

MUNIBE (Antropología-Arkeologia) 57	Homenaje a Jesús Altuna	279-287	SAN SEBASTIAN	2005	ISSN 1132-2217
-------------------------------------	-------------------------	---------	---------------	------	----------------

Origen y filogenia de los primeros homínidos de Europa

Origin and phylogeny of the earliest European hominids

PALABRAS CLAVE: Evolución humana; Pleistoceno de Europa; Atapuerca.

KEY WORDS: Human evolution; European Pleistocene; Atapuerca.

J.M. BERMÚDEZ DE CASTRO* M. MARTÍNÓN-TORRES** E. CARBONELL***
M. LOZANO*** A. GÓMEZ** S. SARMIENTO**

RESUMEN

Se discuten el origen y relaciones filogenéticas de la especie *Homo antecessor*, BERMUDEZ DE CASTRO ET AL., 1997, con especial atención a los datos aportados por la nueva mandíbula recuperada en el nivel TD6 del yacimiento de Gran Dolina, en la Sierra de Atapuerca, que refuerzan la identidad taxonómica de esta especie y su relación con el origen de *H. sapiens*. Se contrasta la hipótesis de que *H. antecessor* represente el último antecesor común de los neandertales y de las poblaciones modernas y se considera la posibilidad de un origen asiático para el primer poblamiento de Europa.

ABSTRACT

The origin and phylogenetic relationships of the species *Homo antecessor*, BERMUDEZ DE CASTRO ET AL., 1997 are discussed, with special emphasis in the information furnished by the new mandible recovered from the TD6 level of the Gran Dolina site (Sierra de Atapuerca, Spain). The taxonomic identity of this species and its relationship with the origin of *H. sapiens* is strengthening with the new data. We test the hypothesis that *H. antecessor* represents the last common ancestor to Neandertals and modern humans. Finally, a possible Asiatic origin for the earliest settlement of Europe is discussed.

LABURPENA

Homo antecessor espeziearen jatorria eta lotura filogenetikoak aztertzen ari dira BERMUDEZ DE CASTRO ETA AL., 1997, Atapuerca mendize-rrako Dolina Handiko aztarnategiko TD6 mailan aurkitutako masailezur berriak eman dituen datuei arreta berezia emanez, horiek aipameneko espeziearen nortasun taxonomikoa eta *H. sapiens*-en jatorriarekin duen zerikusia indartu egin baitute. *Homo antecessor* delakoa neandertalen eta populazio modernoek azken aurreko komuna izan zitekeelako hipotesia egiaztatuta da.

INTRODUCCIÓN

El objetivo de este trabajo es discutir el origen y las posibles relaciones filogenéticas de las primeras poblaciones humanas de Europa, a la luz de las últimas evidencias incorporadas al registro fósil. En la última década del siglo pasado los acontecimientos relacionados con este problema se han sucedido de manera vertiginosa, como los espectaculares hallazgos en Atapuerca, de los que hablaremos a lo largo de este trabajo, y en el yaci-

miento de Dmanisi en la República de Georgia (GABUNIA & VEKUA, 1995; GABUNIA *et al.*, 2000; VEKUA *et al.*, 2002). El progreso técnico en materia de dataciones y su aplicación en yacimientos conocidos desde hace tiempo (e.g. BELLÍ *et al.*, 1991; PARES & PÉREZ-GONZÁLEZ, 1995; ROBERTS *et al.*, 1994; SWISHER *et al.*, 1994) también ha contribuido a dilucidar algo tan imprescindible en el estudio de la evolución como es el marco temporal.

* J.M. BERMÚDEZ DE CASTRO, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid (Spain) y Centro Nacional de Investigación sobre Evolución Humana, Burgos.

** M. MARTÍNÓN-TORRES, A. GÓMEZ & S. SARMIENTO, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid (Spain).

*** E. CARBONELL, M. LOZANO, Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili, Plaça Imperial Tàrraco, 1, 43005 Tarragona (Spain).

El tema candente de discusión durante la primera mitad de los años noventa fue la posibilidad de un primer poblamiento del continente europeo antes de una fecha en torno al medio millón de años (ROEBROEKS & VAN KOLFSCHOTEN, 1994, 1995), que algunos investigadores han defendido a partir de ciertas evidencias arqueológicas (e.g. BONIFAY, 1991; CARBONELL & RODRÍGUEZ, 1994; COLTORTI *et al.*, 1982; LUMLEY *et al.*, 1988). El hallazgo en julio de 1994 de fósiles humanos asociados a un conjunto de herramientas del Modo 1 en el denominado Estrato Aurora del nivel TD6 del yacimiento de Gran Dolina, en la Trinchera del Ferrocarril de la Sierra de Atapuerca (CARBONELL *et al.*, 1995) puso fin a este debate. El Estrato Aurora se sitúa por debajo de la inversión paleomagnética Matuyama-Brunhes (PARES & PÉREZ-GONZÁLEZ, 1995) y las dataciones por ESR y series de Uranio sugieren una antigüedad de hasta 850.000 años para los fósiles de TD6 (FALGUERES *et al.*, 1999).

Una vez admitida la posibilidad de un primer poblamiento de Europa por debajo incluso de la barrera del millón de años (OMS *et al.*, 2000) queda por delante la tarea de conocer el origen (africano o asiático) de esta primera población europea y construir el nuevo escenario evolutivo, acorde con los datos del registro fósil. Aquí presentamos el estado actual de la cuestión, pero advirtiendo que los datos disponibles son todavía muy preliminares y que la discusión continuará probablemente durante décadas.

