Camilo J. Cela Conde
Francisco J. Ayala

EVOLUCIÓN HUMANA

EL CAMINO HACIA NUESTRA ESPECIE

ALIANZA EDITORIAL

Evolución humana

Camilo José Cela Conde
Francisco J. Ayala

Evolución humana

El camino de nuestra especie

Alianza Editorial

Reservados todos los derechos. El contenido de esta obra está protegido por la Ley, que establece penas de prisión y/o multas, además de las correspondientes indemnizaciones por daños y perjuicios, para quienes reprodujeren, plagiaren, distribuyeren o comunicaren públicamente, en todo o en parte, una obra literaria, artística o científica, o su transformación, interpretación o ejecución artística fijada en cualquier tipo de soporte o comunicada a través de cualquier medio, sin la preceptiva autorización.

Edición electrónica, 2014
www.alianzaeditorial.es

© Camilo José Cela Conde y Francisco J. Ayala, 2013
© Alianza Editorial, S. A. Madrid, 2014
Juan Ignacio Luca de Tena, 15. 28027 Madrid
ISBN: 978-84-206-8934-0
Edición en versión digital 2014

Índice

Prólogo 17

1. Teoría de la evolución 19
   1. Primeras propuestas científicas sobre la evolución 21
   2. Charles Darwin 22
   3. La recepción de la obra de Darwin 26
   4. Mendel y la genética 27
   5. La síntesis entre la teoría de la selección natural y la herencia mendeliana 28
      5.1 La teoría sintética 29
      5.2 Evolución molecular y otros avances 31
   6. Los ácidos nucleicos 32
      6.1 Estructura y función de los ácidos nucleicos 33
      6.2 Mutaciones 37
      6.3 Mutaciones cromosómicas 40
      6.4 Equilibrio genético 43
         6.4.1 Mutación 44
         6.4.2 Migración 44
         6.4.3 Deriva genética 45
   7. La selección natural 46
      7.1 Aptitud biológica 47
      7.2 Selección sexual 49
      7.3 Altruismo y selección familiar 50

2. Taxonomía: la clasificación de los seres vivos 53
   1. Taxonomía linneana 53
   2. Homología y analogía 54

3. El concepto taxonómico de especie 55
4. Conceptos biológico y evolutivo de especie 57
5. Técnicas morfométricas avanzadas 59
6. La identificación molecular de especies 61
7. Cladística 62
7.1 La propuesta original de Hennig 62
7.2 El aislamiento reproductivo 63
7.3 El problema de los linajes filéticos y la solución de la cladística reformada 63
7.4 Sesgos en los cladogramas 67
7.5 Más allá de la especie 68
7.6 El concepto adaptativo de género 69
7.7 Convergencia y paralelismo 70

3. Herramientas de estudio 73
1. La clasificación de los humanos 73
2. Los métodos inmunológicos 74
3. Edad de los linajes de Hominoidea 76
4. El reloj molecular 77
5. Secuencia de separación de los hominoideos 78
6. La separación *Homo*/*Pan* 79
7. ¿Qué es un ser humano desde el punto de vista taxonómico? 81
8. Controversias de la comparación morfológica 83
9. ¿En favor de un taxón parafilético? 83
10. Una solución monofilética 84
11. La tribu Hominini 86
11.1 Géneros de Hominini 86
11.2 ¿Qué es un hominino? 88
11.3 Los dimorfismos sexuales 90
12. El estudio del registro fósil 94
12.1 Estratigrafía 94
12.2 Comparación faunística (biocronología) 95
12.3 Métodos radiométricos: isótopos radiactivos 95
12.4 Núclidos cosmogénicos 97
12.5 Huellas de fisión y espín electrónico 97
12.6 Paleomagnetismo 98
12.7 Estadios geológicos 98

4. La evolución de los primates 101
1. El trayecto hasta el Mioceno 101
1.1 Primates «arcaicos» 101
1.2 Primates del Eoceno 103
1.3 Primates del Oligoceno 105
1.4 Primates del Mioceno 105
2. Evolución de los simios en el Mioceno 106
2.1 Primeros simios 107
2.2 Radiación de los simios 108
2.3 Géneros del Mioceno 108
2.4 Desarrollo de los rasgos derivados de los simios 109
3. Modelos de la evolución de los simios en el Mioceno Medio 110

3.1 Las tendencias contrapuestas del Mioceno Medio: (I) Kenyapithecinae/Afropithecinae y (II) Dryopithecinae 114
3.2 Cladogramas del Mioceno Medio 121
4. Simios del Mioceno Superior 122
4.1 *Samburupithecus* 122
4.2 *Nakalipithecus* 123
4.3 *Chororapithecus* 124
4.4 ¿Un ancestro europeo? 124
4.5 Ancestros de los simios asiáticos 125
5. Síntesis evolutiva de los hominoideos en el Mioceno 128
5.1 El guion ecológico de la evolución de los hominoideos durante el Mioceno 129
5.2 Locomoción y dentición: las dificultades para un modelo integrador 130
5.3 *East Side Story:* la separación de los simios africanos y los homininos 134

5. Características del linaje humano 137
1. Apomorfias humanas 138
2. Grandes cerebros 139
3. Cerebro *versus* bipedestación 142
4. El «hombre-mono erguido» 142
5. Distintas formas de bipedia 145
6. Cambios relacionados con la bipedia 146
7. Morfología de la cadera humana 147
8. Morfología de las extremidades 148
9. Más allá de la morfología: las huellas fósiles 153
9.1 Las huellas de Laetoli 153
9.2 ¿Qué bipedia indican las huellas de Laetoli? 156
9.3 Las huellas del lago Turkana 159
10. Bipedia y adaptación 161
10.1 Rendimiento energético de la bipedia 162
10.2 Bipedia «parcial» *versus* «completa» 165
10.3 Marcha y carrera 167
10.4 El problema del parto 168
10.5 La pauta rotacional 170

6. Un escenario para los homininos más antiguos 173
1. Las dispersiones de población 173
2. Clima y biogeografía 176
3. La hipótesis de la adaptación a las sabanas abiertas 178
4. Yacimientos en el valle del Rift 181
4.1 Región de Hadar 182
4.2 Región de Middle Awash 184
4.3 Región de Omo 185
4.4 Región del lago Turkana 188
4.5 Región de Tugen Hills 193
4.6 Región de Olduvai/Laetoli 193
4.7 Región del lago Malawi 198
5. Yacimientos de Chad 198
6. Yacimientos en Sudáfrica 200
6.1 Estructura y datación de los yacimientos sudafricanos 200
7. El yacimiento de Dmanisi 211

7. Homininos del Mioceno 213
1. Los últimos antecesores comunes de simios y humanos 213
2. Ejemplares del Mioceno 215
2.1 Toros-Menalla 215
2.2 Tugen Hills 219
2.3 Middle Awash 221
3. El esqueleto de Aramis (Middle Awash) 226
4. Secuencia filogenética de aparición de los simios africanos y los humanos 227
5. Rasgos primitivos y derivados de la locomoción 230
5.1 A. Plesiomorfias indicativas de un eventual nudilleo 232
5.2 B. Plesiomorfias indicativas de la palmigradia arbórea y/o excluyentes de la trepa vertical, suspensión o braquiación 233
6. ¿Un único género en el Mioceno? 235

8. El género *Australopithecus* 239
1. Una aclaración necesaria 239
2. Ejemplares «gráciles» y «robustos» 241
3. Apomorfias de *Australopithecus* 242
4. *Australopithecus afarensis* 243
4.1 Ejemplares de Hadar 243
4.1.1 A.L. 288-1: morfología y clasificación 245
4.1.2 Ampliación temporal del rango de *A. afarensis* 248
4.1.3 ¿Cuántas especies de *A. afarensis* hay en la muestra de Hadar? 249
4.2 Ejemplares de *A. afarensis* de Laetoli 251
4.3 Ejemplares de Woranso-Mille 254
4.4 Ejemplares de *A. afarensis* de Dikika 254
4.5 Ejemplares de *A. afarensis* de Maka 256
4.6 Ejemplares de *A. afarensis* de West Turkana y South Turkwel 257
5. *Australopithecus anamensis* 258
5.1 Ejemplares de *A. anamensis* de Kanapoi y Allia Bay 258
5.2 Ejemplares de *A. anamensis* de Aramis y Asa Issie 260
5.3 Yacimiento de Woranso-Mille *¿A. anamensis?* 260
6. *Australopithecus (Kenyanthropus) platyops* 262
7. *Australopithecus garhi* 263
8. *Australopithecus africanus* 265
8.1 El ejemplar de *A. africanus* de Taung 265
8.2 Ejemplares de *A. africanus* de Sterkfontein 266
8.3 El ejemplar StW 573, *Little Foot* 269
9. *Australopithecus sediba* 271
10. *Australopithecus bahrelghazali* 274

9. El género *Paranthropus* 277
1. La cladogénesis de *Paranthropus* y *Homo* 277
2. Esmalte dental y dieta 279
3. Indicios de la cladogénesis del Plioceno 285
4. *Paranthropus robustus* 285
5. *Paranthropus boisei* 288

5.1 Olduvai entra en la Historia: el OH 5 288
5.2 Hipodigma de *Paranthropus boisei* 290
6. *Paranthropus aethiopicus* 294

10. El género *Homo* 301
1. El taxón más antiguo de nuestro género 301
2. *Homo habilis* 305
2.1 Apomorfias de *Homo habilis* 305
2.2 Ejemplares de *Homo habilis* de Olduvai 306
2.3 Ejemplares de *Homo habilis* de Turkana 308
2.3.1 El ejemplar KNM-ER 1470 308
2.3 2 El ejemplar KNM-ER 1813 309
2.4 Variación morfológica dentro de *Homo habilis* 312
2.5 Otros ejemplares asignados a *Homo* 312
2.6 ¿*Homo habilis* en Sudáfrica? 315
2.6.1 Los ejemplares StW 53 y SK 847 315
2.6.2 Los ejemplares Sts 19 y StW 151 317
3. *Homo gautengensis* 317
4. *Homo georgicus* 320
4.1 El corredor de Dmanisi 320
4.2 Un nuevo taxón para Dmanisi 323

11. Pautas evolutivas de los homininos en el Plioceno 329
1. Consistencia de las especies de homininos del Plioceno 330
1.1 El taxón *Homo rudolfensis* 331
1.2 Hipótesis acerca de la variabilidad de *Homo habilis* sensu lato 333
2. Monofilia de los géneros del Plioceno 339
2.1 Monofilia de *Australopithecus* 340
2.2 Monofilia de *Homo* 343
2.3 La locomoción de los primeros *Homo* 343
2.4 Un sentido taxonómico para los ejemplares de *Homo* del Plioceno 347
2.5 Monofilia de *Paranthropus* 348
3. Árboles filogenéticos de los homininos del Plioceno 351
3.1 Relaciones evolutivas entre *Ar. ramidus, A. anamensis* y *A. afarensis* 351
3.2 La diversidad de los homininos del Plioceno 354
3.3 El tránsito a *Homo* 356
3.4 El papel filogenético de los australopitecinos «gráciles» sudafricanos 359
3.5 Relaciones filogenéticas entre las especies de *Paranthropus* 362
3.6 La cuestión geográfica; dispersiones antiguas de los homininos dentro de África 363
3.7 Dispersión *Ardipithecus-Australopithecus* 364
3.8 Dispersión *Australopithecus-Paranthropus* 365
3.9 La evolución hacia al *Homo erectus* africano 365

12. Las tradiciones líticas 369
1. Usos preculturales de herramientas 369
2. Los autores de las tallas 372
3. Indicios tafonómicos de la cultura 374

4. La cultura olduvaiense (modo 1) 376
4.1 La función de las herramientas olduvaienses 378
4.2 Manifestaciones culturales más antiguas 380
5. La cultura achelense (modo 2) 383
5.1 ¿Qué es una herramienta achelense? 384
5.2 *Large Cutting Tools:* las grandes hachas 386
6. La transición del modo 1 al modo 2 388
7. Cultura y dispersión 391
8. La salida de África 392
8.1 Un modelo extendido para las dispersiones humanas 393
8.1.1 Características poblacionales 393
8.1.2 Barreras geográficas 394
8.1.3 Ciclos climáticos 395
8.2 La cultura de la primera salida de África 397
9. La dispersión cultural 400
9.1 India 400
9.2 Java 402
9.3 China continental 404
9.4 La «línea de Movius» 407
10. Más allá de las piedras: el uso del fuego 408
11. Dispersión cultural del fuego 412

13. Pleistoceno Inferior y Medio: la radiación de *Homo* 415
1. ¿Es *Homo erectus* una especie mal definida? 417
1.1 ¿Cuáles son las apomorfias que definen *Homo erectus?* 417
1.2 ¿Cómo puede ser entonces que se trate de una especie no válida? 418
2. Poblaciones tras la primera salida de África 418
3. Variables de la dispersión poblacional 420
4. Apomorfias de *Homo erectus* 421
4.1 Talla y masa corporal de *Homo erectus* 423
4.2 Las huellas de Koobi Fora 426

14. Ejemplares africanos y asiáticos de *Homo erectus* 429
1. *Homo erectus* africano 429
1.1 Olduvai 429
1.2 Koobi Fora 430
1.3 West Turkana 431
1.4 Otros ejemplares del Rift 432
1.5 *Homo ergaster* versus *Homo erectus* 435
1.6 Ejemplares de pequeña talla 438
1.7 Sudáfrica 440
2. *Homo erectus* de Java 441
2.1 La colonización de Java 442
2.2 Sangiran: una referencia para la colonización asiática 444
2.3 La variabilidad de *Homo erectus* en Java 447
3. *Homo erectus* de China 447
3.1 La colonización de China 448
3.2 Ejemplares de Zhoukoudian 452
3.3 Entorno y adaptación de *Homo erectus* en Asia 457

4. Un modelo para los homininos del Pleistoceno Inferior y Medio 457
4.1 La variabilidad de la muestra de *Homo erectus* 461
4.2 ¿De qué concepto de especie estamos hablando? 465
4.3 Hacia una sistemática razonable 467

15. La entrada de los homininos en Europa 471
1. «Cronología corta» *versus* ocupación antigua 471
1.1 Los ciclos glaciares 473
1.2 Obstáculos para la migración hacia Europa 480
1.2.1 La barrera sahariana 480
1.2.2 El cruce del Mediterráneo 484
2. Los primeros homininos europeos 486
2.1 Atapuerca 487
2.1.1 La sima del Elefante 488
2.1.2 La Gran Dolina 488
2.2 Yacimiento de Ceprano 495
2.3 Yacimiento de Sarstedt 497
3. Colonización y extinción: las evidencias climáticas 498
3.1 Episodios de ocupación 499
3.2 Colonización y extinción: las evidencias culturales 502
4. Relaciones filogenéticas de los primeros homininos europeos 506
4.1 Sarstedt 506
4.2 Ceprano 507
4.3 Atapuerca: el tránsito a los neandertales 508
4.4 El tránsito a *H. neanderthalensis* 510

16. La transición al Pleistoceno Superior 513
1. Hipótesis Multirregional e Hipótesis del Reemplazamiento 513
2. La mandíbula de Mauer 515
3. Los sapiens «arcaicos» 518
3.1 Steinheim 519
3.2 Swanscombe 521
3.3 Petralona 523
4. La permanencia en Europa 525
4.1 Bilzingsleben 525
4.2 Vértesszöllös 526
4.3 La Caune de l'Arago 527
4.4 La Sima de los Huesos 529
5. Estadios en la evolución europea 534
5.1 El modelo de acumulación 534
5.2 Evolución cultural en la transición europea 536
5.3 La evolución fuera de Europa 539

17. Neandertales 541
1. Los primeros neandertales 543
2. Neandertales «clásicos» *versus* «progresivos» 544
3. La morfología neandertal 549
4. El desarrollo ontogenético de los neandertales 551
5. El origen de las apomorfias neandertales 553

6. ¿Una adaptación a climas rigurosos? 554
7. La «cuestión neandertal» 558
7.1 El contacto oriental 559
7.2 ¿Una o dos especies en Oriente Próximo? 563
7.3 Las edades de las cuevas de Oriente Próximo 565
7.4 Humanos modernos en Oriente Próximo 568

18. La transición africana 569
1. La «Edad de Piedra Media» 569
2. Grados en la transición africana 571
2.1 Grado I 573
2.2 Grado II 576
2.3 Grado III 584
3. ¿Es necesaria una especie de transición entre *Homo erectus* y *Homo sapiens?* 584

19. La transición asiática 587
1. Java 588
1.1 Permanencia de *Homo erectus* 588
1.2 Proximidad morfológica *Homo erectus-Homo sapiens* en Java 590
1.3 Sentido evolutivo de los ejemplares avanzados de *Homo erectus* de Java 593
2. China 595
2.1 Permanencia de *Homo erectus* en China 595
2.1.1 Yunxian 595
2.1.2 Jinniushan 595
2.1.3 Dali 596
2.1.4 Hexian 596
2.1.5 Nanjing 597
2.1.6 Zhoukoudian V 598
2.2 Proximidad morfológica *Homo erectus-Homo sapiens* en China 598
2.3 Sentido evolutivo de los ejemplares avanzados de *Homo erectus* de China 600
3. El enigma de Flores 602
3.1 Yacimiento de Liang Bua 603
3.2 La morfología de LB1 606
3.3 Razones para el enanismo de LB1 606
3.4 El cerebro de LB1 607
3.5 Postcraneales de LB1 610
3.6 La consideración filogenética de *Homo floresiensis* 611
3.7 Las industrias de Flores 612
3.8 Los útiles avanzados de Liang Bua 617

20. La recuperación de material genético antiguo 621
1. DNA mitocondrial antiguo 621
2. DNA mitocondrial neandertal 623
3. Consecuencias evolutivas de la comparación del mtDNA de los ejemplares de Neander y Mezmaiskaya 624
4. La multiplicación de los estudios de mtDNA neandertal 628
5. La continuidad *Homo heidelbergensis-Homo neanderthalensis* 629
6. El contraejemplo del «Niño de Lapedo» 631
7. Okladnikov: ¿Llegaron a Siberia los neandertales? 633

8. El trasfondo del mtDNA: poblaciones y especies 634
9. La secuenciación de alto rendimiento 636
10. Resultados preliminares de la secuenciación de alto rendimiento 638
11. ¿Una nueva especie? El fósil de Denisova 639
12. El genoma nuclear 642
12.1 Recuperación de DNA nuclear neandertal 642
12.2 El genoma neandertal 645
12.3 Genes de selección positiva 646

21. Humanos modernos 649
1. Diferencias morfológicas entre *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* 651
2. El origen africano: la coalescencia del mtDNA actual 652
3. Árbol genealógico del mtDNA 653
4. Tamaño y edad de las poblaciones humanas ancestrales 656
5. El efecto fundador 662
6. La huella de los primeros humanos modernos 663
7. La dispersión de los humanos modernos 665
8. Huella actual de las hibridaciones 667
9. El registro fósil y arqueológico de los primeros humanos modernos 668
9.1 Klasies River: primeros *Homo sapiens* 669
9.2 El ejemplar de Hofmeyr 673
9.3 Otros ejemplares africanos antiguos de *Homo sapiens* 674
9.4 Hibridación africana 675
9.5 Llegada de los humanos modernos a Asia 677
10. Un modelo ajustado para el origen de los humanos modernos 680
10.1 La diversidad genética humana 681
10.2 Cambios fenotípicos adaptativos 684

Epílogo 687

Glosario 689

Bibliografía 703

Índice analítico y onomástico 773

Prólogo

Nuestro libro anterior, *Senderos de la evolución humana,* se publicó en esta misma editorial en el año 2001. Tras distintas reimpresiones que no alteraron el texto, la necesidad de actualizarlo se hizo patente. A lo largo de la década transcurrida habían sido muchos los fósiles humanos descubiertos y considerables los cambios en la interpretación del proceso filogenético de nuestro linaje. Pronto nos quedó claro que, más que un lavado de cara, era necesario acometer la tarea de hacer un libro del todo distinto.

El que el lector tiene en sus manos se aparta del anterior no sólo por la gran cantidad de nuevos materiales incluidos, sino por un cambio absoluto de planteamiento. *Senderos* seguía un discurso histórico que ajustaba el orden de narración al proceso en que fueron descubriéndose los principales fósiles humanos. Aquí hemos utilizado una aproximación sistemática, presentando primero las herramientas de estudio de la evolución humana y describiendo los diferentes ejemplares y taxa de acuerdo con su edad. Además, se ha intentado ofrecer claves más completas —y ambiciosas— de interpretación, cuadrando en la medida de lo posible los datos paleontológicos, arqueológicos, genéticos, geográficos, tafonómicos, ambientales y poblacionales, sin rehuir las discusiones acerca de algunos conceptos esenciales como pueden ser los de «género» y «especie».

Pese a ese cambio de enfoque, resulta inevitable que algunas partes del nuevo libro coincidan con las de *Senderos*. Al fin y al cabo se trata de entrar, en ambos casos, en la evolución del linaje humano. Habría sido enojoso y molesto para la lectura indicar de manera pormenorizada los materiales que proceden del libro anterior; aquellos que han sido aprovechados se encuentran, además, sometidos en buena medida a la renovación que impone la década larga transcurrida entre ambos textos.

Otra diferencia notable se refiere a que, en este libro, no se han incluido los aspectos relacionados con los rasgos derivados que, respecto de los humanos actuales, dan paso a la riqueza lingüística, moral y estética que nos separa de otros primates. Las muchas páginas que nos han sido necesarias para describir el proceso de evolución hasta *Homo*

sapiens obligan, como decimos en el epílogo final, a dejar esa parte para un volumen posterior.

El capítulo de agradecimientos debe comenzar reconociendo la paciencia que han tenido las editoras de Alianza, Valeria Ciompi y Cristina Castrillo, ante nuestros retrasos acumulados en la entrega del manuscrito. Por lo que hace al contenido del libro, son los numerosos autores que han llevado a cabo trabajos de campo, tareas experimentales y análisis teóricos los que tienen todo el mérito para poder llegar a las claves de la evolución humana. Con muchos de los que figuran citados hemos cambiado impresiones y comentarios a lo largo no ya del tiempo de redacción del texto, sino de innumerables encuentros, conferencias, seminarios y simposios. Los autores clásicos se añaden desde la distancia que impone los años pero no son menos cruciales de cara al resultado final.

A todos ellos, nuestra gratitud y admiración.

1. Teoría de la evolución

Desde que Charles Darwin sentase, hace ya más de siglo y medio, las bases de la teoría de la evolución biológica, ésta abarca tres materias diferentes. La primera es el *hecho* en sí de la evolución; es decir, la constatación de que las especies cambian a lo largo del tiempo y están emparentadas entre sí debido a que descienden de antepasados comunes. La segunda materia aborda la *historia* de la evolución; las relaciones de ancestro-descendiente y otras formas de parentesco que existen entre las especies; entre el orangután, el chimpancé y el ser humano, o entre los reptiles, las aves y los mamíferos, por poner sólo unos pocos ejemplos. La tercera materia se refiere a las *causas* de la evolución de los organismos, esto es, a los procesos que determinan las características morfológicas, fisiológicas y conductuales de los organismos en particular y a las relaciones que existen entre ellos.

La primera cuestión es la más básica de las tres porque, si las especies no evolucionasen a través del tiempo, la teoría de la evolución carecería de objeto alguno de estudio. Charles Darwin acumuló gran número y diversidad de evidencias para convencer a los científicos de su época de que los seres vivos son descendientes modificados de sus antepasados comunes. Los contemporáneos de Darwin y sus sucesores del siglo XIX descubrieron gradualmente evidencias adicionales contundentes que confirmaban la evolución de las especies. Más y más pruebas siguieron acumulándose en el siglo XX y siguen haciéndolo en el XXI, en especial a partir de los avances de la biología molecular. Se trata de evidencias adicionales que han ido brindando los descubrimientos biológicos, tan numerosos como importantes, aunque esas evidencias nuevas no fueron buscadas como prueba de la evolución porque las obtenidas antes eran ya concluyentes. Los biólogos están convencidos por completo desde hace un siglo de que el fenómeno de la evolución ha sido establecido con un grado de certeza comparable a otros conceptos científicos, como la redondez de la Tierra, la rotación de los planetas alrededor del Sol o la composición molecular de la materia. Este grado de certeza, mas allá de toda duda razonable, es el que invocan los biólogos cuando afirman que la evolución es un «hecho».

La universalidad del proceso de la evolución ha llevado, además, a concluir que se trata de un proceso subyacente a todos los fenómenos biológicos. Como escribió el gran evolucionista americano de origen ruso Theodosius Dobzhansky (1973): «En la biología nada tiene sentido si no se considera bajo el prisma de la evolución»*.

En este libro no nos ocuparemos de demostrar de forma explícita el hecho de la evolución, aunque emergerán de continuo evidencias que lo confirman. Nuestros objetivos son las otras dos cuestiones que mencionábamos: la historia de la evolución y sus causas, en tanto que se relacionen de forma específica con los seres humanos.

Los biólogos evolucionistas se interesan por la identificación y explicación de los acontecimientos más importantes de la historia evolutiva. Por ejemplo, cómo fue la sucesión de organismos a través del tiempo —comenzando por el origen de los más primitivos que, como ahora sabemos, se remonta a más de 3.500 millones de años—; o cuándo colonizaron los animales la Tierra a partir de sus antepasados marinos y qué tipo de animales eran aquellos primeros terrestres; o si los pájaros descienden de los dinosaurios o, por el contrario, de otro tipo de reptiles; o si el linaje cuya descendencia lleva al orangután se separó del propio de los humanos y los chimpancés antes de que estos dos linajes se separasen entre sí —que es lo mismo que preguntar si los chimpancés y los humanos están más relacionados entre sí de lo que cada uno de ellos lo está con los orangutanes. De algunas de estas cuestiones, como la última, hablaremos a lo largo de este libro; las otras escapan a su objetivo, que es, como indica el título, el de explorar el proceso de la evolución del linaje humano.

Pero el estudio de la evolución incluye, además, el intento de precisar los ritmos del cambio, la multiplicación y extinción de especies, la colonización de islas y continentes y muchas otras cuestiones relacionadas con el pasado. De manera general, la investigación de la historia evolutiva implica la necesidad de reconstruir desde el origen de la vida hasta el presente los dos procesos históricos que caracterizan los cambios filogenéticos: «anagénesis», o modificación evolutiva de un linaje a través del tiempo; y «cladogénesis», o diversificación de los linajes. Hablaremos de ellos, referidos a los humanos, a lo largo de estas páginas.

Pero como decíamos antes, los biólogos evolucionistas no sólo describen el hecho de la evolución; también investigan el cómo y el porqué de esa historia, es decir, cuáles son sus causas y de qué manera se ha llevado a cabo. Se trata de descubrir los mecanismos o procesos que producen y modulan la evolución de los organismos a través del tiempo. Charles Darwin descubrió la *selección natural,* el mecanismo que explica la adaptación de los organismos a su ambiente y la evolución de los órganos y funciones. La selección natural da cuenta de por qué los pájaros tienen alas y los peces agallas; por qué el ojo está diseñado para ver imágenes mientras que la mano lo está para agarrar objetos. Otros procesos evolutivos importantes son los genéticos: la herencia biológica, la mutación de genes y la organización del DNA (ácido desoxirribonucleico, el material que contiene la información genética). Cruciales son también los procesos ecológicos, las interacciones de organismos y especies con el medio ambiente —que incluye otros organismos. A un nivel más alto de la jerarquía biológica, los biólogos evolucionistas estudian las causas de las diferencias que existen entre las especies y las razones de la persistencia o extinción de éstas. Sin olvidar el papel importante que tiene el azar en la evolución, como en todo proceso histórico.

La filogénesis humana es la historia de la evolución de nuestro linaje y de los procesos y causas que tratan de explicarla. La investigación de la historia evolutiva de nuestro linaje y la investigación de sus causas están vinculadas entre sí. La reconstrucción de los

---

* La traducción al castellano de los textos originales es de Francisco J. Ayala y Camilo Cela Conde, salvo indicación en contra.

Caja 1.1 DNA

DNA es un acrónimo que corresponde al término anglosajón *DeoxyriboNucleic Acid*. En castellano, la expresión correcta es ácido desoxirribonucleico, que correspondería a las siglas ADN. Si hemos mantenido aquí las propias del inglés es con la intención de conservar en la mayor medida posible los términos técnicos tal y como se conocen de forma internacional. Es ese el criterio que seguiremos también en el caso de otros acrónimos.

sucesos en el tiempo nos abre la puerta al descubrimiento de los mecanismos responsables de tales acontecimientos y, a medida que desciframos las causas implicadas, podemos interpretar mejor los datos y llevar a cabo su reconstrucción histórica de una forma más adecuada.

1. Primeras propuestas científicas sobre la evolución

La cuestión de si los organismos vivos podrían surgir de forma espontánea a partir de la materia muerta fue planteada hace más de tres siglos por el italiano Francesco Redi (1626-1697), uno de los primeros científicos que llevó a cabo experimentos biológicos con controles apropiados. Redi colocó frascos con diversas clases de carne fresca; algunos sellados, otros cubiertos con gasa para que pudiera entrar el aire pero no las moscas, otros, por fin, destapados. La carne se pudrió en todos los recipientes pero sólo aparecieron gusanos en los frascos descubiertos, en los que las moscas habían entrado libremente. (Mayr, 1982, p. 100)

La causa de la putrefacción sería descubierta dos siglos más tarde por un contemporáneo de Darwin, más joven que él, el francés Louis Pasteur (1822-1895), que fue uno de los grandes científicos de todos los tiempos. Pasteur demostró que la fermentación y la putre-

Caja 1.2 Ideas primitivas

Todas las culturas humanas han ofrecido sus explicaciones particulares del origen del mundo y de las criaturas que viven en él, incluidos los seres humanos. El judaísmo y el cristianismo tradicionales explicaron el origen de los seres vivos y sus adaptaciones —alas, branquias, manos, flores— como resultado de la creación de un Dios omnisciente. Sin embargo, entre los primeros Padres de la Iglesia, san Gregorio de Nisa (335-394) y san Agustín (354-430) sostuvieron que no todas las especies de plantas y animales habían sido creadas por Dios tal y como las encontramos ahora; algunas de ellas habrían evolucionado en tiempos históricos a partir de organismos creados por la mano de Dios. Según san Gregorio de Nisa, el mundo cósmico se ha originado en dos etapas sucesivas. La primera, el paso creativo, fue instantánea; la segunda etapa, el paso formativo, fue gradual y se desarrolló a través del tiempo. Según san Agustín, muchas especies de plantas y animales no fueron creadas directamente por Dios, sino sólo de forma indirecta, en su potencialidad (en sus *rationes seminales*), de modo que serían el resultado de procesos naturales que tuvieron lugar con posterioridad en la historia del mundo. La motivación de san Gregorio y san Agustín no era científica sino teológica. Por ejemplo, a san Agustín le preocupaba el hecho de que habría sido imposible reunir representantes de todas las especies animales en una sola embarcación como el Arca de Noé; algunas especies debieron de aparecer después del Diluvio. La idea de que las especies pudiesen cambiar a través del tiempo por medio de procesos naturales no fue investigada como tema biológico por los teólogos cristianos de la Edad Media, pero muchos la consideraban, de modo incidental, como una posibilidad; entre ellos, san Alberto Magno (1200-1280) y su discípulo santo Tomás de Aquino (1224-1274). Santo Tomás concluyó, tras detallada discusión, que el desarrollo de criaturas vivas tales como gusanos y moscas, a partir de la materia inanimada como la carne en descomposición, no era incompatible con la fe o la filosofía cristianas. Pero dejó a otros (a los científicos, en el lenguaje actual) determinar si esto sucedía en realidad.

Caja 1.3 «Herencia de caracteres adquiridos»

La «herencia de caracteres adquiridos» es la teoría que con más frecuencia se asocia al nombre de Lamarck. Sin embargo, esta idea fue, en realidad, un constructo derivado de su teoría de la evolución. Según Lamarck, a medida que los animales se adaptan a sus entornos a través de sus hábitos se producen en sus cuerpos modificaciones debidas al «uso y desuso». El uso de un órgano o estructura lo refuerza; el desuso conduce a la debilitación. Las características adquiridas por uso y desuso serían heredadas, según Lamarck.

facción las causaban unos organismos diminutos que podían ser destruidos por medio del calor. La comida se descompone cuando se pone en contacto con los gérmenes presentes en el aire. Debemos a Pasteur el proceso de la pasteurización, la destrucción de los microorganismos por medio del calor en la leche, el vino y la cerveza, que pueden de ese modo conservarse si se mantienen fuera del contacto con los microorganismos del aire. Pasteur demostró también que el cólera y la rabia los causan los microorganismos, e inventó las vacunas, tratamientos con agentes infecciosos atenuados (o muertos) que estimulan el sistema inmune de los animales y los seres humanos protegiéndolos así contra la infección (Dubos, 1962; Farley, 1974).

La primera teoría general sobre la evolución fue propuesta por el naturalista francés Jean-Baptiste de Monet, caballero de Lamarck (1774-1829), en su *Philosophie zoologique* [Filosofía zoológica] (Lamarck, 1809).

La teoría de Lamarck sobre la evolución era más metafísica que científica. El autor de la *Philosophie zoologique* postulaba que la vida posee la propiedad innata de mejorar con el paso del tiempo, de modo que la progresión desde los organismos inferiores a los superiores ocurriría de forma continua y siguiendo siempre el mismo camino de transformación desde los organismos inferiores hacia seres cada vez más elevados y más complejos. Así, los organismos vivos presentan una progresión desde los primitivos, como los gusanos, hasta los más avanzados, que son los humanos. Lamarck afirmaba que la evolución de los organismos a través de eones de tiempo desde formas inferiores a superiores es un proceso todavía en curso que siempre culmina de la misma forma. Los gusanos y otras criaturas inferiores de hoy tendrán como descendientes organismos cada vez más y más avanzados hasta convertirse por fin en seres humanos.

Erasmus Darwin (1731-1802), médico y poeta, y abuelo de Charles Darwin, propuso en un lenguaje más poético que científico una teoría de la transmutación de las formas de vida a través de eones de tiempo: *Zoonomia, or the Laws of Organic Life* (E. Darwin, 1794). Más importante para Charles Darwin fue la influencia de su contemporáneo y amigo —mayor que él— el eminente geólogo sir Charles Lyell (1797-1875). En sus *Principles of Geology,* Lyell (1830-1833) sostuvo que las características físicas de la Tierra son el resultado de grandes procesos geológicos que actuaron a lo largo de inmensos períodos de tiempo, incomparablemente más extensos que los pocos miles de años transcurridos desde la Creación que se daban por ciertos en la época.

2. Charles Darwin

Hijo y nieto de médicos, Charles Darwin (1809-1882) se matriculó como estudiante de medicina en la Universidad de Edimburgo. Después de dos años abandonó Edimburgo y se trasladó a la Universidad de Cambridge para proseguir sus estudios que le llevarían a convertirse en clérigo. No fue un estudiante de gran altura pero se interesaba mucho por la historia natural. El 27 de diciembre de 1831, unos meses después de su graduación en la Universidad de Cambridge, Darwin zarpó como naturalista a bordo de la nave *HMS Beagle* en

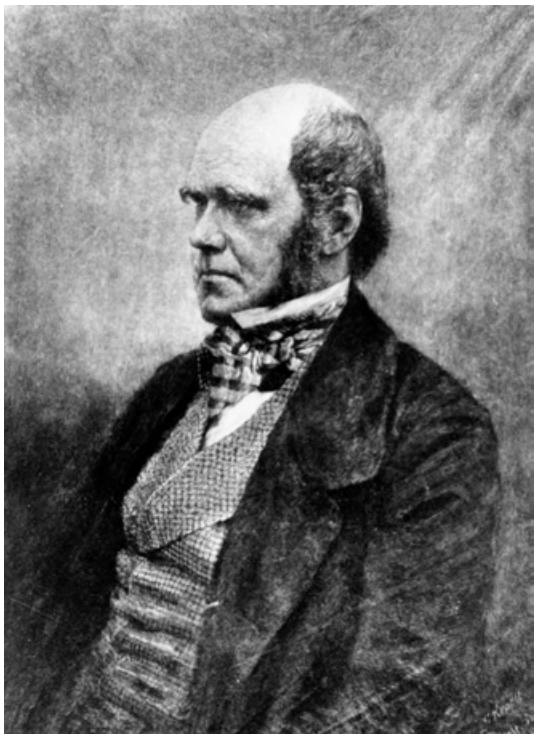


Figura 1.1 Charles Darwin (1809-1882) hacia 1854. Ilustración cortesía del profesor G. Evelyn Hutchison.

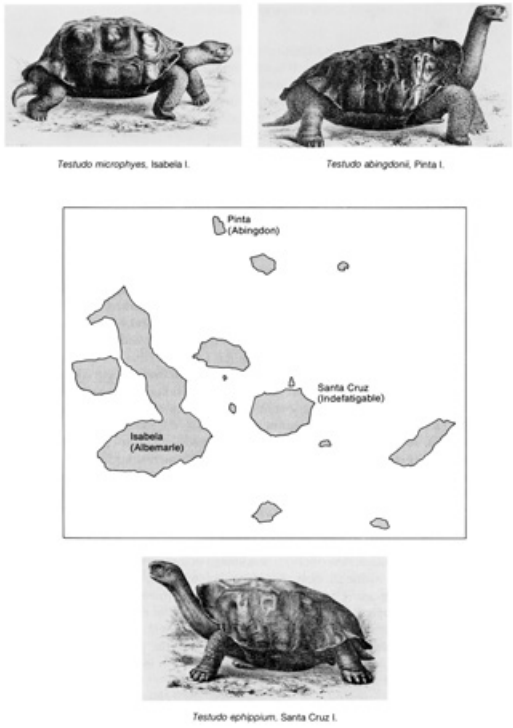


Figura 1.2 Las islas Galápagos, con dibujos de tres tortugas halladas en islas diferentes. Dibujo propiedad de Francisco J. Ayala.

un viaje alrededor del mundo que duró hasta octubre de 1836. A lo largo del viaje, Darwin desembarcó con frecuencia realizando largos trayectos por el interior de los países visitados con el objeto de recoger especímenes de plantas y animales. El descubrimiento en Argentina de huesos fósiles pertenecientes a grandes mamíferos extinguidos y la observación de numerosas especies de pájaros pinzones en las islas Galápagos figuran entre los acontecimientos que más estimularon el interés de Darwin por el origen de las especies.

Las observaciones que tuvieron más influencia sobre el pensamiento de Darwin puede que fuesen las de las islas Galápagos. Las islas, situadas en el ecuador a 900 kilómetros de la costa oeste de Sudamérica, habían sido llamadas Galápagos por los descubridores españoles debido a la abundancia de tortugas gigantes, distintas en las diversas islas y diferentes todas ellas de las conocidas en cualquier otro lugar del mundo. Los galápagos se movían perezosamente con un ruido metálico, alimentándose de la vegetación y buscando las escasas charcas de agua fresca existentes. Habrían sido vulnerables a los depredadores pero éstos no existen en el archipiélago. En las islas Galápagos Darwin encontró grandes lagartos, bastante diferentes de los hallados en el continente sudamericano, que, a diferencia de otros, se alimentaban de algas y sinsontes. Es harto sabido que Darwin encontró varias clases de pinzones, pájaros con características que variaban de una isla a otra, notables por sus picos distintivos, que estaban adaptados a hábitos alimentarios dispares: cascar nueces, hurgar en busca de insectos, atrapar gusanos...

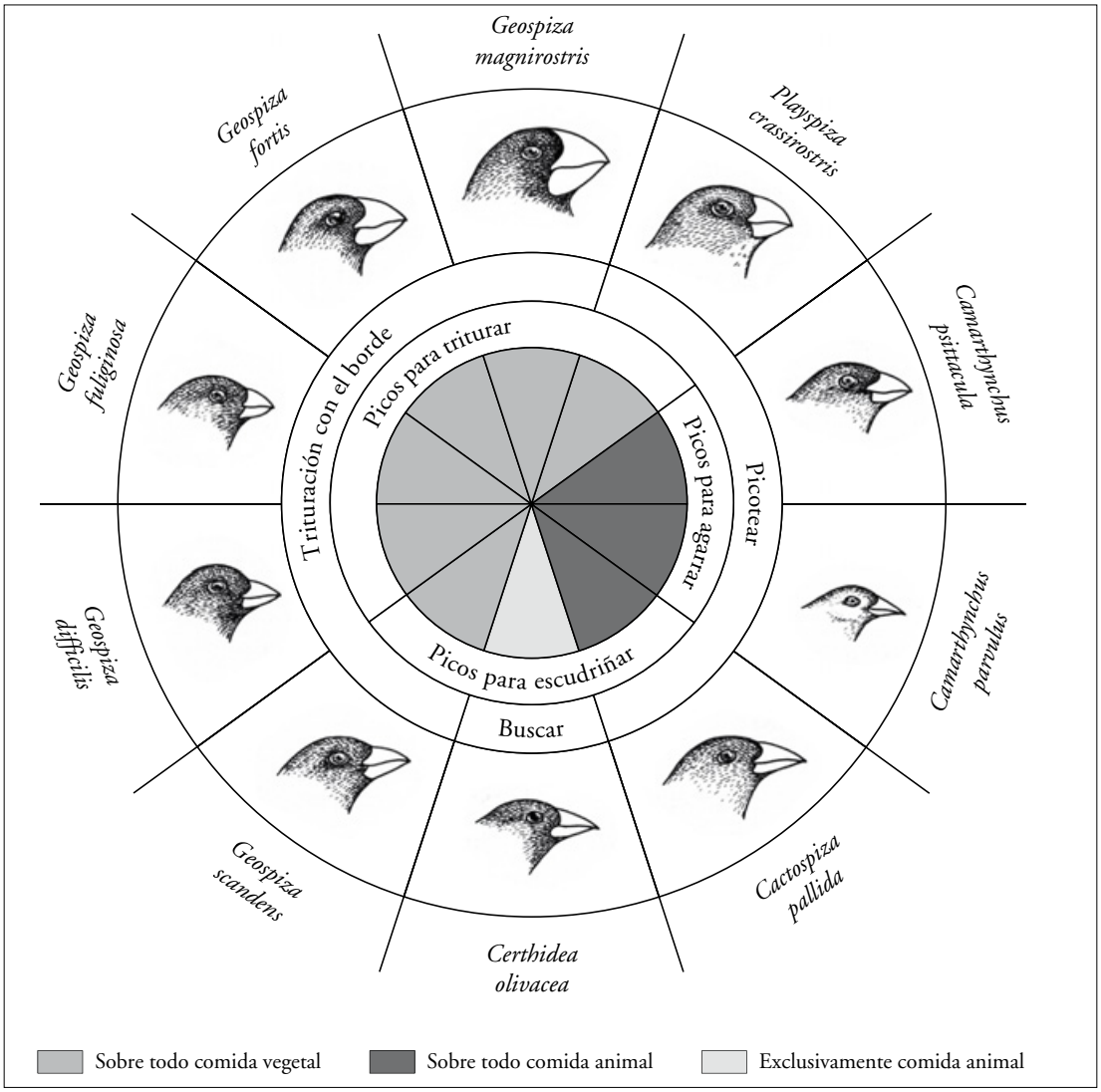


Figura 1.3 Los pinzones de Darwin. Diez especies procedentes de las islas Galápagos. Especies diferentes son capaces de nutrirse de alimentos diversos por medio de la evolución de picos diferentes adaptados a los distintos alimentos (dibujo propiedad de Francisco J. Ayala).

En *The Origin of Species* (Darwin, 1859), el autor acumuló pruebas que demostraban la evolución de los organismos. Pero lo más importante es que en ese libro Darwin propone una teoría, la selección natural, para explicar el diseño de los organismos, su complejidad, diversidad y adaptaciones sorprendentes como resultado siempre de procesos naturales. La evidencia de la evolución viene a cuento en *El origen de las especies* no tanto por su interés mismo, sino porque es una consecuencia de la selección natural: la responsable del diseño de los organismos. La introducción y los capítulos I a VIII y XIV de *El origen* están dedicados a explicar cómo la selección natural, o la «lucha por la vida», da

lugar a organismos adaptados para sobrevivir y procrear gracias a que tienen órganos y miembros funcionales. Así es como procede la selección natural: los individuos que tienen variaciones beneficiosas, es decir, características que mejoran su probabilidad de supervivencia y reproducción, dejan más descendientes que los individuos de la misma especie que tienen rasgos menos adecuados. En consecuencia, las variaciones beneficiosas incrementarán su frecuencia con el paso de las generaciones; las menos beneficiosas y, por supuesto, las perjudiciales serán eliminadas de la especie. Con el paso del tiempo, todos los individuos de la especie poseerán las características beneficiosas; más tarde, otros nuevos rasgos aparecerán y continuarán acumulándose durante eones de tiempo.

Darwin arguye que, si su explicación de la organización adaptativa de los seres vivos es correcta, la evolución se sigue por necesidad como consecuencia de que los organismos se adaptan a diversos entornos en distintos lugares, de las condiciones siempre cambiantes del entorno a lo largo del tiempo y de que las variaciones hereditarias están disponibles en un momento determinado, mejorando las oportunidades de los organismos para sobrevivir y reproducirse. Las evidencias evolutivas son parte fundamental de la explicación que Darwin da de las adaptaciones de los organismos porque indican que la evolución biológica tiene lugar de forma real, cosa que Darwin trata de demostrar en los capítulos IX-XIII. Pero vuelve al tema de la selección natural en el capítulo XIV, que concluye con un elocuente párrafo final en el que queda retratada la grandeza de su perspectiva:

> Es interesante contemplar una enmarañada ribera, cubierta de muchas plantas de numerosas clases, con pájaros que cantan en los arbustos, con diversos insectos que revolotean, y con gusanos que se arrastran por la tierra húmeda, y reflexionar que estas formas cuidadosamente construidas, tan diferentes unas de otras, y que son interdependientes de una manera tan compleja, han sido producidas por leyes que actúan alrededor de nosotros. [...] Así, la realidad más elevada que somos capaces de concebir, es decir, la producción de los animales superiores, es una consecuencia directa de la guerra de la naturaleza, del hambre y la muerte. Hay grandeza en esta visión de que la vida, con sus diversos poderes, ha sido originalmente alentada en unas pocas formas o en una sola; y que, mientras este planeta ha ido girando de acuerdo a la constante ley de la gravedad, a partir de un comienzo tan simple se han desarrollado y se están desarrollando un sinfín de formas, las más bellas y más maravillosas.
>
> Darwin, 1859 [2009]

La evolución de los organismos no suponía en realidad una idea nueva; era un hecho comúnmente aceptado por los naturalistas en las décadas centrales del siglo XIX. La distribución de especies exóticas por Sudamérica, en las islas Galápagos y en otras partes, y el descubrimiento de restos de animales extinguidos hace mucho tiempo confirmaron para Darwin la realidad evolutiva. El desafío intelectual consistía en descubrir la explicación que daría cuenta del origen de las especies: cómo los nuevos organismos habían llegado a adaptarse a su medio ambiente. Al comienzo de sus diarios Darwin (1836-1844) registra su descubrimiento de la selección natural y se refiere repetidamente a tal hallazgo como «mi teoría». A partir de entonces, y hasta su muerte en 1882, su vida estaría dedicada a desarrollar la teoría de la selección natural y sus postulados, en particular la difusión de la variación hereditaria y la enorme fertilidad de los organismos —que sobrepasan con mucho la capacidad de los recursos disponibles. De forma incesante, Darwin prosiguió sus observaciones y realizó experimentos para poner a prueba la teoría y resolver las posibles objeciones.

Además del *Origin of Species* (1859), Darwin publicó muchos otros libros, en especial *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (Darwin, 1871), que extendió la teoría de la selección natural a la evolución humana.

El descubrimiento independiente de la selección natural por parte de Wallace (véase caja 1.4) es notable. Pero el interés principal y la motivación de Wallace no eran tanto la explicación del diseño como la de la evolución de

Caja 1.4 Selección natural

A Alfred Russel Wallace (1823-1913) se le atribuye el descubrimiento, al margen de Darwin, de la selección natural como proceso que explica la evolución de las especies. El 18 de junio de 1858, Darwin comunicó en una carta a Charles Lyell que había recibido por correo un breve ensayo de Wallace tal que «Si Wallace tuviera la copia de mi esquema hecha en 1842 no podría haberlo resumido mejor» (Darwin, 1984, p. 369). En 1858 Wallace había concebido la idea de la selección natural como explicación del cambio evolutivo y quería conocer la opinión de Darwin sobre esta hipótesis, pues sabía, como muchos otros, que Darwin había estado trabajando en el tema durante años. El 1 de julio de 1858, tres breves artículos fueron leídos en una reunión especial de la Linnean Society de Londres: los dos primeros eran resúmenes de ideas que Darwin había comunicado por escrito a otros científicos y, finalmente, el artículo de la carta que Wallace había enviado a Darwin. Ni Darwin ni Wallace estuvieron presentes en esa ocasión (Darwin y Wallace, 1958).

las especies. El título de su manuscrito: *Sobre la tendencia de las variedades para alejarse indefinidamente del modelo original* (Darwin y Wallace, 1958), así lo indica. Wallace pensaba que la evolución procede de forma indefinida y es progresiva; Darwin, en cambio, no aceptaba que la evolución representase necesariamente un progreso o avance. Tampoco creía que provocara siempre un cambio morfológico con el paso del tiempo; sabía de la existencia de «fósiles vivos», organismos que habían permanecido inalterados durante millones de años. Por ejemplo, «algunos de los animales más antiguos, como los *Nautilus, Lingula,* etc., no difieren mucho de las especies vivientes» (Darwin, 1859 [2009], p. 364). Wallace se convirtió a la postre en un gran proponente de la selección natural como explicación de la adaptación de los organismos, exceptuando el caso de la evolución humana que, según Wallace, requiere intervención sobrenatural. Hay otro aspecto en el que el pensamiento de los dos diverge: Wallace tampoco aceptó las ideas de Darwin sobre la selección sexual.

3. La recepción de la obra de Darwin

La publicación de *El origen de las especies* produjo una considerable agitación pública. Científicos, políticos, clérigos y notables —intelectuales o no— de todas clases leyeron y debatieron el libro, defendiendo las ideas de Darwin o mofándose de ellas. El actor más visible en las controversias inmediatas tras la publicación de la obra que introdujo la selección natural fue el biólogo británico Thomas

Caja 1.5 Herbert Spencer

Un inglés contemporáneo de Darwin, aunque más joven que él, Herbert Spencer, tuvo considerable influencia durante la última parte del siglo XIX y comienzos del XX. Filósofo más que biólogo, se convirtió en un enérgico partidario de las ideas evolutivas llegando a popularizar varias expresiones, como la de la «supervivencia de los más aptos» (incorporada por Darwin en posteriores ediciones de *El origen*). Spencer se embarcó en especulaciones sociales y metafísicas y sus ideas perjudicaron de forma considerable la comprensión adecuada y la aceptación de la teoría de la evolución por medio de la selección natural. Darwin escribió sobre las especulaciones de Spencer: «La forma deductiva en que trata de todos los temas es totalmente opuesta a mi manera de pensar... Sus generalizaciones fundamentales... son de tal naturaleza que no me parece tengan ninguna utilidad estrictamente científica» (Darwin, 1984, p. 112). La idea más perniciosa de Spencer fue la cruda extrapolación del concepto de «lucha por la existencia» a la vida económica y social, dando origen a lo que se conoce como darwinismo social (Richards, 1987).

Huxley, conocido como el «bulldog de Darwin», quien defendió la teoría de la evolución con elocuentes y a veces mordaces palabras tanto en actos públicos como en numerosos escritos.

La teoría de la evolución de Darwin fue enérgicamente debatida a partir de la última parte del siglo XIX. En las primeras tres décadas del siglo XX, la controversia se centró en la importancia de las mutaciones genéticas relacionadas con la selección natural. A mediados del siglo XX, los avances teóricos y la acumulación de pruebas experimentales posibilitaron la formulación de la teoría moderna de la evolución, la aceptada de forma general por los biólogos. El conocimiento de los procesos evolutivos ha seguido avanzando, y a un ritmo acelerado, hasta el presente, impulsado con frecuencia por los descubrimientos de otras disciplinas como la biología molecular.

4. Mendel y la genética

La dificultad más seria con que se enfrentaba el darwinismo en el siglo XIX era la carencia de una teoría sobre la herencia que pudiera explicar el carácter persistente, generación tras generación, de las variaciones sobre las que actúa la selección natural. Una de las teorías de la herencia aceptadas en aquellos tiempos proponía que las características de los progenitores se mezclan en los hijos como lo hacen una pintura azul y una blanca dando un color intermedio. Como Darwin llegó a reconocer, si la herencia es «mezclada», no es fácil explicar el efecto de la selección natural al multiplicar las variaciones favorables. De existir una variante ventajosa en un individuo dado, la ventaja se reduciría a la mitad en sus hijos, al mezclarse con la variante menos ventajosa presente en el otro progenitor. Las variantes favorables se diluirían rápidamente de generación en generación.

El eslabón perdido que faltaba para completar la cadena del argumento darwiniano no vendría hasta más tarde: la genética mendeliana. Durante la década de 1860, cuando el impacto de la teoría de Darwin comenzaba a notarse en varios países, el monje agustino Gregor Mendel llevaba a cabo experimentos con guisantes en el jardín de su monasterio en Brünn, Austria-Hungría (hoy Brno, Chequia). El artículo de Mendel (1866), un ejemplo magistral de método científico publicado en los *Proceedings* de la Sociedad de Historia Natural de Brünn, formuló los principios fundamentales de la teoría de la herencia; una teoría que aún hoy está vigente en sus postulados fundamentales. La teoría de Mendel explica la herencia biológica a través de la existencia de pares de factores (hoy, «genes»), heredados cada uno de un progenitor, que no se mezclan, sino que se separan («segregan») el uno del otro de generación en generación en el momento de la formación de las células sexuales o gametos.

Los descubrimientos de Mendel —publicados en alemán— permanecieron desconocidos para Darwin y, de hecho, no llegaron a ser de dominio público en los ámbitos científicos relacionados con la teoría de la evolución hasta 1900, cuando fueron redescubiertos de forma simultánea por varios científicos europeos. Mientras tanto, el darwinismo se enfrentó durante la última parte del siglo XIX con una teoría alternativa conocida como neolamarckismo, que compartía con la de Lamarck la importancia del uso y el desuso en el desarrollo y en la atrofia de los órganos. Pero los neolamarckistas añadían la

Caja 1.6 Variabilidad

La pérdida de la variabilidad imprescindible para que la selección natural actúe, si la herencia es mixta, es el punto central de la crítica que hizo Fleeming Jenkin, discípulo de lord Kelvin, a *El origen de las especies* (Jenkin, 1867).

Figura 1.4 De izquierda a derecha, Ledyard Stebbins, George Gaylord Simpson y Theodosius Dobzhansdy, tres de los principales autores de la teoría moderna de la evolución, en 1970, en una conferencia en la Universidad de California, Davis, organizada por Francisco J. Ayala. Ilustración cortesía de Francisco J. Ayala.

noción de que el medio ambiente actúa directamente en las estructuras orgánicas, cosa que explica su adaptación al entorno y al modo de vida del organismo. Los partidarios del neolamarckismo descartaban que la selección natural pudiera explicar la adaptación de los organismos al medio ambiente.

Entre los defensores de la selección natural durante la segunda mitad del siglo XIX destaca el biólogo alemán August Weismann (1834-1914), quien durante la década de 1880 publicó su teoría del germoplasma. Weismann (1889) distinguió dos componentes en cada organismo: el *soma,* que comprende las principales partes del cuerpo y sus órganos, y el *germoplasma,* que contiene las células que dan origen a los gametos y, por tanto, a la descendencia. Poco después de comenzar el desarrollo del embrión a partir del huevo, el germoplasma se separa del soma; esto es, de las células que dan origen al resto del cuerpo. Esta noción de una separación radical entre el germen y el soma llevó a Weismann a afirmar que la herencia de caracteres adquiridos es imposible, y abrió el camino para la selección natural como el único proceso que puede dar cuenta de las adaptaciones biológicas. Las ideas de Weismann, compatibles por completo —aun sin saberlo— con la genética mendeliana, fueron conocidas a partir de 1896 como *neodarwinismo*.

5. La síntesis entre la teoría de la selección natural y la herencia mendeliana

El redescubrimiento en 1900 de la teoría mendeliana de la herencia (casi al mismo tiempo por el holandés Hugo de Vries y el alemán Carl Correns) llevó a poner énfasis en el papel de la herencia en la evolución. Sin embargo, Hugo de Vries propuso una nueva teoría de la evolución, conocida como *mutacionismo,* que, en esencia, elimina la selección natural como proceso principal en la evolución (De Vries, 1906; Mayr, 1982).

A principios del siglo XX se creía frecuentemente que las variaciones cuantitativas observadas entre individuos no obedecían a las leyes mendelianas de la herencia. Los

Caja 1.7 Variaciones en los organismos

De acuerdo con De Vries (y también con otros genéticos de principios del siglo XX, como el británico William Bateson) hay dos tipos de variaciones en los organismos. La primera es la variación ordinaria observada entre los individuos de una especie; por ejemplo, la variación en el color de los ojos o de las flores, o la variación en el tamaño o el peso. Este tipo de variaciones no tiene consecuencias últimas en la evolución porque, según De Vries, «no puede llevar a traspasar los límites de la especie, incluso bajo las condiciones de la más fuerte y continua selección» (Mayr, 1982, p. 546). El otro tipo de variaciones alude a las que surgen por *mutación genética;* esto es, alteraciones espontáneas de los genes que ocasionan grandes modificaciones de los organismos y que pueden dar origen a nuevas especies: «Una nueva especie se origina de repente, es producida a partir de una especie preexistente sin ninguna preparación visible y sin transición» (Mayr, 1982, p. 546). El mutacionismo propuesto por De Vries para explicar el origen de las especies fue rechazado por muchos naturalistas contemporáneos y también por los llamados *biometristas,* encabezados por el matemático británico Karl Pearson. Según los biometristas, la selección natural es la causa principal de evolución, a través de los efectos acumulativos de variaciones pequeñas y continuas, tales como las que se observan entre individuos normales, con respecto al tamaño, la fecundidad, la longevidad, la adaptación a diversas condiciones ambientales y rasgos por el estilo. Estas variaciones se denominan *métricas* o *cuantitativas,* porque se pueden medir, y no son *cualitativas,* como las que distinguen, por ejemplo, las diversas razas de perros, gatos o ganado. Mutacionistas y biometristas se enzarzaron, durante las dos primeras décadas del siglo XX, en una agria polémica centrada en la cuestión de si las especies aparecen de forma repentina por mutaciones *(cualitativas),* o de manera gradual por acumulación de variaciones pequeñas *(cuantitativas)*. Subyacente a esta controversia estaba el papel de la selección natural y el de la herencia mendeliana (Mayr, 1982, p. 550).

mutacionistas argüían que la herencia de variaciones cuantitativas (por ejemplo, el peso o la estatura) era necesariamente «mezclada» y que por ello ni tales mutaciones ni la selección natural que actúa sobre ellas podrían tener un papel importante en la evolución debido al efecto, que ya hemos indicado, de dilución de las variaciones ventajosas de una generación a otra. Los biometristas argüían, por el contrario, que el tipo de mutaciones observadas por De Vries y otros y, en general, las variaciones cualitativas que obedecen a las leyes mendelianas, son anormalidades (llamadas en inglés *sports* y muy apreciadas para producir variedades llamativas en perros, palomas y otros animales domésticos), que no contribuyen a mejorar la adaptación al ambiente sino que son eliminadas por selección natural y, por tanto, carecen de importancia en el origen de las especies. Por el contrario, sostenían que la evolución depende sobre todo de la selección natural actuando en las variaciones métricas ampliamente presentes en los organismos de todo tipo (Dunn, 1965; Mayr, 1982).

5.1 La teoría sintética

La resolución de la controversia entre mutacionistas y biometristas tuvo lugar a partir de las décadas de 1920 y 1930. El primer paso fue el de descubrir que la herencia de las variaciones cuantitativas obedece a las leyes mendelianas, de manera que un carácter cuantitativo —tal como el tamaño de un ratón o el número de frutas en un árbol— está determinado por varios genes, cada uno de ellos con un efecto muy pequeño. Varios genéticos teóricos pasaron entonces a demostrar matemáticamente que la selección natural, al actuar de forma acumulativa sobre pequeñas variaciones, puede producir cambios evolutivos importantes en la forma y función de los organismos. Miembros distinguidos de este grupo de genéticos teóricos fueron Ronald A. Fisher (1930) y J. B. S. Haldane (1932), en el Reino Unido, y Sewall Wright (1930, 1931), en Estados Unidos. Sus trabajos contribuyeron al rechazo del mutacionismo y, lo que es más importante, brindaron una estructura teórica para la integración de la genética con la teoría de Darwin sobre la selección natural.

