

MORFOLOGÍA COMPARADA DE LOS DIENTES HUMANOS FÓSILES DE IBEAS (SIERRA DE ATAPUERCA, BURGOS)

J. M. Bermúdez de Castro (*)

RESUMEN

Este trabajo contiene el estudio morfológico comparado de un total de 68 dientes humanos fósiles recuperados en la Sima de los Huesos, yacimiento situado en el sistema kárstico Cueva Mayor-Cueva del Silo (Sierra de Atapuerca, Ibeas de Juarros, Burgos). La morfología de los dientes de Ibeas se ajusta a un modelo de expansión de la dentición anterior que caracteriza a todas las poblaciones humanas del Pleistoceno medio, y a un modelo de reducción estructural de la dentición posterior que caracteriza a la población europea de dicho periodo. Los dientes de Ibeas comparten diversos rasgos morfológicos con los dientes de otros fósiles mesopleistocenos de Europa, norte de Africa y este de Asia. Sin embargo, el grupo europeo, en el que se incluyen los fósiles de Ibeas, presenta diferencias importantes en la morfología de los dientes con los otros dos grupos, lo que permite reforzar la tesis de que una línea independiente de homínidos estaba establecida en Europa durante el Pleistoceno medio. Los dientes de Ibeas, por otra parte, aportan nueva evidencia para apoyar la hipótesis de una estrecha relación filogenética entre la población Europea del Pleistoceno medio y los neandertales y, en consecuencia, de una evolución local durante dicho periodo y la fase temprana del Pleistoceno superior.

Palabras clave: *Pleistoceno medio, Sierra de Atapuerca, Dientes humanos, Morfología.*

ABSTRACT

This paper contains a morphological and comparative study of 68 human fossil teeth recovered from the "Sima de los Huesos" site of the Cueva Mayor-Cueva del Silo karst system (Sierra de Atapuerca, Ibeas de Juarros, Burgos). The morphology of the Ibeas teeth conforms with a pattern of expansion of the anterior dentition characterizing all the Middle Pleistocene human populations, and with a pattern of structural reduction of the posterior teeth characterizing the European population of that period. The Ibeas teeth share several morphological traits with those of other European, North African and Asian Middle Pleistocene fossils. However, the tooth morphology of the European group, in which the Ibeas fossils are included, shows remarkable differences with that of the other groups. This fact permits to reinforce the thesis that a distinctive hominid lineage was established in Europe during the Middle Pleistocene. On the other hand, the Ibeas teeth bring forward new evidence to support the hypothesis of a close filogenetic relationship between the Middle Pleistocene European population and the Neanderthals and, accordingly, of a local evolution during that period and the Early Upper Pleistocene.

Key words: *Middle Pleistocene, Sierra de Atapuerca, Teeth-Human, Morphology.*

Introducción

Los dientes humanos fósiles que aquí se estudian fueron recuperados en la Sima de los Huesos (SH), yacimiento mesopleistoceno situado en el interior del sistema Cueva Mayor-Cueva del Silo del Karst de la Sierra de Atapuerca (Ibeas de Juarros, Burgos). Estos dientes forman parte de

un hipodigma constituido por un total de 160 restos humanos, pertenecientes al menos a diez individuos de ambos sexos (Aguirre *et al.*, 1986). El estudio descriptivo e interpretativo de una parte de ese material ha sido objeto de diversos estudios (Aguirre *et al.*, 1976; Aguirre y de Lumley, 1977; Aguirre *et al.*, 1980; Martínez y Arsuaga, 1985; Pérez y Bermúdez de Castro, 1985; Rosas,

(*) Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, J. Gutiérrez Abascal, 2, 28006 MADRID.

1985 a y b, 1987). Ciertos aspectos de interés sobre SH, tales como fauna asociada, dataciones o posibles correlaciones con otros yacimientos de la Sierra de Atapuerca pueden consultarse en Aguirre y Rosas (1985), Morales *et al.*, (en prensa) y Torres (1978).

El propósito de este trabajo es presentar un estudio comparado de los rasgos morfológicos más relevantes de todos los dientes humanos hallados hasta el momento en SH, cuyo estudio métrico, excepto el de las piezas recuperadas en 1986, ha sido publicado recientemente (Bermúdez de Castro, 1986). Dichos rasgos son valorados en el contexto de la evolución de las poblaciones humanas durante el Pleistoceno medio en Europa.

Material y métodos

Un total de 68 especímenes componen la muestra de dientes de Ibeas (Aguirre *et al.*, 1986). De ese total, 55 son piezas aisladas y las 13 restantes están incluidas en los correspondientes alveolos de la mandíbula AT-1 y de los fragmentos mandibulares AT-2, AT-3 y AT-75.

Las observaciones se han llevado a cabo sobre el material original. La intensidad del desgaste oclusal se ha determinado según la clasificación de Molnar (1971). Hemos obtenido radiografías de los restos mandibulares con el objeto de observar la morfología de las raíces de las piezas incluidas en los alveolos de dichos restos. También hemos radiografiado los molares aislados para aplicar correctamente los términos fusión y coalescencia (Kallay, 1963) en la descripción de estas piezas. El estudio radiográfico detallado de los dientes de Ibeas será objeto de un próximo trabajo. Las descripciones se han realizado considerando a las piezas en su posición anatómica; en los dientes superiores, v. gr., el borde oclusal de la corona es la parte inferior, y en los dientes inferiores dicho borde es la parte superior. Hemos empleado las siguientes abreviaturas:

Protocono Pr; Paracono Pa; Metacono Me; Hipocono Hp; Protocónido Prd; Metacónido Med; Hipocónido Hpd; Entocónido End; Hipoconúlido Hld; *Tuberculum sextum* (Sciulli, 1979) C6; *Tuberculum intermedium* (Sciulli, 1979) C7; Tubérculo lingual Tl; *Fovea anterior* Fa; *Fovea posterior* Fp; Punte de esmalte Pe; Cresta marginal anterior Cma; Cresta marginal posterior Cmp; Unión cemento-esmalte UC-E; Faceta de desgaste proximal mesial Fdm; Faceta de desgaste proximal distal Fdd; Mesio-distal MD; Vestíbulo-lingual VL.

Los dientes de Ibeas se han comparado con los de otros fósiles del Pleistoceno medio y Pleistoceno superior (neandertales europeos), así como con los de ciertos "primitivos" *Homo* de Olduvai (OH-7, OH-13, OH-16) y Turkana oriental. Hemos realizado observaciones sobre el material original de los yacimientos de Tautavel y l'Hortus así como sobre los ejemplares originales siguientes: Montmaurin (mandíbula de La Niche), Lazaret I, Malrnaud, Macassargues (M₂ aislados) Pech de l'Azé, La Quina 5 y La Ferrasie 2. La descripción de otros dientes fósiles se consultó en la bibliografía disponible (Tablas 1 y 2) y, cuando ello fue posible, se hicieron observaciones adicionales en las réplicas correspondientes. Los datos de los especímenes de Olduvai citados anteriormente se obtuvieron exclusivamente en moldes.

Estudio descriptivo

Dientes superiores

INCISIVOS CENTRALES

- AT-8 (izquierdo)
- AT-27 (izquierdo): Atapuerca II
- AT-42 (derecho): Atapuerca II
- AT-54 (derecho)
- AT-146 (derecho)

La oclusión de todos los incisivos centrales superiores de Ibeas es de tipo labiododonto. Los II¹ de Atapuerca II presentan un desgaste de grado 3, con exposición de una estrecha banda de dentina de 0,7 mm. de anchura. El plano de desgaste de estos dientes tiene inclinación hacia lingual y forma un ángulo de 139° con el eje vertical (fig. 1A). AT-54 y AT-146 muestran un desgaste similar (grado 3-4). Sin embargo, la banda de dentina expuesta es más ancha en AT-146 (2,6 mm.) que en AT-54 (1,4 mm.), porque el plano de desgaste está menos inclinado hacia lingual en este último. En AT-54, el plano de desgaste forma un ángulo de 116° con el eje vertical, mientras que en AT-146 dicho ángulo es de 122°. En AT-8, el desgaste ha eliminado casi la mitad de la corona (grado 4-5), y la banda de dentina expuesta tiene una anchura de 2,5 mm. El plano de desgaste de AT-8 forma un ángulo de 110° con el eje vertical. En todos los II¹, las facetas de desgaste proximal son extensas y profundas.

El Tl presenta un notable desarrollo en todas las piezas y alcanza una altura aproximada de unos 6,5 mm. El Tl sin embargo, no está claramente individualizado de los bordes laterales o

crestas marginales. En la parte inferior del Tl de AT-54 se observan tres depresiones paralelas muy someras, que apenas esbozan dos digitaciones de esmalte. AT-8 presenta una depresión central, también muy somera, en la parte inferior del Tl, mientras que en AT-27, AT-42 y AT-146 dicha área es muy lisa sin relieves aparentes (lám.

I, 1). Las crestas marginales están muy débilmente expresadas en AT-54 (lám. I, 2), y apenas esbozadas en AT-27 (lám. I, 3) y AT-42. En AT-8 y AT-146, el fuerte desgaste permite únicamente observar una pequeña porción de las crestas marginales. Dicha porción también presenta un escaso desarrollo y podemos suponer que la expresión del rasgo en estas piezas no sería superior a la de AT-54. Por otro lado, la cara lingual de este diente y la de los II¹ de Atapuerca II no es convexa. En consecuencia, la forma en pala es muy moderada en AT-54, mientras que AT-27 y AT-42 no presentan dicho rasgo. La morfología de la cara lingual de los II¹ de Ibeas difiere notablemente de la observada en neandertales y en los II¹ de Choukoutien. La cara lingual de los II¹ de estos fósiles presenta fuertes crestas marginales, forma en pala generalmente bien marcada y digitaciones de esmalte más o menos complejas diferenciadas de la parte inferior del Tl. Los II¹ de La Chaise J. 8, La Chaise 38 y Monsempron, cuya cara lingual muestra una notable forma en pala y *foramen coecum* son bien distintos de sus homólogos de Ibeas que, en todo caso, se asemejan al I¹ de Rabat. El I¹ de OH-16 se parece a los II¹ de Ibeas por la débil expresión de las crestas marginales, pero el Tl, sin embargo está poco desarrollado en el ejemplar africano.

En vista mesial, los II¹ de Ibeas presentan una convexidad uniforme de toda la cara vestibular, que se inclina hacia lingual casi desde la base de la corona (lám. I, 4). Estos dientes, por consiguiente, carecen de la angulación entre las mitades superior e inferior de la cara vestibular que caracteriza a los II¹ de Monsempron C, Hortus y La Chaise J. 8. La cara vestibular de OH-16 es muy vertical y presenta un *cingulum* muy característico. AT-54 y en menor medida AT-8 y AT-146 presentan un ligero abombamiento de la porción basal de la cara vestibular. El borde cervical de ésta, de unos 5 mm de longitud, es rectilíneo (lám. I, 5) como en los II¹ de Hortus, St. Brais, La Chaise J. 8 ó La Chaise 38. En los II¹ de Choukoutien dicho borde es convexo hacia la raíz.

La raíz de todos los II¹ de Ibeas es larga, robusta y tiene sección subtriangular redondeada. En vista mesial, las caras vestibular y lingual de las raíces de AT-27, AT-42 y AT-146 son prácticamente verticales en toda su longitud (el ápice de la raíz de AT-42 se ha perdido *post mortem*). En AT-8 y en AT-54, el tercio superior de la cara vestibular está inclinado hacia lingual (cirtodontia). En AT-8, además, el ápice está flexionado hacia lingual. Un surco longitudinal muy somero recorre la porción media de la cara distal de la raíz de todas las piezas, salvo en AT-54 que,

Tabla 1.—Lista de fósiles del Pleistoceno inferior y medio (no originales) que se han comparado con los dientes de Ibeas.

Ejemplares	Referencia
ER-806*, ER-820*, ER-992*	Leakey y Wood (1973)
ER-1462, ER-1480, ER-1507, ER-1508	Leakey y Wood (1974)
Pontnewydd maxilar superior y dientes aislados	Green (1983)
Montmaurin, dientes aislados	Billy (1982)
Mauer, mandíbula*	Howell (1960)
La Chaise (Cueva Suard), dientes aislados	Genet-Varcin (1975, 1976)
Rabat, maxilar superior y mandíbula*	Thoma y Vallois (1977)
Ternifine, mandíbulas I, II y III* y dientes aislados	Arambourg (1963)
Thomas I, mandíbula	Sausse (1975)
Thomas II, dientes aislados	Ennouchi (1976)
Casablanca, mandíbula	Howell (1960)
OH-22, mandíbula*	Rightmire (1980)
Choukoutien, maxilares superiores, mandíbulas y dientes aislados	Weidenreich (1937)

* Observaciones sobre molde.

Tabla 2.—Lista de fósiles del Pleistoceno superior (no originales) que se han comparado con los dientes de Ibeas.

Ejemplares	Referencia
Krapina, mandíbulas*, maxilares superiores y dientes aislados	Wolpoff (1979)
La Chaise (Cueva Burgeois-Delaunay), dientes aislados	Genet-Varcin (1975, 1976)
Chateauneuf 2, dientes aislados	Tillier (1979)
Monsempron h y b, maxilar superior y mandíbula	Vallois (1952)
Monsempron, dientes aislados	Vallois (1952)
Arcy I, II, III, B7, D4, B9 y A9, maxilar superior, mandíbulas y dientes aislados	Leroi-Gourhan (1958)
Regourdou	Piveteau (1964)
La Croze del Dua, dientes aislados	Genet-Varcin (1966)
Placard, diente aislado	Genet-Varcin (1962)
Vergisson, diente aislado	Genet-Varcin (1962)
Angles/Anglin, diente aislado	Patte (1960)
Jaurens, diente aislado	Boubier y Mein (1983)
Sipka, mandíbula	Vlček (1969)
Ochoz, mandíbula	Vlček (1969)
Gibraltar, mandíbula	Tillier (1982)
Maglie, diente aislado	Borgognini (1983)
Peyrards I, II y III, dientes aislados	de Lumley (1973)

* Observaciones sobre molde.

como caso excepcional, presenta un surco longitudinal mediano muy neto en la cara vestibular.

INCISIVOS LATERALES

- AT-7 (izquierdo)
- AT-29 (derecho)
- AT-53 (izquierdo)

AT-7 y AT-29 presentan un desgaste similar de grado 3-4, con exposición de una banda de dentina, cuya anchura máxima es de 1,5 mm en AT-7 y 1,8 mm en AT-29. El plano de desgaste está inclinado hacia lingual y forma un ángulo de 114° en AT-7 y de 130° en AT-29 con el eje vertical de las piezas. AT-53 está poco desgastado (grado 3) con exposición de una banda de dentina muy estrecha. El plano de desgaste de este diente forma un ángulo de 133° con el eje vertical. En los tres incisivos, el desgaste afecta en mayor medida a la porción distal de la cara incisal.

Los II² de Ibeas presentan un T1 bien desarrollado, que únicamente está bien individualizado de las crestas marginales mesial y distal en AT-7 por sendas depresiones muy someras. Las crestas marginales están muy desarrolladas, especialmente en AT-7 y AT-29, e invaden la superficie de la cara lingual. La parte interna de dichas crestas convergen en el centro de la cara lingual en un surco, angosto y profundo en AT-7 y AT-29 y más amplio pero también profundo en AT-53. Estos dientes presentan así una "forma en pala triangular" (lám. I, 6 y 7) descrita por de Lumley (1973) en los II² de Hortus, y que también está presente en los II² de Monsempron H, Krapina N y Le Moustier. Los II² de otros ejemplares neandertales, así como los de OH-16, Choukoutien, Thomas III y Rabat muestran crestas marginales generalmente muy desarrolladas, pero que se extiende en menor medida por la superficie de la cara lingual cuya fosa central es por consiguiente más amplia. OH-16 presenta un T1 incipiente, diferenciándose así de los demás fósiles citados. Los II² de Ibeas presentan un *foramen coecum* muy profundo situado en la parte inferior del T1 y conectado con el surco central descrito anteriormente. Ciertos neandertales, como Hortus VII, Hortus VIII, Monsempron y Le Moustier comparten con los II² de Ibeas este rasgo que, por otra parte, no se observa en Rabat y Thomas III.

