

***Homo antecessor* Y SU RELACIÓN CON LOS NEANDERTALES Y LAS POBLACIONES HUMANAS MODERNAS**

José María BERMÚDEZ DE CASTRO^{1, 2}

María MARTINÓN-TORRES^{2,3}

¹ Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana de Burgos, Paseo de la Sierra de Atapuerca 3, 09002, Burgos, España.

² University College London (UCL) Anthropology, 14 Taviton Street, London WC1H 0BW, UK.

³ Universidad de Burgos. Hospital del Rey s/n. 09001 Burgos, Spain.

RESUMEN: Este trabajo examina las evidencias morfológicas del conjunto de fósiles humanos recuperados del nivel TD6-2 del yacimiento de la cueva de la Gran Dolina (sierra de Atapuerca, Burgos). Estos fósiles, incluidos en la especie *Homo antecessor* y con una cronología compatible con el MIS 21, presentan rasgos plesiomorfos del clado *Homo*, rasgos derivados compartidos con *H. sapiens*, rasgos derivados compartidos con *H. neanderthalensis*, rasgos derivados compartidos con estas dos últimas especies y rasgos derivados compartidos con poblaciones del Pleistoceno Medio de Eurasia. Este complejo mosaico, con un sello netamente europeo, podría ser explicado en el marco de un proceso de cladogénesis, ocurrido durante el Pleistoceno Inferior, posiblemente en el suroeste de Asia. La población polimórfica resultante de este proceso pudo originar diferentes pulsos migratorios al menos hacia Europa cuando las condiciones climáticas fueron favorables. Este proceso pudo ser muy complejo desde el punto de vista de las relaciones de la “población madre” con otros grupos humanos y tendría que contemplar al menos una migración hacia el continente africano a través del Corredor Levantino. Solo así se podría justificar el origen y evolución de *H. sapiens* en África durante el Pleistoceno Medio.

SUMMARY: This report examines the morphological evidences of the human fossils recovered from the TD6-2 level of the Gran Dolina cave site (Sierra de Atapuerca, Burgos, northern Spain). These fossils, which were included in the species *Homo antecessor* and might have been deposited during the MIS 21, exhibit plesiomorphic features for the *Homo* clade, apomorphic features shared with *H. sapiens*, apomorphic features shared with *H. neanderthalensis*, apomorphic features shared with the two latter species, and apomorphic features shared with the Eurasian Middle Pleistocene populations. This complex mosaic, which has a distinctly European hallmark, could be explained in the framework of a cladogenetic process occurred during the early Pleistocene, probably in Southwest Asia. The polymorphic population originated in this process might have been source of different migratory waves, at least towards Europe, during favourable climatic conditions. This process could have been very complex concerning the interactions of the “mother population” with other human groups and must consider at least one migration to the African continent through the Levantine Corridor. Only this way we could justify the origin and evolution of *H. sapiens* in Africa during the Middle Pleistocene.

Palabras clave: Pleistoceno, África, Eurasia, Evolución humana. *Homo antecessor*

Key words: Pleistocene, África, Eurasia, Human Evolution, *Homo antecessor*

1. INTRODUCCIÓN

Hoy en día parece una obviedad afirmar que los neandertales (*Homo neanderthalensis*) y las poblaciones modernas (*H. sapiens*) compartimos un ancestro común. Asumimos sin reparos que una población ancestral divergió en algún lugar para dar lugar a dos linajes distintos y bien diferenciados. Sin embargo, no hace tanto tiempo que los expertos aceptaban la teoría multirregional (p.e., Wolpoff et al., 1987). Esta teoría proponía que los humanos actuales provenimos de la evolución local de poblaciones ancestrales, todas ellas adscritas a *H. erectus*. El contacto genético entre todas las poblaciones de África y Eurasia habría evitado procesos de especiación. Sin embargo, durante los años 1980 y 1990, algunos paleoantropólogos cuestionaron esta teoría a la luz de las evidencias del registro fósil (p.e., Stringer, 1983; Lahr, 1994; Stringer & MacKie, 1996; Tattersall, 1996; Righthire, 1996). Esas evidencias apuntaban, entre otros muchos aspectos, a que los neandertales evolucionaron en Europa y el oeste de Asia, mientras que el origen de los humanos modernos estaría en África (p.e., Stringer & Andrews, 1988). Los fósiles de las poblaciones africanas de finales del Pleistoceno Medio mostraban rasgos suficientes como para hipotetizar que su evolución dio lugar a nuestra especie en regiones subsaharianas. Desde el punto de vista paleontológico, la solución a este problema consistió en encontrar un conjunto de fósiles de homínidos, cuyas características fueran suficientemente distintas de las de *H. erectus* y aceptables para considerar que esos homínidos dieron lugar tanto a los neandertales como a los humanos modernos. En ese conjunto podrían haber ejemplares fósiles como los de Bodo (Etiopía) Kabwe (Zambia), Petralona (Grecia), Tautavel (Francia) o Dali (China). Todos estos ejemplares tienen en común un cerebro de mayores dimensiones que el de *H. erectus* y podían haber surgido mediante un proceso de especiación ocurrido durante el Pleistoceno Medio (Righthire, 1996). El nombre elegido para esta especie fue *H. heidelbergensis*, recuperando así la denomi-

nación elegida en 1908 por Otto Shoetenscak para la mandíbula de Mauer. Esta mandíbula se convirtió de este modo en el holotipo de la especie. En *H. heidelbergensis* se incluyeron también los fósiles humanos recuperados en el yacimiento de la Sima de los Huesos de Atapuerca (Arsuaga et al., 1997).