Caja 1.8 La difusión de la teoría sintética

Estos descubrimientos teóricos tuvieron inicialmente un impacto limitado entre los biólogos contemporáneos porque habían sido formulados mediante ecuaciones y en un lenguaje matemático que la mayoría de los evolucionistas no entendían. También lastró la difusión y aceptación de estos descubrimientos teóricos el que tuviesen poca corroboración empírica, y, por ultimo, el que los problemas resueltos habían dejado de lado muchas otras materias de gran interés, como la naturaleza del proceso de la especiación.

Un avance muy importante tuvo lugar en 1937 cuando el naturalista y genético estadounidense, Theodosius Dobzhansky publicó *Genetics and the Origin of Species*. El libro de Dobzhansky dio cuenta de una manera comprensible y detallada del proceso evolutivo en términos genéticos, apoyando los argumentos teóricos con evidencias empíricas. *La genética y el origen de las especies* puede ser considerado el libro más importante en la formulación de lo que se conoce como la *teoría sintética* o la *teoría moderna* de la evolución, la síntesis que integra de manera efectiva la selección natural darwiniana y la genética mendeliana.

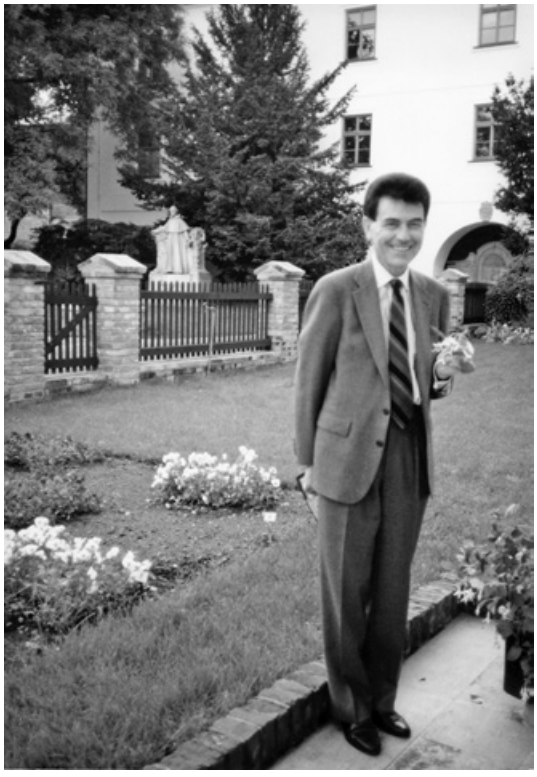


Figura 1.5 Francisco J. Ayala en el jardín del antiguo monasterio agustino donde Mendel llevó a cabo sus experimentos en Brno, Chequia, con ocasión de recibir la Medalla de Oro de Mendel, presentada por la Academia Checa de Ciencias en 1994. Ilustración cortesía de Francisco J. Ayala.

El libro de Dobzhansky (1937) tuvo un impacto notable entre los naturalistas y los biólogos experimentales, quienes aceptaron, casi de inmediato, la nueva teoría de la evolución como cambio de la constitución genética de las especies. Tras su salida, el interés por el estudio de la evolución fue estimulado de manera notable y una serie de contribuciones importantes a la teoría aparecieron en rápida sucesión, extendiendo la síntesis de la genética y la selección natural a otros campos de la biología.

En 1950 la aceptación de la teoría de Darwin de la evolución por selección natural ya era universal entre los biólogos, la teoría sintética era aceptada como correcta y las controversias se limitaban a cuestiones de detalle. A partir de mediados del siglo XX, el estudio de la evolución se amplió a ritmos acelerados investigando los procesos evolutivos a todos los niveles de organización de los seres vivos y en todo tipo de ellos, de las bacterias a las plantas y animales, incluyendo a los humanos.

A lo largo de esas décadas se publicaron también, a ritmo acelerado, artículos de investigación en las revistas especializadas y libros, incluidos los primeros textos académicos sobre la evolución. Los cursos sobre la evolución se incluyeron por primera vez en los programas de estudio de las universidades

Caja 1.9 Los padres de la teoría sintética

Entre los principales autores que, junto con Dobzhansky, contribuyeron a formular y extender la teoría sintética cabe destacar, en Estados Unidos, al zoólogo Ernst Mayr, el paleontólogo Georges G. Simpson y el botánico G. Ledyard Stebbins; en Inglaterra, al zoólogo Julian Huxley; y, en Alemania, al biólogo y ornitólogo Bernhard Rensch.

y se crearon departamentos dedicados a la disciplina. La primera revista científica dedicada en exclusiva a la evolución se llamó así, *Evolution,* y fue fundada en 1947 con Ernst Mayr como su primer editor.

5.2 Evolución molecular y otros avances

Durante las últimas décadas del siglo XX y las primeras del XXI muchos de los avances más importantes en la teoría de la evolución han procedido de la biología molecular. En 1953 James Watson y Francis Crick descubrieron la estructura del DNA (ácido desoxirribonucleico), el material hereditario contenido en los cromosomas del núcleo celular. La información genética está contenida en la secuencia de los cuatro tipos de nucleótidos de que se compone el DNA (véase más adelante). Esta información determina la secuencia de aminoácidos en las proteínas, incluyendo las enzimas responsables de las reacciones químicas que constituyen los procesos vitales de los organismos. La información genética contenida en el DNA puede ser investigada tanto examinando el propio DNA como las secuencias de aminoácidos en las proteínas.

La comparación de la secuencia de nucleótidos en el DNA y de aminoácidos en proteínas de diferentes especies ha permitido obtener medidas cuantitativamente precisas de la divergencia entre las especies mucho más precisas que las estimaciones cualitativas obtenidas por medio de estudios de fósiles, del desarrollo embrionario, de la anatomía comparativa y de otros métodos clásicos.

En 1968 el genético japonés Motoo Kimura propuso la *teoría neutral* de la evolución molecular, según la cual muchos de los cambios que tienen lugar en las secuencias del DNA y de las proteínas son adaptativamente neutrales, es decir, tienen poco o ningún efecto en la función de la molécula (Kimura, 1983). La teoría neutral conduce a la existencia de un *reloj molecular* de la evolución. Es

Caja 1.10 Reloj molecular

Por ejemplo, con el reloj molecular se pueden determinar las relaciones ancestrales que existen entre los humanos, los chimpancés y los orangutanes, y también el tiempo transcurrido desde que el linaje humano se separó de sus parientes simiescos más cercanos (capítulo 3). Aun cuando el reloj molecular no sea exacto, el análisis de la evolución del DNA y de las proteínas se ha convertido en un método óptimo para reconstruir la historia, incluso los más remotos, de los linajes de los seres vivientes. La existencia de proteínas como el citocromo c que mantienen su función esencial en organismos muy diferentes permite estudiar cómo se han ido acumulando en esa proteína, a lo largo de los distintos linajes, mutaciones «neutras» sobre las que la selección natural no actúa. En consecuencia, las diferencias acumuladas reflejan la tasa de mutación de la proteína y, por tanto, el tiempo que ha transcurrido de evolución separada de los linajes que se quieren comparar. El «reloj molecular» sólo proporciona unas evidencias relativas: así, por ejemplo, el linaje del trigo está más alejado (y contiene más diferencias en su citocromo c) que el del atún respecto del humano. En los últimos años las técnicas de clonación y secuenciación masiva del DNA han brindado un medio nuevo y poderoso de investigar la evolución a nivel molecular.

así porque, según la teoría, la probabilidad de que se dé un cambio en un gen determinado (la sustitución de un componente por otro en el DNA o en las proteínas) es constante, dado que la función de la proteína no cambia y queda, por tanto, al margen de la selección natural. La inmensa mayoría de las mutaciones son neutrales, un resultado del azar, y pueden considerarse constantes de acuerdo con la tasa promedio de mutación. Siendo así, el número de diferencias entre dos especies en esos cambios neutrales refleja el tiempo transcurrido desde su separación respecto de su ancestro común.

A partir de la existencia del reloj molecular es posible reconstruir la historia evolutiva y el orden de ramificación de los diferentes linajes e incluso calcular el tiempo transcurrido entre un suceso evolutivo y otro.

La *geología* y la *geofísica* también experimentaron a partir de la segunda mitad del siglo XX una revolución conceptual que tuvo consecuencias importantes para el estudio de la evolución. La investigación de la tectónica de placas ha demostrado que la configuración y la posición de los continentes y los océanos son dinámicas. Los océanos aumentan y disminuyen, los continentes se dividen en partes o se unen en grandes masas.

Esas masas continentales se mueven a lo largo y ancho de la corteza terrestre a un ritmo de unos centímetros al año, cosa que, con el transcurso de millones de años, altera de forma profunda la faz de la Tierra causando, al mismo tiempo, cambios climáticos importantes.

Las modificaciones masivas del ambiente terrestre, antes insospechadas, han tenido consecuencias muy serias para la evolución de la vida. La *biogeografía,* el estudio de la distribución de plantas y animales sobre el planeta, ha experimentado también una revolución como consecuencia del descubrimiento, por ejemplo, de que África y Suramérica formaban una sola masa terrestre hace alrededor de 200 millones de años, o que el subcontinente de la India no estuvo conectado con el continente asiático hasta tiempos geológicos recientes.

La *ecología* —el estudio de las interacciones de los organismos con su ambiente— es otra disciplina que ha progresado en los últimos tiempos y, con ello, ha contribuido de forma notable a esclarecer los procesos evolutivos. La ecología, que antes llevaba a cabo estudios en principio descriptivos —lo que se llama «historia natural»—, se ha convertido en una disciplina biológica vigorosa con fuertes componentes matemáticos tanto en el desarrollo de modelos teóricos como en la recopilación y el análisis de datos.

La *etología evolutiva,* que estudia el comportamiento de los animales —incluyendo los humanos (estudiados también por la psicología y la sociología)—, es una disciplina relacionada con la ecología que ha contribuido sobremanera por su parte al progreso de la teoría de la evolución. Una de sus disciplinas derivadas, la *sociobiología* —el estudio evolutivo del comportamiento social de los animales, tanto de insectos como las abejas y las hormigas como de mamíferos como los elefantes o los mandriles—, fue a partir de la década de 1960 la rama más activa de la etología y la que más controversias suscitó debido al interés de algunos sociobiólogos por extender a las sociedades humanas las conclusiones derivadas del estudio de las sociedades animales.

6. Los ácidos nucleicos

La evolución biológica es el proceso de cambio y diversificación de los organismos a través del tiempo, un proceso con impacto en todos los aspectos de sus vidas: morfología (forma y estructura), desarrollo (embriología), fisiología, comportamiento y ecología, además de las modificaciones genéticas, subyacentes todos a los demás cambios. En términos genéticos, el proceso de la evolución tiene lugar mediante la acumulación de numerosos cambios que se dan a lo largo del tiempo en la composición genética de las po-

blaciones. La evolución puede verse, así, como un proceso en dos fases. La primera fase estriba en la aparición de las variantes hereditarias; la segunda fase es la de selección de las variantes que pasan a las generaciones posteriores, con eliminación de las que son menos favorables para los organismos en un determinado medio ambiente (sin olvidar el azar). En la primera fase la clave está en la estructura y función de los ácidos nucleicos. En la segunda se encuentra en la selección natural. Vayamos con la primera de ellas.

6.1 Estructura y función de los ácidos nucleicos

En la mayoría de organismos, la información genética está codificada en el ácido desoxirribonucleico (DNA) —en algunos virus está codificada en el ácido ribonucleico (RNA). El DNA y el RNA son polímeros (moléculas largas) compuestos por cuatro tipos de nucleótidos. Cada nucleótido está formado por una base nitrogenada unida a un azúcar de cinco átomos de carbono (pentosa) y a un grupo fosfato. La pentosa es la desoxirribosa en el DNA y la ribosa en el RNA, constituyendo algo así como el «esqueleto» de las cadenas de DNA y RNA. Como pusieron de manifiesto Watson y Crick (1953), el DNA es bifilar; consta de una doble hélice con un esqueleto fosfato-ribosa que se encuentra en la parte exterior y las bases nitrogenadas en el interior de la doble cadena. Ésta queda compuesta por:

- las dos cadenas de nucleótidos, que son complementarias en el sentido que veremos de inmediato,
- los enlaces longitudinales, a través de los grupos fosfato, que permiten la sucesión de los nucleótidos como eslabones que forman la larga cadena,
- los enlaces transversales, que mantienen las dos hélices juntas gracias al contacto de un nucleótido de cada cadena con el complementario de la otra.

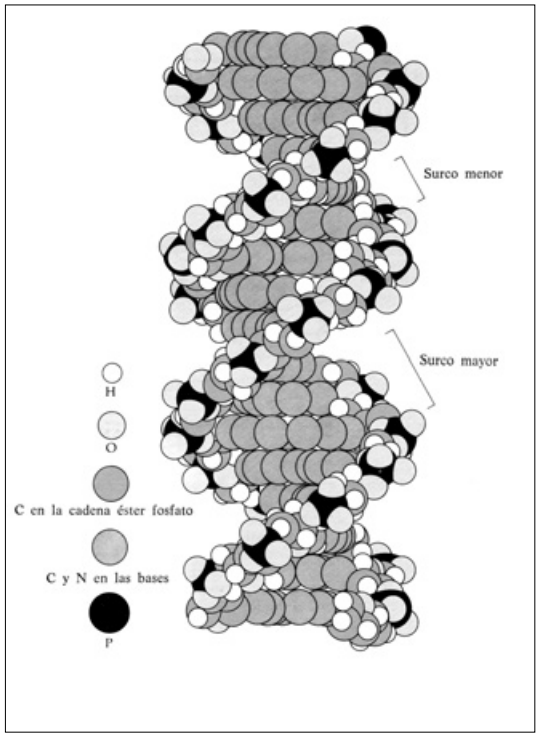


Figura 1.6 Modelo de DNA. La estructura del DNA es una doble hélice compuesta de dos cadenas de nucleótidos enroscadas entre sí, que son complementarias. Las cadenas consisten en cuatro nucleótidos, representados por A, C, G y T, las letras del lenguaje genético. La información genética está incluida en la secuencia de letras: 3.000 millones de ellas en cada genoma humano (Ayala y Kiger, 1984, p. 106).

Los nucleótidos son de dos tipos: purinas y pirimidinas. Las dos pirimidinas más frecuentes en el DNA son la citosina (C) y la timina (T); las dos purinas más frecuentes son la adenina (A) y la guanina (G). El RNA contiene por lo general uracilo (U) en lugar de timina.

Las dos hebras se mantienen unidas transversalmente, como acabamos de decir, por la existencia de puentes de hidrógeno entre las bases complementarias. Tal complementariedad estriba en que A siempre se une con T y G siempre con C. De ahí se sigue que el DNA tiene tantas bases A como T y tantas bases G como C.

Caja 1.11 Replicación del DNA

En el DNA de las formas primitivas de vida puede haber existido una mayor diversidad de bases que la de las cuatro que hay en la actualidad. Dejando de lado esa excepción, la estricta correspondencia entre las bases nitrogenadas en diferentes cadenas da cuenta de la precisa replicación de los genes. Durante la replicación, las dos hebras de la doble hélice de DNA se separan desenrollándose. Cada hebra sirve entonces como molde para la síntesis de una cadena complementaria. Se originan así dos dobles hélices, que son idénticas una con respecto a la otra y también con la doble cadena parental. Supongamos, por ejemplo, que una doble hélice comienza con la secuencia:

ACCTAGAT
| | | | | | | |
TGGATCTA

En el proceso de replicación las dos cadenas se separan y cada una determina la secuencia de una cadena complementaria. Si representamos las nuevas bases nitrogenadas en las cadenas recién sintetizadas por letras negritas, las dos dobles hélices resultantes serán:

ACCTAGAT **ACCTAGAT**
| | | | | | | | | | | | | |
TGGATCTA TGGATCTA

El proceso se llama semiconservador porque cada una de las nuevas cadenas conserva una de las hélices originales.

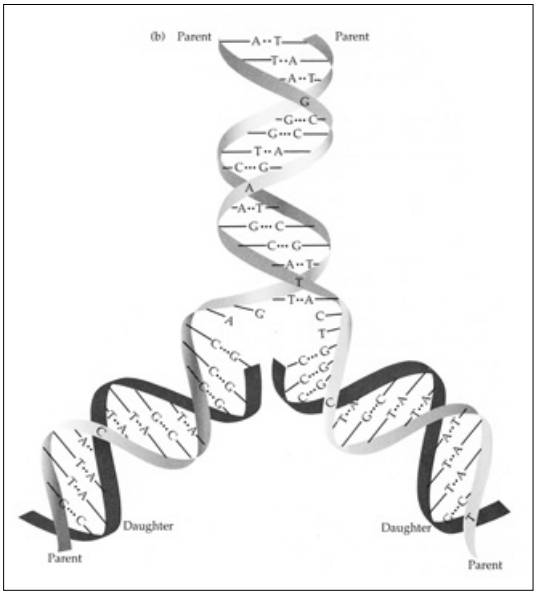


Figura 1.7 Modelo de la duplicación del DNA. Las dos hebras complementarias se separan y cada una sirve de molde para la síntesis de su nueva hebra complementaria (Ayala y Kiger, 1984).

La información genética está contenida en el orden de la secuencia de nucleótidos del DNA. Las bases nitrogenadas de los nucleótidos pueden ser consideradas, metafóricamente hablando, como las letras de un alfabeto genético. Cada tres bases consecutivas constituyen un triplete, que cabe entender también —insistimos: a título de metáfora— como una palabra. Una secuencia específica de letras del alfabeto forma una palabra del idioma; una secuencia de palabras supone una frase y el conjunto de frases de un libro es lo que constituye su material narrativo. De forma análoga, la dotación genética de un organismo puede ser vista, pues, como un «libro» formado por «frases» genéticas —que, como veremos de inmediato, codifican las proteínas— y éstas por «palabras» —los aminoácidos codificados por los tripletes de bases nitrogenadas.

La universalidad de la estructura del DNA y de las cuatro bases sugiere que el DNA ha evolucionado una sola vez y, por tanto, que la evolución de los organismos se ha producido mediante formación de secuencias nuevas, no por sustitución de las bases por otras de composición química diferente.

Caja 1.12 Microsatélites

Los microsatélites, llamados SSR *(Simple Sequence Repeat)* o STR *(Short Tandem Repeat)* son secuencias cortas de bases en el DNA que se repiten un número muy alto de veces de forma consecutiva en el genoma. Denominado a menudo «DNA basura», al considerar que era un simple desecho dentro del proceso de la evolución, el proyecto ENCODE *(Encyclopedia of DNA Elements)* puso de manifiesto que los SSR pueden tener funciones bioquímicas importantes de control genético (The ENCODE Project Consortium, 2012).

En los seres humanos, al igual que en otros animales y plantas, una fracción del DNA (aproximadamente, el 10% en los humanos) codifica la síntesis de proteínas; son los llamados *genes estructurales*. El resto del DNA está implicado en la tarea de regular la expresión del DNA, en la separación de unos genes de otros y en otros cometidos diversos. Parte del DNA parece no tener función ninguna, incluyendo los residuos de genes que pudieron haberse originado por duplicación de otros genes y que tal vez antes fuesen funcionales.

Una fracción importante del DNA, llamada «DNA microsatélite», está compuesto de secuencias cortas o muy cortas (algunas de sólo dos o tres nucleótidos) repetidas en tándem en copias que pueden ser muy numerosas.

Los llamados «elementos transponibles» (TE, *transposable elements*) son segmentos de nucleótidos insertados en el DNA capaces de reproducirse y cambiar de una posición a otra en el genoma.

El DNA de los organismos eucariotas (es decir, todos los seres vivos excepto las bacterias y otros procariotas) está organizado en cromosomas, un conglomerado de proteínas histonas asociadas al DNA. Los cromosomas se dan en forma de pares, con un ejemplar heredado del padre y el otro de la madre en las especies de reproducción sexual. El número de cromosomas característico de cada especie varía mucho, desde sólo un par, como en algunos gusanos, hasta más de 100, como sucede en algunas especies de mariposa, e incluso los más de 600 de que disponen algunos helechos. Los humanos tenemos 23 pares de cromosomas (véase figura 1.8). Otros primates tienen 24 pares; uno más que nosotros porque dos de sus cromosomas se fundieron en uno solo, el cromosoma 2, en nuestros antepasados homininos. En todos los primates, los dos cromosomas de un cierto par —cromosomas sexuales— son idénticos (XX) en las hembras y distintos en los machos (XY).

Un gen —contenido siempre en uno o más cromosomas— es un segmento de DNA que se *transcribe* en RNA «mensajero» (mRNA),

Caja 1.13 Elementos transponibles

Los TE tienen entre 200 y 10.000 nucleótidos cada uno y se encuentran repetidos a través de miles y hasta millones de copias que en su total dan cuenta de cerca del 45% de cada genoma humano. En otros organismos, como la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster* o el gusano nematodo *Caenorhabditis elegans,* los TE suman del 5 al 10% del DNA genómico, pero en algunas plantas como el maíz suben a más del 50%. En los seres humanos, muchos de los TE (en particular las familias de los llamados *Alu*) son de origen reciente; han sido acumulados durante los últimos cuatro millones de años de evolución de los homininos y parecen haber contribuido de manera notable a la evolución rápida del género *Homo* (Britten, 2010). Los TE se clasifican en familias diversas que incluyen de forma típica algún miembro con uno o más genes que codifican las proteínas requeridas para su transposición, unos genes que a menudo faltan en algunos o incluso en muchos miembros de cada familia.

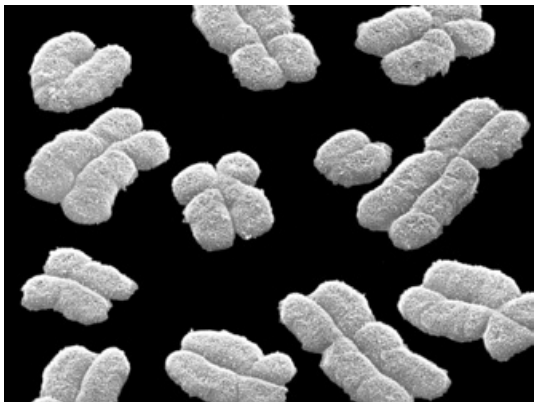


Figura 1.8 Cromosomas humanos unidos por su centrómero. Fotografía de microscopio electrónico (Cela Conde y Ayala, 2007).

molécula que a su vez se *traduce* en un polipéptido; es decir, en una proteína o en un componente (no más de cuatro, por lo común) de una proteína.

Los genes estructurales, que codifican proteínas, frecuentemente constan de segmentos codificantes *(exones)* separados por segmentos no codificantes, llamados *intrones*. En los exones, las unidades básicas de información no son las bases individuales, sino los «tripletes» o «codones» (porque codifican aminoácidos). Aunque hay 64 combinaciones posibles de tres bases, existen sólo 21 unidades diferentes de información: 61 tripletes que codifican los 20 aminoácidos diferentes, más otros tres tripletes que son señales de parada; sirven para indicar que se detiene el añadido de aminoácidos porque la proteína está completa.

Tabla 1.1 Código genético

Primera letra	*Segunda letra*				*Tercera letra*
	U	*C*	*A*	*G*	
U	Fe	Ser	Tir	Cis	U
	Fe	Ser	Tir	Cis	C
	Leu	Ser	STOP	STOP	A
	Leu	Ser	STOP	Trp	G
C	Leu	Pro	His	Arg	U
	Leu	Pro	His	Arg	C
	Leu	Pro	Gln	Arg	A
	Leu	Pro	Gln	Arg	G
A	Ile	Tr	Asn	Ser	U
	Ile	Tr	Asn	Ser	C
	Ile	Tr	Lis	Arg	A
	Met	Tr	Lis	Arg	G
G	Val	Ala	Asp	Gli	U
	Val	Ala	Asp	Gli	C
	Val	Ala	Glu	Gli	A
	Val	Ala	Glu	Gli	G

Aminoácidos: alanina (Ala), arginina (Arg), asparagina (Asn), ácido aspártico (Asp), cisteína (Cis), fenilalanina (Fe), glicina (Gli), ácido glutámico (Glu), glutamina (Gln), histidina (His), isoleucina (Ile), leucina (Leu), lisina (Lis), metionina (Met), prolina (Pro), serina (Ser), tirosina (Tir), treonina (Tr), triptófano (Trp) y valina (Val) (Adaptado de Crick, 1988).

Caja 1.14 Transcripción y traducción

El proceso de paso de la información codificada en el DNA a la proteína se produce en dos etapas:

La transcripción se realiza en el núcleo. El mRNA se traslada luego al citoplasma, donde tiene lugar la traducción con ayuda de otro tipo de RNA (RNA de transferencia, tRNA), el ribosoma, un conglomerado de RNA y proteínas, y enzimas de diferentes tipos. El ribosoma incorpora, en el orden indicado por la sucesión de tripletes del mRNA, los aminoácidos que las diferentes moléculas de tRNA transportan. Se forma así la proteína.

6.2 Mutaciones

La regla general establece que información codificada en la secuencia de nucleótidos del DNA se reproduce fielmente durante la replicación, así que cada replicación produce dos moléculas de DNA que son idénticas una a la otra y a la molécula de la que proceden. Pero si la herencia fuera un proceso por completo fidedigno, la evolución no podría tener lugar: no existiría la variación necesaria para que la selección natural actúe.

Durante la replicación del DNA se dan «errores» ocasionales, llamados «mutaciones», de manera que las células hijas difieren de las células progenitoras en la secuencia o en el número de los nucleótidos en el DNA. Una mutación dada aparece primero en una sola célula de un organismo, pero es transmitida a todas sus células descendientes. Las mutaciones que dan consecuencias en la evolución son las que se producen en las células reproductivas (gametos) y se transmiten a la descendencia.

Las mutaciones pueden ser clasificadas en dos categorías: mutaciones puntuales o génicas, que afectan sólo a uno o pocos nucleótidos en un gen; y mutaciones cromosómicas, que afectan parcial o totalmente a uno o más cromosomas y que pueden cambiar el número de los genes, su organización en un cromosoma dado o incluso el número de los cromosomas. Una mutación génica tiene lugar cuando la secuencia de nucleótidos del DNA es alterada, de manera que la secuencia que se transmite a la descendencia es diferente de la progenitora. El cambio puede deberse a la sustitución de uno o pocos nucleótidos por otro u otros, a la inserción (añadido) o a la delección (desaparición) de uno o varios nucleótidos.

Las sustituciones de un nucleótido por otro en la secuencia del DNA pueden llevar a cambios en las secuencias de aminoácidos de la proteína, pero no siempre sucede así. Como hemos visto, el código genético es redundante, de manera que varios codones (los tripletes de tres nucleótidos consecutivos) pueden codificar el mismo aminoácido. Consideremos el triplete AUA en el RNA mensajero, que codifica el aminoácido isoleucina. Si la tercera A es reemplazada por U o C, el triplete seguirá codificando la isoleucina, pero si es reemplazado por G, codificará la metionina. En el primer caso, la mutación génica no se refleja en la proteína, pero sí en el segundo.

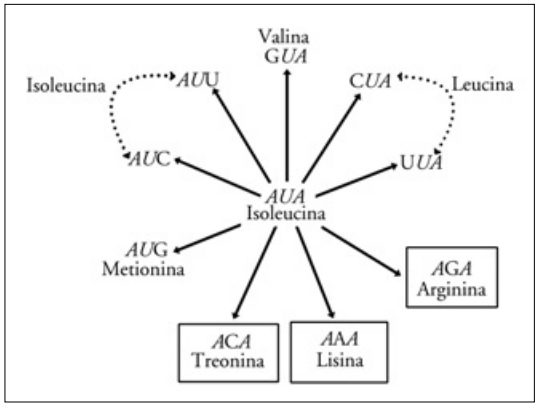


Figura 1.9 Nueve mutaciones puntuales a partir de un solo codón. El cambio de una de las bases nitrogenadas puede dar lugar o no, dependiendo de la base afectada, a codones para distintos aminoácidos (Cela Conde y Ayala, 2001, p. 44).

Caja 1.15 «Pauta de lectura»

La adición o sustracción de un solo nucleótido en el DNA (en un exón, la parte de la secuencia que codifica los aminoácidos) supone por lo común una secuencia notablemente alterada de los aminoácidos en la proteína que codifica. Eso se debe a que la adición o sustracción de uno o dos nucleótidos cambia la «pauta de lectura» de la secuencia a partir del punto en que se insertan o remueven los nucleótidos. Por ejemplo, asumamos que un segmento de DNA se lee como ...CAT-CAT-CAT-CAT-CAT... Si un nucleótido, digamos una T (timina), es insertado después de la C (citosina) del primer triplete, el segmento se leerá entonces como ...CTA-TCA-TCA-TCA-TCA... Desde el punto de inserción en adelante, la secuencia de aminoácidos codificados queda alterada por completo. Si se añade o pierde un total de tres nucleótidos, el marco de lectura original se restaura en el resto de la secuencia.

La sustitución de un nucleótido en el DNA que produce un cambio de aminoácido en la proteína correspondiente puede no tener consecuencias o, por el contrario, provocar alteraciones importantes en la función biológica de la proteína. Algunas sustituciones de nucleótidos cambian el codón de un aminoácido por un codón de parada; estas mutaciones tienen con frecuencia efectos graves. Si, por ejemplo, la segunda U del triplete UUA es reemplazada por A, el triplete se convierte en UAA, un codón de parada que indica, como decíamos antes, que la proteína ha terminado, con el resultado de que los tripletes siguientes de la secuencia del DNA no son traducidos por aminoácidos y la proteína resultante queda incompleta.

El rango de consecuencias de una mutación génica puede ir de inapreciable a letal. La sustitución de un nucleótido por otro puede tener efectos pequeños o indetectables en el organismo si la función biológica esencial de la proteína codificada no ha sido dañada. Pero si la sustitución de un aminoácido afecta el sitio activo de una enzima o modifica en alguna manera la función esencial de una proteína, el impacto puede ser drástico.

Los efectos deletéreos o no de una mutación suelen depender de las condiciones ambientales particulares que, por lo que se refiere a los humanos, pueden ser manipuladas. Por ejemplo, la fenilcetonuria (PKU, *Phenylketonuria*) es una enfermedad genética grave que provoca la muerte durante la infancia de los niños que heredan de ambos padres el gen *PKU*. Los individuos homocigóticos *PKU* pueden, no obstante, llevar una vida prácticamente normal si se mantienen desde la infancia con una dieta libre de fenilalanina (que es la sustancia que son incapaces de digerir, causa la enfermedad y puede llevar a la muerte).

Las mutaciones nuevas tienen mayor probabilidad de ser perjudiciales que beneficiosas para los organismos. Este hecho se debe a que las mutaciones son acontecimientos

Caja 1.16 Efectos de una mutación

Otro ejemplo de mutación con efectos graves es la hemofilia, enfermedad relacionada con el cromosoma X. Si a los hemofílicos se les provee de los coagulantes que son incapaces de sintetizar ellos mismos, pueden llevar una vida en la práctica normal. Así, por ejemplo, dos hijos del rey Alfonso XIII (uno de ellos el Príncipe de Asturias) y tíos del rey Juan Carlos I, que habían heredado la hemofilia de su madre la reina Victoria Eugenia, vivieron durante bastantes años aunque ambos fallecieron como consecuencia de hemorragias masivas causadas por accidentes de automóvil, Alfonso a los 33 años y Gonzalo a los 20.

Caja 1.17 ¿En qué medida puede hablarse de mutaciones «favorables»?

El esquema de mutaciones favorables y perjudiciales debe entenderse tomando el medio ambiente como constante. De variar éste, una mutación antes desfavorable puede ser beneficiosa y viceversa. Trataremos de inmediato ese caso.

aleatorios con respecto a la adaptación, es decir, el que tenga o no lugar una mutación determinada es independiente de las consecuencias que pueda producir en sus portadores. Pero sucede que las variantes genéticas presentes en una población han sido ya objeto de la selección natural. Existen en ella porque mejoran la adaptación de sus portadores, mientras que los mutantes perjudiciales han sido eliminados por la selección natural. Una nueva mutación es probable que haya venido precedida por una mutación idéntica en la historia previa de una especie; si la mutación previa no existe ya en la población, o tiene muy baja frecuencia, lo más probable es que no sea benéfica para el organismo y por ello la nueva también será eliminada de nuevo.

La explicación de por qué la mayoría de las mutaciones recientes son perjudiciales puede ser ilustrada con una analogía. Consideremos una frase en español cuyas palabras han sido escogidas porque juntas expresan una cierta idea. Si unas letras o unas palabras de esa frase son reemplazadas por otras al azar, lo más probable es que los cambios no mejoren el sentido de la frase, sino que lo destruyan.

De manera semejante, la secuencia de nucleótidos en un gen ha sido «editada» en su forma presente por la selección natural. Si la secuencia es cambiada al azar, el «sentido» raramente mejorará y, a menudo, la nueva «frase» no tendrá sentido. De forma ocasional, una nueva mutación puede incrementar la adaptación del organismo. La probabilidad de que tal evento ocurra es mayor cuando el organismo coloniza un nuevo territorio o cuando unos cambios ambientales importantes enfrentan a la población a nuevos retos. En estos casos, la adaptación preexistente no es óptima para el organismo en su nuevo ambiente y esa circunstancia brinda una oportunidad para que nuevas mutaciones sean adaptativas.

Como se indicó algo más arriba, las consecuencias de las mutaciones dependen del ambiente. El incremento de pigmentación melánica puede ser ventajoso para los habitantes de África tropical, donde la piel oscura los protege de la radiación ultravioleta del sol, pero no lo es en Escandinavia, donde la intensidad de los rayos solares es tan baja que no hay riesgo de insolación y la piel clara facilita la síntesis de vitamina D. Así pues, las mutaciones que reducían la pigmentación melánica eran perjudiciales para nuestros antepasados africanos pero resultaron beneficiosas en sus descendientes cuando éstos colonizaron latitudes con radiación solar mucho más reducida.

Las tasas de mutación, consideradas para cada gen por separado, son bajas pero cada individuo tiene una cantidad muy grande de genes y cada especie un número por lo general elevado de individuos, de manera que el número total de mutaciones en una especie dada es muy alto. Tomemos como ejemplo una especie típica de insectos que conste de 100 millones de individuos. Consideremos un mutante, como el que proporciona la resistencia a cierto insecticida, que aparece con una frecuencia de uno en cada 10.000 individuos. En cada generación habrá 1.000 de esos mutantes particulares (esto es, 100 millones de individuos dividido por 100.000, que es la tasa de mutación).

Si consideramos simultáneamente todos los genes del organismo, queda claro que la incidencia de las mutaciones en las especies es alta. Existen unos 30.000 genes en un humano o en cualquier otro mamífero.

Caja 1.18 Alcance numérico de las mutaciones

A pesar de que la incidencia de mutaciones es relativamente grande cuando se tiene en cuenta el enorme número de individuos en cada especie y de genes en cada individuo, la tasa de evolución no depende ni mucho menos de las mutaciones que surgen en cada generación. Existe en todas las especies gran abundancia de variantes genéticas que se han ido acumulando durante la evolución de las especies. Esta variación preexistente es un fondo virtualmente inagotable para la selección natural. Las mutaciones que aparecen en cada generación se añaden a este gran fondo preexistente, siempre que no sean eliminadas de inmediato por la selección natural.

Si con la población de 100 millones que estamos considerando un mutante dado aparece en uno de cada 1.000 individuos y hay 30.000 genes por individuo, se sigue que en cada generación surgen 30 millones de mutaciones nuevas por especie. Dado que el número de humanos es de 7.000 millones, en vez de los 100 millones supuestos en el ejemplo, se puede calcular que en nuestra especie aparecen más de 2.000 millones de mutaciones nuevas cada generación.

La mayoría de las mutaciones que se encuentran en las poblaciones humanas tienen frecuencias muy bajas y parecen haber aparecido en su gran mayoría durante la expansión explosiva de las poblaciones humanas, es decir, a partir de la colonización de los continentes por *H. sapiens* (Coventry, 2010; Keinan y Clark, 2012; Nelson *et al.,* 2012). En consecuencia, las poblaciones europeas y americanas contienen el 40,87% de todas las variantes de frecuencia baja que se encuentran en la humanidad actual; las poblaciones africanas poseen el 5,21% de todos ellas; y sólo el 8,92% de las mutaciones de frecuencia baja son comunes a las poblaciones africanas y a las europeas y americanas (Tennessen *et al.,* 2012).

6.3 Mutaciones cromosómicas

Los cromosomas se presentan, como hemos dicho antes, en pares, con un miembro de cada par heredado del padre y el otro de la madre. Los dos cromosomas de cada par se llaman cromosomas homólogos. Cada célula de un organismo y todos los individuos de la misma especie tienen, como regla, el mismo número de cromosomas. Las células reproductivas (los gametos) son una excepción; tienen sólo la mitad de cromosomas que el resto de las células del cuerpo, uno de cada par.

Las mutaciones cromosómicas pueden afectar al número de cromosomas o a su estructura y configuración. Los cambios en el número de cromosomas pueden tener lugar por

Caja 1.19 El azar

El papel del azar es esencial en las mutaciones, toda vez que se originan en los errores de replicación y transcripción del DNA que no están dirigidos por ningún propósito de utilidad adaptativa. Un segundo momento de generación de azar se encuentra en la recombinación del material genético al transmitirse los alelos maternos y paternos a la descendencia. Frente a esas componentes azarosas, la selección natural, que trataremos en breve, introduce un vector direccional firme al ser las condiciones medioambientales las que se imponen. Pero los cambios en el ecosistema —desde los geológicos a los climatológicos— pueden ser considerados también «azarosos» en términos de evolución biológica: son variables externas al proceso de generación de variantes genéticas. Un autor que prestó considerable atención a las cuestiones del «azar» y la «necesidad» fue Jacques Monod (1970) en el libro que tiene precisamente ese título.

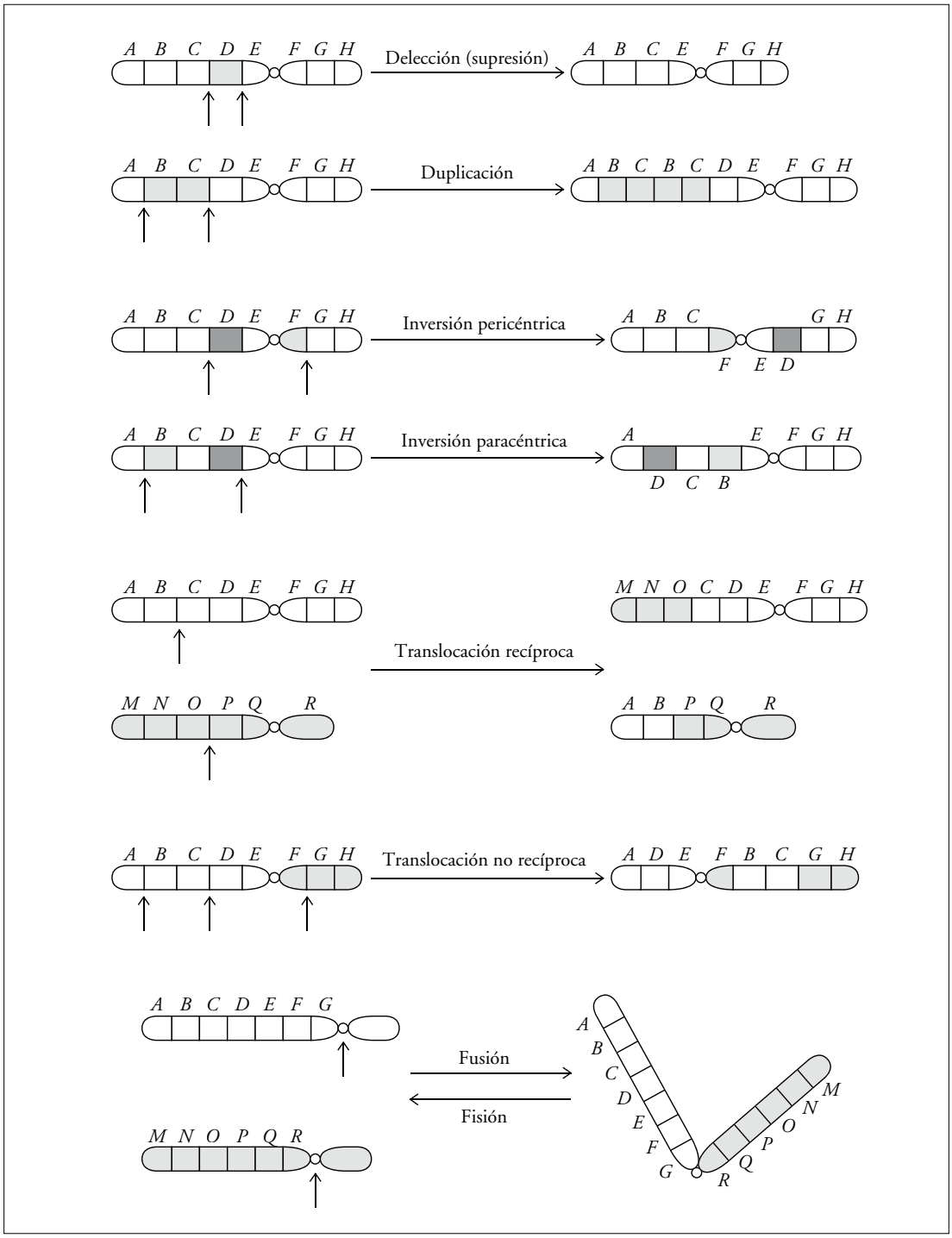


Figura 1.10 Mutaciones cromosómicas (Ayala y Kiger, 1984).

fusión de dos cromosomas en uno, por división de un cromosoma en dos o por adición o sustracción de uno o más cromosomas completos o conjuntos de cromosomas (poliploidía). Por ejemplo, en la evolución de la especie humana tuvo lugar una fusión de dos cromosomas relativamente pequeños en uno bastante grande, denominado cromosoma 2. Los chimpancés, gorilas y otros primates conservan separados los dos cromosomas originales.

Los cambios en la estructura de cromosomas pueden producirse por inversión, cuando un segmento cromosómico rota 180° dentro de la misma posición en el cromosoma; por duplicación, cuando se repite un segmento cromosómico que puede contener uno o mas genes; por delección, cuando se pierde un segmento cromosómico que, como en el caso de duplicación, puede ser más o menos grande; o por translocación, cuando un segmento cambia de un lugar a otro en el mismo o en otro cromosoma distinto. Inversiones, translocaciones, fusiones y fisiones no cambian la cantidad de DNA. La importancia de estas mutaciones en la evolución es que cambian las relaciones de «ligamiento» entre los genes: genes que están muy cercanos unos de otros se distancian, o viceversa, lo cual tiene frecuentes consecuencias en la actividad de los genes.

Las duplicaciones y delecciones cromosómicas aumentan o disminuyen la cantidad de DNA del organismo, un proceso que a lo largo de la evolución puede tener consecuencias importantes. Las delecciones son con frecuencia perjudiciales y a veces letales debido a que faltan genes esenciales para los organismos. Un papel más importante en la evolución es el de las duplicaciones, que son a veces seguidas de una divergencia del DNA duplicado hacia el desempeño de diferentes funciones. El organismo ancestral de todos los seres vivos que contienen DNA tenía probablemente una pequeña doble hélice de DNA con muy pocos genes. Hoy los organismos contienen miles de genes descendientes del segmento ancestral de DNA a través de múltiples duplicaciones y mutaciones génicas. Muchas secuencias de DNA se han originado por duplicación, seguida en algunos casos —pero no en otros— por la divergencia evolutiva de las secuencias duplicadas. Por supuesto que si las secuencias de DNA han divergido de forma sustancial, ya no es posible identificarlas como idénticas en su origen. Las duplicaciones y delecciones de elementos transponibles (TE, *transposable elements)* se dan con frecuencia en cada generación y, en particular, en los humanos parecen haber sido responsables en buena parte de la rápida evolución de los homininos en los últimos cuatro millones de años (m.a.) (Britten, 2010) (véase más arriba).

El gen *SRGAP2* contribuye de manera importante al desarrollo ontogenético del cerebro en los primates y otros mamíferos. Los chimpancés y demás simios tienen sólo una copia de este gen, pero los humanos, como consecuencia de dos duplicaciones, tenemos cuatro localizados en posiciones diferentes del cromosoma 1. La primera duplicación apareció hace unos 3,4 m.a., dando lugar a *SRGAP2A* (la versión ancestral que compartimos con otros primates) y *SRGAP2B* que, a su vez, llevó por duplicación al *SRGPA2C* hace unos 2,4 m.a. y a *SRGPA2D* hace cerca de un m.a. (Dennis *et al.,* 2010). Cécile

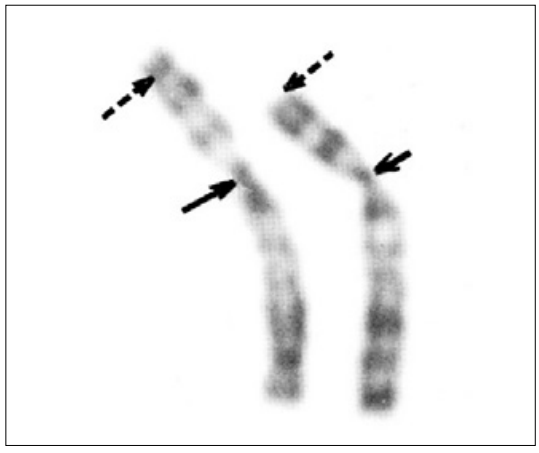


Figura 1.11 El cromosoma 2 de un niño, con una delección terminal en uno de los cromosomas (flecha quebrada, la flecha entera indica el centrómero) (Cela Conde y Ayala, 2007).

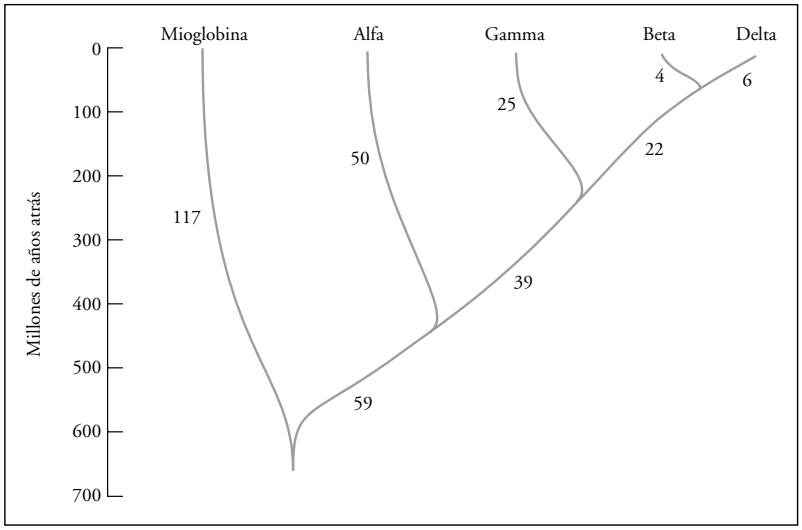


Figura 1.12 Filogenia parcial de las duplicaciones de los genes de la hemoglobina (Cela-Conde y Ayala, 2001).

Charrier y colaboradores (2012) han analizado los efectos de estos genes en el desarrollo y funciones del cerebro, concluyendo que el origen del *SRGPA2C* parece haber contribuido en gran medida a la expansión de la corteza cerebral y la evolución de las funciones y la plasticidad del cerebro humano durante la evolución del género *Homo*.

Las mioglobinas y hemoglobinas —proteínas implicadas en el uso del oxígeno; las mioglobinas en el músculo y las hemoglobinas en la sangre— son un ejemplo de las duplicaciones evolutivas. Las mioglobinas cuentan con una única cadena poseedora de una compleja estructura tridimensional. Las moléculas de hemoglobina tienen, por lo general, cuatro cadenas agrupadas de dos en dos en diferentes clases. En los seres humanos adultos hay dos tipos de hemoglobinas: la hemoglobina A, la más común, tiene dos cadenas α y dos β, y se puede representar como $\alpha_2\beta_2$. La hemoglobina A2, que supone sólo un 2% de la hemoglobina del adulto, cuenta con dos cadenas α y dos cadenas δ ($\alpha_2\delta_2$). Una tercera clase de hemoglobina, encontrada en los embriones humanos, se llama hemoglobina fetal y tiene dos cadenas α y dos cadenas γ ($\alpha_2\gamma_2$). Cada una de las cadenas α, β, δ y γ está codificada por un gen diferente, todos ellos derivados por medio de duplicaciones sucesivas, que tuvieron lugar con el paso del tiempo, de un gen ancestral del que se deriva también la mioglobina. El origen común de las globinas se puede reconocer por la gran semejanza que existe entre las secuencias de aminoácidos de las distintas cadenas. Las diferencias entre esas cadenas se deben a mutaciones que reemplazan un aminoácido por otro. Pero además han tenido lugar aumentos y disminuciones del número de aminoácidos en cada cadena. Así, la mioglobina humana consta de 153 aminoácidos, la cadena α tiene 141 aminoácidos y las cadenas β, γ y δ constan de 141 aminoácidos cada una.

6.4 Equilibrio genético

La variación genética de una población se reordena en cada generación a través del proceso de reproducción sexual. Durante la formación de los gametos (óvulos y espermatozoides), los cromosomas heredados de los dos progenitores se recombinan entre sí, de manera que, como ya hemos dicho, cada gameto cuenta con unos genes recibidos del pa-

Caja 1.20 La ley de Hardy-Weinberg

En un gen con dos alelos, representados por *A* y *a,* hay tres posibles genotipos: *AA, Aa* y *aa*. Si las frecuencias de los dos alelos son *p* y *q,* respectivamente, la frecuencia de equilibrio de los tres genotipos viene dada por: $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$. Es decir, la frecuencia de *AA* es p^2, la de *Aa* es $2pq$, y la de *aa* es q^2. Por ejemplo, uno de los genes que determinan grupos sanguíneos tiene dos alelos, *M* y *N*. Si las frecuencias de los alelos *M* y *N* son 0,461 y 0,539, las frecuencias de los correspondientes grupos sanguíneos son *MM* $0{,}461^2 = 0{,}213$, *MN* $2 \times 0{,}461 \times 0{,}539 = 0{,}497$ y *NN* $0{,}539^2 = 0{,}290$.

Las frecuencias de los genotipos se calculan de la misma manera para cualquier número de alelos. Si hay tres alelos con frecuencias *x, y, z,* las frecuencias de los seis genotipos correspondientes se obtienen mediante la formula $(x + y + z)^2$. Por ejemplo, los grupos sanguíneos ABO están determinados por tres alelos, *A, B* y *O*. Si la frecuencia del alelo *A* es $x = 0{,}30$, la frecuencia de equilibrio del genotipo *AA* será $x^2 = 0{,}09$.

dre y otros de la madre. Pero la reorganización continua de los genes no cambia por sí misma su frecuencia en la población. Este principio está formulado en la ley del equilibrio genético, conocida como la ley de Hardy-Weinberg, que describe por medio de una ecuación algebraica sencilla la frecuencia de los genotipos individuales en función de la frecuencia de los alelos.

Las frecuencias de equilibrio dependen de que el apareamiento se produzca al azar; esto es, que la probabilidad de que un tipo particular de apareamiento sea el producto de la frecuencia de los genotipos de los dos individuos apareados. Por ejemplo, la probabilidad de que una hembra *AA* se cruce con un macho *aa* debe ser p^2q^2, o sea p^2 —la frecuencia de *AA*— multiplicado por q^2 —la frecuencia de *aa*. El apareamiento aleatorio es un supuesto razonable con respecto a la mayoría de los genes, puesto que los individuos (sean o no humanos) no escogen su pareja en función de cuál es su genotipo (por ejemplo, en función de su grupo sanguíneo). Pero existen características genéticas que influyen, tanto en los seres humanos como en otros organismos, en la selección de pareja dando lugar a selección sexual (véase más adelante).

La ley de Hardy-Weinberg desempeña en la genética de poblaciones un papel similar al que tiene la primera ley de Newton en la física. Ésta sostiene que un cuerpo permanece en reposo o se mueve con movimiento uniforme en tanto que no actué ninguna fuerza externa sobre él. De hecho, siempre existen fuerzas externas actuando sobre los cuerpos físicos pero la primera ley de Newton proporciona el punto de partida. De manera similar, los organismos están sujetos a mutación, selección y otros procesos que cambian sus frecuencias génicas, pero los efectos de estos procesos pueden ser medidos usando la ley de Hardy-Weinberg como punto de partida para hacer los cálculos apropiados.

Los procesos básicos que cambian las frecuencias génicas son la mutación, la migración, la deriva genética y la selección natural.

6.4.1 Mutación

El proceso de mutación cambia las frecuencias génicas muy lentamente debido a que las tasas de mutación son bajas. Las frecuencias alélicas no están determinadas por la incidencia de las mutaciones sino por la interacción entre mutación y selección. Esta última tiene consecuencias más importantes que la primera tanto respecto de la dirección como de la magnitud de los cambios genéticos.

6.4.2 Migración

Los animales emigran de una localidad a otra. En las plantas, polen y semillas son

Tabla 1.2 Frecuencia de alelos para genes humanos que determinan grupos sanguíneos

Gen	*Alelo*	*Caucásicos*	*Africanos*	*Asiáticos*
ABO	*A*	0,24	0,19	0,27
	B	0,06	0,16	0,17
	O	0,70	0,65	0,56
Duffy	Fy^a	0,41	0,06	0,90
	Fy^b	0,59	0,94	0,10
MN	*M*	0,54	0,58	0,53
	N	0,46	0,42	0,47
Rh	Rh^+	0,62	0,70	0,95
	Rh^-	0,38	0,30	0,05

transportados por el viento y los animales. La «migración» en el sentido genético implica que los organismos que van de un lugar a otro (o sus gametos o semillas) se entrecruzan con los individuos de la población existente en el lugar al que llegan. La migración se conoce como «flujo genético» por eso mismo, porque implica una mezcla de genes de poblaciones diferentes. El flujo genético no cambia de por sí las frecuencias génicas de la especie como una totalidad; lo que cambian son las frecuencias génicas en una localidad dada si las frecuencias de los emigrantes y de los residentes no son iguales. Es un fenómeno que ha afectado y sigue afectando de manera importante a la evolución de la especie humana.

6.4.3 Deriva genética

Las frecuencias génicas pueden cambiar por razones puramente aleatorias, proceso que se conoce como «deriva genética». Debido a que cualquier población consta de un número finito de individuos, la frecuencia de un gen puede cambiar de una generación a otra a consecuencia de errores de muestreo. La razón es siempre en esencia la misma: el azar, que hace posible —por utilizar un ejemplo con el que estamos familiarizados— que cuando se tira una moneda al aire un número limitado de veces, pongamos 100, salga cara en más de 50 de los casos. La magnitud de los cambios de frecuencia génica debidos a deriva genética está inversamente relacionada con el tamaño

Caja 1.21 Tamaño eficaz de población

El tamaño eficaz de una población se define por el número de individuos que dejan descendientes, dado que sólo los individuos reproductores transmiten sus genes a la generación siguiente. En los humanos se calcula que el tamaño efectivo de una población es aproximadamente un tercio del número total de individuos que viven en un momento dado. Los efectos de la deriva genética son normalmente pequeños de una generación a otra pero, sobre muchas generaciones, pueden llegar a ser importantes. Si no hubiera otros procesos de cambio evolutivo (tales como selección natural y mutación), las poblaciones llegarían a la postre a tener un solo alelo de cada gen, aunque si la población es numerosa se tardarían muchísimas generaciones en alcanzar ese resultado.

Caja 1.22 Selección natural

Darwin utilizó estas palabras para caracterizar el proceso que había descubierto:

«Viendo que indudablemente se han presentado variaciones útiles al hombre, ¿puede acaso dudarse de que del mismo modo aparezcan otras que sean útiles a los organismos mismos, en su grande y compleja batalla por la vida, en el transcurso de las generaciones? Si esto ocurre, ¿podemos dudar—recordando que nacen muchos más individuos de los que acaso pueden sobrevivir—que los individuos que tienen ventaja, por ligera que sea, sobre otros tendrán más probabilidades de sobrevivir y reproducir su especie? Y al contrario, podemos estar seguros de que toda variación perjudicial, por poco que lo sea, será rigurosamente eliminada. Esta conservación de las diferencias y variaciones favorables a los individuos y la destrucción de las que son perjudiciales, es lo que yo he llamado selección natural».

Darwin, 1859, cap. IV.

de la población; cuanto mayor sea el número de individuos, menor será el efecto de la deriva genética —tirando millones de veces la moneda al aire es de esperar que la proporción de caras obtenidas se aproxime al 50%.

Una situación en la que la deriva genética puede tener importantes consecuencias evolutivas se da cuando una población se establece a partir de muy pocos colonizadores (en una isla, por ejemplo); un fenómeno llamado «efecto fundador». Las variaciones fortuitas en las frecuencias alélicas similares a las debidas al efecto fundador tienden a aparecer siempre que las poblaciones pasan a través de un cuello de botella, es decir, reducen de forma considerable su número —fenómeno equivalente al del efecto fundador. En la humanidad primitiva, las tribus eran frecuentemente diezmadas a causa de diversas calamidades y, aunque se recobrasen a la larga gracias a los supervivientes, se producía una deriva genética porque la población recuperaba su número a partir de pocos individuos. Las diferencias entre las poblaciones humanas en la frecuencia de algunos genes, como los que determinan los grupos sanguíneos ABO, parecen ser, al menos en parte, el resultado de los cuellos de botella por los que pasaron las poblaciones humanas primitivas.

7. La selección natural

La selección natural se refiere, en términos genéticos, a la reproducción diferencial de genes que favorecen la adaptación de sus portadores al entorno. Ya hemos explicado por qué la selección natural promueve la adaptación de los organismos al ambiente en que viven. Cualquier mutación que aumente la probabilidad de que el organismo sobreviva y se reproduzca, aumentará en frecuencia en las siguientes generaciones, precisamente porque los organismos portadores de tales variantes dejarán más descendientes que los que carecen de ellas. Lo que cuenta es el número de descendientes, por lo que es posible describir el proceso en términos de eficacia reproductiva (o aptitud, llamada *fitness* en inglés) aun cuando varios otros componentes entren en juego —para reproducirse hay que sobrevivir, encontrar pareja y ser fértil.

¿Cuáles son los genes que favorecen la eficacia reproductiva? Precisamente aquellos que son útiles para la supervivencia, es decir, los que ayudan a percibir el entorno —como los sentidos corporales—, conseguir y procesar alimentos, tolerar la temperatura, evitar predadores y otras características que se conocen con el nombre general de «adaptación» a las circunstancias en que vive el organismo.

La mutación, la migración y la deriva genética son procesos aleatorios respecto a la

Caja 1.23 ¿Es redundante la idea de la selección natural?

Enunciada de esta forma, y si no atendiésemos a más variables, la selección natural parece ser una especie de formulación redundante: sobreviven los organismos que sobreviven. Pero la teoría de la evolución por selección natural aborda la explicación de los distintos mecanismos que intervienen en el proceso, mecanismos que iremos viendo a lo largo del libro. Además, al observar repetidamente el número de supervivientes (o de descendientes) de individuos con genes o genotipos diferentes es posible estimar la probabilidad de supervivencia (o de reproducción) de cada uno de ellos *(fitness* o aptitud biológica), lo cual nos permite estimar los cambios genéticos que ocurrirán a través de las generaciones (véase más adelante).

adaptación: se producen al margen de las consecuencias que dichos cambios puedan tener en la adaptación al ambiente y en la eficacia reproductiva del organismo. Si fueran esos los únicos procesos del cambio evolutivo, la organización de los seres vivos se desintegraría poco a poco. Los efectos de tales acontecimientos serían análogos a los que produciría un mecánico cambiando partes de un motor al azar, sin preocuparse de la manera como afectan a cada parte en la máquina. La selección natural revisa, por así decirlo, de forma continua los efectos desorganizadores de la mutación y de otros procesos, asegurando que los cambios que persisten son aquellos que favorecen a sus portadores.