Los II² de Ibeas presentan un ligero abombamiento de la porción basal de la cara vestibular. En vista mesial o distal, dicha cara es convexa desde la UC-E hasta el borde incisal, e inclinada

fuertemente hacia lingual, casi desde UC-E en AT-7 y AT-29 (lám. I, 8) y desde unos 2 mm de la UC-E en AT-53. Esta fuerte inclinación o cirtodontia, que es constante en neandertales y bastante menos conspicua en las poblaciones modernas, estaría relacionada en parte con la notable anchura vestibulo-lingual de la base de la corona en estas piezas. La inclinación hacia lingual de los II² de Hortus, Monsempron H y La Chaise J. 9 comienza a mayor distancia de la UC-E, mientras que la porción inferior de la cara vestibular es vertical. Esto último sucede en OH-16, pero la inclinación hacia lingual del resto de la cara vestibular de este ejemplar es similar a la de las poblaciones recientes.

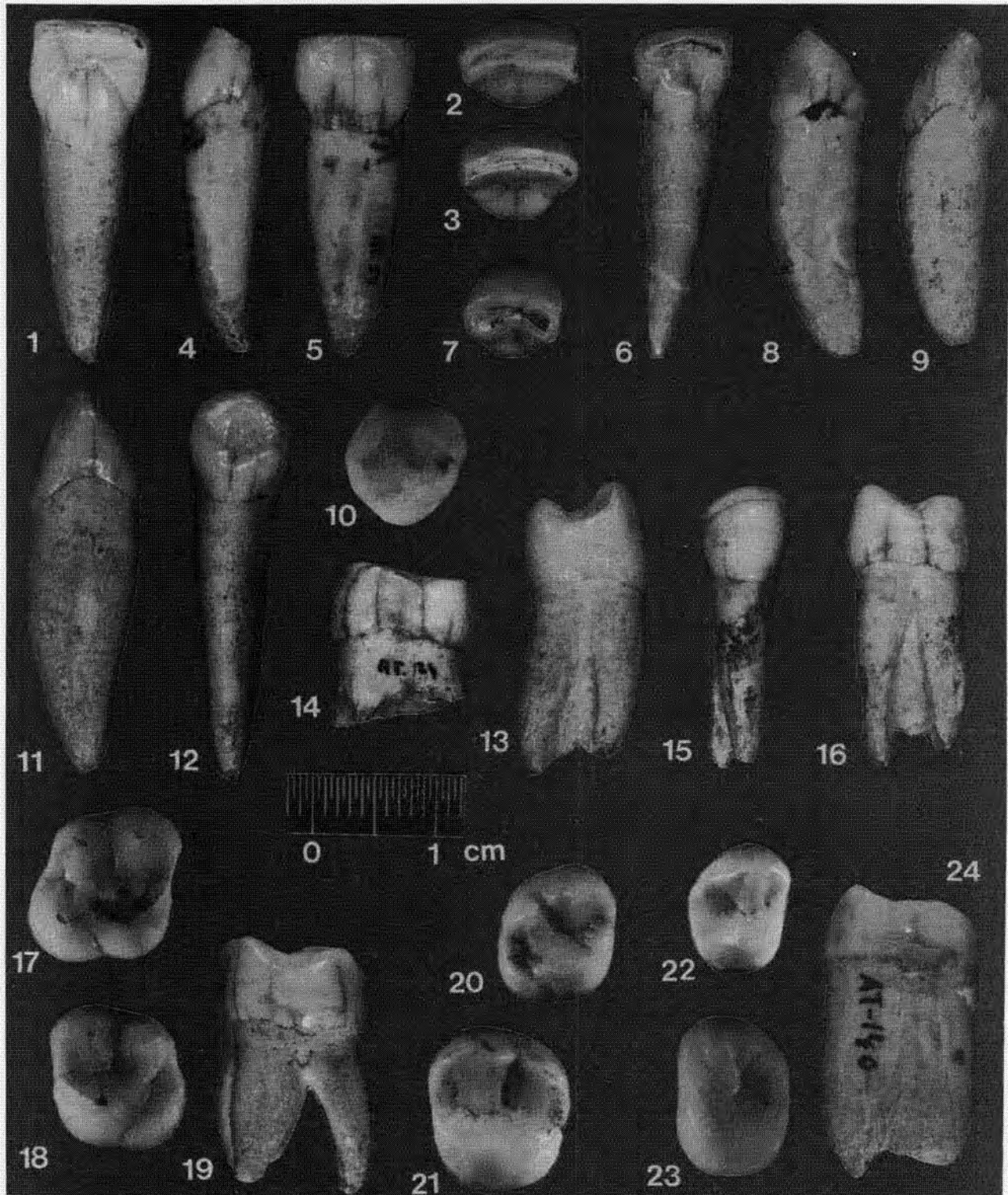
Las raíces, de contorno subtriangular, son largas robustas y comprimidas en sentido MD. Sendos surcos recorren casi toda la longitud de las caras mesial y distal. En vista lateral (lám. I, 9) la cara lingual es rectilínea, salvo en su tramo final que se flexiona ligeramente hacia lingual. La mitad inferior de la cara vestibular también es rectilínea, mientras que la mitad superior está fuertemente inclinada hacia lingual (cirtodontia). Este rasgo es frecuente en neandertales y muy raro en el hombre actual (de Lumley, 1973). El ápice de las raíces de AT-7 y AT-29 está flexionado hacia distal.

CANINOS

- AT-6 (izquierdo)
- AT-44 (izquierdo)
- AT-144 (derecho): Atapuerca VII

AT-6 y AT-44 presentan un desgaste de grado 2. El desgaste es algo más intenso en AT-6, que muestra un incipiente islote de dentina. AT-144 está bastante gastado (grado 4) con exposición de una amplia área de dentina. Sólo se observan facetas de desgaste proximal en AT-144.

En vista oclusal, la corona de los CC es asimétrica (AT-6 y AT-44) o muy asimétrica (AT-144) (lám. I, 10). La semicircunferencia que describe la cara vestibular está deprimida distalmente, de manera que la parte posterior de dicha cara es casi rectilínea y forma un ángulo de unos 50° con el eje vestibulo-lingual de la corona. La parte anterior de la cara vestibular resulta así muy prominente con respecto a la parte posterior. En AT-144, además, el T1 está ligeramente desplazado hacia distal. Arago LIX, Hortus VIII y Sin 15 presentan una asimetría tan marcada como la de AT-144.



Lamina 1.—1: AT-27, lingual; 2: AT-54, oclusal; 3: AT-27, oclusal; 4: AT-54, distal; 5: AT-54, vestibular; 6: AT-29, lingual; 7: AT-29, oclusal; 8: AT-29, distal; 9: AT-53, mesial; 10: AT-144, oclusal; 11: AT-44, mesial; 12: AT-44, lingual; 13: AT-41, distal; 14: AT-24, mesial; 15: AT-68, lingual; 16: AT-68, distal; 17: AT-139, oclusal; 18: AT-138, oclusal; 19: AT-26, distal; 20: AT-12, oclusal; 21: AT-15, oclusal; 22: AT-10, oclusal; 23: AT-140, oclusal; 24: AT-140, mesial.

En la cara lingual se observan crestas marginales anchas y muy conspicuas, que divergen hacia el borde libre desde un T1 muy neto y prominente en AT-6 y AT-144, y poco desarrollado, apenas un ligero abombamiento basal, en AT-44 (lám. I, 11). El T1 no está individualizado de las crestas marginales en AT-6, y está separado de éstas por sendas depresiones mesial y distal poco profundas en AT-144. Las crestas marginales se espesan y convergen en la parte inferior del T1, quedando entre ellas un surco central. Entre las crestas marginales se observa una depresión central de forma romboidal (lám. I, 12), de manera que estas piezas presentan una forma en pala moderada. En AT-144 únicamente podemos ver la porción superior de dicha depresión debido al fuerte desgaste de la pieza. Esta morfología de la cara lingual de los caninos de Ibeas es muy similar a la de los ejemplares VIII y IX de l'Hortus, y bien distinta de la del canino de Rabat, que muestra una cresta media desdoblada entre un fuerte T1 y el borde libre. La cara lingual de los CC de Ibeas también es muy distinta de la de sus homólogos de Choukoutien, que presentan digitaciones de esmalte más o menos complejas, y de la de los CC de Montmaurin, Arago L, o Monsempron, que tienen una cresta central. Además de Hortus VIII y Hortus IX, los CC de La Chaise y Krapina se asemejan a los de Ibeas por presentar forma en pala moderada.

En vista mesial, la cara vestibular es muy rectilínea e inclinada hacia lingual. La cara vestibular, además, presenta un abombamiento basal, apenas

pronunciado en AT-44 y algo más conspicuo en AT-6 y AT-144. En el canino de Rabat existe un notable abombamiento de la mitad superior de la cara vestibular, mientras que los CC de Choukoutien y el C aislado de Ternifine presentan un *cingulum* muy neto, constituido por pliegues basal y laterales, que no se observa en los CC de fósiles europeos del Pleistoceno medio ni de neandertales. En vista vestibular, los CC de Ibeas muestran bordes mesial y distal casi paralelos, como sucede en todos los fósiles comparados excepto en Rabat, cuyo C presenta bordes muy divergentes desde la base de la corona.

La raíz de los CC de Ibeas es larga y robusta, sobre todo en AT-144. La raíz está fuertemente comprimida en sentido MD y presenta sendos surcos en las caras mesial y distal, que recorren el tercio medio de dichas caras. La sección transversal de la zona media de la raíz responde así a la forma "en caja de violín" que Genet-Varcin (1975) describe en los caninos de La Chaise. En vista mesial, la mitad superior de la cara vestibular está inclinado hacia lingual, y el ápice se flexiona también hacia el mismo lado.

PRIMEROS PREMOLARES

AT-24 (derecho): Atapuerca VII

AT-41 (izquierdo)

AT-41 presenta un desgaste de grado 2 que afecta únicamente a la cúspide vestibular. AT-24 está fuertemente gastado mostrando exposición de dentina en amplias zonas de las dos cúspides, que aparecen rebajadas casi al mismo nivel. AT-24 presenta marcadas Fdm y Fdd, más amplia y profunda está última. En AT-41 no se observan facetas de desgaste proximal.

La forma de la cara oclusal de AT-41 es subtriangular, debido a la menor anchura MD de la cúspide lingual. Esta última es relativamente más ancha en AT-24 y la forma de su cara oclusal es trapezoidal. En AT-41, la cúspide lingual está ligeramente desplazada hacia mesial y alcanza menor altura que la cúspide vestibular (lám. I, 13). La línea que une los vértices de las dos cúspides forma un ángulo de 106° con el eje vertical de la pieza (fig. 1B). En los PP³ de las poblaciones recientes, dicho ángulo es de 90° aproximadamente (Genet-Varcin, 1976), mientras que en fósiles del Pleistoceno medio y neandertales la cúspide lingual alcanza siempre menor altura que la vestibular. En AT-41, el surco mesiodistal que separa las dos cúspides es corto, casi rectilíneo y se extiende entre la Fa y la Fp. Esta última es más profunda. De las dos foveas parten sendos surcos que re-

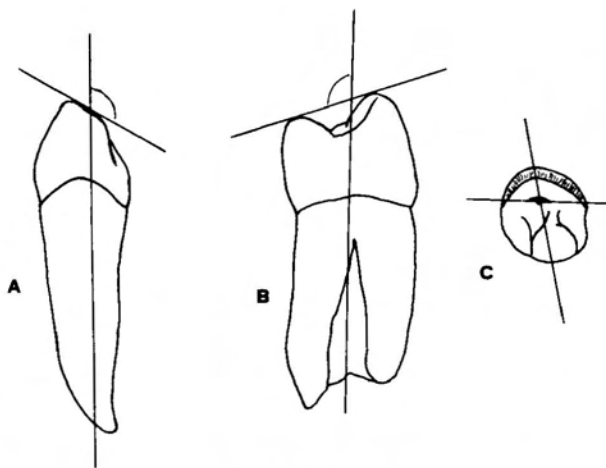


Fig. 1.—A: ángulo formado por el plano de desgaste y el eje vertical de los incisivos; B: ángulo formado por la línea que une los vértices de las cúspides vestibular y lingual y el eje vertical de los PP³; C: ángulo formado por la línea que une los vértices de las cúspides vestibular y lingual y el eje MD de los PP³.

montan la vertiente lingual de la cúspide vestibular. También de las dos foveas nacen sendas depresiones poco profundas que ascienden por la vertiente vestibular de la cúspide lingual, delimitando una elevación media en dicha vertiente. Por último, de la Fa parte un surco MD que atraviesa la Cma. Esta última y la Cmp están bien desarrolladas. En la cara oclusal no se observan complicaciones del esmalte, compartiendo AT-41 este rasgo con La Chaise 36 y Montmaurin 14 B3S. Los PP³ de l'Hortus, Krapina, Rabat y Choukoutien presentan coronas más o menos complejas. En AT-24, el desgaste ha borrado la mayor parte de los detalles morfológicos de la cara oclusal; apenas se observa el fondo de la Fa, pero la Fp es bien visible. Esta última, como en AT-41, es más profunda que la Fa. La cúspide lingual está ligeramente desplazada hacia mesial.

AT-24 muestra un fuerte abombamiento de la mitad superior de la cara vestibular (lám. I, 14), que es menos conspicuo en AT-41. Dicho abombamiento alcanza su máxima expresión en la zona mesial de la cara vestibular. Este rasgo o *tuberculum molare*, que para Weidenreich (1937) representaría un vestigio del *cingulum*, está especialmente desarrollado en los PP³ de Choukoutien, así como en Arago VII y en algunos neandertales (La Quina 5, Le Moustier y Hortus IX). Arago XXI, La Chaise 36, así como ciertos neandertales (Monsempron h, Chateauneuf 2) presentan un abombamiento más o menos fuerte de la cara vestibular, pero el *tuberculum molare* no llega a diferenciarse (Tillier, 1979). Los PP³ de OH-13 y OH-16 no presentan abombamiento de las caras vestibulares. La mitad superior de la cara vestibular de AT-24 y AT-41 está fuertemente inclinada hacia lingual, y no muestra el *cingulum* que caracteriza a los PP³ de Choukoutien y Rabat, y que tampoco está presente en otros fósiles europeos de Pleistoceno medio y en neandertales.

Algo más de la mitad superior de las raíces de AT-24 se ha perdido *post-mortem*. En la parte conservada se observa fusión de las raíces y separación de los dos canales radiculares. La cara mesial de la raíz presenta un surco ancho y profundo que llega casi hasta la UC-E. Las raíces de AT-41, fusionadas totalmente en sus dos tercios inferiores, están individualizadas en el resto de su longitud, pero unidas hasta el ápice por una lámina de cemento. El conjunto que forman las raíces de este diente está ligeramente inclinado hacia distal desde la UC-E. Los PP³ aislados de Hortus y Arago presentan una morfología similar, y la bifidez de la raíz de estas piezas se presenta característicamente en neandertales (de Lumley, 1973), Rabat, Thomas III y Choukoutien.

SEGUNDOS PREMOLARES

AT-23 (izquierdo): Atapuerca VIII
AT-68 (derecho)

AT-23 tiene un desgaste de grado 3 mostrando islotes de dentina muy pequeños en las dos cúspides. En AT-68, el desgaste sólo interesa al esmalte. En AT-23 se observan amplias Fdm y Fdd, mientras que las facetas de desgaste proximal de AT-68 no son muy extensas y están situadas en lugar anómalo, indicando una cierta malposición de la pieza en el maxilar. La Fdm de AT-68 se localiza en la cara mesial de la cúspide lingual, y la Fdd se sitúa en la superficie vestibulo-distal de la cúspide vestibular.

