un análisis de la presencia o ausencia de 30 caracteres

craneales en una muestra de 20 especímenes del Pleistoceno inferior y medio. A partir de esta información, Manzi, Mallegni y Ascenzi obtuvieron una matriz de distancias fenéticas (Manhattan), que generó distintas agrupaciones jerárquicas (*unrooted trees*) de una gran consistencia. Desde el punto de vista morfológico, la calvaria de Ceprano ocupa una posición intermedia entre los ejemplares atribuidos a *H. ergaster* (África) y *H. erectus* (Asia) y los ejemplares africanos y europeos del Pleistoceno medio. En el primer grupo se encuentran especímenes como los de Turkana (ER 3883 y ER 3733), Dmanisi (D2280 y D2282: ver más adelante), Olduvai (OH 9), Zhoukoudian (Zkd 3, 10, 11 y 12) y Sangiran (S2 y S17). La calvaria de Ceprano mostró una mayor afinidad con el segundo grupo, en el que se encuentran cráneos como los de Bodo, Saldanha, Kabwe, Arago, Steinheim, Petralona y los cráneos 4 y 5 de la Sima de los Huesos de Atapuerca.

Según Manzi, Mallegni y Ascenzi (2001), la calvaria de Ceprano ocuparía un morfoespacio que haría de puente entre los homínidos africanos del Pleistoceno inferior (*H. ergaster*) y los homínidos africanos y europeos del Pleistoceno medio (*H. rhodesiensis* y *H. heidelbergensis*, respectivamente). Las afinidades de la calvaria de Ceprano con estas dos especies sugieren que el ejemplar italiano podría pertenecer a la última especie antecesora común de ambas. Si *H. heidelbergensis* y *H. rhodesiensis* son las respectivas especies antecesoras de *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* (Figura 1 a) el homínido de Ceprano pertenecería, en definitiva, a la especie antecesora de los neandertales y de las poblaciones modernas. Se trata, por tanto, de las mismas conclusiones obtenidas por nosotros en el estudio de los fósils de TD6. Por este motivo, Manzi, Mallegni y Ascenzi (2001) concluyen que la mejor opción para la atribución taxonómica del cráneo de Ceprano es *H. antecessor*.

En 1998, Abbate *et alii* publicaron el hallazgo de un cráneo procedente de la Formación Danakil, en la región de Afar de Eritrea. Los datos biocronológicos y la magnetoestratigrafía sugieren que el cráneo tiene una antigüedad de alrededor de un millón de años. Abbate *et alii* (1998) realizaron una breve descripción del cráneo,

en la que señalaron la presencia de una combinación de rasgos típicos de *H. ergaster/H. erectus* y de rasgos progresivos, como la posición elevada de la anchura biparietal máxima, que son característicos de *H. sapiens*. La capacidad craneal de este ejemplar se estimó entre 750 y 800 centímetros cúbicos, aunque el dato no corresponde a una medición directa. Abbate *et alii* (1998) dejaron abierta la asignación taxonómica del cráneo de Danakil hasta que su estudio no fuera más completo. Desafortunadamente, no se han publicado descripciones e interpretaciones posteriores de este espécimen, que hubieran arrojado luz sobre un tramo muy oscuro de la evolución humana.