La selección natural da cuenta no sólo de la preservación y mejora de la organización de los seres vivos, sino también de su diversidad. En diferentes localidades o en circunstancias distintas, la selección natural apoya diferentes caracteres, justo aquellos que hacen que el organismo esté mejor adaptado a las condiciones particulares de su forma de vida, ya sea en el agua, la tierra o el aire, sea pastando o cazando, sea en forma de gusano, de cangrejo o de árbol.

7.1 Aptitud biológica

El parámetro usado para medir los efectos de la selección natural es, como hemos dicho, la *fitness* o «aptitud biológica» (se usan también, con el mismo sentido técnico, las palabras «adecuación» o «eficacia»). La aptitud biológica puede ser expresada como un valor absoluto —el número de descendientes de los portadores de un genotipo dado— o como un valor relativo. Consideremos una población en la que existen tres genotipos: *AA, AB* y *BB*. Asumamos que en promedio cada individuo *AA* y cada *AB* producen un descendiente, mientras que cada individuo *BB* produce dos. El número promedio de descendientes dejado por cada genotipo sirve de medida de la aptitud absoluta de ese genotipo y se utiliza para calcular los cambios en la frecuencia génica que tendrán lugar a través de las generaciones.

Desde el punto de vista matemático es más conveniente hacer los cálculos usando valores de aptitud relativos en vez de absolutos. La aptitud relativa se representa con la letra *w*. Es común asignar el valor de uno al genotipo con la aptitud reproductiva más alta y calcular las demás aptitudes relativas proporcio-

Caja 1.24 Coeficiente de selección

Una medida relacionada con la aptitud es el coeficiente de selección, representado con la letra *s,* que mide la reducción en aptitud: $s = 1 - w$, donde *w* en la aptitud relativa.

Figura 1.13 Un ejemplo de enana acondroplásica aparece en *Las meninas,* de Velázquez (Museo del Prado). La mujer que figura detrás del perro en la esquina derecha del primer plano del cuadro.

nalmente. En el ejemplo anterior la aptitud relativa del genotipo *BB* será $w = 1$ y la de cada uno de los otros dos genotipos será $w = 0{,}5$.

Supongamos ahora que los homocigóticos *BB* tienen menor aptitud que los otros dos genotipos, *AA* y *AB*. Se trata de la situación habitual en muchas enfermedades humanas, como la fenilcetonuria y la anemia falciforme, con base genética: los heterocigóticos y los homocigóticos para el alelo normal tienen igual aptitud, más alta que la del homocigoto para el alelo deletéreo. Es evidente que si los individuos *BB* dejan menos descendientes que los otros, la frecuencia del alelo *B* se reducirá poco a poco hasta ser eliminado. El ritmo en que habrá de desaparecer es más rápido cuando el coeficiente de selección es total; es decir, cuando los individuos *BB* no dejan ningún descendiente —como sucede en el caso de una enfermedad fatal, al estilo de la PKU, que cuando no es tratada lleva a la muerte antes de la adolescencia. Aunque es necesario tener en cuenta que, debido a la posible aparición de nuevas mutaciones, la eliminación de un gen deletéreo nunca es completa.

Una anormalidad humana causada por un alelo deletéreo dominante es la acondroplasia. Debido a un crecimiento anormal de los huesos largos, los acondroplásicos tienen piernas cortas y a veces deformes y el cráneo abombado.

La tasa de mutación del alelo normal al alelo de acondroplasia es alrededor de $u = 0{,}00005$, es decir, cinco por 100.000. Los acondroplásicos se reproducen con una aptitud del 20% de los individuos normales; es decir, $s = 0{,}8$. La frecuencia de equilibrio del alelo puede ser calculada como u/s, o algo más de seis de cada 100.000 genes, o 12 de cada 100.000 individuos —puesto que hay dos genes en cada individuo normal, pero sólo uno defectivo en los individuos acondroplásicos.

En muchos casos los heterocigóticos tienen una aptitud mayor que los homocigóticos, sea para uno u otro alelo. Esta situación, conocida como heterosis o sobredominancia, conduce a la coexistencia estable de ambos alelos en la población y, por tanto, contribuye al mantenimiento de la variación genética. Un ejemplo de superioridad heterocigótica es el de la anemia falciforme, debida a un alelo mutante *(S)* en una de las cadenas de la hemoglobina. El alelo *S* provoca la sustitución del sexto aminoácido —que normalmente es el ácido glutámico— por valina. Este cambio altera las propiedades de la hemoglobina, de manera que los homocigóticos para el gen mutante, *SS,* padecen una fuerte anemia que en la mayoría de los casos lleva a la muerte durante la juventud. Sin embargo, el alelo *S* existe en frecuencias relativamente altas en algunas poblaciones africanas donde es endémica una forma perniciosa de malaria —causada por el parásito *Plasmodium falciparum*. La explicación consiste en que los heterocigóticos, *AS,* son resistentes a la malaria, mientras los homocigóticos, *AA,* no lo son. En regiones en las que la malaria es endémica los heterocigóticos sobreviven

Tabla 1.3 Aptitud biológica de los tres genotipos del gen de la anemia falciforme en una población de Nigeria

	Genotipo			*Total*	*Frecuencia de Hb^S (q)*
	Hb^AHb^A	*$HbAHb^S$*	*Hb^SHb^S*		
1. Número observado	9.365	2.993	29	12.387	
2. Frecuencia observada	0,7560	0,2416	0,0023	1	0,1232
3. Frecuencia esperada	0,7688	0,2169	0,0152	1	0,1232
4. Aptitud absoluta (frecuencia observada/ frecuencia esperada)	0,98	1,12	0,15		
5. Aptitud relativa (aptitud absoluta/1,12)	0,88	1	0,13		

mejor que cualquiera de los dos homocigóticos —que tienen probabilidades altas de morir o de malaria (los *AA*) o de anemia (los *SS*). Esta explicación ha sido confirmada de varias formas. La teoría matemática de la selección natural hace posible calcular el daño que puede atribuirse a la malaria y a la anemia.

7.2 Selección sexual

La atracción entre los sexos es un factor importante en la reproducción. En algunos casos, los machos y las hembras son similares en su tamaño y su forma, excepto por lo que hace a los órganos sexuales y a las características sexuales secundarias, como son las mamas en las hembras de los mamíferos. Sin embargo, hay especies en las que los sexos exhiben un marcado dimorfismo. Ciertas especies de aves y mamíferos cuentan con machos que son a menudo más grandes y fuertes, tienen colores más brillantes o exhiben unos adornos llamativos. Esos rasgos son, en principio, un estorbo para la adaptación: los colores brillantes hacen a los animales más visibles para los depredadores; el largo plumaje del pavo real y del ave del paraíso, o las enormes astas de los venados adultos, son cargas engorrosas en el mejor de los casos.

Darwin sabía que la selección natural no puede actuar en favor de la evolución de caracteres desfavorables, así que ofreció una solución para explicar la presencia de estos caracteres en apariencia perjudiciales que se dan en uno solo de los sexos: la «selección sexual». Hay dos circunstancias generales que conducen a la presencia de selección

Caja 1.25 La resistencia a la malaria

La resistencia de los heterocigóticos a la malaria deriva de las propiedades de la hemoglobina falciforme. Los heterocigóticos producen ambas formas de hemoglobina, normal y falciforme. La hemoglobina normal les permite funcionar normalmente, aunque los heterocigóticos tienden a mostrar más fatiga cuando hacen ejercicios violentos. Por otra parte, el parásito de la malaria, que se multiplica en los glóbulos rojos y se alimenta de la hemoglobina, no prospera bien en los glóbulos rojos que contienen hemoglobina falciforme.

Caja 1.26 Caracteres llamativos

Darwin se manifestó así respecto de los engorros de los caracteres llamativos:

«La selección sexual es menos rigurosa que la selección natural. Ésta tiene efectos de vida o muerte en todas las edades de los individuos ... [Con la selección sexual] el macho de menor éxito no consigue una hembra, o consigue más tarde una retrasada o menos vigorosa, o, si es polígamo, obtiene menos hembras, de manera que deja menos, o menos vigorosos descendientes».

Darwin, 1871, cap. VIII.

sexual. Una es la preferencia de unos determinados individuos por parte de ciertos miembros del sexo opuesto —a menudo son las hembras las que eligen—; la otra es el incremento de fuerza —por lo general entre los machos— que les permite alcanzar un mayor éxito en el apareamiento. Los venados, carneros y toros, por ejemplo, usan sus astas o cuernos en unos enfrentamientos en los que se pone de manifiesto la fuerza de cada contrincante; el macho triunfador tiene mayor éxito a la hora de aparearse con las hembras.

7.3 Altruismo y selección familiar

El altruismo es una forma de comportamiento que beneficia a otros individuos a expensas del que realiza la acción; la aptitud biológica del altruista queda disminuida por tal comportamiento, mientras que los individuos que actúan de forma egoísta se benefician del comportamiento de los altruistas sin ningún costo para ellos. La conducta aparentemente altruista de muchos animales parece, a primera vista, incompatible con la teoría de la selección natural. Cabe esperar, a primera vista, que la selección natural favorezca el comportamiento egoísta y elimine el altruismo. Pero la validez de esta conclusión no es tan definitiva cuando se observa que los beneficiarios del comportamiento altruista suelen ser parientes del altruista y llevan, al menos en parte, los mismos genes, incluidos los que promueven el propio comportamiento altruista. El altruismo puede evolucionar por medio de la llamada «selección familiar», que es simplemente un tipo de selección natural en la que se toma en cuenta a los parientes al evaluar la aptitud biológica, cosa que equivale a plantear la selección de genes y no de individuos. La selección natural favorece aquellos genes que incrementan el éxito reproductivo en sus portadores pero no es necesario que el aumento reproductivo tenga lugar en todos los individuos que llevan el gen. Es suficiente con que los portadores del gen se reproduzcan, en promedio, con más éxito que los portadores de genes alternativos.

Merece señalar al respecto que en la reproducción diploide —la más común en especies sexuales— un individuo comparte la mitad de sus genes con cada uno de sus hijos, de manera que un gen que promueve el altruismo parental será en teoría seleccionado si el costo del comportamiento altruista del padre o de la madre a favor de cada hijo es menos de la mitad de los beneficios que recibe el hijo. Un gen altruista con tales consecuencias aumentará su frecuencia a través de las generaciones a costa de genes alternativos que no promuevan tal comportamiento.

La selección familiar se aplica también a otras situaciones de altruismo; en general a todas aquellas en que la energía invertida, o el riesgo corrido por un individuo, son compensados en exceso por los beneficios conseguidos al aumentar la eficacia de sus parientes. Cuanto más cercana sea la relación de parentesco entre los beneficiarios y el altruista, y más grande el número de beneficiarios, más alto será el riesgo y el esfuerzo que el

altruista puede invertir y, al final, salir genéticamente beneficiado.

Los individuos que viven juntos en una manada o rebaño están por lo común emparentados y, por ello, no es sorprendente que se comporten con frecuencia de forma altruista. Las cebras adultas, por ejemplo, se enfrentan a un depredador atacante para proteger a los jóvenes de la manada, en lugar de huir para protegerse ellas mismas. El riesgo que los adultos corren es menor, en conjunto, que los beneficios que reciben genéticamente al proteger a las crías indefensas.

El comportamiento altruista se da a veces entre individuos que no están emparentados entre sí. En estos casos lo que existe es un comportamiento recíproco cuyo costo es pequeño y está compensado por los beneficios que un individuo recibe del comportamiento solidario de sus vecinos. El altruismo recíproco se da por ejemplo entre chimpancés que se limpian la piel entre sí en busca de piojos y otras plagas.

2. Taxonomía: la clasificación de los seres vivos

La taxonomía se ocupa de la clasificación de los organismos en función de sus similitudes y diferencias. Éstas son a menudo morfológicas; en la Grecia clásica Aristóteles y otros autores clasificaban ya los organismos (y también los objetos inanimados) de acuerdo con una jerarquía basada en grados de semejanza entre sus formas. El sistema aristotélico de clasificación fue desarrollado por Porfirio y siglos más tarde por algunos filósofos y naturalistas medievales, entre los que destaca san Alberto Magno en el siglo XIII. Pero los fundamentos del sistema moderno de clasificación de organismos fueron formulados en el siglo XVIII por el naturalista sueco Carolus Linnaeus (1735) en su libro *Systema naturae* (véase figura 2.1). Ese texto, que comenzó siendo apenas un panfleto, fue reeditándose y ampliándose hasta constituir un volumen considerable. La décima y definitiva edición, de 1758, es la que sirve de referencia histórica hoy para la taxonomía.

Figura 2.1 Carolus Linnaeus (Carl von Linné) (1707-1778).

1. Taxonomía linneana

La jerarquía taxonómica de Linneo se basa en la idea de agrupar los organismos según el grado de sus semejanzas. En el sistema de clasificación linneano existen diferentes categorías que van constituyendo grupos cada vez más generales, de forma que las especies se agrupan en géneros, los géneros en familias, las familias en órdenes, los órdenes en clases, las clases en tipos (*filum,* plural *fila*) y, por último, los tipos en reinos. Existen otras cate-

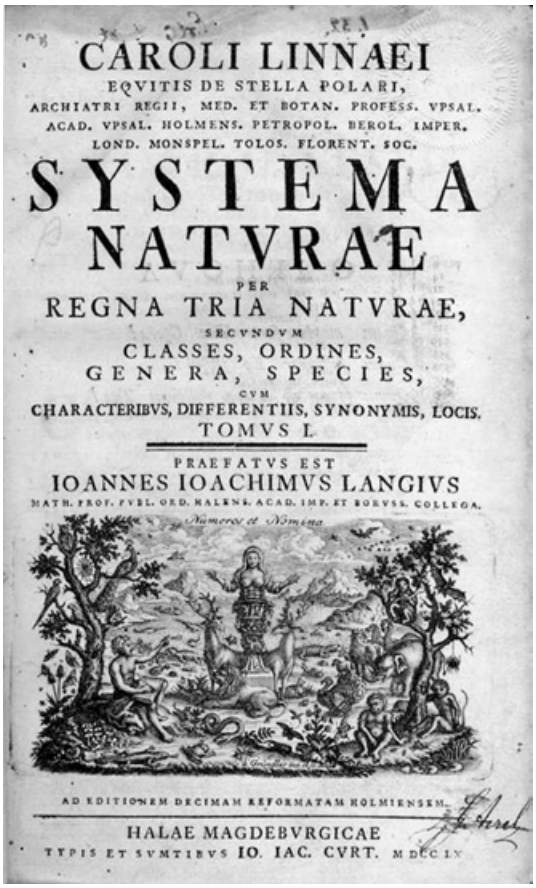

CAROLI LINNAEI
EQVITIS DE STELLA POLARI,
ARCHIATRI REGII, MED. ET BOTAN. PROFESS. VPSAL.
ACAD. VPSAL. HOLMENS. PETROPOL. BEROL. IMPER.
LOND. MONSPEL. TOLOS. FLORENT. SOC.
SYSTEMA
NATVRAE
PER
REGNA TRIA NATVRAE,
SECVNDVM
CLASSES, ORDINES,
GENERA, SPECIES,
CVM
CHARACTERIBVS, DIFFERENTIIS, SYNONYMIS, LOCIS.
TOMVS I.
PRAEFATVS EST
IOANNES IOACHIMVS LANGIVS
MATH. PROF. PVBL. ORD. HALENS. ACAD. IMP. ET BORVSS. COLLEGA.
Numero et Nomina
AD EDITIONEM DECIMAM REFORMATAM HOLMIENSEM.
HALAE MAGDEBVRGICAE
TYPIS ET SVMTIBVS IO. IAC. CVRT. M DCC LX

Figura 2.2 Los orígenes de la taxonomía actual. Carolus Linnaeus (Carl von Linné) propuso el sistema de clasificación de los organismos mediante un doble nombre: género y especie.

gorías intermedias, como la de tribu —entre género y familia—, que usaremos aquí.

Dentro de una categoría, cada taxón (plural: taxa) corresponde a un ser vivo en particular. Así, el taxón correspondiente a los humanos en cuanto al género y la especie (escritos siempre en latín y en cursiva) es *Homo sapiens*. Pero si vamos ascendiendo en rango, a los *Homo sapiens* nos corresponde la tribu «Hominini», la familia «Hominidae», el orden «Primate», la clase «Mamífero», el filum «Cordado» y el reino «Metazoo» (véase tabla 2.1).

Linneo utilizó la jerarquía basada en semejanzas para clasificar los organismos, pero sin dar una explicación científica del porqué. Hacia finales del siglo XVIII y principios del XIX, el biólogo francés Jean-Baptiste Lamarck dedicó gran parte de su trabajo a la clasificación sistemática de los organismos, pero además trató de encontrar una explicación a la jerarquía basada en semejanzas.

La teoría moderna de la evolución brinda una explicación causal de las similitudes entre los seres vivos. Los organismos evolucionan por un proceso de descendencia con modificaciones. Los cambios, y por tanto las diferencias, se acumulan generación tras generación. Así que cuanto más reciente sea el último ancestro común, menor será la diferencia acumulada entre dos especies. Eso es lo mismo que decir que las semejanzas en forma y función reflejan la proximidad filogenética.

Las afinidades filogenéticas pueden inferirse, hasta cierto punto, a partir de los grados de semejanza. Tal es el principio en el que se basa la reconstrucción de las relaciones filogenéticas a partir de los análisis comparados entre organismos vivientes mediante estudios de anatomía, taxonomía, embriología, biología molecular, biogeografía o cualquier otra disciplina biológica.

2. Homología y analogía

La reconstrucción de las filogenias encuentra problemas diversos, incluso si no tenemos en cuenta la falta de información que, por cierto, suele darse. Por ejemplo, es preciso distinguir entre la semejanza evolutiva y la semejanza casual, expresadas mediante los conceptos de homología y analogía.

La homología fue definida por el biólogo Richard Owen (1843) como «el mismo órgano en diferentes animales en cada variedad de forma o función». Se da una homología cuando las semejanzas entre dos caracteres —como los brazos del hombre y las patas delanteras del perro— reflejan la presencia de

Tabla 2.1 Clasificación de diferentes animales. Las categorías son los tipos de etiqueta que usamos para clasificar (especie, género, familia, orden, clase, filum y reino). Podrían compararse a los distintos cajones, desde el más detallado al más amplio, en que colocamos los organismos. Los taxa son las distintas etiquetas que, correspondientes a un organismo en particular, metemos en cada uno de esos cajones

Categoría	*Humano*	*León*	*Mosquito*
Reino	Metazoos	Metazoos	Metazoos
Filum	Cordados	Cordados	Artrópodos
Clase	Mamíferos	Mamíferos	Insectos
Orden	Primates	Carnívoros	Dípteros
Familia	Homínidos	Félidos	Culícidos
Tribu	Hominini	Felini	Culicini
Género	*Homo*	*Felis*	*Culex*
Especie	*H. sapiens*	*F. leo*	*C. pipiens*

las mismas características en un antepasado común del que las dos especies actuales las han heredado —los huesos y músculos y su configuración y posición relativa. La analogía —también llamada «rasgo análogo» u «homoplasia»— se refiere, por el contrario, a las aparentes coincidencias morfológicas originadas por separado en distintos linajes como consecuencia de cumplir en ellos funciones semejantes. Así, las alas de los murciélagos, de las aves y de las mariposas son análogas; no se trata de estructuras heredadas de un antepasado común que ya tenía alas, sino que han evolucionado por separado en cada linaje como adaptaciones al vuelo.

Una manera práctica de distinguir entre homología y analogía consiste en comprobar que la homología implica una semejanza en detalle, como sucede, por ejemplo, con cada uno de los huesos y músculos de patas y brazos en los primates, mientras que la analogía implica unas semejanzas globales de configuración. De esa forma, las alas de las mariposas son, igual que las de las águilas y los murciélagos, superficies amplias pero delgadas; un parecido que desaparece al entrar en los detalles de organización y composición —los componentes de las alas de lepidópteros, aves y mamíferos son muy distintos (véase caja 2.1 Homología y analogía).

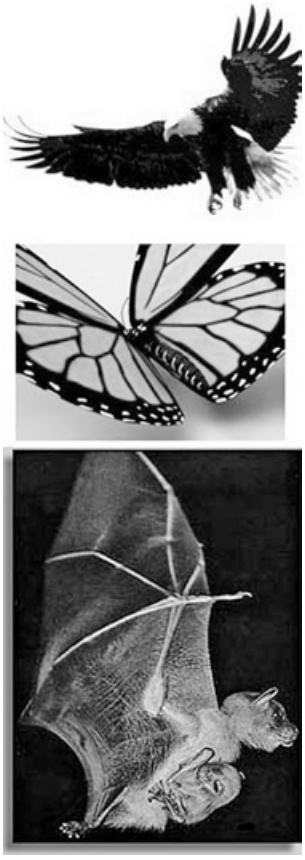
3. El concepto taxonómico de especie

Agrupar los organismos en diferentes categorías tiene un objetivo que podríamos calificar como nominalista, de interés sólo taxonómico: el de ordenar la diversidad de los seres vivos en conjuntos de fácil manejo. Los pasos necesarios para alcanzar una clasificación de ese estilo no dependen del hecho de estar estudiando seres vivos. Podría ser útil también para clasificar cerámicas, libros o coches y bastaría para ello con indicar cuáles son los rasgos distintivos a tomar en consideración a la hora de distribuir las unidades.

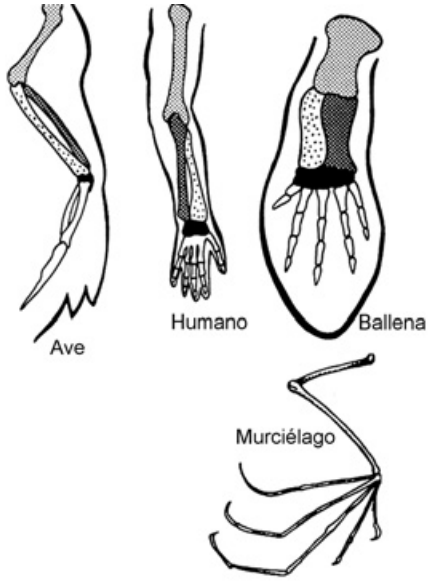
En cada caso es necesario proporcionar los rasgos distintivos que justifican la agregación. Linneo (1735) al definir el orden de los primates como seres que tienen dos mamas pectorales y cuatro incisivos superiores paralelos, siguió ese criterio: el de proporcionar los rasgos distintivos que justifican agrupar ciertas especies, géneros y familias como primates (aunque hoy no incluyamos en ese orden, como hizo Linneo, a animales como los murciélagos).

Una taxonomía sólo nominalista, que carezca de un criterio objetivo a la hora de asignar ejemplares a cada taxón, está sujeta a

Caja 2.1 Homología y analogía



(A)



(B)

Las alas de animales muy distintos realizan la misma función pero han evolucionado independientemente en diferentes linajes (como las alas de las mariposas, las aves y los murciélagos). Así, son rasgos parecidos (A) a causa de que cumplen funciones similares para el vuelo: se trata de rasgos análogos u homoplasias.

Pero si se analizan los huesos de las extremidades anteriores, los de distintos mamíferos son similares en las manos, con varios dedos (como sucede con los humanos, las ballenas y los murciélagos), aunque realicen funciones diferentes. Se trata de rasgos homólogos porque la organización estructural ha sido heredada de un ancestro común. Algunas partes de un órgano pueden ser análogas en un sentido y homólogas en otro. En la figura (A) las patas de murciélagos y aves son análogas en su función, ya que las alas evolucionaron de forma independiente. Pero son homólogas en cuanto a la estructura subyacente de los huesos. Aves y mamíferos la heredaron del ancestro reptiliano común (B).

El ejemplo dado reúne en realidad dos tipos distintos de convergencia casual. Se conoce como «analogía» en sentido estricto la modificación convergente —azarosa— que lleva a dos estructuras similares a partir de rasgos anteriores no homólogos. Son «análogas» las alas de insectos y aves. «Homoiología», por su parte, es la modificación convergente, y por tanto también azarosa, realizada en paralelo y por separado en dos linajes, pero a partir de rasgos que en su origen eran homólogos. Son «homoiólogas» las alas de aves y murciélagos. En adelante y salvo que sea necesario englobaremos ambos tipos de convergencia en el concepto de «analogía», «rasgo análogo» u «homoplasia» entendido en un sentido amplio. Véase más adelante la distinción entre homoplasias por convergencia y por paralelismo.

Caja 2.2 Teorías de clasificación

A partir de 1950 surgieron dos teorías nuevas de clasificación llamadas «fenética», o taxonomía numérica, y «cladística». La clasificación fenética depende de las semejanzas, pero no juzgadas subjetivamente sino mediante la formulación de algoritmos numéricos en los que cada carácter puede tomar dos estados, «presente» o «ausente» (ya sea un carácter morfológico como el pulgar, o un aminoácido en una proteína particular como la hemoglobina). Cada carácter recibe un cero o un uno en la especie (o en los taxa de categoría más alta, como géneros, familias o clases) y se determina así el grado de afinidad fenética que existe entre los diversos taxa. Ésta no refleja de manera necesaria la afinidad evolutiva; se limita a indicar que la morfología de dos organismos es más o menos próxima sin entrar en la cuestión del porqué. La cladística procede de otra manera; más adelante indicaremos cuál.

grandes dudas e indefiniciones. Basta con comparar los diferentes modelos actuales del linaje humano para comprobarlo: numerosos taxa están bajo sospecha, como veremos más adelante. Pero ¿disponemos de un concepto de especie capaz de ir más allá del nominalismo?

4. Conceptos biológico y evolutivo de especie

La especie es sin duda alguna una de las herramientas heurísticas más potentes de las ciencias de la vida. Pero su uso generalizado en múltiples disciplinas desde la microbiología a la paleontología, que disponen de distintas necesidades de estudio, técnicas observacionales y evidencias empíricas, lleva a que exista una dispersión absoluta respecto del concepto de «especie» empleado. Ramón Rosselló-Mora (2003) indicó que existen más de 22 conceptos diferentes. Por si estamos dispuestos a aceptar un reduccionismo importante, los conceptos de especie evolutiva y de especie fenética o polifilética tienen un uso universal.

Una «especie de uso universal» es de muy poca utilidad dentro de cada ciencia en particular. Si hablamos de la paleontología y, en especial, de la paleoantropología —para desechar exigencias derivadas del estudio de microorganismos y plantas—, lo que se necesita es un concepto de especie que sirva para explicar de qué forma se produjo la evolución por selección natural de los homininos o, todo lo más, de los primates. Los dos más utilizados parecen entrar en conflicto: el concepto biológico de especie (BSC) debido a Theodosius Dobzhansky (1935; 1937) y desarrollado por Ernst Mayr (1942; 1963; 1970), y el concepto evolutivo de especie (ESC), propuesto en su formulación más conocida por Edward Wiley (1978) al replantear las propuestas de Simpson (1951). Sus respectivas definiciones más usuales son:

- BSC: «[...] una especie es un grupo de poblaciones naturales que se cruzan, reproductivamente aislado de otros grupos semejantes» (Mayr, 1969).
- ESC: «[...] una especie es un linaje de poblaciones de ancestros-descendientes que mantiene su identidad respecto de otros linajes semejantes y que tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico» (Wiley, 1978).

La principal diferencia que se da entre esos dos conceptos es la introducción de la variable «tiempo» en el ESC. El ESC permite las cronoespecies —como tramos dentro de un linaje anagenético—, mientras que el BSC sólo puede considerarlas en términos hipotéticos dando por supuesto que, si dos cronoespecies separadas por el tiempo fuesen coetáneas, cumplirían con las condiciones de comunidad reproductiva.

El problema con el que nos enfrentamos al intentar hacer compatibles BSC y ESC no es ontológico; es epistemológico. La selección

Caja 2.3 Linaje anagenético

Un linaje anagenético es el que evoluciona sin ramificarse. Hasta tal punto es significativo el aislamiento a la hora de hablar de especies que algunos filósofos de la ciencia entre los que se encuentran David Hull (1977) y Michael Ghiselin (1987) han planteado que las especies deben tener la consideración ontológica de «individuos» —igual que sucede con los organismos—: nacen, cambian y desaparecen extinguiéndose en un tiempo determinado. Cada una de ellas es distinguible de las que la rodean y no puede reducirse a ellas. Desde ese punto de vista, y aunque el concepto de especie se utilice con fines taxonómicos, no sería lo mismo agrupar especies que agrupar libros o automóviles. Así, las cronoespecies podrían considerarse como un organismo-madre que da lugar a un organismo-hijo.

natural sólo actúa si existe diversidad, tanto en los casos intraespecíficos (inicialmente los más importantes) como interespecíficos (de gran trascendencia cuando se produce un cambio ambiental y/o una dispersión). La diversidad de especies se genera por la acumulación diferencial de cambios, ya sea simpátrica o alopátrica, entre dos poblaciones. La suma de cambios debidos al funcionamiento de los mecanismos de reproducción y herencia no se compartirán entre una y otra población siempre que éstas no se crucen. Y esto puede suceder: (i) a causa de la aparición de mecanismos de aislamiento reproductivo entre poblaciones simpátricas, que son el fundamento del BSC, o bien (ii) por la separación de hecho —ya se deba al aislamiento geográfico propio de las especies alopátricas o al temporal que se da entre poblaciones de distintas épocas—, contemplada en el ESC. En el segundo caso, el hecho de que esas poblaciones separadas pertenezcan o no a la misma especie biológica es, en realidad, irrelevante. Lo cierto es que no se hibridarán.

La paleoantropología ha dedicado miles de páginas a la discusión acerca de si dos taxa son o no reducibles a la misma especie. Esa cuestión aparece a menudo cuando se propone un nuevo taxón (por ejemplo, *Australopithecus afarensis* vs. *Australopithecus africanus; Homo habilis* vs. *Australopithecus africanus*) pero también surge a través de trabajos de revisión taxonómica (por ejemplo, *Homo rudolfensis* vs. *Homo habilis; Homo erectus* vs. *Homo ergaster*). En muchos de los casos se deja de lado la cuestión esencial de que lo importante es el proceso filogenético que queda más allá de los planteamientos nominalistas. Y a tal respecto resulta necesario entender que las cosas no cambiarían en absoluto si dos taxa propuestos pertenecen en realidad a dos poblaciones con aislamiento reproductivo efectivo (con lo que entrarían de manera legítima en el BSC), o si se trata de dos poblaciones que se han mantenido separadas por otras causas (verdaderas especies sólo en términos del ESC) (Cela Conde y Nadal, 2012).

Caja 2.4 El «Árbol de la Vida»

Como ha planteado Joel Velasco (2008), el «Árbol de la Vida» —la representación esquemática de los procesos filogenéticos— tiene la forma que tiene al margen del concepto de especie que nos planteemos manejar. Eso es cierto, pero también lo es que ese Árbol de la Vida resulta inabordable de forma directa y, por tanto, la representación que hacemos de él no es independiente de los conceptos utilizados para construir el esquema. Por otra parte, las poblaciones fósiles fueron en algún momento poblaciones vivas sometidas a las leyes biológicas. El esquema del Árbol de la Vida, aun buscando narrar una historia, ha de ser respetuoso con las exigencias de los mecanismos de reproducción y herencia.

¿Cómo podemos saber si dos poblaciones fósiles han permanecido separadas? Cuando en una población P1 se encuentran rasgos de los que no dispone otra, P2, cabe suponer que P1 y P2 no se cruzaron; es decir, que se mantuvieron separadas. Es esa la circunstancia que más cuenta de cara a entender sus «propias tendencias evolutivas y destino histórico». Como decimos, el aislamiento reproductivo de hecho —se deba o no a los mecanismos de aislamiento propios de la especie— es la clave respecto del proceso filogenético. En la medida en que el tiempo es una variable fundamental para el ESC, y no tiene gran relevancia para el BSC, está claro que carece de sentido discutir en qué medida pueden compatibilizarse BSC y ESC. Serán del todo compatibles si entendemos que de lo que se trata es de constatar la separación de las poblaciones, sea por la razón que fuere.

Una vez que hemos identificado una población que se ha mantenido separada —a la que podemos considerar una especie ESC—, falta por concretar en qué medida mantiene su identidad respecto de otros grupos semejantes. Dicho de otro modo, se trata de decidir si una especie S2 puede ser reducida a otra ya nombrada con anterioridad, S1. Utilizando el concepto biológico de especie, la respuesta se lograría (teóricamente hablando) por medio de un experimento de fecundación cruzada. Si el cruce no da descendencia, o la que da no es fértil, entonces S1 y S2 son especies distintas. Pero con los taxa fósiles a los que se aplica el concepto evolutivo de especie no se dispone de ese recurso y se trata, además, de entender en qué medida una determinada población fósil permaneció separada de otra durante un tiempo largo. Es muy común el utilizar a tal respecto como criterio taxonómico las mediciones morfológicas. Sin embargo, Michael Plavcan y Dana Cope (2001) examinaron los criterios de reconocimiento de especies a través de características métricas, indicando la ausencia de medios precisos para pasar de caracteres morfológicos a especies. Cuando se trata de taxa fósiles, una de las principales dificultades procede de la variabilidad que puede haber dentro de una sola especie. Si es muy alta, puede que dos ejemplares diversos en términos morfológicos pertenezcan a la misma especie. Pues bien, como sostuvieron Plavcan y Cope (2001), no existe un número mágico capaz de identificar cuándo una muestra se compone de una especie o de dos. Veamos algunos métodos que van más allá de una comparación morfológica simple.

5. Técnicas morfométricas avanzadas

Leslie Aiello y colaboradores (2000), entre otros, han estudiado la aplicación de técnicas estadísticas avanzadas (randomización exacta, *exact randomization*) a la morfometría para determinar los límites admisibles de variabilidad en especies fósiles de homínidos. Esas técnicas parten de la diversidad morfológica que existe dentro de una especie determinada de antropoides actuales y comparan luego los resultados obtenidos con las diferencias entre distintos taxa fósiles. Si el método proporcionase conclusiones precisas, sería posible utilizarlas como criterio para decidir si un ejemplar fósil debe asignarse a taxa ya definidos o si procede crear una especie nueva.

El procedimiento de la randomización exacta ha sido utilizado con éxito en distintas ocasiones. Un ejemplo es el de Katerina Har-

Caja 2.5 Randomización

La randomización exacta es una de las varias técnicas morfométricas avanzadas que existen. Para una aproximación a otros métodos, véase Zelditch, Swiderski, Sheets y Fink, 2004.

Caja 2.6 Filogenia del género

Un ejemplo de la utilidad del *processual aproach* está en el estudio de Mark Collard y Bernard Wood (2007) acerca de las homoiologías —un caso particular de homoplasia, como decíamos antes— en el esqueleto. Es una postura extendida la de sostener que las homoiologías son abundantes en los homininos. Pero los resultados del análisis de Collard y Wood (2007) pusieron de manifiesto que no tienen un impacto significativo en el registro fósil.

vati, Stephen Frost y Kieran McNulty (2004), quienes compararon por medio de randomización la distancia morfológica existente entre neandertales y humanos modernos, concluyendo que se trata de dos especies diferentes. Pero existen dos dificultades inherentes a ese método. La primera, indicada por Aiello *et al.* (2000), que las conclusiones cambian si se toma como baremo una especie muy o poco polimórfica. Otro inconveniente estriba en que esta técnica obliga a tener una descripción casi completa de las muestras a analizar. Las especies definidas por medio de unos pocos rasgos no pueden compararse mediante el procedimiento de la randomización.

Un criterio cualitativo para la identificación de especies consiste en la detección de apomorfias, plesiomorfias y homoplasias entre dos o más especímenes. Este criterio es aplicable a muestras incompletas y, así, no resulta excepcional nombrar especies en función de unos pocos restos dentales si se detectan apomorfias conspicuas.

Cómo puede identificarse el carácter de apomorfia, plesiomorfia u homoplasia en ejemplares fósiles es un asunto harto debatido. David Begun (2007) puso de manifiesto que la única forma segura de hacerlo es haber determinado con anterioridad las filogenias de los ejemplares cuyos rasgos quieren compararse. Una forma muy completa de llegar a esas filogenias es por medio del *processual approach* (aproximación por medio de los procesos o aproximación procesal), que consiste en establecer para cada taxa los mecanismos de desarrollo, selección, adaptación, exaptación —rasgos evolucionados bajo ciertas condiciones que, al cambiar éstas, tendrán otro sentido funcional— y cambios azarosos.

Pero ni que decir tiene que un procedimiento así exige mucha más información que la proporcionada por los indicios fósiles escasos y, a menudo, faltos de una tafonomía adecuada. Con el añadido de que la determinación de las filogenias es precisamente el objetivo que se desea alcanzar por medio del examen de apomorfias, homoplasias y plesiomorfias. ¿No estaremos cayendo en un razonamiento circular?

Una posible manera de romperlo es cambiar el nivel del enfoque, determinando la filogenia de los géneros antes de entrar en el detalle de la condición de los rasgos. El *processual approach* tiene una aplicación comparativamente más fácil si hablamos de géneros. Por ejemplo, los análisis inmunológicos permitieron establecer las distancias existentes entre los distintos hominoideos y llegar, por tanto, a la filogenia más probable (Goodman, 1962; 1963; Goodman, Poulik y Poulik, 1960). De hecho, los ejemplos dados por Begun (2007) se refieren a géneros de hominoideos tanto actuales como fósiles.

Disponiendo de una referencia acerca de la filogenia de los géneros, es posible en ocasiones detectar homologías y analogías relativas a las especies y, a partir de ahí, establecer tanto linajes como rangos de variación. Se tiene un ejemplo en la constatación del sentido evolutivo de los rasgos de manos y pies de *Ardipithecus* (Lovejoy, Latimer *et al.,* 2009; Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009; White, Asfaw *et al.,* 2009) respecto del nudilleo de

los simios africanos, que puede hacerse gracias a contar con la filogenia previa de los hominoideos.

6. La identificación molecular de especies

Los avances de la genética molecular han permitido disponer de un método objetivo de identificación de especies: por medio de la distancia genética que existe entre dos taxa. Sólo puede estimarse de una manera directa en el caso de los fósiles si hemos recuperado su material genético, pero cabe utilizar extrapolaciones hipotéticas. Aunque, de manera en apariencia paradójica, la identificación molecular de especies por medio de extrapolaciones conduce a veces a resultados contradictorios.

Darren Curnoe y Alan Thorne (2003) aplicaron la distancia genética existente entre chimpancés y humanos para calcular cuántas especies cabrían en el linaje humano bajo la condición de que se mantengan al menos las distancias moleculares *Pan-Homo*. Sus conclusiones plantearon que *Homo sapiens* sería la única especie presente en los últimos 1,7 m.a. En trabajos posteriores Darren Curnoe matizó esa taxonomía extrema. En un primer momento Curnoe (2008) estableció, con el método de la extrapolación de distancias genéticas, el árbol filogenético que aparece en la figura 2.3. Las especies identificadas como tales coinciden en buena medida con los géneros admitidos en este libro. Más tarde Curnoe (2010) adoptó la postura tradicional de admitir *H. erectus* como una especie válida.

Esos resultados se contradicen con los de los estudios de DNA mitocondrial que Darren Curnoe y Alan Thorne (2003) criticaron y desecharon como indicio válido. Por tanto, no hay una única y compatible «identificación molecular de especies». En tanto que no se lleve a cabo el contraste directo, cabe dudar de los resultados obtenidos midiendo distancias genéticas actuales y usándolas como criterio de identificación de especies fósiles.

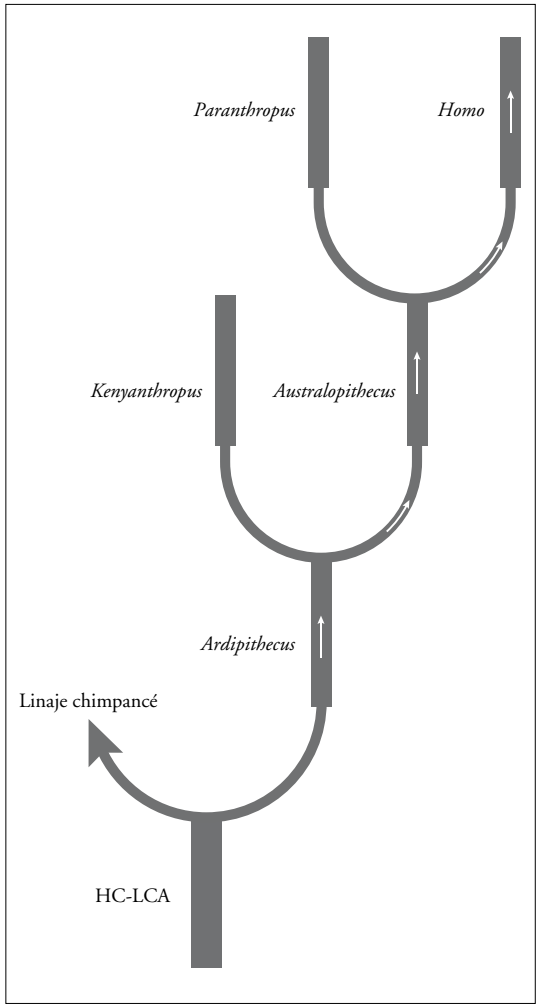


Figura 2.3 Especies del linaje humano deducidas de la distancia molecular existente entre los actuales chimpancés y humanos (Curnoe, 2008).

Reconstruir los linajes de los que proceden las especies actuales es el propósito de cualquier teoría de la filogénesis. Pero la reconstrucción no es sencilla. La mejor solución disponible para clasificar taxa fósiles es la cladística del zoólogo alemán Will Hennig y, como vamos a ver de inmediato, no está libre de dificultades.

7. Cladística

7.1 La propuesta original de Hennig

El sistema de clasificación de Will Hennig (1950; 1966) siguió muy de cerca la propuesta del BSC de Dobzhansky y Mayr, aunque añadiendo la variable del tiempo. Supongamos una especie determinada a la que vamos a llamar «basal» —por ejemplo, *Homo erectus,* que daría lugar a *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. Al tratarse de una especie, forma unidad reproductiva aislada. Pero cuando sus relaciones reproductivas —lo que Hennig llamaba «relaciones tokogenéticas»— llegan a su fin, la especie basal desaparece siendo sustituida por dos nuevos grupos, a los que Hennig llamó «especies hijas» —*H. neanderthalensis* y *H. sapiens,* en el ejemplo anterior. El conjunto que comprende la especie basal y las dos especies hijas —especies hermanas a su vez entre ellas— forma un clado (véase figura 2.4). El momento de la especiación es denominado «nodo». De tal manera las filogenias pueden inferirse sin más que obtener los rasgos de las especies actuales y compararlos con los de las especies fósiles en busca de pruebas de la existencia de ese tipo de especiación por clados y nodos. El diagrama que indica cuáles son los grupos hermanos y en qué nodo se generaron se llama «cladograma».

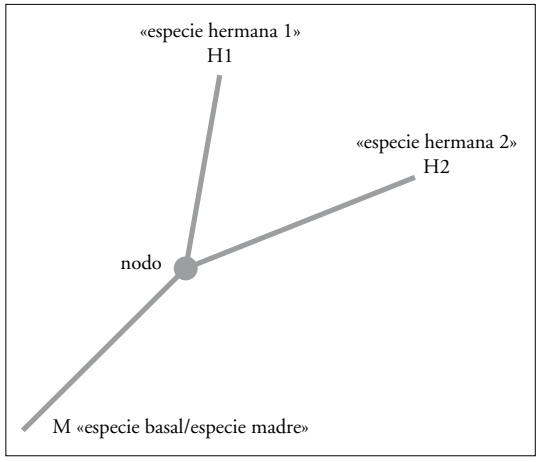


Figura 2.4 La cladística de Henning: una especie madre o especie basal da lugar a dos especies hermanas a la vez que se extingue la especie madre.

Para construir los cladogramas y, en general, poder inferir las relaciones filogenéticas existentes entre distintos taxa, la cladística distingue entre caracteres primitivos (o ancestrales), llamados «plesiomórficos», y caracteres derivados o «apomórficos» que cuando están presentes en dos taxa, son «sinapomórficos» y si sólo lo están en uno, «autapomórficos» (véase figura 2.5). Los caracteres primitivos de cualquier linaje son los que se encontraban ya en sus antecesores. Los caracteres derivados son los nuevos que han aparecido tras el nodo.

La cladística formula reglas precisas para determinar las relaciones filogenéticas. Por ejemplo, establece que las semejanzas basadas en caracteres primitivos (plesiomórficos) no son útiles; sólo los caracteres derivados sirven para ello. Por ejemplo, las glándulas mamarias y el pelo se encuentran en los mamíferos y, por ello, deben agruparse conjuntamente separados de las aves, reptiles y peces. Se trata de un autapomorfismo aparecido en los primeros mamíferos que se convirtió luego en una sinapomorfia de todos los

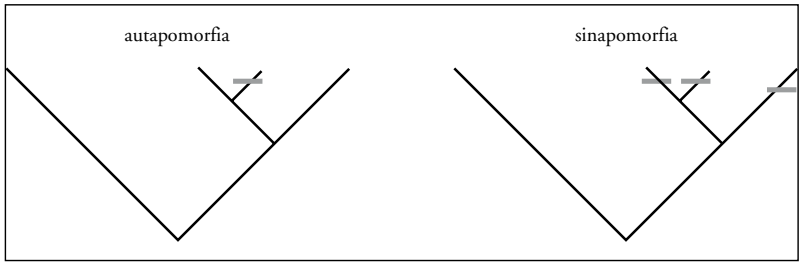


Figura 2.5 Rasgos autapomórficos y sinapomórficos.

actuales. Pero la falta de placenta, que es una plesiomorfia de aves, reptiles y peces (es decir, un carácter que todos ellos heredaron de un antepasado común), no nos enseña nada sobre las relaciones filogenéticas entre esos tres grupos de organismos, ni si se deben agrupar entre sí o no.

7.2 El aislamiento reproductivo

Los conceptos de especie de Hennig y Mayr descansan en el principio del aislamiento reproductivo. Como dijo Mayr (1957), «la esencia del concepto de especie biológica es la discontinuidad debida al aislamiento reproductivo». A su vez, la interpretación que hacemos hoy del concepto de Hennig de especie es el de «poblaciones naturales reproductivamente aisladas» (Meier y Willmann, 2000). El aislamiento se debe a que las especies cuentan con barreras, con mecanismos que impiden la fecundación cruzada con otras especies cercanas. Si bien los episodios esporádicos de hibridación no van contra la norma general —porque los mecanismos de aislamiento pueden fallar en ocasiones—, un concepto consistente de especie debe incluir la pérdida del potencial de interfecundación con otras especies (De Queiroz y Donoghue, 1988).

El aislamiento se puede dar también en ausencia de mecanismos que impidan la interfecundación. Así sucede si las poblaciones se encuentran separadas ya sea en términos tanto geográficos como temporales. Y si la separación geográfica puede superarse, eso no sucede con la temporal. Dos poblaciones de tiempos distintos no pueden en forma alguna cruzarse. Ese hecho trivial, tomado como norma, nos llevaría a colocar siempre en especies distintas a fósiles, incluso muy semejantes, cuando pertenecen a épocas diferentes. Pero una clasificación así sería absurda. Lo es el sostener que los caballos con los que Hernán Cortés llegó a México son una especie distinta a la de los caballos de ahora; tanto como creer que ni las etnias mejicanas de aquel momento ni los españoles que llegaron allí eran *Homo sapiens* como los actuales. La cuestión consiste, pues, en cómo saber cuándo dos organismos de diferente época pertenecen o no a la misma especie.

La cladística de Hennig permite, en determinados casos, llevar a cabo la reconstrucción de filogenias identificando especies distintas. La clave, como decíamos antes, es la de la variable del tiempo pero estamos hablando no de tiempo absoluto, sino relativo. Cuando una especie basal M da lugar a dos especies hermanas, H1 y H2, el tiempo absoluto está presente de una manera trivial al tener en cuenta que M debe preceder a H1 y H2 (véase figura 2.4). La cuestión clave es la del tiempo relativo: después del episodio de especiación, cada especie hermana ocupa un nicho aislado. A partir de ese momento el proceso evolutivo de una especie H1 no tiene nada que ver con el de su especie hermana H2: viven dos «tiempos específicos» separados. Por ejemplo, H1 podría dar lugar a un clado muy complejo en adelante, con nuevos episodios de especiación, mientras que H2 podría permanecer como la única especie de su clado. Por ahora no nos hemos apartado gran cosa del BSC, el concepto de especie biológica de Dobzhansky y Mayr, pero la diferencia estriba en la importancia que la cladística da a lo que es y lo que no es un proceso de especiación dentro de cada clado. Aparece así una consecuencia crucial para el propósito de los paleontólogos: la de los linajes filéticos.

7.3 El problema de los linajes filéticos y la solución de la cladística reformada

Bajo las exigencias iniciales de Hennig, ambas especies hermanas aparecían como descendientes de una especie basal *(stem species)* que, a su vez, se extinguía en ese mismo proceso de especiación. Ni la especie basal puede sobrevivir al proceso de especiación posterior, ni las especies hermanas pueden

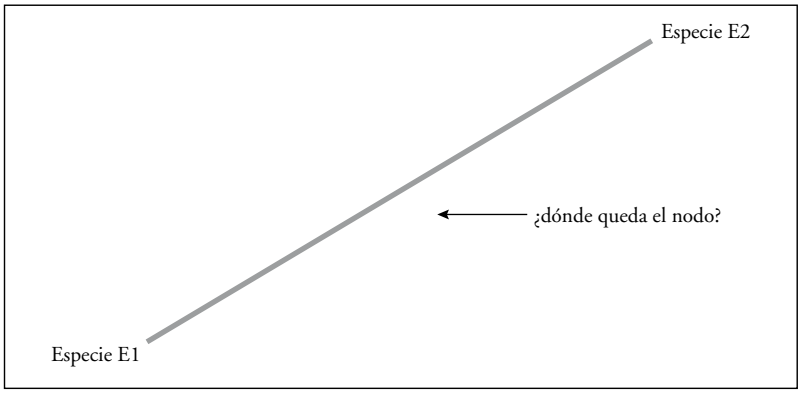


Figura 2.6 Proceso filético (especiación sin ramificación). El nodo no es identificable.

reducirse a una sola (Meier y Willmann, 2000). En otras palabras, la especiación anagenética (es decir, la transformación de una especie basal en otra especie descendiente, sin ramificaciones) no se consideraba por parte de Hennig como un verdadero proceso de especiación. Puede que exista algo parecido en la historia de un linaje pero, si se da, no tiene importancia para la reconstrucción de los clados y, por tanto, los linajes filéticos (con especiación sólo anagenética) debían ser dejados aparte.

El motivo que lleva a reducir los procesos de especiación a los eventos que implican la división de una especie basal en dos especies descendientes («cladogénesis») descansa en un problema básico de los linajes filéticos: no existe un criterio capaz de establecer dónde está la frontera entre dos especies temporales dentro de un filum. En la figura 2.6, ¿cuándo y cómo se habrían separado las especies E1 y E2? ¿Dónde estaría situado el nodo?

Para constituir una nueva especie, E2 debe alcanzar un aislamiento completo respecto de E1. Un significado correcto de aislamiento remite a mecanismos de separación de poblaciones (ya sean geográficos, genéticos o de cualquier tipo) que viven al mismo tiempo. Si esa coincidencia en el tiempo no se da, el modelo del aislamiento se convierte en absurdo. Decir que los *Homo erectus* de hace un millón de años estaban aislados respecto de cualquier especie del género de primates *Adapis* (que vivieron en el Eoceno, hace más de 35 millones de años) es un sinsentido. Si E1 desaparece al surgir E2, como obliga a entender un episodio filético, entonces no estamos utilizando el concepto teórico de especiación a través de la puesta en marcha de episodios de aislamiento. Estamos hablando de «especies» como resultado de prescripciones operativas aplicadas al registro fósil.

La operación consistente en identificar especies, por medio del uso del ESC, en un linaje filético es común en el seno de la paleontología. Los evolucionistas utilizan un criterio práctico para definir las especies presumibles de los linajes filéticos en el caso de organismos descendientes unos de otros. Son consideradas «cronoespecies» aquellos grupos de organismos de distintas épocas, sucesores unos de otros, que difieren morfológicamente entre sí tanto como difieren los organismos contemporáneos clasificados en especies distintas. Por ejemplo, los caballos modernos, *Equus,* reciben un nombre diferente de sus antepasados de hace 50 m.a., *Hyracotherium,* porque son morfológicamente tan distintos de ellos como lo son de las cebras modernas.

Identificar una cronoespecie E2, hija en un linaje filético de una especie anterior E1 sería posible en términos de BSC si durante un lapso de tiempo encontrásemos a la vez ejemplares de ambas. De alguna forma cabría entender ese proceso de especiación como una variante de la formación de las dos

Caja 2.7 Cronoespecies

La clasificación de ancestros y descendientes en cronoespecies queda facilitada cuando la secuencia temporal de fósiles conocidos es muy limitada. Si se conocen fósiles de épocas distintas que son morfológicamente distintos entre sí, sin que se hayan descubierto fósiles de edad y morfología intermedias, es fácil atribuirles el rango de cronoespecie. La falta de fósiles intermedios permite en este caso acentuar las diferencias existentes entre ejemplares separados por muchos años de evolución. Pero si se contase con un registro fósil lo bastante continuo, sería distinto. Es posible que los cambios fuesen tan pequeños y persistentes que, pese a que los ejemplares de los extremos —separados por un lapso de tiempo considerable— merecen la consideración de dos cronoespecies, no podemos decidir en cual de ellas cabe colocar a los intermedios.

especies hermanas en un nodo: la especie madre toma el lugar de una de las especies hijas. La cladística original de Hennig no permitía contemplar esa presencia simultánea de especie madre y especie hija. La cladística transformada —*transformed cladistics* (Platnick, 1979)— intentó salvar el escollo. Lo hizo tomando a la especie madre S1 y a la hija S2 como especies hermanas y representándolo así en el cladograma (ya hayan coexistido durante un tiempo o no) (véase figura 2.7b).

Una importante consecuencia del hecho de colocar la especie madre y la hija como especies hermanas es la transformación del sentido original de la *stem species* de Hennig. Bobb Schaeffer, Max Hecht y Niels Eldredge (1972) ya habían concluido, antes de la propuesta de reforma de la cladística, que todos los taxa, fósiles o no, deben ser colocados como taxa terminales en un cladograma. En consecuencia, sólo los ancestros hipotéticos pueden situarse en los nodos; una vez que un taxón fósil es identificado de manera correcta, debe ser colocado como un taxón terminal. De esa forma la *stem species* como parte de una rama, o como un nodo, desaparece no sólo a título de representación sino como concepto mismo. Los cladogramas pierden su carácter de imagen del proceso evolutivo (que los acercaba a los árboles filogenéticos).

Se paga un precio en esa transformación de la cladística: el de la pérdida de la variable temporal. A partir de la reducción, ni los cladogramas pueden expresar relaciones de ancestro-descendiente, ni los procesos de especiación a lo largo del tiempo pueden establecerse por medio de la cladística. La cladística reformada indica en sus gráficos sólo la condición de grupos hermanos en aquellos linajes que proceden del mismo nodo. En ese aspecto, los cladogramas se separan de manera clara de los árboles filogenéticos: representaciones gráficas en las que cabe indicar la rela-

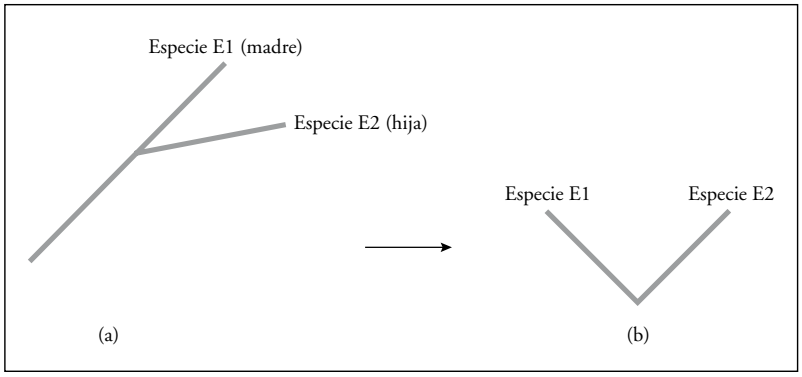


Figura 2.7 Representación de un episodio filético con persistencia de la especie madre en la cladística transformada.

Caja 2.8 La estratocladística

El perder la dimensión temporal es un coste excesivamente alto para el rigor que quiere introducir la cladística reformada. De ahí que se haya dado un paso adelante por medio de los estudios de estratocladística que, en cierta forma, recuperan la idea de árbol filogenético inherente a la propuesta de Hennig. En próximos capítulos veremos algún ejemplo. La cladística reformada no sólo cambió el sentido temporal de la propuesta de Hennig. Éste había desechado la identificación cuantitativa de un rasgo (asignándole valores dentro de una escala continua) para admitir sólo estados cualitativos (sí/no) en la posesión de un rasgo. La cladística reformada permite incluir rasgos cuantitativamente medibles en un cladograma.

Rolando González-José y colaboradores (2008) han indicado que las novedades evolutivas reflejadas en el esqueleto —las que se reflejan en el registro fósil— son en su mayor parte el resultado de cambios en los procesos de desarrollo que se integran en distintos niveles jerárquicos. Ejemplos del fenómeno se tendrían en las transformaciones del aparato masticatorio cuando se habla del espesor del esmalte de los molares. Como consecuencia, los rasgos observables en distintas especies muestran variaciones cuantitativas más que cualitativas dentro de un espacio multivariante que se integra de forma modular. Los autores propusieron tomar en cuenta ese tipo de rasgos reduciendo, por ejemplo, la multitud de rasgos craneofaciales que se utiliza en los análisis cladísticos a cuatro caracteres modulares (flexión de la base craneal; retracción facial; globularidad neurocraneal; forma y posición relativa del aparato masticatorio) y distinguiendo luego mediante métodos morfométricos el estado de esos caracteres en los distintos taxa.

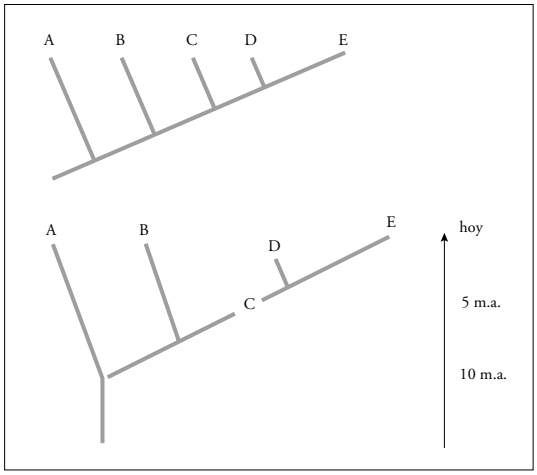


Figura 2.8 La evolución de los taxa A, B, C, D y E puede representarse mediante un cladograma (arriba) o un árbol genealógico (abajo). En el primer caso, el cladograma indica que el taxón A es el grupo hermano del resto, por ejemplo, y el D es el grupo hermano de E. Todos los taxa tienen consideración terminal, ya sean fósiles o actuales, y no puede establecerse una relación de ancestro/descendiente. El árbol filogenético, por el contrario, indica que A, B y E son taxa actuales. El taxón C (desaparecido ya) es el ancestro directo tanto de D (desaparecido ya) como de E (existente), mientras que D (fósil) es colateral a E. En el árbol filogenético se puede incluir incluso una escala de tiempo que indique la fecha de aparición y, en su caso, desaparición de los taxa.

ción directa de ancestro/descendiente o la relación colateral que existe entre dos taxa, e incluso incluir una escala temporal. En la cladística reformada la relación ancestro/descendiente desaparece como objeto de interés científico toda vez que la hipótesis de que un taxón es ancestral a otro no se puede contrastar (Cracraft, 1974; Nelson, 1973; Delson *et al.,* 1997). La misma idea fue expresada de manera más llamativa por Mark Siddall (1998), quien se refirió al propósito de describir relaciones evolutivas buscando ancestros en el registro fósil como un resurgir del culto del becerro de oro.