La cara oclusal de AT-23 y AT-68 tiene forma subrectangular y no presenta surcos o pliegues secundarios. Las complicaciones del esmalte son características de los PP⁴ de Choukoutien y Rabat, así como de ciertos neandertales (Hortus III, Chateauneuf 2). El surco transversal de AT-23 y AT-68, muy ligeramente convexo hacia lingual, se extiende entre la Fa y la Fp. Esta última es más profunda que la Fa. De las dos foveas parten surcos que remontan las caras internas de ambas cúspides. En la parte vestibular que la Cma de AT-68 se diferencia una pequeña cúspula. La cúspide lingual es algo más baja que la vestibular (lám. I, 15), pero la diferencia de altura entre ambas cúspides no es tan marcada como en los PP³. La cúspide lingual está desplazada hacia mesial (lám. I, 16), y también se observa un ligero desplazamiento de la cúspide vestibular hacia el mismo lado, rasgo comparado con Montmaurin 14 B3S y con La Chaise I 8/20.

Las caras vestibulares presentan abombamiento basal e inclinación hacia lingual de sus mitades superiores (lám. I, 16), rasgos ambos menos conspicuos que en los PP³. El *tuberculum molare* no está diferenciado y tampoco se observa vestigio alguno de *cingulum*. Este último rasgo, característico de los PP⁴ de Choukoutien y Rabat, no está presente en los fósiles europeos del Pleistoceno medio ni en neandertales. La cara lingual de AT-23 y AT-68 muestra un cierto abombamiento basal y su parte inferior está ligeramente inclinada hacia vestibular.

La raíz de las dos piezas presenta dos componentes, vestibular y lingual, perfectamente diferenciados en la cara distal, donde se separan a unos 3 mm de la UC-E, pero completamente unidos en la cara mesial por una lámina de cemento. Dicha lámina es gruesa en AT-23 y muy delgada en AT-68. La mitad superior de la raíz lingual de AT-23 falta *post-mortem*. La morfología de las

raíces de los PP⁴ de Ibeas es muy similar a la de sus homólogos de Montmaurin (6 B 3 y 14 B 3S) y de La Chaise I 8/3, mientras que las dos raíces están menos diferenciadas en los PP⁴ de Choukoutien y Rabat.

PRIMEROS MOLARES

- AT-26 (izquierdo): Atapuerca II
- AT-138 (derecho): Atapuerca II
- AT-20 (derecho): Atapuerca VI
- AT-16 (izquierdo): Atapuerca VII
- AT-139 (derecho): Atapuerca VII

Los MM¹ de Atapuerca II están poco gastados (grado 2-3), presentando islotes puntuales de dentina en el Pr y el Pa. AT-20 está algo más gastado (grado 3) y la dentina es visible en las tres cúspides del triángulo, que están rebajadas hasta la altura del Hp. Los MM¹ de Atapuerca VII presentan islotes de dentina en las cuatro cúspides (grado 3), siendo muy amplio el del Pr. Las facetas de desgaste proximal son extensas y profundas en todas las piezas. En AT-20 y en los MM¹ de Atapuerca VII; el desgaste proximal ha eliminado buena parte de la Cma y de la Cmp.

La cara oclusal de los cinco molares tiene forma sublosángica, y en ellas destaca, como rasgo más conspicuo, el notable desarrollo del Hp, especialmente en AT-16 y AT-139 (lám. I, 17). En estas piezas y en los MM¹ de Atapuerca II, el orden decreciente de tamaño de las cúspides es el siguiente: Pr, Hp = Pa, Me. En AT-20, la cúspide más desarrollada es el Pr, y no se aprecia una diferencia clara entre los tamaños de las otras cúspides. A pesar de las apreciables diferencias de tamaño, las cuatro cúspides de los MM¹ de Ibeas presentan un cierto equilibrio. En las poblaciones recientes se observa un claro desequilibrio a favor del Pr debido al desplazamiento hacia vestibular del surco MD que separa el Pr del Pa (Thoma y Vallois, 1977), y muchas veces en detrimento del tamaño del Hp. en Atapuerca, como en otros fósiles del Pleistoceno medio, OH-13, OH-16 y en neandertales, el citado surco se sitúa aproximadamente a media distancia del borde vestibular y del borde lingual. En AT-26 y AT-138, las piezas menos afectadas por el desgaste, no se observan complicaciones del esmalte. En AT-138 (lám. I, 18) se diferencia una pequeña cúspide accesoria entre el Pr y el Me. De la Fp nacen dos surcos en V que establecen los límites vestibular y lingual de dicha cúspide.

Las caras vestibulares no están abombadas y presentan una ligera convexidad desde el ápice de

las cúspides hasta la UC-E (lám. I, 19). En los MM¹ de las poblaciones recientes, la pared de la cara vestibular es muy vertical excepto en la base del Pa, donde toma forma convexa y se forma un saliente en ocasiones muy conspicuo. En los MM¹ de Ibeas, las caras mesiales, distales y linguales del Pr e Hp, especialmente las de éste último, están fuertemente abombadas. Las dos cúspides presentan así un aspecto globoso. En el ángulo mesio-lingual del Pr de todas las piezas se observa un surco poco profundo y de corto recorrido; se trata de una expresión negativa del denominado "complejo de Carabelli", de grado 1 según la clasificación de Kraus (1959), o expresión b según la clasificación de Dahlberg (1963).

Las raíces de los MM¹ de Atapuerca II se bifurcan a unos 4 mm de la UC-E. En AT-26 falta *post-mortem* el ápice de la raíz vestíbulo-mesial, y en AT-138 faltan las porciones libres de las raíces lingual y vestíbulo-lingual. Las raíces vestibulares de dichas piezas están muy próximas y la raíz lingual, que apenas se separa de la vertical de la corona, presenta su porción distal curvada hacia vestibular. La morfología de las raíces de AT-20 es muy similar, pero se observa fusión parcial de aproximadamente la mitad de la longitud de éstas. El ápice de la raíz vestíbulo-mesial de AT-20 falta *post-mortem*. Las raíces de AT-16 y AT-139 están fusionadas casi en su totalidad. La raíz lingual de esta pieza está unido a las vestibulares excepto en el ápice por su cara distal y en los dos tercios superiores por la cara mesial. El ápice de esta raíz está curvado hacia vestibular. Las raíces vestibulares, totalmente unidas, presentan su ápice común curvado hacia lingual, aunque la parte mesial de dicho ápice se proyecta antes fuera de la vertical de las piezas en dirección vestíbulo-mesial. La porción apical y buena parte de la pared bucal de las raíces vestibulares de AT-139 se han perdido *post-mortem*. La cámara pulpar de AT-16 y AT-134 ocupa una extensión de aproximadamente el 56% de la longitud total de las raíces. Estos dientes, por tanto, muestran taurodontismo radicular (Kallay, 1963). Las demás piezas presentan taurodontismo supraradicular con cavidades pulpares más o menos ensanchadas.

SEGUNDOS MOLARES

- AT-12 (derecho): Atapuerca I
- AT-46 (derecho): Atapuerca VII
- AT-15 (izquierdo): Atapuerca VIII

AT-12 y AT-15 presentan un desgaste de grado 2, que es algo más intenso en este último. AT-46

muestra un pequeño islote de dentina en el Pr y exposiciones puntuales de dicha sustancia en el Hp y el Pa. Las facetas de desgaste proximal son amplias y profundas en AT-46, especialmente la Fdm. Dichas facetas son menos extensas y sobre todo menos profundas en AT-15, mientras que en AT-12, la Fdm está poco marcada y la Fdd apenas es perceptible a simple vista.

AT-12 presenta cuatro cúspides y la forma de la cara oclusal es sublosángica (lám. I, 20). El orden decreciente de tamaño de las cúspides es: Pr, Pa, Me, Hp. Esta última cúspide, aunque está bien diferenciada, presenta un desarrollo sensiblemente menor que el del Pr (modelo 4-, según la clasificación de Dahlberg, 1963). En AT-15 sólo se diferencian las tres cúspides del trígono y la forma de la cara oclusal es subtriangular (lám. I, 21). La cúspide de mayor tamaño en este molar es el Pr, que ocupa la totalidad del área lingual de la corona. Un surco de algo más de 1 mm de longitud, que tiene su origen en la Fp y que discurre en dirección mesio-lingual, representaría el único vestigio del Hp. El tamaño del Me en AT-15 es aproximadamente dos tercios del tamaño del Pa. La cara oclusal de AT-46, alargada en sentido mesio-distal, tiene forma subrectangular y el orden decreciente de tamaño de las cúspides es: Pr, Pa, Me, Hp. El Hp está poco desarrollado y su tamaño es muy pequeño en relación al Pr (modelo 4-). La tendencia a la reducción del Hp en los MM² se observa ya en el Pleistoceno medio (Thomas III, Arago XXI, Arago XXXI) y AT-15 sería el primer ejemplar conocido de dicho periodo con ausencia total de esta cúspide. Los MM² de Choukoutien y el M² de Rabat presentan hipoconos bien desarrollados. La complicación de la corona por pliegues y surcos secundarios, rasgo que caracteriza a los MM² de ciertos fósiles del Pleistoceno medio (Choukoutien, Rabat, Arago XXXI, Pontnewydd 1) y neandertales como Hortus III ó Krapina C, no puede apreciarse en AT-15 y AT-46 debido al desgaste. En AT-15, sin embargo, pueden aún verse algunos pliegues del esmalte que complican en cierta medida la zona mesial de la corona. En AT-12 se observan también algunos surcos secundarios en el Pa, pero la corona de este molar es relativamente sencilla.

Las caras vestibulares son convexas desde el ápice de las cúspides hasta la UC-M. En los MM² de las poblaciones recientes, la cara vestibular es casi vertical y la zona basal del Pa está abombada presentando un saliente más o menos marcado. Las caras mesial y lingual del Pr y las caras distal y lingual del Hp de los MM² de Ibeas son algo abombadas, aunque este rasgo está menos marca-

do que en los MM¹. AT-15 tiene una depresión muy somera en el ángulo mesio-lingual del Pr, que representaría una mínima expresión del complejo de Carabelli.

La raíz lingual de AT-12 está unida a las vestibulares en un tercio de su longitud por la cara distal, y casi en la mitad de ésta por la cara mesial. En AT-15 la raíz lingual está unida a las vestibulares en dos tercios de su longitud por la cara mesial y en un tercio de ésta por la cara distal. Las raíces vestibulares de los dos molares están unidas en toda su longitud. La cara externa del conjunto que forman dichas raíces está recorrido por un surco longitudinal ancho y muy profundo desde la UC-E hasta el ápice. En AT-12, el ápice común de las raíces vestibulares está curvado hacia lingual, y el ápice de la raíz lingual está curvado hacia vestibular. La morfología de la raíz de AT-46 es muy similar a la de AT-16 y AT-139 descrita anteriormente. La cámara pulpar de este diente ocupa una extensión de aproximadamente el 56% de la longitud total de las raíces. En conjunto, las raíces de los MM² de Ibeas forman un complejo de gran robustez.

TERCEROS MOLARES

AT-140 (izquierdo): Atapuerca VII
AT-10 (derecho)

Los dos MM³ de Ibeas presentan un desgaste moderado que sólo interesa al esmalte (grado 1). AT-140 está algo más gastado y muestra una amplia y profunda Fdm. La Fdm de AT-10 también es extensa pero menos profunda.

La cara oclusal de AT-10 tiene contorno subtriangular (lám. I, 22). El Me de este diente se encuentra muy desplazado hacia lingual y su tamaño es aproximadamente algo menor de la tercera parte del tamaño del Pa. AT-10 no presenta Hp, de manera que el Pr, la cúspide de mayor tamaño, ocupa toda la superficie lingual de la corona. Tres surcos muy someros y de corto recorrido situados en la pared disto-lingual de la corona, cuya evidencia ha sido en parte borrada por el desgaste oclusal, podrían interpretarse como vestigios del Hp. La cara oclusal de AT-140 tiene contorno subrectangular (lám. I, 23). El tamaño del Me, que está muy desplazado hacia lingual, es algo menor de la mitad del tamaño del Pa. En la zona media de la región distal de la corona se observa un Hp vestigial, mientras que el Pr, que presenta un gran tamaño, ocupa toda la superficie lingual de la corona. Las zonas de la cara oclusal de AT-10 y AT-140 menos afectadas por

el desgaste no presentan complicaciones del esmalte. La complejidad de la cara oclusal de los MM³ es un rasgo frecuente en fósiles del Pleistoceno medio (Choukoutien, Arago XXI) y en neandertales (Moustier, Krapina C, Krapina D, La Croze del Dua).

Las caras vestibulares presentan una suave convexidad desde la UC-E hasta el ápice de las cúspides (lám. I, 24). Las paredes mesial, lingual y distal del Pr son más verticales y menos globosas que las de los MM². No se observan estructuras relacionadas con el complejo de Carabelli.

Las raíces de AT-10 están completamente fusionadas y la región apical, muy engrosada por hiper cementosis y de aspecto globoso, se flexiona hacia distal. Sendos surcos longitudinales mesial y distal poco profundos, situados en la zona media de dichas caras y de unos 5 mm de longitud, señalan los límites de la raíz lingual. La cámara pulpar de AT-10, según muestra la radiografía correspondiente, ocupa cerca del 80% de la longitud de la raíz (taurodontismo radicular). Las raíces vestibulares de AT-140 presentan coalescencia hasta el ápice, mientras que la raíz lingual está totalmente unida al conjunto que forman aquellas por la cara mesial mediante una gruesa lámina de cemento, no así por la cara distal, donde se separa de las raíces vestibulares a unos 4 mm de la UC-E. La mitad superior de la raíz lingual de esta pieza se flexiona hacia mesial, y casi la totalidad del conjunto que forman las raíces vestibulares se flexiona hacia distal.

Dientes inferiores

INCISIVOS CENTRALES

AT-104 (izquierdo): Atapuerca III
AT-4 (izquierdo)

Los dos incisivos presentan un desgaste de intensidad similar (grado 3) que no afecta a las caras vestibulares (oclusión labiododonta). En AT-104, el plano de desgaste forma un ángulo de 109° con el eje vertical de la pieza.

Los II₁ de Ibeas presentan un T1 indiferenciado (lám. II, 1) cuyo regular tamaño es comparable al que se observa en fósiles como Rabat, Mauer, Sin 5, Krapina H y Krapina E. En neandertales el T1 ó bien no se manifiesta (Hortus XVIII), o bien alcanza un tamaño no muy superior al observado en los II₁ de Ibeas (Ehringsdorf G, Moustier). Los bordes o crestas marginales de la cara lingual están debilmente expresados. En vista superior, sin embargo, observamos una cier-

ta concavidad de la cara lingual (lám. II, 2), más conspicua en AT-104, de manera que los dos incisivos muestran una moderada forma en pala. El desarrollo de las crestas marginales de la cara lingual de los II₁ es variable en fósiles del Pleistoceno medio y en neandertales, pero su expresión suele ser mínima (Mauer, Rabat), rara vez bien patente (Sipka, Ehringsdorf G). Entre los primitivos *Homo*, OH-7 no presenta crestas marginales, mientras que dicho rasgo apenas está expresado en OH-16 y ER-820. En la cara lingual de AT-104 se observa una elevación longitudinal mediana casi imperceptible, que comienza en la parte superior del T1 y desaparece antes de alcanzar el borde libre. Ehringsdorf G y Krapina H presentan también este rasgo, que está particularmente bien desarrollado en el último ejemplar citado tomando el aspecto de una verdadera cresta media.

En vista lateral (lám. II, 1). Los II₁ de Ibeas presentan una suave convexidad de la cara vestibular desde la UC-E hasta el borde libre. La cara vestibular está fuertemente inclinada hacia lingual, rasgo compartido con otros fósiles del Pleistoceno medio y con neandertales, y que no se presenta en los primitivos *Homo* (ER-820, OH-7, OH-16) y las poblaciones recientes. La fuerte inclinación de la cara vestibular de los II₁ de los fósiles del Pleistoceno medio y de neandertales se debería, al menos en parte, a la notable anchura VL de la base de la corona. En vista vestibular, los II₁ de Ibeas presentan bordes mesial y distal sensiblemente paralelos, rasgo compartido con Mauer y neandertales. Los II₁ de Rabat muestran bordes mesial y distal divergentes, así como un notable abombamiento de la mitad inferior de la cara vestibular, que los diferencia de los II₁ de Ibeas.