Por otro lado, los fósiles humanos recuperados en el yacimiento de Dmanisi, en la República de Georgia (Gabunia y Vekua, 1995; Gabunia *et alii*, 2000) representan la primera evidencia de homínidos fuera del continente africano. Los datos geocronológicos, análisis de paleomagnetismo, así como el contexto arqueológico y paleontológico indican una antigüedad en torno a 1.700.000 años para los homínidos de Dmanisi. Estos fósiles humanos presentan escasas afinidades con los restos de TD6 (Bermúdez de Castro *et alii*, 1999c; Rosas y Bermúdez de Castro, 1999) y han sido atribuidos a una forma primitiva de *H. ergaster* (Rosas y Bermúdez de Castro, 1998; Gabunia *et alii*, 2000). Se trataría de la primera dispersión de homínidos fuera de África, ocurrida a finales del Plioceno o comienzos del Pleistoceno inferior, muy probablemente sin repercusión en el poblamiento de Europa. Puesto que los caracteres de la mandíbula y de los dientes de *H. antecessor* sugieren una relación de esta especie con formas evolucionadas de *H. ergaster*, como KNM-WT 15000, cabe proponer que la primera colonización de Europa se realizó a partir de una dispersión fuera de África muy posterior a la representada por los homínidos de Dmanisi. Estos últimos, en cambio, podrían estar relacionados con las primeras ocupaciones de Asia. Algunos datos sobre la geocronología de yacimiento de la Isla de Java (Jacob y Curtis, 1971; Swischer *et alii*, 1994; Larick *et alii*, 2001) apoyan una primera ocupación de este continente a comienzos del Pleistoceno inferior.

#### 4. Escenarios evolutivos

Los hallazgos e investigaciones de los últimos cuatro años no han eliminado las incertidumbres planteadas por nosotros mismos a la luz de las evidencias disponibles en yacimientos europeos a mediados de 1997 y después de un examen riguroso de todos los datos obtenidos en el Estrato Aurora de TD6 (Bermúdez de Castro *et alii*, 1999b). El estudio anatómico de los restos fósiles de *H. antecessor* planteó enseguida la hipótesis de una continuidad evolutiva en Europa desde finales del Pleistoceno inferior hasta el Pleistoceno superior (Figura 1 a); es decir, se consideró la posibilidad de una relación filogenética entre la nueva especie y las cronoespecies *H. heidelbergensis/H. neanderthalensis* (Bermúdez de Castro *et alii*, 1997).

Las evidencias para proponer esta hipótesis proceden del estudio de los restos craneales de TD6 (Arsuaga *et alii*, 1999). Estos fósiles comparten tres caracteres derivados con las poblaciones modernas y con los neandertales, a saber: borde superior de la escama del temporal de forma convexa, canal incisivo en posición anterior y de trayectoria casi vertical y prominencia nasal marcada. Aunque la topografía mediofacial de ATD6-69 es totalmente moderna, el hipodigma de TD6 cuenta con un fragmento del lado izquierdo de la cara de un adulto. Este fragmento, ATD6-58, conserva el proceso cigomático del maxilar y la mayor parte del hueso cigomático y nos muestra que en los adultos de *H. antecessor* la expansión del seno maxilar podría llenar parcialmente la fosa canina. En este sentido, fósiles del Pleistoceno medio como el ejemplar AT-404 de la Sima de los Huesos de Atapuerca o el cráneo de Steinheim (Alemania), cuya morfología de la cara no presenta un prognatismo mediofacial tan extremo como el de la mayoría de los individuos de *H. heidelbergensis/H. neanderthalensis*, podrían representar un estado intermedio entre la morfología moderna de *H. antecessor* y la morfología totalmente derivada de este linaje europeo.

El estudio del aparato dental (Bermúdez de Castro *et alii*, 1999c), sin embargo, no aportó pruebas concluyentes para establecer una relación filogenética entre los homínidos de TD6 y