El hallazgo de fósiles humanos en el nivel TD6 del yacimiento de la cueva de la Gran Dolina (Fig. 1), en la sierra de Atapuerca (Carbonell et al., 1995), fue crucial en este debate. El estudio de los fósiles encontrados en Gran Dolina entre 1994 y 1996 culminó con la propuesta de una nueva especie del género *Homo*, *H. antecessor* (Bermúdez de Castro et al., 1997). Además, se postuló que *H. antecessor* podía representar el último ancestro común de los neandertales y de los humanos modernos. Los rasgos faciales, similares a los de nuestra especie, tanto en un individuo adulto como en varios individuos inmaduros (Arsuaga et al., 1999), contrastaba con las características primitivas de los dientes (Bermúdez de Castro et al., 1999). Esta hipótesis fue duramente criticada de manera verbal por los expertos, aunque los argumentos en contra nunca fueron expuestos de manera abierta en ningún trabajo de carácter científico. El principal problema de nuestra hipótesis fue explicar el surgimiento de *H. sapiens* en África, cuando la especie *H. antecessor* se había localizado en el extremo más occidental de Europa. La ausencia de posibles fósiles de *H. antecessor* en África representaba un hándicap muy importante.

Las investigaciones en el ámbito de la genética entraron con fuerza en el debate, basadas en el análisis del ADN mitocondrial y nuclear de las poblaciones actuales y de los neandertales (Ovchinnikov et al., 2002; Noonan et al., 2006; Green et al., 2008; Endicott et al., 2010; Fu et al., 2013), apoyando una divergencia genética relativamente reciente para los dos linajes. Algunos modelos señalaban una separación tanto genómica como poblacional en torno a los 400.000 años. No obstante, la calibración genómica no es suficientemente precisa como para obtener resultados satisfacto-

rios. Por ejemplo, los modelos de Noonan et al. (2006) sugieren que la divergencia genómica del último ancestro común de neandertales y humanos modernos se encuentra en un rango de entre 1.015.000 y 468.000 años (95% de confianza), mientras que la definitiva separación de las dos poblaciones ocurrió en un rango entre 620.000 y 170.000 años (95% de confianza). Además, Gómez-Robles et al. (2013) no han sido capaces de encontrar en el registro fósil morfologías dentales compatibles con un hipotético antecesor común de neandertales y humanos modernos. Ni *H. antecessor* ni *H. heidelbergensis* (en sentido amplio) reúnen los requisitos necesarios para ser ancestros de los dos taxa. Según estos autores, tal vez habría que buscar ese ancestro en torno a un millón de años. Ese momento entraría en el intervalo de confianza de los modelos de Noonan et al. (2006).



Fig. 1: vista general del yacimiento de la cueva de la Gran Dolina, en la que se puede apreciar un sondeo realizado bajo el nivel de la Trinchera del Ferrocarril. La parte del sedimento más alta de la imagen se corresponde con el nivel TD6. Así pues, la imagen no recoge los últimos 8 metros superiores de los 27-28 actuales. Imagen compuesta por Miguel Ángel Martín Merino.

El objetivo de este trabajo es abundar en esta hipótesis, considerando los datos aportados por el estudio de los fósiles del nivel TD6 de Gran Dolina. El estudio continuado de los fósiles hallados hasta el momento en TD6 confirma la presencia de un conjunto único de caracteres primitivos y derivados, compartidos estos últimos con las poblaciones de Eurasia del Pleistoceno Medio y con los neandertales. Esta combinación podría ser clave para entender el escenario evolutivo del último millón de años en Europa.

2. EL NIVEL TD6 DE GRAN DOLINA Y LOS FÓSILES HUMANOS

TD6-2

Existen numerosos trabajos que explican las características y los datos obtenidos en el nivel TD6 del yacimiento de la cueva de la Gran Dolina (p.e., Carbonell et al., 1999; Bermúdez de Castro et al., 2008; Bermúdez de Castro et al., 2015), por lo que remitimos a los lectores a esos trabajos (Fig. 2). En ellos pueden encontrarse descripciones del nivel TD6 y la información bibliográfica necesaria para conocer los principales resultados geológicos, geocronológicos, paleontológicos y paleoclimáticos. La principal conclusión de todos ellos apunta con claridad a la deposición de TD6 (subnivel TD6-2) durante la fase cálida MIS 21, hace unos 850.000 años.

Los fósiles humanos de TD6-2: número mínimo de individuos

Los restos humanos de TD6-2 presentan un elevado grado de fosilización y su consistencia es notable. Sin embargo, la mayoría de los elementos anatómicos están fragmentados y muestran un patrón de carnicería, similar al de los restos de los grandes mamíferos de TD6-2. Las evidencias son consistentes con uno o más eventos de canibalismo (Fernández-Jalvo et al., 1999; Carbonell et al., 2010). Hasta el momento se han recuperado unos 160