La raíz de AT-104, en la que falta el ápice, es ancha robusta y aplanada en sentido MD (lám. II, 3), presentando surcos longitudinales mesial y distal anchos y poco profundos. En AT-4 falta *post-mortem* algo más de la mitad inferior de la raíz.

INCISIVOS LATERALES

AT-55 (derecho): Atapuerca II
AT-103 (izquierdo): Atapuerca III
AT-5 (derecho)

AT-55 y AT-103 muestran un desgaste moderado de grado 3, algo más intenso en la pieza izquierda. En AT-55, el desgaste se extiende un poco a la superficie mesio-vestibular, mientras que en AT-103 sólo afecta a la superficie incisal.

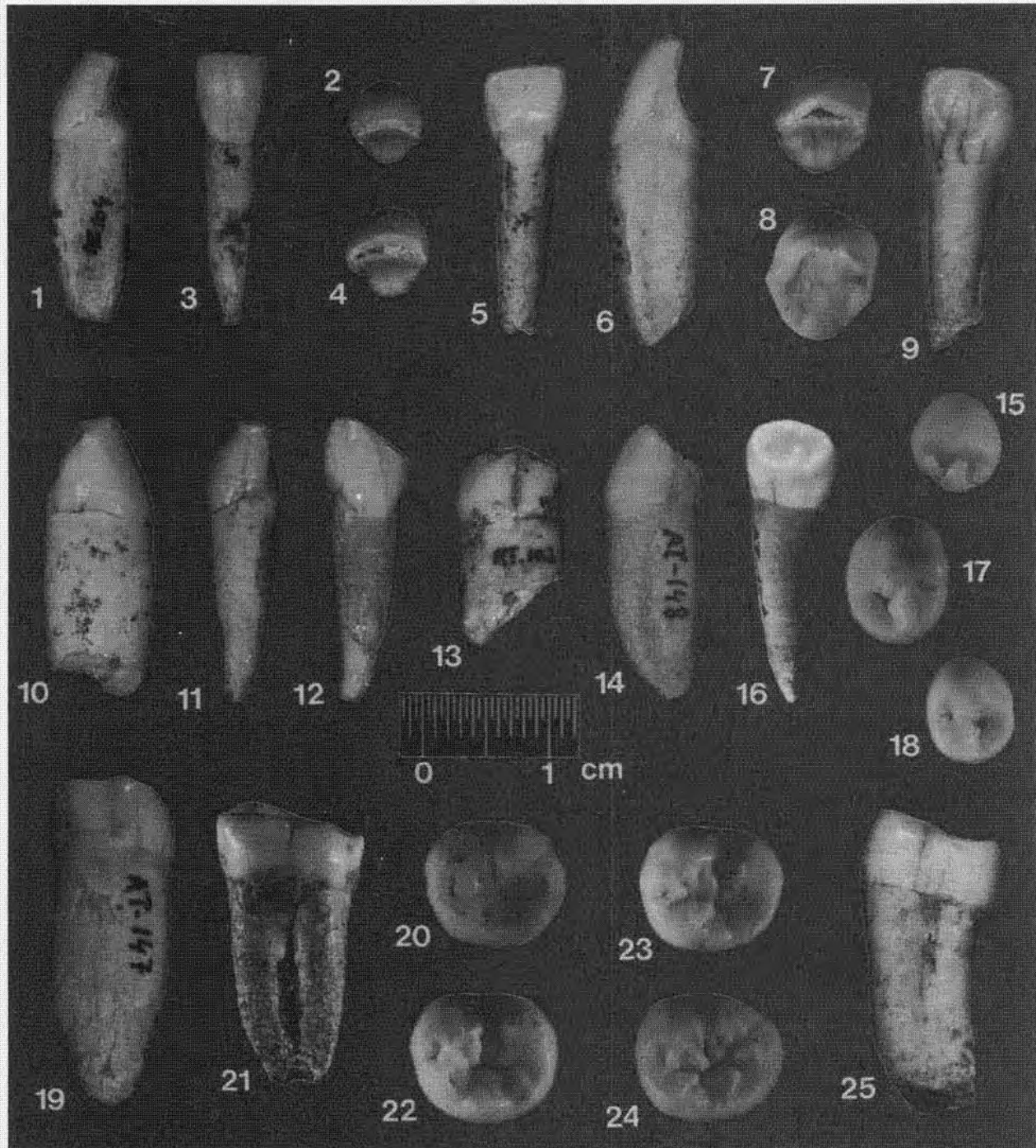


Lámina II.—1: AT-104, distal; 2: AT-104, oclusal; 3: AT-104, vestibular; 4: AT-103, oclusal; 5: AT-103, lingual; 6: AT-55, mesial; 7: AT-67, oclusal; 8: AT-145, oclusal; 9: AT-60, lingual; 10: AT-60, distal; 11: AT-90, mesial; 12: AT-90, lingual; 13: AT-102, distal; 14: AT-148, mesial; 15: AT-148, oclusal; 16: AT-148, lingual; 17: AT-147, oclusal; 18: AT-28, oclusal; 19: AT-147, mesial; 20: AT-141, oclusal; 21: AT-21, vestibular; 22: AT-142, oclusal; 23: AT-30, oclusal; 24: AT-143, oclusal; 25: AT-100, vestibular.

El plano de desgaste de AT-103 forma un ángulo de 106° con el eje vertical de la pieza, y está ligeramente inclinado hacia distal. El plano de desgaste de AT-55 forma un ángulo de 90° con el eje vertical. El desgaste de AT-5 es más intenso (grado 4) y sólo afecta a la superficie incisal. El plano de desgaste de este diente forma un ángulo de 98° con el eje vertical. AT-5 presenta además amplias y profundas Fdm y Fdd.

Los II₂ de Ibeas presentan tubérculos linguales indiferenciados (lám. II, 4 y 5), cuyo tamaño es algo superior al observado en los II¹. El T1 muestra un desarrollo variable en los II₂ de los fósiles del Pleistoceno medio y de neandertales, en los que también está indiferenciado. En Rabat, Mauer y en los ejemplares H y E de Krapina, se observa un gran desarrollo del T1, mientras que dicho rasgo apenas está expresado en Sin. 10, Sin. 11 y Regourdou. Las crestas marginales también presentan un desarrollo variable en los II₂ de los fósiles del Pleistoceno medio y de neandertales; la mayor expresión de este rasgo se observa en Choukoutien, Ehringsdorf G y Moustier, mientras que en otros neandertales, Mauer y Rabat las crestas o son poco conspicuas y existe una moderada forma en pala, o prácticamente no se expresan. AT-5 y AT-103 están en el primer caso, y la segunda condición se observa en AT-55. Los incisivos AT-103 y AT-5 presentan además una suave concavidad de la cara lingual que acentúa la forma en pala de dicha cara. En los primitivos *Homo*, el T1 y las crestas marginales están poco desarrolladas. En AT-55 se observa una elevación longitudinal mediana débilmente expresada, que nace en la parte superior del T1 y desaparece sin alcanzar el borde libre. Los II₂ de Ehringsdorf G, Krapina H y Moustier presentan una estructura similar. En los dos últimos ejemplares el rasgo está muy marcado.

En vista lateral (lám. II, 6), se observa una suave convexidad de las caras vestibulares desde la UC-E hasta el borde libre. Las caras vestibulares, por otro lado, presentan una inclinación hacia lingual menos pronunciada que la de los II₁, pero más conspicua que la observada en los II₂ de las poblaciones recientes y de los primitivos *Homo*. Los II₂ de Rabat se diferencian de sus homólogos de Ibeas por presentar un marcado abombamiento de la mitad inferior de la cara vestibular, y por la divergencia de los bordes mesial y distal. Los II₂ de Ibeas, en vista vestibular, muestran bordes mesial y distal sensiblemente paralelos, rasgo compartido con Mauer, Choukoutien y neandertales.

En los tres incisivos falta *post-mortem* la región apical de la raíz, que es larga, robusta y aplanada

en sentido MD. La cara distal presenta un surco longitudinal amplio y profundo que se extiende por toda la longitud de la raíz. En la cara mesial se observa un surco amplio pero más somero, que se extiende por la mitad inferior de ésta. En vista mesial, el borde lingual de la raíz es vertical y rectilíneo, mientras que el borde vestibular es convexo y su tercio inferior está curvado hacia lingual. Esta curvatura o cirtodontia de la raíz es similar a la que se observa en la corona.

CANINOS

AT-60 (derecho): Atapuerca I
C derecho, *in situ* en fragmento mandibular
AT-2: Atapuerca II
AT-67 (izquierdo): Atapuerca III
AT-145 (izquierdo): Atapuerca VII

El C de AT-2 únicamente presenta una pequeña faceta de desgaste en la zona mesial del borde oclusal (grado 2). AT-60 y AT-67 muestran un desgaste de grado 3 y de intensidad similar. En AT-145, el desgaste ha rebajado aproximadamente un tercio de la altura de la corona (grado 4). Este diente presenta amplias y profundas Fdm y Fdd.

El T1, prácticamente inexistente en el C de AT-2, está poco desarrollado y mal delimitado de las crestas marginales en AT-60, AT-67 y AT-145 (lám. II, 7, 8). Arago XXIV, Mauer, Lazaret, los neandertales europeos y los primitivos *Homo* comparten este rasgo con Atapuerca, mientras que el T1 está bien desarrollado, aunque también mal delimitado en los CC de Rabat y Choukoutien.

Las crestas marginales están bien desarrolladas, especialmente la distal (lám. II, 9). La morfología de esta última se complica por la presencia de surcos someros y pliegues de esmalte poco conspicuos. En AT-60, AT-67 y AT-145, las crestas marginales convergen en el T1, mientras que en el C de AT-2, cuyo T1 no está diferenciado, las citadas crestas convergen en la parte inferior de la cara lingual. En la cara lingual de esta pieza se observa una elevación mediana longitudinal, que se extiende desde la zona donde confluyen las crestas marginales hasta el borde libre. Entre las crestas marginales y la elevación mediana (cresta mediana según los autores franceses), se observan fosas longitudinales mesial y distal, más amplia esta última. La elevación mediana, que se puede interpretar como un reforzamiento adicional de los caninos inferiores, presenta un desarrollo muy variable en fósiles del Pleistoceno medio y en neandertales. Elevaciones medianas estre-

chas (Mauer, Arago XXIV) determinan fosas laterales amplias y forma en pala de la cara lingual. Los CC de Rabat y Choukoutien, en el caso extremo, presentan elevaciones medianas muy anchas que limitan la extensión de las fosas laterales. En el C de AT-2, la elevación mediana es ancha, pero su relieve es suave y no alcanza la altura de las crestas marginales. En consecuencia, este diente presenta una moderada forma en pala, y su aspecto es similar al de los CC de los especímenes D y E de Krapina. AT-60, AT-67 y AT-145, cuya elevación mediana está muy débilmente expresada, presentan una notable forma en pala. En estos caninos, las fosas laterales se muestran como surcos muy someros casi imperceptibles. Entre los primitivos *Homo*, OH-7 y OH-13 presentan crestas marginales poco desarrolladas, mientras que dichas crestas son conspicuas en ER-992. El C de este último fósil recuerda a los CC de Ibeas por el escaso desarrollo de la elevación mediana, que determina una moderada forma en pala.

La cara vestibular presenta un cierto abombamiento basal, apenas marcado en el C de AT-2 y algo más conspicuo en AT-60 (lám. II, 10) y AT-145. En vista lateral se observa que la cara vestibular está inclinada hacia lingual y su perfil es casi rectilíneo. El C de Rabat es bien distinto de los CC de Ibeas, porque su cara vestibular es fuertemente convexa desde la UC-E hasta el borde libre, rasgo que comparte con los CC de Choukoutien, aunque en éstos la convexidad es menor. Los CC de Ibeas no presentan evidencia alguna de *cingulum*, como sucede en otros ejemplares europeos del Pleistoceno medio y en neandertales. El *cingulum* está bien formado en los CC de Choukoutien y de Ternifine III, y algo menos desarrollado en el C de Rabat. Las caras vestibulares de los CC de los primitivos *Homo* no presentan abombamiento basal y su inclinación hacia lingual es menor que la de los CC de Ibeas.

En AT-60 falta *post-mortem* aproximadamente un tercio de la raíz. El ápice de la raíz de AT-67 también se ha perdido *post-mortem*. La raíz de todas las piezas es muy robusta y está recorrida por surcos longitudinales distal y mesial. Este último es más ancho y más profundo. La raíz del C de AT-2 está completamente formada, según muestra la radiografía correspondiente.

CANINO DECIDUO

AT-90 (derecho): Atapuerca IX

AT-90 es la única pieza decidua en el hipodig-

ma de Ibeas. Este diente presenta un desgaste de grado 3, que afecta en mayor medida a la parte distal de la superficie oclusal. Las facetas de desgaste proximal están situadas en posición anómala. La Fdm, muy amplia y profunda, se localiza en la cara lingual y se extiende desde la cresta marginal anterior hasta más allá de la zona media de la cara lingual. La Fdd, menos extensa y profunda, se sitúa en la región vestíbulo-distal. AT-90 emergió con un giro de unos 45° en el sentido de las agujas del reloj respecto a su posición normal.

AT-90 no presenta T1. Arago XV y los dcc de todos los neandertales europeos, aunque no tienen un T1 propiamente dicho, bien individualizado de las crestas marginales, muestran un cierto abombamiento de la zona basal de la cara lingual. En AT-90, dicha zona basal es muy plana, no sobresale con respecto a la cara lingual de la raíz (lám. II, 11) y el esmalte se extiende por la superficie de ésta más allá de lo habitual. Las crestas marginales están poco desarrolladas y apenas se diferencian del resto de la superficie de la cara lingual (lám. II, 12). Dicha superficie es plana y presenta dos surcos longitudinales mesial y distal muy someros, apenas perceptibles a simple vista, y que serían homólogos de los observados en los caninos permanentes. La morfología de AT-90 difiere sensiblemente de la que presentan los dcc de los neandertales, cuya cara lingual es cóncava, las crestas marginales están bien desarrolladas y muestran una elevación mediana, fosas longitudinales mesial y distal y las crestas marginales son algo más fuertes que las de AT-90.

En vista mesial (lám. II, 11), la mitad inferior de la cara vestibular de AT-90 es vertical y ligeramente convexa. El resto de la cara vestibular está inclinada hacia lingual.

La raíz, que tiene una sección circular, es larga, robusta y rectilínea en toda su longitud. El ápice está muy ligeramente flexionado hacia mesial.

PRIMEROS PREMOLARES

P₃ derecho, *in situ* en fragmento mandibular
AT-2: Atapuerca II.

AT-47 (izquierdo): Atapuerca III

AT-149 (derecho): Atapuerca III

AT-102 (izquierdo): Atapuerca IV

AT-64 (izquierdo): Atapuerca VII

AT-148 (derecho)

El P₃ de AT-2 muestra únicamente una pequeña faceta de desgaste en la vertiente distal de la cúspide vestibular (grado 2). AT-47, AT-148 y AT-149 también presentan grado 2 de desgaste pero algo más acentuado, mientras que en AT-64 y AT-102 se alcanza el grado 4. Las facetas proximales de desgaste son amplias y profundas en estas dos últimas piezas. AT-64 ha perdido *post-mortem* la mitad distal de la corona.

Los PP₃ de Ibeas presentan un abombamiento mesio-vestibular de la mitad inferior de la cara vestibular más o menos marcado. En vista lateral (lám. II, 13, 14) se observa una diferenciación muy neta entre dicho abombamiento y la mitad superior de la cara vestibular que está inclinada hacia lingual. El abombamiento mesio-vestibular es directamente proporcional al tamaño del diente, de manera que en AT-64, el P₃ de mayores dimensiones, el rasgo alcanza su máxima expresión, mientras que lo contrario sucede en AT-149, un P₃ ciertamente muy pequeño. El abombamiento mesio-vestibular es común a todos los ejemplares del Pleistoceno medio, excepcionalmente fuerte en Arago XIII, observándose también en OH-7, OH-16, ER-992 y en neandertales. Los PP₃ de Ibeas, así como los de otros fósiles europeos del Pleistoceno medio y neandertales no presentan el *cingulum* que caracteriza a sus homólogos de Choukoutien, Rabat, Ternifine y Sidi-Abderrahman.