los homínidos europeos del Pleistoceno medio. Como ya hemos comentado antes, los dientes humanos de TD6 presentan numerosos rasgos plesiomorfos para el clado de *Homo*, mientras que las cronoespecies *H. heidelbergensis*/*H. neanderthalensis* muestran un patrón dental claramente derivado. La ausencia de cíngulos en los caninos y premolares inferiores, la reducción de la anchura (diámetro bucolingual) de todos los dientes, la frecuente presencia de series molares decrecientes o la reducción de la complejidad de las raíces de los premolares inferiores, son algunos de los cambios que caracterizan a la línea evolutiva europea del Pleistoceno medio. En *H. antecessor* se observan incisivos inferiores de gran anchura (en términos absolutos y relativos) y secuencia de tamaño P3>P4. Los dos rasgos testimonian un cierto incremento relativo de la dentición anterior con respecto a la posterior, que es característico de los homínidos europeos del Pleistoceno medio y superior (neandertales), pero también se observa en las formas evolucionadas de *H. ergaster* y en los ejemplares africanos del Pleistoceno medio. Así pues, los dientes no ofrecen datos contradictorios con la hipótesis de una continuidad evolutiva en Europa desde finales del Pleistoceno inferior, pero tampoco apoyan de manera decidida esta posibilidad. Los dientes humanos del yacimiento francés de la Cueva de l'Arago en Tautavel presentan algunos rasgos, como pliegues cingulares incipientes en los premolares inferiores, serie molar creciente (M1>M2), raíces de premolares con cierta complejidad, etc., que sugieren un estadio morfológico intermedio entre el patrón primitivo de TD6 y el patrón derivado de dientes como los de la mandíbula de Mauer o los de la Sima de los Huesos de Atapuerca. Queda pendiente un estudio comparado de las muestras dentales de TD6 y Arago, que podría aclarar algunos puntos cruciales de este debate.

El fragmento mandibular ATD6-5 presenta una morfología "generalizada", en la que no se aprecia la robustez que caracteriza a las mandíbulas de *H. habilis* y *H. ergaster* (Rosas y Bermúdez de Castro, 1999). Esta morfología generalizada incluye la atenuación de rasgos como la prominencia alveolar o la prominencia lateral y se observa en mandíbulas de finales del Pleistoceno

inferior y Pleistoceno medio de África, Asia y Europa. La mandíbula ATD6-5, además, no presenta ninguno de los rasgos apomórficos de *H. neanderthalensis*. En consecuencia, y como en el caso del aparato dental, los datos obtenidos en ATD6-5 no son incompatibles con la hipótesis de una continuidad evolutiva en Europa durante el Pleistoceno, pero tampoco ofrecen argumentos en favor de esta posibilidad.

El escenario evolutivo que se plantea en esta primera hipótesis nos permite suponer que *H. antecessor* ocuparía en primer lugar las regiones más meridionales y templadas de Europa. Las características biológicas de una especie propia de hábitats cálidos no permitiría una rápida expansión hacia regiones del norte de Europa, aun en periodos interglaciales, donde las estaciones son marcadas y los recursos poco predecibles. Sólo en una época más avanzada del Pleistoceno los progresos tecnológicos y tal vez una mejor organización social permitirían un avance de las poblaciones europeas hacia el norte. Si el Modo tecnológico 2 (Achelense) no apareció en Europa como consecuencia de una evolución técnica de las industrias del Modo 1 (Carbonell, com. pers.; Bermúdez de Castro *et alii*, 1999b) este primer escenario evolutivo implica que el Achelense llegó a nuestro continente por difusión hace entre 600.000 y 500.000 años, sin un soporte biológico de entidad. El Modo 2 más antiguo de Europa procede de yacimientos como los de Notarchirico en Italia y Carrière Carpentier, en Francia.

Un posible segundo escenario evolutivo contempla la hipótesis de que las primeras poblaciones humanas de Europa fueran sustituidas por un nuevo poblamiento de homínidos, también procedente del continente africano. En este segundo escenario, *H. antecessor* habría ocupado las regiones más meridionales de Europa durante medio millón de años, pero sus poblaciones (probablemente no muy numerosas y restringidas a las áreas próximas al Mediterráneo) habrían sido absorbidas por una población mayor, provista de tecnología de Modo 2 y con estrategias de subsistencia diferentes (Rosell, 2001). Como ya hemos comentado en párrafos anteriores, los datos procedentes del estudio anatómico de los fósiles no son totalmente conflictivos con esta

hipótesis. En todo caso, se trataría de conciliar algunas de las evidencias craneales con un escenario evolutivo algo más complejo. Por ejemplo, la forma convexa de la escama del temporal también está presente en los homínidos asiáticos y africanos del Pleistoceno medio (Martínez y Arsuaga, 1997), de manera que estos últimos no pierden su opción de ser los antecesores de los homínidos del Pleistoceno medio europeo.