HOMO HEIDELBERGENSIS: EL RENACIMIENTO DE UNA ESPECIE

Hace ya más de veinte años, CHRIS STRINGER propuso que la población neandertal europea (*H. neanderthalensis*) y las poblaciones humanas modernas (*H. sapiens*) compartimos un antecesor común que vivió en el Pleistoceno medio (STRINGER, 1983, 1985). STRINGER recuperó el nombre *H. heidelbergensis*, SCHOETENSACK, 1908, para designar al antecesor común de los dos linajes, que debería incluir ejemplares fósiles representantes de poblaciones africanas y europeas, como Bodo, Kawbe, Ndotu, Elandsfontein, Mauer, Arago, Petralona o Bilzingsleben (STRINGER & MCKIE, 1996). Además, en esta especie podrían incluirse ejemplares asiáticos del Pleistoceno medio, como Dali, Yunxian o Jinniushan. La hipótesis de un antecesor común para neandertales y poblaciones modernas ha sido acogido con mucho interés por investigadores como TATTERSALL (1995), HUBLIN (1996), CONROY (1997) o WOOD & RICHMOND (2000), que han deja-

do atrás la visión gradualista, anagenética de la evolución de *Homo* y sostienen una visión cladogenética de la misma. RIGHTMIRE (1996, 1998) también ve con agrado esta hipótesis, a pesar de no ser practicante de la cladística y de su tendencia a incluir la variabilidad de *Homo* en un número limitado de especies. *H. heidelbergensis* habría aparecido por un proceso de especiación en África o en el oeste de Asia en los inicios del Pleistoceno medio o incluso antes (RIGHTMIRE, 1996). Desde luego, la hipótesis de un ancestro común para neandertales y poblaciones modernas se mantiene fácilmente en los análisis cladísticos con caracteres craneales (ARSUAGA *et al.* 1995). Si atendemos a las investigaciones moleculares realizadas con muestras de ejemplares fósiles, como los del holotipo de *H. neanderthalensis*, la separación entre el linaje de los Neandertales y el de nuestra especie habría ocurrido hace alrededor de medio millón de años (KRINGS *et al.* 1997).

Los excepcionales hallazgos en el yacimiento de la Sima de los Huesos (SH) de la Cueva Mayor de la Sierra de Atapuerca han contribuido de manera decisiva a comprender el escenario evolutivo de Europa durante el Pleistoceno medio (e.g. ARSUAGA *et al.*, 1993; ARSUAGA *et al.*, 1997; BERMÚDEZ DE CASTRO, 1993; ROSAS, 2001). El estudio de la muestra de SH sugiere que los Neandertales tienen un origen muy antiguo en poblaciones como la representada en Atapuerca, cuya cronología se ha estimado en hace al menos 400.000 años (BISCHOFF, *et al.*, 2003). Los fósiles de SH, y también la totalidad de los ejemplares europeos del Pleistoceno medio, presentan una o más autapomorfías neandertales (caracteres derivados exclusivos de la población Neandertal). Esta afirmación es aplicable a la mandíbula de Mauer, el holotipo de *H. heidelbergensis*, cuya posición filogenética no ha podido ser comprendida hasta hace poco tiempo por la propia limitación del registro fósil europeo. La mandíbula de Mauer tiene una morfología estructural de la que puede derivar la morfología de la mandíbula de los neandertales (ROSAS & BERMÚDEZ DE CASTRO, 1998). Además, y según estos mismos autores, la morfología, dimensiones y proporciones de los dientes de la mandíbula de Mauer son muy similares a las de los neandertales. Por todo ello, se ha propuesto que la población europea del Pleistoceno medio, representada por fósiles como los de Arago, Bilzingsleben, Mauer, Petralona, Steinheim, Swanscombe o Vértetözöllos, es antecesora de los neandertales y debería ser considerada o bien una crono-especie del linaje *H. heidelbergensis/H. neanderthalensis*

(ARSUAGA *et al.*, 1997) o bien una crono-subespecie de ese linaje europeo (MANZI, 2004; BERMÚDEZ DE CASTRO *et al.*, 2004). Si bien estos autores están de acuerdo en admitir que Neandertales y poblaciones modernas compartimos un antecesor común, no consideran aceptable la idea de agrupar en la especie *H. heidelbergensis* a fósiles de procedencia geográfica tan dispar. Esta especie, caso de ser aceptada, debería incluir sólo a los fósiles europeos, que serían antecesores de los neandertales, pero en ningún caso de *H. sapiens*. La población humana del Pleistoceno medio de Europa quedó aislada geográficamente de otras poblaciones y derivó exclusivamente hacia la formación de los llamados Neandertales clásicos (HUBLIN, 1998).

GRAN DOLINA-TD6: EL CAMBIO DE PARADIGMA

En este contexto se podía proponer una especie antecesora común alternativa para el linaje de los neandertales y el de las poblaciones modernas. Esta especie podría ser hipotética, por no existir todavía el registro adecuado, o bien podría buscarse en el registro conocido. El hallazgo en 1994 de fósiles humanos en el Estrato Aurora del nivel TD6 del yacimiento de Gran Dolina no sólo supuso un avance importante en el conocimiento de los primeros europeos, sino que también fue determinante para esta cuestión (BERMÚDEZ DE CASTRO *et al.*, 1997). En efecto, la especie *H. antecessor*, nombrada y definida a partir del estudio de los fósiles de TD6, reunía varios requisitos para ser considerada como posible antecesor común de neandertales y poblaciones modernas. En particular, la morfología facial totalmente moderna de los homínidos de TD6 (la evidencia más antigua del registro fósil de una cara como la de nuestra especie) invitaba a pensar que la especie *H. antecessor* debería estar relacionada filogenéticamente con *H. sapiens*.