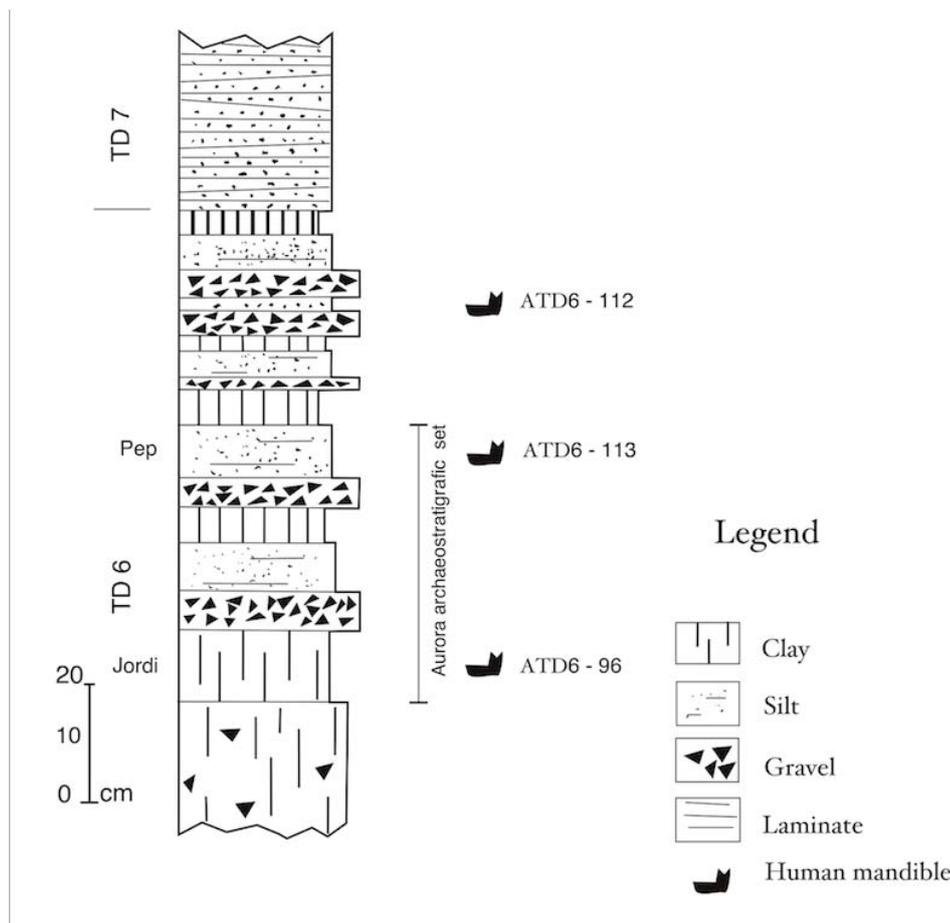


Fig. 2: detalle de la estratigrafía de una parte del nivel TD6 del yacimiento de la cueva de la Gran Dolina. El denominado “Aurora Archaeostratigraphic set (AAS)”, que se correspondería con TD6-2. Tres ejemplares de mandíbula ilustran la localización de los restos humanos en AAS, la mayoría de ellos localizados en dos subniveles. No obstante, algunos restos han aparecido por encima de AAS (como la mandíbula ATD6-112), quizá por retrabajamiento del nivel original en casos puntuales.

restos humanos. La colección incluye dientes aislados, fragmentos de neurocráneo, cráneo facial y mandíbula, así como diferentes restos del esqueleto postcraneal, entre los que destacan dos húmeros, dos escápulas, varias costillas, vértebras y unos 25 huesos de pies y manos.

En trabajos previos hemos discutido sobre el número mínimo de individuos (NMI) representado en la colección de fósiles humanos de TD6-2 (Bermúdez de Castro et al., 2006). Hemos llegado a contabilizar hasta un NMI=11. Sin embargo, la segunda fase de la excavación de TD6-2 demostró que los sedimentos retirados durante el sondeo arqueológico practicado en los años 1990 están realmente organizados en varios niveles (Bermúdez de Castro et al., 2008), en lugar de representar un único estrato (Carbonell et al., 1995). Este he-

cho implica que los restos recuperados entre 1994 y 1996, considerados en principio como pertenecientes a un mismo grupo, pudieron representar eventos temporales distintos. Siendo así, es prudente evitar especulaciones y presentar un NMI en el que cada individuo identificado lo sea de manera inequívoca, por restos esqueléticos de cierta entidad. Si se trata de dientes aislados, debe quedar totalmente descartada su pertenencia a los demás individuos. Cuatro dientes aislados deciduos y dos gérmenes de incisivos permanentes podrían pertenecer a individuos inmaduros adicionales. Pero es necesario esperar a futuras excavaciones en TD6-2 para tomar una decisión sobre estos dientes. En cualquier caso, el 75% de los individuos identificados son inmaduros. Recientemente hemos presentado una reevaluación del NMI (Bermúdez de Castro et al., 2015), que reproducimos en la Tabla 1.

Tabla 1. Lista de individuos identificados en la colección de restos humanos de TD6-2.

| Individuo | Número de inventario | Ejemplar | Edad de muerte ¹ |
|-----------|----------------------|---|-----------------------------|
| H1 | ATD6-1 | C inf. izq. | 13,5-14,5 |
| | ATD6-2 | I ₂ izq. | |
| | ATD6-3 | P ₃ der. | |
| | ATD6-4 | P ₄ der. | |
| | ATD6-5 | Frag. de mandíbula Lado derecho, con M ₁ -M ₃ <i>in-situ</i> | |
| | ATD6-6 | Fragm. De corona de C inf. der. | |
| | ATD6-7 | P ³ der. | |
| | ATD6-8 | P ⁴ der | |
| | ATD6-9 | P ⁴ izq. | |
| | ATD6-10 | M ¹ der. | |
| | ATD6-11 | M ¹ izq. | |
| | ATD6-12 | M ² der. | |
| H2 | ATD6-14 | Fragm. de maxilar sup. izq., con dc-dm ¹ <i>in-situ</i> | 3,5-4,0 |
| H3 | ATD6-69 | Maxilar sup. y hueso zigomático izq., con P ³ , M ¹ y M ² (sin erupcionar) en el lado izq., e I ² -M ² en el lado der. | 10,0-11,0 |
| H4 | ATD6-125 | P ₄ der. | 13,5-14,5 |
| H5 | ATD6-94 | M ₁ der. | aprox. 6,0 |
| | ATD6-103 | M ¹ der. | |
| H6 | ATD6-96 | Mitad izq. de mandíbula Con P ₃ -M ₃ <i>in-situ</i> | aprox. 17,0 |
| H7 | ATD6-113 | Fragm. del lado izq. de mandíbula, con M ₂ y M ₃ <i>in-situ</i> | aprox. 17,0 |
| H8 | ATD6-112 | Mitad sup. del lado der. del cuerpo de una mandíbula, desde la sínfisis hasta la cripta del M ₂ . Coronas dm ₁ y dm ₂ | 3,5-3,9 |