De acuerdo con Eric Delson, Niels Eldredge e Ian Tattersall (1977), debe subrayarse que el concepto de «especie hermana» es un instrumento metodológico que debe ser aplicado incluso si (i) los taxa a considerar son dos especies que mantienen una relación de ancestro-descendiente y/o (ii) los taxa bajo consideración tienen parientes próximos desconocidos. Delson y colaboradores (1977) sostuvieron que en un cladograma construido de esa forma no hay forma de decidir a partir de un nodo cuándo las ramas representan verdaderas especies hermanas y cuándo se trata de madre/hija.

7.4 Sesgos en los cladogramas

La cladística reformada es el instrumento más útil de que se dispone para poder reconstruir los linajes evolutivos. Cuenta, sin embargo, con problemas técnicos muy serios que en ocasiones convierten en dudosas las filogenias alcanzadas. Aunque se supone que los cladogramas se limitan a ordenar conjuntos de datos objetivos, sacados del examen morfológico de los ejemplares fósiles, lo cierto es que para realizar los análisis cladísticos es preciso llevar a cabo una serie de decisiones que pueden sesgar no poco el resultado final. Dejando de lado cuestiones de mayor detalle, es preciso elegir tanto los caracteres a tomar en cuenta como los ejemplares que compararemos y la pertenencia de éstos a uno u otro taxón. Si, por ejemplo, queremos llevar a cabo un cladograma de los humanos del Plioceno en África, con el fin de determinar cuántas especies existieron, es probable que obtengamos una distribución de linajes distinta si todos los caracteres que elegimos son cualitativos o si incluimos también consideraciones métricas. La decisión acerca de si un carácter en concreto —la cresta sagital, por ejemplo— está o no presente en cada ejemplar puede conducir a más diferencias. Y, por fin, la agrupación inicial que hagamos de los ejemplares conduce a un sesgo inevitable. Todos esos ejemplos han sido utilizados para poner de manifiesto que la tarea de realización de cladogramas no está libre de decisiones apriorísticas (Cela Conde, 2001a).

Existen procedimientos encaminados a minimizar los apriorismos a la hora de construir cladogramas. Así, la necesidad de evitar razonamientos circulares aconseja no agrupar de entrada en especies los ejemplares cuyo linaje estemos buscando. Se han propuesto alternativas como son las OTU (*Operational Taxonomic Units* o Unidades Taxonómicas Operativas). Una OTU es definida como la unidad taxonómica más baja a utilizar en un estudio (Sokal y Rohlf, 1962) y su sentido es, como decimos, el de ofrecer un método objetivo de agrupación que no quede influido por decisiones previas acerca de si una determinada especie existe o no. Sin embargo, agrupar por medio de OTU cuenta con los mismos riesgos de circularidad que hacerlo mediante especies mientras no dispongamos de un criterio libre de prejuicios para crear las OTU. Un procedimiento útil es el de los paleodemes, definidos como conjuntos de ejemplares fósiles de distribución geográfica próxima y edad cercana (Howell, 1996; Howell, 1999). Aunque «distribución geográfica próxima» y «edad cercana» puedan parecer términos un tanto vagos, autores como Eric Trinkaus (1990) han calificado el método de los paleodemes como uno de los más representativos de cara a entender la dinámica evolutiva de las poblaciones fósiles, que es de lo que se trata.

Una vez que se tienen elegidas las OTU sobre las que operar, y hemos asignado a todas ellas la ausencia/presencia de cada carácter elegido —o su rango numérico, si es mensurable—, debe generarse un cladograma que refleje cuál es el linaje más probable que se corresponde con la ausencia/presencia/rango de los caracteres elegidos. Existen algoritmos de computación (PAUP; McClade, etc.) que conducen por lo general a una multitud de cladogramas alternativos entre los que

Caja 2.9 Cladogramas

Como indicaron W. Henry Gilbert, Tim White y Berhane Asfaw (2003), los riesgos de apriorismo se agudizan cuando se quiere estudiar la evolución de las especies mediante cladogramas realizados a partir de ejemplares individuales. Al tratar los *Homo erectus* africanos en el capítulo 14 (caja 14.10) veremos un ejemplo expuesto por Gilbert, White y Asfaw (2003) en su análisis de la taxonomía que mejor corresponde al ejemplar de Daka (Etiopía).

Caja 2.10 Análisis de parsimonia

Para llevar a cabo el análisis de parsimonia se utilizan técnicas estadísticas como la del *bootstrap,* que toma en cuenta las diferencias que aparecen si se van eliminando de la muestra, una a una, las distintas unidades usadas en el cladograma. Cuanto más se conserve una determinada distribución de linajes a través de la generación mediante *bootstrap* de cladogramas, más confianza merecerá esa filogenia. Se puede elegir el grado de confianza optando por un «consenso estricto» *(strict consensus,* que se da cuando la filogenia F resulta compatible con todos los cladogramas generados en el *bootstraping)* o una «regla de mayoría» *(majority rule,* que se da cuando F resulta compatible con la mayoría de ellos pero no con todos). Aunque hemos optado, para una mayor claridad, por eliminar tales detalles de los cladogramas que iremos considerando en cada linaje, al tratar la filogénesis de los homininos del Pleistoceno Medio veremos un ejemplo de cladograma preferible de acuerdo con los criterios de consenso estricto y regla de mayoría.

debemos elegir el más fiable. Para ello se utilizan diferentes criterios de los que el de parsimonia es uno de los más usados. El criterio de parsimonia sigue el principio que establece que los rasgos análogos —homoplasias— son raros en la naturaleza y, por tanto, será preferible aquel cladograma cuyos linajes cuentan con menos homoplasias.

7.5 Más allá de la especie

La especie es el concepto clave para entender el sentido biológico de los organismos y su evolución por selección natural. Todos los acontecimientos relacionados con la aparición de nuevos rasgos por mutación y recombinación genética tienen lugar dentro del conjunto reproductivamente cerrado *(cluster)* que es una especie. Si dejamos de lado las hibridaciones esporádicas, nada de lo que le sucede a los componentes de una especie en términos de aparición y evolución de rasgos puede «saltar» a otros organismos de especies distintas: el aislamiento reproductivo lo impide.

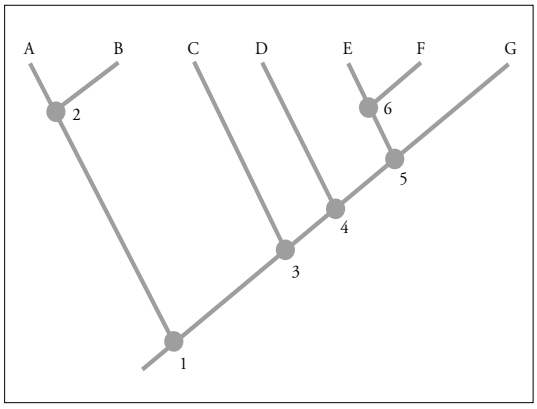


Figura 2.9 Cladograma de generación de siete especies por medio de seis nodos.

Pero la taxonomía linneana utiliza otras categorías además de la de especie para clasificar los organismos. La categoría de género es la inmediatamente superior. De hecho, como ya sabemos, género y especie son utilizados en la nomenclatura linneana para identificar cualquier taxón. Guardan entre sí, además, una relación jerárquica: distintas especies próximas se agrupan en un género.

Si aceptamos que la especie no es sólo un recurso taxonómico y tiene un cierto sentido como individuo, ¿qué cabría decir respecto del género? ¿Es un constructo por completo artificioso o tiene algún rasgo natural?

La cladística pone de manifiesto un rasgo esencial de los organismos: evolucionan formando linajes. En la figura 2.9 están representados los linajes correspondientes a siete especies *(A-G)* aparecidas por medio de unos episodios de especiación con seis nodos (1-6). Cada nodo da lugar a dos taxa hermanos y, así, *A* es el grupo hermano de *B* (y viceversa), mientras que *C+D+E+F+G* es el grupo hermano de *A+B*.

Como decíamos más arriba, un género es una agrupación de especies. Si consideramos

Caja 2.11 Linajes muy ramificados

Al conceder la misma categoría a los grupos hermanos no desaparecen los problemas. En linajes muy ramificados, cada nuevo nodo va a llevar a una exigencia de ir elevando el rango de las categorías hasta que pronto nos encontramos con dificultades. Es esa la razón que lleva a establecer nuevas categorías intermedias (subgrupo, tribu, subfamilia, superfamilia, infraorden, etc.) pero queda claro que puede llegar un momento en que la proliferación sea excesiva. Una taxonomía basada no en nombres sino en números (como, por ejemplo, la utilizada por la fenética) resolvería el problema pero, por el momento, han sido inútiles los intentos de imponerla. Así que, en aras de evitar un número excesivo de categorías, es aconsejable en ocasiones no seguir la equivalencia estricta de rango entre grupos hermanos.

que se trata de un simple artificio taxonómico, se podría definir un género abarcando las especies *A, C* y *E*. Pero si consideramos que la taxonomía debe ser respetuosa con los procesos de evolución, entonces no sólo los géneros sino cualquier categoría, del rango que sea, deben incluir taxa que constituyan partes completas del cladograma. Eso es lo mismo que decir que los géneros (y las familias, etc.) son linajes evolutivos cuya existencia es real. Son el resultado de la manera como se ha producido la filogénesis. Mediante ese criterio agrupamos en el taxón «mamíferos» a los murciélagos, los leones y los delfines. No clasificamos juntando murciélagos, águilas y mariposas a pesar de que estos tres últimos animales vuelan. Murciélagos, águilas y mariposas no constituyen un linaje por el hecho de disponer de alas.

- Llamaremos «grupos monofiléticos» a los que incluyen linajes completos: son los grupos que resultan compatibles con el proceso de la evolución. En la figura 2.9, *A+B* y *C+D+E+F+G* son grupos monofiléticos. La agrupación *E+F* es también monofilética, como cualquier grupo que una todos los taxa generados a partir de un nodo en particular.
- Llamaremos «grupos parafiléticos» a los que dejan fuera algún taxón del linaje. En la figura 2.9, un grupo formado por *C+D+E+G* sería parafilético porque no incluiría el taxón *F*.
- Llamaremos «grupos polifiléticos» a los que incluyen linajes que no se han generado en el mismo nodo, excluyendo los intermedios. Así, la agrupación *A+B+E+F* es polifilética.

Pero vayamos ahora con la cuestión del rango. El rango de la categoría «género» es superior al de «especie» porque el género es una agrupación de especies. Una agrupación de géneros forma una «tribu», y así en adelante. En la figura 2.9, la agrupación de *A+B* da un género porque se trata de un conjunto de especies. Por la misma razón, *E+F* debe ser considerado otro género. Pero ahora nos encontramos con un problema: el nodo 5 da lugar a dos grupos hermanos, *E+F* por un lado y *G* por otro. Habíamos dicho que *G* es una especie, y *E+F,* un género. ¿Cómo es posible que el grupo hermano de un taxón en concreto sea otro de una categoría superior? El sentido lógico de la taxonomía va en contra de una idea así, y la forma inmediata de resolver la paradoja consiste en conceder a los grupos hermanos la misma categoría. *G* es, por tanto, una especie pero además le corresponde ser clasificada dentro de lo que sería el género hermano de *E+F,* aunque se trate de un género que sólo cuenta con una especie.

7.6 El concepto adaptativo de género

Ya hemos mencionado que el código internacional de taxonomía no utiliza criterios objetivos para clasificar especies, menos aún en cualquier categoría superior —género, tribu, familia, orden, etc. Se proponen clasificacio-

Caja 2.12 La adaptación indicada por los fósiles

Saber cómo se adaptaron a su entorno en vida los ejemplares hoy fósiles no es fácil, pero puede deducirse hasta cierto punto de sus características morfológicas. La presencia de esmalte dental grueso en los molares de un espécimen, por ejemplo, sugiere que su alimentación incluía materiales duros. La robustez del aparato masticatorio apunta en la misma dirección. Del análisis de las extremidades tanto superiores como inferiores se puede deducir en cierta medida el sistema de locomoción. Un cerebro de gran tamaño en relación con el cuerpo suele asociarse a la capacidad de obtener recursos de una forma más precisa, etc.

nes con la esperanza de que la comunidad científica los acepte. Pero pese a que es así, y la taxonomía resulte hoy a menudo una tarea arbitraria, una buena práctica es la de aceptar la idea de Ernst Mayr (1950) acerca del género como indicativo de un determinado tipo de ser adaptado a condiciones particulares. Un género, de acuerdo con ese criterio, supone un conjunto de especies que se adaptan a su ecosistema de una manera diferente a la atribuida a otros géneros próximos. La aplicación de ese principio a la filogénesis humana ha llevado a reducir en buena medida el número de géneros necesarios para entender nuestra evolución (Cela Conde y Ayala, 2003).

El concepto adaptativo de género debe utilizarse, sin embargo, con mucha cautela. No es un recurso que sirva para deducir cómo han evolucionado los distintos linajes; para eso son mucho más útiles los análisis cladísticos realizados a partir de las apomorfías. Pero una vez que la distribución de los linajes se conoce con un cierto grado de confianza, entonces puede ser útil atender a las especializaciones adaptativas para impedir que aparezca en la práctica un nuevo género casi con cada nuevo espécimen que se encuentra. En capítulos posteriores, cuando hablemos de la evolución del linaje humano en el Mioceno y en el Plioceno, veremos hasta qué punto es necesario evitar la dispersión excesiva de géneros. De ahí que contar con un criterio como el adaptativo de Mayr suponga un paso adelante en la búsqueda de taxonomías cercanas a los procesos filogenéticos.

7.7 Convergencia y paralelismo

La importancia del medio ambiente como filtro externo capaz de imponer determinadas soluciones adaptativas es el trasfondo mismo de la teoría darwiniana de la evolución por selección natural. También es una

Caja 2.13 Concepto adaptativo de género

El uso del concepto adaptativo de género no debería llevarnos a pensar que todos los procesos y acontecimientos que han tenido lugar en la filogénesis se deben al poder de la adaptación. Al margen de lo indicado ya en el capítulo anterior acerca de la teoría neutral —que se refiere a la selección neutra, no sujeta a la adaptación—, el papel del azar es siempre crucial para determinar la evolución de un linaje. De ahí que la paleontología sea una ciencia descriptiva de cariz histórico que interpreta los procesos tal y como han transcurrido sin que pueda establecer leyes predictivas acerca de la evolución futura.

Además de los acontecimientos «azarosos» —en el sentido de anteriores a la adaptación—, como pueden ser un cambio climático o un accidente geológico, existen otros elementos no controlados por los procesos adaptativos. Se refirió a ellos, en relación con la filogénesis humana, Eugen Harris (2010), y su fundamento es el de la aparición de fenómenos como la deriva genética y las mutaciones azarosas que modifican, siquiera ligeramente, el efecto de la selección positiva. Harris (2010) sostuvo que la morfología craneofacial en el género *Homo* puede haber obedecido, en parte al menos, a una selección azarosa de ese tipo.

de las principales razones de la existencia de homoplasias.

Hemos definido la homoplasia como un carácter que existe en dos o más taxa distintos pero no en su ancestro común. El hecho de que aparezcan por separado pero con características similares suele atribuirse a la convergencia adaptativa. En el caso examinado antes, las alas de mariposas, aves y murciélagos indican una presión selectiva hasta cierto punto compartida que condujo a la fijación repetida, en taxa muy distantes, de superficies amplias y delgadas útiles para el vuelo. Con los ojos sucede algo parecido: una función similar, la de transformar ondas lumínicas en imágenes, se ha fijado varias veces en la evolución dentro de linajes tan separados como son los de los insectos y los mamíferos.

David Begun (2007) ha apuntado que tal vez no deberíamos considerar todas las homoplasias como simple «ruido», sin información alguna acerca de los procesos evolutivos. Es evidente que la presencia de alas en mariposas y murciélagos no lleva a ninguna conclusión respecto de las respectivas filogénesis. Pero, siguiendo la idea de Begun (2007), cabe plantearse la posibilidad de que, en taxa próximos, unos determinados rasgos obtenidos por separado indiquen trayectos filogenéticos paralelos y convergentes que ponen de manifiesto la presencia de caminos evolutivos compartidos.

La distinción entre homoplasias tenidas por completamente azarosas porque se dan en linajes muy apartados y homoplasias que, perteneciendo a especies próximas, indican una tendencia a seguir caminos evolutivos comunes ha sido plasmada por medio de los conceptos de convergencia y paralelismo. El primero correspondería al caso de las alas de mariposas y murciélagos, mientras que el segundo responde a la cuestión planteada por Begun (2007).

Sin embargo, la cuestión es más compleja de lo que indica una distinción así; en particular si se toma en cuenta el sustrato genético. Volviendo al caso de los ojos de insectos y mamíferos, Walter Gehring (2005) ha puesto de manifiesto que el dogma del origen polifilético de los ojos en el filum de los animales queda en entredicho por la intervención de los genes *Pax6, six1* y *six3,* que codifican factores de transcripción, en el control del desarrollo de los ojos de organismos que van desde los gusanos planarios a los humanos. Esos puentes genéticos existen incluso en algunas medusas e hidrozoos, organismos que no tienen simetría bilateral. Los hidrozoos cuentan con genes *six1* y *six3* que son ortólogos respecto de los propios de los planarios. La medusa *Tripedalia* tiene un gen *pax,* tal vez precursor del *Pax6*, que se expresa en los ojos (Gehring, 2005). Siendo así, ¿cabe sostener que los ojos de insectos y mamíferos son, en sentido estricto, homoplasias?

La posibilidad de que algunos factores genéticos relacionados con el desarrollo puedan conservarse, incluso de forma silente —sin manifestación fenotípica— en linajes separados para dar más tarde paso a rasgos parecidos ha sido examinada por Brian Hall (2003), quien defendió la necesidad de entender que pueden darse homologías profundas por razones genéticas que, atendiendo sólo a los rasgos fenotípicos, aparecen como homoplasias. Yendo más lejos, Brian Hall (2007) sostuvo que «homología» y «homoplasia» no se pueden considerar como conceptos dicotómicos —implicando que un rasgo o bien es una cosa o es otra—, sino que cabe tenerlos por los extremos de un continuo dado que los mismos genes pueden funcionar como iniciadores de los procesos de desarrollo que llevarán a estructuras o bien homólogas o bien homoplásicas. Si una estructura fenotípica se pierde en el transcurso de la evolución, pero se conservan sus bases genéticas de desarrollo, puede ser que, tras la diferenciación del linaje, la estructura perdida aparezca de nuevo más tarde en taxa ya alejados. En esos casos, el proceso de diferenciación morfológica no puede ser descrito en los términos dicotómicos de homologías y homoplasias fenotípicas porque se trata de un caso intermedio controlado por la «homología profunda».

Por desgracia, el grado de conocimiento acerca de la genética del desarrollo es muy escaso, o nulo, en la inmensa mayoría de los ejemplares que intervienen en la evolución humana. Tendremos que limitarnos, pues, a distinguir, dentro de las homoplasias, entre «convergencias» y «paralelismos».

- Las convergencias se refieren al concepto típico de los rasgos que se comparten sin que los tenga el ancestro común —son compartidos por azar.
- En el caso de los paralelismos, la proximidad de las especies convierte en más probable la conservación de factores de desarrollo y, por tanto, aunque los rasgos compartidos obedezcan al sentido técnico de la homoplasia —no se encuentran en el ancestro común—, cabe sostener la hipótesis de existencia de razones no sólo azarosas para esas estructuras compartidas por linajes próximos.

Tanto los diversos grados de bipedia en el Mioceno y en el Plioceno (que será una cuestión recurrente en los primeros capítulos de este libro) como el incremento del tamaño del cráneo en el género *Homo* a finales del Pleistoceno Medio (que trataremos en el capítulo 19) apuntan hacia la presencia de unas estrategias adaptativas comunes en un momento concreto y un determinado entorno. Llamaremos, pues, «paralelismos» a las homoplasias propias de especies próximas que indican caminos evolutivos convergentes y, en algunos casos, obedecen al sentido adaptativo de género propuesto por Ernst Mayr. Los paralelismos llevan a formas similares, porque se trata de adaptaciones que obedecen a presiones ambientales también semejantes y pueden, además, deberse a factores genéticos de desarrollo compartidos. Pero no son rasgos idénticos porque han evolucionado de forma independiente en dos linajes distintos y a partir de constituciones también diferentes en algunos casos.

3. Herramientas de estudio

1. La clasificación de los humanos

Los humanos formamos un linaje evolutivo más dentro de los varios que pertenecen al orden Primate. De acuerdo con la clasificación tradicional, el orden de los primates cuenta con tres subórdenes (Anthropoidea y Prosimii en la figura 3.1, a los que se añade Tarsioidea, no incluido); nuestro linaje pertenece al primero.

El suborden de los antropoideos incluye dos infraórdenes, catarrinos (ejemplares africanos, europeos y asiáticos) y platirrinos (ejemplares americanos), que se separaron cuando la deriva continental aisló Sudamérica del viejo continente. Los catarrinos se dividen a su vez en las superfamilias Cercopithecoidea, o Monos del Viejo Mundo, y Hominoidea, hominoideos. Los hominoideos incluyen a los humanos y a nuestros parientes más próximos, los simios superiores e inferiores.

En su clasificación de los mamíferos, que es la reflejada en la figura 3.1, George Simpson (1931; 1945) distinguió entre los humanos y los simios superiores al nivel de familia: Hominidae frente a Pongidae, si bien colocó dentro de los póngidos a los australopitecinos. Con la salvedad de rescatar a estos últimos como miembros legítimos de la familia Hominidae, la de Simpson fue una fórmula aceptada de manera bastante general durante décadas.

Semejante forma de dividir a los hominoideos obliga a incluir a todos los simios superiores existentes hoy y a sus antepasados, tanto directos como colaterales, en una misma familia, reservando otra familia distinta para el linaje humano. ¿Tiene sentido una distinción así, con el conjunto de los simios separado de los humanos?

En favor de la consideración científica de una taxonomía que excluya a los humanos del grupo de los simios está el recurso de distinguir «grados» entre los hominoideos (véase caja 3.1), tomando en cuenta las diferencias fenotípicas que se dan entre los distintos taxa. La clasificación mediante grados fue utilizada por autores muy prestigiosos, como el propio Simpson (1961; 1963) y Ernst Mayr (1969), con fines taxonómicos, manteniéndose firme hasta que los métodos moleculares impusieron otra forma de clasificar.

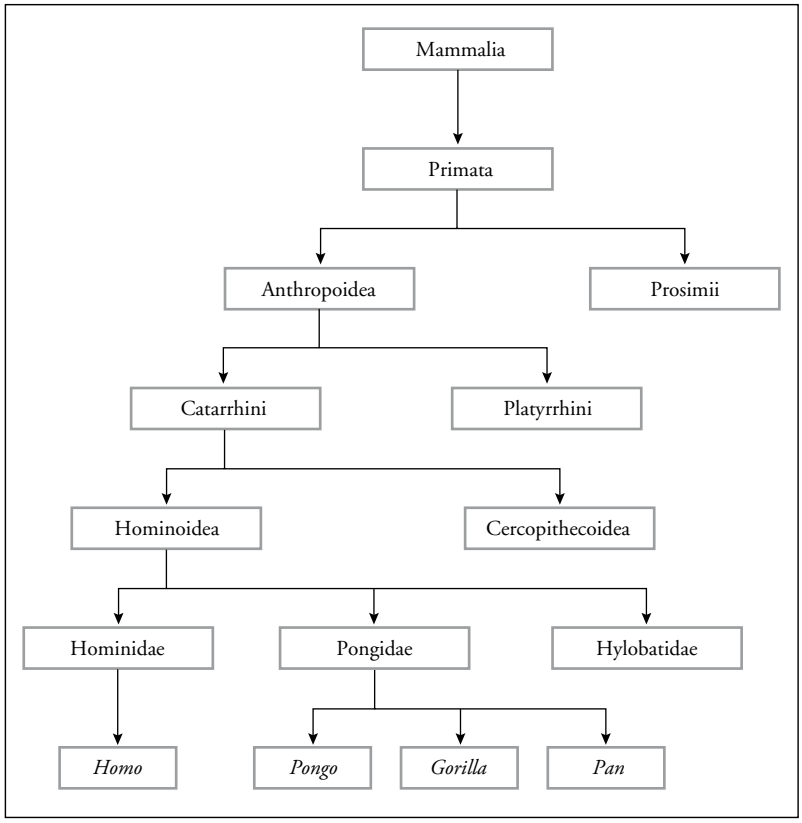


Figura 3.1 Clasificación tradicional de los primates. Bajo ese punto de vista, la familia Hominidae incluye a los seres humanos; la Pongidae, a los simios superiores.

La propuesta de clasificación de Simpson de 1945 estaba basada en la proximidad morfológica: da la impresión de que los orangutanes, gorilas y chimpancés se asemejan más entre sí de lo que cada uno de ellos se parece a los seres humanos. Si aceptamos, como hemos hecho hasta ahora, que las semejanzas reflejan en realidad proximidades evolutivas, para ser coherentes con la clasificación tradicional debemos entender que la rama de los homínidos se separó hace mucho tiempo de la de los póngidos y luego esta última fue escindiéndose hasta dar lugar a todos los diversos géneros y especies de simios existentes ahora.

¿Es así?

2. Los métodos inmunológicos

Al margen de las semejanzas fenotípicas, la proximidad evolutiva existente entre simios y humanos se logró establecer gracias a los

Caja 3.1 Consideración de grado

La consideración de grado es un recurso intuitivo para distinguir entre taxa próximos. Se basa en la semejanza de los rasgos fenotípicos, dejando de lado las proximidades genéticas. Por ejemplo, los chimpancés y los gorilas comparten un estilo de locomoción, apoyando en el suelo la planta de los pies y los nudillos de las manos, distinto al de los humanos, que somos bípedos. Parece lógico aprovechar esa diferencia notoria incluyendo a chimpancés + gorilas en un mismo grupo frente al de los seres humanos.

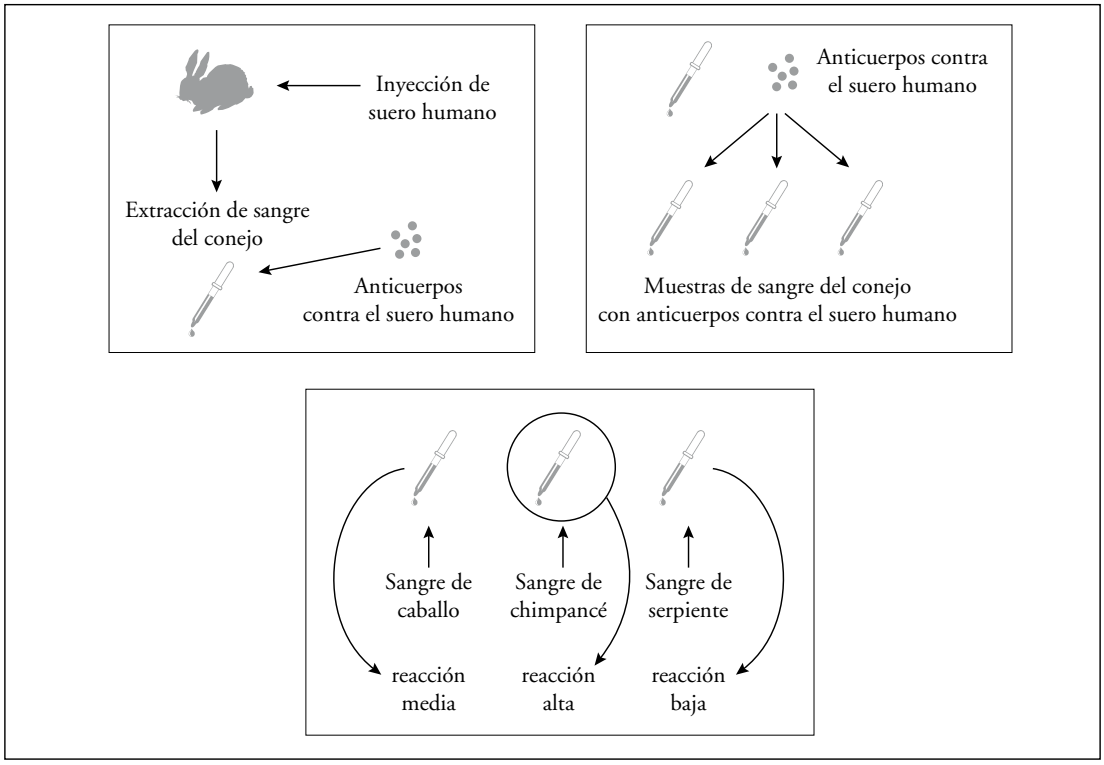


Figura 3.2 Síntesis del procedimiento de un estudio inmunológico. La actividad de los anticuerpos frente a la invasión de proteínas extrañas en el organismo permite estudiar la cercanía evolutiva. Un conejo genera, ante la inyección de sangre humana, antígenos específicos contra las proteínas humanas. Si aplicamos después esos antígenos al suero sanguíneo procedente de otros animales podemos deducir la proximidad existente entre los humanos y esos otros animales. Así se puede establecer la mayor o menor relación filogenética de distintos seres actuales. Sarich y Wilson (1967a) confirmaron los resultados obtenidos por Goodman que establecen que el chimpancé y el humano están más cerca entre sí que cualquiera de ellos respecto del gorila.

métodos inmunológicos. Apoyándose en diferentes análisis bioquímicos de las proteínas existentes en el suero sanguíneo de los hominoideos, Morris Goodman, genético molecular de la Wayne State University (Detroit) precisó a principios de la década de 1960 (Goodman, 1962, 1963; Goodman *et al.,* 1960) cuáles son las distancias inmunológicas —es decir, genéticas— existentes entre los seres humanos, los chimpancés y los gorilas (véase figura 3.2). Sus resultados indicaron que la evolución de los hominoideos ha tenido lugar de una forma distinta a la deducible de la taxonomía de Simpson. Gorilas, chimpancés y humanos compartieron un mismo camino evolutivo merced a los antecesores comunes de todos ellos *después* de que los ancestros directos que han conducido hasta los orangutanes hubiesen formado ya un grupo aparte. Más tarde el linaje de los gorilas se separó del grupo formado por los chimpancés y los humanos y, por fin, éstos divergieron entre sí hace relativamente poco tiempo.

En consecuencia, no procede una clasificación que agrupe a los simios superiores en una misma familia Pongidae frente a otra Hominidae propia de los humanos. Un grupo así sería parafilético; lo habríamos creado de manera artificial —es decir, contraria a la de la secuencia evolutiva de los linajes— al

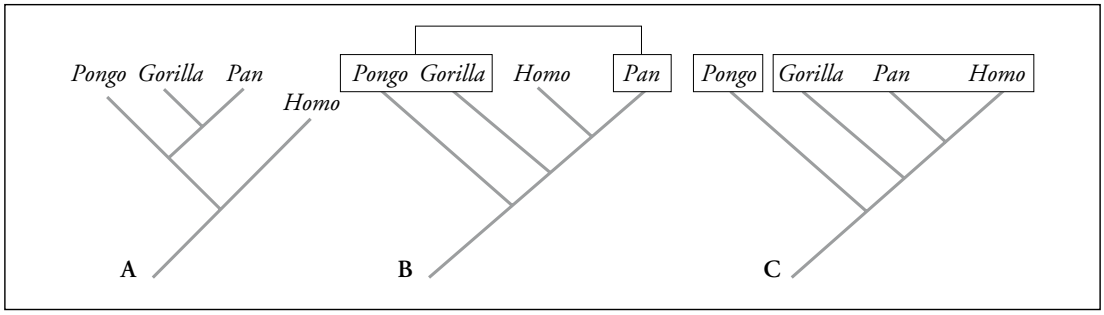


Figura 3.3 Grupos parafiléticos y monofiléticos en los hominoideos. (A) Cladograma que se deriva de la clasificación tradicional en póngidos y homínidos. (B) Cladograma deducido de las proximidades genéticas. Al agrupar los simios frente a los humanos los primeros constituyen un grupo parafilético (deja fuera un taxón del linaje que se quiere clasificar). (C) La agrupación correcta, mediante grupos monofiléticos, debe incluir todos los miembros de cada linaje.

separar el taxón *Homo* del tronco común del que procede (véase figura 3.3).

De acuerdo con los estudios moleculares, la clasificación correcta debía conceder a los orangutanes la misma condición taxonómica (un taxón de la misma categoría) que al conjunto de «gorilas + chimpancés + humanos». Si los primeros constituyen, por ejemplo, una familia, los segundos, también; si a los orangutanes se les concede una subfamilia, lo mismo ha de suceder con el conjunto «simios africanos + humanos». La fórmula taxonómica concreta que aplicaremos nosotros aquí la veremos más adelante.

3. Edad de los linajes de Hominoidea

Los trabajos de Goodman indicaron cuál era el orden de separación de los linajes de los hominoideos. Pero los experimentos inmunológicos establecían distancias entre las proteínas de las diversas especies, no tiempos relativos a su separación evolutiva. Aun cuando uno y otro aspecto estén, por supuesto, relacionados, es necesario disponer de una tasa de la evolución molecular si se quiere asignar una fecha a la divergencia entre dos especies. Es decir, hay que tener a mano algo así como un reloj —o un calendario— que nos permita saber si las proteínas de esos dos linajes, una vez que se produjo la separación, cambiaron rápida o lentamente. Vincent Sarich y Allan Wilson (1967a; 1967b) sostuvieron que la tasa de cambio es rápida, y propusieron una fecha de ≈ 4/5 millones de años para el último antecesor común (LCA) de chimpancés y humanos.

De acuerdo con el cálculo de Sarich y Wilson, ningún espécimen del Mioceno podría ser antecesor directo de los humanos porque la divergencia entre éstos y los chimpancés habría sido posterior. Goodman, por el contrario, mantuvo durante un cierto tiempo que la tasa de evolución molecular es lenta para los hominoideos y también para los Monos del Viejo Mundo (véase Goodman, 1976, por ejemplo). Por razones que se irán

Caja 3.2 «Último antecesor común»

El «último antecesor común» (LCA, *Last Common Ancestor*) es el taxón último compartido, inmediatamente anterior a la separación de dos linajes.

ofreciendo en adelante, nosotros consideraremos que el LCA de chimpancés y humanos tiene ≈7 m.a.

4. El reloj molecular

Tanto los estudios de Goodman como los de Sarich y Wilson se basaban en una comparación al nivel de las proteínas y de los aminoácidos. Pero la organización del material genético depende de las secuencias del DNA, y pueden existir diferencias en las bases nitrogenadas que no se reflejen en la estructura de las proteínas (por medio de la «selección neutral» que vimos en el capítulo 1). De ahí que un segundo tipo de trabajos, los que abordaban de forma directa la comparación entre los distintos DNA, supusieran al menos en teoría un nivel de discriminación superior. Ese camino más preciso para encontrar las distancias genéticas de los hominoideos puede llevarse a cabo mediante diferentes técnicas, pero la que se mostró más fértil fue la de hibridación DNA-DNA. En relación con ella, los artículos de Charles Sibley y John Ahlquist (Sibley y Ahlquist, 1984; Sibley, Comstock y Ahlquist, 1990) son referencias obligadas.

Los estudios comparativos directos de los ácidos nucleicos ofrecieron, cierto es, una óptica más precisa. Sin embargo, unas y otras técnicas —las que comparan proteínas y las que toman en cuenta secuencias de nucleótidos—, se enfrentaban con la necesidad de la calibración a la que nos referíamos antes. En ausencia de una tasa de cambio, las distancias genéticas no pueden ser traducidas en fechas absolutas de separación de los linajes.

Ése puede llegar a ser un problema muy serio. Pongamos por ejemplo la fórmula que liga, según Sarich y Wilson (1967a, 1967b), la diferencia inmunológica y las mutaciones. Dwight Read (1975) sostuvo que la relación existente entre distancia inmunológica y tiempo de divergencia lleva a estimar la fecha de separación entre los chimpancés y los humanos no en los 4/5 millones de años fijados por esos autores, sino en unos 10/15 millones de años.

Una cuestión metodológica interesante aparece con la necesidad de contar con una calibración exterior para el «reloj molecular» (capítulo 2), que sigue en pie. ¿Y de dónde puede salir ese dato externo útil para calibrar? Pues obviamente del registro fósil.

Si se conoce con exactitud la edad de un episodio evolutivo y se sabe también qué cambios en los DNA de dos especies se han producido desde entonces, se tiene bien establecida la calibración que se buscaba. El reloj molecular se puede aplicar luego a otros casos. Pero como han sugerido muchos autores, con el paleoantropólogo de la Universi-

Caja 3.3 Otros problemas metodológicos

Incluso coincidiendo en líneas generales con los planteamientos de los estudios moleculares, Phillip Tobias (1991d) indicó, al margen de la calibración, algunos otros problemas metodológicos merecedores de ser tenidos en cuenta. Tales problemas son inherentes a todos los sistemas de cálculo de distancias filogenéticas. En primer lugar, la tácita suposición de que la fecha calculada para la divergencia de dos secuencias de DNA en seres humanos y chimpancés, por ejemplo, indica la propia fecha de divergencia de las dos líneas evolutivas. Eso excluye la posibilidad de que la evolución molecular haya tenido lugar en forma de mosaico, conservándose en las dos líneas —chimpancés y humanos— ciertos rasgos moleculares primitivos que se comparten en las secuencias estudiadas. Si se acepta que tal posibilidad existe, la edad de divergencia entre los seres humanos y los grandes simios podría ser distinta a la de unas determinadas proteínas o de unas ciertas cadenas de DNA. De la misma manera supone un problema no saber en qué medida la adaptación convergente —es decir, la aparición de rasgos análogos— se expresa en el nivel molecular. Aun así, Tobias (1991d) reconoció que, al multiplicarse los estudios moleculares mediante técnicas distintas, el peso de las objeciones disminuye.

dad de Witwatersrand (Sudáfrica) Phillip Tobias entre ellos, se trata de un argumento circular: deducimos las fechas correspondientes al registro fósil basándonos en parámetros temporales obtenidos del propio registro fósil (Tobias, 1991d). Si tenemos en cuenta, además, que las estimaciones cambian según se empleen modelos lineales o no lineales de calibración (véase Tobias, 1986), no resulta raro que las fechas obtenidas varíen hasta más allá de los límites razonables. Tobias 1986) realizó una comparación entre las diferentes fechas obtenidas para la divergencia entre chimpancés y seres humanos mediante distintos tipos de calibración y los resultados fueron concluyentes: las propuestas variaban desde los 2,3 hasta los 9,2 millones de años.

La comparación directa de secuencias moleculares no ha evitado la dispersión de resultados. Galina Glazko y Masatoshi Nei (2003) indicaron un rango de tiempo que va desde los 3,6 m.a. (Easteal y Herbert, 1997) a los 13 m.a. (Arnason, Gullberg y Janke, 1998), atribuyendo las diferencias en los cálculos al análisis de datos moleculares (genes nucleares, genes mitocondriales, regiones no codificadoras), métodos estadísticos y sistemas de calibración distintos. Tras examinar la fiabilidad y robustez de las diversas técnicas, Glazko y Nei (2003) obtuvieron una edad para la divergencia del clado humano de 6 m.a. con un abanico de entre 5 y 7 m.a. Como veremos en el capítulo 7, esa fecha cuadra bien con los indicios paleontológicos y corresponde a la edad del LCA de chimpancés y humanos de ≈7 m.a. que hemos dado por más probable.

5. Secuencia de separación de los hominoideos

Si la calibración del reloj molecular es difícil de llevar a cabo, la genética proporciona evidencias firmes respecto de la mayor o menor proximidad evolutiva entre dos linajes, ofreciendo un modelo fiable del proceso de divergencia. Hemos hablado de dos tipos de análisis bioquímicos: el que realiza las comparaciones entre proteínas del suero sanguíneo y el que lo hace a nivel molecular. Esos estudios pueden completarse con los que comparan un rango más elevado que el del DNA: el de los cromosomas. Desde el primer trabajo en ese sentido de Brunetto Chiarelli (1962), han sido muchos los autores que han relacionado la evolución de los primates con las modificaciones cromosómicas. Por lo que hace al proceso de separación mutua entre gorilas, chimpancés y humanos, fue estudiado por Jean Chaline y colaboradores (1991) mediante la identificación de siete mutaciones cromosómicas entre los simios superiores africanos y los humanos actuales. Más tarde Chaline *et al.* (1996) llevaron a cabo un examen de las evidencias disponibles en el campo de la comparación cromosómica, relacionándolas con los métodos moleculares e inmunológicos. La conclusión de los trabajos de Chaline y colaboradores fue la de una separación casi simultánea de los linajes de los gorilas, chimpancés y humanos, la denominada «tricotomía» (véanse caja y figura 3.4).

Un nuevo intento de resolver la clasificación respectiva de las tres líneas gorila-chimpancé-humano fue llevado a cabo por Colin Groves y James Paterson (1991) a través del programa PHYLIP de análisis cladístico por computadora, que maximiza la parsimonia de

Caja 3.4 Tricotomía

El propio Goodman (1975), Peter Smouse y Wen-Hsiung Li (1987) y Elizabeth Bruce y Francisco J. Ayala (1979), entre otros, habían apuntado con anterioridad la existencia de una tricotomía, es decir, de una separación muy próxima de las tres líneas; simultánea, podría decirse, ante la imposibilidad de distinguir de manera más precisa cuáles son las divergencias existentes en un plazo breve. Peter Andrews (1992a) también aceptó una tricotomía en su artículo de reinterpretación del estatus de los hominoideos.

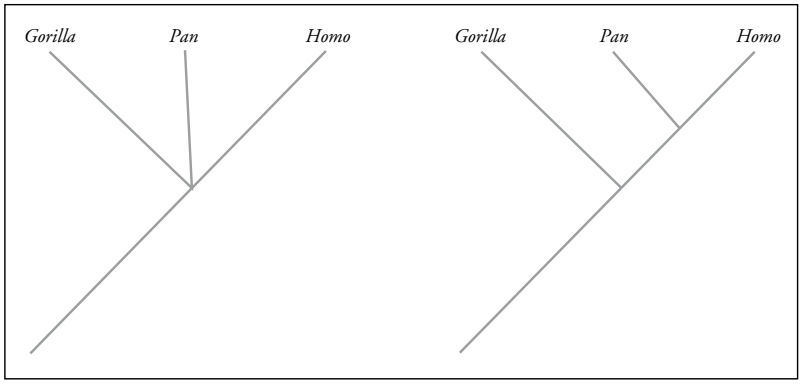


Figura 3.4 Relaciones filogenéticas existentes entre los géneros *Gorilla, Pan* y *Homo*. A la izquierda, aparición en la práctica simultánea de los tres linajes (tricotomía). A la derecha, diferenciación primera del linaje *Gorilla*.

los linajes. Pero los resultados que obtuvieron apuntaban a un clado *«Pan + Homo»* o a otro *«Pan + Gorilla»* según fuesen seleccionados los caracteres a comparar. La tricotomía *Gorilla-Pan-Homo* fue defendida más tarde por Amos Deinard y Kenneth Kidd (1999), basándose en el estudio de la evolución de la región intergénica *HOXB6*. Pero las pruebas en contra también existían y, así, el equipo de Morris Goodman realizó una reinterpretación de las secuencias genéticas relacionadas con la betaglobina que favorecía los linajes separados de *«Gorilla»* y *«Pan + Homo»* (Bailey *et al.,* 1992).

Aun cuando no sea fácil alcanzar un consenso general deducido de los distintos métodos moleculares, la revisión de los datos acerca de las secuencias de DNA disponibles hecha por Maryellen Ruvolo (1997) se mostró contraria a la tricotomía.

Tomando en cuenta los distintos estudios, Ruvolo (1997) apoyó una secuencia evolutiva con separación primera del clado «gorila» frente al «chimpancé + humano». Eso quiere decir que, desde el punto de vista de las pruebas moleculares, los gorilas constituirían el grupo hermano del linaje común de chimpancés y humanos (véase figura 3.4, derecha). Dicho de otro modo, los chimpancés son nuestros parientes más cercanos. Morris Goodman y colaboradores (1998) dieron por válidas esas conclusiones.

La obtención de los genomas completos es la carga empírica más convincente para disponer de evidencias acerca del proceso de separación de los hominoideos. Los genomas de humanos (International Human Genome Sequencing Consortium, 2001), chimpancés —*Pan troglodytes*— (The Chimpanzee, Sequencing and Analysis Consortium, 2005) y gorilas —*Gorilla gorilla*— (Scally *et al.,* 2012) han confirmado que humanos y chimpancés forman un linaje común, con los gorilas como grupo hermano.

6. La separación *Homo/Pan*

Chimpancés y humanos compartimos alrededor del 98-99% de los nucleótidos del genoma, tal y como pusieron de manifiesto los

Caja 3.5 Tricotomía y plesiomorfia

Como puso de manifiesto Ruvolo (1997) el estudio molecular de un solo gen puede indicar una tricotomía, como es el caso del gen de la proteína priónica *PRNP,* y también la existencia de clados alternativos —*Homo-Gorilla* (gen de la inmunoglobulina Ca 1); *Pan-Gorilla* (gel de la protamina P1)—, pero es preciso tener en cuenta que lo que reflejan esas evidencias puede ser sólo una plesiomorfia que se ha perdido en alguna de las especies.

primeros estudios de hibridación del DNA (Sibley y Ahlquist, 1984). La secuenciación directa de los cromosomas 21 humano (Hattori *et al.,* 2000) y su ortólogo 22 en el chimpancé (Watanabe *et al.,* 2004) permitió comparar en detalle una parte de los genomas, confirmando la proximidad genética. Un 1,44% del genoma compartido en esos cromosomas contiene diferencias en una sola base, a las que hay que añadir las delecciones e inserciones. La cifra, sobre apoyar la idea que se trata de dos grupos hermanos —los que tardaron más tiempo en separarse durante la filogénesis de los hominoideos, por otra parte—, lleva a considerar que se trata de seres muy parecidos.

¿O no es así?

Los estudios realizados llevan a una conclusión en principio sorprendente: pese a que las diferencias entre los genomas son ínfimas, no sucede lo mismo con las proteínas resultantes. La mayoría de las proteínas codificadas por los cromosomas 21/22 son distintas en chimpancés y humanos. El cálculo realizado por Galina Glazko y colaboradores (2005) cifró la diferencia en el 80%, cosa que lleva, como es natural, a que los fenotipos de *Homo* y *Pan* sean muy dispares.

¿Cómo cabe interpretar en términos evolutivos ese hecho? Como dijo Ruvolo (2004) a tal respecto, cuando se comparan los genomas de especies más distantes, como humanos y ratones, la premisa básica es «si se ha conservado, debe ser funcionalmente importante». Por contraste, para las especies estrechamente relacionadas, como humanos y chimpancés, la premisa básica es «si es diferente, podría ser importante para explicar las diferencias entre las especies». Vayamos, pues, con el intento de entender el porqué de las diferencias en este caso.

La discrepancia entre distancia molecular ínfima y distancia proteínica grande halla su explicación en la expresión genética, la manera en que la información contenida en el genoma lleva a la proteína. Queda claro que las expresiones del genoma no se realizan igual en chimpancés y humanos. Pero el propio genoma contiene también algunas diferencias notorias que no se expresan en distancia genética cuando comparamos secuencia por secuencia. El genoma humano es comparativamente más grande que el de los chimpancés y otros primates, como los lemures a causa del número mayor de inserciones. Por dar un ejemplo, el gen *Alu* humano ha tenido el doble de inserciones que el correspondiente al chimpancé en la evolución separada de los dos linajes (Hedges *et al.,* 2004). Los cromosomas de cada linaje también han sufrido recolocaciones *(rearrangements)* que han sido relacionadas con la codificación de proteínas distintas (Navarro y Barton, 2003), aunque un estudio posterior más amplio niega esa relación (Vallender y Lahn, 2004). En cualquier caso, la cuestión básica en términos evolutivos está, como decíamos, en la identificación de cuáles son las regiones de expresión de los genes que llevan a diferencias funcionales. Es decir, en qué consistiría la forma distinta de producir un humano o un chimpancé a partir de DNA bastante similar.

Buena parte de la diferencia entre los dos grupos hermanos, desde la locomoción a la manera de comunicarse, es de tipo funcional; en último término, algo dependiente de las funciones de las proteínas a las que se refería Ruvolo (2004) al hablar de la significación evolutiva de las disparidades obtenidas ya fuera por transformaciones moleculares, por selección positiva de cambios proteínicos o por expresión genética diferencial. Pero la identificación de las diferencias genéticas que se traducen en diferencias funcionales en uno y otro linaje escapa por el momento casi del todo a nuestras posibilidades. El panorama disponible es muy pobre; por poner un ejemplo, sólo se conoce un gen relacionado con la producción del lenguaje, el *FOXP2,* y sus particularidades parecen ser el resultado de una mutación que tuvo lugar en el linaje humano separado ya del de los chimpancés (Enard *et al.,* 2002). Pero el *FOXP2* está relacionado con trastornos en el control motor que dificultan el lenguaje, no con el hecho de hablar en sí mismo

Caja 3.6 Expresión genética de los tejidos

Si las explicaciones funcionales quedan todavía lejos, es posible identificar ya al nivel molecular algunas diferencias existentes en la expresión genética en los tejidos. Como es lógico, el retrato resulta parcial, porque los tejidos suelen ser el resultado de la expresión de diferentes genes. Aun así se han identificado pautas diferenciales de expresión genética en el cerebro de humanos y chimpancés (Marqués-Bonet *et al.,* 2004) y en un grado superior en el hígado (Hsieh *et al.,* 2003).

(Cela Conde *et al.,* 2008). Tal vez la evidencia más firme acerca de un correlato genético, anatómico y funcional sea el de las mutaciones sufridas en *Homo* por el gen *Myosin* (Stedman *et al.,* 2004), que habrían permitido el desarrollo de los grandes cráneos en nuestro género, y el posible papel de dicho gen también ha sido discutido (Perry, Verrelli y Stone, 2005).

7. ¿Qué es un ser humano desde el punto de vista taxonómico?

Que las diferencias funcionales y anatómicas existentes entre los simios africanos y los seres humanos, e incluso entre el chimpancé y nosotros, son muy grandes es algo que no se discute. Pero ¿cómo deberían traducirse en la clasificación de los hominoideos las proximidades moleculares y las diferencias fenotípicas, si hay que respetar los linajes filogenéticos?

La postura más común deducida de los estudios moleculares admite, como hemos visto, una secuencia evolutiva basada en la separación primera de los orangutanes, la de los gorilas después y, por último, la que implica la divergencia entre chimpancés y humanos. Fue Morris Goodman en la década de 1960 quien planteó por primera vez el problema taxonómico que implicaba, de acuerdo con esa filogenia, la clasificación tradicional de George Simpson.

Nos preguntábamos antes por qué razón no podemos agrupar los chimpancés y los gorilas en un mismo género. Ya lo sabemos: porque de esa forma estaríamos construyendo un grupo parafilético. Los gorilas y los chimpancés no forman un linaje separado del humano. Para que ambos simios africanos puedan pertenecer al mismo grupo, ya sea al nivel del género o de cualquier otra categoría, hay que incluir a los humanos también en él.

Ésa fue la solución que encontró Goodman (1963), aunque lo hiciera en un rango superior al de género. Propuso ampliar el concepto de lo que era considerado un homínido incluyendo en la familia Hominidae no sólo al género humano *(Homo),* sino también a los gorilas *(Gorilla)* y chimpancés *(Pan)*. La idea de Goodman tuvo un eco enorme pero la decisión de aumentar el contenido de la familia Hominidae resultó ser una pendiente resbaladiza. Así, Schwartz, Tattersall y Eldredge (1978) y Groves (1986) situaron al género *Pongo* (orangutanes) dentro de ella. Szalay y Delson (1979) dieron un paso más al incluir también a los simios inferiores (como los gibones, *Hylobates*), algo en lo que coincidieron más tarde los autores cercanos a Morris Goodman (Bailey *et al.,* 1992; Goodman *et al.,* 1994). Como consecuencia de esa tendencia, el taxón de los seres humanos y sus antecesores directos no compartidos por ningún simio superior actual, es decir, el de «homínido», pasó a ser trasladado desde la categoría de familia a la de tribu, Hominini (Schwartz, Tattersall y Eldredge, 1978; Groves, 1986), y más tarde al género *Homo* (Goodman *et al.,* 1994). Este género, que se utiliza de forma muy común dentro de la paleontología para agrupar a

Tabla 3.1 El contenido del género *Homo* (izquierda) y de la familia Hominidae (derecha) según distintos autores

Género Homo		*Familia* Hominidae	
Humanos y sus antecesores directos o colaterales no compartidos con los australopitecinos	Postura tradicional	Humanos y sus antecesores directos o colaterales no compartidos con ningún simio	Postura tradicional
Anterior + chimpancés	Goodman *et al.* (1998)	Anterior + chimpancés + gorilas	Goodman (1963)
Anterior + gorilas	Watson *et al.* (2001)	Anterior + orangutanes	Schwartz *et al.* (1978) Groves (1986)
		Anterior + simios inferiores	Szalay y Delson (1979) Bailey *et al.* (1992) Goodman *et al.* (1994)

los antecesores de los seres humanos que vivieron a finales del Plioceno y en el Pleistoceno (como, entre otros, *Homo habilis, Homo erectus, Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens;* véase más adelante, en la tabla 3.5, la denominación y fecha propia de cada época geológica), incluiría para Goodman *et al.* (1998) a los chimpancés. De esa forma, todos los seres humanos y sus numerosos antecesores tanto directos como colaterales se verían reducidos a un subgénero. Aún más extrema fue la propuesta de Elizabeth Watson *et al.* (2001) al colocar también a los gorilas dentro del género *Homo (H. gorilla)*.

Incluir dentro del corsé limitado de un subgénero todos los distintos linajes que aparecen en el clado humano es algo en verdad difícil. Pero más controvertido aún es clasificar como subgéneros seres tan distintos desde el punto de vista funcional como son los chimpancés, los gorilas y los distintos miembros del linaje humano (Cela-Conde, 1998). Si se sigue el criterio adaptativo de género de Ernst Mayr que hemos explicado antes, parece claro que dentro del linaje de los humanos existen ya cuatro géneros al menos, como veremos de inmediato. Por otra parte, para hacer justicia a los trabajos inmunológicos de Goodman no es preciso llevar tan lejos las consecuencias taxonómicas. Las evidencias moleculares sólo conducen, si queremos mantener la clasificación basada en grupos monofiléticos, a la necesidad de dar al clado humano la misma consideración que al clado chimpancé. Al ser grupos hermanos, los humanos y los chimpancés pueden ser considerados como subgéneros, pero también cabría otorgarles una categoría superior: la de género, tribu, subfamilia o, ya que estamos, y de manera más compatible con el espíritu de la clasificación tradicional de Simpson, la de familia.

Es la diversificación, en realidad, y no la antigüedad de un linaje la que debe fijar su nivel taxonómico. La presencia de numerosas especies puede imponer la necesidad de utilizar distintos géneros; en especial si las estrategias adaptativas difieren. Varios géneros llevarán a distintas tribus, y así, dando lugar a la necesidad de categorías más altas. Se trata de una cadena que el uso de los métodos cladísticos convierte en inevitable.

Caja 3.7 ¿Un género común para chimpancés y humanos?

Morris Goodman y colaboradores (1998) sostuvieron que chimpancés y humanos deben ser clasificados dentro del mismo género basándose en el tiempo transcurrido desde su antecesor común, de unos 6 m.a. La fecha de 7 m.a. que hemos dado por buena nosotros pertenece a ese mismo rango de edad. Pero esas fechas para el LCA no parecen obligar al uso de una categoría tan baja como el subgénero (Cela-Conde, 2001b). Por poner un ejemplo, Elizabeth Vrba (1984) concedió la categoría de tribus a dos linajes de bóvidos africanos, Alcelaphini y Aepycerotini, que también tienen un LCA de 6 m.a. El primer linaje cuenta con 27 especies y el segundo con sólo dos, así que estamos ante un caso muy similar al de humanos y chimpancés: numerosos autores identifican distintas especies e incluso géneros en el linaje humano, mientras que los chimpancés parecen estar mucho menos diversificados.

8. Controversias de la comparación morfológica

El valor de la semejanza morfológica no debe despreciarse nunca cuando se trata de establecer taxonomías pero el sentido y alcance de la cercanía entre los fenotipos puede llegar a ser un asunto un tanto difícil de resolver. Peter Andrews y Lawrence Martin (1987), mediante una síntesis de las evidencias morfológicas y moleculares disponibles, obtuvieron un cladograma de las relaciones filogenéticas entre los distintos hominoideos y los humanos que no se apartaba mucho del obtenido por medios sólo moleculares. Pero los autores señalaron que «la única sorpresa real es que las características derivadas compartidas a nivel molecular entre los simios africanos y los humanos no se reflejan de una manera firme en los análisis morfológicos, ni las similitudes morfológicas entre los simios africanos se reflejan tampoco al nivel molecular» (Andrews y Martin, 1987). No parece que eso sea en realidad ninguna sorpresa sino, por el contrario, una muestra bien indicativa del problema que estamos planteando. Por un lado, caben pocas dudas acerca de cuál es la secuencia filogenética de aparición de los linajes de los hominoideos —el ya indicado de orangutanes frente a un clado común de gorilas, chimpancés y humanos; y gorilas frente a un clado común de chimpancés y humanos. Pero, como hemos visto al hablar de las comparaciones entre los cromosomas ortólogos 21 y 22 de estos últimos, las semejanzas moleculares no se traducen de forma automática en semejanzas morfológicas. Éstas dependen también de otras variables.

La correlación entre proximidad molecular y parecido morfológico ha sido apuntada, no obstante, en varios estudios. Así, Colin Groves (1986) incluyó en el mismo clado a los chimpancés y a los seres humanos en función de las semejanzas morfológicas de ambos. Un resultado igual obtuvieron Sally Gibbs, Mark Collard y Bernard Wood (2000) mediante la obtención de cladogramas basados en caracteres de los tejidos blandos de los hominoideos actuales. Y Milford Wolpoff (1982), aun cuando argumentaba en otro contexto, también sostuvo que los gorilas, los chimpancés y los seres humanos se parecen más entre sí, morfológicamente hablando, que cualquiera de ellos a los orangutanes. Sin embargo, Jeffrey Schwartz (1984) realizó un detallado análisis morfológico comparativo que contradijo por completo la opinión de Wolpoff.

9. ¿En favor de un taxón parafilético?

Robert Martin (1990) ha sostenido que todos los grandes simios se parecen mucho entre sí a causa de su divergencia lenta respecto del ancestro común. En consecuencia, Martin otorgó un cierto valor a la posibilidad de agru-

par a los simios en un mismo taxón, aunque fuese parafilético. El criterio que toma en cuenta los grandes cambios de dirección evolutivos puede tener a veces, pues, tanto peso como el de las relaciones filogenéticas inferidas de las distancias moleculares. Como dijo Phillip Tobias: «existen definiciones precisas disponibles [...] acerca de las características morfológicas de los homínidos y de los simios; son, en esencia, el complejo de rasgos anatómicos y funcionales que más efectivamente diferencian al ser humano de los simios» (Tobias, 1991d, p. 14).

El primatólogo Russell Ciochon (1983) también se decantó por nombrar un linaje humano frente al de los grandes simios africanos. Ciochon proporcionó una lista muy completa de los rasgos que definen 11 morfotipos —estados morfológicos— dentro de los hominoideos y que indican, de tal suerte, la separación entre los rasgos derivados de los humanos y los rasgos derivados de los simios africanos. Pero los argumentos a favor de esa filogenia no son exclusivamente anatómicos. A la hora de hablar de rasgos, tanto morfológicos como funcionales, no hay que olvidar que ambos correlacionan entre sí. La bipedia es imposible sin cambios en el pie, la cadera, las extremidades y la base del cráneo y, de hecho, la atribución de conducta bípeda se hace siempre que se encuentra en un ejemplar fósil alguno de esos rasgos morfológicos relacionados con la bipedia. Resulta difícil pensar, por otro lado, en la evolución aislada de un único rasgo: son muchos los que cambiarán coordinadamente para lograr una nueva alternativa adaptativa. Le Gros Clark (1964) y Tobias (1985b) han defendido el concepto de «pauta morfológica total» para caracterizar de manera taxonómica a un espécimen, huyendo de la atribución de características adaptativas y evolutivas en función de un único rasgo. Aun así, el énfasis puesto en la importancia cualitativa de un rasgo notorio y relativamente aislado puede seguir esgrimiéndose como alternativa frente a una clasificación tan sólo cuantitativa en función de un determinado número de caracteres compartidos.