Los dientes de *H. antecessor* presentan numerosos rasgos plesiomorfos, cuya ayuda es limitada para resolver cuestiones filogenéticas (BERMÚDEZ DE CASTRO *et al.*, 1999). El pequeño fragmento de mandíbula humana hallado en TD6 tampoco resultó decisivo en esta tarea (ROSAS & BERMÚDEZ DE CASTRO, 1999). En todo caso, dientes y mandíbula sugerían una continuidad en Europa entre las poblaciones del Pleistoceno inferior y las del Pleistoceno medio. Los restos de neurocráneo y del cráneo facial, sin embargo, presentaban algunos rasgos determinantes (ARSUAGA *et al.*, 1999).

Entre los caracteres craneales se podían citar tres sinapomorfias: convexidad del borde superior de la escama del temporal, posición anterior y trayectoria casi vertical del canal incisivo en el maxilar y prominencia nasal marcada, que *H. antecessor* comparte con *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* (ARSUAGA *et al.*, 1999). Ciertamente las evidencias mostradas por los homínidos de Gran Dolina no eran definitivas, pero permitían proponer la hipótesis de que *H. antecessor* podría ser el antecesor común de las poblaciones modernas y de los neandertales. Estos últimos habrían derivado hacia una morfología facial derivada y autapomórfica (prognatismo mediofacial: ver RAK, 1986 y ARSUAGA *et al.*, 1997) a partir de la cara moderna que ya muestran los homínidos de Gran Dolina. Esta es la posición que ARSUAGA *et al.* (1999) defienden en su estudio de los restos faciales de TD6, al considerar que fósiles como Steinheim y AT-404 de la Sima de los Huesos presentan una morfología intermedia entre la de los homínidos de Gran Dolina y la de los neandertales.

Un resultado interesante del estudio comparado de los fósiles de TD6 fue su discriminación de los fósiles asiáticos del Pleistoceno inferior y medio, tradicionalmente incluidos en la especie *H. erectus sensu stricto*. Se considera por muchos que esta especie incluye los fósiles encontrados en la Isla de Java (Trinil, Sangiran, Modjokerto, Ngandong, Sambungmacan) y en China (Gongwangling, Lantian, Zhoukoudian, Yunxian, Hexian y Yuanmou, entre otros). Los fósiles de Gran Dolina presentan fusión del proceso estiloides con el basicráneo (condición plesiomorfa), mientras que *H. erectus* muestra la condición derivada, con proceso estiloides no fusionado (ver discusión en MARTÍNEZ & ARSUAGA, 1997). Además, los fósiles de Gran Dolina presentan una morfología del torus supraorbital con doble arco, mientras que los fósiles de Java muestran un torus continuo y bien desarrollado a modo de visera encima de las órbitas. En este sentido, resulta interesante mencionar que esta última morfología es diferente en los fósiles de Zhoukoudian, que muestran un aspecto también en doble arco similar al de *H. ergaster*. Algunos investigadores han llamado la atención acerca de las diferencias entre los cráneos fósiles de Java y los de China (KIDDER & DURBAND, 2004; WU & YINYUN, 2004). KIDDER & DURBAND (2004) han realizado un estudio métrico de las variables más significativas del neurocráneo de los ejemplares africanos KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 y OH 9, así como de los cráneos javaneses de Ngandong, Sangiran, Trinil y Sambungmacan y de los cráneos

chinos de Hexian y Zhoukoudian. Todos los análisis realizados por estos autores separaron claramente a los cráneos de Zhoukoudian de los restantes ejemplares analizados, que mostraron así un patrón métrico único, diferente del patrón mostrado por los cráneos africanos (*H. ergaster*) y por los de Java. WU & YINYUN (2004) han obtenido resultados similares, con la novedad de asociar el cráneo chino de Nanjing (ver más adelante) a los fósiles de Zhoukoudian. Quizás sea interesante recordar que ya en 1977 AGUIRRE & DE LUMLEY sugerían restringir el nombre *H. erectus* a los fósiles de Java, una idea que mencionaremos más adelante. Es por ese motivo que en este trabajo hemos optado por incluir los ejemplares de Zhoukoudian en la especie *H. pekinensis*, empleando el nombre específico introducido por BLACK & ZDANSKY en 1927 para nombrar a los fósiles humanos de la localidad 1 de este yacimiento.

EL ESCENARIO EVOLUTIVO EN EUROPA A COMIENZOS DEL PLEISTOCENO MEDIO

En fecha reciente (BERMÚDEZ DE CASTRO *et al.*, 2003) hemos rectificado nuestra posición original y hemos apostado por una discontinuidad en la población humana de Europa durante el Pleistoceno, proponiendo que los ejemplares de Mauer, Arago, Sima de los Huesos, etc. representan a una nueva población, posiblemente de origen africano, que sustituyó o se mezcló con la población del Pleistoceno inferior. Esa nueva población sería portadora de la tecnología del Modo 2, y se extendería hacia latitudes no alcanzadas por los primeros pobladores de Europa. El Modo 2 perfectamente configurado aparece súbitamente hace en torno a 700.000 años en yacimientos como los de Carrière Carpentier (Francia) o Notarchirico (Italia) y en otros algo más recientes, como los de Boxgrove (Reino Unido), Fontana Ranuccio (Italia) o en Trinchera Galería de la Sierra de Atapuerca, con una manufactura que denota con claridad su origen africano. Si esta tecnología llegó a Europa por difusión o fue aportada por una población africana es un problema de difícil resolución. No obstante, el registro fósil de homínidos apoyaría, en nuestra opinión, esta última posibilidad. MANZI *et al.* (2001) y MANZI (2004) también son partidarios de una sustitución de la población europea del Pleistoceno inferior por nuevos emigrantes, portadores de la tecnología achelense. Nuestros argumentos se han basado en las notables diferencias de forma y tamaño entre los dientes de los homínidos de TD6 y los homínidos de SH. Estos últi-

mos presentan una dentición muy derivada, acorde con otros rasgos craneales y mandibulares y contrastan con la morfología primitiva de la dentición de *H. antecessor*.