1. La edad de muerte se ha estimado utilizando estándares actuales (ver Bermúdez de Castro *et al.*, 1999).

3. RESULTADOS

En este apartado resumiremos los resultados más relevantes de los diferentes especialistas que han intervenido hasta el momento en el estudio del material fósil humano de TD6-2. Los restos fósiles de *H. antecessor* muestran un conjunto de rasgos todavía en su estado primitivo desde la cladogénesis que dio lugar al género *Homo*. En la dentición podemos destacar la morfología compleja de las coronas y raíces de los premolares inferiores, la presencia de cíngulo en estas piezas, la serie creciente de los molares superiores e inferiores (M2>M1) o el patrón muy complejo de crenulaciones de esmalte (observable solo en las coronas sin gastar) (Bermúdez de Castro et al., 1999). En la mandíbula (Fig. 3) podemos ver la posición adelantada del foramen mental (nivel del P3), la posición retrasada de la prominencia lateral (nivel del M2-M3), la posición baja de la línea milohioidea con respecto al margen alveolar al nivel del M3, la trayectoria de esta línea, muy paralela al margen alveolar, el relieve marcado de la fosa pterigoidea

o la intersección de la escotadura mandibular con el cóndilo (Carbonell et al., 2005; Bermúdez de Castro et al., 2008). En el esqueleto postcranial se puede citar la notable longitud del cuello del radio, tanto en términos absolutos como relativos (Carretero, Lorenzo & Arsuaga, 1999). Como es bien sabido, los caracteres primitivos (plesiomorfos) no ofrecen soluciones para hipotetizar sobre las relaciones filogenéticas de una especie. Así que nos fijaremos en los rasgos derivados (apomórficos) que presenta *H. antecessor*.

La publicación de esta especie en 1997 hizo mucho hincapié en los caracteres “sapiens” de los humanos de TD6, con particular atención en el ejemplar inmaduro ATD6-69 (Bermúdez de Castro et al., 1997). La descripción de este ejemplar (Fig. 4) y de otros especímenes inmaduros y del hueso malar izquierdo ATD6-58 puso de relieve la orientación coronal de la superficie infraorbital, la inclinación póstero-inferior de esta superficie (que incluye fosa canina), el arqueamiento de la cresta cigomático-alveolar, la proyección de los hue-



Fig. 3: aspecto lateral de la mandíbula ATD6-96 (individuo H6).



Fig. 4: maxilar ATD6-69 (individuo H3).

sos nasales y la presencia de tubérculo cigomaxilar (Arsuaga et al., 1999). Esta constelación de rasgos se observa en la cara de las poblaciones modernas y no cabe duda de que *H. antecessor* es la especie más antigua conocida con tales características. Por otro lado, el borde superior de la escama temporal es convexo y el canal incisivo presente en ATD6-69 es casi vertical (Arsuaga et al., 1999). Estos dos últimos caracteres también están presentes en los neandertales. De ahí que la hipótesis inicial de 1997 sobre las relaciones filogenéticas de *H. antecessor* permaneciera intacta durante algún tiempo. Además, la lista de caracteres derivados compartidos por los humanos de TD6 y los neandertales se ha incrementado de manera sustancial durante los últimos años, especialmente desde el hallazgo de nuevos ejemplares fósiles en primera década del siglo XXI.

Aunque la mandíbula ATD6-96 presenta un patrón general primitivo, la reconstrucción de

su arcada alveolar es parabólica (Bermúdez de Castro et al., 2015) y presenta un tubérculo pterigoideo medial característico de los neandertales y de las mandíbulas de la Sima de los Huesos de Atapuerca. Las mandíbulas de TD6-2 son gráciles, con una altura y un espesor del cuerpo muy bajos y comparable a las de los especímenes del Pleistoceno Medio de Asia y Europa. En otros caracteres, como la posición del tercer molar con respecto a la rama mandibular, la inclinación del área retromolar, el relieve de la fosa masetérica, el perfil goníaco o la ausencia de prominencia alveolar, las mandíbulas de TD6-2 son derivadas y recuerdan a los ejemplares del Pleistoceno Medio de Asia y Europa (Carbonell et al., 2005). La región mastoidea es pequeña y el proceso mastoideo presenta una mínima proyección y un surco digástrico obliterado en su región anterior. Este rasgo es también característico de los neandertales, pero también de otros homínidos (Arsuaga et al., 1999). La forma del polígono oclusal formado por las

cuatro cúspides y de la corona de los primeros molares superiores, sin embargo, es exclusiva de los neandertales, de *H. antecessor* y de los humanos de la Sima de los Huesos. La forma de la corona de estos dientes es romboidal, con un ángulo disto-bucal de la corona reducido y un hipocono de gran tamaño, que forma un abombamiento muy marcado de la región disto-lingual (Gómez-Robles et al., 2007). Además, los incisivos superiores presentan una forma en pala, muy marcada en algún espécimen. Este rasgo está presente en las poblaciones del Pleistoceno de Eurasia (Martín-Torres et al., 2008), pero está especialmente desarrollado en los neandertales.

En la clavícula, Carretero, Lorenzo & Arsuaga (1999) también notan las similitudes de *H. antecessor* con los neandertales. La clavícula ATD6-50 es larga, relativamente grácil, con curvatura de la diáfisis muy pronunciada y epífisis relativamente pequeñas con respecto al tamaño del ejemplar. En el húmero (ejemplares inmaduro [ATD6-121] y adulto [ATD6-148] se observa una fosa olecraniana profunda y pilares lateral y medial muy estrechos. Estos rasgos también son propios de los neandertales y de los humanos de la Sima de los Huesos (Bermúdez de Castro et al., 2012). Por último, el talus presenta una tróclea relativamente estrecha, un rasgo también exclusivo de los neandertales (Pablos et al., 2012).