Aun en el caso de que esta hipótesis fuera correcta, *H. antecessor* no dejaría de ser, en nuestra opinión, el antecesor común de las poblaciones modernas y de los neandertales (Figura 1 b). En efecto, *H. antecessor* habría dado origen a la especie *H. heidelbergensis* en el continente africano, que se habría dispersado por Europa hace entre 600.000 y 500.000 años. Un posible origen de *H. heidelbergensis* en África podría explicar las similitudes entre ejemplares como los de Bodo (Etiopía) y Petralona (Grecia), aunque esta posibilidad no daría la razón a investigadores como Rightmire (1996) y Stringer (1996), que consideran a *H. heidelbergensis* como el antecesor común de los neandertales y de las poblaciones modernas. Ya hemos explicado en otros trabajos (Arsuaga *et alii*, 1997; Rosas y Bermúdez de Castro, 1997) que *H. heidelbergensis* presenta numerosos rasgos apomórficos compartidos en exclusividad con los neandertales, constituyendo así un linaje evolutivo de dos cronoespecies sin solución de continuidad. La presencia de *H. antecessor* en la Sierra de Atapuerca en una cronología de Pleistoceno inferior sería el resultado del éxito evolutivo de una especie, que amplió su hábitat africano hacia la otra orilla del Mediterráneo y que mucho más tarde daría lugar a nuestra propia especie en el propio continente africano.

Un tercer escenario evolutivo supone la posibilidad de un mestizaje en Europa de *H. antecessor* con nuevos emigrantes africanos, provistos de tecnología de Modo 2 y muy próximos genéticamente a esta especie. El mestizaje habría dado lugar a poblaciones, como las representadas en el yacimiento de l'Arago, que se incluyen sin discusión en *H. heidelbergensis*. Manzi, Mallegni y Ascenzi (2001) parecen apoyar esta hipótesis, en base a las evidencias que ofrece la calvaria de Ceprano. Según estos autores, la llegada a Europa

de emigrantes achelenses hace algo menos de 600.000 años, supuso la pérdida de una parte de la variación morfológica de los primeros europeos. Este último escenario no supone una propuesta filogenética diferente a las de la Figura 1.

## 5. Conclusiones

El estudio de los fósiles humanos del Pleistoceno inferior de Europa recuperados en el nivel TD6 del yacimiento de Gran Dolina y en la región de Campogrande, cerca de la ciudad italiana de Ceprano, es consistente con un proceso de especiación en África durante este periodo, hace entre 1.500.000 y un millón de años. Este proceso conllevaría un incremento sustancial del grado de encefalización y rasgos modernos en el macizo facial, que serían el preludio de la posterior aparición de *H. sapiens* en África. No obstante, la nueva especie africana aún retendría numerosos caracteres primitivos en el cráneo y en el aparato dental, que se combinarían con los caracteres derivados, como un claro caso de evolución en mosaico. Esta especie, que hemos denominado *H. antecessor*, ocuparía un morfoespacio, que todavía debe conocerse mejor, cuando se llene el vacío existente en el registro fósil de África y Eurasia para el periodo entre 1.500.000 y medio millón de años. En este sentido, el cráneo recuperado entre los años 1995 y 1997 en la Formación Danakil (Eritrea), que ha sido datado en alrededor de un millón de años, podría ofrecer algunos datos para conocer mejor los cambios evolutivos del género *Homo* en ese periodo. Las nuevas evidencias conocidas en estos últimos cuatro años apoyan nuestra hipótesis de que *H. antecessor* podría ser la última especie antecesora común de los neandertales y de las poblaciones humanas modernas.

## Agradecimientos

Los autores agradecen muy sinceramente la labor de todos los componentes del Equipo Investigador de Atapuerca, sin cuya decidida e ilusionada dedicación al proyecto hubiera sido



imposible la realización de este trabajo. En especial, queremos reconocer la labor de nuestro compañero Eudald Carbonell en la tareas de dirección del proyecto Atapuerca. También queremos agradecer la confianza de Soledad Corchón y José Rodríguez al solicitar nuestra participación en este volumen extraordinario de la revista *Zephyrus*, con motivo de su 50 aniversario. Susana Sarmiento ha colaborado en el diseño gráfico de la Figura 1. Las investigaciones e investigadores en Atapuerca reciben apoyo económico del Ministerio de Ciencia y Tecnología (proyecto BXX2000-1258-C03-01), de la Junta de Castilla y León, de la Fundación Atapuerca y de la Fundación Duques de Soria.