En apariencia la opción más simple es considerar que *H. antecessor* dio origen en Europa a las primeras poblaciones de *H. heidelbergensis*. Pero esto implica también asumir que *H. antecessor* dio origen al linaje de *H. sapiens* en África, lo que supone una complicación añadida a la hipótesis de que la especie hallada en Gran Dolina es la antecesora común de nuestra especie y de los neandertales.

Antes hemos hablado de tres sinapomorfias craneales: convexidad del borde superior de la escama del temporal, posición anterior y trayectoria casi vertical del canal incisivo en el maxilar y prominencia nasal marcada, que *H. antecessor* comparte con *H. sapiens* y *H. neanderthalensis* y que apoyan la hipótesis anterior. Si nos fijamos ahora en la dentición, la tres especies deberían también compartir tres sinapomorfias presentes en el primer premolar inferior (P3), a saber: ausencia de cíngulo, eje bucolingual aproximadamente perpendicular al eje mesiodistal y presencia de una raíz única, que puede mostrar una cierta bifurcación en el ápice (raíz de Tomes). Sin embargo, en el P3 de los homínidos de TD6 se observa presencia de cíngulo, eje bucolingual oblicuo con respecto al eje mesiodistal y raíz de Tomes o raíz doble: MD + DL. Los neandertales y las poblaciones modernas podrían haber derivado de manera independiente a partir de la condición plesiomorfa presente en *H. antecessor*, pero esta posibilidad no es precisamente la que cumple el principio de parsimonia. Por el contrario, se podría considerar que las sinapomorfias craneales mencionadas anteriormente podrían encontrarse en un ancestro común a las tres especies. ¿Cuál es la solución a este dilema?

NUEVOS HALLAZGOS EN EL ESTRATO AURORA DE GRAN DOLINA

En 2003 se ha reanudado las excavaciones en el nivel TD6 de Gran Dolina, en un área muy reducida próxima a la zona donde se practicó un sondeo arqueológico entre 1993 y 2000. Se han recuperado varios restos humanos, destacando un par de fragmentos de parietal, probablemente del mismo individuo y una hemimandíbula izquierda (CARBONELL *et al.*, 2005).

La nueva mandíbula de TD6 (figura 1), identificada con las siglas ATD6-96, perteneció a un individuo adulto joven, con un M3 que había alcanzado

el plano oclusal muy poco antes de la muerte. A juzgar por las dimensiones de sus dientes y en comparación con el tamaño de los dientes de otros individuos de *H. antecessor* (tabla 1), ATD6-96 probablemente perteneció a una hembra. Este dato resulta de interés, porque la mandíbula ATD6-5 probablemente perteneció a un macho y sus dimensiones son también muy reducidas y similares a las de ATD6-96 (ROSAS & BERMÚDEZ DE CASTRO, 1999); en otras palabras, todo parece indicar que tanto machos como hembras de *H. antecessor* tenían mandíbulas pequeñas, lo que resulta muy interesante en la discusión sobre taxonomía. En efecto, las dimensiones del cuerpo mandibular de las mandíbulas de TD6 se alejan de los valores registrados en los ejemplares fósiles de Java (*H. erectus*), o del Pleistoceno inferior y medio de África (*H. ergaster*, *H. mauritanicus*). Las dimensiones del cuerpo mandibular de las mandíbulas de TD6 encajan bien en la variabilidad de los ejemplares europeos y chinos del Pleistoceno medio (tabla 2).



Figura 1. Mandíbula ATD6-96 del nivel TD6 del yacimiento de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca). Cara externa.

Tabla 1

	P3		P4		M1		M2		M3	
	MD	BL	MD	BL	MD	BL	MD	BL	MD	BL
ATD6-5	8,8	10,6	8,2	10,2	12,2	11,8	13,5	12,0	-	-
ATD6-96	8,0	9,7	7,6	9,4	10,5	11,0	12,3	11,0	9,2	8,8

MD: mesiodistal; BL: bucolingual

Tabla 1. Comparación de las dimensiones de los dientes de las mandíbulas. ATD6-5 y ATD6-96 del nivel TD6 de Gran Dolina.

Tabla 2

	Anchura			Altura			Robustez		
<i>H. habilis</i>	5	19,7	2,3	4	29,3	2,2	4	64,5	5,3
<i>H. ergaster</i> ¹	8	19,8	1,4	8	31,2	2,8	8	63,8	5,0
<i>H. erectus</i> ²	4	19,8	2,6	4	36,3	1,1	4	54,7	7,4
<i>H. mauritanicus</i> ³	4	18,0	1,1	4	35,8	1,5	4	50,2	1,8
<i>H. pekinensis</i> ⁴	7	16,5	1,8	7	28,6	3,3	7	58,0	5,6
<i>H. antecessor</i>	2	16,4	-	2	27,6	-	2	62,6	-
<i>H. heidelbergensis</i>	16	16,4	1,7	16	30,8	3,4	16	53,4	5,1
<i>H. neanderthalensis</i>	21	15,3	1,7	21	32,1	3,3	21	47,9	5,1

1) Incluye ejemplares adultos del Pleistoceno inferior y medio del Este de África: KNM-ER 730, KNM-ER 731, KNM-ER 992, KNM-BK 67, KNM-BK 8518, OH 22 OH 23 y OH 51.