La morfología oclusal del P₃ de AT-2, de los PP₃ de Atapuerca III y de AT-149 (lám. II, 15) es muy similar. De los extremos anteriores y posterior de la cara oclusal parten sendas crestas marginales que confluyen en la cúspide lingual. La Cmp descende con fuerte pendiente en línea recta hacia dicha cúspide, mientras que la Cma descende bruscamente siguiendo el eje VL del diente, para curvarse luego con un ángulo de unos 120° y descender suavemente hacia la cúspide interna. Esta última, muy pequeña pero globosa y proyectada hacia lingual, está independizada de las crestas marginales por sendos surcos mesial y distal. El surco distal es muy somero en AT-149 y no se observa en AT-47. En el P₃ de AT-2, la Cmp, muy ensanchada en sentido MD, tiene el aspecto de pequeña cúspide accesoria. Un estrecho Pe une la cumbre de la cúspide lingual con la cara interna de la cúspide vestibular. Dicha cara interna es muy vertical lo que, junto con las pequeñas dimensiones de la cúspide lingual, confiere un aspecto caniniforme a los PP₃ de Ibeas (lám. II, 16). En los PP₃ de Atapuerca III, la Fa y la Fp tienen una amplitud similar, mientras que en AT-148 y en el P₃ de AT-2 la Fa es más amplia que Fp. La cúspide lingual de AT-102, cuya porción

superior está dañada *post-mortem*, también es pequeña. La Cma de AT-102 está muy desarrollada y tiene el aspecto de una cúspide accesoria. El Pe une dicha cúspide con la zona más anterior de la cara interna de la cúspide vestibular reduciendo considerablemente las dimensiones de la Fa, mientras que la Fp es muy amplia.

Los PP₃ de OH-7, OH-13, OH-16, ER-992, Rabat, Arago XIII, Ternifine, Choukoutien y de la mayor parte de los neandertales europeos se diferencian de sus homólogos de Ibeas por presentar una cúspide lingual bastante más desarrollada en términos absolutos y relativos. Por el contrario, los PP₃ de fósiles como OH-22, Mauer, Ehringsdorf G, Krapina D y Hortus II presentan una cúspide lingual de tamaño similar o algo mayor que el de los PP₃ de Ibeas. El P₃ de Mauer se parece extraordinariamente a AT-148 y a los PP₃ de Atapuerca III por este rasgo y por otros como la forma del Pe, el pequeño abombamiento mesio-vestibular y la simetría de la corona. En Arago XIII, Rabat, Ehringsdorf G y Regourdou, la cúspide lingual está individualizada por sendos surcos mesial y distal como en los PP₃ de Ibeas.

En vista oclusal, AT-102 y el P₃ de AT-2 presentan una asimetría de la corona muy característica. La cúspide lingual está desplazada hacia distal con respecto a la vestibular, y el ángulo mayor formado por la recta que une los vértices de las dos cúspides y el eje anteroposterior de estos dientes es superior a 90° (fig. 1 C). Además, el abombamiento de la zona mesial de la cara vestibular y la proyección hacia lingual de la zona distal de la cara interna contribuyen a la disposición asimétrica de las coronas de AT-102 y del P₃ de AT-2, rasgo que, según Thoma y Vallois (1977), no presentan las poblaciones modernas. Esta asimetría, que ha sido descrita en Choukoutien (Weidenreich, 1937), Ternifine (Arambourg, 1963) y Rabat (Thoma y Vallois, 1977), se observa casi constantemente en neandertales, así como en ER-992. Por el contrario, Mauer, OH-16, OH-22 y ciertos neandertales como Krapina L y los ejemplares II y IV de Hortus no presentan asimetría de la corona y comparten este rasgo con AT-47, AT-148 y AT-149.

La raíz de todos los PP₃ es única, fuertemente comprimida en sentido MD y presenta surcos longitudinales mesial y distal anchos pero muy someros, especialmente el distal. En AT-148 y en los PP₃ de los individuos II y III, la raíz se flexiona hacia distal aproximadamente a unos 5 mm de la UC-E. La raíz de AT-64 es totalmente recta y bastante más robusta en consonancia con el mayor tamaño de esta pieza. En AT-102 falta *post-mortem* algo más de la mitad inferior de la raíz.

SEGUNDOS PREMOLARES

P₄ derecho, *in situ* en fragmento mandibular
AT-2: Atapuerca II

P₄ izquierdo, *in situ* en fragmento mandibular
AT-3: Atapuerca III

AT-28 (derecho): Atapuerca III

AT-74 (izquierdo): Atapuerca IV

AT-9 (izquierdo): Atapuerca VII

AT-147 (derecho): Atapuerca VII

Los PP₄ de los individuos II y III presentan un desgaste incipiente (grado 2). En el P₄ de AT-2, el desgaste sólo afecta a la cúspide vestibular, mientras que los PP₄ de Atapuerca III muestran pequeñas facetas de desgaste en el vértice de la cúspide vestibular y en la parte distal de la cúspide lingual. Los PP₄ de Atapuerca VII presentan desgaste de grado 3, así como amplias Fdm y Fdd. La pieza derecha de este individuo está algo más gastada que su antímero. AT-74 también presenta desgaste de grado 3 y amplias y profundas Fdm y Fdd de manera que se ha perdido buena parte de la Cma y de la Cmp.

La morfología de la cara oclusal de todos los PP₄ de Ibeas responde a un modelo muy similar (lám. II, 17 y 18). La cúspide vestibular, de mayor tamaño que la lingual, presenta su vértice ligera o claramente desplazado hacia mesial. De este modo, la vertiente distal de dicha cúspide es más larga que la vertiente mesial. En el P₄ izquierdo del individuo III se observa un surco poco profundo que rompe la continuidad de la vertiente distal de la cúspide vestibular, pero no llega a diferenciarse una cúspide vestibulo-distal. El P₄ derecho del mismo individuo y el P₄ de AT-2 carecen de dicho rasgo, cuya presencia no se puede determinar en los demás PP₄ de Ibeas debido al desgaste. El vértice de la cúspide lingual está ligeramente desplazado hacia mesial con respecto al vértice de la cúspide lingual. Las dos cúspides están unidas por un Pe, también muy desplazado hacia mesial, que limita distalmente a una Fa puntual y poco profunda. De la Fa parten un surco mesio-distal que llega hasta el borde mesial de la corona interrumpiendo la Cma. De la Fp, más amplia y más profunda, nacen tres surcos que se disponen en Y con las ramas superiores muy abiertas. La rama mesial de esta Y separa las cúspides vestibular y lingual. La rama distal separa la pared interna de la cúspide vestibular de un talónido posterior, cuya forma recuerda a la de un triángulo rectángulo. La rama inferior de la Y separa el talónido de la cúspide lingual. En el talónido de los PP₄ de los individuos III y IV se observan surcos secundarios muy someros que diferencian dos cuspidiolas poco conspicuas.

La morfología de la corona de los PP₄ de Ibeas difiere claramente de la que presentan sus homólogos de Choukoutien, Ternifine, Rabat y Thomas I. Los PP₄ de estos fósiles están muy molarizados por la presencia de un Hpd rudimentario y un talónido muy desarrollado de estructura compleja, con dos o más cúspides diferenciadas. Estos dientes presentan además amplias y profundas Fa y Fp y corona generalmente asimétrica por la proyección de la zona distolingual de ésta, un rasgo que se insinúa algo en los PP₄ de Atapuerca VII. Entre los neandertales europeos, los PP₄ aislados de Le Placard y La Croze del Dua presentan una morfología que en cierto modo recuerda a la de los citados fósiles. Los PP₄ de los primitivos *Homo*, también muy molarizados, presentan un talónido bien desarrollado y las piezas tienden a ser cuadradas. La morfología de los PP₄ de Ibeas es muy similar a la de sus homólogos de Arago XIII y Mauer y no se diferencia sustancialmente de la de los neandertales europeos. Estos últimos presentan constantemente un talónido posterior en el que se diferencia un End más o menos desarrollado, y muy frecuentemente un esbozo de Hpd (Regourdou, Monsempron, La Quina 5, La Quina 9, Puymoyen, Moustier, Arcy-Sur-Cure, Sipka). En estos fósiles, los surcos que nacen de la Fp se disponen en +. En los PP₄ de Ibeas, la vertiente mesial de la cúspide vestibular es casi horizontal, rasgo que comparten con neandertales y fósiles del Pleistoceno medio, mientras que en las poblaciones actuales la cúspide vestibular está muy centrada, y la vertiente anterior de ésta desciende con fuerte pendiente hacia el ángulo mesial de la corona.

La mitad inferior de la cara vestibular presenta un cierto abombamiento, que se manifiesta con mayor intensidad en las piezas más grandes (AT-9, AT-149) (lám. II, 19). Este rasgo es común a todos los fósiles del Pleistoceno medio y a neandertales. Los PP₄ de ER-992, OH-16 también muestran un abombamiento similar de las caras vestibulares, no así los de OH-7 y OH-13. Los PP₄ de Ibeas, sin embargo, no presentan el *cingulum* que caracterizan a los PP₄ de Choukoutien, Ternifine, Rabat y Thomas I.

La raíz de todos los PP₄ es única, más o menos robusta en función del tamaño general de la pieza, y comprimida en sentido MD. El ápice de AT-74 y de los PP₄ de AT-2 y AT-3 está ligeramente flexionado hacia distal. La mitad inferior de la raíz de AT-28 falta *post-mortem*.

PRIMEROS MOLARES

M₁ derecho *in situ* en mandíbula AT-1: Atapuerca I

M₁ izquierdo

M₁ derecho *in situ* en fragmento mandibular
 AT-2: Atapuerca II
 AT-43 (izquierdo): Atapuerca II
 AT-14 (izquierdo): Atapuerca IV
 AT-22 (izquierdo): Atapuerca VI
 AT-101 (derecho): Atapuerca VI
 AT-21 (izquierdo): Atapuerca VII
 AT-141 (derecho): Atapuerca X

Los MM₁ de AT-1 presentan desgaste de grado 3, mostrando pequeños islotes de dentina en todas las cúspides excepto en el Med de la pieza derecha, que está algo menos gastado que su antímero correspondiente. El desgaste es menor en los MM₁ de Atapuerca II (grado 2-3), que muestran islotes de dentina puntuales en todas las cúspides salvo en el Med. En AT-43 falta *post-mortem* el Med y buena parte del Prd y del End. Los MM₁ de Atapuerca VI y AT-141 presentan desgaste de grado 3, mientras que en AT-21 se alcanza el grado 4 con exposición de dentina en amplias zonas de la cara oclusal. En AT-14, el desgaste es también de grado 4 pero más intenso, y apenas se distinguen algunos detalles morfológicos de la superficie oclusal. En todos los MM₁, el desgaste sigue un gradiente de menor a mayor desde el borde lingual al borde vestibular y desde la zona mesial a la zona distal. Todas las piezas presentan facetas de desgaste proximal en las caras mesial y distal, que son especialmente amplias y profundas en AT-21 y AT-14. En este último, el desgaste proximal ha eliminado buena parte de las porciones anterior y posterior de la corona.

En todos los MM₁ de Ibeas, excepto en AT-14, se distinguen las cinco cúspides principales. El Hld se sitúa en posición centro-vestibular y está bien diferenciado del Hpd, como se observa en los MM₁ de todos los fósiles del Pleistoceno medio y de Neandertales, excepto Peyrards II. Es posible que el desgaste proximal de la cara distal y el desgaste oclusal hayan eliminado toda evidencia del Hld en AT-14, aunque no excluimos la posibilidad de que esta pieza fuera tetracuspíada. En este sentido, cabe recordar que nunca se han observado MM₁ con cuatro cúspides en fósiles del Pleistoceno medio ni en Neandertales, aunque sí en individuos del Paleolítico superior (Flechier, 1975). Por otro lado, la interpretación de AT-14 como M₁ es correcta, puesto que el encaje de la Fdm de este diente y la Fdd de AT-74 (P₄) es totalmente satisfactorio. Además, se observa una perfecta continuidad de las superficies gastadas de la cara oclusal de las dos piezas (Bermúdez de Castro, 1986). En AT-22 y AT-101 se observa una C7 de forma triangular diferenciada del Med y que no alcanza el surco MD que sepa-

ra las cúspides vestibulares de las linguales. AT-21 presenta una C7 de forma rectangular diferenciada también del Med, pero que llega hasta el citado surco. AT-141, por último, presenta una C7 de gran tamaño diferenciada en parte del Med y en parte del End, y que establece contacto con el Hpd (lám. II, 20). En este M₁, el orden decreciente de tamaño de las cúspides sería el siguiente: Prd, Hpd, Med = Hld, End = C7. En los MM₁ de AT-1 y en el M₁ de AT-2 el citado orden es: Prd, End, Med, Hpd, Hld, y en AT-21 y en los MM₁ de Atapuerca VI: (Med + C7), Prd, End, Hpd, Hld.

En los MM₁ de AT-1 y en el M₁ de AT-2, los surcos transversales vestibular y lingual de la corona están prácticamente alineados, pero en las proximidades del centro de ésta, se flexionan hacia mesial y hacia distal respectivamente. De este modo, se consigue establecer un mínimo contacto entre el Med y el Hpd. Los surcos intercuspíales de estos molares, por tanto, no están dispuestos en la Y que caracteriza el modelo driopitecino definido por Gregory en 1916 (Jørgensen, 1955), sino que más bien tendrían una situación próxima al modelo cruciforme (+). En los MM₁ de Atapuerca VI también se observan inflexiones similares de los surcos muy retrasada con respecto al surco vestibular, y el modelo Y está perfectamente realizado. La interpretación del modelo de surcos de AT-141 es difícil debido a la presencia de la C7 citada anteriormente. El Hpd de AT-141 está en contacto únicamente con la cúspide accesoría. Los surcos intercuspíales de AT-21 estarían dispuestos en Y si nuestra interpretación de que la C7 se diferencia del Med en esta pieza es correcta, mientras que en AT-14 no se distingue el modelo de surcos debido al fuerte desgaste oclusal.

Los MM₁ de los fósiles del Pleistoceno medio presentan surcos intercuspíales generalmente dispuestos en Y. Sin embargo, modelos similares a los que hemos descrito para AT-1 y AT-2 pueden observarse en los MM₁ de Ternifine II, Rabat y Montmaurin, mientras que en Arago XIII existe un mínimo contacto entre el Prd y el End (modelo X, según la clasificación de Jørgensen, 1955). Modelos derivados del diseño Y se observan también en los MM₁ de algunos neandertales como Hortus II, Gibraltar, La Quina 9 ó Krapina G.

La cara vestibular de los MM₁ de AT-1 y de AT-21 presenta un abombamiento similar al observado en los MM₁ de Mauer y Montmaurin, pero no tan marcado como el de Arago XIII y el de los MM₁ de Choukoutien. En estos últimos, la corona tiene un aspecto globoso por el fuerte

abombamiento tanto de las caras vestibular y lingual como de las caras mesial y distal. Tan sólo Arago XIII, entre los fósiles europeos del Pleistoceno medio, y en menor medida Ternifine II, entre los fósiles norteafricanos del mismo periodo, presentan un abombamiento de la corona del M_1 que se aproxima al observado en los ejemplares del citado yacimiento chino. Los MM_1 de AT-1 presentan un apreciable abombamiento de la cara lingual, que no se observa en los restantes MM_1 del hipodigma. Los MM_1 de Choukoutien presentan un *cingulum* vestibular, que sólo está esbozado en Rabat, y que no existe en los fósiles europeos del Pleistoceno medio, incluidos los ejemplares de Atapuerca, ni en neandertales, excepto en Regourdou según Thomas y Vallois (1977).