En realidad el problema no tiene que ver sólo con la ponderación de los datos moleculares. Los partidarios de establecer una cercanía taxonómica estrecha entre gorilas, chimpancés y humanos no ignoran el hecho de que los rasgos derivados de los seres humanos (desde la bipedia al lenguaje doblemente articulado) tienen un gran peso en la adaptación de nuestra especie. ¿En qué se basa entonces la tendencia, muy generalizada en los estudios influidos por los trabajos de Goodman, de incluir en la misma familia de los homínidos a seres tan diferentes en términos adaptativos, morfológicos y funcionales como son los simios africanos y los humanos?

Quizá una respuesta interesante pueda ser la necesidad, bien perentoria, de luchar contra los antropocentrismos. Han sido demasiadas las veces en las que un modelo antropocéntrico ha impuesto conceptos erróneos (como el de jerarquía, con el ser humano en el papel de «rey de la naturaleza»). Pero el verdadero problema, desde nuestro punto de vista, es otro. Se trata de una posible confusión existente en el paso que se da desde la aceptación de las evidencias moleculares (que indican las distancias genéticas existentes entre los hominoideos) hasta el establecimiento de los árboles filogenéticos.

10. Una solución monofilética

Pese a los argumentos en favor de mantener hasta cierto punto la taxonomía de Simpson (1945), diferenciando la familia Pongidae (simios superiores) de la Hominidae (humanos), los resultados de los estudios moleculares son demasiado coincidentes y extensos como para ignorarlos. Pero distinto es, como ya hemos indicado, el que deban dar lugar además a una clasificación tan reduccionista como la que figura en el último recuadro de la tabla 3.1, con los simios inferiores formando parte de Hominidae.

El criterio molecular, por sí solo, no establece una distribución de linajes evolutivos,

Tabla 3.2 El orden de los Primates (arriba) con sus tres subórdenes, Plesiadapiformes (extinto), Prosimios y Antropoideos (según Fleagle, 1988, modificado; en la 2.ª ed., 1999, Fleagle concedió un orden aparte a los Plesiadapiformes). Los Antropoideos se dividen a su vez en Plathyrrhini (Monos del Nuevo Mundo) y Catarrhini. Los catarrinos actuales (abajo) cuentan con dos superfamilias, Cercopithecoidea (Monos del Viejo Mundo) y Hominoidea (simios y humanos). En el detalle del suborden Anthropoidea se han incluido sólo los géneros actuales, no los fósiles

Orden Primates
Suborden Plesiadapiformes
Suborden Prosimii
Suborden Anthropoidea
Infraorden Plathyrrhini (Monos del Nuevo Mundo)
Infraorden Catarrhini (Monos del Viejo Mundo)

Suborden	Anthropoidea							
Infraorden	Catarrhini							
Superfamilia	Hominoidea					Cercopithecoidea		
Familia	Hominidae				Hylobatidae	Cercopithecidae		
Subfamilia	Homininae		Gorillinae	Ponginae		Cercopithecinae		Colobinae
Tribu	Hominini	Panini	Gorillini	Pongini	Hylobatini	Cercopithecini	Papionini	
Género	Homo (humano)	Pan (chimpancé)	Gorilla (gorila)	Pongo (orangután)	Hylobates (gibón) *Symphalangus* (siamango)	*Cercopythecus* *Erythrocebus*	*Macaca* *Cercocebus* *Papio* *Teropithecus* *Mandrillus*	*Presbytis* *Rhinopithecus* *Nasalis* *Colobus* *Procolobus*

así que a sus evidencias se les suele añadir una interpretación cladística del proceso de aparición de nuevas líneas. La cuestión crucial al respecto es el hecho, planteado por Robert Martin (1990), de que aun cuando los principios de la cladística puedan dictar la manera como se dividen los taxa en una clasificación, no tienen por qué imponer el rango taxonómico al que pertenecen esas divisiones. Como vimos en el capítulo 1, lo que la cladística exige es que a partir de un nodo —el instante idealizado de la división— los dos taxa que se originan pertenezcan a la misma categoría. Si suponemos, pues, que el taxón «chimpancé + humano» se separa del taxón «gorila», la única exigencia es la de dar al taxón compuesto por chimpancés y humanos la misma categoría que a los gorilas.

De acuerdo con el criterio que tenemos por más razonable, la familia Hominidae queda asignada al conjunto de los simios superiores y los humanos. Los orangutanes constituyen la subfamilia Ponginae, y los gorilas, la Gorillinae, mientras que «chimpancés + humanos» forman la subfamilia Homininae. Dentro de esta última, a los chimpancés les corresponde la tribu Panini, y a los humanos, la tribu Hominini, que comenzaremos a estudiar en el capítulo siguiente (véase tabla 3.2).

Dicho de otra forma, los seres humanos somos, técnicamente hablando, simios. Pero, al margen de las consideraciones de los autores que puedan preferir el clasificar por grados, el lenguaje coloquial tiene la fuerza suficiente como para obligar a referirse a los «simios asiáticos» y los «simios africanos»,

Caja 3.8 Criterio cladístico

La aplicación estricta del criterio cladístico obligaría a dar a los chimpancés, como grupo hermano del linaje humano, que cuenta con cuatro géneros y forma, pues, una tribu, Pamni. A su vez, no existiría una tribu Gorillini porque los gorilas son el grupo hermano de una subfamilia, la de humanos (tribu) + chimpancés (tribu). Pero trasladar a los cladogramas un criterio de ese estilo sería una solución engorrosa y bien pronto inmanejable. De ahí que en los cladogramas se utilicen como taxa o bien las especies, o los géneros, en el bien entendido de que, si se quiere ser preciso, la taxonomía que se derive de ellos ha de respetar la igualdad de categoría para los grupos hermanos.

dejando fuera de este último taxón, de forma incorrecta si estamos hablando en términos evolutivos, a los miembros de nuestra especie. Ese error popular tiene su explicación: nuestros rasgos derivados nos han alejado de aquellas características que relacionamos con nuestros parientes más próximos —las apomorfias que indican cómo es un «simio».

11. La tribu Hominini

Pese a que las técnicas moleculares han permitido lograr una taxonomía para el linaje humano compatible con el proceso de evolución de los hominoideos, la mayor parte de las evidencias que permiten entender cómo tuvo lugar la evolución humana proceden del registro fósil. Gracias a los diferentes ejemplares fósiles se dispone de un conjunto muy amplio de humanos ya desaparecidos.

Pese a que no iremos examinando en cierto detalle los fósiles del linaje humano hasta más tarde, podemos adelantar que dentro de la tribu Hominini es corriente distinguir cuatro subtribus, a cada una de las cuales le corresponde, de acuerdo con la propuesta que haremos de inmediato, al menos un género.

Se trata de las subtribus Ardipithecina (nombres coloquiales: «ardipitecinos» para la subtribu y «ardipitecos» para el género *Ardipithecus*); Australopithecina («australopitecinos» para la subtribu y «australopitecos» para el género *Australopithecus*); Paranthropitecina («parantropitecinos» para la subtribu y «australopitecos robustos» para el género *Paranthropus*) y Hominina (subtribu a la que no daremos ningún nombre coloquial; a los miembros del género *Homo* les llamaremos «homo», sin más).

La elección del nombre coloquial para *Paranthropus* merece ser explicada. Deriva del hecho de que durante décadas se clasificó a los homininos más antiguos de Sudáfrica distinguiendo entre «gráciles» y «robustos». Estos últimos corresponden a los miembros del género *Paranthropus*.

11.1 Géneros de Hominini

La libertad taxonómica que concede el Código Internacional conduce a veces a situaciones arbitrarias. Es fácil encontrar en la literatura especializada una multitud de taxa dentro de Hominini. Sólo por lo que hace a los neandertales, sus ejemplares han recibido propuestas de hasta seis géneros diferentes. Tal dispersión es, de forma notoria, absurda, por lo que resulta necesario seguir un criterio más razonable. Hemos propuesto aceptar la idea de Ernst Mayr acerca del género como indicativo de un determinado tipo de ser adaptado a condiciones particulares. Cada género, de acuerdo con ese criterio, implica que estamos ante un tipo distinto de hominino. Un ser que hace algo diferente, irreducible a los otros géneros propuestos con anterioridad.

Tabla 3.3 Taxonomía supragenérica de los simios superiores y humanos. Adaptada de Wood y Richmond (2000)

Familia	*Subfamilia*	*Tribu*	*Subtribu*	*Especies actuales*
Hominidae	Ponginae	Pongini	Pongina	orangutanes
	Gorillinae	Gorillini	Gorillina	gorilas
	Homininae	Panini	Panina	chimpancés comunes; bonobos
		Hominini «homininos»	Ardipithecina («ardipitecinos») Australopithecina («australopitecinos») Parantropithecina («australopitecinos robustos») Hominina («homo»)	humanos

Veremos a lo largo de este libro que los miembros de la tribu Hominini han seguido alguna de las cuatro siguientes estrategias:

1. Los primeros seres que adoptan la postura bípeda cuando se desplazan por el suelo. Mantienen buena parte de los rasgos primitivos en la masticación.
2. Los homininos que aprovechan la locomoción para ir ocupando áreas de sabana abierta a medida que el clima africano se enfría y los bosques disminuyen de tamaño, adaptando su dentición a las nuevas condiciones.
3. Los homininos que, alrededor de 2,5/3,5 m.a. atrás, se especializan en la alimentación vegetal de la sabana y desarrollan grandes aparatos masticatorios.
4. Los homininos que, en fechas cercanas a esos 2,5/3,5 m.a., mantienen aparatos masticatorios relativamente gráciles. En el género se incluyen también los sucesores dentro del linaje que, con el tiempo, desarrollan grandes cerebros y construyen instrumentos de gran precisión. Nuestra especie, *Homo sapiens,* pertenece a este último.

De acuerdo con Mayr (1950), a cada uno de esos diferentes grupos le corresponde un solo género. Aunque suponga adelantarse a los argumentos que permiten sostener esa fórmula taxonómica, mantendremos ya que tales géneros serían, respectivamente, los de *Ardipithecus, Australopithecus, Paranthropus* y *Homo*. El árbol filogenético que los relaciona aparece en la figura 3.5 (arriba).

Sin embargo, suele admitirse que la subtribu Ardipithecina cuenta con más de un género pese a que *Ardipithecus* sea el único bien definido e identificado. De los otros dos géneros de esa subtribu, *Sahelanthropus* y *Orrorin,* hablaremos en un próximo capítulo.

La presencia de sólo cuatro géneros, o seis todo lo más, en una tribu Hominini para la que se han definido decenas de ellos puede parecer insuficiente. Pero es el número que corresponde a los distintos procesos de diversificación identificables con pocas dudas en el linaje humano. Una primera separación cladística dividió en dos el linaje hasta entonces común de homininos y paninos. Una segunda dio paso a los géneros *Paranthropus* y *Homo*. En realidad cabría plantear, siguiendo el criterio estricto de Hennig de la identificación cladística de linajes, que en el esquema ofrecido incluso sobra un taxón, el del género *Australopithecus,* dado que no es el re-

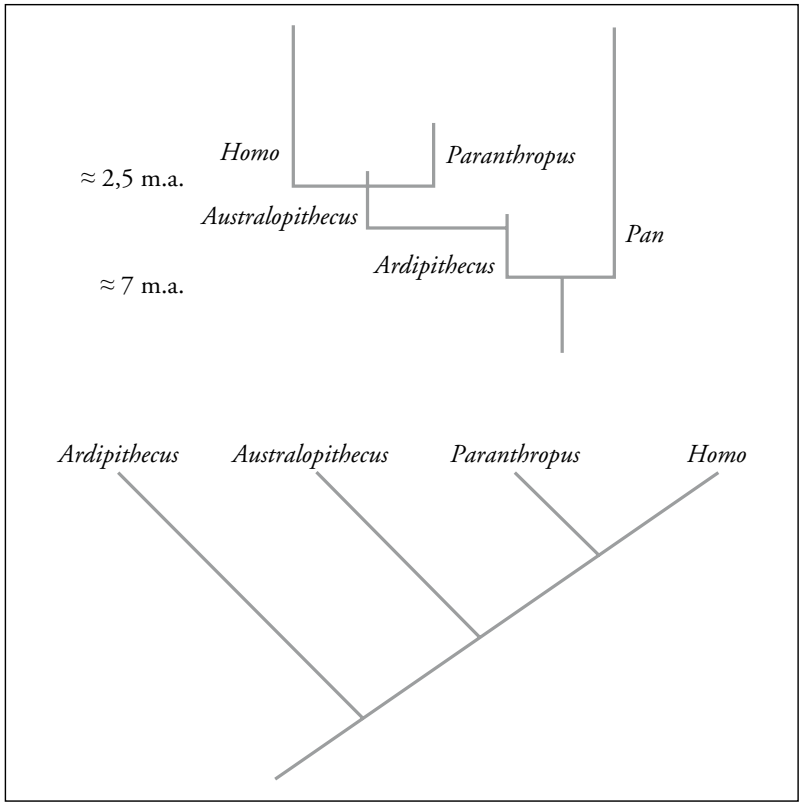


Figura 3.5 Arriba: árbol filogenético de los géneros de la tribu Hominini. Abajo: cladograma de los géneros de la tribu Hominini.

sultado de una cladogénesis; surge por evolución filética —sin ramificaciones— a partir de *Ardipithecus*. Pero la cladística reformada permite operaciones así, que dan lugar al cladograma de la figura 3.5 (abajo), en el que no hemos incluido ni *Sahelanthropus* ni *Orrorin* a causa de los escasos restos de que se dispone de cada uno de ellos.

Como ya hemos explicado, el uso de la cladística reformada elimina el sentido temporal de evolución de los linajes propio del planteamiento original de Hennig, por lo que el cladograma de la figura 3.5 sólo indica cuáles son los diferentes grupos hermanos. De acuerdo con esa solución técnica, ningún árbol filogenético queda justificado porque la identificación de ancestros y descendientes es siempre especulativa. El que contiene la figura 3.5 sería, por tanto, como cualquier otro, tentativo e hipotético. Pero responde en buena medida a los datos disponibles acerca de las diferencias adaptativas entre los distintos homininos, que iremos detallando y discutiendo en adelante.

11.2 ¿Qué es un hominino?

Los homininos surgieron debido a que un remoto antecesor de nuestra especie dio, como ha sostenido el paleontólogo sudafricano Phillip V. Tobias (1971), un empujón evolutivo *(push or kick)* mediante el que se generó un nuevo linaje. Ese linaje fue diversificándose en numerosas especies. ¿Por qué razón las identificamos como pertenecientes a los homininos? Por disponer de los rasgos característicos de éstos.

El cladograma más plausible que muestra las relaciones filogenéticas existentes entre los simios superiores y los seres humanos sitúa al chimpancé como grupo hermano de los humanos. De acuerdo con tal idea, cuando

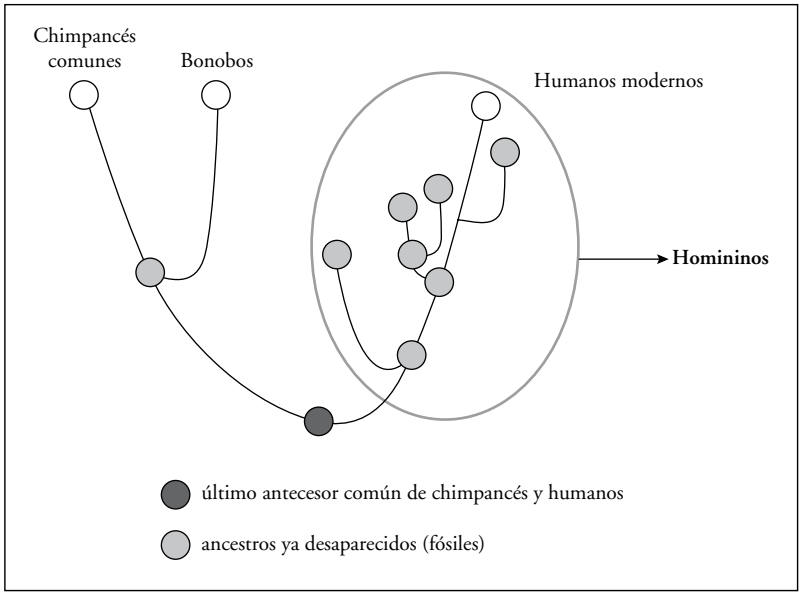


Figura 3.6 Son homininos los humanos actuales y sus antecesores tanto directos como colaterales ya desaparecidos que no lo sean a su vez de nuestro grupo hermano, el de los chimpancés comunes y bonobos. Los ancestros expuestos en la figura son hipotéticos, a título de ejemplo. Se conocen numerosos ejemplos de antecesores nuestros, es decir, de homininos, pero no disponemos de ningún ancestro de los chimpancés actuales, con la única excepción de tres dientes hallados en Kenia con alrededor de 0,5 m.a.

nos enfrentamos con la presencia de fósiles como los que describiremos en adelante, e intentamos entender cuál es su lugar desde el punto de vista filogenético, tenemos dos posibilidades ante nosotros. La primera, colocarlos dentro del linaje de los seres humanos actuales (el que conduce al género *Homo*). La segunda, atribuirlos al linaje de los chimpancés (antecesores de *Pan*) o incluso de los gorilas. En el primer caso estamos ante un «hominino».

Hominino es, de acuerdo con el significado que utilizamos en este libro, un concepto que indica lo siguiente: en algún momento de la filogénesis de los hominoideos comenzó un camino evolutivo que condujo a la larga al ser humano de aspecto moderno; deben considerarse como homininos todos los miembros directos y colaterales de ese trayecto (véase figura 3.6). Hominino equivale, en ese contexto, a prehumano, a un ser previo a nuestra especie (aun cuando los homininos también incluyan, claro está, a los humanos actuales).

Pero ¿qué es un prehumano? La respuesta técnica ya la hemos dado: un antepasado, ya sea directo o colateral, exclusivo de nuestra especie. Sin embargo, la idea de lo que es un antepasado más allá de las consideraciones cladísticas se refiere al *tipo* de ser que es un hominino y está relacionada con el hecho de que, en estos momentos, sólo conocemos a los simios superiores entre nuestros parientes cercanos. Eso supone aplicar un criterio comparativo: los antepasados prehumanos deben parecerse más a nosotros que a los chimpancés. La cladística de los hominoideos impone su valor explicativo. Así que, por una parte, las ramas laterales de la evolución del linaje —como pueda ser la de los australopitecos «robustos», los *Paranthropus*— se consideran prehumanos atendiendo a criterios técnicos. Y nos parece bien que sea así porque los consideramos más semejantes a nosotros. ¿Por qué? A causa de ciertos caracteres muy notorios que abordaremos de inmediato.

¿Por qué no aceptamos —de acuerdo con las tesis de Goodman— que los chimpancés son tan cercanos a nosotros que deberíamos tenerlos también por homininos? Al fin y al cabo comparten con nosotros un clado distinto al de los gorilas y los orangutanes. Es cierto que cuentan con notorios rasgos deri-

Caja 3.9 «Verdaderos homininos»

Es posible que las preguntas del texto relativas a los parántropos se contestasen de forma afirmativa como reflejo de que entendemos que los «verdaderos humanos» somos sólo nosotros y nuestros ancestros más próximos. El empujón que condujo hacia nuestra especie actual tuvo mucho que ver con la fórmula adaptativa inaugurada por *Homo habilis* para adaptarse a las sabanas abiertas cuando, hace unos dos millones y medio de años, se produjo un enfriamiento del clima africano. Ese episodio nos resulta más familiar de cara a entender lo que es un «ser humano» que los rasgos propios de los primeros homininos. Las tesis de Phillip Tobias (1995, por ejemplo) acerca del lenguaje primordial de *Homo habilis* pueden entenderse como un apoyo a favor de tal consideración, aun cuando el sentido de sus palabras no fuera ése. Si pensamos así, los «verdaderos homininos» serían los que desarrollaron los rasgos derivados de la alimentación principalmente carnívora, la tendencia al crecimiento del cráneo, la producción de cultura y la obtención gradual de un alto nivel de comunicación semántica y sintáctica que desarrolló la simbología y la apreciación estética. El contraste con unos parántropos vivos, en el caso de que éstos no hiciesen tales cosas igual que nosotros, nos llevaría tal vez a no considerarlos demasiado «humanos».

vados propios, distintos a los nuestros. Pero también existen ejemplares fósiles en nuestro linaje con rasgos derivados muy distintos a los de los humanos actuales y, pese a ello, los clasificamos como homininos. Por el contrario, no incluimos en nuestra tribu a los chimpancés.

Tal vez la mejor explicación para ese proceder sea que tomamos muy en cuenta las apomorfias que nos separan hoy de los chimpancés porque nos referimos a seres vivos cuya conducta podemos comparar con la nuestra. La interpretación que hacemos de la filogénesis viene forzada por las especies de hominoideos existentes ahora. Es difícil saber cómo clasificaríamos a los chimpancés si se hubiesen extinguido poco después de su aparición y nos topásemos ahora con sus restos fósiles. Tampoco sabemos, si hubiese mismos parántropos vivos, cómo los consideraríamos. ¿Concederíamos una gran importancia a sus propios rasgos derivados, enfatizando las diferencias que mantienen respecto de nosotros? ¿Reduciríamos en consecuencia el taxón de los homininos al género *Homo* para excluir a unos parántropos vivos y, por tanto, muy fáciles de distinguir? ¿Lo haríamos si comprobásemos que utilizan herramientas? ¿Incluso si, de alguna forma, hablaran?

Pero no estamos en esas circunstancias. Todos los homininos que conocemos, salvo los miembros de nuestra especie, pertenecen a especies ya desaparecidas. Sus rastros los encontramos en los registros fósil y arqueológico. Los clasificaremos, pues, en la misma categoría que la nuestra —la tribu Hominini— por la razón poderosa de que comparten con nosotros un rasgo derivado muy notorio, una sinapomorfia relacionada con la locomoción: la bipedia. Los chimpancés, ya que estábamos hablando de ellos, se desplazan de manera diferente a la nuestra.

11.3 Los dimorfismos sexuales

La evolución de los homininos incluye una serie de rasgos indicativos acerca de cómo tuvo lugar la filogénesis humana. En general, a partir de los primeros bípedos se apunta una tendencia hacia el incremento de la robustez craniomandibular y el aumento del tamaño del cuerpo. Esos rasgos suponen indicios de que se ha producido un cambio que permite entender que el linaje se ha diversificado. Sin embargo, a la hora de detectar y llevar a cabo una interpretación correcta de las diferencias halladas en el registro fósil es preciso distinguir dentro de la muestra estudiada que nos encontramos frente a verdaderas apomorfias, caracteres que identifican un taxón. Hay que pedir descartar tanto la varia-

Caja 3.10 La identificación del sexo

La anchura de los caninos se mide calculando el diámetro máximo en el sentido labiolingual perpendicular al eje medio distal del diente. Las diferencias entre sexos se expresan por el índice de dimorfismo que, en el estudio de Wolpoff (1976) seguía la fórmula:
I = (100 Mm/Fm) – 100 [Mm es la media de los machos y Fm la media de las hembras].

Estudios posteriores han definido el índice de dimorfismo como el logaritmo del cociente entre la media de las medidas en machos y la media de las medidas en hembras (Plavcan, 2000). El conjunto de los rasgos de la pelvis y el cráneo que sirven para la identificación del sexo en el esqueleto de los humanos modernos viene pormenorizado en Rössing *et al.* (2007).

bilidad individual —una fuente común de diferencias que no indica separación de especies— como la presencia de rasgos distintos debidos al sexo de los ejemplares.

Los dimorfismos sexuales pueden llevar a confundir la condición de los fósiles, dando por pertenecientes a dos especies, o incluso a dos distintos géneros, a ejemplares que son de diferente sexo dentro de un mismo taxón.

Milford Wolpoff (1976) planteó la cuestión de la presencia de dimorfismos sexuales en la filogénesis tratando en particular el caso de los australopitecos. El punto de partida pasa, claro está, por la necesidad de determinar el sexo de cualquier fósil cuyas particularidades dimórficas se quieran analizar. Tratándose de *Homo,* el rasgo más indicativo del sexo es la pelvis pero, como Wolpoff (1976) argumentó, la escasez de caderas en el conjunto de los australopitecos disponibles conduce a tener que basarse en otros rasgos. La cuestión de hallarlos suponía, en los años en que Wolpoff llevó a cabo su análisis, una labor ardua a causa de que la única pelvis existente en el conjunto de los australopitecos era el ejemplar STS 14, *A. africanus*. El fósil muy completo A.L. 288-1 aparecería más tarde.

STS 14 no cuenta con ningún material dental o craneal asociado. De existir, la certeza de la condición femenina de STS 14 podría haberse extendido a otros rasgos que abundan mucho más en el registro fósil, disponiendo así de otros criterios distintos a los que se refieren a la cadera. Wolpoff (1976) indicó que el primer intento de asociar los materiales dentales al sexo se debe a John Robinson (1956), quien atendió en particular a la forma y tamaño de los caninos superiores y los M1 mandibulares. Las diferencias entre los caninos son también un rasgo dimórfico en los humanos modernos —Wolpoff consideró ocho muestras de población de distintos continentes con medidas disponibles en la literatura especializada—, mostrando diferencias que afectan más a la anchura que a la longitud.

Wolpoff (1976) sintetizó los estudios existentes para indicar que la anchura de los caninos es el rasgo individual más útil a la hora de distinguir sexos en una amplia gama de primates actuales. De igual forma, parece ser el mejor criterio si hablamos de fósiles.

El resultado del cálculo de la anchura de los caninos en distintos ejemplares de australopitecos de Sudáfrica y África del este —agrupados según un criterio muy extendido en «robustos» y «gráciles», de acuerdo con su aspecto más o menos masivo— aparece en la tabla 3.4.

Las conclusiones que sacó Wolpoff (1976) fueron las siguientes:

- Los ejemplares de australopitecos «robustos» tanto sudafricanos como del Rift seguían una distribución aparentemente bimodal, que supone un indicio de existencia de dimorfismos sexuales.
- Los ejemplares de australopitecos «gráciles» y los de una antigüedad comparable pertenecientes al género *Homo* no indicaban la pauta bimodal.
- Los dimorfismos aparecían más en el maxilar que en la mandíbula.

Tabla 3.4 Dimensiones de la anchura de los caninos correspondiente a distintos australopitecos (Wolpoff, 1976). Las medidas, en milímetros, fueron tomadas por el propio Wolpoff salvo en el caso de STS 71

África del sur				*África del este*			
Gráciles		*Robustos*		Homo		*Robustos*	
Maxilar							
STS 3	12,1	TM 1517[a]	9,4	OH 15	11,9	ER 816	9,5
STS 5.[a]	8,9	SK 4	10,6	OH 39	9,3	OH 5	10,0
STS 17.[a]	10,2	SK 12.[a]	12,0	ER 803	11,5	OH 30	9,1
STS 48	9,5	SK 13.[a]	8,0	ER 1470.[a]	11,5	Chesowanja	8,5
STS 52	9,9	SK 27	10,4	ER 1590	12,7		
STS 53.[a]	8,5	SK 38	10,0				
STS 71.[a]	10,0	SK 46.[a]	10,0				
TM 1511.[a]	11,0	SK 47.[a]	8,6				
TM 1512	9,2	SK 48	9,2				
TM 1514.[a]	10,2	SK 52.[a]	10,1				
TM 1527	8,8	SK 55	9,4				
TM 1528	9,0	SK 65	10,2				
SE 1937	9,0	SK 79.[a]	8,9				
MLD 6.[a]	8,3	SK 80.[a]	9,4				
MLD 9.[a]	9,0	SK 83	10,5				
MLD 11/30	10,1	SK 85/93	9,4				
		SK 86	8,9				
		SK 95	8,4				
		SK 845	11,4				
		SK 884	8,8				
		SK 1590	8,7				
Mandibular							
STS 7	11,0	TM 1517	8,8				
STS 36	10,5	SK 23	8,0				
STS 50	9,8	SK 29	8,5				
STS 51	9,2	SK 34	8,8				
STS 52	10,2	SK 74.[a]	9,2				
MLD 18	8,9	SK 87	9,4				
MLD 27.[a]	9,0	SK 94	8,5				
MLD 40	9,1	SK 858	8,0				
		SK 876	10,8				
		SK 1596	10,1				

Caja 3.11 Dimorfismos sexuales en los caninos

El rasgo de anchura de los caninos sólo resultó ser dimórfico respecto del sexo en los australopitecos «robustos», tanto sudafricanos como de África del este. Ni los «gráciles» ni los antiguos *Homo* dieron en el estudio de Wolpoff (1976) esa pauta pero tampoco hay una distribución bimodal del rasgo en *Homo erectus,* los neandertales y los humanos modernos. La semejanza en la anchura parece contradecir la apreciación de Wolpoff de que las mayores diferencias entre mujeres y hombres de hoy en día se dan en los caninos, pero hay que entender que Wolpoff sólo planteó que los dimorfismos sexuales de los caninos alcanzan un grado relativamente más alto respecto de otras medidas dentales.

Aunque, con su cautela habitual, Milford Wolpoff (1976) advirtió acerca de los riesgos que se corren al tomar por una distribución bimodal aparente lo que puede corresponder en realidad a elementos azarosos —como un error de muestreo—, el cálculo de las probabilidades de que hubiera en efecto una diferencia real y que correspondiese a una razón biológica dio un resultado muy alto. En consecuencia, Wolpoff (1976) aceptó, subrayándolo en su artículo, que las distribuciones bimodales halladas en los australopitecos se deben a dimorfismos sexuales. Por añadidura, el nivel de las diferencias en la anchura de los caninos ligadas al sexo se mostró más acusado en los australopitecos «robustos» que en los chimpancés actuales.

Tomando la medida de la anchura de los caninos como indicio para la identificación del sexo se puede calibrar el carácter dimórfico o no de otros rasgos. La pauta general hallada en los australopitecos indicó que el dimorfismo es menor en los dientes anteriores y va aumentando hacia los posteriores. La única explicación que pudo encontrar Wolpoff para la mayor anchura de los caninos y los molares masculinos es el de que corresponda un dimorfismo similar en el tamaño del cuerpo. Pero en el momento en que llevó a cabo su trabajo se carecía de datos suficientes para poner a prueba esa hipótesis. Como veremos en el capítulo siguiente, una diferencia por razón de sexo entre los australopitecos, siendo los machos más grandes, suele aceptarse de manera general. Con la salvedad, que examinaremos también en ese capítulo, de que las diferencias de tamaño de dos o más ejemplares pueden atribuirse a la pertenencia a distintas especies.

El trabajo de Wolpoff (1976) fue el punto de partida para poder abordar de manera fiable el problema de la asignación de sexo a los materiales fósiles de los homininos y, en consecuencia, evaluar los posibles dimorfismos sexuales. Numerosos artículos siguieron la metodología indicada por ese autor. Pero el propósito de incluirlo con cierta extensión aquí es sobre todo el de indicar el alcance de las dificultades. Porque los estudios realizados con un hipodigma más amplio de las especies del Plioceno condujeron a unas conclusiones descorazonadoras: los homininos antiguos cuentan en realidad con un dimorfismo muy bajo en los caninos (Plavcan y Van Schaik, 1997).

Por el contrario, el dimorfismo en el tamaño corporal de los homininos del Plioceno alcanza cifras importantes.

Caja 3.12 El dimorfismo sexual en la Sima de los Huesos

Juan Luis Arsuaga y colaboradores, tras el examen de la muestra abundante de la Sima de los Huesos (Atapuerca, Burgos), concluyeron que, en contra de lo admitido de forma general, los dimorfismos sexuales relacionados con el tamaño corporal de los homininos fue en el Pleistoceno Medio similar al propio de los humanos modernos (Arsuaga, Carretero *et al.,* 1997).

Los avances en la identificación de dimorfismos han conducido incluso a plantearse la posibilidad de inferir pautas de conducta social en los distintos taxa de homininos del Plioceno y el Pleistoceno Inferior siguiendo la correlación que se da entre diferencias de tamaño y diferencias de conducta en especies de primates actuales. Pero las dificultades que aparecen a la hora de tener en cuenta variables respecto de, por ejemplo, la competencia, la agresividad y el tipo de apareamiento —poliginia/monogamia— son muy grandes (Plavcan, 2000). Veremos en su momento en qué medida los dimorfismos pueden darnos indicios valiosos acerca de las pautas de conducta.

12. El estudio del registro fósil

El registro fósil es la principal fuente informativa de que se dispone para entender cómo ha tenido lugar la evolución del linaje humano. Los fósiles indican qué diferentes especímenes hizo aparecer la selección natural. Y la edad que puedan tener los ejemplares descubiertos es un dato crucial para poder explicar cómo fue el proceso de la evolución de cualquier linaje. De ahí que haya que averiguar qué edad tienen los fósiles o, al menos, los terrenos en los que han aparecido.

12.1 Estratigrafía

La fosilización, es decir, la sustitución de los materiales orgánicos por minerales conservando, en parte al menos, la forma original del organismo, sólo tiene lugar en la gran mayoría de los casos en terrenos sedimentarios. Éstos se generan por la acumulación de depósitos que terminan, con el paso del tiempo y la presión de nuevos materiales sobre ellos, convertidos en una roca —un estrato— en principio más o menos horizontal. Los terrenos que contienen fósiles se muestran como una sucesión de estratos, de capas sucesivas de sedimentación (véase figura 3.7, izquierda). Por la lógica del proceso, cuanto más profundo es un estrato, más antigua resulta ser su edad.

La estratigrafía es la técnica que determina la secuencia correcta de los estratos. Obtener ésta es la tarea fundamental de cara al estudio de cualquier yacimiento y obliga a precisar las coordenadas (dimensiones horizontal y vertical) de cada punto de interés del yacimiento (véase figura 3.7, derecha).

Si se dispone de la secuencia estratigráfica completa correspondiente a la época que estamos considerando, indicará la edad de los fósiles, es decir, cuáles son más antiguos y cuáles más modernos. Se trata de una edad relativa mientras no sepamos en qué momento se formó el estrato que contiene cada ejemplar. Existen varias maneras de identificar la edad del estrato, como veremos de inmediato. Vaya antes la advertencia de que la idea que hemos dado de la coincidencia «estrato más profundo = estrato más antiguo» tropieza con las alteraciones en la secuencia original de deposición que pueden darse a causa de alteraciones geológicas. Los movimientos orogénicos hacen que el terreno se pliegue y, así, los estratos alteran su orden

Caja 3.13 Zonas, formaciones, miembros

Los estratos o lechos forman unidades geológicas a las que se denomina «miembros». El conjunto de los diferentes miembros con una misma historia geológica se denomina «formación». Las zonas fosilíferas contienen por lo general distintas formaciones. Cuando hablamos de «yacimiento» y «localización» estamos utilizando términos coloquiales que pueden referirse tanto a zonas como a formaciones o miembros salvo que se dé la identificación precisa. Así, tanto se puede hablar del yacimiento de Hadar (Etiopía) de manera general como precisar que el Miembro Sidi Hakoma de la Formación Hadar ha suministrado los primeros fósiles de la especie *Australopithecus afarensis*.

Figura 3.7a y b Izquierda: estratos del Cañón del Colorado (Bright Angel Trail; Nevada, Estados Unidos). Derecha: trabajos en el Yacimiento Galería (Atapuerca, Burgos, España). Pueden observarse las cuerdas tendidas que permiten establecer la dimensión vertical de cada punto. Foto: Fundación Atapuerca.

original de formación por la presencia de fallas, cabalgamientos e incluso inversiones de los estratos. Reconstruir la historia geológica para poder recuperar el orden de deposición de los materiales es, pues, necesario. Ayuda mucho en ese proceso el poder identificar la edad absoluta, no sólo relativa, de cada estrato. Son diferentes los métodos que existen de datación absoluta; nos referiremos a algunos de ellos.

12.2 Comparación faunística (biocronología)

Si se conoce ya la edad de parte de la fauna hallada, cabe atribuir esa misma edad al estrato donde apareció. El riesgo de circularidad es, no obstante, alto en ocasiones. Así sucede si deducimos la edad de los fósiles de la del estrato, y la edad de éste de los fósiles que contiene.

12.3 Métodos radiométricos: isótopos radiactivos

Cuando cerca de los yacimientos que queremos estudiar existen volcanes, sus erupciones pueden haber lanzado cenizas que caen en los terrenos en sedimentación formando tobas. Esas tobas volcánicas pueden datarse de forma directa aprovechando la circunstancia de que algunos de sus materiales son radiactivos, es decir, isótopos que se transforman con el paso del tiempo. Su vida media (véase caja 3.14) permite calcular el tiempo transcurrido desde que se depositaron las cenizas. Los fósiles se encuentran, como hemos dicho, en terrenos sedimentarios, no en los volcánicos, pero un estrato situado entre dos tobas tendrá la edad comprendida entre las fechas de éstas. Entre los métodos radiométricos más utilizados en la paleontología humana está el del potasio/argón ($^{40}K/^{40}Ar$; el potasio ^{40}K se transforma en el gas ^{40}A, con una vida media de 1.260 millones de años, m.a.). Si, en una muestra, se puede determinar cuánto queda del ^{40}K original, cabe entonces calcular su edad. La forma de hacerlo consiste en calentar la muestra hasta su total fusión y medir la cantidad de argón que se libera en el proceso. Sin embargo, es necesario que la muestra a examinar no haya sido contaminada por el argón presente en la atmósfera.

La aplicación del método potasio/argón es amplísima. La edad de la Tierra se ha cifrado en 4.500 m.a. gracias al método $^{40}K/^{40}Ar$. Los límites superiores de la técnica se sitúan en torno a 1 m.a.

Caja 3.14 Vida media de los isótopos radiactivos

Los átomos radiactivos se caracterizan porque, al ser inestables, emiten partículas (electrones, neutrones, protones, etc.) y se transforman en otros isótopos, un proceso que se denomina decaimiento o desintegración. No es posible saber cuándo se emitirá una partícula pero sí se puede establecer de manera estadística el tiempo que ha de transcurrir para que la mitad de una cantidad determinada de material radiactivo (como el potasio 40) decaiga en material estable (como el argón 40). Si en un yacimiento se encuentra una muestra que contiene cantidades mensurables de ^{40}K y ^{40}Ar, cabe deducir el tiempo que ha pasado desde que esa muestra estaba formada en su totalidad por ^{40}K, es decir, desde que las cenizas volcánicas se depositaron.

Una variante mejorada del método potasio/argón es la fusión de láser ^{40}Ar/^{39}Ar. Consiste en calentar varias muestras a una temperatura distinta fijada de antemano. Se libera así una cantidad determinable de ^{40}Ar. Cada una de las muestras se somete luego en el reactor a un bombardeo de neutrones. ^{39}K es el isótopo del potasio más común, y no es radiactivo, pero la consecuencia del bombardeo es la conversión del potasio ^{39}K en argón ^{39}A, también medible. Mediante la comparación del ^{40}Ar liberado con el ^{39}Ar obtenido en el reactor nuclear es posible estimar la edad que corresponde a cada una de las muestras calentadas a edad diferente, el «espectro de edad». El análisis del espectro de edad permite calcular la edad del terreno.

Los yacimientos que cuentan con profusión de volcanes han obtenido dataciones muy precisas por ambos métodos. Es el caso del valle del Rift, donde se encuentra el yacimiento de Olduvai, que fue el primer yacimiento en el que se utilizaron técnicas radiométricas para la obtención de la edad de sus lechos (R. E. F. Leakey, Evernden y Curtiss, 1961) (véase caja 3.15).

Otras técnicas similares son la de U/Pb y la del U/Th, aplicadas con éxito en yacimientos como Sterkfontein (Sudáfrica). El método del U/Pb (decaimiento de uranio ^{238}U en plomo ^{204}Pb, con una vida media de 4.200 m.a.) es útil para datar materiales de más de 200.000 años siempre que aparezca una concentración suficiente de uranio.

La técnica del carbono 14 (^{14}C) mide la cantidad presente de ese isótopo, obtenido a partir del carbono estable ^{12}C por acción de los rayos cósmicos en las capas altas de la atmósfera. El carbono 14 desciende y es fijado por las plantas que, durante su vida, mantienen un porcentaje fijo entre los dos isótopos. De éstas, el carbono 14 pasa a los animales herbívoros que se alimentan de ellas y luego, escala trófica arriba, hasta los carnívoros, con lo que cualquier organismo cuenta con el isótopo radiactivo. Pero cuando el organismo muere, no se producen más nuevos aportes y el ^{14}C va desintegrándose. Si se detecta la proporción que resta, tendremos una edad absoluta directa del propio fósil, no de los terrenos circundantes. Pero la vida media del isótopo es muy baja, 5.730 años, con lo que sólo fósiles muy recientes pueden ser datados. Aunque los avances técnicos han permitido mejorar el sistema, no cabe esperar dataciones fiables más allá de los 60.000 años.

Caja 3.15 Yacimientos de homininos

Tanto Olduvai como los demás yacimientos de homininos antiguos serán descritos en el capítulo 6.

12.4 Núclidos cosmogénicos

Semejante al método del carbono 14 es el de los núclidos cosmogénicos, que mide la acumulación de núclidos en materiales sometidos a la radiación cósmica, es decir, obtiene una estimación del tiempo en que han estado expuestos a ésta. Suelen utilizarse los isótopos de aluminio y berilio.

La técnica ha sido explicada por Timothy Partridge y colaboradores (2003). Al entrar en la atmósfera, los rayos cósmicos no desviados por el campo magnético terrestre forman isótopos cosmogénicos como el berilio ^{10}Be que se convierte, con una vida media de 1,5 m.a., en el isótopo estable ^{9}Be. El método ^{10}Be/^{9}Be permite datar en particular sedimentos de origen lacustre, pero cuenta con el inconveniente de que ambos isótopos, el radiactivo y el estable, son indistinguibles en principio entre sí por lo que es preciso llevar a cabo una tarea previa de establecimiento de las tasas de ^{10}Be. Pese a tales dificultades, el método se ha utilizado en yacimientos de datación complicada como son, por ejemplo, el de Sterkfontein (Sudáfrica) o los de Toros-Menalla (Chad).

La desintegración radiactiva del ^{26}Al (con una vida media de 1,02 ± 0,02 m.a.) y ^{10}Be, (vida media de 1,93 ± 0,10 m.a.) produce cuarzo. Esos dos núclidos radiactivos cosmogónicos se producen cerca de la superficie, en una proporción conocida, a causa de los nucleones y muones de los rayos cósmicos secundarios. Los granos de cuarzo cercanos a la superficie acumulan un conjunto de núclidos radiactivos cuyas concentraciones dependen del tiempo en que el mineral ha sido expuesto a los rayos cósmicos, tiempo que a su vez depende de la tasa de erosión de la roca que lo alberga. Si el cuarzo de la superficie es enterrado de manera súbita —como, por ejemplo, mediante deposición en una caverna—, entonces la producción de ^{26}Al y ^{10}Be decrece o cesa de forma súbita. Como el ^{26}Al se descompone más rápidamente que el ^{10}Be, la tasa de ^{26}Al/^{10}Be decrece de manera exponencial con el tiempo de sepultura, ofreciendo un medio de datación del sedimento enterrado. La edad del sedimento se calcula tomando en cuenta las tasas de concentración de ^{26}Al/^{10}Be previas y posteriores al tiempo del enterramiento.

12.5 Huellas de fisión y espín electrónico

El método de la huella de fisión *(fission-track)* analiza las trazas dejadas en los cristales volcánicos —o en la cerámica, cuando se dispone de útiles de ese estilo— por la fisión de los átomos de ^{248}U, material radiactivo con una vida media de 4.500 m.a. La energía liberada por la fisión de un núcleo deja una huella en el cristal y el número de huellas es función del tiempo transcurrido desde la formación de aquél.

Si el cristal se calienta por encima de 60 °C, las trazas comienzan a desaparecer y a 120 °C se borran del todo. El método permite determinar, pues, tanto la fecha de formación del cristal que contiene ^{248}U como la del momento en el que fue calentado, cosa que sucede con la producción de cerámicas.

La técnica de la *fission-track* se utiliza a menudo para determinar la fiabilidad de las edades obtenidas mediante otros métodos radiométricos. El estudio mediante esa técnica de la toba KBS por parte de Hurford y colaboradores (véase capítulo 6) fue el primero en datar cristales de circón tan recientes (Hurford, Gleadow y Naeser, 1976). Un reanálisis hecho por Gleadow (1980) detectó ciertos problemas en el método y permitió desarrollar una nueva tecnología para trabajar con cristales de circón que presenten bajas densidades de huellas.

El método de la resonancia de espín electrónico (*electronic spin resonance,* ESR) combinado con el de las series de uranio, determina el tiempo transcurrido desde la última exposición a radiaciones de rayos cósmicos midiendo su efecto, por lo general en el hidroxiapatito del esmalte de los dientes fósiles. Para evitar errores se deben estimar los efectos de los isótopos radiactivos

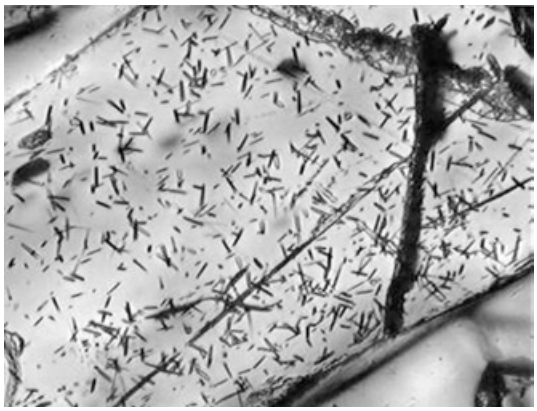


Figura 3.8 Huellas de fisión de uranio en apatita (fotografía de la Universidad de Cádiz http://www.uca.es/uca-investiga/marzo-abril/fissiontrack.htm).

del yacimiento y restarlos para obtener la radiación procedente de los rayos cósmicos. El método de la termoluminiscencia es parecido, aunque suele aplicarse a las estalactitas de las cuevas o a los materiales quemados. La técnica de espectroscopia de rayos gamma permite también medir la radiación acumulada en restos fósiles pero con la ventaja sobre el método de la espectroscopia de masas de que no obliga a la destrucción del material que se está datando. La espectroscopia de rayos gamma fue utilizada para obtener la edad de los fósiles humanos de Ngandong (Java) aunque en resultados que han sido criticados (Grün y Thorne, 1997).

12.6 Paleomagnetismo

El campo magnético terrestre, con sus polos Norte y Sur situados donde hoy se encuentran, ha sufrido inversiones de forma periódica a lo largo de la historia del planeta. En un plazo breve en términos geológicos, el polo Norte y el Sur han intercambiado sus polaridades. El examen de la orientación de minerales magnéticos incluidos en las rocas volcánicas o sedimentarias permite establecer si ese terreno tiene polaridad «normal» (la que existe hoy) o «inversa» (con el polo Sur situado en el extremo septentrional de ahora, y viceversa). La columna paleomagnética indica la secuencia de crones con el cambio de polaridades (véase figura 3.9). Se trata, pues, de un método relativo, no absoluto, de datación cuya fiabilidad depende de que se haya identificado de forma correcta la edad general de los terrenos. Como las principales inversiones de polaridad magnética que han tenido lugar son conocidas, a la hora de datar un yacimiento puede resultar una ayuda de gran importancia como complemento a los métodos radiométricos. O incluso como mejor indicio, si se trata de terrenos sin actividad volcánica próxima. Pero el riesgo de error existe en ausencia de una calibración absoluta. Por poner un ejemplo relacionado con la columna de la figura 3.8, si se localiza una secuencia estratigráfica cuyo orden es «– + –», con tramos relativamente largos de polaridad inversa y un tramo corto intermedio de polaridad normal, este último puede atribuirse tanto al subcrón Jaramillo como al Olduvai.

12.7 Estadios geológicos

La International Comission on Stratigraphy ha llevado a cabo la estandarización de los estadios geológicos por medio de una referencia común, la International Stratigraphic Chart (ISC) cuyo contenido respecto de la Era Cenozoica aparece en la tabla 3.5.

Pese a tratarse de una convención internacional, en este libro mantendremos las denominaciones clásicas respecto del Plioceno y el Pleistoceno. En consecuencia, conservaremos la Edad Gelasiense (entre 2,588 y 1,806 m.a.) dentro del Plioceno, bajo el nombre de Plioceno Superior, situando el comienzo del Pleistoceno en 1,806 m.a. (véase caja 3.16).

Como se ve si se comparan la figura 3.9 y la tabla 3.5, no existe una correspondencia estricta entre las edades geológicas y los crones paleomagnéticos, salvo en el caso de la frontera entre los crones Brunhes y Matuyama que se toma como comienzo del Pleistoceno Superior (Edad Tarantiense). El subcrón Olduvai incluye el paso del Plioceno

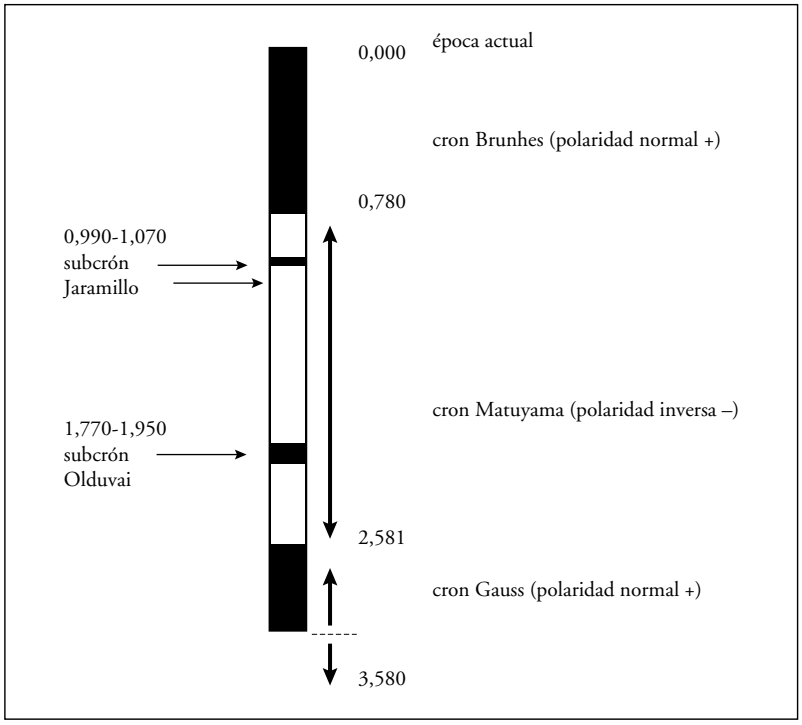


Figura 3.9 Ejemplo de columna paleomagnética con la identificación de crones de largo alcance, Brunhes-Matuyama-Gauss (hasta el subcrón Kaena, 3,05 m.a.), y subcrones cortos, Jaramillo y Olduvai. En negro, crones de polaridad «normal» (la de los tiempos actuales). En blanco, crones de polaridad «inversa» (polos magnéticos Norte y Sur invertidos). La secuencia completa para el Cretácico Superior y el Cenozoico fue establecida por Cande y Kent (Cande y Kent, 1995).

Tabla 3.5 International Stratigraphic Chart, a la que hemos añadido la equivalencia respecto de la denominación anterior de las edades (https://engineering.purdue.edu/Stratigraphy/charts/chart.html)

Era	*Período*	*Época*	*Edad anterior*	*Denominación (m.a.)*	*Inicio*
	Cuaternario	Holoceno		Holoceno	0,0118
		Pleistoceno	Superior	Pleistoceno Superior	0,1260
			Ioniense	Pleistoceno Medio	0,7810
			Calabriense	Pleistoceno Inferior	1,8060
			Gelasiense	Plioceno Superior	2,5880
Cenozoico	Neógeno	Plioceno	Piacenciense	Plioceno Medio	3,6000
			Zancleense	Plioceno Inferior	5,3320
		Mioceno	Messianiense	Mioceno Superior	7,2450
			Toroniense		11,6060
			Serravaillense	Mioceno Medio	13,8200
			Langhiense		15,9700
			Burdigaliense	Mioceno Inferior	20,4300
			Aquitaniense		23,0300

Caja 3.16 Edad Gelasiense

La inclusión de la Edad Gelasiense en el Pleistoceno se hizo con el fin de que todas las glaciaciones recientes perteneciesen a la misma Edad. El motivo de mantener nosotros las denominaciones antiguas responde a que la inmensa mayoría de las referencias bibliográficas utilizadas en este libro siguen la división clásica en edades. Sin embargo, utilizaremos para cada Edad la datación que indica la International Stratigraphic Chart. De una manera informal, nos referiremos al «Plio-Pleistoceno» —en especial en los capítulos 10 al 15— como el momento de transición entre el Plioceno Superior y el Pleistoceno Inferior (edades Gelasiense a Calabriense).

al Pleistoceno, aunque no coincide de forma precisa con él. La frontera entre el cron Gauss y el Gilbert (no representado en la figura 3.9) coincide de una manera bastante ajustada con el paso del Plioceno Inferior al medio.

Caja 3.17 Racemización

En distintos apartados de este libro mencionaremos la racemización de los aminoácidos como comprobante de la degradación de los materiales orgánicos y, por tanto, indicio indirecto del tiempo transcurrido desde la muerte.

Todas las moléculas orgánicas tienen actividad óptica levógira, consistente en el desvío hacia la izquierda del plano de un rayo de luz polarizada cuando atraviesa una solución de materia orgánica. Tras la muerte, se produce la racemización, es decir, la pérdida de la actividad óptica, al irse transformando parte de las moléculas orgánicas en dextrógiras y compensar así el desvío del haz de luz.

4. La evolución de los primates

1. El trayecto hasta el Mioceno

El orden de los primates está compuesto, como dijimos en el capítulo anterior, por distintos subórdenes, infraórdenes y superfamilias. En esta última categoría se encuentra Hominoidea, la superfamilia que compartimos simios y humanos (véase figura 4.1).

Algunos rasgos fundamentales para la manera de ser de los humanos son propios de muchos primates porque se trata de plesiomorfias heredadas. Entre esos rasgos primitivos destacan los siguientes:

- Dedos terminados en uñas y no garras, con la yema de los dedos almohadillada.
- Pentadactilia, con pulgares oponibles a los demás dedos, permitiendo un agarre de gran eficacia.
- Cúbito y radio separados en el brazo, y tibia y peroné en la pierna.
- Alta movilidad de las articulaciones en las extremidades.
- Visión esteoroscópica, con gran desarrollo de las áreas visuales tanto faciales como cerebrales.
- Rostro con proyección facial pequeña o moderada y ojos situados en un plano anterior.

Todos esos rasgos apuntan hacia una misma especialización adaptativa: el hábitat arbóreo. Veamos cómo y cuándo se produjo tal adaptación.

1.1 Primates «arcaicos»

Hace alrededor de 60 millones de años, en el umbral del Paleoceno (véase tabla 4.1), la

Caja 4.1 «Simios», «monos»

Es corriente referirse a los hominoideos como «simios», frente a los cercopitecoideos y ceboideos, a los que se llama «monos» (Monos del Viejo Mundo los de la superfamlia Cercopithecoidea y Monos del Nuevo Mundo los de la Ceboidea). Usaremos a menudo esa denominación informal.

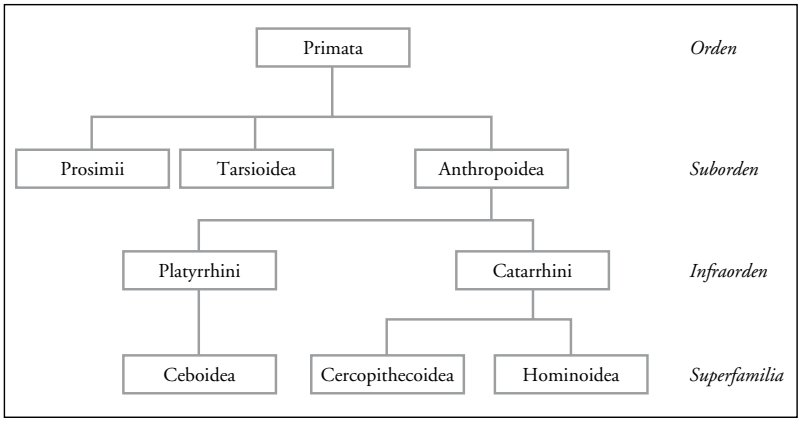


Figura 4.1 Clasificación del orden de los Primates hasta la categoría de superfamilia.

Tabla 4.1 Fechas de inicio de las distintas edades geológicas. Hemos detallado las tres etapas del Mioceno, ya que nos referimos a las dos primeras de ellas. Adaptado de Berggren *et al.* (1995) siguiendo las fechas de la ISC (véase capítulo 3)

Comienzo de las edades	*Tiempo (en millones de años)*
Holoceno	0,01 m.a.
Pleistoceno	1,806 m.a.
Plioceno	5,332 m.a.
Mioceno Superior	11,608 m.a.
Mioceno Medio	15,97 m.a.
Mioceno Inferior	23,03 m.a.
Oligoceno	33,9 ± 0,1 m.a.
Eoceno	55,8 ± 0,2 m.a.
Paleoceno	58,7 ± 0,2 m.a.

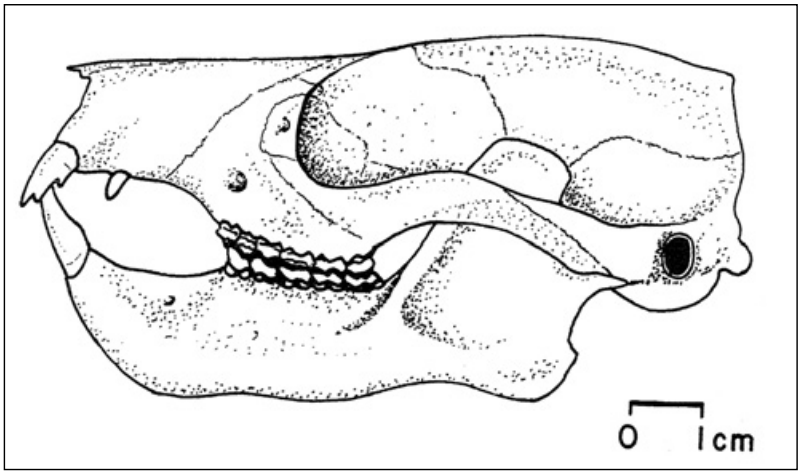


Figura 4.2 Cráneo de Plesiadapis. Rasgos como la situación lateral de los ojos, los grandes incisivos y la diiastema entre los incisivos y el resto de los dientes acercan los plesiadapiformes a los roedores (Fleagle, 1988; dibujo de Gingerich, 1976).

Caja 4.2 La edad de aparición de los primates

El problema de asignar edades absolutas a los fósiles muy antiguos, con el riesgo de errar en decenas de millones de años las fechas atribuidas, ha sido planteado por Michael Heads (2009). Como alternativa, Heads propuso llevar a cabo la calibración de los clados de primates obtenidos mediante técnicas moleculares a través de los acontecimientos tectónicos —datados de forma radiométrica— que se supone que corresponden a la aparición de cada nuevo linaje. Los plesiadapiformes, los verdaderos primates y dos órdenes más de mamíferos placentarios, Dermoptera y Scandentia, se habrían diferenciado en el Jurásico Inferior a causa de la ruptura del continente ancestral único Pangea y la formación del océano Atlántico (es decir, hace 185 m.a.).

desaparición de los dinosaurios dejó numerosos hábitats libres, entre los que se encontraba el suelo del bosque tropical.

Por los recursos del suelo del bosque compitieron los roedores y unos animales cercanos a los primates, los llamados «primates arcaicos» o plesiadapiformes (véase figura 4.2). Estos últimos muestran unas características próximas a las de los roedores, como diastema muy pronunciada, grandes zonas olfatorias en el rostro y ojos situados en el plano lateral (Fleagle, 1988). Debido a tales rasgos, algunos autores sostienen que los plesiadapiformes no deben ser considerados verdaderos primates (véase Hooker, Russell y Phélizon, 1999). John Fleagle (1988) les concedió un orden propio.

1.2 Primates del Eoceno

Tras la desaparición de los primates arcaicos, durante la transición del Paleoceno al Eoceno (*c.* 56 m.a.) surgieron en Asia los euprimates o primates verdaderos (Bowen *et al.,* 2002). A los euprimates pertenecen los seres de las familias Adapidae y Omomydae, parecidos a los prosimios actuales (véase figura 4.3).

Los rasgos derivados de los euprimates del Eoceno constituyen caracteres primitivos para los miembros posteriores del orden. Se trata de características que indican de forma clara la adaptación a la vida arbórea: tanto la visión estereoscópica como la movilidad de las articulaciones, o la capacidad de agarre que les proporcionan las terminales almohadilladas de los dedos y los pulgares oponibles, son apomorfias que facilitan la trepa y el salto.