2) Consideramos que el taxón *H. erectus* debería restringirse a los ejemplares de Java. Esta muestra incluye las mandíbulas 1B, 5, 8 y 9 de Sangiran.

3) Existe una tendencia a considerar que los homínidos del Pleistoceno medio del Norte de África deberían ser clasificados en la especie *H. mauritanicus* (STRINGER, 2003), empleando el nombre propuesto por C. Arambourg in 1963. Esta muestra incluye los ejemplares de Tighenif y Sidi Abderrahman.

4) Por lo explicado en el texto preferimos usar el nombre específico *Homo pekinensis* para los ejemplares chinos. Esta muestra incluye las mandíbulas de Zhoukoudian, Lantian, Hexian y PA86.

Tabla 2. Dimensiones del cuerpo mandibular a nivel del M1 en especies de *Homo*.

La mandíbula ATD6-96 tiene una estructura primitiva compartida con los ejemplares de *H. erectus*, *H. ergaster*, *H. mauritanicus* y *H. pekinensis*, con caracteres como la posición del foramen principal (esta mandíbula presenta cuatro forámenes) a nivel del P3, prominencia lateral a nivel del M2, posición baja de la línea milohioidea con respecto al margen alveolar a nivel del M3, relieve profundo de la fosa masetérica o relieve somero de la fosa pterigoidea. Sin embargo, ATD6-96 presenta una gracilidad de la que carecen las mandíbulas de *H. erectus*, *H. ergaster*, *H. mauritanicus* y aún muchos de los ejemplares del Pleistoceno medio de Europa, como los de Arago y la propia mandíbula de Mauer. Además de un cuerpo mandibular estrecho, la mandíbulas ATD6-5 y ATD6-96 carecen de prominencia alveolar, la fosa subalveolar es moderadamente profunda y en ATD6-96 *el planum alveolare* es muy vertical a nivel de canino y forma un ángulo próximo a 90° con el plano alveolar.

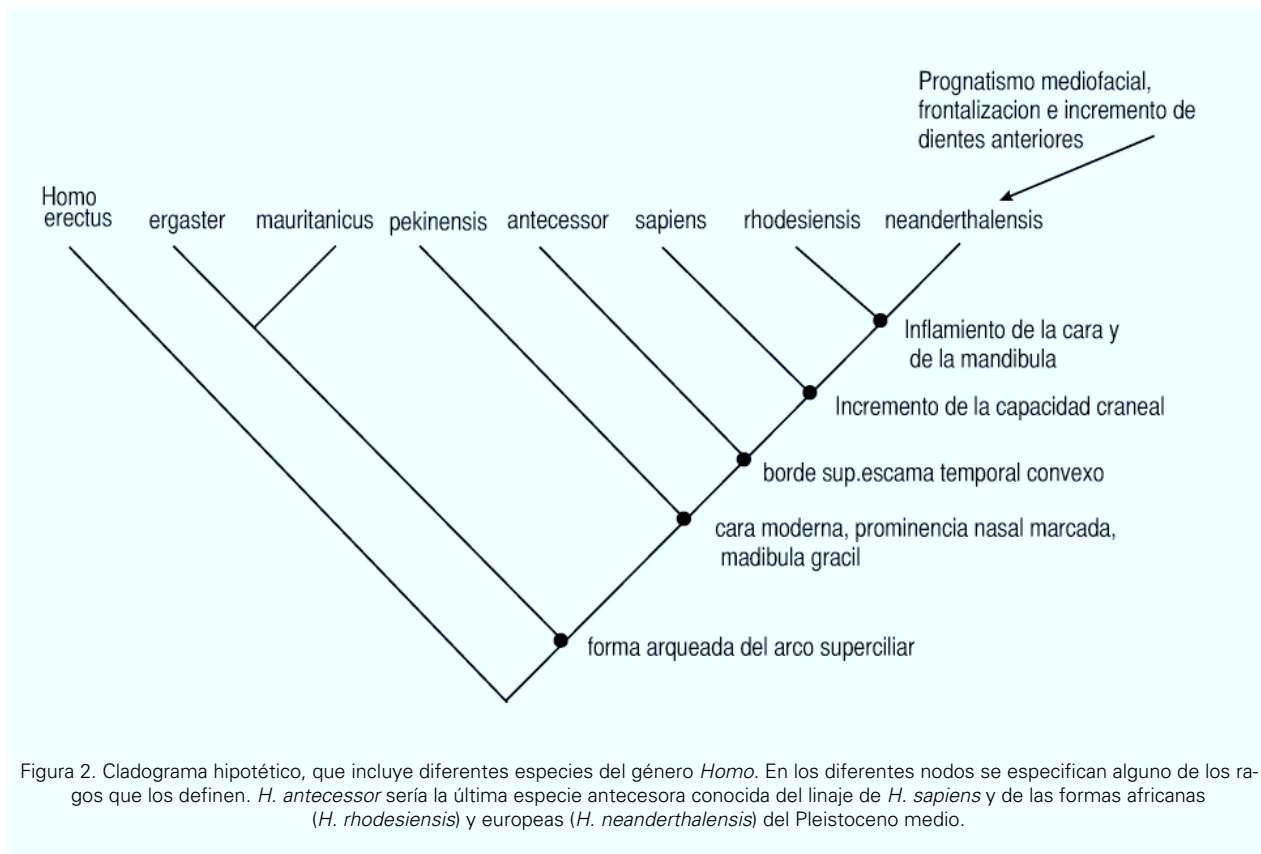
Por todo ello, y con respecto a las especies *H. erectus*, *H. ergaster* y *H. mauritanicus* la mandíbula de *H. antecessor* ha derivado hacia una gracilidad, que concuerda perfectamente con la morfología moderna de la cara. Además, la mandíbula ATD6-96 no presenta ni una sola de las apomorfías de la mandíbula de los neandertales (ROSAS, 2001), lo que también está de acuerdo con lo observado en la cara. Esto no es óbice, sin embargo, para rechazar la hipótesis de que *H. antecessor* podría ser antecesor común de los neandertales y de las poblaciones modernas, cuyas mandíbulas tienden también a la gracilidad. Pero no se nos escapa la similitud entre ATD6-96 y las mandíbulas del yacimiento chino de Zhoukoudian. El *planum alveolare* de las mandíbulas de Zhoukoudian también es muy vertical y no tan conspicuo como en las mandíbulas europeas del Pleistoceno medio.