Los MM_1 de Ibeas presentan una conspicua Fa, cuyas vertientes confluyen en un surco VL de unos 1.5 a 2 mm. En AT-22 y AT-101, la Fa está situada en posición central y se extiende tanto por el área del Prd como por el área del Med. En las demás piezas, la Fa se localiza únicamente en el Prd. La Cma es amplia en todos los MM_1 de Ibeas, como sucede en todos los homínidos fósiles. En los MM_1 de las poblaciones recientes, la Cma tiende a reducirse considerablemente. Ninguno de los MM_1 de Ibeas presenta Fp.

La morfología de las raíces es muy variable. En AT-14, las raíces son coalescentes hasta el ápice, y se observan surcos vestibular y lingual, este último más profundo, que establecen los límites de las dos raíces. En AT-21 (lám. II, 21) se observa coalescencia total de las raíces por su cara vestibular, que está recorrida por un surco muy profundo. Por su cara ligal, las raíces de AT-21 se separan, a unos 6 mm. de la UC-E, aunque permanecen muy próximas hasta el ápice. Las raíces de los MM_1 de Atapuerca VI también están muy próximas, pero solamente están unidas por su cara vestibular mediante un fino tabique, que llega hasta el ápice en AT-101 y hasta unos 5 mm de éste en AT-22. AT-43 ha perdido *post-mortem* prácticamente toda la porción libre de la raíz distal y el ápice de la raíz mesial. Las dos raíces de este molar y las de AT-141 están totalmente separadas desde unos 5 mm por debajo de la UC-E. Las radiografías de AT-1 y de AT-2 muestran una imagen de las raíces de los MM_1 similar a la de AT-43 y AT-141. Esto es, fusión parcial de las raíces unos 4-5 mm por debajo de la UC-E. El examen radiográfico de los MM_1 indica un taurodontismo supraradicular para todos ellos, con cavidades pulpares más o menos ensanchadas. Las raíces de AT-141, que son comparativamente muy cortas, tienden a separarse y constituyen un caso aparte en el conjunto de los MM_1 de Ibeas

que, por otro lado, no son particularmente robustas. En este rasgo, dichas piezas se diferencian de los MM_1 de Choukoutien, cuyas raíces son muy globosas y dan sensación de gran robustez.

SEGUNDOS MOLARES

M_1 derecho *in situ* en mandíbula AT-1: Atapuerca I
 M_1 izquierdo puerca I
 AT-142 (derecho): Atapuerca II
 AT-11 (izquierdo): Atapuerca V
 M_2 izquierdo, *in situ* en fragmento mandibular AT-75: Atapuerca VI

Los MM_2 de AT-1 y el M_2 de AT-75 presentan un desgaste similar que sólo interesa al esmalte (grado 2). El M_2 izquierdo de AT-1 está más gastado que su antónimo correspondiente, de manera que en éste pueden observarse ciertos rasgos morfológicos de la corona (surcos secundarios y crenulaciones del esmalte *v. gr.*), que ya no son visibles en la pieza izquierda. AT-142 muestra un desgaste incipiente (grado 2) y no presenta Fdd. El M_3 del individuo II de Atapuerca, por consiguiente, cuando menos no había completado su erupción (AT-143, ver más abajo). AT-11 está muy gastado (grado 4) y presenta amplias y profundas facetas de desgaste proximal, que han eliminado buena parte de las zonas anterior y posterior de la corona. La zona disto-lingual de la superficie oclusal de AT-11 está notablemente más rebajada por el desgaste que la zona mesio-lingual. En vista lingual se observa una fuerte diferencia de altura de la parte conservada de la corona entre las dos zonas.

Los MM_2 de AT-1 y AT-142 (lám. II, 22) no presentan Hld. Dicha cúspide está bien diferenciada en el M_2 de AT-75 y situada en posición centro-distal. A pesar del fuerte desgaste tanto de la superficie oclusal como de la distal de AT-11, se puede comprobar que esta pieza tiene Hld, por la presencia de un surco muy corto situado en el ángulo disto-vestibular de la corona, y por una discontinuidad del borde vestibular de ésta, allí donde el citado surco concluye su recorrido. Los MM_2 de AT-1 y AT-142 presentan una C6 muy desarrollada que ocupa buena parte del área correspondiente al End. Este último, por su parte, se extiende hacia distal en detrimento del Med. El orden decreciente de tamaño de las cúspides en AT-142 es el siguiente: Hpd, Prd, (End + C6), Med. En los MM_2 de AT-1 dicho orden es: Prd = Hpd, (End + C6), Med, y en el M_2 de AT-75: Prd, Med, Hpd = End, Hld.

El progresivo aumento del registro fósil viene a confirmarnos que la ausencia del Hld en los MM₂ es un acontecimiento frecuente en las poblaciones europeas del Pleistoceno medio. Así, Arago XL, M₂ aislado, y los MM₂ de la mandíbula del Montmaurin no presenta Hld que, por otra parte, tampoco se manifiesta en el M₂ de OH-22 (Rightmire, 1980). Los MM₂ de los fósiles norteafricanos (Ternifine, Thomas I, Sidi-Abderrahaman) y asiáticos (Choukoutien) del Pleistoceno medio presentan 5 cúspides y, en estos últimos, el Hld está particularmente bien diferenciado del Hpd. En lo que se refiere a los neandertales europeos, el M₂ aislado de Macassargues y los MM₂ de Hortus V no presentan Hld (de Lumley, 1973), y hemos comprobado un hecho similar sobre fotografías de la mandíbula I de Spy.

En los MM₂ de AT-1 y en AT-142 se observa contacto entre el Prd y el End (diagrama X, según la clasificación de Jørgensen, 1955) debido a una mayor expansión de esta última cúspide. El M₂ de AT-75 presenta modelo de surcos en Y. En este diente, el contacto entre el Med y el Hpd se consigue en parte por la desviación hacia distal del surco lingual que separa el End y el Med en las proximidades del centro de la corona. En AT-11, los surcos transversales lingual y vestibular están alineados, pero se consigue un mínimo contacto entre el Med y el Hpd gracias a una desviación hacia mesial del surco vestibular. A pesar de dicho contacto, podemos considerar que AT-11 presenta modelo en cruz. El modelo X nunca se ha observado en los MM₂ de otros fósiles del Pleistoceno medio, aunque el modelo + está prácticamente realizado en OH-22, Ternifine II, Sidi-Abderrahaman, Sin 44 y Sin 45, y está conseguido en los MM₂ de Mauer, así como en Ehringsdorf G y en los ejemplares G, H e I de Krapina.

En todos los MM₂ de Ibeas, excepto en AT-11 a consecuencia del fuerte desgaste de las caras oclusal y mesial, se observa una Fa muy conspicua y situado en el área del Prd. Ninguna de las piezas presenta Fp.

La superficie oclusal del M₂ derecho de AT-1 presenta un relieve complicado por diversos surcos secundarios y crenulaciones del esmalte. La superficie oclusal de AT-142 es más sencilla, y en los restantes MM₂ de Ibeas no puede verificarse la presencia o ausencia de este rasgo debido al desgaste. Los MM₂ de Montmaurin, Arago XIII y de ciertos neandertales como Ehringsdorf G, Krapina E o Krapina C también presentan coronas más o menos complejas, y el caso más extremo está representado por los MM₂ de Choukoutien.

AT-142 y los MM₂ de AT-1 presentan un cierto abombamiento de la cara vestibular, que es menos patente en AT-11 y en el M₂ de AT-75. Este rasgo es particularmente conspicuo en Montmaurin, Mauer, Arago XIII, Arago XXXII, Ternifine II y en todos los MM₂ de Choukoutien, entre los fósiles del Pleistoceno medio. En los MM₂ de Ibeas, por otro lado, no se observan trazas de *cingulum* o de estructuras derivadas (protostilido). En los MM₂ de las mandíbulas 2 y 3 de Ternifine se observan vestigios de *cingulum* (Howell, 1960), rasgo que también está presente en los ejemplares de Choukoutien.

Aproximadamente la mitad inferior de las raíces de AT-142 se ha perdido *post-mortem*. Puede observarse, sin embargo, que las raíces de este diente comienzan a separarse en la cara lingual a unos 6.5 mm de la UC-E. A este nivel, los canales radiculares de las dos raíces están perfectamente individualizados. En AT-11 se ha perdido *post-mortem* aproximadamente el tercio inferior de las raíces, que se separan a unos 5 mm de la UC-E tanto en la cara lingual como en la vestibular. La raíz distal de AT-11 se flexiona hacia distal a unos 2 mm de la UC-E, alejándose de la raíz mesial, cuya parte conservada es vertical. En las radiografías correspondientes, se observa que las raíces de los MM₂ de AT-1 y de AT-75 también están separadas desde unos 5 y 6 mm respectivamente contados a partir de la UC-E, y estas piezas, como los otros MM₂ de Ibeas, presentan taurodontismo supraradicular. Las raíces del M₂ de AT-75 están fuertemente inclinadas hacia distal, mientras que las raíces de los MM₂ de AT-1 son más verticales.

TERCEROS MOLARES

M₁ derecho *in situ* en mandíbula AT-1: Atapuerca I
 M₁ izquierdo puerca I
 AT-143 (derecho): Atapuerca II
 AT-100 (izquierdo): Atapuerca IV
 M₃ izquierdo, *in situ* en fragmento mandibular AT-75: Atapuerca VI
 AT-13 (izquierdo): Atapuerca VII
 AT-30 (derecho)

AT-30 y los MM₃ de AT-1 fueron funcionales durante corto tiempo, como refleja su desgaste poco pronunciado (grado 2), que afecta únicamente a zonas periféricas de la superficie oclusal. El M₃ izquierdo de AT-1 está un poco más gastado que su correspondiente antímero. El M₃ de AT-75 presenta un desgaste más intenso, aunque también de grado 2. AT-13 y AT-100 muestran

un desgaste muy uniforme que ha borrado la mayoría de los rasgos morfológicos de la superficie oclusal, pero únicamente se observan pequeños islotes de dentina en el Prd de AT-100 y en el Hld de AT-13 (grado 3). AT-143, el M₃ del individuo II, no presenta signo alguno de desgaste y las raíces apenas habían iniciado su desarrollo (3 mm de longitud medios en la cara vestibular). AT-143 probablemente no había comenzado a emerger en la encía.

Los MM₃ de AT-1 no presentan Hld. En la zona distal de la cara vestibular de la pieza derecha se observan tres surcos muy someros que alcanzan el borde libre de la corona y delimitan dos pliegues de esmalte. Estas estructuras tal vez representan vestigios del Hld. El End está poco desarrollado y comparte su área correspondiente con una pequeña C6. En zona distal de la cara vestibular del M₃ izquierdo de AT-1 se distingue una estructura similar a la de la pieza derecha, pero más conspicua. El M₃ izquierdo de AT-1, por otro lado, presenta un escaso desarrollo de la parte lingual de la corona, cuya morfología resulta de difícil interpretación: en la zona mesiolingual se observa un pequeño Med y una C7, mientras que en el área correspondiente al End se diferencian 4 cúspulas. De éstas, la más distal sería homóloga de la C6 observada en el M₃ derecho, y la mesial, que está en contacto con la C7, sufre una desviación en las proximidades del centro de la corona e invade el área del Med. El M₃ de AT-75 presenta un End poco desarrollado, una C6, así como una discontinuidad en el ángulo vestibulo-distal de la cara vestibular, que en parte ha sido borrado por el desgaste oclusal, y que representaría el único vestigio del Hld en este molar. El orden decreciente de tamaño de las cúspides en los MM₃ de AT-1 y de AT-75 es el siguiente: Prd = Hpd, Med, (End + C6). AT-30 (lám. II, 23) tampoco presenta Hld, y tiene una morfología complicada por la presencia de C6, C7 y una cúspide de buen tamaño diferenciada del Prd y situada en posición mesio-vestibular. El orden decreciente de tamaño de las cúspides en este molar es: Prd, Hpd = (Med + C7), (End + C6). En AT-143 (lám. II, 24), que presenta un Hld bien diferenciado y situado en posición centro-vestibular, dicho orden es: Prd, Hld, Med = End, Hpd. La mayor parte de los rasgos morfológicos de la corona de AT-13 y de AT-100 han sido borrados por el desgaste oclusal. En AT-13 se diferencia un pequeño Hld situado en posición centro-distal, y el orden decreciente de tamaño de las cúspides es: Prd, Hpd = Med, End, Hld. AT-100 es tetracuspido, presentando un Prd de gran tamaño y un End sensiblemente reducido como en los MM₃

de AT-1 y de AT-75. En AT-13 y AT-100 no es posible asegurar la presencia o ausencia de cúspides accesorias.

El M₃ derecho de AT-1 presenta modelo de surcos intercuspales en Y, mientras que la interpretación del modelo del M₃ izquierdo es difícil debido a la complicada morfología de la parte lingual de la corona. AT-30 y el M₃ de AT-75 presentan modelo +, y en AT-143 se observa un claro contacto entre el Prd y el End (modelo X). El desgaste de AT-13 y AT-100 ha borrado toda evidencia del surco lingual que separa el Med del End, pero la posición retrasada del surco vestibular nos induce a considerar que las dos piezas podrían tener un modelo + ó ×.

En otros fósiles europeos del Pleistoceno medio observamos una morfología de los MM₃ que, como en Atapuerca, puede interpretarse como "progresiva" en relación con otros grupos humanos anteriores y posteriores en el tiempo. Así, los MM₃ izquierdos de Mauer y Montmaurin y el M₃ de Arago XIII presentan 4 cúspides, y el Hld del M₃ derecho de Montmaurin está reducido a una pequeña cúspula. El modelo de surcos, por otra parte, suele ser en + o en ×, tanto en los MM₃ de los citados fósiles europeos como en los de los norteafricanos del Pleistoceno medio, y muy próximo al cruciforme en los especímenes de Choukoutien figurados por Weidenreich. Atapuerca comparte con todos ellos la tendencia a presentar cúspides accesorias en los MM₃ que complican la morfología de la corona. Dicha morfología puede complicarse aún más por la presencia de pliegues de esmalte y surcos secundarios que el desgaste atenúa rápidamente. AT-143 y los MM₃ de AT-1 presentan algunas complicaciones de esta naturaleza, mientras que la corona de AT-30 es más sencilla. Este rasgo es muy conspicuo en otros fósiles del Pleistoceno medio como Arago XIII, Montmaurin (mandíbula de "La Niche"), Montmaurin C.G. 2D3, Rabat, Ternifine II, Sin. 43, 44, 107 y 108, así como en diversos neandertales europeos (Hortus V y VI, Moustier, Krapina D.E. y G ó Maglie 1).

Todos los MM₃ de Ibeas presentan una Fa profunda y situada en posición central en el área correspondiente al Prd. En ningún caso observamos Fp.

AT-13 y los MM₃ de AT-1 se caracterizan por un cierto abombamiento de la cara vestibular, sobre todo a nivel del Prd, donde las piezas presentan su máxima anchura. Este abombamiento es similar al que se observa en los MM₃ de la mandíbula de Mauer, pero no tan marcado como el de los MM₃ de Montmaurin, Arago XIII, Ternifine y Choukoutien. Los MM₃ de Ibeas no presentan

cingulum, como tampoco se observa en los fósiles europeos del Pleistoceno medio o en neandertales. Por el contrario, los MM₃ de Rabat, Tenifine II, Thomas I y Choukoutien presenta esbozos de este rasgo. AT-13 presenta una foseta en la parte anterior de la cara vestibular del Prd, de la que nace un surco poco profundo en dirección hacia el borde libre. Este rasgo representaría una forma negativa del protostilido, que ha sido considerado como una estructura derivada del *cingulum* (Dahlberg, 1950, Frisch, 1965).