La postura también comenzó a modificarse en los adápidos, con una tendencia hacia la or-

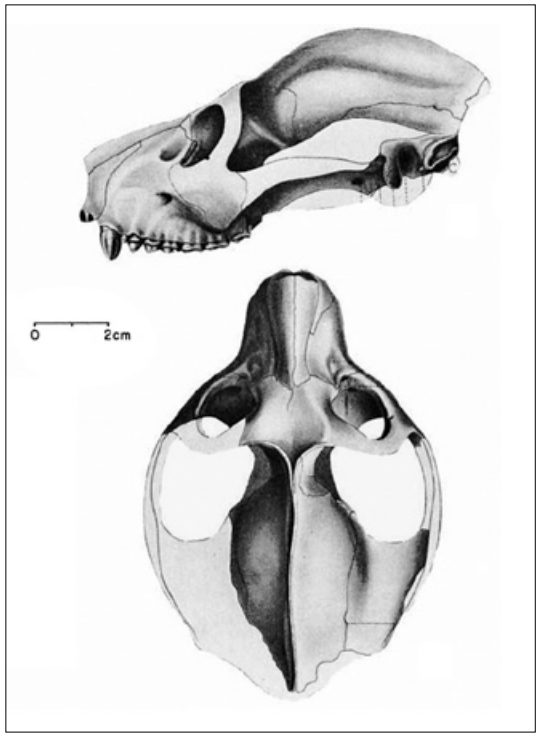
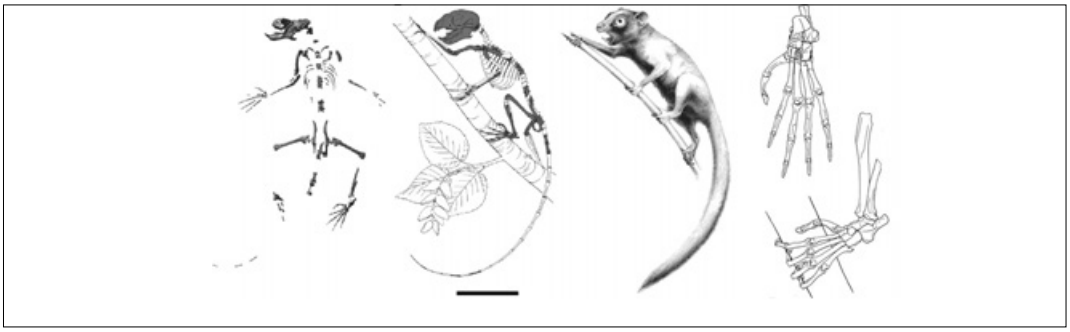


Figura 4.3 *Adapis magnus,* Eoceno Medio (dibujo de Gingerich, 1981). Tanto los rasgos de la cara como las extremidades (no mostradas en la figura) indican su adaptación a la vida en los árboles. El origen asiático de los primates modernos en la transición Paleoceno-Eoceno y la dispersión posterior hacia Norteamérica y Europa han sido estudiadas mediante distintas técnicas —estratigrafía de isótopos, magnetoestratigrafía y biocronología cuantitativa— por Gabriel Bowen y colaboradores (2002).

Caja 4.3 Primates arbóreos



La vida arbórea de los euprimates (verdaderos primates) fue anticipada en parte por algunos de los plesiadapiformes, como los miembros del género *Carpolestes* (Bloch y Gingerich, 1998). En contra de lo supuesto anteriormente, el primate arcaico *Carpolestes simpsoni* disponía ya de un pulgar oponible y dedos con uñas (Bloch y Boyer, 2002) (véase la ilustración, que procede de ese mismo artículo; barra de escala, 5 cm). Pero *Carpolestes* carecía de visión estereoscópica y capacidad de salto, por lo que Jonathan Bloch y Doug Boyer (2002) consideraron que «representa el mejor modelo cronológico conocido de un estadio temprano en los ancestros de los euprimates de acuerdo con sus capacidades compartidas de agarre y sus relaciones filogenéticas cercanas». La capacidad de trepa del *Carpolestes* y de los primates verdaderos posteriores pueden ser o bien rasgos convergentes —homoplasias— o plesiomorfias heredadas de un ancestro común. La duda no puede resolverse con las evidencias disponibles hoy.

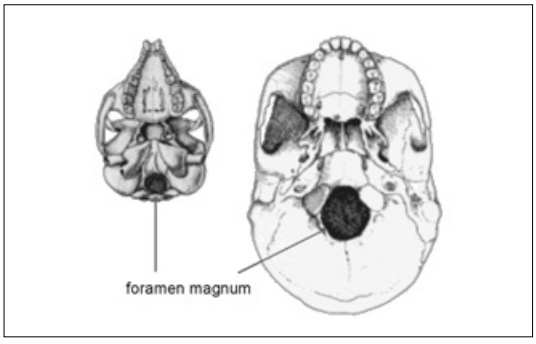


Figura 4.4 Vista inferior del cráneo con la posición del *foramen magnum* en un primate del Eoceno (izquierda) y un humano actual (derecha). Ilustración de http://anthro.palomar.edu/earlyprimates/first_primates.htm.

togradia (postura erecta) que provocó el desplazamiento del *foramen magnum* (el orificio que permite la inserción de la médula espinal; véase figura 4.4). Los cuadrúpedos tienen el *foramen magnum* situado en el plano medio posterior del cráneo, mientras que en los humanos, bípedos, se encuentra en un lugar más bajo.

Los antropoideos (suborden Anthropoidea) siguieron esa línea de adaptación. El examen de los últimas evidencias disponibles llevaron a Richard Kay y colaboradores (1997) a situar a finales de la Edad del Eoceno la aparición del suborden, con los géneros *Parapithecidae* y *Oligopithecidae* como los más antiguos (véase caja 4.4).

Caja 4.4 *Pondaungia* y *Amphipithecus*

En el Sudeste asiático han sido identificados ejemplares de posibles antropoideos de edad incluso Superior, como *Pondaungia* y *Amphipithecus,* géneros del Eoceno Medio, aunque su clasificación sea dudosa (Chaimanee *et al.,* 1997).

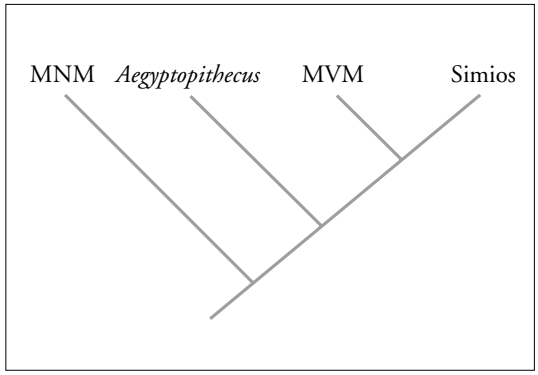


Figura 4.5 Izquierda: *Aegyptopithecus*. Ilustración de Archaeologyinfo.com: http://www.archaeologyinfo.com/aegypto.htm. Derecha: *Aegyptopithecus* es el grupo hermano del conjunto de los Monos del Viejo Mundo —MVM— y simios (según Rossie *et al.,* 2002, modificado).

1.3 Primates del Oligoceno

De acuerdo con Hans Georg Stehlin (1909), durante el tránsito del Eoceno al Oligoceno (*c.* 34 m.a.) se produjo en Eurasia una extinción masiva de familias enteras de mamíferos debida a los cambios climáticos: la «Grand Coupure». Algunas de sus consecuencias fueron la práctica desaparición de los primates en Europa y Asia y la disminución de su número en África, hasta el punto de que la gran mayoría de los primates del Oligoceno procede de un único yacimiento: el de Fayum (Egipto).

Se han hallado en Fayum hasta 21 distintas especies pertenecientes a géneros como *Apidium, Propliopithecus* y *Aegyptopithecus*. La mayor parte de ellas está compuesta por cuadrúpedos arbóreos de pequeño tamaño. Para Elwyn Simons (1965), los fósiles de Fayum constituirían los antecedentes inmediatos de la separación entre las superfamilias de cercopitecoideos (Monos del Viejo Mundo) y hominoideos (simios) (véase figura 4.5). Ese episodio cladístico podría haber tenido lugar a causa de la adaptación a hábitats distintos.

1.4 Primates del Mioceno

Tras el cuello de botella del Oligoceno, el Mioceno supuso una nueva edad de expansión para los primates, con la particularidad de que en tal Edad surgieron los primeros hominoideos (superfamilia Hominoidea). Esos primeros ejemplares contaban con unas plesiomorfias heredadas como las que figuran en la tabla 4.2.

A su vez, los hominoideos fijaron unas apomorfias muy notorias. Los principales caracteres derivados que separan la superfamilia Hominoidea de su grupo hermano,

Caja 4.5 Un posible primate europeo del Oligoceno

La desaparición de los primates de Europa durante el Oligoceno podría no haber sido tan completa como imaginó Stehlin (1909). Meike Köhler y Salvador Moyà-Solà (1999) han documentado la presencia en el yacimiento de Fonollosa-13 (Barcelona, España) de un fragmento de mandíbula con varios dientes atribuido a *Pseudoloris godinoti,* primate del Oligoceno Inferior.

Tabla 4.2 Caracteres considerados como primitivos en los hominoideos (Andrews y Cronin, 1982). El asterisco (*) indica caracteres que están presentes en los gibones pero no en los simios africanos ni en los humanos

• Apertura nasal más alta que ancha y de forma oval*
• Plano subnasal truncado
• Plano subnasal que desciende hasta el piso de la cavidad nasal
• Órbitas tan anchas como altas, o más anchas
• Amplia distancia interorbital
• Forámina infraorbitales escasos en número (3)
• Forámina infraorbitales bien apartados de la sutura cigomático-maxilar*
• Hueso cigomático curvado y con una pendiente posterior acusada
• Forámina cigomáticos en número de uno o dos
• Forámina cigomáticos situados a la altura del borde inferior de las órbitas, o por debajo
• Glabela ensanchándose, como posibilidad en los ejemplares o especies grandes
• Forámina de los incisivos pequeños
• Forámina anchos y en forma ovalada del paladar mayor
• Incisivos superiores sin discrepancias grandes en tamaño
• Esmalte fino en los molares

Cercopithecoidea, abarcan tres aspectos morfológicos:

- La ausencia de cola y el ensanchamiento del tórax, que se relacionan con una postura más erecta durante la alimentación y durante la marcha.
- La movilidad mayor de las extremidades, con articulaciones más flexibles que permiten levantar mejor los brazos y acercan las manos y los pies a una función prensil.
- Los premolares de corona baja y los molares relativamente anchos con cúspides bajas y redondeadas, indicativos de un cambio en la alimentación.

Tomando en su conjunto todos esos rasgos, se deduce que los simios dieron con una fórmula adaptativa nueva mediante la cual explotaron con gran eficacia los bosques tropicales.

2. Evolución de los simios en el Mioceno

La historia evolutiva de los hominoideos a lo largo del Mioceno se podría resumir de la siguiente forma:

- Mioceno Inferior (*c.* 23-16 m.a.): aparición en África de seres con algunos rasgos que los diferencian de los Monos del Viejo Mundo.
- Mioceno Medio (*c.* 16-11 m.a.): desarrollo de rasgos dentales y postcraneales en la línea de los actuales simios. Diversificación y radiación de los hominoideos
- Mioceno Superior (*c.* 11-5 m.a.): aparición de los ancestros directos tanto de los simios asiáticos y africanos actuales como de los humanos.

El tamaño más grande de los simios, comparado con el de los Monos del Viejo Mundo, puede verse como el reflejo de la tendencia evolutiva al crecimiento del cuerpo para poder competir mejor por los recursos disponibles. Pero un cuerpo incrementado en tamaño supone también un mayor tracto intestinal. Esa relación apunta a que los hominoideos aprovecharon su nicho ecológico en el bosque mediante un incremento de la ingesta vegetal. Las tendencias evolutivas que encontramos en los simios fósiles serían el reflejo de la adaptación al bosque, en el que abundan las frutas, raíces y hojas comestibles.

Esa adaptación de los hominoideos a las condiciones del bosque impuso cambios tanto en el aparato locomotor como en el aparato masticatorio. Pero establecer cómo tuvo lugar semejante proceso no es fácil. Algunos especímenes muestran apomorfias en el aparato locomotor y conservan plesiomorfias dentarias. Con otros, sucede lo contrario. Si se añade la falta de información relativa a los hominoideos existentes durante buena parte del Mioceno, nos encontramos con un panorama evolutivo lleno de dudas.

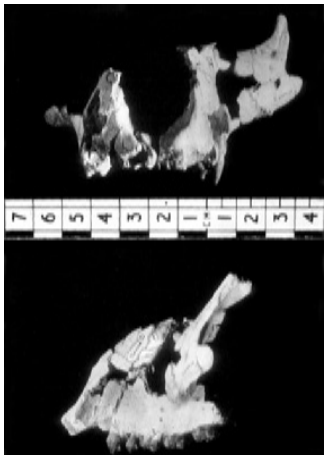


Figura 4.6 KNM-RU 16000 de Rusinga (Kenia), *Proconsul* (Teaford, Beard, R. E. F. Leakey y Walker, 1988).

2.1 Primeros simios

El proceso doble de transformación anatómica y de diversificación geográfica que sufrieron los hominoideos en el Mioceno está relacionado muy probablemente con los cambios climáticos. La paleoecología indica que durante el Mioceno Inferior y medio los hábitats de yacimientos de Uganda, Kenia y Tanzania (como Napak, Songhor, Rusinga y las islas Mfwangano del lago Victoria) correspondían al bosque tropical, aunque con algunas áreas de sabana abierta (Andrews, 1992b). En dichos yacimientos y en otros próximos se han encontrado numerosos restos de especímenes muy antiguos, de comienzos de la Edad Miocénica, tenidos por hominoideos (aunque algunos autores duden acerca de si serían verdaderos simios). El género mejor conocido es *Proconsul* (Hopwood, 1933). Se han hallado ejemplares de *Proconsul* en Uganda (Napak) y Kenia (Rusinga, Koru, Songhor, Fort Ternan). Los yacimientos con restos más abundantes *(Proconsul* y *Rangwapithecus)* son los de Songhor y Koru, datados en 19-20 m.a. (Andrews, 1996).

El primer hallazgo se hizo en Koru en 1927 pero fueron las campañas de la British Kenya Miocene Expedition, entre 1947 y 1950, las que consiguieron dar con el primer ejemplar notable, KNM-RU 7290 (Walker, 1992). Consta éste de la mayor parte de un cráneo, incluyendo la cara, y fue hallado por Mary Leakey (Nature News and Views, 1948). Se atribuyó tentativamente a *Proconsul africanus*. Ese espécimen lleva hoy la identificación de KNM-RU 7290 y procede del yacimiento R106 de Rusinga (Kenia). El *Proconsul* (véase figura 4.6) exhibe rasgos primitivos compartidos con los Monos del Viejo Mundo tanto en el cráneo y aparato masticatorio como en la locomoción. Si se ha planteado su posible pertenencia a la superfamilia Hominoidea es por la presencia de algunos caracteres que apuntan a rasgos derivados dentales propios de los simios, como la pauta Y-5. No obstante, hay autores que no consideran *Proconsul* un hominoideo «verda-

Caja 4.6 *Proconsul*

El nombre de *Proconsul* fue elegido a causa de que Arthur Hopwood pensó que se trataba de un ancestro de chimpancé (Walter, 1992). «Consul» fue el primer chimpancé del zoológico de Belle Vue en Manchester (Reino Unido), convirtiéndose en un icono de la época victoriana. Murió en 1894.

Caja 4.7 Pauta Y-5

La pauta Y-5 (Hellman, 1928) corresponde a la presencia en los molares inferiores de una superficie de abrasión con cinco cúspides que forman una figura parecida a una Y. Los fósiles de primates del Oligoceno de Fayum (Egipto) no tienen esa característica mientras que *Dryopithecus* y todos los grandes simios actuales cuentan con ella, por lo que se considera una sinapomorfia de los hominoideos. De acuerdo con algunos autores, *Proconsul* la muestra ya (R. D. Martin, 1990). En la especie humana se da una gran variación del rasgo hasta el extremo de que, en algunos casos, desaparece una de las cúspides.

dero» (véase el esquema de Kieran McNulty más adelante, en la figura 4.8).

2.2 Radiación de los simios

El tránsito evolutivo de los hominoideos en el Mioceno tuvo lugar con una rapidez que, en términos geológicos, puede calificarse de notable. Unos cinco millones de años después de la aparición de los primeros ejemplares en África del este, se había producido ya su radiación, indicada por la presencia de simios en lugares muy diversos del continente africano. Terry Harrison (1992; 2002; 2010) ha sostenido que durante el Mioceno Inferior existió un conjunto de gran diversidad establecido en los bosques tropicales de África y la península Arábiga al que no se puede considerar como parte del linaje de los simios en un sentido estricto. El enfriamiento posterior y la tendencia hacia un clima dividido en dos estaciones, seca y lluviosa, reduciría esa diversidad, dejando a los cercopitecoideos (Monos del Viejo Mundo) y simios como taxa dominantes que desarrollaron tipos diferentes de alimentación y locomoción.

El episodio máximo de calentamiento que tuvo lugar en el entorno de los 15-16 m.a., a comienzos del Mioceno Medio, permitió a los hominoideos extender su territorio hacia el norte, es decir, salir de África y ocupar Eurasia (Harrison, 2010). Hacia los 14 m.a., el clima africano se enfría y se vuelve más seco. Los hábitats propios de África y Eurasia en el núcleo central del Mioceno Medio son difíciles de precisar pero tanto los análisis de los paleosuelos como la comparación con la fauna asociada apuntan hacia una extensión mayor de las áreas abiertas dentro de una variedad muy grande de condiciones (Andrews, 1992b). Se abrirían así nuevas posibilidades que implicaron para los hominoideos un paso adaptativo importante: el de la colonización del suelo del bosque tropical. En la medida en que es ese el hábitat propio de los simios africanos actuales, el proceso de adaptación al suelo del bosque constituye una referencia clave para poder identificar los ancestros de los gorilas y chimpancés.

La interpretación más común indica que la ortogradia (adopción de una postura erguida, con el tronco más vertical), asociada tanto a la colonización del suelo como a la braquiación en los árboles —el desplazamiento colgando de las ramas—, es un cambio que tuvo lugar coincidiendo con la radiación de la superfamilia Hominoidea por Eurasia.

2.3 Géneros del Mioceno

Los especímenes disponibles de hominoideos fósiles abarcan las tres divisiones del Mioceno. También aparecen en distintos continentes —Europa, Asia y África. Su distribución, atendiendo a los géneros de los que vamos a ocuparnos en más detalle, aparece en la tabla 4.3.

El problema consiste en cómo insertar los taxa indicados en la tabla 4.3, o los más significativos de ellos, al menos, en un esquema evolutivo coherente. El punto de

Tabla 4.3 Algunos géneros significativos de hominoideos del Mioceno

	Europa	*África*	*Asia*
Mioceno Inferior (23,03-15,97)		*Afropithecus (Morotopithecus)*	
Mioceno Medio (15,97-11,608)	*Dryopithecus (Pierolapithecus; Anoiapithecus) Hispanopithecus*	*Kenyapithecus Equatorius Nacholapithecus*	
Mioceno Superior (11,608-5,332)	*Oreopithecus Ouranopithecus*	*Samburupithecus Nakalipithecus Chororapithecus*	*Lufengpithecus Sivapithecus Khoratpithecus Ankarapithecus Gigantopithecus*

partida lo indican los ancestros más antiguos de los simios aparecidos en el Mioceno Inferior que, como *Afropithecus,* han desarrollado ya ciertos rasgos derivados respecto de los Monos del Viejo Mundo —en particular en la morfología postcraneal— y pueden considerarse, por tanto, hominoideos «verdaderos».

Afropithecus es conocido gracias a ejemplares entre los que destacan los procedentes de los yacimientos Moroto I y Moroto II (R. E. F. Leakey, M. G. Leakey y Walker, 1988). Los de este último son los más antiguos, con cerca de 20,7 m.a. de edad calculada mediante el método $^{40}A/^{39}A$ (Gebo *et al.,* 1997).

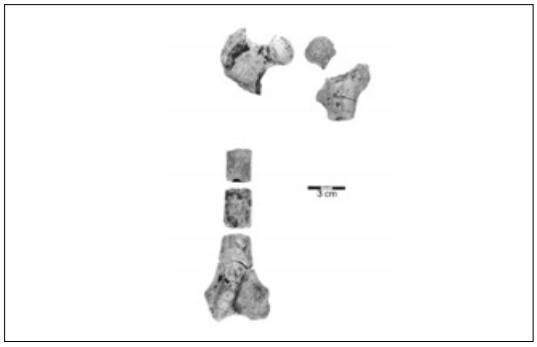


Figura 4.7 Ejemplar MUZ-M 80, fémur proximal y distal (Gebo *et al.,* 1997). Escala: 3 cm.

Un nuevo fósil de *Afropithecus* compuesto por la región glenoidea de una escápula (MUZ-M 60), junto con otros especímenes disponibles anteriormente que abarcan parte del fémur izquierdo y derecho, del hombro izquierdo y de la columna vertebral, serían indicios para Daniel Gebo y colaboradores (1997) de una locomoción arbórea con cierto grado de braquiación. Gebo *et al.* (1997) nombraron la especie *Morotopithecus bishopi* (véase caja 4.8).

2.4 Desarrollo de los rasgos derivados de los simios

A partir del inicio que marca *Afropithecus,* la cuestión evolutiva a resolver es la manera en que se desarrollan a lo largo del Mioceno Medio las apomorfias propias de los simios actuales tanto en la locomoción como en la dentición.

De querer indicar esa conexión filogenética estaremos obligados a resolver un rompecabezas en el que destacan las siguientes piezas:

a) Todos los simios actuales cuentan con una locomoción tirando a ortógrada que incluye la trepa arbórea y, en mayor o menor grado, la suspensión. Pero, como se

Caja 4.8 *Morotopithecus bishopi*

Morotopithecus fue nombrado por Gebo *et al.* (1997) al distinguir en los ejemplares de Moroto I y Moroto II rasgos derivados que los apartaban de *Proconsul* y *Afropithecus*. De acuerdo con el análisis comparativo llevado a cabo por Biren Patel y Ari Grossman (2006), *Morotopithecus* no se justifica como taxón separado. Sus ejemplares no se distinguen lo suficiente de *Afropithecus* y deberían, por tanto, ser incluidos en ese género. Así lo consideró también Monte McCrossin (2007).

ha dicho ya, hay una diferencia sensible entre el desplazamiento de los simios africanos, que caminan utilizando el nudilleo por el suelo del bosque frente al de los simios asiáticos, braquiadores.

b) Dentro de una alimentación con tendencia a ser variada, los simios africanos cuentan con una dieta propia del suelo del bosque tropical siendo más folívoros los gorilas que los chimpancés. Los orangutanes, que viven en la selva tropical, también son en gran medida folívoros. Estos últimos cuentan con un esmalte dental grueso —cuyo sentido adaptativo se relaciona con la ingesta de dieta dura— en los molares pero, de forma difícil de interpretar, el esmalte dental de los simios africanos es fino.
c) Durante el Mioceno Medio encontramos indicios de evolución en distintos taxa pero por separado: hacia los rasgos derivados del nudilleo y la braquiación, por una parte, y del aparato masticatorio necesario para la ingesta de materiales más duros, por otra.

Si los rasgos compartidos por los simios actuales son homólogos, tienen que haber sido fijados por un ancestro común —probablemente del Mioceno Medio. Pero también podría tratarse de características surgidas en la evolución en paralelo, separada, a partir de un antepasado común muy antiguo —del Mioceno Inferior—, en cuyo caso los rasgos compartidos de locomoción y dentición de los simios actuales serían convergencias casuales, homoplasias. ¿Cuál es la interpretación más razonable del camino evolutivo de acuerdo con las evidencias disponibles?

3. Modelos de la evolución de los simios en el Mioceno Medio

No se dispone de un modelo aceptado de forma amplia acerca de la línea ancestral de los simios actuales. A falta de él, puede utilizarse un esquema simple como el de Kieran McNulty (2010) en el que los procónsules forman en el Mioceno Inferior una rama lateral *(stem,* en inglés) respecto de la

Caja 4.9 Ejemplares «intermedios»

Hablar de «camino evolutivo» a partir de un «inicio» obedece a la consideración metafórica de un proceso que comienza con la aparición de los hominoideos y termina en los taxa actuales. Pero no debe llevar a confusión: ningún ejemplar del Mioceno Medio —ni, ya que estamos, de cualquier otra Edad— tiene un «desarrollo intermedio» respecto de rasgos que hoy conocemos. Es un error hablar de ejemplares «intermedios» como si formasen parte de un proyecto aún inacabado. Cada especie, fósil o no, es, desde el punto de vista adaptativo, un taxón completo bien adaptado de acuerdo con sus características particulares, y no un estadio previo de un diseño supuestamente preconcebido. Si la selección natural no hubiese conducido hasta los simios actuales, los hominoideos del Mioceno Inferior y medio serían los mismos que encontramos ahora.

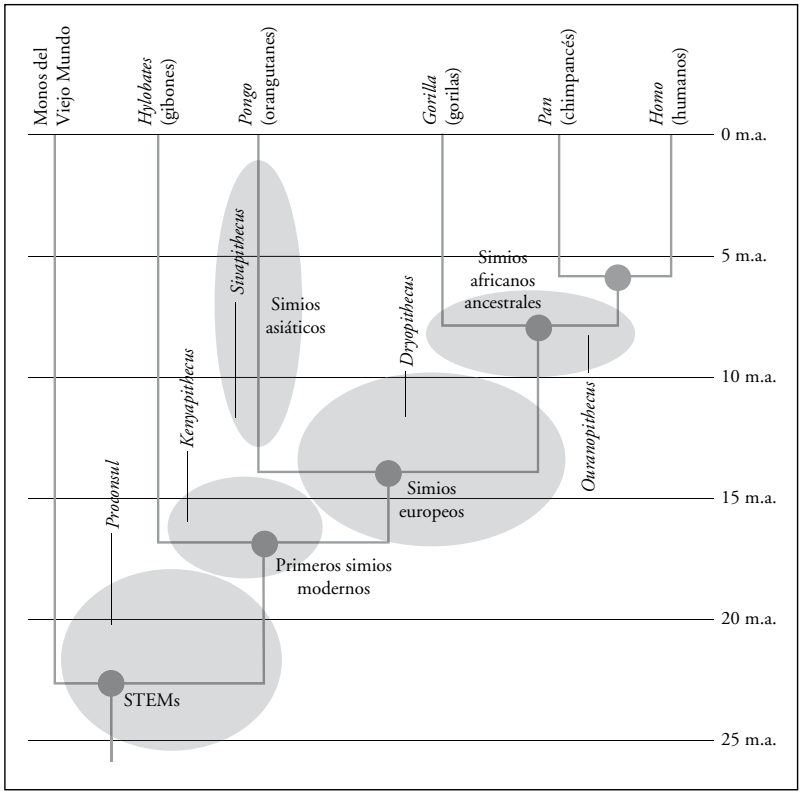


Figura 4.8 Relaciones evolutivas de los simios y humanos según Kieran McNulty (2010).

evolución de los hominoideos «modernos», cuyo primer taxón es *Kenyapithecus* (véase figura 4.8). El proceso de separación de los linajes que corresponden a los actuales simios, con la fijación de sus respectivos rasgos derivados, se daría según el modelo de McNulty (2010) en el Mioceno Medio a través de *Kenyapithecus* como miembro basal de todos los simios; *Sivapithecus* estaría relacionado con los orangutanes; *Dryopithecus,* con los simios africanos y humanos, y *Ouranopithecus,* con el conjunto que forman humanos y chimpancés. Por lo que hace al Mioceno Superior, no es posible reducir la diversidad de taxa fósiles a líneas simples de evolución.

Si se compara el modelo de Kieran McNulty (2010) (véase figura 4.8) con el que ofrece Terry Harrison (2010) (véase figura 4.9), mucho más ajustado a la información disponible acerca de la evolución de los distintos géneros de hominoideos durante el Mioceno, queda clara la alternativa que existe entre optar por la sencillez o por el rigor.

Para indicar las líneas generales de la evolución en el Mioceno de los hominoideos, el esquema simple de McNulty (2010) es suficiente. Pero si lo que intentamos es explicar la evolución en detalle que da lugar a los simios actuales, entonces es preciso entrar en mayores precisiones.

Una forma de hacerlo es la que propuso Peter Andrews (1996) al distinguir entre las tendencias adaptativas de las subfamilias Afropithecinae, Kenyapithecinae y Dryopithecinae. De acuerdo con ese guion evolutivo, los primeros hominoideos del Mioceno Inferior habrían dado lugar a la evolución por separado de una línea que mantiene rasgos primitivos de locomoción y desarrolla rasgos derivados de dentición (compuesta

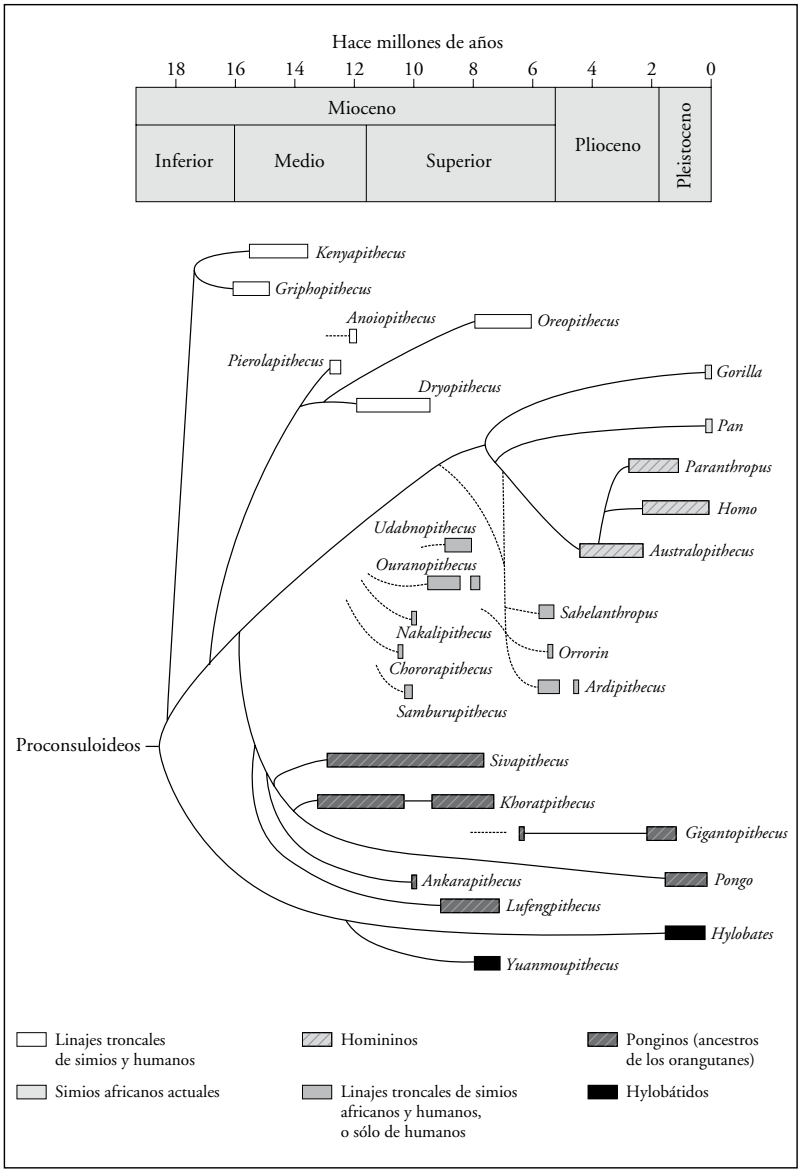


Figura 4.9 Relaciones evolutivas de los simios y humanos según Terry Harrison (2010).

por Afropithecinae y Kenyapithecinae) frente a la que hace lo contrario (Dryopithecinae) (véase figura 4.10).

Andrews (1996) indicó las dificultades que aparecen para poder establecer la conexión evolutiva entre los simios actuales y cualquiera de las tres subfamilias indicadas. La suspensión propia de los driopitecinos podría considerarse como ancestral respecto del aparato locomotor de los simios actuales, pero la dentición de *Dryopithecus* es primitiva. Por su parte, el aparato masticatorio de las subfamilias Afropithecinae y Kenyapithecinae muestra algunos de los rasgos de los hominoideos de hoy pero se trata de palmígrados (cuadrúpedos arbóreos), un tipo de locomoción que no está presente en ninguno de los simios contem-

Caja 4.10 ¿Qué ejemplares entran en *Kenyapithecus?*

Las dudas taxonómicas que puede encontrar el lector relativas a los simios del Mioceno alcanzan un grado extremo al considerar *Kenyapithecus*. El género se nombró a partir de ejemplares procedentes de Fort Ternan (Kenia), con 13-12 m.a., para los que Louis Leakey (1962) propuso el taxón *Kenyapithecus wickeri*. Otros fósiles de mayor edad, *c.* 15 m.a., hallados más tarde en Maboko (Kenia), fueron clasificados como *Sivapithecus africanus* por Wilfrid Le Gros Glark y Louis Leakey (1950; 1951); Louis Leakey (1967a) los renombró como *Kenyapithecus africanus* en 1967. Sin embargo, las diferencias entre una y otra especie de keniapitecos eran muy notables y el hallazgo de nuevos ejemplares como el esqueleto parcial KNM-TH 28860 de Tugen Hills (Kenia) con una edad superior a los 15 m.a., al que nos referiremos más adelante, llevó a Steve Ward y colaboradores (1999) a proponer el nuevo género *Equatorius* en el que situaron los ejemplares conocidos antes como *Kenyapithecus africanus* de Maboko, Kipsaramon y Nachola. De Nachola (Kenia) procede el esqueleto muy completo KNM-BG 35250, con una edad de *c.* 15 m.a., clasificado por Masato Nakatsukasa *et al.* (1998) como *Kenyapithecus africanus* pero transferido al nuevo género y especie *Nacholapithecus keiroi* un año más tarde (Ishida *et al.,* 1999). Richard Sherwood y colaboradores (con varios de los firmantes del artículo de Ward *et al.,* 1999, incluido Steve Ward, entre ellos) (2002) aceptaron el taxón *Nacholapithecus*. De esa forma, los ejemplares del antiguo género *Kenyapithecus* resultaron dispersarse en tres: *Kenyapithecus, Equatorius* y *Nacholapithecus*. Cuando Peter Andrews (1996) dividió en diferentes subfamilias los géneros de hominoideos del Mioceno Medio, asignó *Kenyapithecus wickeri* a Kenyapithecinae y *Kenyapithecus africanus* a Afropithecinae. Si, siguiendo las reglas de la taxonomía, se conserva el nombre de *Kenyapithecus africanus* considerando que *Equatorius africanus* es un sinónimo posterior reducible a ese taxón previo (como hizo Monte McCrossin, 2007, por ejemplo), hay que tener en cuenta que no se trata de un kenyapitecino —como cabría deducir de su nombre—, sino de un afropitecino. La confusión está servida. Con el fin de mantener un esquema lo más claro posible de las relaciones evolutivas —algo más importante, a nuestro entender, que el rigor taxonómico (por necesario que sea éste)— hemos mantenido como taxón válido *Equatorius,* género en el que se incluyen los ejemplares de Maboko y Kipsamaron (Ward *et al.,* 1999). Por su parte, los ejemplares de Nachola los hemos situado, siguiendo a Nakatsukasa *et al.* (1998) en *Nacholapithecus*.

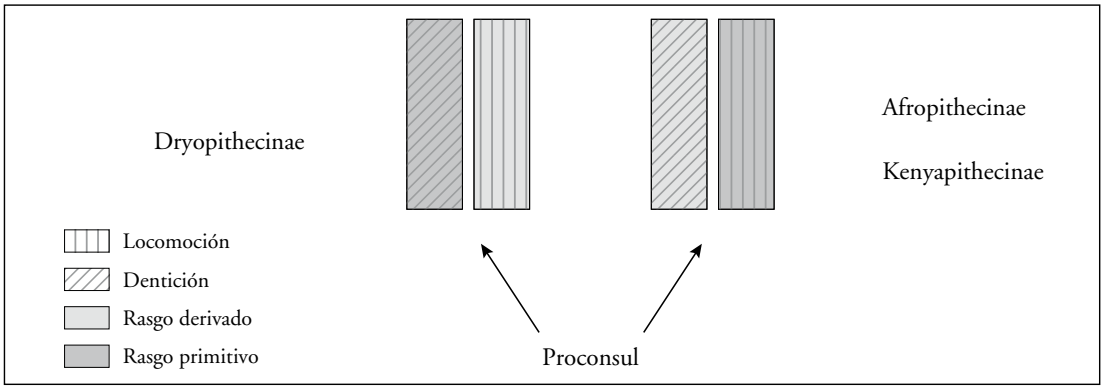


Figura 4.10 Representación gráfica del modelo de Peter Andrews (1996) de evolución de los rasgos derivados de los hominoideos durante el Mioceno Medio (modificado).

poráneos. Estamos, pues, ante una situación difícil de interpretar. Si el esquema de Peter Andrews (1996) es correcto, ¿cuándo y cómo se integrarían los rasgos de los aparatos masticatorio y locomotor con los que cuentan los simios actuales?

El propio Peter Andrews había indicado ya en un trabajo previo sobre la alimentación de los monos y los simios en el Mioceno (Andrews, 1981) que la dieta de los primates fue en realidad muy variada (semillas, raíces, rizomas, bulbos, frutos y hojas blandas) a lo

Tabla 4.4 Ejemplares de hominoideos del Mioceno Medio y la consideración taxonómica que les daremos en este libro (dentro de la categoría de género). Se indica la Mammal Neogen Biozone (MN) de acuerdo con la propuesta hecha por Mein (1975)

Ejemplar	*Procedencia*	*MN / edad m.a.*	*Propuesta original*	*Consideración taxonómica*
Subfamilia *Kenyapithecinae*				
KNM-BG 35250	Nachola (Kenia)	15/14 m.a.	*Kenyapithecus* (Nakatsukasa *et al.,* 1998)	*Nacholapithecus*
Subfamilia *Afropithecinae*				
KNM-TH 28860	Tugen Hills (Kenia)	>15 m.a.	*Equatorius* (Ward *et al.,* 1999)	*Equatorius*
Subfamilia *Dryopithecinae*				
IPS-35026	Hostalets de Pierola (España)	MN7/8 13/12,5 m.a.*	*Dryopithecus* (Moyà-Solà, Köhler *et al.,* 2009)	*Dryopithecus*
IPS-21350.1	Hostalets de Pierola (España)	MN7/8 13/12,5 m.a.**	*Pierolapithecus* (Moyà-Solà *et al.,* 2004)	*Dryopithecus*
IPS-43000	Hostalets de Pierola (España)	MN7 12,5 ***	*Anoiapithecus* (Moyà-Solà, Alba *et al.,* 2009)	*Dryopithecus*
RUD 200, etc.	Rudabánya (Hungría)	MN9 11,5 m.a.	*Dryopithecus* (Kordos y Begun, 2001)	*Hispanopithecus*
IPS-18800	Can Llobateres (España)	MN9 11,5 m.a.****	*Dryopithecus* (Moyà-Solà y Köhler, 1996)	*Hispanopithecus*

* Datación de 11,8 m.a., mediante paleomagnetismo (Moyà-Solà, Köhler *et al.,* 2009).
** Datación de 11,9 m.a., mediante paleomagnetismo (Moyà-Solà, Köhler *et al.,* 2009).
*** Datación de 11,9 m.a., mediante paleomagnetismo (Moyà-Solà, Alba *et al.,* 2009).
**** Almécija *et al.* (2007) situaron el ejemplar IOPS 18800 en la MN 10 que, con 9,5 m.a., pertenece al Mioceno Superior.

largo de todo su trayecto evolutivo. En esas condiciones, los rasgos dentales no aclaran las pautas adaptativas salvo que se consideren dentro de un panorama morfológico general.

La necesidad de considerar conjuntos morfológicos lo más completos posible para llevar a cabo interpretaciones filogenéticas obliga a disponer de ejemplares que asocien rasgos craneales y postcraneales, inexistentes en los años en que Andrews (1992a; 1996) propuso el esquema evolutivo de la figura 4.10. Por suerte, con posterioridad han aparecido fósiles que permiten examinar con más detalle la evolución de los hominoideos en el Mioceno Medio (véase tabla 4.4).

3.1 Las tendencias contrapuestas del Mioceno Medio

(I) Kenyapithecinae/Afropithecinae

Peter Andrews (1996) había atribuido a las subfamilias Afropithecinae y Kenyapithecinae el desarrollo de apomorfías dentales junto a

Caja 4.11 Taxonomía de los driopitecinos

Las asignaciones taxonómicas de los distintos ejemplares atribuidos a *Dryopithecus* y otros géneros próximos, en particular a través de las sucesivas reinterpretaciones llevadas a cabo por autores entre los que destacan Salvador Moyà-Solà y David Begun, llevan a que la confusión terminológica sea un riesgo nada despreciable. Con el fin de evitarlo, seguiremos un criterio cronológico distinguiendo entre los ejemplares del Mioceno Medio *(Dryopithecus)* y Mioceno Superior *(Hispanopithecus)* de acuerdo con lo indicado en la tabla 4.4. La reducción que hacemos en la tabla 4.4 de los géneros originales de los driopitecinos de Hostalets de Pierola a uno solo obedece al criterio del concepto adaptativo de Ernst Mayr que hemos utilizado en este libro. Taxa tan próximos geográfica y temporalmente y tan semejantes en términos morfológicos no justifican distintas estrategias adaptativas. David Begun (2009) incluyó *Pierolapithecus* y *Anoiapithecus* en *Dryopithecus* y, siguiendo su criterio, hemos considerado *Anoiapithecus* como un sinónimo junior de *Dryopithecus*. Sin embargo, las mismas razones dadas por Begun (2009) nos han llevado a agrupar los ejemplares de MN9 de Rudabánya y Can Llobateres en *Hispanopithecus*. Para una discusión crítica acerca de la taxonomía utilizada respecto de los hominoideos del Mioceno puede consultarse la reseña hecha por Monte McCrossin (2007) al libro de David Cameron *Hominid Adaptations and Extinctions*.

una locomoción plesiomórfica (palmigradia). Dos ejemplares, KNM-BG 35250 y KNM-TH 28860, contienen postcraneales aptos para precisar el alcance de esa interpretación general.

KNM-BG 35250 es un esqueleto bastante completo del tamaño de un babuino macho descubierto en 1997 en el yacimiento BG-K de Nachola (Kenia) (véase figura 4.11). La edad de la Formación Aka Aiteputh, en cuya parte inferior fue hallado el fósil, se estima en 14-15 m.a. (Tatsumi y Kimura, 1991), es decir, de principios del Mioceno Medio.

El análisis inicial de Nakatsukasa *et al.* (1998) se dirigió al sentido adaptativo de los postcraneales de KNM-BG 35250, *Nacholapithecus,* identificando rasgos primitivos compartidos con *Proconsul* que indican locomoción de trepa y cuadrupedia arbórea (palmigradia) sin suspensiones frecuentes. Nakatsukasa *et al.* (1998) apuntaron la posibilidad de que llevase a cabo una locomoción en tierra que sería, en cualquier caso, secundaria respecto de la conducta arbórea y podría estar quizá relacionada con las estrategias forrajeras impuestas por la creciente estacionalidad del clima del Mioceno Medio. Sin embargo, en un estudio posterior, Ishida y colaboradores (2004) indicaron que KNM-BG 35250 habría desarrollado ya tendencias hacia una postura y locomoción ortógradas derivadas respecto de las plesiomorfias provenientes de *Proconsul*. Aun así, las evidencias disponibles no permitirían, para Ishida *et al.* (2004), apoyar ninguna relación filogenética en concreto entre *Nacholapithecus* y los hominoideos posteriores.

El ejemplar KNM-TH 28860 es un esqueleto parcial procedente del yacimiento de Kipsaramon, Formación Muruyur, de Tugen Hills (Kenia) (véase figura 4.12). Al descri-

Caja 4.12 *Kenyapithecus*

Kieran McNulty situó al *Kenyapithecus* como el primer hominoideo «verdadero», separándolo de los proconsúlidos que constituirían unos ancestros sin suficientes apomorfias como para considerarlos simios (véase figura 4.8). Se trata de una consideración que comparten bastantes autores. Pero no todos ellos clasifican de la misma forma los ejemplares de *Kenyapithecus* aun teniéndolos por miembros basales del proceso de evolución del Mioceno Medio. Por ejemplo, Nasako Nakatsukasa y colaboradores (Ishida *et al.,* 1999; Ishida *et al.,* 2004; Nakatsukasa, 2004; Nakatsukasa *et al.,* 1998) asignaron el ejemplar KNM-BG 35250 sucesivamente a *Kenyapithecus* y *Nacholapithecus,* mientras que Steve Ward *et al.* (1999) colocaron todos los hominoideos grandes de las formaciones Nachola, Aiteputh y Muruyur (Kenia) en *Equatorius*.

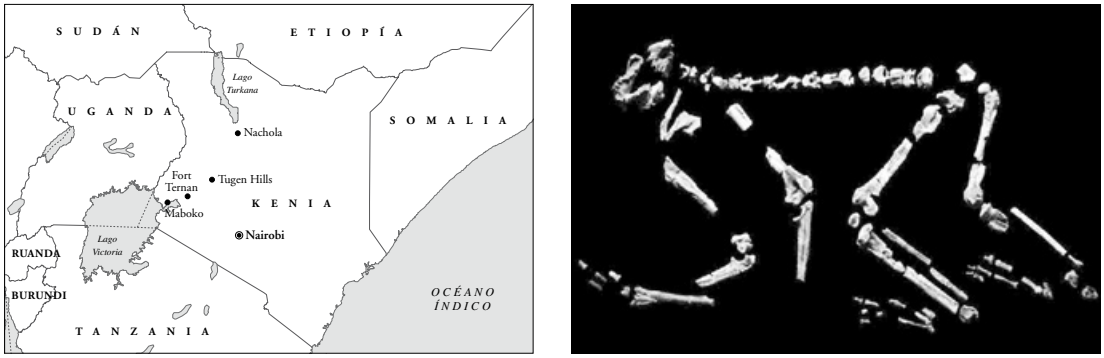


Figura 4.11 Izquierda: emplazamiento de la localidad de Nachola (Kenia) junto a otras con ejemplares de hominoideos del Mioceno Medio (Nakatsukasa *et al.,* 1998). Derecha: ejemplar KNM-BG 35250 de Nachola (Ishida *et al.,* 2004).

birlo, Steve Ward y colaboradores (1999) nombraron el nuevo género *Equatorius* (véase tabla 4.2) incluyendo en él el fósil KNM-BG 35250 que acabamos de ver referido a *Nacholapithecus*.

Robert Corruccini y Henry McHenry (2001) indicaron la presencia en *Kenyapithecus (Equatorius)* de ciertos rasgos metacarpales que podrían incluso tenerse por evidencias de un nudilleo. Sin embargo, Biren Patel *et al.* (2009) excluyeron que se pudiese situar en el clado de los simios africanos porque el apoyo en el suelo se realizaría de forma palmígrada. Robin Crompton y colaboradores (2008) abundaron en esa interpretación, que separa *Equatorius* de gorilas y chimpancés. De tal manera, *Equatorius* pasó a ser considerado un hominoideo semiterrestre que, sin estar ya incluido en el clado de los simios africanos, podría antecederles a través de la exploración del suelo (Patel *et al.,* 2009).

La explicación más difícil de llevar a cabo es la que se refiere al paso desde la palmigradia al nudilleo. ¿Por qué se debería cambiar de apoyo desde una cuadrupedia arbórea a otra terrestre si la palmigradia permite esta última? Una posible respuesta se tendría si en el trayecto que va desde la cuadrupedia arbórea al nudilleo se hubiese pasado por una etapa en la que la suspensión fuese importante conduciendo a transformaciones de las extremidades superiores. Al volver al suelo, manos y brazos serían inadecuados para la palmigradia. Así, Biren Patel y colaboradores (2009) sostuvieron que *Equatorius* sería un palmígrado con capacidades para la suspensión que apuntan esa tendencia hacia la morfología de los simios africanos posteriores, aunque sin haber fijado aún rasgos derivados de nudilleo. De ser así, los rasgos de la suspensión, compartida en cierto grado al menos por todos los simios actuales, serían homólogos al derivar de los propios de los kenyapitecinos del Mioceno Medio.

Caja 4.13 El problema de la locomoción de los hominoideos africanos en el Mioceno Superior

Masato Nakatsukasa (coautor del trabajo de Ishida *et al.,* 2004) interpretó la postura de *Nacholapithecus kerioi* como cercana a *Proconsul* a causa de los rasgos primitivos compartidos, pero con una mayor especialización hacia la trepa ortógrada (Nakatsukasa, 2004). En su estudio, Nakatsukasa (2004) indicó que el *Nacholapithecus* habría fijado la trepa palmígrada y no la braquiación, aunque podría contar con una postura de la que se derivaría más tarde la suspensión de los simios posteriores. La falta de ejemplares de hominoideos africanos suficientemente informativos entre 13 y 6 m.a. impide, de acuerdo con el autor, precisar de qué forma tuvo lugar ese tránsito de las apomorfias locomotoras.

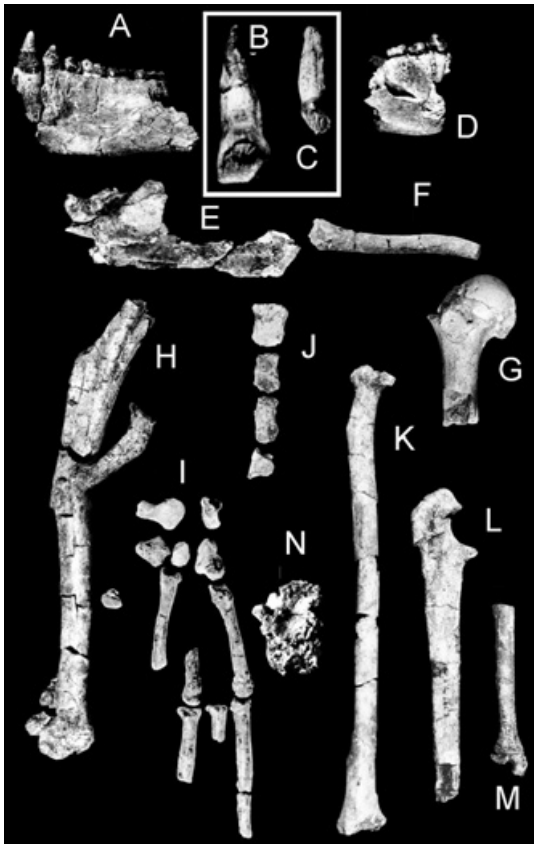


Figura 4.12 KNM-TH 28860, *Equatorius africanus.* A, cuerpo mandibular izquierdo; B, incisivo maxilar central izquierdo; C, incisivo maxilar lateral derecho; D, fragmento del cuerpo mandibular derecho; E, escápula derecha; F, clavícula derecha; G, húmero proximal izquierdo; H, húmero derecho con la primera costilla; I, mano derecha; J, esternón; K, radio derecho; L, cúbito proximal derecho; M, cúbito distal derecho; N, vértebra torácica inferior (S. Ward *et al.,* 1999).

(II) Dryopithecinae

El modelo evolutivo de Peter Andrews (1996) consideró que la subfamilia Dryopithecinae habría seguido las pautas contrarias a las de Kenyapithecinae: desarrollo de las apomorfias de la locomoción propias de los simios actuales con mantenimiento de plesiomorfias en el aparato masticatorio. Los ejemplares del Vallès-Penedès (España) y Rudabánya (Hungría) permiten comprobar hasta qué punto sucede así.

IPS-21350.1 es un esqueleto parcial con parte del cráneo y la cara procedente de Barranc de Can Vila 1 (Barcelona) (véase figura 4.13). Su edad, obtenida por medios bioestratigráficos (fauna comparada), es de entre 12 y 13 m.a., es decir, del Mioceno Medio (Casanovas-Vilar *et al.,* 2008), aunque Moyà-Solà, Albar *et al.* (2009) la rebajaron más tarde mediante paleomagnetismo a 11,8 m.a. La importancia del hallazgo, además de estar relacionada con su edad y localización, tuvo que ver con el hecho de constituir el primer hallazgo posterior al KNM-BG 35250 *(Nacholapithecus)* de un cráneo bien preservado del Mioceno Medio junto a materiales dentales y postcraneales.

Pese a las discrepancias en la clasificación de *Pierolapithecus* frente a *Dryopithecus,* los ejemplares de uno y otro género comparten una parecida morfología postcraneal. Si lo que se trata de dilucidar son los cambios evolutivos que afectan a la postura y la locomoción, no tiene gran trascendencia el dividirlos o agruparlos.

Caja 4.14 *Dryopithecus*

Dryopithecus fue el protagonista del primer descubrimiento de un hominoideo fósil gracias al hallazgo en Saint-Gaudens, Francia, en el siglo XIX de un ejemplar cuyos rasgos se relacionaron con los de los grandes simios actuales. El fósil recibió el nombre de *Dryopithecus fontani* (Lartet, 1856). El ejemplar fue conocido por Charles Darwin, quien lo mencionó en el *Descent of Man* (Ch. Darwin, 1871).

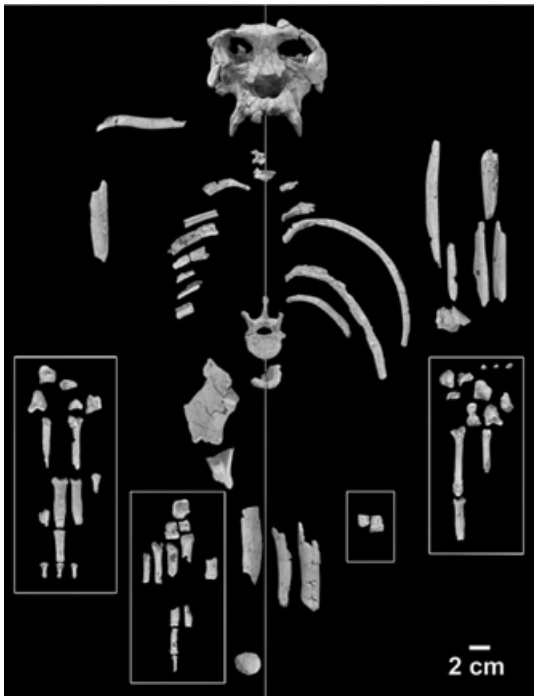


Figura 4.13 IPS-21350.1, *Pierolapithecus catalaunicus*. Las siglas IPS corresponden a Institut Paleontològic de Sabadell (Salvador Moyà-Solà *et al.,* 2004).

El diagnóstico que hizo David Begun (2009) de los postcraneales de *Dryopithecus* (incluido *Pierolapithecus*) indicó la presencia de vértebras con un carácter intermedio respecto de la posición de los procesos transversales, un tórax ancho y poco profundo, una articulación muñeca-radio semejante a la de los simios superiores y unas falanges cortas y menos curvadas que en el caso de *Hispanopithecus*. Las funciones locomotoras a las que daría lugar una morfología así es un asunto que enfrentó a Moyà-Solà y colaboradores (Alba, Almécija y Moyà-Solà, 2010; Moyà-Solà *et al.,* 2004; Moyà-Solà *et al.,* 2005) y Begun y colaboradores (Begun, Ward *et al.,* 2006; Deane y Begun, 2008; 2010). Para Moyà-Solà *et al.* (2004; 2005), la suspensión no es un rasgo homólogo de los hominoideos —algo en lo que coincidieron Robin Crompton y colaboradores (2008). La aducción y supinación en la muñeca, el amplio y poco profundo tórax, la clavícula larga parecida a la del chimpancé y la región lumbar rígida indicarían la tendencia de *Pierolapithecus* (y, cabe añadir, *Dryopithecus*) hacia una locomoción palmígrada, con postura ortógrada, que excluye la suspensión (Moyà-Solà *et al.,* 2004; 2005).

Caja 4.15 *Pierolapithecus catalaunicus*

Salvador Moyà-Solà y colaboradores (2004) propusieron a partir de IPS-21350.1 el nuevo género y especie *Pierolapithecus catalaunicus*. Las semejanzas entre *Pierolapithecus* y *Dryopithecus* llevaron a David Begun y colaboradores (Begun, Nargolwalla y Hutchison, 2006; Begun, Ward *et al.,* 2006) a proponer que el ejemplar IPS-21350.1 podría pertenecer a la especie *Dryopithecus fontani* o al menos al género *Dryopithecus*, asignándole el taxón *D. catalaunicus* (Begun, 2009). No obstante, Begun *et al.* reconocieron que son pocas las partes comparables de *P. catalaunicus* y *D. fontani* y, por tanto, resulta difícil decidir si hay que llevar a cabo o no la agrupación. Con posterioridad apareció en el yacimiento de Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès) un nuevo ejemplar de *D. fontani* IPS-35026 que, para Moyà-Solà y colaboradores (Moyà-Solà, Köhler *et al.,* 2009) demuestra la separación existente entre *Pierolapithecus* y *Dryopithecus*. No obstante, aquí hemos incluido tanto *Pierolapithecus* como *Anoiapithecus* en el género *Dryopithecus*.

Caja 4.16 ¿Homoplasias en la suspensión de los actuales simios?

Si la locomoción primitiva propia de los ancestros de los simios actuales es la de la trepa arbórea con palmigradia (apoyo de las manos), las coincidencias en la conducta suspensoria que, en mayor o menor grado, puedan mostrar orangutanes, gorilas y chimpancés habrían aparecido más tarde de manera convergente, es decir, por separado en cada clado.

Caja 4.17 Las falanges en la suspensión

La clave de la suspensión estaría, para Moyà-Solà *et al.* (2005) en la longitud de las manos; unas falanges cortas como son las de *Pierolapithecus* supondrían un inconveniente para la conducta suspensoria indicando que ésta se encuentra limitada. Sin embargo, Deane y Begun (2008) sostuvieron que es la curvatura de las falanges la que indica el grado de la conducta arbórea, siempre que se tome en cuenta no de forma aislada sino dentro del conjunto de los rasgos postcraneales. La curvatura de las falanges de *Pierolapithecus* apoyaría, para Dehane y Begun (2008), la presencia de un componente supensorio significativo. Sin embargo, esa misma curvatura fue vista por David Alba, Sergio Almécija y Salvador Moyà-Solà (2010) como propia de una locomoción primitiva, con restos de palmigradia, en contraste con otros driopitecinos braquiadores como *Hispanopithecus*.

Tal vez las interpretaciones de uno y otro grupo no estén tan alejadas. Como sostuvieron Andrew Deane y David Begun (2010) la distinción entre las pautas locomotoras no es cuestión de todo o nada. La suspensión de *Pierolapithecus* sería, así, intermedia en un continuo que lleva desde la cuadrupedia arbórea a la braquiación. Al decir de Deane y Begun (2010), *Pierolapithecus* fijó un componente suspensorio mucho más desarrollado que los de los anteriores hominoideos del Mioceno pero menor que el muy especializado de *Hispanopithecus* y *Pongo*.

En un sentido distinto han interpretado David Begun y Carol Ward (2005) rasgos de *Pierolapithecus* como el torso y la muñeca, que supondrían para esos autores la reorganización de la postura corporal propia de los simios actuales sin excluir capacidades de suspensión. Suspensión y trepa arbórea serían, así, tipos de locomoción propios de los simios que están ya presentes en *Pierolapithecus* y no implican, por tanto, ninguna homoplasia posterior: simplemente la palmigradia primitiva (cuadrupedia arbórea) de los driopitecinos desaparecería más tarde en los simios actuales. Como acabamos de ver, Biren Patel *et al.* (2009) sostuvieron un esquema evolutivo parecido respecto de *Equatorius:* los rasgos suspensorios son homólogos para todos los simios actuales y, por tanto, no se trata de convergencias.

Como se recordará, el esquema evolutivo de Peter Andrews (1996) atribuía a Dryopithecinae, frente a los rasgos derivados de la locomoción, plesiomorfias en el aparato masticatorio. Los nuevos ejemplares permiten situar algunos de los aspectos craneales, faciales y dentales de la subfamilia.