Un nuevo dato y muy importante se añade ahora a la discusión. Se trata del cráneo I de Nanjing, recuperado en 1993-1994 del yacimiento de Hulu Cave (Tangshan Hill) cerca de la ciudad de Nanjing en la costa este de China. Los datos de geocronología obtenidos en el yacimiento, combinados con evidencias de tipo ecológico y paleoclimático indican que este cráneo tiene una antigüedad de unos 600.000 años (ZHAO *et al.*, 2001). El cráneo I de Nanjing presenta caracteres faciales totalmente modernos similares a los observados en el ejemplar ATD6-69 de *H. antecessor*. WANG & TOBIAS (2000) y WU & YINYUN (2004) también han observado similitudes entre Nanjing I y los cráneo de Zhoukoudian. Siguiendo el criterio adoptado en este trabajo, el ejemplar de Hulu Cave debería in-

cluirse en *H. pekinensis*. Resulta interesante notar que las últimas investigaciones en la localidad 1 de Zhoukoudian sugieren una antigüedad de 800.000 años para los niveles donde se encontraron la mayor parte de los fósiles de homínidos (SHEN, 2001). Por tanto, los homínidos de TD6 serían contemporáneos o ligeramente más antiguos que los fósiles chinos de Nanjing y Zhoukoudian.

Con la información disponible se podría construir un cladograma hipotético como el de la figura 2, en el que *H. antecessor* está próximo al origen de *H. sapiens*, pero no es la especie antecesora de esta última y de los neandertales. En este cladograma también aparece *H. pekinensis* sin relación filogenética directa con *H. erectus* de Java, cuya morfología primitiva de la cara media y otros rasgos del neurocráneo nos hacen pensar en una forma aislada en el sudeste asiático y alejada del escenario central de la evolución de *Homo*. La morfología moderna de la cara media habría aparecido muy pronto en la evolución de *Homo* y muy probablemente en Asia si, como parece probable, el antecesor de *H. pekinensis* y *H. antecessor* tiene ese origen. Obviamente, ahora también apostamos por un origen asiático para la especie reconocida en el hipodigma del nivel TD6 de Gran Dolina.

Ciertamente, los nuevos hallazgos en el Estrato Aurora de TD6 refuerzan la realidad taxonómica de la especie *H. antecessor*, pues confirman su distinción con la especie *H. heidelbergensis* (u *H. neanderthalensis heidelbergensis*) y con ciertos homínidos africanos del Pleistoceno medio, que algunos tienden a incluir en *H. mauritanicus* (STRINGER, 2003). No obstante, ahora vemos una posible relación filogenética con homínidos asiáticos, que antes no era tan evidente. Este dato abre una vía más de discusión y nos hace desear la localización de nuevos restos fósiles en TD6, especialmente del neurocráneo, más completos que los hallados hasta el momento y de individuos adultos. Estos fósiles podrían compararse con fósiles europeos y asiáticos contemporáneos, como la calvaria de Ceprano (Italia), cuya cronología en el Pleistoceno inferior debe aún ser confirmada y cuya morfología resulta intermedia entre el morfotipo primitivo *H. erectus/H. ergaster* y el morfotipo africano y europeo del Pleistoceno medio (MANZI, 2001). Asimismo, es muy deseable disponer de fósiles humanos de otros yacimientos del Pleistoceno inferior de Europa para progresar en el proyecto de conocer la evolución humana en nuestro continente durante este periodo.