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El debate sobre la separación de la genealogía de los neandertales y de los humanos modernos en base a datos moleculares ha entrado en una cierta crisis. Endicott et al. (2010) fijaron esta separación entre 540.000 y 340.000 años, con un promedio de 430.000 años. Es conveniente notar que esta antigüedad es la que se ha propuesto en fecha reciente para los homínidos recuperados en el yacimiento de la Sima de los Huesos de la sierra de Atapuerca (Arsuaga et al., 2014). En ese sentido, también es importante recordar que estos homínidos están claramente derivados en sus rasgos faciales y en el aparato dental hacia

la especie *H. neanderthalensis* (Arsuaga et al., 2014; Martín-Torres et al., 2012). Es por ello que las fechas propuestas por la mayoría de los genetistas no concuerdan con las evidencias del registro fósil. No obstante, algunos expertos en ADN antiguo proponen fechas mucho más antiguas para la separación de las dos genealogías, llegando incluso a la MIS 21 (Ovchinnikov et al., 2012; Green et al., 2008; Langergraber et al., 2012), que precisamente coincide con la cronología de *H. antecessor*. También es interesante citar que los métodos utilizados por los genetistas son dispares y ofrecen resultados diferentes. Así, Fu et al. (2013) sugieren una tasa de sustitución en el genoma nuclear que reduce el tiempo incluso hasta la mitad de lo estimado previamente. En el caso que nos ocupa y siguiendo las estimaciones de Endicott et al. (2010) estaríamos en torno a los 900.000 años, en promedio. Otros investigadores están de acuerdo con aceptar tasas de mutación generales más lentas (Hawks, 2012; Scally & Durban, 2012), que afectarían a las conclusiones sobre la divergencia de nuestra genealogía y la de los neandertales.

Estos resultados estarían en concordancia con las conclusiones de Gómez-Robles et al. (2013) acerca de la posible antigüedad de la separación entre los dos linajes. Pero al mismo tiempo, y en consonancia con los resultados de estos autores, no contemplamos la posibilidad de que *H. antecessor* sea el último antecesor común de los neandertales y de los humanos modernos. Así lo propusimos hace ya algunos años (Bermúdez de Castro et al., 2003) y seguimos defendiendo la posibilidad de hipótesis alternativas. Ciertamente es que *H. antecessor* tiene rasgos faciales muy similares a los nuestros, junto a una lista cada vez más extensa de caracteres compartidos con los neandertales y sus ancestros del Pleistoceno Medio de Europa. Freidline et al. (2013), que han estudiado el crecimiento de la cara en neandertales y poblaciones modernas, así como los rasgos de diferentes homínidos, han propuesto que la cara moderna pudo surgir en varios lugares del planeta en momentos

distintos. Según estos autores, las características faciales inequívocamente modernas de *H. antecessor* habrían surgido mediante un proceso de convergencia evolutiva en diferentes taxa. Sin embargo, consideramos que la convergencia de todos los rasgos que componen el módulo del cráneo facial es un suceso altamente improbable (Bermúdez de Castro & Martín-Torres, 2014). Además, el remodelado óseo de la cara del ejemplar juvenil ATD6-69 es derivado y similar al de las poblaciones modernas (Lacruz et al., 2013) y distinto al del ejemplar KNM-WT 15000 (*H. ergaster*), que presentaría la forma primitiva de crecimiento facial. Mientras, la cara de los neandertales tendría un crecimiento derivado, diferente al de *H. sapiens*. En nuestra opinión, los rasgos faciales modernos surgieron una única vez y proponemos que *H. antecessor* los heredó de un hipotético ancestro del Pleistoceno Inferior. La especie representada en TD6 sería podría ser una rama lateral restringida al oeste de Europa, aunque próxima de ese hipotético ancestro ¿Cómo explicar entonces la constelación de rasgos de *H. antecessor*?

Además de los rasgos faciales de tipo moderno, *H. antecessor* presenta una notable lista de caracteres compartidos con los neandertales. Bien es cierto que se trata de rasgos aislados, pero resulta muy interesante que se localicen en diferentes regiones anatómicas (Carretero, Lorenzo & Arsuaga, 1999; Gómez-Robles et al., 2007; Bermúdez de Castro et al., 2012; Bermúdez de Castro & Martín-Torres, 2013; Bermúdez de Castro et al., 2014). Estos caracteres ya no pueden ser considerados apomorfías neandertales, sino caracteres aparecidos en una población polimórfica ancestral hace en torno a un millón de años y heredados por sus descendientes. En ese sentido, Bermúdez de Castro & Martín-Torres (2013) han presentado un escenario evolutivo, en el que se contemplan factores climáticos y geográficos (ver también Dennell et al., 2011 y Martín-Torres et al., 2011). Puesto que no resulta convincente pensar en que las raíces de los neandertales alcanzan un millón de años de antigüedad, consideramos

la posibilidad de un proceso de cladogénesis en Eurasia sucedido en torno a esta fecha o incluso en un período anterior. Esta divergencia de una población ancestral –que algunos podrían identificar como *H. erectus*– pudo evolucionar en el suroeste de Asia y ser el origen de diferentes migraciones hacia el continente europeo en momentos favorables. Las poblaciones “hijas” del nuevo linaje llevarían en su genoma nuevos caracteres (apomorfías) junto a los rasgos primitivos del linaje ancestral. El factor tiempo de migración hacia Europa y las condiciones climáticas y geográficas del continente durante finales del Pleistoceno Inferior y el Pleistoceno Medio, habrían favorecido fenómenos de aislamiento en las penínsulas del sur del continente. Este escenario podría explicar la diversidad que hoy en día podemos ver en el registro del Pleistoceno Medio de Europa (ver p.e., Manzi, 2001 y Roksandic et al., 2012).

Este escenario rompe una idea aceptada por la mayoría. Desde la propuesta y aceptación del origen africano de *H. sapiens* (Stringer & Andrews, 1988), África ha sido tradicionalmente considerada como la fuente de todas las migraciones hacia Eurasia, incluyendo aquellas que dieron lugar al linaje de los neandertales (Stringer & Hublin, 1999; Hublin, 2009; Mounier et al., 2009; Abbate & Sagri, 2011) e incluso a poblaciones llegadas durante el Pleistoceno Inferior (Krause et al., 2010). No obstante, y como hemos expuesto en trabajos previos (Martín-Torres et al., 2011; Bermúdez de Castro & Martín-Torres, 2013) el suroeste de Asia podría representar una región muy favorable para la evolución de los homínidos durante todo el Pleistoceno. El Corredor Levantino es un verdadero cruce de caminos entre África y Eurasia y ha sido considerado como un “punto caliente” de la biodiversidad (Carrión et al., 2011). Esta calificación implica que la región ha sido un lugar favorable a procesos de cladogénesis, con capacidad para los procesos de especiación y tasas de extinción reducidas (Kingston, 2007; Spathelf & Waite, 2007; Ricklefs, 2010).