## Bibliografía

- ABBATE, E.; ALBIANELLI, A.; AZZAROLI, A.; BENVENUTI, M.; TESFAMARIAM, B.; BRUNI, P.; CIPRIANI, N.; CLARKE, R. J.; FICCARELLI, G.; MACCHIARELLI, R.; NAPOLEONE, G.; PAPINI, M.; ROOK, L.; SAGRI, M.; TECLÉ, T. M.; TORRE, D. y VILLA, I. (1998): "A one-million-year-old *Homo* cranium from the Danakil (Afar) Depression of Eritrea", *Nature*, 393, pp. 458-460.
- ARSUAGA, J. L.; MARTÍNEZ, I.; LORENZO, C.; GRACIA, A.; MUÑOZ, A.; ALONSO, O. y GALLEGRO, J. (1999): "The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain)", *Journal of Human Evolution*, 37, pp. 431-457.
- ASCENZI, A.; BIDDITTU, I.; CASSOLI, P. F.; SEGRE, A. G. y SEGRE-NALDINI, E. (1996): "A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy", *Journal of Human Evolution*, 31, pp. 409-423.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. (1994): "Phylogenetic analysis of the Atapuerca hominids: the dental evidence", *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 171, pp. 205-211.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; ARSUAGA, J. L.; CARBONELL, E.; ROSAS, A.; MARTÍNEZ, I. y MOSQUERA, M. (1997): "A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans", *Science*, 276, pp. 1392-1395.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; CARBONELL, E. y ARSUAGA, J. L. (1999): "Special Issue on 'Gran Dolina Site: TD6 Aurora Stratum (Burgos, Spain)'"', *Journal of Human Evolution*, 37.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; CARBONELL, E.; CÁCERES, I.; DÍEZ, J. C.; FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; MOSQUERA, M.; OLLÉ, A.; RODRÍGUEZ, J.; RODRÍGUEZ, X. P.; ROSAS, A.; ROSELL, J.; SALA, R.; VERGÉS, J. M. y VAN DER MADE, J. (1999b): "The TD6 (Aurora Stratum) hominid site. Faunal remarks and new questions", *Journal of Human Evolution*, 37, pp. 695-700.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; ROSAS, A.; CARBONELL, E.; NICOLÁS, M. E.; RODRÍGUEZ, J. y ARSUAGA, J. L. (1999a): "A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain)", *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96, pp. 4210-4213.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; ROSAS, A. y NICOLÁS, M. E. (1999c): "Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain)", *Journal of Human Evolution*, 37, pp. 523-566.
- CARBONELL, E.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; ARSUAGA, J. L.; DÍEZ, J. C.; ROSAS, A.; CUENCA-BESCÓS, G.; SALA, R.; MOSQUERA, M. y RODRÍGUEZ, X. P. (1995): "Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain)", *Science*, 269, pp. 826-830.
- DENNEL, R. W. y ROEBROEKS, W. (1996): "The earliest colonisation of Europe: the short chronology revisited", *Antiquity*, 70, pp. 535-542.
- GABUNIA, L. y VEKUA, A. (1995): "A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi East Georgia, Caucasus", *Nature*, 373, pp. 509-512.
- GABUNIA, L.; VEKUA, A.; LORKIDPANIDZE, D.; SWISHER, C. C.; FERRING, R.; JUSTUS, A.; NIORADZE, M.; TVALCHRELIDZE, M.; ANTÓN, S. C.; BOSINSKI, G.; JÖRIS, O.; DE LUMLEY, M. A.; MAJSURADZE, G. y MOUSKHELISHVILI, A. (2000): "Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age", *Science*, 288, pp. 1019-1025.
- JACOB, T. y CURTIS, G. H. (1971): "Preliminary potassium-argon dating of early man in Java", *Contributions of the University of California Archaeological Research Facility*, 12, p. 50.
- HARRISON, T. (1993): "Cladistics concepts and the species problem in hominoid evolution". En KIMBEL, W. H. y MARTIN, L. B. (eds.): *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*. New York: Plenum Press, pp. 345-372.
- KIMBEL, W. H. y RAK, Y. (1993): "The importance of species taxa in paleoanthropology and an argument for the phylogenetic concept of species category". En KIMBEL, W. H. y MARTIN, L. B. (eds.): *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*. New York: Plenum Press, pp. 461-485.