Las raíces de AT-13 están prácticamente fusionadas en su totalidad, excepto en un corto tramo final de la cara lingual, formando una masa cuadrangular de aspecto muy robusto. La cámara pulpar de este diente ocupa una extensión de aproximadamente el 63% de la longitud total de las raíces, con un taurodontismo radicular similar al de ciertos ejemplares de Krapina (Kallay, 1963). En AT-30 se han perdido *post-mortem* aproximadamente la mitad inferior de las raíces, que se separan a unos 6 mm, de la UC-E. AT-100 (lám. II,25) presenta raíces completamente unidas por la cara vestibular, no así por la lingual, donde son independientes en casi la mitad de su longitud. Las radiografías de AT-1 y AT-75 muestran fusión parcial de las raíces de los MM₃ al menos en la mitad de su longitud. Estas piezas, así como AT-100 y AT-30 muestran taurodontismo supraradicular, con cavidades pulpares más o menos ensanchadas. El ápice de los MM₃ de AT-1 permanece aún abierto. Las raíces de todas las piezas se inclinan hacia distal prácticamente desde la UC-E, rasgo que es muy notable en AT-13 y en el M₃ de AT-75.

Discusión

La muestra de dientes de Ibeas viene a enriquecer notablemente nuestro conocimiento del aparato masticador de las poblaciones humanas europeas del Pleistoceno medio. En particular, hemos obtenido información muy valiosa de las piezas de la dentición anterior permanente, hasta el momento muy pobremente representadas, ya que apenas disponemos de algunos incisivos muy gastados en el hipodigma de Arago, así como de los incisivos inferiores de la mandíbula de Mauer y del I¹ aislado de La Chaise (Abri Suard).

Los incisivos superiores e inferiores de Ibeas presentan un T1 generalmente bien desarrollado, cirtodontia de la raíz y de la corona y raíces largas, anchas y muy robustas. Estos rasgos, que son comunes a todos los fósiles del Pleistoceno medio y a neandertales, forman parte de un modelo bien distinto del que se observa en las pobla-

ciones recientes, y reflejan la expansión de la dentición anterior de las poblaciones mesopleistocenas hasta hace aproximadamente unos 100.000 años (Wolpoff, 1979). A este modelo habría que añadir la gran anchura VL de la corona (Bermúdez de Castro, 1986). Los incisivos de los primitivos *Homo*, que presentan T1 poco desarrollado y moderada cirtodontia, estarían morfológicamente más próximos a los incisivos de las poblaciones modernas que a los de las poblaciones mesopleistocenas y neandertales. El fuerte desarrollo de las crestas marginales y consiguiente forma en pala de la cara lingual y las digitaciones de esmalte más o menos complejas diferenciadas del T1, que caracterizan a los II¹ de Choukoutien y de los neandertales, no están presentes en sus homólogos de Ibeas. Es difícil hacer una valoración de estos rasgos, puesto que la morfología de los II¹ de los homínidos europeos del Pleistoceno medio es prácticamente desconocida. En concreto, disponemos de tres ejemplares además de los de Ibeas: La Chaise J 8, cuya cara lingual es muy similar a la de II¹ de los neandertales, y Arago XLI y Arago LXI, cuya corona está gastada casi en su totalidad. Quedaría por dilucidar, por tanto, si los rasgos citados son comunes a los II¹ de Ibeas y a los de otros grupos europeos del Pleistoceno medio, existiendo en este caso disimilitud morfológica entre éstos y los II¹ de los neandertales, o si se trata de una variabilidad geográfica y/o temporal muy concreta. Alguna luz a esta discusión podría arrojar el di¹ aislado de Tautavel (Arago XXIII), que presenta fuertes crestas marginales y forma en pala. Este rasgo es común a la dentición permanente y a la decidua tanto en neandertales (Smith, 1978) como en las poblaciones modernas que lo presentan (Hanihara, 1970). Por tanto, podríamos suponer con las naturales reservas que los II¹ del citado yacimiento francés tendrían forma en pala y, al menos para este rasgo, admitiríamos la segunda posibilidad apuntada anteriormente. Los II² de Ibeas se caracterizan por el fuerte desarrollo de las crestas marginales y consiguiente forma en pala de la cara lingual, rasgo común a neandertales y a los ejemplares chinos (Choukoutien) y norteafricanos (Thomas III y Rabat) del Pleistoceno medio. De este periodo disponemos en Europa de dos II² aislados procedentes del yacimiento de Tautavel: Arago LX, muy gastado, y Arago XXV. Este último presenta una morfología de la cara lingual muy similar a la de los II² de Ibeas, aunque carece de *foramen coecum*. Los incisivos inferiores de Ibeas, por su parte, presentan un escaso desarrollo de las crestas marginales, rasgo que también comparten con neandertales y con otros fósiles del Pleistoceno

medio. La similitud morfológica entre los incisivos inferiores de Ibeas y los de Mauer y Arago XXX (fragmento de corona de I_1), los únicos representantes europeos de dicho periodo, es muy evidente. El fuerte abombamiento de la mitad inferior de la cara vestibular y la divergencia de los bordes mesial y distal de los incisivos inferiores de Rabat son rasgos difíciles de valorar por que carecemos de otra información sobre estos dientes en el Pleistoceno medio del norte de Africa. Dichos caracteres no se observan en otros fósiles contemporáneos y en neandertales.

Los caninos superiores e inferiores de las poblaciones del Pleistoceno medio y neandertales responden a un modelo caracterizado por la fuerte anchura VL de la corona, y por la cirtodontia y gran robustez tanto de la raíz como de la corona, compartiendo con los incisivos la tendencia a la expansión de la dentición anterior comentada anteriormente.

Además de las modificaciones morfológicas relacionadas con la expansión de los incisivos y caninos, las poblaciones mesopleistocenas norteafricanas, asiáticas y europeas comparten una serie de rasgos morfológicos en la dentición posterior: *tuberculum molare* del P_3 , asimetría del P_3 , hipocorno fuertemente desarrollado en M^1 , taurodontismo radicular y supraradicular y coalescencia de la raíces de los molares. Podemos ahora añadir rasgos métricos (ver Bermúdez de Castro, 1986) como la tendencia a la reducción del M_2 con respecto al M_1 y del M_3 con respecto al M_2 (considerando tanto el diámetro MD como el VL) y en consecuencia a la formación de series molares decrecientes, alta frecuencia de la relación $P_3 > P_4$, valores elevados de la relación VL C_1/M_1 con respecto a los primitivos *Homo* y a las poblaciones recientes, valores elevados para las relaciones VL P_3/M_1 y VL P_4/M_1 con respecto a las poblaciones recientes, pero bajos con respecto a los primitivos *Homo*. Los neandertales comparten todos estos rasgos con los tres grupos mesopleistocenos que, además, presentan valores muy elevados de la relación VL P^4/M^1 , cuyo promedio en conjunto es superior al de los neandertales y similar al de los primitivos *Homo*, así como valores altos de la relación VL I_2/M_1 , cuyo promedio es superior al de los primitivos *Homo*, pero inferior al de los neandertales. Con respecto al último índice, cabe señalar que fósiles de Choukoutien presentan los valores más bajos del rango de los homínidos del Pleistoceno medio.

No puede extrañar que los tres grupos del Pleistoceno medio, tan alejados geográficamente, presenten numerosos rasgos comunes en la dentición, porque al fin y al cabo explotaron un mismo

potencial genético. El grupo norteafricano y el grupo asiático, sin embargo, comparten diversos rasgos, todos ellos plesiomórficos, que los diferencian del grupo europeo y de los neandertales: presencia de *cingulum*, bifidez de las raíces de los premolares inferiores, fuerte molarización del P_4 y presencia constante de hipoconúlido en los molares inferiores. No disponemos de datos acerca del sistema de raíces de los premolares de Mauer y Arago XIII pero en Ibeas y Montmaurin las raíces son únicas, como en la mayor parte de los neandertales. Las excepciones en este último grupo serían, según de Lumley (1973), La Quina 7 (P_3), Petit-Puymoyen (P_3) y La Chapelle-aux-Saints (P_2 izquierdo), que presentan un sistema radicular bífido, mientras que Hortus V (P_4) muestra una tendencia a la bifurcación de la raíz. Kallay (1963) cita un P_3 de Krapina con raíz y canal radicular desdoblados. La ausencia de H1d en el M_2 de OH-22, por otra parte, es un dato muy digno de tener en cuenta.

Los fósiles de Ibeas confirman la tendencia a la modificación del modelo driopitecino de los molares inferiores en otros modelos derivados (+ y ×) durante el Pleistoceno medio en Europa. Esta tendencia es muy antigua, al menos en los MM_2 y MM_3 (Bermúdez de Castro, 1983), y se manifiesta también en los fósiles norteafricanos mesopleistocenos, no así en Choukoutien, donde todos los molares figurados por Weidenreich (1937) tienen modelo Y, aunque ciertos MM_2 y MM_3 muestren aproximaciones al modelo +. Por otro lado, los premolares y molares del citado yacimiento chino presentan de manera constante una gran complejidad de sus caras oclusales por pliegues y surcos secundarios. En las escasas piezas dentarias de los fósiles norteafricanos, cuyas caras oclusales están poco gastadas, también se observa este rasgo, que en fósiles europeos tanto mesopleistocenos como neandertales es frecuente pero con constante. Los premolares de Arago, Ibeas, Montmaurin y La Chaise no muestran complicaciones del esmalte, que sin embargo están presentes en ciertos ejemplares neandertales entre los que destacan por su complejidad La Croze del Dua y Placard (PP_4 aislados). En general se puede afirmar que en los fósiles europeos la expresión del rasgo es menor que en los fósiles chinos.

La similitud morfológica entre los dientes de los fósiles asiáticos y norteafricanos del Pleistoceno medio ha sido señalada por varios autores (Howell, 1960; Arambourg, 1963; Thoma y Vallouis, 1977). Howell (1960) observó también una clara disimilitud morfológica entre los dientes de aquellos y los de los fósiles europeos mesopleisto-

cenos. Este último autor, ante la evidencia manifestada por los restos fósiles de Europa, norte de Africa y este de Asia, sugiere que dos líneas de homínidos estaban bien diferenciadas en el Pleistoceno medio: una representada por los fósiles del norte de Africa y del este de Asia y otra por los fósiles europeos, grupo este último constituido entonces por Mauer, Montmaurin, Steinheim y Swanscombe. En este mismo sentido se expresan H. y M.A. de Lumley (1971). Del mismo modo que, a partir de la evidencia fósil conocida, diversos investigadores suponen una evolución local directa e ininterrumpida durante el Pleistoceno medio y la fase temprana del Pleistoceno superior en el norte de Africa (Vallois, 1969; Jaeger, 1975; Thoma y Vallois, 1977; Saban 1977; ferembach, 1979) y en el este de Asia (Weidenreich, 1949; Aigner, 1976; Woo, 1981), H. y M.A. de Lumley (1973, 1975) y Trinkaus (1986) reconocen una evolución local similar en Europa. Según este último autor, se observa una continuidad gradual en el continente europeo desde poblaciones representadas por fósiles como Arago, Bilzingsleben, Mauer, Petralona y Vértesszöllös, que recuerdan a sus contemporáneos de otros continentes en numerosos rasgos craneales y postcraneales, hasta poblaciones representadas por fósiles como Biache, La Chaise, Fontéchevaude y Swanscombe, en los que se observa un aumento de los rasgos derivados que presentan los neandertales. Esta continuidad de forma que implica cambio gradual, prosigue Trinkaus, se manifiesta también en el grupo de los denominados neandertales europeos "clásicos".

Los dientes de Ibeas muestran una evidente disimilitud morfológica con los dientes de los fósiles mesopleistocenos del norte de Africa y del este de Asia, a la vez que una clara semejanza con los dientes de sus contemporáneos europeos. Existe, sin embargo, una cierta variabilidad de los rasgos cualitativos y cuantitativos de los dientes de los fósiles europeos mesopleistocenos, y aun se observan rasgos característicos de los dientes de cada yacimiento, como sucede en el hipodigma de Ibeas. Esta variabilidad, que conocemos sólo en parte, debe entenderse como una propiedad intrínseca de la población europea del Pleistoceno medio, definida en un extenso periodo de tiempo y probablemente subdividida en poblaciones locales por los accidentes del territorio. No consideramos necesario recurrir a fenómenos de inmigración para explicar esta variabilidad, de acuerdo con la opinión de Jelinek (1985) y Trinkaus (1986), ni tampoco sería razonable esperar una homogeneidad en la dentición de la población europea durante todo el Pleistoceno medio.

Thoma y Vallois (1977) citan un trabajo de R. Bay de 1958, quien al parecer demostró que la dentadura de los neandertales podría ser derivada sin dificultad de la dentadura de los "sinantropinos". Thoma y Vallois, por su parte, califican al canino inferior del fósil de Rabat de "neandertaloide", y se hacen eco de la opinión de Piveteau (1964), quien observa una gran semejanza entre los segundos premolares inferiores de Rabat y los de ciertos neandertales: Hortus, La Quina 9, Regourdou, Puymoyen, Vergisson y Placard. Thoma y Vallois, en base a estas semejanzas y a consideraciones de índole geológica citan textualmente: "On peut donc penser que les Atlanthropiens ont apporté leurs gènes a la formation des Neandertaliens classiques". También Aguirre y Rosas (1985) citan que ciertos rasgos mandibulares de los neandertales podrían haberse heredado de inmigrantes asiáticos. Hemos notado a lo largo de las descripciones una serie de semejanzas entre los neandertales y los fósiles del Pleistoceno medio, que comparten rasgos plesiomórficos y apomórficos en relación con los primitivos *Homo*. No podemos aceptar la gran semejanza que Piveteau (1964) quiere ver entre los premolares inferiores de los citados ejemplares neandertales y los de Rabat, si exceptuamos al P₄ aislado de Placard. Los PP₄ de los neandertales presentan una morfología de la cara oclusal muy particular y generalmente muy similar (Genet-Varcin, 1962). En todo caso, dicha morfología está mucho más próximo a la de los PP₄ de los ejemplares mesopleistocenos de Europa (Arago, Ibeas y Mauer), que a la de los del norte de Africa y este de Asia. Por otro lado, el C de Rabat presenta una constelación de rasgos: vestigio de *cingulum*, fuerte T1, ausencia de forma en pala y cara vestibular fuertemente convexa, que no se observan en los CC de los neandertales. Por otra parte, el tamaño de los dientes de las poblaciones europeas del Riss es mayor que el de los dientes de las poblaciones del Wurm I-Wurm II de Europa y Oriente Próximo (Smith, 1977). En estas últimas poblaciones se observa una tendencia a la reducción estructural de la dentición posterior, en la que también están comprometidas las poblaciones europeas del Pleistoceno medio.

Resumiendo, tenemos a nuestra disposición un número aceptable de piezas dentarias procedente de yacimientos europeos del Pleistoceno medio, pero algunos dientes están pobremente representados y la información es aún insuficiente. La evidencia que proporcionan los dientes, sin embargo, no es contraria a la hipótesis de una estrecha relación filogenética entre la población europea del Pleistoceno medio y los neandertales,

como también parecen demostrar los restos craneales y mandibulares (H. y M.A. de Lumley, 1971, 1973, 1975; Aguirre y de Lumley, 1977; Howells, 1980; Jelinek, 1982, 1985; Hublin 1982; Trinkaus, 1986; Rosas, 1987 y otros). A partir de la nueva evidencia aportada por los dientes de los fósiles burgaleses, se refuerza la tesis de una evolución local en Europa durante el Pleistoceno medio y la fase temprana del Pleistoceno superior.