AGRADECIMIENTOS

Las excavaciones de los yacimientos de Atapuerca son financiadas por la Consejería de Cultura y Turismo de la Junta de Castilla y León, mientras que las investigaciones corren a cuenta

del Ministerio de Educación y Ciencia, Proyecto coordinado nº BOS2003-08938-C03-01, 02 y 03. Asimismo, el proyecto Atapuerca cuenta con el apoyo económico de la Fundación Atapuerca y Fundación Duques de Soria.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, E. & DE LUMLEY, M. A.
1977 Fossil men from Atapuerca, Spain: their bearing on human evolution in the Middle Pleistocene. *J. Hum. Evol.* 6, 681-688.
- ARSUAGA, J. L., MARTINEZ, I., GRACIA, A., CARRETERO, J. M. & CARBONELL, E.
1993 Three new human skulls from the Sima de los Huesos site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362, 534-527.
- ARSUAGA, J. L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A. & CARRETERO, J. M.
1995 Cranial and postcranial remains at the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) and human evolution during the Middle Pleistocene. En (J. M. BERMUDEZ DE CASTRO, J. L. ARSUAGA & E. CARBONELL, Eds.) *Human Evolution in Europe and the Atapuerca Evidence I*, pp. 283-303. Valladolid, Junta de Castilla y León.
- ARSUAGA, J. L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A. & LORENZO, C.
1997 The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *J. Hum. Evol.* 33, 219-281.
- ARSUAGA, J. L., MARTÍNEZ, I., LORENZO, C., GRACIA, A., MUÑOZ, A., ALONSO, O. & GALLEGO J.
1999 The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J. Hum. Evol.* 37, 431-457.
- BELLI, G., BELLUOMINI, G., CASSOLI, F., CECCHI, S., CUCARZI, M., DELITALA, L., FORNACIARI, G., MALLEGGNI, F., PIPERNO, M., SEGRE, A. G. & SEGRE-NALDINI, E.
1991 Découverte d'un fémur humain achéuléen à Notarchirico (Venosa, Basilicate). *L'Anthropologie* 95, 47-88.

- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.
1993 The Atapuerca dental remains. New evidence (1987-1991 excavations) and interpretations. *J. Hum. Evol.* 24, 339-371.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., ARSUAGA, J. L., CARBONELL, E., ROSAS, A., MARTINEZ, I. MOSQUERA, M.
1997 A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276, 1392-1395.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., MARTINÓN-TORRES, M., CARBONELL, E., SARMIENTO, S., ROSAS, A. & LOZANO, M.
2004 The Atapuerca sites and their contribution to the knowledge of human evolution in Europe. *Evolutionary Anthropology* 13, 25-41.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., MARTINÓN-TORRES, M., SARMIENTO, S. & LOZANO, M.
2003 Gran Dolina-TD6 versus Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of discontinuity in the European Pleistocene population? *J. Archaeol. Sci.* 30, 1421-1428.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., ROSAS, A. & NICOLAS, M. E.
1999 Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *J. Hum. Evol.* 37, 523-566.
- BISCHOFF, J. L., SHAMPA, D. D., ARAMBURU, A., ARSUAGA, J. L., CARBONELL, E. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.
2003 The Sima de los Huesos hominids date to beyond U/Th equilibrium (> 350 kyrs) and perhaps to 400-600 kyrs: new radiometric dates. *J. Archaeol. Sci.* 30, 275-280.
- BONIFAY, E.
1991 Les premières industries du Sud-est de la France et du Massif-Central. En (E. BONIFAY & B. VANDERMEERSCH Eds.) *Les Premiers Européens*, pp. 63-80. Paris: CTHS.
- CARBONELL, E., BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., ARSUAGA, J. L., ALLUE, E., BASTIR, M., BENITO, A., CÁCERES, I., CANALS, T., DIEZ, J.C., VAN DER MADE, J., MOSQUERA, M., OLLE, A., PÉREZ-GONZÁLEZ, A., RODRÍGUEZ, J., RODRÍGUEZ, X. P., ROSAS, A., ROSELL, J., SALA, R., VALLVERDU, J. & VERGES, J. M.
2005 A new mandible from the Lower Pleistocene of Atapuerca-TD6. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 102, 5674-5678.
- CARBONELL, E., BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., ARSUAGA, J. L., DIEZ, J. C., ROSAS, A., CUENCA-BESCOS, G., SALA, R., MOSQUERA, M. & RODRÍGUEZ, X. P.
1995 Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science* 269, 826-830.
- CARBONELL, E. & RODRÍGUEZ, X. P.
1994 Early Middle Pleistocene deposits and artefacts in the Gran Dolina site (TD4) of the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). *J. Hum. Evol.* 26, 291-311.
- COLTORTI, M., CREMASCHI, M., DELITALA, M. C., ESU, D., FORNASERI, M., MCPHERSON, A., NICOLETTI, M., VAN OTTERLOO, R., PERETTO, C., SALA, B., SCHMIDT, V. & SEVINK, J.
1982 Reversed magnetic polarity at Isernia La Pinetta, a new Lower Paleolithic site in Central Italy. *Nature* 300, 173-176.
- CONROY, G. C.
1997 *Reconstructing Human Origins: a Modern Synthesis*. New York: W. W. Norton.
- FALGUERES, C., BAHAIN, J.-J., YOKOYAMA, Y., ARSUAGA, J. L., BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., CARBONELL, E., BISCHOFF, J. L. & DOLO, J.-M.
1999 Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *J. Hum. Evol.* 37, 343-352.
- GABUNIA, L. & VEKUA, A.
1995 A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi East Georgia, Caucasus. *Nature* 373, 509-512.
- GABUNIA L, VEKUA A, LORKIDPANIDZE D, SWISHER CC, FERRING R, JUSTUS A, NIORADZE M, TVALCHRELIDZE M, ANTÓN SC, BOSINSKI G, JÓRIS O, DE LUMLEY MA, MAJSURADZE G, MOUSKHELISHVILI A.
2000 Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age. *Science* 288, 1019-1025.
- HUBLIN, J. J.
1996 The first Europeans. *Archaeology* 49, 36-44.
1998 Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals. In: (T. Akazawa, K. Aoki & O. Bar-Yosef, Eds.) *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*, pp. 51-135. New York: Plenum Press.
- KIDDER, J.H. & DURBAND, A.C.
2004 A re-evaluation of the metric diversity within *Homo erectus*. *J. Hum. Evol.* 46, 297-313.
- KRINGS, M., STONE, A., SCHMITZ, R. W., KRAINITZKI, H., ÇSTONEKING, M. & PAVO, S.
1997 Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 90, 19-30.
- LUMLEY, H., FOURNIER, A., KRZEPKOWSKA, J. & ECHASOUX, A.
1988 L'industrie du Pleistocene inférieur de la grotte du Vallonet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes Maritimes. *L'Anthropologie* 92, 501-614.
- MANZI, G.
2004 Human Evolution at the Matuyama-Brunhes boundary. *Evolutionary Anthropology* 13, 11-24.
- MANZI, G., MALLEGNI, F. & ASCENZI, A.
2001 A cranium for the earliest Europeans: phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 10011-10016.
- MARTÍNEZ, I. & ARSUAGA, J. L.
1997 The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. *J. Hum. Evol.* 33, 283-318.
- OMS, O., PARES, J. M., MARTÍNEZ-NAVARRO, B., AGUSTI, J., TORO, I., MARTÍNEZ-FERNÁNDEZ, G. & TURQ, A.
2000 Early human occupation of Western Europe: paleomagnetic dates for two paleolithic sites in Spain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 10666-10670.