- LARICK, R.; CIOCHON, R. L.; ZAIM, Y.; SUDIJONO; SUMINTO; RIZAL, Y.; AZIZ, F., REAGAN, M. y HEIZLER, M. (2001): "Early Pleistocene  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  ages for Bapang Formation hominins, Central Jawa, Indonesia", *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 98, pp. 4866-4871.
- MANZI, G.; MALLEGGNI, F. y ASCENZI, A. (2001): "A cranium for the earliest Europeans: phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy", *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 98, pp. 10011-10016.
- MARTÍNEZ, I. y ARSUAGA, J. L. (1997): "The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach", *Journal of Human Evolution*, 33, pp. 283-318.
- RIGTHMIRE, P. (1996): "The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the Middle Pleistocene?", *Journal of Human Evolution*, 31, pp. 21-39.
- ROEBROEKS, W. y VAN KOLFSCHOTEN, T. (1994): "The earliest occupation of Europe: A short chronology", *Antiquity*, 68, pp. 489-503.
- ROSAS, A. (1997): "A gradient of size and shape for the Atapuerca sample and Middle Pleistocene hominid variability", *Journal of Human Evolution*, 33, pp. 319-331.
- ROSAS, A. y BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. (1997): "The Mauer mandible and the evolutionary significance of *Homo heidelbergensis*", *Geobios*, 31, pp. 687-697.
- (1999): "The ATD6-5 mandibular specimen from Gran Dolina (Atapuerca, Spain). Morphological study and phylogenetic implications", *Journal of Human Evolution*, 37, pp. 567-590.
- ROSELL, J. (2001): *Patrons d'aprofitament de les biomasses animals durant el Pleistocé inferior i mig (Sierra de Atapuerca, Burgos) i superior (Abric Romani, Barcelona)*. Tesis Doctoral. Universitat Rovira i Virgili de Tarragona.
- STRINGER, C. B. (1996): "Current issues in modern human origins". En MEIKLE, W. E.; HOWELL F. C. y JABLONNSKI, N. G. (eds.): *Contemporary Issues in Human Evolution*, Memoir 21. California Academy of Sciences, pp. 115-134.
- STRINGER, C. B. y ANDREWS, P. (1988): "Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans", *Science*, 239, pp. 1263-1268.
- SWISHER III, C. C.; CURTIS, G. H.; JACOB, T.; GETTY, A. G.; SUPRIJO, A. y WIDLASMORO (1994): "Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia", *Science*, 263, pp. 1118-1121.
- TATTERSALL, I. (1986): "Species recognition in human paleontology", *Journal of Human Evolution*, 15, pp. 165-175.
- (1992): "Species concept and species identification in human evolution", *Journal of Human Evolution*, 22, pp. 341-349.
- WADDLE, D. M. (1994): "Matrix correlation tests support a single origin for modern humans", *Nature*, 368, pp. 452-454.
- WOLPOFF, M. H. (1989): "Multiregional evolution: The fossil evidence to Eden". En MELLARS, P. y STRINGER, C. B. (eds.): *The Human Revolution*. Edinburgh, U.K.: Edinburgh University Press, pp. 62-108.
- WOOD, B. (1992): "Origin and evolution of the genus *Homo*", *Nature*, 355, pp. 783-790.