La cara de IPS-21350.1 mantiene rasgos primitivos que acercan su notable prognatismo al de *Afropithecus* frente al perfil más ortógnato de los hominoideos del Mioceno Superior *Ouranopithecus* y *Sivapithecus* (véase figura 4.14) (Moyà-Solà, Köhler *et al.,* 2009).

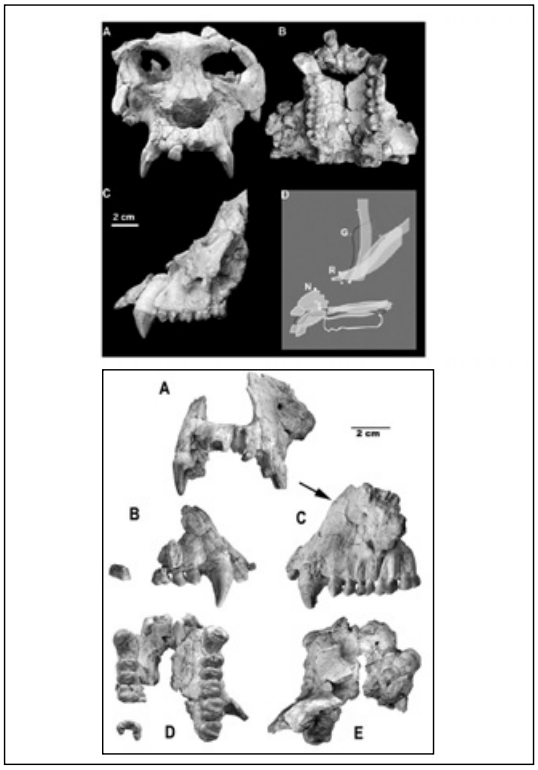


Figura 4.14 Arriba: aspecto frontal, palatal y lateral de IPS-21350.1; en la comparación del perfil con el de *Afropithecus, Ouranopithecus* y *Sivapithecus* se indican los puntos craniométricos N: nasion; R: rinion; G: glabela (Salvador Moyà-Solà *et al.,* 2004). Abajo: cara inferior IPS-35026: en visión frontal, A; lateral izquierda, B; lateral derecha, C; palatal, D; y superior, E. La flecha indica la posición más anterior del contacto nasomaxilar (Moyà-Solà, Köhler *et al.,* 2009).

Caja 4.18 Anoiapithecus brevirostris

Moyà-Solà y colaboradores (Moyà-Solà, Alba *et al.,* 2009) negaron que la falta de proyección de la cara pudiese tratarse de una variación interindividual de IPS-43000 respecto de IPS-35026. Concedieron el rango de autapomorfia a ese carácter y justificaron así el nombramiento de un nuevo taxón. Sin embargo, ese argumento no justifica que la categoría del nuevo taxón deba ser la de género; a nuestro entender, con una nueva especie habría sido suficiente.

El prognatismo se muestra también relevante en el fósil del mismo yacimiento y horizonte estratigráfico IPS-35026. Este último es el ejemplar con la cara inferior mejor conservada dentro de *Dryopithecus* y el primer fósil de *D. fontani* con la dentición superior. Por el contrario, IPS-43000 muestra un perfil mucho más ortognato que se refleja en el nombre de la especie asignada: *Anoiapithecus brevirostris* (Moyà-Solà, Alba *et al.,* 2009).

El diagnóstico facial hecho por Moyà-Solà, Alba *et al.* (2009) indicó que la pauta de IPS-35026 es moderna y se aproxima a la de *Gorilla,* en particular en un emplazamiento más anterior del contacto nasomaxilar (señalado con una flecha en la figura 4.14, abajo) que indica una apertura nasal tendente a la verticalidad. Ese punto facial se encuentra adelantado en IPS-35026 y *Gorilla* frente al más retrasado de IPS-21350.1, *Ankarapithecus, Sivapithecus* y *Pongo*. Respecto de IPS-43000, Moyà-Solà y colaboradores (Moyà-Solà, Alba *et al.,* 2009) sostuvieron que, pese a las notables diferencias en cuanto al perfil que se dan con IPS-35026, ambos ejemplares —clasificados por los autores en dos géneros distintos, *Pierolapithecus* y *Anoiapithecus*— comparten la misma pauta facial moderna.

Por lo que hace a la morfología dental, David Begun (2009) consideró muy similares IPS-21350.1 y IPS-35026 —contra el punto de vista de Moyà-Solà *et al.* (2004; 2009), que clasificaron el primero como *Pierolapithecus* y el segundo como *Dryopithecus*. David Alba, Josep Fortuny y Salvador Moyà-Solà (2010) llevaron a cabo un análisis comparativo mediante tomografía computacional *(computer tomography,* CT) del espesor del esmalte dental en los molares de IPS-21330, IPS-43000 e IPS-35026 de Hostalets de Pierola (España). Pese a las semejanzas craniofaciales y dentognáticas entre todos esos ejemplares, aparecen diferencias entre el esmalte grueso de los dos primeros (RET [*relative enamel thickness,* espesor relativo del esmalte] de 18,6 y 19,5) y el más fino (RET de 10,6) del último. La interpretación que hacen los autores apunta hacia la presencia de simplesiomorfias cuyo significado evolutivo abordaremos en el siguiente epígrafe.

Caja 4.19 El espesor del esmalte como indicio

El espesor del esmalte dental es un rasgo un tanto ambiguo de cara a establecer pautas adaptativas. La contradicción que supone, por ejemplo, el que los gorilas actuales, folívoros, cuenten con esmalte dental fino en sus molares indica que no es necesario un gran espesor del esmalte para una dieta basada en materiales más duros que la fruta. En los gorilas, es la forma de los molares, con cúspides puntiagudas y largas superficies cortantes, la que facilita la alimentación folívora (Andrews, 1981).

Los siamangos, igualmente folívoros, tienen molares parecidos a los de los gorilas. Andrews (1981) apuntó que esas dos especies son las de tamaño mayor en sus respectivas familias, pero renunció a concluir si el tamaño grande se debía a la dieta folívora o era al revés. La modificación del aparato masticatorio no es siempre necesaria para adaptarse a una dieta nueva. La dentadura robusta sigue siendo funcional a la hora de masticar alimentos blandos. De hecho, como veremos más adelante al comparar los ejemplares «robustos» y «gráciles» del linaje humano, cabe entender que las especializaciones alimenticias no son tan obligadas como podría deducirse del examen de la morfología mandibular y dental.

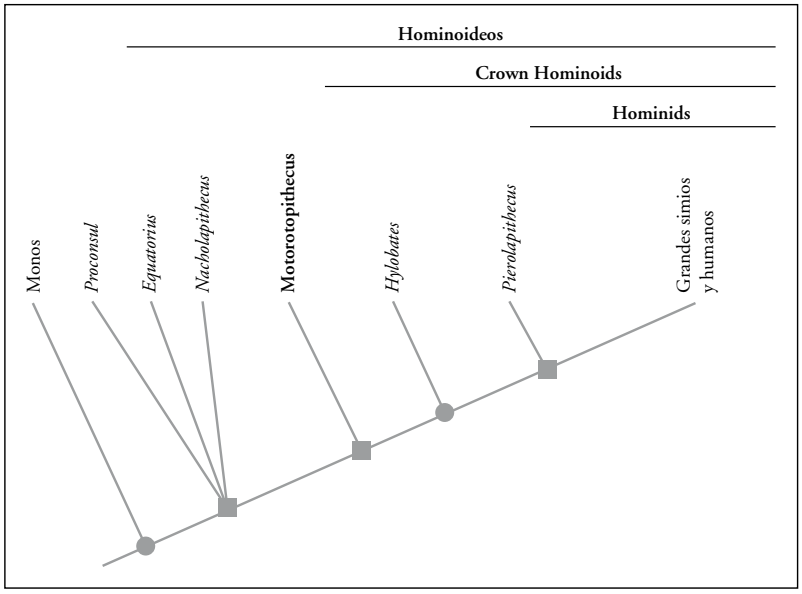


Figura 4.15 Cladograma de los hominoideos del Mioceno, simios inferiores actuales (hilobátidos) y el conjunto de simios superiores y humanos actuales (Moyà-Solà *et al.,* 2004). En esta interpretación, *Pierolapithecus* es el ancestro de los simios superiores y humanos pero no de los simios inferiores.

3.2 Cladogramas del Mioceno Medio

La paradoja indicada por Peter Andrews (1996) de dos líneas evolutivas en paralelo durante el Mioceno Medio ligadas a las familias Afropithecinae y Kenyapithecinae, por un lado, y Dryopithecinae, por otro, con desarrollos opuestos de los aparatos locomotor y masticatorio, puede precisarse de acuerdo con los ejemplares más completos que hemos descrito. En suma, el diagnóstico de Andrews relativo a los rasgos de Kenyapithecinae *(Nacholapithecus* y *Kenyapithecus)* se confirma: tanto Robin Crompton *et al.* (2008) como Biren Patel *et al.* (2009) indicaron que en los distintos taxa de Kenyapithecinae se mantienen las plesiomorfias ligadas a la palmigradia, aun cuando se pueda encontrar una cierta tendencia hacia la morfología apta para la suspensión.

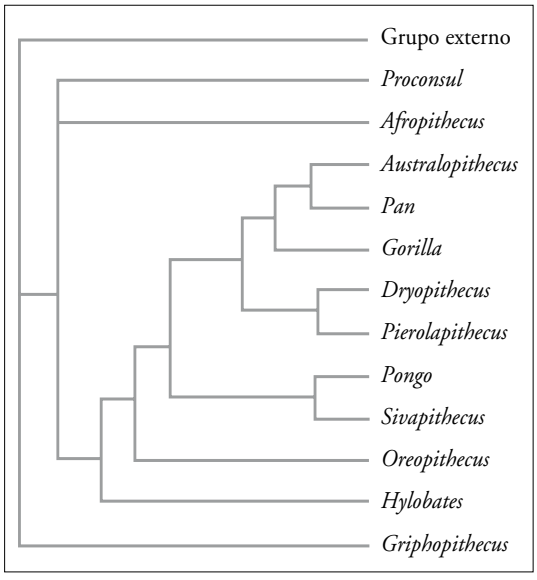


Figura 4.16 Cladograma con la posición de *Pierolapithecus* (Begun y Ward, 2005).

Las discrepancias se reflejan en los cladogramas propuestos. El realizado por Salvador Moyà-Solà y colaboradores (2004) indicó que *Pierolapithecus* es el ancestro común de los grandes simios y humanos actuales (véase figura 4.15). Ese esquema fue aceptado por Terry Harrison (2010) en su síntesis acerca de la evolución de los simios.

De forma alternativa, Begun y Ward (2005) sostuvieron que el cladograma más parsimonioso sitúa al *Pierolapithecus,* junto con *Dryopithecus,* como clado basal respecto de los simios africanos y los humanos excluyendo, pues, a los simios asiáticos (véase figura 4.16). Sin embargo, Moyà-Solà y colaboradores (2005), en la

Caja 4.20 La profecía de Darwin

Aunque se trate de una cuestión menor, en la que no puso un gran énfasis, David Begun (2009) incluyó a Darwin entre los autores que habrían apuntado la idea de que el origen de simios africanos está en los ancestros europeos, dado que Darwin (1871) citó al *Dryopithecus* como antecesor de chimpancés y gorilas. Pero sucede que el *Dryopithecus* descubierto en Francia por Lartet era el único simio fósil conocido en los años en que escribió Darwin, por lo que el comentario de éste no puede ser tomado en cuenta en el contexto de las discusiones acerca de la diversidad de los hominoideos del Mioceno y de su sentido evolutivo. En el mismo artículo, Begun mencionó a Louis de Bonis y sus colaboradores como unos de los primeros que plantearon ese modelo de la «Vuelta a África»; ahí sí que está justificada la referencia.

réplica a Begun y Ward (2005), pusieron de manifiesto un aspecto en el que nos hemos detenido ya antes: los cladogramas dependen en gran medida de decisiones previas, como la consideración de los caracteres que se asignan a los taxa.

4. Simios del Mioceno Superior

La propuesta filogenética de David Begun y Carol Ward (2005) procede de una idea previa de Begun (Begun, Güleç y Geraads, 2003) acerca de la conexión existente entre los *Dryopithecus* europeos, los ejemplares de Turquía y los simios africanos y humanos: el modelo evolutivo al que se conoce como «Vuelta a África». Ese guion filogenético implica que los ancestros de los simios africanos y humanos salieron del continente africano, evolucionaron como driopitecinos en Eurasia y volvieron a África más tarde siendo, por tanto, los ancestros inmediatos de los simios africanos pero no de los asiáticos.

La «Vuelta a África» fue un modelo impuesto en gran medida por lo incompleto del registro fósil. Los hominoideos del Mioceno Superior africano constituyeron un enigma durante mucho tiempo; los indicios disponibles eran sólo el molar inferior de Lukeino y el fragmento de mandíbula de Lothagam (ambos en Kenia), insuficientes a todas luces para poder considerar cómo fue la historia evolutiva de los ancestros inmediatos de los simios africanos y los homininos. Vamos a examinar algunos ejemplares conocidos más tarde que han dado un vuelco a esa situación.

4.1 *Samburupithecus*

Hidemi Ishida y Martin Pickford (1997) describieron un maxilar con su dentición completa —KNM-SH 8531, véase figura 4.17— procedente de la región de Samburu (Kenia), con una edad de 9,5 m.a. obtenida por radiometría y bioestratigrafía, nombrando a partir del ejemplar un nuevo género y especie, *Samburupithecus kiptalami* —sin asignar paratipos.

Figura 4.17 Vista lateral (1) y oclusal (2) de KNM-SH 8531, *Samburupithecus kiptalami* (Ishida y Pickford, 1997).

Caja 4.21 *Samburupithecus*

Samburupithecus es un simio grande, del tamaño de un gorila, con el paladar arqueado, fosa nasal ancha pero poco profunda, neumatización en el cigomático, esmalte dental relativamente grueso y morfología de los premolares semejante a la de los simios actuales, aunque el tercer molar es más grande que el segundo y primero —un rasgo inusual en los hominoideos pero que aparece a veces en los australopitecos (Ishida y Pickford, 1997).

Los autores que describieron el ejemplar lo situaron en el linaje que conduce a los «simios africanos + humanos», aunque apuntando que sus rasgos dentales se acercan más a los de los australopitecos de Kanapoi y Laetoli (véase capítulo 8).

4.2 *Nakalipithecus*

Una década después del hallazgo del *Samburupithecus,* nuevos especímenes se unieron al registro de los hominoideos inmediatamente anteriores a la separación de los simios superiores africanos, es decir, candidatos a ser el LCA de chimpancés, gorilas y humanos. El ejemplar KNM-NA 46400, una mandíbula derecha con M_1-M_3, fue descubierto por Yutaka Kunimatsu y colaboradores (2007) en terrenos de comienzos del Mioceno Superior de la localidad de Nakali (Kenia). La edad, de 9,8 m.a., fue obtenida mediante el método $^{40}Ar/^{39}Ar$. Los autores describieron el ejemplar como un hominoideo, presumiblemente hembra a juzgar por las características de otro espécimen asociado, el canino KNM-NA 47594. Kunimatsu y colaboradores (2007) nombraron, a partir de los materiales encontrados, el nuevo género y especie *Nakalipithecus nakayamai*.

El tamaño dental de los ejemplares de Nakali es grande, comparable al de las hembras de los orangutanes y los gorilas, y difiere de los taxa del Mioceno Medio por ese rasgo, que se podría explicar por razones alométricas (el tamaño corporal de *Nakalipithecus* sería también considerable). El *Nakalipithecus* se asemeja al *Samburupithecus* —Samburu se encuentra a 70 km al norte, y los terrenos son de edad parecida— tanto por el tamaño como por el espesor del esmalte de los molares, pero el parecido lo acerca sobre todo al género europeo *Ouranopithecus* del que hablaremos de inmediato.

Las semejanzas existentes entre *Samburupithecus, Ouranopithecus* y *Nakalipithecus* llevaron a Kunimatsu *et al.* (2007) a sostener que todos ellos estarían adaptados a un hábitat similar —bosque con extensas áreas de sabana—, aunque, basándose en la tendencia de especialización apuntada en la morfología de los molares, el taxón de Nakali viviría en el ámbito más boscoso de todos y el *Ouranopithecus* en el más árido. Dadas las características, edad y localización tanto de *Nakalipithecus* como de *Chororapithecus,* al que nos referiremos en el apartado siguiente, Kunimatsu *et al.* (2007) sostuvieron que es muy probable que un linaje de hominoideos de gran tamaño sobreviviese en África durante el Mioceno

Figura 4.18 KNM-NA 46400, *Nakalipithecus nakayamai*. Mandíbula derecha en vistas: bucal (arriba); oclusal (centro); y lingual (abajo) (Kunimatsu *et al.,* 2007).

Medio dando lugar al último ancestro común de simios africanos y humanos. Dicho de otro modo, la hipótesis de la «Vuelta a África» no sería necesaria desde el punto de vista de Yutaka Kunimatsu *et al.* (2007).

4.3 *Chororapithecus*

Algo más antiguo que el *Nakalipithecus* es el ejemplar de Chorora (Etiopía), procedente de terrenos de una edad de 10-10,5 m.a. obtenida mediante estratigrafía y radiometría (Suwa, Kono, Katoh, Asfaw y Beyene, 2007). Gen Suwa y colaboradores describieron en 2007 hasta nueve dientes completos o fragmentarios, con el segundo molar CHO-BT 4 como holotipo del nuevo género y especie *Chororapithecus abyssinicus*. Al decir de Suwa y colaboradores (2007), la superficie de corte de parte de los molares distingue el ejemplar de los demás taxa del Mioceno, acercándolo a *Gorilla,* aunque mantiene como rasgo primitivo un aspecto bajo en las coronas y cúspides. El estudio comparativo mediante rayos X —Micro-CT— llevó a Suwa *et al.* (2007) a sostener que *Chororapithecus* contaba con una morfología molar derivada indicativa de su adaptación incipiente a una dieta fibrosa. La superficie funcional de las cúspides de los molares —la efectiva a la hora de la masticación— dispone de esmalte grueso, mientras que la lateral, no funcional, lo tiene de un grosor intermedio.

Entre todos los hominoideos conocidos del Mioceno africano, *Chororapithecus* es el que muestra más rasgos compartidos con *Gorilla,* en especial los molares grandes y adaptados a una masticación de materiales duros. De ese hecho dedujeron Suwa *et al.* (2007) la posibilidad de que el ejemplar de Chorora pertenezca al clado de los gorilas separado ya del de *Pan* + *Homo*. No obstante, los autores apuntaron que otra explicación alternativa sería la de que *Chororapithecus* y *Gorilla* hubiesen fijado tendencias convergentes y sus rasgos comunes sean, pues, homoplasias. En nuestra opinión, dada la edad y situación de los especímenes de Chorora y en espera de que el hallazgo de postcraneales indique cómo es su aparato locomotor, es más probable la primera hipótesis. Por desgracia, la ausencia de ejemplares inmediatamente anteriores a la separación de chimpancés y humanos dentro de ese linaje hermano del de *Gorilla* impide detallar más el proceso evolutivo.

4.4 ¿Un ancestro europeo?

Un género que debe ser tenido en cuenta a la hora de hablar de los ancestros inmediatos de los simios superiores, y que ha sido relacionado tanto con los asiáticos como con los africanos, es el que ya hemos mencionado:

Caja 4.22 Otros hominoideos del Mioceno Superior

Otros géneros de hominoideos del Mioceno Superior son de difícil clasificación. Así sucede con *Oreopithecus,* del que Salvador Moyà-Solà, Meike Köhler y Lorenzo Rook (1999) han planteado que podría ser bípedo. *Gigantopithecus* (Von Koenigswald, 1935) fue descrito a partir de restos fragmentarios que se reducen a tres mandíbulas inferiores y numerosos dientes aislados, los primeros de ellos descubiertos en farmacias chinas donde recibían la consideración de «dientes de dragón». Von Koenigswald identificó uno de ellos, un molar inferior último, como perteneciente a un nuevo género y especie al que denominó *Gigantopithecus blacki* v.K., en honor al descubridor del Hombre de Peking, Davidson Black. La historia del *Gigantopithecus* hace honor a la época de oro de la paleontología (véase Von Koenigswald, 1981). Pero su taxonomía y su sentido evolutivo resultan tan inciertos que ha sido interpretado como un simio aberrante, como un género reducible a *Ouranopithecus* y hasta como un posible antecesor directo de los seres humanos (véase las distintas alternativas en Martin, 1990). Muy mencionado y discutido antes, el género ha perdido hoy protagonismo. Peter Andrews (1992a) ni siquiera lo mencionó en un artículo tan largo como detallado de revisión de los hominoideos fósiles.

Ouranopithecus (De Bonis *et al.,* 1974), del que existen especímenes procedentes de Macedonia (Grecia) (yacimientos de Ravin de la Pluie y Xirochi) con una edad de 9-10 m.a. obtenida mediante comparaciones faunísticas. El hábitat de esos yacimientos, deducido también de la fauna, era de sabana abierta.

El ejemplar XIR-1 (De Bonis *et al.,* 1990; De Bonis y Koufos, 1993) (véase figura 4.19), cuya cara se ha conservado bien, permite relacionar algunos de sus rasgos faciales con los de los simios africanos. Pero caracteres de XIR-1, como el torus supraorbital (la protuberancia ósea que protege los ojos a la altura de las cejas) y la dentición, difieren de los simios actuales, acercando a *Ouranopithecus* a unos homininos, los australopitecos robustos del Plioceno. Tal cosa llevó a De Bonis y colaboradores (1990) a sostener que *Ouranopithecus* es el mejor candidato disponible de antecesor del linaje humano en el entorno de los 10 m.a. El gran espesor del esmalte dental de *Ouranopithecus* (Andrews, 1990) iría también a favor de esa idea.

4.5 Ancestros de los simios asiáticos

Si las apomorfias relativas a la locomoción de los distintos simios superiores actuales se desarrollaron, como hemos indicado, en el tramo final del Mioceno, procede buscar en los ejemplares de esa Edad indicios de la braquiación propia de los orangutanes. Como ya hemos visto, un driopitecino, *Hispanopithecus* (véase tabla 4.4), un simio cuyo hipodigma procede en su mayor parte del yacimiento de Can Llobateres (España) (Begun, Moyà-Solà y Köhler, 1990), asignado a la *Mammal Neogen Biozone* 9, es decir, de cerca de 11,5 m.a., dispone de rasgos así. Salvador Moyà-Solà y colaboradores (Köhler, Alba y Moyà-Solà, 2001; Moyà-Solà y Köhler, 1993) asignaron *Hispanopithecus* al clado de los orangutanes actuales, *Pongo,* pero David Begun (2009) ha negado tales afinidades relacionando ejemplares de *Hispanopithecus* como IPS-80000 con los simios africanos.

Poco tiempo después del descubrimiento de los primeros driopitecinos en Europa aparecieron en Potwar (Pakistán) ejemplares dados por semejantes a los europeos que fueron clasificados como propios del género *Paleopithecus* (Lydekker, 1885), poniendo de manifiesto su semejanza con los orangutanes actuales. Guy Pilgrim (1910), a partir de los especímenes procedentes de Siwaliks (Pakistán), propuso clasificar tales «driopitecinos» asiáticos en el género *Sivapithecus,* fórmula taxonómica que se ha mantenido hasta hoy.

El ambiente de Siwaliks en el Mioceno superior correspondió, tal como indican los

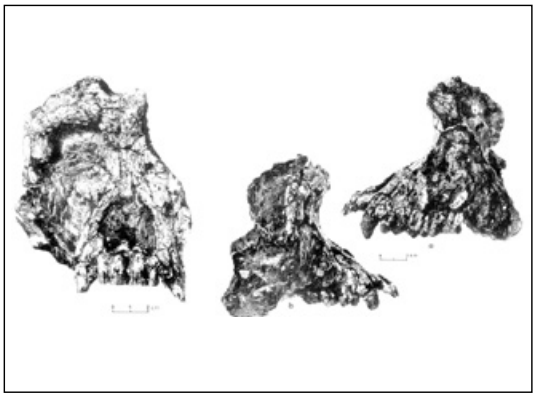


Figura 4.19 Ejemplar XIR-1, *Ouranopithecus macedonensis,* visión frontal (izquierda) y lateral (derecha). Las imágenes no están al mismo tamaño pero en ellas se incluye la escala (De Bonis y Koufos, 1991).

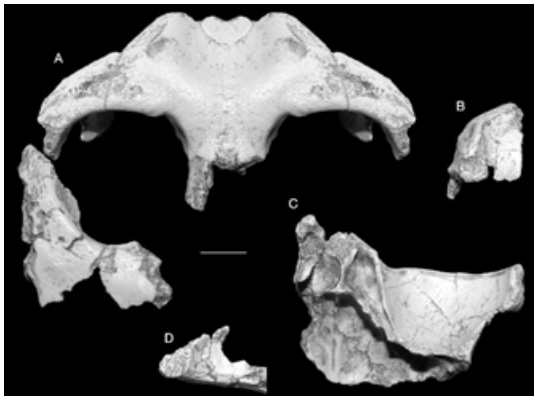


Figura 4.20 IPS-18000 de Can Llobateres, *Hispanopithecus* (Begun, 2009).

Caja 4.23 *Sivapithecus*

Sivapithecus cuenta con tres especies, *S. sivalensis* —al que se dio durante un tiempo el nombre de *S. punjabicus*—, *S. parvada* y *S. indicus* (Pilbeam *et al.,* 1977), de una edad que va desde 12,7 a los 8,5 m.a., es decir, dentro del Mioceno Medio y Superior. Otros ejemplares atribuidos al género, como *Svapithecus simonsi,* son considerados hoy en general driopitecinos a causa de su esmalte molar más fino (Delson, 2003).

Figura 4.21 *Sivapithecus* de Potwar (Pakistán).

estudios paleoecológicos, al bosque subtropical con fuerte estacionalidad. El nivel U de Siwaliks, del que procede la mayor parte de los ejemplares, tiene 8 m.a.; no obstante, ejemplares atribuidos a procedentes de la Formación Nagri del Potwar Plateau alcanzan los 8,8 m.a. (Jay Kelley, 1988).

Peter Andrews y Terry Harrison (2005) sostuvieron que existe un vínculo evolutivo entre el orangután y *Sivapithecus* a causa de la morfología craneal especializada de este último: pared lateral cóncava, distancia muy pequeña entre los ojos, región cigomática grande extendiéndose hacia delante en vez de hacerlo de forma lateral y zona nasoalveolar semejante a la del orangután. En la mayor parte de esos caracteres, *Sivapithecus* se separa de los simios tanto fósiles como actuales, excepto de *Pongo*.

Los postcraneales de *Sivapithecus* plantean dudas acerca de su interpretación funcional. En dos húmeros procedentes de Siwaliks (Pilbeam *et al.,* 1990) hay rasgos primitivos compartidos con *Proconsul* y *Kenyapithecus* que pueden incluso rastrearse en los Monos del Viejo Mundo. Esas plesiomorfias corresponden a la parte proximal, que se curva lateral y anteriormente como en los Monos del Viejo

Caja 4.24 La dieta de *Sivapithecus*

La posible alimentación de *Sivapithecus* ha sido objeto de dudas. El espesor del esmalte de sus molares es grueso y, de ese hecho, dedujo Jay Kelley (1992) que la dieta de *Sivapithecus,* al igual que la de *Ouranopithecus* y *Gigantopithecus,* estaría compuesta por materiales duros. Sin embargo, la forma de los dientes, sobre todo de los incisivos, es diferente entre estos dos últimos géneros y el *Sivapithecus*. Peter Andrews (1992b), siguiendo a Mark Teaford y Alan Walker (1984), atribuyó a *Sivapithecus* una dieta frugívora blanda. Pero eso supone una cierta contradicción con la presencia, a la vez, de esmalte dental grueso en sus molares. Volveremos sobre este asunto más adelante en este mismo capítulo.

Mundo, y al plano deltoide aplastado. Pero la superficie de la articulación distal —el codo— tiene, por el contrario, rasgos derivados propios de los grandes simios (Andrews, 1992a; Pilbeam *et al.,* 1990). Kelley (1992) también apuntó la combinación en las extremidades superiores de *Sivapithecus* de una parte superior del brazo semejante a la de los monos junto a un codo más moderno. Al decir de Andrews y Harrison (2005), la locomoción de *Sivapithecus* es la propia de un cuadrúpedo arbóreo, cosa que plantea un problema a la hora de entender su papel en el árbol evolutivo que conduce a los simios actuales.

Andrews y Harrison (2005) resumieron así las tres principales interpretaciones que se han sostenido:

1. *Sivapithecus* cuenta aún con rasgos primitivos para los hominoideos pero ha desarrollado ya las pautas faciales y craneales de *Pongo*. Es un ancestro directo de éste, el orangután. *Pongo* añade más tarde la braquiación como rasgo derivado.
2. Los rasgos craneales de *Sivapithecus* y *Pongo* son homoplasias. *Sivapithecus* es el grupo hermano de todos los simios actuales.
3. La braquiación es el rasgo primitivo. La morfología postcraneal de *Sivapithecus* resulta, pues, derivada, recuperando la cuadrupedia arbórea propia de los catarrinos anteriores.

Otros géneros propuestos de hominoideos asiáticos del Mioceno Superior son *Lufengpi-*

Caja 4.25 *«Ramapithecus»* y la evolución humana

El género *Ramapithecus* fue nombrado por Lewis (G. Lewis, 1934) a partir de especímenes procedentes en su mayor parte de la cordillera de Siwaliks (Pakistán). Los ejemplares de «*Ramapithecus*» se consideran hoy miembros del género *Sivapithecus* y, por esa razón, al hacer referencia al nombre antiguo suelen utilizarse las comillas.

Tal como contó el propio Pilbeam (1978) en la revista del Yale Peabody Museum of Natural History, a final de la década de 1960 Elwyn Simons y David Pilbeam habían acuñado la idea de que los dos taxa de póngidos y homínidos se podían encontrar presentes ya en el Mioceno Medio aunque, claro es, representados por seres que no se parecían demasiado a los actuales. ¿Qué seres eran ésos? Pues respectivamente el *Dryopithecus,* antecesor de los póngidos, y el «*Ramapithecus*», antecesor de los homínidos. El modelo de evolución que tenían *in mente* Simons y Pilbeam a finales de la década de 1960 era sencillo: el «*Ramapithecus*» había evolucionado hace unos 14 o 15 m.a. a partir de alguna de las especies de *Dryopithecus*. Unos dos millones de años atrás habría dado lugar a su vez al *Australopithecus,* el fósil del Pleistoceno que para entonces ya estaba identificado como antecesor directo de los humanos actuales.

Pilbeam aventuró en un artículo publicado en 1968 cuáles podían ser los ancestros de todos los grandes simios: *Dryopithecus africanus* era el antecesor (o casi) del chimpancé, *D. major* el precursor del gorila, y un género asiático, el *Sivapithecus,* el ancestro del orangután (Pilbeam, 1968). ¿Qué decir a su vez de los antecesores de los seres humanos? El artículo de Pilbeam (1968) se titulaba precisamente «The Earliest Hominids», así que abordó, por supuesto, esa cuestión. Y lo hizo siguiendo la idea firme compartida con el propio Simons (1961; 1964) de que el *'Ramapithecus',* un pariente del *Dryopithecus* con unos 14 m.a. de antigüedad, era el primer homínido. La mayoría de los rasgos de la dentición de los homínidos del Pleistoceno se encontraban ya, para Simons y Pilbeam, en el «*Ramapithecus*»*:* tamaño de los premolares, orientación de los caninos, arcada dental en U y forma y corona de los molares. Así que a la hora de considerar al *'Ramapithecus'* parecían existir suficientes argumentos en favor de su reconocimiento como el primer antecesor directo nuestro.

Los fósiles de «*Ramapithecus*» no incluían restos postcraneales, así que resultaba inviable deducir nada por esa vía. Pero Pilbeam (1966) expresó una hipótesis respecto de la posible bipedia de su primer candidato a homínido*.* Como el «*Ramapithecus*» tenía los caninos tan pequeños, sus posibilidades de defensa debían ser muy escasas. Era probable, pues, que en el Mioceno Medio se hubiese contado ya con el uso de armas. Ante la necesidad de utilizar las manos para manejar las herramientas y preparar la comida, se podía sugerir también que «*Ramapithecus*» era bípedo (Pilbeam, 1966). Pilbeam reconoció, no obstante, que se trataba de meras pruebas circunstanciales.

La hipótesis alternativa, la del «*Ramapithecus*» como un falso taxón que engloba en realidad a los ejemplares hembra de *Sivapithecus* parece haberse impuesto.

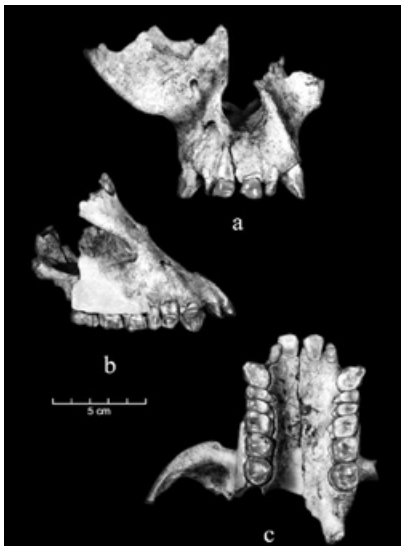


Figura 4.22 Paladar de un macho de *Ankarapithecus meteai,* vistas frontal (a), lateral (b) e inferior (c).

thecus (China) (Rukang, 1987), *Khoratpithecus* (Tailandia) (Chaimanee *et al.,* 2004) y *Ankarapithecus* (Turquía) (Ozansoy, 1957).

La morfología de todos esos ejemplares indica una proximidad fenotípica entre los diversos taxa del Mioceno Medio y superior y los simios actuales —tanto asiáticos como africanos— que convierte en muy complicada una asignación filogenética.

5. Síntesis evolutiva de los hominoideos en el Mioceno

El libro *Function, Phylogeny and Fossils,* editado por David Begun, Carol Ward y Michael Rose (1997), planteó el estado de la cuestión acerca de los procesos adaptativos de los hominoideos. En su prefacio, el libro sostenía que los numerosos hallazgos de fósiles de simios realizados a finales del siglo XX habían permitido alcanzar un cierto consenso acerca de su filogénesis durante el Mioceno. Pero, como señaló Laura MacLatchy (1998) en su comentario a la obra, la afirmación era un tanto optimista. El único consenso deducible de ese libro es el de la enorme diversidad funcional (y taxonómica) de la Era Miocénica. Que es así, lo hemos podido comprobar a lo largo de todo este capítulo.

Sin embargo, el problema no es sólo taxonómico —detalle de los taxa correspondientes a cada linaje. Las verdaderas dudas son sistemáticas en su conjunto y se refieren a la dificultad de explicar cómo las apomorfias aparecidas en el Mioceno Medio, y tal vez antes, se expresan en los simios asiáticos y africanos de nuestros días. Pueden sugerirse algunas líneas generales de evolución, pero todas ellas tropiezan con los inconvenientes de que la diversidad actual de los rasgos, más allá de las generalidades, es considerable. Un resumen de lo ya visto aparece en la tabla 4.4, que contiene sólo los géneros notables del Mioceno Medio y Superior.

Pese a las notables discrepancias que existen entre los distintos especialistas en la filogénesis de los hominoideos a la hora de interpretar el sentido filogenético de esa diversidad, pueden indicarse algunas líneas generales acerca de cómo tuvo lugar la evolución de los simios en el Mioceno. Son las siguientes:

1. Los ancestros de los simios superiores siguieron estrategias adaptativas propias de la vida en el bosque tropical, en la que la trepa es una constante. Pero ya en el Mioceno Inferior, con *Afropithecus,* aparecen ciertos cambios hacia una nueva locomoción alternativa a la cuadrupedia arbórea (palmigradia).
2. La tendencia hacia el avance de la postura ortógrada es general en los hominoideos a lo largo del Mioceno. Los driopitecinos como el *Pierolapithecus* cuentan indicios acerca de la existencia de un carácter amplio de la locomoción que incluye tanto palmigradia como suspensión.
3. Respecto del aparato masticatorio, la tendencia general conduce a coronas bajas en unos molares más anchos, aunque el espesor del esmalte dental es diverso tanto en los simios del Mioceno como en los actuales. El desarrollo de rasgos dentales relacionados con la ingesta de materiales duros, que es una consecuencia de las modificaciones

Tabla 4.5 Locomoción y esmalte dental en distintos géneros de hominoideos del Mioceno y actuales

Género	*Edad (m.a.)*	*Esmalte dental*	*Locomoción*
Kenyapithecus (K. wickeri)	*c.* 15	grueso	palmigradia
Kenyapithecus (K. africanus)/Equatorius	*c.* 15	grueso	palmigradia
Nacholapithecus	*c.* 15	grueso	palmigradia
Dryopithecus	*c.* 15	fino	suspensión
Pierolapithecus/Dryopithecus	*c.* 13	?	palmigradia/suspensión
Sivapithecus	7-12,5	grueso	palmigradia
Lufengpithecus	8	grueso	palmigradia
Chororapithecus	*c.* 10,5	grueso	?
Ouranopithecus	*c.* 10	grueso	?
Nakalipithecus	9,8	grueso	?
Samburupithecus	9,5	grueso	?
Oreopithecus	7-9	delgado	palmigradia/bipedia
Pongo	actual	grueso	braquiación
Gorilla	actual	fino	nudilleo
Pan	actual	fino	nudilleo
Homo	actual	grueso	bipedia

climáticas, aparece en el género del Mioceno Medio *Kenyapithecus* (L. S. B. Leakey, 1962) —considerado por McNulty (2010) como el primer simio verdadero—, pero está presente también en *Nacholapithecus* y se mantiene en cierta medida en driopitecinos como *Pierolapithecus*.

Llama la atención la dificultad que existe para establecer cuál sería la marcha propia de los hominoideos africanos inmediatamente anteriores a la diversificación de los simios actuales. En esas condiciones ¿se puede establecer un modelo acerca de la relación existente entre clima, dieta y filogénesis de los hominoideos capaz de explicar la aparición de orangutanes, gorilas y chimpancés/homininos?

5.1 El guion ecológico de la evolución de los hominoideos durante el Mioceno

De una forma respetuosa con los conocimientos actuales, los primeros simios podrían ser descritos como muy similares a los Monos del Viejo Mundo de nuestros días, los cercopitecos (mangabeys, geladas, babuinos) y los colobos (monos aulladores, monos araña). Así fueron interpretados desde la década de 1950 como, por ejemplo, en la descripción hecha por Wilfred Le Gros Clark y Louis Leakey (1951). Peter Andrews (1981) calificó a los primeros hominoideos del Mioceno como «monos» desde el punto de vista funcional y ecológico.

El enfriamiento del planeta de hace 14 millones de años produjo una cierta degradación de los bosques tropicales en África del este. Como consecuencia se extendió lo que se ha dado en llamar «protosabana». Está formada por bosques con manchas de vegetación abierta como los que albergaron la aparición de los *Kenyapithecus* de Fort Ternan. Esos acontecimientos climáticos se tradujeron en Europa por una etapa seca y fría, pero las cosas cambiaron a finales del Mioceno Medio con una subida de las temperaturas y la recuperación del medio boscoso europeo y asiático (Agustí, 2000). Los hominoideos diversificaron sus géneros y se extendieron aprovechando los nichos ecológicos nuevos en un proceso que incluye la colonización del suelo del bosque. El

Caja 4.26 Fauna Vallesiense

Vallesiense fue el nombre dado por Miquel Crusafont para designar la fauna europea de mamíferos del Mioceno Medio (véase Agustí *et al.,* 1997). La crisis Vallesiense se refiere a la extinción de que se habla en el texto. Ha sido estudiada, entre otros, por Erle Kaufmann y colaboradores (1990).

esmalte fino de *Dryopithecus* fue entendido por Jordi Agustí y colaboradores (Agustí *et al.,* 1996; Agustí, 2000) como el resultado de una dieta frugívora relacionada con el hábitat boscoso, pero resulta difícil precisar el proceso filogenético que llevó hasta ese rasgo. Tanto si lo consideramos una apomorfia —un rasgo derivado que fija el *Dryopithecus*— como una plesiomorfia que procede del *Proconsul,* están por descubrir los antecesores africanos del que proceden los *Dryopithecus* europeos.

El tránsito del Mioceno Medio al Superior coincidió con un nuevo descenso de las temperaturas, hace unos 11 millones de años. Al acumularse los hielos en los continentes y bajar el nivel del mar, aparecieron nuevos puentes para el intercambio de faunas. Los hominoideos se diversificaron mucho pero no se produjeron los reemplazamientos que cabría esperar. Sin embargo, millón y medio de años más tarde, en el entorno que va de los 9,6 a los 8 m.a., una profunda crisis (la Vallesiense) llevó a un empobrecimiento faunístico generalizado que afectó también a los hominoideos (Agustí, 2000). En opinión de los autores que han estudiado la crisis Vallesiense, el factor esencial que la desencadenó fue la sustitución del bosque subtropical por otro templado, con árboles de hoja caduca, en Europa; un cambio que pudo llevar a la extinción de los hominoideos en ese continente. Por el contrario, éstos permanecieron en África y Asia dando lugar, a la larga, a los linajes de simios que conocemos ahora.

5.2 Locomoción y dentición: las dificultades para un modelo integrador

Como hemos visto (tabla 4.5), los simios actuales no son homogéneos ni en su postura ni tampoco en sus características dentales. Si bien las tendencias generales se comparten, con una postura ortógrada y una dieta que puede llegar a ser muy variada, hay diferencias notables entre los distintos simios vivos. A la braquiación de los orangutanes se le opone el nudilleo de chimpancés y gorilas. Y mientras los chimpancés y los gorilas cuentan con esmalte delgado en los molares, los orangutanes —al igual que los humanos— tienen su esmalte dental más grueso.

La conclusión más prudente lleva a establecer las taxonomías y las relaciones evolutivas considerando no uno, sino varios caracteres morfológicos. Si adoptamos esa cautela, carece hoy de sentido establecer filogenias basándose tan sólo en el rasgo del

Caja 4.27 Verdaderos braquiadores

Brigitte Senut (1991) ha advertido acerca del riesgo que supone hablar de braquiación cuando nos referimos al orangután. Los verdaderos braquiadores son los gibones, que utilizan exclusivamente los brazos para sus desplazamientos de rama en rama.

Los orangutanes y, en menor medida, los chimpancés y los gorilas, se sirven de la suspensión y no de la braquiación. Pese a ello, es común denominar como «braquiación» al desplazamiento por suspensión, y así lo consideraremos nosotros. Russell Tuttle y John Basmajian (1974) prefirieron referirse a la «conducta arbórea» —que incluye la braquiación y la trepa— como rasgo a partir del que se derivan los cambios que acabarían conduciendo a los diferentes tipos de locomoción de humanos y simios actuales.

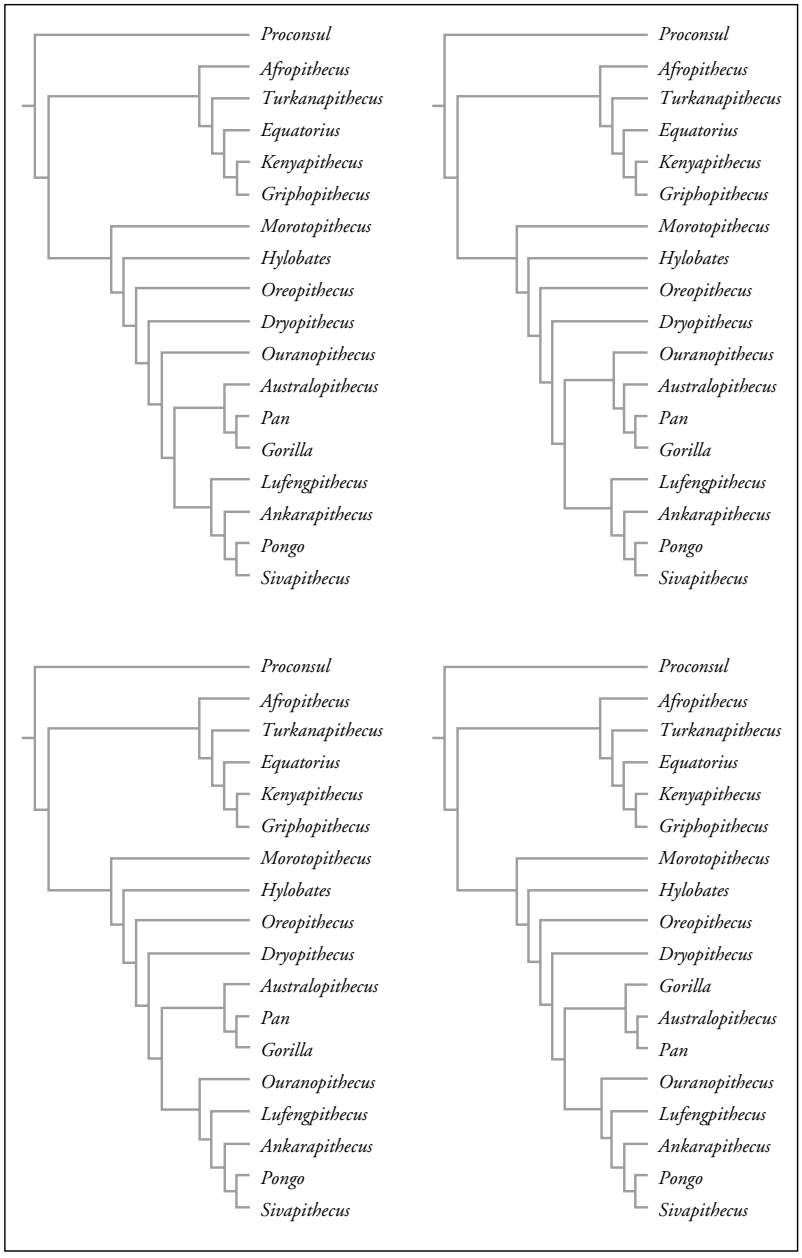


Figura 4.23a Los cuatro cladogramas más parsimoniosos obtenidos por Finarelli y Clyde (2004) respecto de 18 taxa del Mioceno.

espesor del esmalte dental. Ese carácter tiene su importancia como indicio cuando se pretende clasificar especímenes particulares —en especial, habida cuenta de que a veces sólo se dispone de fragmentos de mandíbulas para identificar una especie o incluso un género— pero su papel a la hora de indicar una relación filogenética es muy controvertido.

Por fortuna, los avances en las técnicas de extracción de fósiles han ido incorporando una cantidad creciente de restos postcraneales. A su vez, el desarrollo de la paleoecología ha permitido suministrar también datos de

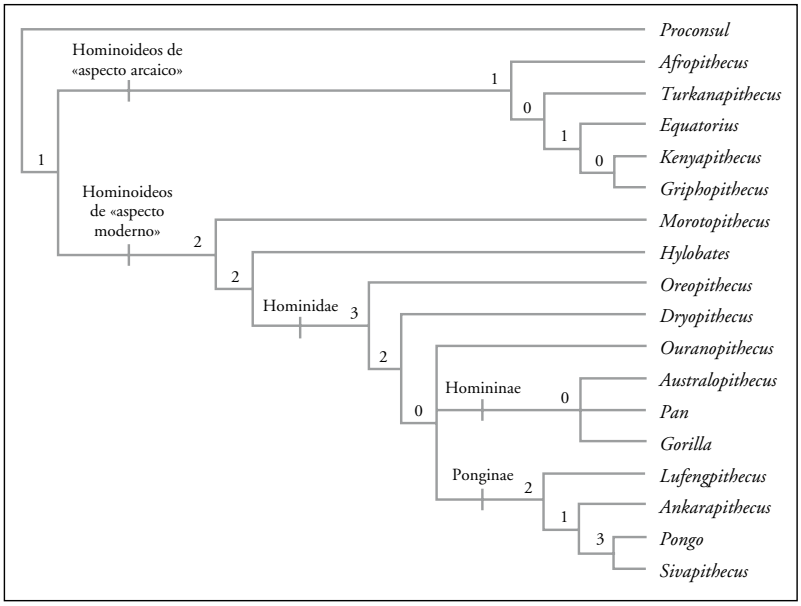


Figura 4.23b Cladograma de consenso estricto de acuerdo con Finarelli y Clyde (2004).

enorme interés acerca de los yacimientos. Para proponer las taxonomías y las relaciones filogenéticas se debe tender, pues, a relacionar esos tres tipos de indicios: dentición, locomoción y entorno ecológico. Es preciso basarse en el panorama completo al intentar explicar por qué aparece una nueva estirpe adaptativa.

Actuando así, ¿cabe obtener un cladograma de los linajes de hominoideos del Mioceno? Existen bastantes propuestas al respecto aunque siempre sujetas, de forma inevitable, a las dificultades propias de la metodología cladística —muy sensible, como sabemos, a la elección de los taxa y a la asignación a los taxa elegidos de los distintos caracteres.

El estudio cuidadoso y detallado de John Finarelli y William Clyde (2004) obtuvo cuatro cladogramas más parsimoniosos a partir de 18 taxa de hominoideos del Mioceno (incluyendo los simios actuales) (figura 4.23a).

Sobre esos cuatro cladogramas más parsimoniosos, Finarelli y Clyde (2004) llevaron a cabo un cladograma de consenso estricto, en el que se subrayan los rasgos topológicos comunes a los cuatro anteriores (figura 4.23b).

El resultado indica la presencia de dos distintos clados de hominoideos a partir del *Proconsul,* que es el grupo hermano de todos los demás simios: un grupo de «aspecto arcaico» y otro de «aspecto moderno», de acuerdo con la denominación dada por Finarelli y Clyde (2004). Pero la inclusión de taxa con algunos rasgos un tanto derivados como *Kenyapithecus* (o su equivalente *Equatorius* que los autores separan en dos géneros distintos) dentro del clado de simios de aspecto arcaico produce cierta inquietud.

El problema es, como decíamos, inherente a los métodos cladísticos. Finarelli y Clyde (2004) fueron más lejos y realizaron un estudio de estratocladística —que añade datos morfológicos y temporales a la simple posesión o no de cada rasgo— con el fin de obtener un árbol filogenético que estuviese sujeto al criterio de parsimonia.

El estratocladograma —o árbol filogenético— más parsimonioso obtenido por Finarelli y Clyde (2004) aparece en la figura 4.23c.

Como se observará, el árbol sigue de manera coherente los resultados del camino de los hominoideos en el Mioceno que hemos narrado en este capítulo. Pero queda

Caja 4.28 Estratocladística

La estratocladística evalúa hipótesis filogenéticas opuestas utilizando un criterio basado en la parsimonia, que se aplica tanto a los caracteres morfológicos como a la secuencia temporal obtenida mediante el registro estratigráfico del que proceden los taxa fósiles. Los caracteres morfológicos se puntúan de la forma corriente en la cladística, penalizando las homoplasias resultantes en cada cladograma que se obtiene (cuantas más homoplasias, menos parsimonioso es el resultado). La secuencia temporal se puntúa asignando un punto negativo a cada incongruencia que se dé entre el resultado de la aplicación de la hipótesis filogenética y las evidencias del registro estratigráfico (cuantos más puntos negativos, menos parsimoniosa es la secuencia). De esa forma se puede impedir que, por razones de consideración morfológica, los cladogramas reflejen filogenias muy improbables de acuerdo con la secuencia de aparición de taxa que se conoce (véase Finarelli y Clyde, 2004). Como no se le habrá escapado al lector, gracias a la estratocladística se recupera la dimensión temporal contenida en la propuesta original de Hennig, que se había perdido en la cladística reformada (véase capítulo 2). La estratocladística obtiene un gráfico al que cabría denominar árbol filogenético, pero con unas garantías derivadas del criterio de parsimonia mayores que las que proporcionan los árboles filogenéticos realizados por medio del puro sentido común.

interrumpido a la altura del taxón *Kenyapithecus*. Eso se debe a las dificultades que hemos visto relacionadas con dicho género y su interpretación filogenética. Mayor dificultad tiene que el árbol de la figura 4.23c sitúe *Pan* y *Gorilla* como grupos hermanos, frente a *Australopithecus,* en contra de las evidencias obtenidas por métodos inmunológicos (véase capítulo 3). Semejante solución no es aceptable: como sabemos, los linajes correctos agrupan humanos y chimpancés frente a gorilas (Goodman *et al.,* 1960; Goodman, 1962; Goodman, 1963; Sarich y Wilson, 1967a; 1967b).

A título ilustrativo, y siguiendo el modelo de simplificación de Kieran McNulty (2010), en la figura 4.24 ofrecemos un árbol filogenético no sometido a ningún procedimiento algorítmico ni criterio de parsimonia —menos

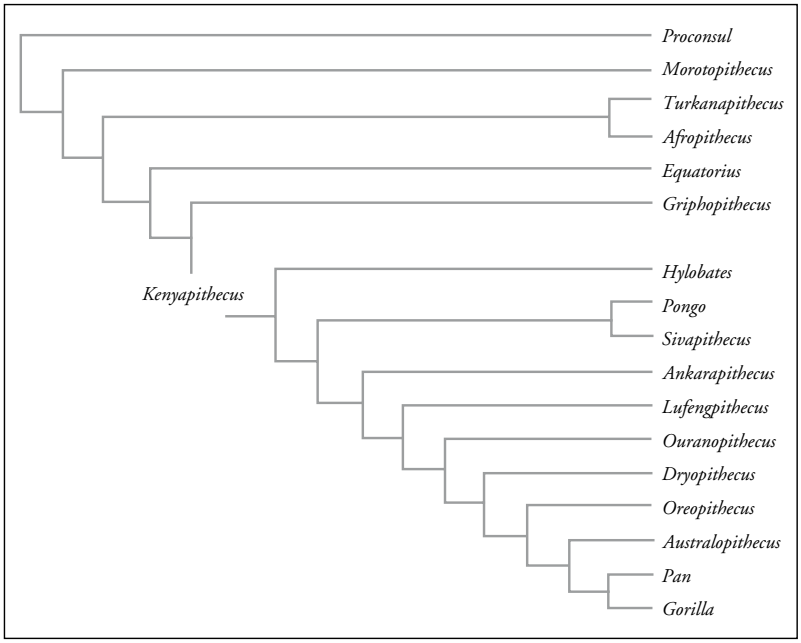


Figura 4.23c Árbol filogenético más parsimonioso obtenido a través de un análisis de estratocladística (Finarelli y Clyde, 2004).

Caja 4.29 ¿Qué tipo de carácter es el nudilleo?

La distinción de los clados «humano + chimpancé» frente a «gorila» obliga a considerar el nudilleo de los simios africanos o bien como (i) el rasgo primitivo del conjunto de humanos y simios africanos o como (ii) una homoplasia que, en este caso, sería un buen ejemplo de paralelismo tal y como lo definimos en el capítulo 2.

fiable, por tanto— pero que recoge en términos generales el proceso de evolución de los taxa de simios del Mioceno en los que nos hemos detenido en las páginas anteriores.

Los linajes obtenidos por métodos cladísticos tradicionales o estratocladística que hemos comentado corresponden en todos los casos a rasgos analizados en simios del Mioceno. La publicación llevada a cabo en 2009 de un hominino, *Ardipithecus ramidus,* muy completo (White, Asfaw *et al.,* 2009) ha permitido evaluar el proceso de separación de humanos y simios africanos con arreglo a la polaridad —carácter de apomorfias o plesiomorfias— de los rasgos del aparato locomotor. En el capítulo 7, al tratar los homininos del Mioceno, volveremos sobre ese asunto.

5.3 *East Side Story:* la separación de los simios africanos y los homininos

A partir de las hipótesis dadas por más probables, ¿cuándo y cómo se produjo la evolución capaz de conducir hasta los orangutanes, gorilas y chimpancés?

Jean Chaline y colaboradores (1996) advirtieron que la separación entre los tres géneros es una historia aún desconocida, pero la relacionaron con el episodio de cambio climático que tuvo lugar a finales del Mioceno, entre 6 y 5,3 m.a. La propuesta de Chaline *et al.* (1996) de correspondencia entre procesos evolutivos y adaptación ecológica es muy parecida a otra anterior de Yves Coppens (1994), referida sólo a los homínidos africanos, que implicaba establecer, a título de hipótesis, una separación geográfica de distintas poblaciones:

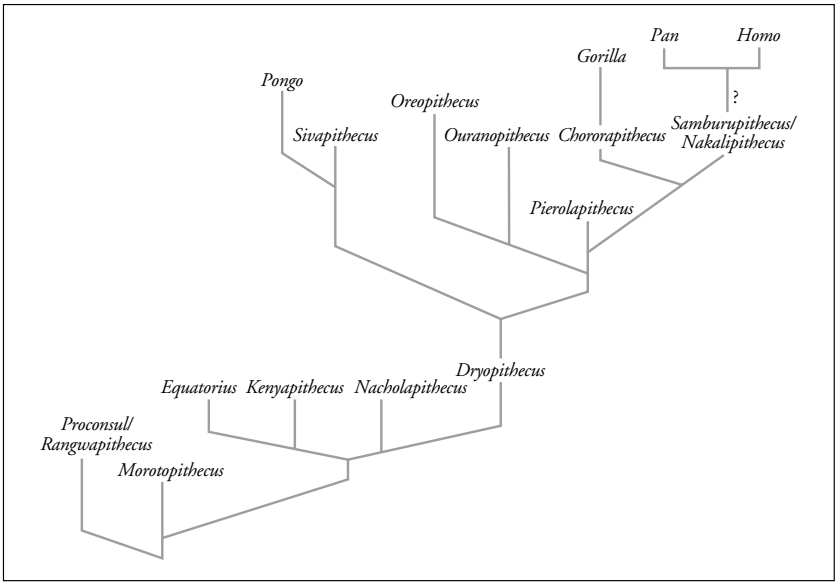


Figura 4.24 Árbol filogenético de los distintos géneros de hominoideos del Mioceno incluidos en la tabla 4.4. Las líneas verticales no indican escala de tiempo, pero la situación más abajo o más arriba de cada género representa su edad relativa.

Figura 4.25 Hipótesis de la separación alopátrica de los antecesores de chimpancés, gorilas y australopitecos por las barreras geográficas (valle del Rift y río Zaire) (ilustración de Coppens, 1994).

- pregorilas al norte de la barrera del río Zaire,
- preaustralopitecos en la zona de Levante del Rift africano,
- prechimpancés en el centro y oeste de África.

Una evolución alopátrica —por separado en cada lugar geográfico— fijaría los caracteres derivados en cada una de las ramas.

El modelo alopátrico de especiación justifica la ausencia de restos de los antecesores del chimpancé en los yacimientos de homínidos. Sin embargo, el hallazgo de un ejemplar fósil de chimpancé del Pleistoceno Medio dentro del valle del Rift, en las colinas Tugen (Kenia) (véanse capítulos siguientes) obliga a poner en duda la idea de una especiación geográficamente separada como la que indica la figura 4.25.

La idea de relacionar las divergencias evolutivas de los hominoideos y los cambios climáticos de finales del Mioceno es tan razonable como interesante. Otra cosa es que resulte, además, lo suficientemente fundada en las evidencias disponibles como para ir más allá de un modelo hipotético. Los análisis isotópicos de los paleoambientes del Rift en Kenia realizados por John Kingston, Bruno Marino y Andrew Hill (1994) llevaron a la conclusión de que las sabanas no fueron en forma alguna dominantes en esos lugares durante los últimos 15 millones de años. Por tanto, no se produjo ningún cambio significativo en el medio ambiente durante ese lapso (al margen de cuáles fuesen las alternati-

vas climáticas globales del planeta). Si es así, tal cosa significa que no hubo ni en el Mioceno Medio ni en el Superior un desarrollo general de sabanas abiertas en África oriental. No se dio entonces en esa zona una situación ecológicamente distinta respecto de los bosques tropicales del norte y el oeste.

Es muy probable que durante el Mioceno las condiciones climáticas diesen lugar a hábitats diversos en toda el África subsahariana. De acuerdo con esa idea, la divergencia de los hominoideos resulta difícil de relacionar con un determinado episodio climático, salvo que puedan precisarse mucho las localizaciones geográficas de las que se está hablando. Pero al no saber gran cosa acerca de los antecesores directos de chimpancés y humanos, ni, por supuesto, sobre los lugares en los que pudieron vivir, resulta un tanto complicado hablar de procesos alopátricos de especiación.