Ya en 1998 Philip Rightmire sugirió un evento de especiación en África durante la fase inicial del Pleistoceno Medio. Rightmire se inspiró en su estudio del cráneo de Bodo (Etiopía), que presenta ciertas semejanzas, entre otros, con el cráneo de Petralona (Grecia). Estos ejemplares serían el resultado de un evento de cladogénesis, del que habría surgido la especie *H. heidelbergensis*. Esta especie se habría dividido en una población africana (origen de *H. sapiens*) y en una población europea (origen de *H. neanderthalensis*). La separación física, según Rightmire (1998), podría haber sucedido en África o en el oeste de Asia. La hipótesis de Rightmire (1998) está bien construida y se basa en las evidencias disponibles en ese momento. Sin embargo, faltaba por entrar en escena de *H. antecessor* con su particular constelación de rasgos. La presencia de caracteres neandertales y modernos en esta especie obliga a retrasar la separación de las dos genealogías. Resulta muy interesante la observación de Rightmire sobre la posibilidad de una posible partición de la especie *H. heidelbergensis* en el oeste de Asia. Este autor se encuentra forzado por el hecho de tener que explicar la presencia de ejemplares de esta especie a un lado y otro del Mediterráneo, cuya única conexión por tierra firme es el Corredor Levantino. No obstante, en la posición de Rightmire sigue latente la idea de que África es el origen de todas las migraciones hacia Eurasia. La posibilidad de que este último continente sea fuente de diversidad biológica de los homínidos, incluyendo su regreso hacia África, no es frecuente en la literatura, salvo contadas excepciones (Clarke, 2000; Dennell & Roebroeks, 2004; Martín-Torres et al., 2007; Martín-Torres et al., 2008). Dejando a un lado la posibilidad de paso por otros lugares, como el estrecho de Bab-el Mandeb en el cuerno de África, es evidente que el Corredor Levantino ha sido la conexión y encuentro de caminos entre África y Eurasia. Esa conexión tuvo que ser franca al menos hasta el final denominada "Transición del Pleistoceno Medio (MPT)" (1,25 – 0,7 millones de años), cuando la puerta se cierra durante la mayor parte del resto del Pleistoceno. La enorme barrera del

Sáhara y los desiertos del sur del Corredor (como el desierto de Négev) son responsables de esta situación.

Por todo ello, podemos retomar la hipótesis de Rightmire (1998) y adaptarla a las evidencias del registro fósil y a la lógica de los factores geográficos y climáticos. El suroeste de Asia pudo ser un lugar idóneo para la formación de un nuevo linaje antes o durante la MPT. Nada se opone a pensar que este nuevo linaje extendiese su área de influencia hacia el este de África, donde persistían las poblaciones de *H. ergaster* (*H. erectus* africano) (Abbate et al., 1998; Machiarelli et al., 2004). Esta hipótesis podría ser contrastada con el posible hallazgo de restos, que permitieran seguir la pista evolutiva de especímenes como el cráneo de Bodo (aprox. 600.000 años), ciertamente muy diferente a los ejemplares de hace un millón de años. La ausencia de registro fósil en el este del continente africano en ese largo período de 400.000 años es, por el momento, un hándicap importante (ver p.e. Manzi, 2004).

Por otro lado, es interesante revisar los datos sobre migraciones de los grandes mamíferos. En Eurasia, los principales movimientos durante el Pleistoceno fueron transversales, que no implicaron adaptaciones de envergadura (Made, 2011). Las últimas migraciones importantes desde África hacia Eurasia y viceversa sucedieron hace entre 1,8 y 1,3 millones de años, precisamente antes del MPT (ver p.e. O'Regan et al., 2011). Según estos mismos autores, las migraciones posteriores a 1,2 millones de años entre los dos continentes fueron esporádicas. No se puede descartar, por tanto, la formación de un linaje humano en el suroeste de Asia, cruce de caminos y proclive a la generación de biodiversidad (Carrión et al., 2011). Ese linaje tendría que ser polimórfico en muchos de sus caracteres, incluyendo el cráneo facial. Solo de este modo podríamos entender la presencia de rasgos modernos en la cara de *H. antecessor*, sin recurrir a procesos múltiples de convergencia evolutiva. El movimiento de las poblaciones de este nuevo linaje hacia África habría sido posible aún des-

pués del MPT. En estas poblaciones podríamos encontrar a los antecesores de individuos como el representado por el cráneo de Bodo. La población residente en el suroeste de Asia podría haber sido fuente de movimientos migratorios hacia Europa, que habrían dado lugar a la especie *H. antecessor* y a los ancestros de los neandertales, y tal vez hacia otros lugares de Asia. El empeoramiento climático posterior a la MPT terminó por cerrar durante largo tiempo el Corredor Levantino y contribuir a la divergencia genética que dio lugar a *H. neanderthalensis* en Europa y el suroeste de Asia y *H. sapiens* en África. La hipótesis alternativa a este modelo tendría que contemplar sucesivas expansiones de población desde regiones subsaharianas del este de África, ocurridas en diferentes momentos del Pleistoceno, en las ya estuvieran presentes rasgos característicos de la poblaciones europeas, incluidos los neandertales.

5. AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto CGL2102-38434-C03-02, del Ministerio de Economía y Competitividad, el proyecto de excavaciones anual subvencionado por las Consejerías de Cultura y Turismo y Familia e Igualdad de Oportunidades de la Junta de Castilla y León, la Fundación Atapuerca y la Fundación Leakey, a través de donaciones realizadas por Gordon Getty y Dub Crook. Los autores agradecen a todos los miembros de Equipo Investigador de Atapuerca su esfuerzo y dedicación.