H. y M.A. de Lumley (1971, 1973, 1975) y otros autores en trabajos posteriores emplean los términos "anteneandertales" y "preneandertales", con un significado cronológico, para denominar a los fósiles humanos europeos del Pleistoceno medio. Piveteau (1982) comenta que la única tendencia evolutiva perfectamente definida que se distingue en Europa durante dicho periodo es una tendencia hacia los neandertales. Los anteneandertales, según este autor, son por consiguiente preneandertales. Bräuer (1984) emplea el término "anteneandertal" para agrupar a los fósiles europeos del Pleistoceno medio, y el término "preneandertales" (o primitivos neandertales) para agrupar a los fósiles europeos de las primeras fases del Pleistoceno superior, aportando así mayor confusión al problema de las nomenclaturas. No entendemos por qué hay que restarle personalidad a un grupo como es el de los pobladores europeos del Pleistoceno medio usando tales denominaciones, que aluden a un grupo humano posterior. Términos como "preneandertaloides" o "anteneandertaloides" del norte de Africa, por ejemplo, podrían también utilizarse siguiendo el mismo razonamiento, para denominar a los pobladores mesopleistocenos de esa región. Fósiles como los de Ibeas, Tautavel, Biache, Petralona o La Chaise presentan rasgos que ciertamente indican una clara tendencia hacia neandertales, pero también presentan muchos rasgos propios que nos permiten agruparlos bajo la denominación de pobladores europeos del Pleistoceno medio, usando en términos cronocorológico muy bien definido. La controvertida cuestión taxonómica *Homo erectus versus/Homo sapiens* que concierne a los diversos grupos humanos del Pleistoceno medio, discusión en la que el autor no ha querido entrar, puede consultarse en Aguirre y de Lumley (1977) y Aguirre y Rosas (1985).

Conclusiones

El yacimiento de SH ha proporcionado una muestra de dientes humanos fósiles numéricamente importante y en buen estado de conservación, que aporta nuevas posibilidades para la elab-

boración de modelos evolutivos del aparato dental, y una información muy valiosa para contrastar hipótesis filogenéticas sobre los homínidos del Pleistoceno medio.

Los dientes de Ibeas presentan una notable similitud morfológica con los de otros fósiles europeos del Pleistoceno medio, y en particular con los de Mauer. Este grupo europeo comparte diversos rasgos métricos y morfológicos de los dientes con los fósiles mesopleistocenos del norte de Africa y este de Asia, especialmente a nivel de los dientes anteriores. La expansión en tamaño de dichos dientes durante el Pleistoceno medio conlleva la formación de un modelo caracterizado por la cirtodontia de la corona y de la raíz, y por el fuerte desarrollo de las crestas marginales (incisivos superiores) y del tubérculo lingual.

La reducción en tamaño de la dentición posterior es común a todas las poblaciones del Pleistoceno medio. Dicha reducción es paralela a una serie de modificaciones morfológicas, como la tendencia a la reducción del talón y del talónido de los molares superiores e inferiores y del P₄, desaparición del *cingulum* y la disminución del abombamiento de las raíces y de las caras vestibular y lingual de la corona. Los fósiles europeos del Pleistoceno medio están fuertemente comprometidos en este modelo de reducción estructural, y no así tanto los norteafricanos y esteasiáticos del mismo periodo. Este hecho apoya la tesis de que una línea independiente de homínidos estaba establecida en Europa durante el Pleistoceno medio. Por otro lado, los dientes de Ibeas aportan nueva evidencia para reforzar la tesis de una estrecha relación filogenética entre la población europea del Pleistoceno medio y los neandertales y, por consiguiente, de una evolución local en Europa durante dicho periodo y la fase temprana del Pleistoceno superior.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su agradecimiento a los Drs. J.L. Heim y H. y M.A. de Lumley del "Musée de l'Homme" y del "Institut de Paleontologie Humaine" de París por haber permitido el estudio del material humano original de los siguientes yacimientos: Montmaurin, Lazaret I, Malauraud, Macassargues, La Ferrasie, Pech de l'Azé, La Quina 5, Hortus y Arago. E. Aguirre y A. Rosas han criticado el manuscrito y aportado sugerencias muy valiosas para la redacción definitiva del mismo. Las radiografías fueron realizadas por C. Fernández Piñero y las fotografías se deben a M. Bautista y A. Sanz del Servicio Fotográfico del Museo Nacional de Ciencias Naturales. La mecanografía del manuscrito ha sido realizado por M.T. Montero del M.N.C.N. La realización del trabajo ha recibido soporte económico de la CAICYT (Proyecto n.º 1849/82), y el autor ha disfrutado, durante dicha realización, de una beca postdoctoral del CSIC (1986-1987).

Referencias

- Aguirre, E., Basabe, J.M. y Torres, T. (1976). Los fósiles humanos de Atapuerca (Burgos): nota preliminar. *Zephyrus* 16-17: 489-511.
- Aguirre, E., y Lumley M.A. de (1977). Fossil men from Atapuerca, Spain: Their bearing on human evolution in the Middle Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 6: 681-688.
- Aguirre, E., de Lumley, M.A., Basabe, J.M. y Botella, H. (1980). Affinities between the mandibles from Atapuerca and l'Arago, and some East African fossil hominids. En: *Proceedings of the 8th Panafrican Congress of Prehistory and Quaternary Studies (Nairobi), September, 1977*, R.E. Leakey y B.A. Ogot, eds: 171-174.
- Aguirre, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Martínez I. y Rosas, A. (1986). Los fósiles humanos de Ibeas (Sierra de Atapuerca, Burgos). Inventario y determinación del número mínimo de individuos. *Estudios geol.*, 42: 511-519.
- Aguirre, E. y Rosas, A. (1985). Fossil man from Cueva Mayor, Ibeas, Spain: new findings and taxonomic discussion. En: *Hominid Evolution: Past, Present and Future*, Ph. V. Tobias ed, Alan R. Liss, Inc: 319-328.
- Aigner, J. (1976). Chinese pleistocene cultural and hominid remains: a consideration of their significance in reconstructing the pattern of human biocultural development. *UISPP 9, Congress Nice. Colloque 7*: 65-90.
- Arambourg, C. (1963). Le gisement de Ternifine. *Archs. Inst. Paléont. hum.*, Mem 32.
- Bermúdez de Castro, J.M. (1983). El modelo driopitecino de los molares inferiores en la evolución de los homínidos. *Estudios geol.*, 39: 237-243.
- Bermúdez de Castro, J.M. (1986). Dental remains from Atapuerca (Spain) I. Metrics. *Journal of Human Evolution* 15: 265-288.
- Billy, G. (1982). Les dents humaines de la grotte du Coupe-Gorge à Montmaurin. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 9: 211-225.
- Borgognini, S.M. (1983). A Neanderthal lower molar from Fondono Cattie (Maglie, Lecce). *J. Hum. Evol.*, 12: 383-401.
- Bouvier, J. y Mein, P. (19837). Une dent néanderthalien dans le gisement Pleistocène Supérieur de Jaurens a Nespouls (Corrèze, France). *Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, 21: 3-8.
- Bräuer, G. (1984). The Afro-European sapiens-hypothesis, and hominid evolution in Asia during the late Middle and Upper Pleistocene. En: *The early evolution of man, with special emphasis on Southeast Asia and Africa*. P. Andrews y J.L. Franzen eds. Frankfurt: 145:166.
- Dahlberg, A.A. (1950). The evolutionary significance of the protostylid. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 8: 15-25.
- Dahlberg, A.A. (1963). Analysis of the American Indian dentition. En: *Dental Anthropology*, D.R. Brothwell ed., Pergamon Press. Oxford: 149-177.
- Ennouchi, E. (1976). Un deuxième Archanthropien à la carrière Thomas III (Maroc). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 397: 273-296.
- Ferembach, D. (1979). L'émergence de genre *Homo* et de l'espèce *Homo sapiens*. Les Faits, les incertitudes. *Biométrie Humaine*, 14: 11-18.
- Flecher, J.P. (1975). *La denture des hommes du Paléolithique Supérieur et du Mésolithique français*. Thèse Doct. en Sc. Odont. Paris VII.
- Frisch, J.E. (1965). Trends in the evolution of the hominoid dentition. *Bibliotheca Primatologica*, 3:130 págs.
- Genet-Varcin, E. (1962). Evolution de la couronne de la second premolaire. *Annls. Paleont.*, 48: 59-82.
- Genet-Varcin, E. (1966). Etude de dents permanents provenant du gisement Mousterian de la Croze del Dua. *Annls. Paleont.*, 52: 89-114.
- Genet-Varcin, E. (1975). Etude de dents humaines isolées provenant des grottes de La Chaise de Vouthon (Charente). *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 13: 129-141 y 277-286.
- Genet-Varcin, E. (1976). Etude de dents humaines isolées provenant de La Chaise de Vouthon (Charente). *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 13: 243-259.
- Green, H.S. (1983). La grotte de Pontnewydd, Pays de Galles, Grande-Bretagne: un site du Paléolithique inférieur avec des restes humains probablement néandertaliens archaïques. *L'Anthropologie*, 87: 417-419.
- Hanihara, K. (1970) Mongoloid Dental Complex in the deciduous dentition with special reference to the dentition of the Ainu. *J. Anthropol. Soc. Nippon.*, 78: 3-17.
- Howell, F.C. (1960). European and Northwest African Middle Pleistocene hominids. *Curr. Anthropol.*, 1: 195-232.
- Howells, W.W. (1980). *Homo erectus* -who, when and where: a survey. *Yearbook of Phys. Anthropol.*, 23: 1-23.
- Hublin, J.J. (1982). Les anténéandertaliens: presapiens ou pré-néandertaliens. *Geobios*, 6: 345-357.
- Jaeger, J.J. (1975). The Mammalian faunas and Hominid fossils of the Middle Pleistocene of the Maghreb. En: *After the Australopithecines*. Mouton, Hague: 399-418.
- Jelinek, I. (1982). The position of anteneanderthals among the hominids. *L'Homo erectus et la place de l'homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles, 1. 1.^{er} Congrès International de Paléontologie Humaine.*, Niza: 937-948.
- Jelinek, J. (1985). *The European, Near East and North African finds after Australopithecus* and the principal consequences for the picture of human evolution. En: *Hominid Evolution: Past, Present and Future*, Ph. V. Tobias ed., Alan R. Liss Inc.: 341-354.
- Jørgensen, K.D. (1955). The *Dryopithecus* pattern in recent Danes and Dutchmen. *J. Dental Res.*, 34: 195-208.
- Kallay, J. (1963). A radiographic study of the neanderthal teeth from krapina, Croatia. En: *Dental Anthropology*, D.R. Brothwell ed., Pergamon Press. Oxford: 75-86.
- Kraus, B.S. (1959). Occurrence of the Carabelli trait in Southwest ethnic groups. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 17: 117-123.
- Leakey, R.E.F. y Wood, B.A. (1973). New evidence of the genus *Homo* from East Rudolf, Kenya II. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 39: 355-368.
- Leakey, R.E.F. y Wood, B.A. (1974). A hominid mandible from East Rudolf, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 41: 245-250.
- Leroi-Gourhan, A. (1958). Etude de restes humaines fossiles provenant des grottes d'Arcy-Sur-Cure. *Annls. Paleont.* 44: 87-148.
- Lumley, H. de y Lumley M.A. de (1971). Découverte de restes humains anténéandertaliens du début du Riss à la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272: 1739-1742.
- Lumley, H. de y Lumley, M.A. de (1973). Pre-Neanderthal human remains from Arago Cave in Southeastern France. *Yearbook of Phys. Anthropol.*, 17: 162:168.
- Lumley, H. de y Lumley, M.A. de (1975). Les hominiens quaternaires en Europe: mise au point des connaissances actuelles. *Colloque international du CNRS, 218 Problèmes actuels de Paléontologie. Evolution des Vertébrés*: 903-909.
- Lumley, M.A. de (1973). Anténéandertaliens et Néandertaliens du Bassin Méditerranéen occidental européen. *Etudes Quaternaires Mém.* 2: 626 págs.
- Martínez, I. y Arsuaga, J.L. (1985). Restos humanos neurocraneales del yacimiento de Atapuerca. *Actas IV. Congr. Esp. Antrop. Biol. (Barcelona)*: 513-522.
- Molnar, S. (1971). Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 34: 175-190.
- Morales, J., Soria, D., y Soto, E. (en prensa). Los carnívoros del Pleistoceno medio de Atapuerca. En: *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*, E. Aguirre, E. Carbonell y J.M. Bermúdez de Castro eds., Consejería de Educación y Cultura. Junta de Castilla y León.
- Patte, E. (1960). Découverte d'un néandertalien dans la Vienne. *L'Anthropologie*, 64: 512-517.
- Pérez, P.J. y Bermúdez de Castro, J.L. (1985). Estudio biométrico, morfológico y comparativo de fragmentos de tibia del Pleistoceno medio del yacimiento de Atapuerca (Burgos). *Actas IV Congr. Esp. Antrop. Biol. (Barcelona)*: 529-538.

- Piveteau, J. (1964). La grotte de Regourdou (II). *Ann. Paléont. (Vertébrados)*, 50: 155-194.
- Piveteau, J. (1982). La place de l'*Homo erectus* dans le phénomène de l'homínisation. *L'Homo erectus et la place de l'homme de Tautavel parmi les homínides fossiles I. 1.º Congrès International de Paléontologie Humaine.*, Niza: 5-18.
- Rightmire, G.P. (1980). Middle Pleistocene homínids from Olduvai Gorge, Northern Tanzania. *Am. J. Phys. Anthrop.* 53: 225-241.
- Rosas, A. (1985 a). *Estudio morfológico y comparativo de los fragmentos mandibulares AT-83 y AT-75 del yacimiento de Atapuerca y análisis de polaridad de algunos rasgos mandibulares.* Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense, Madrid.
- Rosas, A. (1985 b). Falanges humanas de la Sima de los Huesos (Cueva Mayor), Sierra de Atapuerca (Burgos). Estudio anatómico y comparativo. *Actas IV Congr. Esp. Antrop. Biol. (Barcelona)*: 557-566.
- Rosas, A. (1987). Two new mandibular fragments from Atapuerca (SH site). A re-assessment of the affinities of Ibeas men's mandibles. *Journal of Human Evolution* (en prensa).
- Saban, R. (1977). Place of the Rabat man (Kébitat, Morocco) into Hominids. *Current Anthropology*, 18: 518-524.
- Sausse, F. (1975). Mandíbule de la carrière Thomas I (Casablanca). *L'Anthropologie*, 79: 81-112.
- Sciulli, W.P. (1979). Size and morphology of the permanent dentition in prehistoric Ohio Valley Amerindians. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 50: 615-628.
- Smith, P. (1977). Selective pressures and dental evolution in homínids. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 47: 453-458.
- Smith, P. (1978). Evolutionary changes in the deciduous dentition of Near Eastern populations. *Journal of Human Evolution*, 7: 401-408.
- Tillier, Am. (1979). La dentition de l'enfant mousterian Chateaufeu 2 découvert à l'Abri de Hauteroche (Charente). *L'Anthropologie*, 83: 417-438.
- Tillier, Am. (1982) Les enfants néanderthaliens de Devil's Tower (Gibraltar). *Z. Morph. Anthrop.*, 73: 125-148.
- Thoma, A., Vallois, H.V. (1977). Les dents de l'homme de Rabat. *Bull. Mém. Soc. Anthrop. Paris*, 13: 31-58.
- Torres, T. (1978). Los osos fósiles de la Sierra de Atapuerca (Burgos, España). *Boletín Geológico y Minero* 89: 123-132.
- Trinkaus, E. (1986). The neandertals and modern human origins. *Ann. Rev. Anthropol.* 15: 193-218.
- Vallois, H.V. (1952). Les restes humaines du gisement Mousterian de Monsempron. *Annls. Paléont.*, 38: 100-120.
- Vallois, H.V. (1969). Les Hommes de Cro-Magnon et les Guanches: les faits acquis et les hypothèses. *Anuario de Estudios Atlánticos*, 15: 97-119.
- Vlcek, E. (1969). *Neandertaler der Ischechoslowakei.* Prague: Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften.
- Weidenreich, F. (1937). The dentition of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative odontography of the homínids. *Paleontologia Sinica*, New Series D, 1 (Whole Series, N.º 101): 1-180.
- Weidenreich, F. (1949). Interpretations of the fossil material. En: *Early Man in the Far East*. W.W. Howells ed. Wistar, Philadelphia; 149-157.
- Wolpoff, M.H. (1979). The Krapina dental remains. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 50: 67-114.
- Woo, J.K. (1981). Chinese palaeoanthropology. En: *Colloque international du CNRS: Les Processus de l'homínisation*. París: 78-80.

Recibido el 18 de Marzo de 1987
Aceptado el 9 de Julio de 1987