- PARES, J. M. & PÉREZ-GONZÁLEZ, A.
1995 Paleomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca archaeological site, Spain. *Science* 269, 830-832.
- RAK, Y.
1986 The Neanderthal: A new look at an old face. *J. Hum. Evol.* 15, 151-164.
- RIGHTMIRE, G. P.
1996 The human cranium from Bodo, Etiopía: evidence for speciation in the Middle Pleistocene? *J. Hum. Evol.* 31, 21-39.
1998 Human Evolution in the Middle Pleistocene: the role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology* 6, 218-227.
- ROBERTS, M. B., STRINGER, C. B. & PARFITT, S. A.
1994 A hominid tibia from Middle Pleistocene sediments at Boxgrove, UK. *Nature* 369, 311-313.
- ROEBROEKS, W. & VAN KOLFSCHOTEN, T.
1994 The earliest occupation of Europe: a short chronology. *Antiquity* 68, 489-503.
1995 The earliest occupation of Europe: a reappraisal of artefactual and chronological evidence. En (W. ROEBROEKS, & T. VAN KOLFSCHOTEN, T. Eds.) *The Earliest Occupation of Europe*, pp. 297-315. Leiden: University of Leiden.
- ROSAS, A.
2001 Occurrence of Neandertal features in manibles from Atapuerca-SH site. *American Journal of Physical Anthropology* 114, 74-91.
- ROSAS, A. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.
1998 The Mauer mandible and the significance of *Homo heidelbergensis*. *Geobios* 31, 126-137.
1999 The ATD6-5 mandibular specimen from Gran Dolina (Atapuerca, Spain). Morphological study and phylogenetic implications. *J. Hum. Evol.* 37, 567-590.
- SHEN, G.
2001 Current status and prospects for dating fossil hominid sites in China. En *Humanity from African Naissance to Coming Millennia*, eds. TOBIAS, P.V., RATH, M.A., MOGGI-CECCHI, J. & DOYLE, G.A. (Firenze University Press, Florence, Italy), pp. 257-260.
- STRINGER, C. B.
1983 Some further notes on the morphology and dating of the Petralona hominid. *J. Hum. Evol.* 12, 731-742.
1985 Middle Pleistocene hominid variability and the origin of Late Pleistocene humans. En (E. DELSON, Ed.) *Ancestros: The Hard Evidence*, pp. 289-295. New York: ALAN R. LISS.
2003 Human evolution: out of Etiopía. *Nature* 423, 692-695.
- STRINGER, C.B. & MACKIE, R.
1996 *African Exodus. The Origin of Modern Humanity*. London: JONATHAN CAPE.
- SWISHER, C. C. III, CURTIS, G. H. , JACOB, T., GETTY, A. G., SUPRIJO, A. & WIDIASMORO
1994 Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia. *Science* 263, 1118-1121.
- TATTERSALL, I.
1995 *The Last Neanderthal*. Macmillan. New York.
- VEKUA A, LORDKIPANIDZE D, RIGHTMIRE GP, AGUSTI J, FEFRRING R, MAISURADZE G, MOUSKHELISHVILI A, NIORADZE M, PONCE DE LEÓN M, TAPPEN M, TVALCHRELIDZE M, ZOLLIKOFER C.
2002 A new skull of early Homo from Dmanisi, Georgia. *Science* 297, 85-89.
- ZHAO, J., HU, K., COLLERSON, K.D. & XU, H.
2001 Thermal ionization mass spectrometry U-series dating of a hominid site near Nanjing , China. *Geology* 29, 27-30.
- WANG, Q. & TOBIAS, P.V.
2000 Review of the phylogenetic position of Chinese Homo erectus in light of midfacial morphology. *Acta Anthropol. Sin.* 19, 23-33.
- WOOD, B. & RICHMOND, B. G.
2000 Human evolution: taxonomy and paleobiology. *J. Anat.* 196, 19-60.
- WU, L. & YINYUN, Z.
2004 The cranial metric diversity of Chinese *Homo erectus*. *International Symposium of Paleoanthropology in Commemoration of the 100th Anniversary of the Birth of Prof. Pei Wenzhong and the 75th Anniversary of the Discovery of the First Pekingman Skull, Beijing*, p. 66.