6. BIBLIOGRAFÍA

ABBATE, E.; ALBIANELLI, A.; AZZAROLI, A. et al. (1998): *A one-million-year-old Homo cranium from the Danakil (Afar) Depression of Eritrea*. Nature 393: 458-460.

ABBATE, E. & SAGRI, M. (2011): *Early to Middle Pleistocene Homo dispersals from Africa to Eurasia: geological, climatic and environmental*

constraints. Quaternary International 267, 3-19.

ARSUAGA, J.L.; MARTÍNEZ, I.; GRACIA, A. et al. (1997): *The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study*. Journal of Human Evolution 33: 219-281.

ARSUAGA, J.L.; MARTÍNEZ, I.; LORENZO, C. et al. (1999): *The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain)*. Journal of Human Evolution 37: 431-457.

ARSUAGA, J.L.; MARTÍNEZ, I.; ARNOLD, L.J. et al. (2014): *Neandertal roots: cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos*. Science 344: 1358-1363.

BERGER, G.W.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A., CARBONELL, E. et al. (2008): *Luminiscence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain*. Journal of Human Evolution 55: 300-311.

BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; ARSUAGA, J.L.; CARBONELL, E., et al. (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.; ROSAS, A. & NICOLÁS, M.A. (1999): *Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain)*. Journal of Human Evolution 37: 523-566.

BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. & MARTINÓN-TORRES, M. (2013): *A new model for the Evolution of the human Pleistocene populations of Europe*. Quaternary International 295: 102-112.

BERMÚDEZ DE CASTRO J.M. & MARTINÓN-TORRES M. (2014): *Evolutionary interpretation of the modern-like facial morphology of the Atapuerca Gran Dolina-TD6 hominins*. Anthropological Science, 122. DOI: 10.1537/ase.140827.

BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; MARTINÓN-TORRES, M.; SARMIENTO, S. et al. (2003): *Gran Dolina-TD6 versus Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of*

- discontinuity in the European Pleistocene population?* Journal of Archaeological Science 30: 1421-1428.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., MARTÍN-FRANCÉS, L., MARTINÓN-TORRES, M. et al. 2015. *Virtual reconstruction of the mandible AT6-96 (Gran Dolina-TD6, Sierra de Atapuerca, Spain) and the reassessment of the taxonomical signal of Homo antecessor mandibles*. 5th Annual Meeting of the European Society for the study of Human Evolution (ESHE). 10-12 September, London, p. 48.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; ROSAS, A.; CARBONELL, E. et al. (1999): *A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain)*. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 96: 4210-4213.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; MARTINÓN-TORRES, M. et al. (2008): *A new Early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain*. Journal of Human Evolution 55: 729-735.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; CARRETERO, J.M.; GARCÍA-GONZÁLEZ, R. et al. Rodríguez-Gracia, L. (2012): *Early Pleistocene human humeri from the Gran Dolina-TD6 site (Sierra de Atapuerca, Spain)*. American Journal of Human Evolution 147: 604-617.
- BERMÚDEZ DE CASTRO J.M.; QUAM T.; MARTINÓN-TORRES M. et al. (2014): *The medial pterygoid tubercle in the Atapuerca Early and Middle Pleistocene mandibles. Evolutionary implications*. American Journal of Physical Anthropology 156: 102-109
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; MARTINÓN-TORRES, M.; MARTÍN-FRANCÉS, L. et al. (2015): *Homo antecessor: The state of the art eighteen years later*. Quaternary International. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.03.049>.
- CANN, R.L.; STONEKING, M.; WILSON, A.C. (1987). *Mitochondrial DNA and human evolution*. Nature 325: 31-36.
- CARBONELL E., BERMÚDEZ DE CASTRO J.M., ARSUAGA J.L. et al. (1995): *Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain)*. Science 269: 826-830.
- CARBONELL, E.; ESTEBAN, M.; NÁJERAA. et al. (1999): *The Pleistocene site of Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain: a history of the archaeological investigations*. Journal of Human Evolution 37: 313-324.
- CARBONELL, E.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; ARSUAGA, J.L. et al. (2005): *An early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain*. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 102: 5674-5678.
- CARBONELL, E., CÁCERES, I., LOZANO, M. et al. (2010): *Cultural cannibalism as a paleo-economic system in the European Lower Pleistocene*. Current Anthropology 51: 539-549.
- CARRETERO, J.M.; LORENZO, C. & ARSUAGA, J.L. (1999): *Axial and appendicular skeleton of Homo antecessor*. Journal of Human Evolution 37: 459-499.
- CARRIÓN, J.S.; ROSE, J. & STRINGER, C. (2011): *Early human evolution in the Western Palearctic: ecological scenarios*. Quaternary Science Reviews 30: 1281-1295.
- CLARKE, R.J. (2000): *Out of Africa and back again*. International Journal of Anthropology 15: 185-189.
- DENNELL, R.W. & ROEBROEKS, W. (2005): *An Asian perspective on early human dispersal from Africa*. Nature 438: 1099-1104.
- DENNELL, R.W.; MARTINÓN-TORRES, M. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (2011): *Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe*. Quaternary Science Reviews 30: 1511-1524.
- ENDICOTT, P.; HO, S.Y.W. & STRINGER, C.B. (2010): *Using genetic evidence to evaluate four palaeoanthropological hypotheses for the timing of Neanderthal and modern human origins*. Jour-

nal of Human Evolution 59: 87-95.

FERNÁNDEZ-JALVO, Y.; DÍEZ, J.C.; CÁCERES, I., et al. (1999). Human cannibalism in the Early Pleistocene of Europe (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 37: 591-622.

FREIDLINE, S.E.; GUNZ, P.; HARVATI, K. et al. (2013): *Evaluating developmental shape changes in Homo antecessor subadult facial morphology*. *Journal of Human Evolution* 65: 404-423.

FU, Q.; MITTNIK, A.; JOHNSON, P.L.F. et al. (2013): *A revised timescale for human evolution based on ancient mitochondrial genomes*. *Current Biology* 23: 553-559.

GÓMEZ-ROBLES, A.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; ARSUAGA, J.L. et al. (2013): *No known hominin species matches the expected dental morphology of the last common ancestor of Neanderthals and modern humans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110: 18196-18201.

GÓMEZ-ROBLES, A.; MARTINÓN-TORRES, M.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. et al. (2007): *A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape*. *Journal of Human Evolution* 53: 272-285.

GREEN, R.E.; MALASPINAS, A.-S.; KRAUSE, J. et al. (2008): *A complete Neandertal mitochondrial genome sequence determined by high-throughput sequencing*. *Cell* 134: 416-426.

HAWKS, J. (2012): *Longer time scale for human evolution*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109: 15531-15532.

HUBLIN, J.J., (2009): *The origin of Neandertals*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 16022-16027.

KINGSTON, J.D. (2007): *Shifting adaptive landscapes: progress and challenges in reconstruction early hominid environments*. *Yearbook of Physical Anthropology* 50: 20-50.

KRAUSE, J.; FU, Q.; GOOD, J.M. et al. (2010):

The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 464: 894-897.

LACRUZ, R.S.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; MARTINÓN-TORRES, M. et al. (2013): *First evidence for modern human facial morphogenesis nearly one million years ago*. *PLOS One* 8: e65199.

LAHR, M.M. (1994): *The multiregional model of modern human origins: a reassessment of its morphological basis*. *Journal of Human Evolution* 26: 23-56.

LANGERGRABER, K.E.; PRÜFER, K.; ROWNEY, C. et al. (2012): *Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great ape and human evolution*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109: 15716-15721.

MACCHIARELLI, R.; BONDIOLI, L.; CHECH, M. et al. (2004): *The late early Plesitocene human remains from Buia, Danakil Depression, Eritrea*. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 110: 133-144.

MADE, van der J. (2011): *Biogeography and climatic change as a context to human dispersal out of Africa and within Eurasia*. *Quaternary Science Reviews* 30: 1353-1367.

MANZI, G. (2004): *Human evolution at the Matuyama-Brunhes boundary*. *Evolutionary Anthropology* 13: 11-24.

MANZI, G.; MALLEGGI, F. & ASCENZI, A. (2001): *A cranium for the earliest Europeans: phylogenetic position of the hominid from Ceprano*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98: 10011-10016.

MARTINÓN-TORRES, M.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M.; GÓMEZ-ROBLES, A. et al. (2007): *Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 13279-13282.

MARTINÓN-TORRES, M.; BERMÚDEZ DE

- CASTRO, J.M.; GÓMEZ-ROBLES, A. et al. (2008): *Dental remains from Dmanisi: morphological analysis and comparative study*. Journal of Human Evolution 55: 249-273.
- MARTINÓN-TORRES, M.; DENNELL, R. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (2011). The Denisova hominin need not be an out African story. Journal of Human Evolution 60: 251-255.
- MARTINÓN-TORRES, M.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., GÓMEZ-ROBLES, A., et al. (2012): *Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain)*. Journal of Human Evolution 62: 7-58.
- MOUNIER, A.; MARCHAL, F. & CONDEMI, S. (2009). *Is Homo heidelbergensis a distinct species? New insight on the Mauer mandible*. Journal of Human Evolution 56: 219-246.
- NOONAN, J.P.; COOP, G.; KUDARAVALLI, S. et al. (2006): *Sequencing and analysis of Neanderthal genomic DNA*. Science 314: 1113-1118.
- O'REGAN, H.J.; TURNER, A.; BISHOP, L.C. et al. (2011). *Hominins without fellow travellers? First appearances and inferred dispersals of Afro-Eurasian large-mammals in the Plio-Pleistocene*. Quaternary Science Reviews 30: 1343-1352.
- OVCHINNIKOV, I.V.; GÖTHERSTRÖM, A.; ROMANOVA, G.P. et al. (2002): *Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus*. Nature 404: 490-493.
- PABLOS, A., LORENZO, C.; MARTÍNEZ, I. et al. (2012): *New foot remains from the Gran Dolina-TD6 Early Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain)*. Journal of Human Evolution 63: 610-623.
- RICKLEFS, R.E. (2010): *Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space*. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 107: 1265-1272.
- RIGTHMIRE, G.P. (1996): *The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the Middle Pleistocene?* Journal of Human Evolution 31: 21-39.
- ROKSANDIC, M.; MIHAILOVIC, D.; MERCIER, N. et al. (2011): *A human mandible (BH-1) from the Pleistocene deposits of Mala Balanica cave (Sicevo Gorge, Nis, Serbia)*. Journal of Human Evolution 61: 185-196.
- SCALLY, A. & DURBIN, R. (2012). Revising the human mutation rate: implications for understanding human evolution. Natural Review Genetics 13: 745-753.
- SPATHELF, M. & WAITE, T.A. (2007): *Will hotspots conserve extraprimate and carnivore evolutionary history*. Diversity and Distributions 13: 746-751.
- STRINGER, C.B. (1983): *Some further notes on the morphology and dating of the Petralona hominid*. Journal of Human Evolution 12: 731-742.
- STRINGER, C.B. (1985): *Middle Pleistocene hominid variability and the origin of Late Pleistocene humans*. En: (E. Delson, E. Ed.) *Ancestors: The Hard Evidence*, New York: Alan R. Liss, pp. 289-295.
- STRINGER, C.B. & ANDREWS, P. (1988). Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. Science 239: 1263-1268.
- STRINGER, C.B. & HUBLIN, J.J. (1999): *New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution*. Journal of Human Evolution 37: 873-877.
- STRINGER, C.B. & MCKIE, R. (1996): *African Exodus. The Origin of Modern Humanity*. London: Jonathan Cape.
- TATTERSALL, I. (1996): *The Last Neanderthal*. New York: Macmillan.
- WOLPOFF, M.H., WU, X.Z., & THORNE A.G. (1984): *Modern Homo sapiens Origins: A General Theory of Hominid Evolution Involving the Fossil Evidence from east Asia*. The Origins of Modern Humans, Liss, New York, pp. 411-483.