5. Características del linaje humano

Los humanos somos simios, es decir, miembros de la superfamilia Hominoidea. Dentro de ella, contamos, como ya hemos argumentado, con diferencias suficientes para justificar que el linaje humano, compuesto por todos los *Homo sapiens* y sus ancestros, tanto directos como colaterales que no lo sean también de los chimpancés, se agrupe en una tribu: Hominini.

Los rasgos de la tribu Hominini pueden ponerse de manifiesto sin más que comparar la única especie existente hoy, la de los humanos modernos, con los miembros actuales de la tribu Panini —grupo hermano de Hominini—, los chimpancés, que se dividen en dos especies: *Pan troglodytes* y *Pan paniscus*. Pero las distancias fenotípicas actuales son el resultado de una separación entre los respectivos linajes que alcanza alrededor de 7 m.a. Se han ido desarrollando a lo largo de todo ese tiempo. ¿Cómo serían los antecesores de los chimpancés y de los humanos actuales poco después de que se produjera el nodo de la escisión cladística?

No lo sabemos. Contamos con especímenes del linaje humano bastante cercanos a la fecha supuesta de la separación. Pero, dentro del clado de los chimpancés, no disponemos de los ejemplares equivalentes que nos permitan compararlos —sólo los restos de Tugen Hills (véase caja 5.1). ¿Cómo hacemos, entonces, para clasificar a los fósiles más antiguos? ¿Por qué los calificamos de homininos y no de paninos?

Caja 5.1 ¿Y los chimpancés?

Pese a que abundan los ejemplares de homininos, apenas existen paninos fósiles. Sólo conocemos dos incisivos superiores, KNM-TH 45519 (arriba, en la imagen, en vistas labial, lingual, mesial, distal e incisal) y KNM-TH 45521 (abajo), y un fragmento de molar, KNM-TH 45520, que proceden de la Formación Kapthurin, Tugen Hills (Baringo, Kenia), datados en unos 545.000 años (McBrearty y Jablonski, 2005).

La comparación entre los actuales chimpancés y los humanos permite constatar cuáles son las apomorfias que separan hoy esos linajes. La única operación que podemos hacer es extrapolar esos rasgos distintivos con el fin de establecer su posible presencia en los fósiles. Tal vez alguna de las apomorfias que nos distinguen del chimpancé se haya fijado en un momento lo bastante antiguo en nuestro propio clado como para constituir una sinapomorfia, un rasgo derivado que comparten todos los homininos. De existir un carácter así, lo podríamos utilizar como identificador, dando por «hominino» cualquier espécimen que cuente con tal carácter.

1. Apomorfias humanas

Comparar los miembros de nuestra especie con nuestros parientes más cercanos, los chimpancés, es una operación que da resultados paradójicamente opuestos. Según cuál sea la característica en la que nos fijemos, concluiremos que somos a la vez muy similares y muy distintos. Ya hemos advertido que, desde el punto de vista genético, las diferencias con nuestro grupo hermano son bien pequeñas, de cerca del 1%. Esa mínima distancia se utiliza para defender la clasificación de humanos y chimpancés como seres que pertenecen al mismo género, para plantear cuestiones éticas o para evitar los puntos de vista demasiado orgullosos sobre nuestra propia naturaleza.

A nuestro entender, hablar de la diferencia del 1% en términos que implican una práctica identidad entre chimpancés y humanos supone dejar por completo en el olvido la inmensa importancia de los procesos de desarrollo. Al fin y al cabo, alrededor del 50% del material genético lo compartimos con las *Drosophila,* las moscas del vinagre, sin que quepa sacar de eso grandes consecuencias respecto de nuestras respectivas semejanzas. Y en términos fenotípicos, el organismo adulto de un chimpancé y el de un humano difieren, como ya hemos dicho, de manera notable.

En la tabla 5.1 aparece una lista de las apomorfias recogidas por Sean Carroll (2003) en su estudio sobre las bases genéticas de los rasgos tanto físicos como conductuales que distinguen a los humanos de otros primates. Parte de las apomorfias indicadas por Carroll son funcionales, como el lenguaje. Otras son anatómicas pero no se reflejan en los fósiles, como la cubierta pilosa reducida o la topología del cerebro. Pero la forma del cuerpo, el tamaño del cráneo, la longitud relativa de las extremidades o el cráneo situado en vertical sobre la columna vertebral son rasgos que, en los humanos, alcanzan un tipo de expresión no conocida en ningún simio.

Algunas de las diferencias que nos distinguen de los chimpancés son un tanto recientes y, cuando volvemos la mirada hacia atrás,

Caja 5.2 El alcance de las diferencias fenotípicas entre chimpancés y humanos

Como dijimos ya en el capítulo 3, la comparación de un gen ortólogo en chimpancés y humanos ha permitido confirmar que compartimos un porcentaje muy alto de nuestra dotación genética respectiva: alrededor del 98,5%. Sin embargo, como también hemos dicho, las proteínas a las que dan lugar los genes de ese cromosoma secuenciado en chimpancés y humanos alcanzan diferencias del 80%. En consecuencia, tanto la anatomía como la conducta de los chimpancés y de los seres humanos son muy distintas, y algunos de los rasgos distintivos resultan bien notorios.

Un registro del todo distinto nos proporciona un dato añadido que marca una diferencia enorme: el de la biomasa. Orangutanes, gorilas y chimpancés se encuentran reducidos hoy a muy pocos individuos que viven en los bosques tropicales en regresión de África y del sudeste de Asia. Los seres humanos alcanzamos cerca de 7.000 millones de individuos distribuidos por todo el planeta. Dejando de lado las cuestiones éticas y las preocupaciones por nuestro incierto futuro, lo evidente es que el éxito adaptativo de simios y humanos ha sido muy distinto.

Tabla 5.1 Rasgos que distinguen a los humanos de los demás simios (apomorfias humanas) (Carroll, 2003)

- Forma del cuerpo y tórax
- Propiedades craneales (caja craneal y cara)
- Tamaño relativo del cerebro
- Longitud relativa de las extremidades
- Larga ontogenia y tiempo de vida
- Caninos pequeños
- Cráneo equilibrado en lo alto de la columna vertebral
- Vello corporal reducido
- Pulgar alargado y dedos acortados
- Dimensiones de la pelvis
- Presencia de una barbilla
- Espina dorsal en forma de S
- Lenguaje
- Construcción avanzada de herramientas
- Topología del cerebro

desaparecen. Yendo más allá de la lista indicada por Carroll (2003), hace 10.000 años no existía la escritura, ni tampoco el cultivo de plantas o la ganadería, 50.000 años atrás América estaba despoblada. Nuestra especie no existía hace 300.000 años. Pero se trata de fechas muy modestas si se comparan con los siete millones de años que asociamos a la separación de las ramas evolutivas de los grandes simios africanos y los humanos.

La situación actual de lo que es un ser humano apenas nos sirve, pues, para sacar conclusiones. Lo que estamos buscando es algo profundo y lejano, los rasgos derivados que pudiésemos considerar sinapomórficos, compartidos por todos los homininos que hayan existido alguna vez. En consecuencia, definirían en su momento a los primeros miembros de nuestro linaje como alternativa adaptativa. Dejando de lado el tramo necesariamente oscuro que corresponde al momento exacto de la diferenciación de las estirpes evolutivas, ¿existe un rasgo así, un carácter que, si lo encontráramos en un fósil, nos permitiría decir que ese ejemplar es de un hominino?

¿Tal vez sea el del cerebro?

2. Grandes cerebros

Si alguien ajeno a la antropología o la paleontología tuviera que elegir cuál es el rasgo «más humano», es probable que apuntase a algún aspecto relacionado con el tejido cerebral. Se incluyen en esa línea el tamaño del cráneo, la topología del cerebro y varios rasgos funcionales, como el lenguaje, la estética o la fabricación de herramientas complejas, que dependen de una particular capacidad para establecer redes neuronales. Pero de todas esas características sólo el aspecto del cráneo puede detectarse de manera directa en el registro fósil. El volumen cerebral, reflejado por el tamaño del cráneo, supone una diferencia muy marcada entre los humanos y los restantes simios (véase figura 5.1). La capacidad craneal, que es de 1.350 centímetros cúbicos (cm^3) en los humanos modernos, se reduce a unos 450 cm^3 en un simio de tamaño comparable al nuestro como es el chimpancé. ¿Significa eso que el cráneo grande es un rasgo adquirido ya en los inicios del linaje humano y, por tanto, una sinapomorfia de los homininos?

La idea de que un gran cerebro fue el rasgo esencial para la aparición del linaje humano es

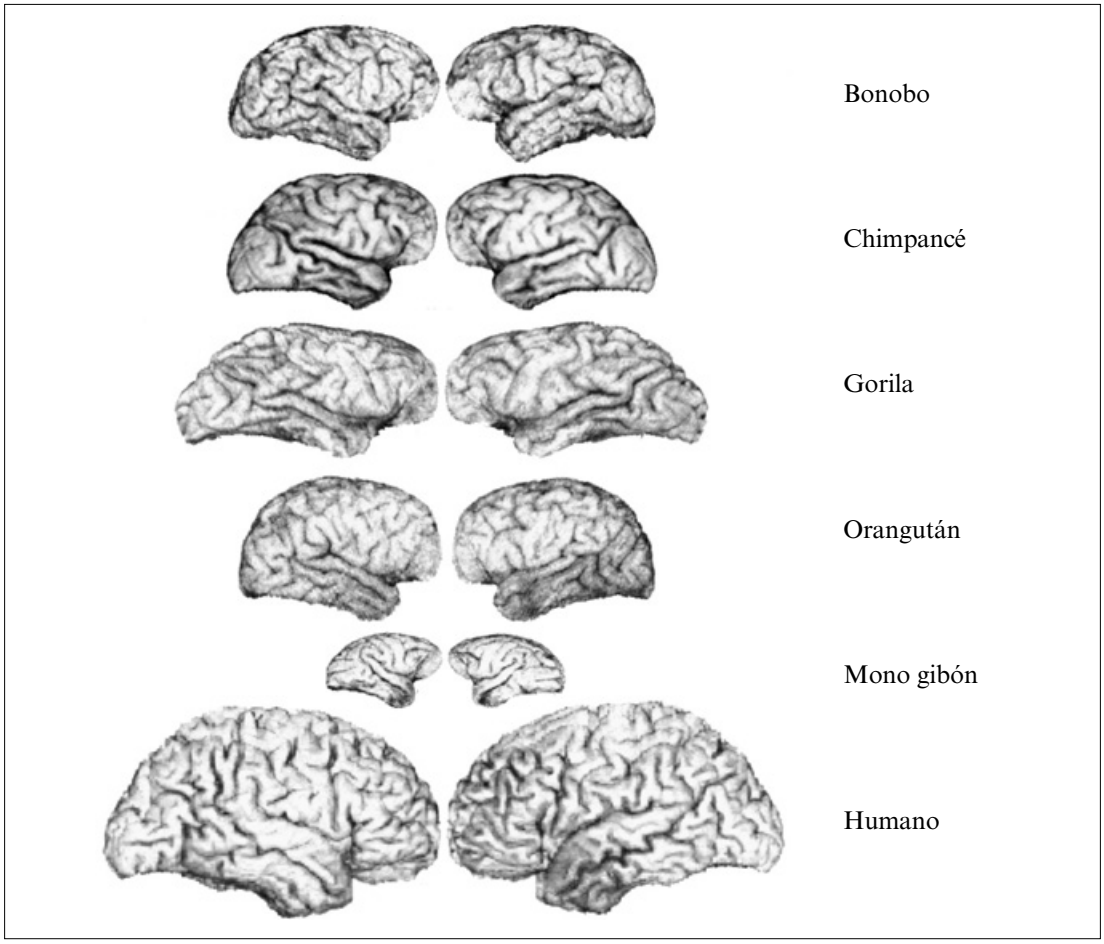


Figura 5.1 Cerebros de hominoideos a la misma escala. El gran cerebro es una característica distintiva muy notoria en nuestra especie (Semendeferi y Damasio, 2000).

antigua. Pero no tanto como encontrarse entre las hipótesis enunciadas a tal respecto por Charles Darwin. En el *Descent of Man* (Darwin, 1871) se indica cómo habrían ido evolucionando —hipotéticamente— nuestros primeros progenitores. Los de más edad tendrían, claro es, algunos rasgos heredados de sus propios ancestros, como los colmillos de gran tamaño. Para Darwin, la reducción paulatina de los grandes caninos hasta llegar al tamaño de los nuestros fue una consecuencia de la existencia de la cultura: a fuerza del uso de herramientas y, por tanto, del desuso de los dientes, éstos disminuyeron. Pero ¿cómo pudo surgir la cultura?

La manipulación de herramientas exige la postura bípeda o, mejor dicho, se aprovecha de ella. Como apunta Darwin en el capítulo II de su libro acerca del origen de los humanos (1871):

> [...] las manos y los brazos difícilmente podrían haberse vuelto lo bastante perfectos para construir armas o lanzar piedras y palos con un propósito cierto mientras fuesen utilizados para la locomoción y para soportar el peso entero del cuerpo.

Además de manos libres, es lógico entender que la manufactura de las herramientas exige un cierto nivel cognitivo, es decir, un

Caja 5.3 Una herencia lamarckiana

La hipótesis de Darwin de una reducción paulatina de los colmillos a causa del desuso que implicaría la aparición de la cultura y las herramientas debe entenderse dentro del modelo general de la herencia del que dispuso Darwin, de sentido lamarckiano. Un modelo así establece que la función crea el órgano.

La presencia de un modelo lamarckiano no es imprescindible, sin embargo, para sostener la explicación de Darwin del proceso de cambio de los humanos. Al fin y al cabo, la influencia entre la cultura y la reducción de los caninos fue también la base de la hipótesis de Elwyn Simons y David Pilbeam acerca del posible uso de herramientas por parte de *Ramapithecus*. Sería ofensivo acusar a esos autores de que, al formularla, creían que los caracteres adquiridos se heredaban. Pero no cabe duda de que, si se acepta la herencia lamarckiana, el proceso es mucho más rápido, automático y coherente.

Tanto Lamarck (1809) como Haeckel (1868) consideraron que la bipedia habría precedido al aumento del tamaño cerebral.

cerebro más grande y complejo. Como la desaparición de los caninos se acompañó de la reducción de los músculos que han de mover las mandíbulas, el cráneo pudo crecer mejor una vez libre de esas trabas. Con él, aumentarían también el cerebro y las facultades mentales que, por su parte, servirían para mejorar la cultura (Darwin, 1871, pp. 435-436). Se trata, pues, de una especie de bola de nieve generada por la bipedia, por la consecuencia afortunada de haber liberado las manos para otras funciones distintas a la de la locomoción.

Los cambios evolutivos en los homininos, de acuerdo con el razonamiento de Darwin, entrarían como decimos en un círculo cerrado de retroalimentación. La cultura exige la bipedia pero, a su vez, la apoya. La reducción de los caninos es una consecuencia de las armas pero esa disminución también favorece el crecimiento cerebral, mediante la reestructuración del cráneo, y el desarrollo mental permite idear, fabricar y utilizar mejores herramientas. El nuevo empuje cerebral facilita tanto un equilibrio bípedo mejorado como, a su vez, el desarrollo del lenguaje. Este último ayuda a transmitir la cultura y permite en especial llevar a cabo estrategias conjuntas de caza en las que la capacidad comunicativa sea una ventaja importante. La obtención de carne es un factor que permite ulteriores reducciones del tamaño de la dentición. Como vemos, se trata de un modelo en *feed-back:* cada factor se apoya en los demás y, a la vez, los promueve (véase figura 5.2). Se trata de una integración funcional y anatómica en la que intervienen los distintos factores coordinados.

Es posible que el número de artículos que estudian el bipedismo y su papel en la evolución humana supere al de aquellos dedicados a cualquier otro rasgo funcional de nuestra familia. El modelo de bola de nieve a partir de la bipedia indicado por Darwin se mantuvo en las hipótesis que han relacionado la aparición de las sabanas, la bipedia y la manufactura de herramientas de piedra de los que hablaremos en su momento. Pero como

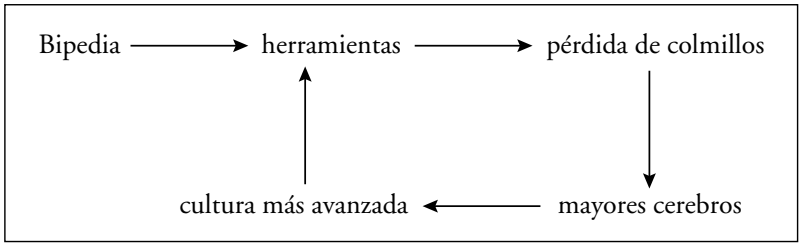


Figura 5.2 Proceso de aparición de los rasgos humanos, inspirado en Darwin (1871).

indicó hace bastantes años Phillip Tobias (1965), no hace falta ser bípedo ni para construir ni para utilizar herramientas. Los chimpancés se manejan muy bien utilizando instrumentos, sin más que erguirse. Es la postura erguida, y no la bipedia, el prerrequisito necesario si se pretende relacionar postura y uso de elementos culturales. De hecho, da la impresión de que es la segunda parte del esquema, la que liga la cultura al cerebro, la más convincente. ¿No sería el cerebro el verdadero motor de la evolución humana?

3. Cerebro *versus* bipedestación

Dentro de la secuencia de cambio humano descrita por Darwin existen elementos más fácilmente rastreables que otros en el registro fósil. Fenómenos como el desarrollo de la moral, al que el creador de la teoría de la evolución por selección natural concedió tanta importancia, carecen de referencias fósiles directas. El lenguaje tampoco se fosiliza. Pero los cráneos, por un lado, y los huesos de la cadera y las extremidades inferiores, por otro, sí que dejan huellas fósiles y pueden proporcionar pruebas sólidas acerca de cuál es el carácter que se desarrolla primero, si el de la postura bípeda o el de un gran cerebro.

A principios del siglo xx podían encontrarse defensores de cada una de esas hipótesis contrapuestas: la de la bipedia como rasgo que primero aparece, con Arthur Keith como uno de sus paladines más notorios, y la de una alta encefalización primera, apoyada por Grafton Elliot Smith. Las espadas estaban en alto cuando hizo su aparición el fósil de Piltdown.

El ejemplar conocido como «Hombre de Piltdown» fue muy adecuado para establecer el orden filogenético de aparición de los rasgos. El espécimen estaba compuesto por un gran cráneo, idéntico al de un ser humano moderno, pero asociado a una mandíbula muy primitiva, parecida a la de un orangután o un gorila. Los distintos fragmentos que componían el fósil fueron hallados en 1912 por Teilhard de Chardin —muy joven todavía en aquellos años— y Charles Dawson, arqueólogo aficionado, en la localidad inglesa de Piltdown (véase figura 5.3).

El espécimen de Piltdown cuadraba muy bien con la intuición, común entonces —y ahora—, acerca del papel superior de nuestro intelecto y nuestro espíritu. Demostraba que el camino hacia la humanidad pasó por conseguir inicialmente un gran cerebro, o sea, un gran desarrollo mental. En la polémica acerca de cuáles fueron los rasgos que hicieron aparecer los primeros homininos, la mente, el espíritu humano, resultaba ser el factor principal. El que, además, ese primer hominino muy desarrollado fuese europeo y, para mayor complacencia, inglés, completaba un panorama del todo satisfactorio para muchos de nuestros civilizados tatarabuelos. Considérese la alternativa que ha resultado ser por fin cierta: la de que los primeros homininos tenían un cerebro similar en tamaño al de un chimpancé y vivían en África oriental. No cuesta trabajo entender que el «hombre de Piltdown» supusiese el mejor esquema para el proceso de la evolución humana. Hasta que se confirmó que se trataba de un fraude (véase caja 5.4).

El episodio del «fósil» de Piltdown no tiene, por motivos obvios, ninguna trascendencia a la hora de entender en qué consiste un hominino. Pero merece la pena referirse a él por dos motivos. El primero, que supone un intento —fallido, es cierto, pero intento al fin y al cabo— de fundamentar en el registro fósil la búsqueda de los rasgos derivados capaces de distinguir a un hominino. El segundo, que la idea de una alta encefalización muy primitiva se impuso, aun en parte y con resquemores, gracias al hombre de Piltdown. Fue esa una rémora que dificultó durante décadas el entendimiento del verdadero sentido evolutivo y de la historia filogenética de nuestra especie.

4. El «hombre-mono erguido»

La consideración de Piltdown como un fraude no demuestra que el gran cerebro fuese una adquisición evolutivamente tardía en el

Caja 5.4 El fraude de Piltdown

Figura 5.3a Charles Dawson, sentado, con Arthur Smith Woodward en el yacimiento de Piltdown Sussex. (Fotografía: http://www.nhm.ac.uk/nature-online/science-of-natural-history/the-scientific-process/piltdown-man-hoax/suspects/index.html © Natural History Museum).

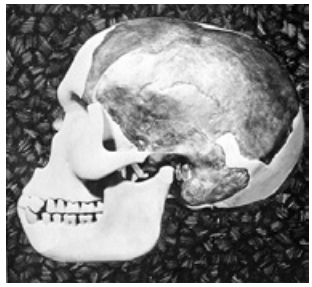


Figura 5.3b Reconstrucción del cráneo de Piltdown realizada por Woodward.

El descubrimiento del «Hombre de Piltdown» y la controversia que provocó se han narrado muchas veces (por ejemplo, Lewin, 1987; Reader, 1981; Spencer, 1990; Walsh, 1996; Weiner y Stringer, 2003). Es en especial interesante el artículo que *The London Illustrated News* dedicó en septiembre de 1913 al hallazgo.

El ejemplar fue sometido a distintas reconstrucciones. En la de Woodward —que era conservador del Departamento Geológico del British Museum—, su tamaño craneal resultaba ser de 1.070 cm^3, y el diagnóstico general el de un intermedio entre los simios y los humanos. Woodward le concedió la denominación de *Eoanthropus dawsoni*. Por su parte, la reconstrucción de Arthur Keith —conservador del Museum of the Royal College of Surgeons— dio al cráneo una cabida de 1.500 cm^3: se trataría, pues, de un humano avanzado, con una capacidad craneal semejante a la nuestra; *Homo piltdownensis,* de acuerdo con el nombre que le concedió Keith.

La polémica no era trivial. Si se trataba de un *missing link* —en palabras de la revista londinense de 1913 que hicieron fortuna—, incluso con la capacidad craneal menor calculada por Woodward quedaba claro que, durante nuestra evolución, el cráneo se expandió mientras la mandíbula y una dentición eran todavía las de un simio. Pero el fósil de Piltdown contaba con rasgos dudosos, como la articulación entre cráneo y mandíbula —difícil de realizar— que levantaron la sospecha acerca de que podían pertenecer a ejemplares distintos.

Fueron muchos los paleontólogos que recelaron del espécimen de Piltdown, al que, invocando la fragilidad de la pieza original, sus descubridores no dejaban examinar. Era necesario utilizar las copias hechas con molde. Y las sospechas estaban bien fundadas. Pero el fraude no se confirmó hasta 1953 (gracias a Joseph Weiner, Kenneth Oakley y Wilfrid Le Gros Clark). Alguien limó, para reducirlos, la mandíbula y los caninos de un orangután, uniendo un tanto chapuceramente esos restos al cráneo de un ser humano. El principal sospechoso que existe hoy de haber llevado a cabo el fraude es Martin Hinton, conservador del Museo de Historia Natural de Londres. Hinton era el dueño de un baúl hallado en las buhardillas del museo, a principios de 1996, con huesos manipulados de la misma forma que los del espécimen de Piltdown (véase Gee, 1996). Otras pruebas adicionales, como el hallazgo de dientes metidos en una lata de tabaco para oscurecer el esmalte, parecen inculpar aún más a Hinton (Gardiner, 2003).

Caja 5.5 La consideración de *Pithecanthropus* por parte de Dubois

Eugène Dubois (1935) dio un sentido al fósil muy diferente del que le otorgamos hoy. Para Dubois, «*Pithecanthropus* no era un hombre, sino un género gigantesco del tipo de los gibones, aunque superior a los gibones en cuanto a su cerebro muy grande y distinguible al mismo tiempo por su facultad de asumir una actitud erecta y de trepa». En ese diagnóstico debió influir el hecho de que Lydekker había descubierto en Siwaliks (Pakistán) en 1879 el *Paleopithecus sivalensis,* antecesor del gibón.

linaje humano. Sólo desacredita las pruebas que, en tal sentido, se quieran dar basándose en ese ejemplar. Pero lo cierto es que antes de que se produjese la manipulación del fósil de Piltdown existían indicios que apuntaban hacia otra idea completamente distinta acerca cómo tuvo lugar la evolución humana.

Desde principios del siglo XIX, mucho antes de que la polémica entre los evolucionistas y los antievolucionistas alcanzase la virulencia que produjo la aparición de la obra de Darwin, se conocían restos de seres fósiles muy parecidos a nosotros. Un espécimen bien famoso, el cráneo encontrado en 1856 en el valle de Neander (Alemania), que daría nombre a los neandertales, precedió en muy pocos años a la publicación de *El origen de las especies* de Darwin. Pero el primer hallazgo «moderno», es decir, orientado por las ideas evolucionistas, tuvo lugar gracias a la expedición de 1887 que llevó al médico holandés Eugène Dubois hasta la isla de Java (Indonesia) en busca de la prueba fósil de que Darwin tenía razón. Dubois (1894) descubrió en el yacimiento de Trinil un ejemplar que incluye un cráneo primitivo y pequeño —de unos 850 cm^3 de capacidad, cuando el promedio de los seres humanos actuales está en unos 1.350 cm^3— asociado a un fémur igual, en la práctica, al de los humanos actuales (véase figura 5.4).

Figura 5.4 Calota (arriba) y fémur (abajo) del ejemplar de Trinil descubierto por Eugène Dubois, *Pithecanthropus erectus* (hoy clasificado como *Homo erectus*). (Fotografía: Naturalis Biodiversity Center, Holanda).

La especie que nombró Dubois, *Pithecanthropus erectus,* significa «hombre-simio erguido». Refleja las dos características deducidas del estudio del ejemplar: que se trataba de un ser intermedio entre simios y humanos, y que la postura erecta era su característica distintiva (véase caja 5.5).

Los descubrimientos posteriores obligan a matizar la elección taxonómica de Dubois. El fósil de Trinil no es ningún «intermedio» entre los simios y los humanos, sino un hominino muy avanzado. Tampoco cabe atribuirle la postura erguida como apomorfia distintiva —sus predecesores contaban ya con ese rasgo. Pero la propuesta filogenética de Dubois respecto del *Pithecanthropus* fue del todo correcta: los antecesores de los humanos actuales habían fijado una bipedia semejante a la nuestra antes de que el cráneo alcanzase un tamaño similar al actual.

Hoy en día se acepta de manera general que la bipedia es una sinapomorfia —recordémoslo: una apomorfia compartida por todos los miembros del linaje. De hecho, es la única sinapomorfia existente en el clado humano. Cualquier espécimen respecto del que se dude acerca de si se trata de un panino o un hominino es atribuido a este último linaje si se trata de un bípedo. Es la bipedia, bipedismo o bipedestación, que de todas esas formas se llama, el rasgo que tenemos que examinar como propio de todo el linaje humano y característico de él.

5. Distintas formas de bipedia

Pese a que hayamos hablado de la bipedia en términos generales, como si se tratase de un rasgo bien caracterizado, lo cierto es que existen muchos tipos diferentes de bipedestación. Benno Kummer (1991) indicó que si un cuadrúpedo pretende adoptar una postura bípeda no solamente debe resolver el problema del equilibrio, sino también el de levantar el cuerpo para mantener la postura erguida. Puede hacerse de dos maneras: rápida y lentamente. Levantarse mediante el empuje de la aceleración no exige ningún prerrequisito anatómico; tan sólo contar con la fuerza muscular suficiente. Pero el erguirse de forma lenta obliga a que la vertical del centro de gravedad del cuerpo caiga dentro de la plataforma de apoyo, que está constituida por lo general por las plantas de los pies o por éstas y las patas traseras. Un equilibrio así puede lograrse, como en el caso del chimpancé, mediante unas extremidades anteriores muy largas y una angulación pronunciada de las articulaciones de las extremidades inferiores. En posición bípeda, el centro de gravedad está situado en un punto claramente ventral y, por tanto, también los pies deben estar en esa posición. El equilibrio de los chimpancés y de otros seres que se yerguen de la misma forma se mantiene gracias a una acción muscular intensa de los músculos ventrales y dorsales, dando lugar a una acción que consume gran energía y no permite que la postura bípeda pueda mantenerse durante mucho tiempo.

También cabe adoptar la postura erguida a partir de una posición sentada, con la gran plataforma de apoyo que proporcionan las patas traseras y la pelvis, como sucede en muchos mamíferos de pequeño tamaño. El consumo energético es ahora muy bajo, pero a costa de una postura estática. Los grandes simios también adoptan este tipo de «bipedia» para actividades que exigen su tiempo, como son las de comer o dormir.

El resumen de las distintas formas de erguir el cuerpo permite entender mejor la cuestión de cómo pudo evolucionar la bipedia humana. La postura ortógrada, la que implica sentarse, es común entre todos los primates —ya sean arbóreos o terrestres— y suele tomarse como una primera etapa en la

Caja 5.6 Otros tipos de bipedia

Un bipedismo auténtico y permanente es el de las aves. El balance del peso del cuerpo, distribuido por delante y por detrás de la vertical de las patas, asegura que el centro de gravedad caiga dentro de sus plantas. Se trata de una evolución del tripodismo de los reptiles antiguos, que apoyaban la cola en el suelo, y ha conducido a una columna vertebral que forma una pronunciada S. Pero el caso de los seres humanos es completamente distinto. La columna vertebral es casi del todo recta, y la vertical del centro de gravedad del cuerpo, que coincide en la práctica con ella, pasa entre las articulaciones de las extremidades posteriores. Las modificaciones anatómicas obligadas por esa postura bípeda humana son muy notables en el esqueleto y la musculatura; las veremos de inmediato. Los cambios alcanzan también a la forma de las articulaciones y a su movilidad. Al caminar, por ejemplo, el bipedismo humano se transforma en un monopedismo sucesivo que exige situar cada pie en la vertical del centro de gravedad e impone la necesidad de inclinar hacia dentro la parte distal del fémur. Eso no sucede en los cuadrúpedos, quienes pueden apoyar siempre dos extremidades a la vez.

evolución de la bipedia (Tobias, 1982a; 1982b). A partir de ahí, la locomoción de los primates se dispersa en numerosas soluciones: trepa, cuadrupedia arbórea, braquiación (suspensión) más o menos completa y, por lo que hace a los humanos, bipedismo (Napier, 1963; Napier y Walker, 1967). Las modificaciones anatómicas que se sufren durante la filogénesis deben reflejar, por supuesto, cuál es el tipo de locomoción adoptado (véase Fleagle, 1992).

6. Cambios relacionados con la bipedia

La mayor parte de las transformaciones apomórficas en el tronco, las extremidades, la cadera y la inserción de la columna vertebral en el cráneo (el *foramen magnum,* FM) están relacionadas con el rasgo derivado funcional de la bipedestación que distingue de forma muy notoria a nuestra especie al compararla con los demás simios.

La situación del FM, ya sea visto como una estructura funcional integrada o doble (véase caja 5.7), es un rasgo que sirve de manera muy extendida como indicio de la locomoción. Un FM de emplazamiento ventral indica la verticalidad de la columna vertebral, mientras que la inserción de ésta en zonas más altas es contraria a la postura erguida. Pero la capacidad del FM para indicar apomorfias en los linajes no se reduce a la separación entre los simios y los humanos.

Figura 5.5 Morfología de la base del cráneo del humano moderno y el chimpancé en vistas basal (arriba) y sagital (abajo). (Ilustración de Nevelll y Wood, 2008).

La base del cráneo está formada por los huesos basioccipital, esfenoides y temporal. Lisa Nevell y Bernard Wood (2008) estudiaron el estado de distintos rasgos —articulaciones temporomandibular y mastoidea; partes petrosa y escamosa del temporal; flexión externa de la base del cráneo; hueso occipital— en 14 taxa de homininos fósiles y distintos hominoideos, incluyendo a los humanos actuales. Para ello llevaron a cabo un análisis cladístico a partir del realizado por Strait y

Caja 5.7 *El foramen magnum*

Los estudios antropológicos consideran el FM como un único rasgo integrado cuyas transformaciones proporcionan datos valiosos acerca del desarrollo tanto ontogenético como filogenético. Sin embargo, Gary Richards y Rebecca Jabbour (2011) se plantearon la hipótesis de que el FM esté formado por dos matrices funcionales, una ventral —relacionada con el aparato locomotor— y otra dorsal —relacionada con las funciones neurológicas y la dinámica del flujo de los fluidos. Richards y Jabbour (2011) utilizaron una muestra amplia de cráneos de humanos modernos en distintas fases del desarrollo ontogenético, desde fetos de siete meses a adultos para analizar: (1) la ontogenia del tamaño y forma ósea para las dos unidades, ventral y dorsal, del FM; (2) el papel de la sincondrosis —sutura de los huesos craneales— en las pautas y tasas del crecimiento observado; y (3) la relación que existe entre el tamaño del FM y el tamaño, forma y crecimiento del cráneo. La hipótesis de la estructura débil fue apoyada por los resultados del análisis.

Caja 5.8 Taxa del cladograma de Nevell y Wood

El trabajo de Nevell y Wood (2008) tuvo en cuenta los siguientes taxa: *Ardipithecus ramidus, Australopithecus anamensis, Kenyanthropus platyops, Australopithecus garhi, Sahelanthropus tchadensis, Australopithecus afarensis, Australopithecus africanus, Paranthropus aethiopicus, Paranthropus boisei, Paranthropus robustus, Homo habilis, Homo rudolfensis* y *Homo ergaster* (géneros y especies que iremos viendo en los capítulos correspondientes), además de *H. sapiens* actuales, *Pan troglodytes, Gorilla gorilla, Pongo pygmaeus, Hylobates lar* e *Hylobates hoolock*. Se desecharon los taxa sin representación basicraneal en el hipodigma. La carencia más notoria del trabajo es que no incluyó ni a los *Homo erectus* asiáticos ni a los neandertales, para los que sí se dispone de basicráneos.

Grine (2004). Los resultados obtenidos indicaron que los rasgos de la base del cráneo utilizados separan en buena medida los diferentes linajes de una forma del todo compatible con la mayoría de los esquemas taxonómicos disponibles para los homininos.

Pero por lo que hace al propio aparato locomotor los rasgos morfológicos más notorios impuestos por la bipedia son la forma de la cadera —con la inserción del fémur en ella— y la forma de las extremidades, sobre todo la del pie. Vayamos con ellos.

7. Morfología de la cadera humana

Frente a los demás simios, la postura humana es del todo ortógrada y nuestra locomoción se realiza apoyando sólo las extremidades inferiores. La bipedestación implica diferencias anatómicas relacionadas con casi todo el esqueleto: la cabeza, el torso, la cadera y las extremidades tanto anteriores como posteriores (véase figura 5.6).

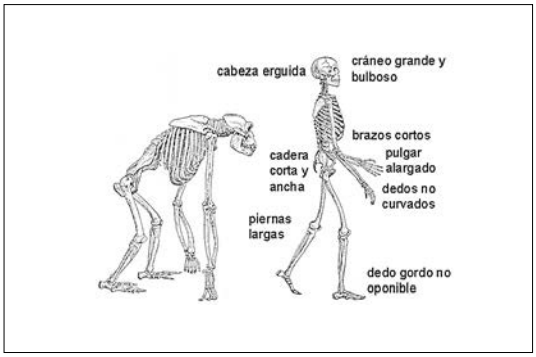


Figura 5.6 Locomoción comparada de un gorila y un humano, con las principales modificaciones que impone la bipedia.

Frank Poirier (1987) apuntó que ninguna anatomía postcraneal muestra un contraste más marcado entre los actuales simios y los seres humanos que la pelvis y dedujo, en consecuencia, que hay buenas razones para suponer que fue una modificación del aparato locomotor la responsable de la separación de las respectivas familias. La forma de la pelvis de un fósil es, pues, un buen indicio de su pertenencia a uno u otro linaje. Hay motivos de orden biomecánico que permiten pensar, con Yvette Deloison (1991), que la rotación necesaria del eje del cuerpo al enderezarse pasa por la pelvis y, por tanto, es muy posible que empezasen por esa parte del cuerpo las transformaciones que condujeron al bipedismo.

La pelvis es una estructura ósea en forma de anillo constituida por dos partes laterales, que se articulan frontalmente, y una parte trasera, el sacro, compuesta por varias vértebras soldadas entre sí. Cada parte lateral de la pelvis, coloquialmente llamada cadera, es también el resultado de la soldadura de tres huesos: el ilion, el isquion y el pubis. Las diferencias de la forma de la cadera entre los simios actuales y los humanos pueden explicarse por la función que debe cumplir el esqueleto púbico y la musculatura necesaria en los distintos tipos de locomoción. Dentro de las diferencias generales, la parte superior de la cadera, el ilion, resulta ser la más alejada

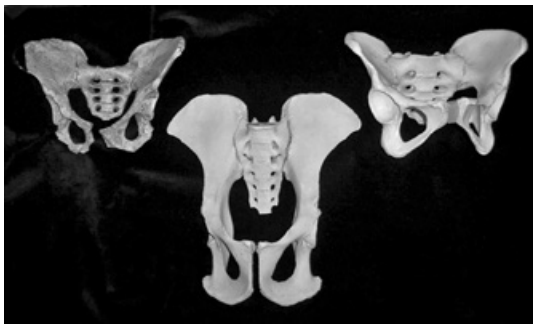


Figura 5.7 Pelvis comparadas de *Australopithecus africanus:* Sts 14, izquierda; un humano moderno, derecha, y un chimpancé, centro (Murdock, 2006).

en unos y otros, mientras que la parte inferior se parece bastante en los grandes simios africanos y los humanos (aunque el isquion es más corto en nuestra especie). Esas circunstancias han llevado a un consenso bastante general acerca de que la evolución funcional de la cadera, y consecuentemente de la locomoción, ha tenido lugar a través de cambios del ilion (Napier, 1967; Schultz, 1930). Así que será sobre todo ese hueso el más significativo a la hora de comparar especímenes.

El ilion de los grandes simios africanos es más largo y más estrecho que el de los humanos. El ensanchamiento y acortamiento es el resultado, en nuestro linaje, de la adaptación al bipedismo y tiene que ver con la necesidad de una inserción muscular sólida para lograr el equilibrio necesario en la postura erecta.

Las pelvis fósiles más antiguas —anteriores a *Homo erectus*— se han hallado tanto en Sudáfrica como en África del este (véase tabla 5.2). La cadera de esos primeros hominínos es intermedia entre la de los humanos y los simios actuales pero se aproxima más a la humana (véase figura 5.7). En función de esas evidencias cabe concluir, pues, que hace casi 4,5 m.a. —la edad de *Ar. ramidus*— existían ya en el linaje hominino seres con una locomoción próxima a la nuestra.

8. Morfología de las extremidades

Las manos humanas, comparadas con las de los simios africanos, tienen el pulgar más robusto y largo y los dedos restantes más cortos. Esos rasgos, si pueden identificarse en el registro fósil, sirven para establecer en qué medida un ejemplar es bípedo o cuadrúpedo. Unos miembros anteriores al estilo de los humanos actuales indican que no se utilizaron para la locomoción, que quedaron liberados de esa función específica y pertenecen, por tanto, a un ser que se desplazaba sólo sobre sus pies.

El estudio de John Napier (1980) sobre la particularidad de las manos de los humanos mostró que sólo nuestro linaje, entre todos los primates, dispone de manos «verdaderas» —es decir, liberadas de las funciones de locomoción. La morfología de las manos nos puede indicar, pues, incluso el grado de bipedismo existente. Tal como ha subrayado Françoise Jouffroy (1991), la presencia de una mano con aptitudes biomecánicas todavía

Caja 5.9 ¿Qué cambios genéticos podrían haber llevado a la aparición de una pelvis bípeda?

Evelyn Bowers (2006) indicó como más probables los relacionados con los genes del desarrollo y, entre ellos, los *HOX*. Una alteración en la región de control de algunos de los genes distales *HOX D* podría haber sido la causa de la aparición repentina de la bipedestación, moviendo el límite entre las vértebras lumbares y sacras. Como indicó la autora, los simios tienen tres vértebras lumbares frente a las seis de los primeros homininos, y 48 cromosomas por los 46 de los humanos modernos. El cromosoma 2, que alberga *HOX D,* se originó por fusión de dos de los cromosomas que siguen separados en los simios. Bowers (2006) sostuvo la hipótesis de que podrían haber sido cambios relacionados con esa fusión los que alteraron dicho gen permitiendo un sacro menor y situado en posición más baja.

Tabla 5.2 Ejemplares más antiguos de caderas fósiles. La descripción e interpretación de los distintos taxa a que se refieren y de los yacimientos correspondientes se hará más adelante

ARA-VP-6/500	Aramis (Etiopía)	*Ar. ramidus*
A.L. 288-1	Hadar (Etiopía)	*A. afarensis*
KSD-VP-1/1	Woranso-Mille (Etiopía)	*A. afarensis*
SK 50	Swartkrans (Sudáfrica)	*A. africanus*
Sts 14 Sts 65 StW 431	Sterkfontein (Sudáfrica)	*A. africanus*
MLD 7 MLD 252 TM 1517	Makapansgat (Sudáfrica)	*P. boisei*
MH 1 MH 2	Malapa (Malawi)	*A. sediba*

propias en cierto modo de la función locomotora es de esperar en aquellos homininos que desarrollasen un primer bipedismo acompañado de capacidades para la trepa —lo que se conoce como bipedia «parcial». Los cambios posteriores de las manos, si indican la pérdida de esa función locomotora complementaria, apuntan hacia una bipedia más parecida a la nuestra.

Tanto Jouffroy (1991) como Randall Susman y Jack Stern (1979), en sus respectivos estudios realizados sobre OH 7, un *Homo habilis* del Plioceno de Olduvai (Tanzania), concluyeron que la anatomía de las manos de ese ejemplar implica ciertas funciones locomotrices. Los numerosos autores que han comparado la morfología de diversos huesos de las manos fósiles (como Bush, 1980; Bush *et al.,* 1982; Stern y Susman, 1983; Susman, Stern y Jungers, 1984) han sacado conclusiones muy diversas a tal respecto, viendo en los australopitecos unos rasgos que los acercan a los humanos modernos para unos y a los grandes simios actuales para otros. William Jungers (1994) y Tim White (1993; 1994) han polemizado también sobre el significado en términos de locomoción de un húmero muy robusto, MAK-VP-1/3 del yacimiento de Maka (Etiopía). Y, por fin, la comparación entre dos escápulas de australopiteco, una juvenil y otra adulta, procedentes del yacimiento de Dikika y Woranso-Mille (Etiopía, en ambos casos) (Green y Alemseged, 2012), ha permitido tomar en cuenta pautas de crecimiento relacionadas con un rasgo cuyo desarrollo difiere entre simios y humanos.

Los aspectos detallados de esos ejemplares los veremos más adelante. De lo que se trata ahora es de entender que las manos y los pies han tenido a lo largo de la filogénesis del linaje

Caja 5.10 Distintos grados de bipedia

Más tarde aclararemos en qué medida puede hablarse de «bipedismo parcial» y «bipedismo completo», términos que, como veremos, no son adecuados para describir el proceso de evolución. La descripción de los ejemplares de *Australopithecus* mencionados en este capítulo aparece en el 8 y, de *Homo habilis*, en el 10.

Caja 5.11 Un comienzo por los pies

Un aspecto interesante del trabajo de Rolian *et al.* (2010) apunta a que la presión selectiva fue más intensa al principio respecto de la forma del pie. Se iría forzando así una coevolución subsecuente de la mano que, de acuerdo con los autores, fijó los rasgos que facilitaron después la manipulación y fabricación de herramientas de piedra.

humano unas funciones locomotoras iniciales que se modificaron más tarde. La especialización en funciones distintas para las extremidades superiores —dedicadas a la manipulación de objetos— y posteriores —relacionadas con la marcha bípeda— podría llevar a entender que su evolución habría sido independiente desde un principio. Pero Campbell Rolian, Daniel Lieberman y Benedikt Hallgrimsson (2010) han dado pruebas acerca de lo contrario: manos y pies son estructuras homólogas relacionadas que gozan de pautas de desarrollo en la práctica idénticas, incrementando las probabilidades de que hayan coevolucionado.

Pese a tales matices, es obvio que las mayores evidencias acerca de la bipedestación se encuentran en los miembros inferiores. El conjunto de la tibia y el peroné, por un lado, y los huesos del pie, por otro, proporcionan ciertos indicios esenciales de cara a entender la biomecánica de la locomoción. Pero interpretarlos no es tarea fácil. En principio puede plantearse un modelo general: que las articulaciones permitan una movilidad muy grande es un hecho que indica una capacidad alta de trepa. La bipedia exigiría, por el contrario, articulaciones más sólidas y rígidas para soportar la distribución del peso en la postura erecta. Si bien la gran mayoría de los autores coincide en esa apreciación general acerca de las exigencias de la trepa y la bipedia, los análisis anatómicos concretos realizados en ciertos fósiles del Plioceno sacan conclusiones opuestas acerca del grado en el que la tibia y el peroné indican movilidad o solidez.

El ejemplar OH 6 de Olduvai (Tanzania) es, precisamente, una pareja tibia-peroné. El estudio original de Peter Davis (1964) asignó al peroné y a la parte distal de la tibia unos rasgos en la práctica idénticos a los de los humanos actuales, mientras que halló ciertas diferencias en la parte proximal de la tibia. Owen Lovejoy fue más lejos al comparar OH 6 y el ejemplar KNM-ER 741 (de Koobi Fora, Kenia), afirmando que sus tibias se aproximan a la pauta moderna humana con tal fidelidad que no puede señalarse ninguna diferencia locomotora o mecánica en función de esa morfología (Lovejoy, 1975). Los exámenes del espécimen A.L. 288-1 —*Australopithecus afarensis*— de Hadar (Etiopía) hechos por Bruce Latimer, James Ohman y Owen Lovejoy (1987), por una parte, y por Jack Stern y Randall Susman (1991), por otra, fueron del todo opuestos en cuanto a la interpretación funcional; en particular por lo que hace a la capacidad de flexión de la tibia. Allí donde Latimer *et al.* (1987) vieron pauta humana, Stern y Susman (1991) identificaron indicios de trepa. Se podría pensar, pues, que estamos ante una descripción anatómica influenciada por la idea previa acerca del tipo de locomoción del ejemplar examinado.

¿Se parece mucho o no a la nuestra, entonces, la bipedia de los homininos del Mioceno y el Plioceno? Las evidencias relativas a la morfología de las extremidades inferiores de los homininos antiguos se vieron enriquecidas gracias al hallazgo en el yacimiento de Sterkfontein (Sudáfrica) de unos huesos articulados del pie. El descubrimiento parece proporcionar pruebas bastante firmes de que la locomoción de los primeros homininos no era la de un bipedismo funcionalmente desarrollado al mismo nivel que el de los humanos actuales. Nos referimos al ejemplar conocido con el nombre de *Little Foot.*

Caja 5.12 Análisis biomecánicos de la bipedia

Se dispone de una técnica más para aclarar el grado de la bipedia: la de los análisis biomecánicos. En este mismo capítulo veremos algunos estudios de comparación de las pautas locomotoras a través del examen estadístico de los esqueletos disponibles. Las diferentes posturas de los autores que han tratado la filogénesis de la locomoción bípeda han sido sumarizadas por Will Harcourt-Smith y Leslie Aiello (2004).

Little Foot comprende un astrágalo izquierdo, un escafoides izquierdo que se articula con la cabeza del astrágalo, un primer cuneiforme también izquierdo que se articula con la superficie distal del escafoides y, por fin, la mitad proximal del primer metatarsiano del dedo gordo del pie izquierdo, articulado con el cuneiforme (Clarke y Tobias, 1995) (véase figura 5.8). El hecho de que todos esos huesos encajen entre sí lleva a una distribución del pie que constituye el factor esencial para poder entender la función que cumplía desde el punto de vista biomecánico.

La morfología de *Little Foot* muestra una mezcla de rasgos simiescos y humanos. Desde el punto de vista funcional, eso significa que el pie sería, por lo que hace a su parte proximal, el de un bípedo que soporta el peso del cuerpo sobre sus pies. Pero la bipedestación no sería semejante a la actual; *Little Foot* retiene en la parte distal del pie una capacidad prensil que corresponde a la necesaria para la trepa arbórea. De atrás hacia delante, la anatomía de los huesos articulados de StW 573 expresa muy bien esa situación intermedia entre un bipedismo obligado y una actividad arbórea total. El estrágalo es el hueso más cercano a la morfología humana, aunque su tamaño es inferior (incluso teniendo en cuenta las diferen-

Caja 5.13 *Little Foot*

Los huesos de StW 573, *Little Foot,* fueron descubiertos quince años antes de que Clarke y Tobias los interpretasen como propios de un hominino. Phillip Tobias (1997) ha contado la historia del hallazgo, una historia que constituye un excelente documento acerca de lo intrincado que es a veces el papel de investigador del paleontólogo:

«El 28 de febrero de 1980 uno de nuestros ayudantes de campo, David Molepole, extrajo un astrágalo izquierdo, o tobillo, de tamaño muy pequeño, al que siguió el mismo día el escafoide, el hueso en forma de nave que se articula inmediatamente a continuación del astrágalo. Como era habitual, cada hueso fue cuidadosamente marcado con la fuente del material y la fecha de la extracción. El tercer hueso, el cuneiforme primero izquierdo, se extrajo el 29 de febrero (era un año bisiesto). Después del fin de semana siguiente, el martes 4 de marzo, Molepole extrajo un cuarto hueso, la mitad proximal del metatarsiano izquierdo del pulgar. Debido probablemente al pequeño tamaño de los huesos, el equipo de campo debió asumir que pertenecían a un babuino o a un mono. Como me habían nombrado justo entonces decano de la facultad de Medicina de la Witwatersrand University, y disponía de poco tiempo para trabajar con los fósiles, los cuatro huesos del pie fueron colocados en una caja junto con otras partes pequeñas de huesos postcraneales de las extremidades de primates y carnívoros. Alan Hughes, que estuvo al mando de la excavación de Sterkfontein desde 1966 hasta 1990, debió incluir estos especímenes entre los 63 huesos postcraneales de babuinos, monos y carnívoros anotados en la *Memoria Anual* de la Palaeo-anthropology Research Unit del año (septiembre de 1979 a septiembre de 1980). El número de huesos de las extremidades llegaron a 190 en septiembre de 1981. Así que los cuatro huesos del pie cuidadosamente etiquetados permanecieron en esa caja durante catorce años».

La narración de la segunda parte de la historia, el examen de la caja en la que estaban depositados los huesos del pie, su identificación y el sorprendente hallazgo del resto del esqueleto de StW 573 la ha llevado a cabo Ron Clarke (1998) (véase capítulo 8).

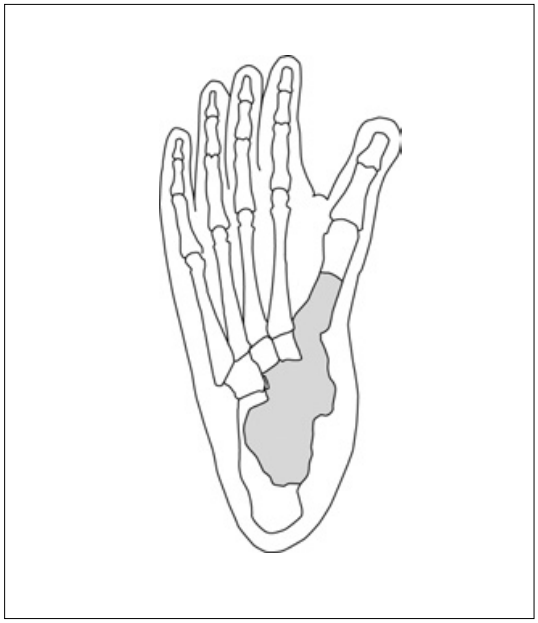


Figura 5.8 StW 573, *Little Foot* (Clarke y Tobias, 1995) procedente de terrenos de 3 a 3,5 m.a. del yacimiento de Sterkfontein (Sudáfrica).

cias que existen entre el tamaño del pie de *Little Foot* en comparación con el humano). El escafoides es de una morfología intermedia. Pero son el metatarsiano y el primer cuneiforme los que mejor indican la presencia de caracteres primitivos. Por la forma en que se articulan, se deduce que el dedo gordo del pie adoptaba una posición diagonal, separada medialmente del eje del pie —tal como muestra la huella de pisadas que dejan los chimpancés—, y distinta por tanto de la posición paralela al eje del pie propia del dedo gordo de los humanos actuales. Para Tobias (1997), eso supone tener que aceptar que, mientras el astrágalo corresponde al propio de un ser con bipedestación habitual, parte del escafoides, el primer cuneiforme y la base del primer metatarsiano retienen todavía rasgos simiescos. Estamos, pues, ante un estadio particular en la conversión evolutiva del pie adaptado a la vida arbórea, con un dedo gordo divergente y prensil, en una extremidad adecuada para la bipedia habitual. Dice Tobias (1997):

> Da la impresión de que el astrágalo y la articulación proximal del tobillo adoptaron la forma humana tempranamente, mientras que la parte delantera del pie retuvo su condición primitiva durante mucho tiempo.

Por lo que hace a África del este, el yacimiento de Hadar (Etiopía) —del que hablaremos *in extenso* en los capítulos siguientes— ha proporcionado especímenes que indican la morfología del pie de los australopitecos. La serie 333, encontrada en 1975 en el Miembro DD del yacimiento, está compuesta por dos calcáneos (A.L. 333-8 y A.L. 333-55), un cuneiforme (A.L. 333-28), la parte proximal de un primer metatarsiano (A.L. 333-54) y un pie parcial (A.L. 333-115) con trece huesos, entre falanges y metatarsianos, incluida la cabeza del primer metatarsiano del dedo gordo y la primera falange distal del mismo dedo que, por supuesto, articulan una con la otra. La morfología del pie se muestra, en la serie 333, como un mosaico entre los rasgos humanos y simiescos. La posición varus del dedo gordo, la convexidad del calcáneo, las falanges de los dedos achatadas y largas y las articulaciones móviles son rasgos que, para Yvette Deloison (1991), indican que se trata de un ser cuyo pie presenta características relacionadas con la capacidad prensil planteando, pues, la posibilidad de un comportamiento arbóreo. En un sentido muy semejante se pronunciaron Randall Susman y colaboradores (1984) mediante el examen comparado de las cabezas del metatarso en gorilas, bonobos, A.L. 333-115 y humanos modernos.

Con una antigüedad que se cifra entre uno y dos millones de años, posterior pues a los australopitecos de Hadar, e indicadora, por tanto, del sentido de la evolución del aparato locomotor, existe otro fósil que muestra cómo son los rasgos del pie: el espécimen OH 8 de Olduvai (Tanzania), ejemplar sobre el que volveremos en el capítulo 10 al tratar el taxón *Homo habilis*.

Caja 5.14 La bipedia en Hadar

Parte de las discrepancias que se dan entre los distintos autores acerca de cómo hay que entender la bipedia de los australopitecos de Hadar desaparecería en el caso de admitir la presencia de dos especies diferentes en la muestra de Hadar, una de ellas representada por la serie A.L. 333 y la otra por ejemplares como A.L. 288-1. Pero, como veremos en su momento, esa opción no goza de gran apoyo.

OH 8 contiene (junto con una clavícula, parte de una mano y un molar parcial) un pie casi completo procedente del Lecho I del yacimiento, con una edad de 1,85-1,71 millones de años. Louis Leakey, Phillip Tobias y John Napier (1964) lo describieron como «poseedor de la mayoría de las especializaciones asociadas con el pie propulsivo plantígrado del hombre moderno». La morfología de OH 8 fue considerada más tarde, sin embargo, de forma diversa. Algunos autores, como Charles Oxnard y Peter Lisowski (1980), sostuvieron que su función sería sobre todo la de la trepa propia de un comportamiento arborícola. Aun cuando también podría andar de una manera bípeda, ésta quedaría lejos de la bipedestación humana actual dado que el pie recuerda en cierto modo al de gorilas y chimpancés debido, sobre todo, a la forma del arco transversal. Otros autores optaron por describir OH 8 como un ser intermedio entre el bipedismo completo y la vida arbórea (Lewis, 1972; 1980) o como un ser incuestionablemente bípedo pero que no ha alcanzado aún la postura de *Homo sapiens* (Day y Napier, 1964; Day y Wood, 1968). Pero algunos de los investigadores que más han profundizado en el estudio de la evolución de la bipedia (Susman y Stern, 1991; White y Suwa, 1987; Deloison, 1996) vieron en el pie de OH 8 una morfología muy similar a la del ser humano actual.

Que tanto Randall Susman y Jack Stern como Yvette Deloison, firmes partidarios de la idea de una evolución gradual del bipedismo, considerasen el pie de *Homo habilis* como capaz de llevar a cabo funciones semejantes a la de los humanos modernos habla en favor de que sea así.

Figura 5.9 Pie de OH 8. (Ilustración de Susman y Stern, 1982).

9. Más allá de la morfología: las huellas fósiles

Aparte de las consideraciones morfológicas, se dispone de pruebas directas de la presencia de bipedia en época antigua gracias a las huellas «fósiles» de pisadas. Tales indicios son muy raros pero contamos con algunos de esos hallazgos excepcionales.

9.1 Las huellas de Laetoli

Laetoli (Tanzania) es un enclave de gran valor paleontológico. Pero es probable que sean las huellas halladas allí las que le ha-

Caja 5.15 ¿Qué es un fósil?

En un sentido estricto, los fósiles sólo son petrificaciones de tejidos humanos, óseos en la inmensa mayoría de los casos. Pero en un sentido amplio, puede considerarse «fósil» cualquier indicio de la morfología o el comportamiento de un organismo desaparecido: coprolitos —excrementos petrificados—, huellas de pisadas, nidos, y, en el caso humano, útiles de piedra y objetos relacionados con el proceso de talla, sin olvidar los dibujos, pinturas y tallas.

yan dado su mayor notoriedad. En 1977, Peter Jones y Mary Leakey encontraron en un tramo de metro y medio de longitud de la localidad A de Laetoli cinco huellas de pisadas muy imprecisas, mal conservadas (M. D. Leakey y Hay, 1979). Mary Leakey las atribuyó *«con una certidumbre de un 75%»* a los homininos a juzgar, sobre todo, por la situación y el tamaño de la impresión del dedo gordo (en palabras de Lyons, citado por White y Suwa, 1987). Aparecía así una prueba directa de la bipedia temprana, de una edad de más de 3,5 millones de años.

Las huellas se originaron al pisar una capa de cenizas volcánicas recién depositadas. Cerca de Laetoli se encuentran los volcanes Ngorongoro, Lemagrut, Oldearn y Sadiman. Mary Leakey y Richard Hay (1979), en su estudio de las huellas, no se decantaron por ninguno de ellos como origen de las cenizas; sin embargo, era común señalar el volcán Sadiman hasta que Anatoly Zaitsev y colaboradores (2011) llevaron a cabo un análisis geoquímico que determinó que los materiales volcánicos del Sadiman no se corresponden con la nefelinita de melinita propia de Laetoli.

Figura 5.10 Huellas fósiles de Laetoli (Tanzania).

Los depósitos de ceniza, ya sea caída directamente o depositada allí por el viento son por lo común muy efímeros. Así que la conservación de las huellas fósiles de Laetoli se

Caja 5.16 El hallazgo de las huellas de Laetoli

La primera huella fósil de Laetoli fue descubierta el 24 de julio de 1978 por el doctor Paul Abell en la localidad G (M. D. Leakey, 1981). Al día siguiente, Louise Robbins, especialista en huellas, atribuyó ese rastro a una sobreimpresión de dos rastros de bóvidos (White y Suwa, 1987). Una primera excavación de un metro cuadrado permitió que, días más tarde, la inspección llevada a cabo por Mary Leakey y sus colaboradores apuntase que se trataba de pisadas de homininos. Las huellas fueron descritas por Mary Leakey y Richard Hay (1979) y sometidas a muchas interpretaciones posteriores, atribuyéndose de forma tentativa a un australopiteco, *A. afarensis*. Una buena síntesis acerca de lo que puede decirse de ellas es la de Tim White y Gen Suwa (1987).

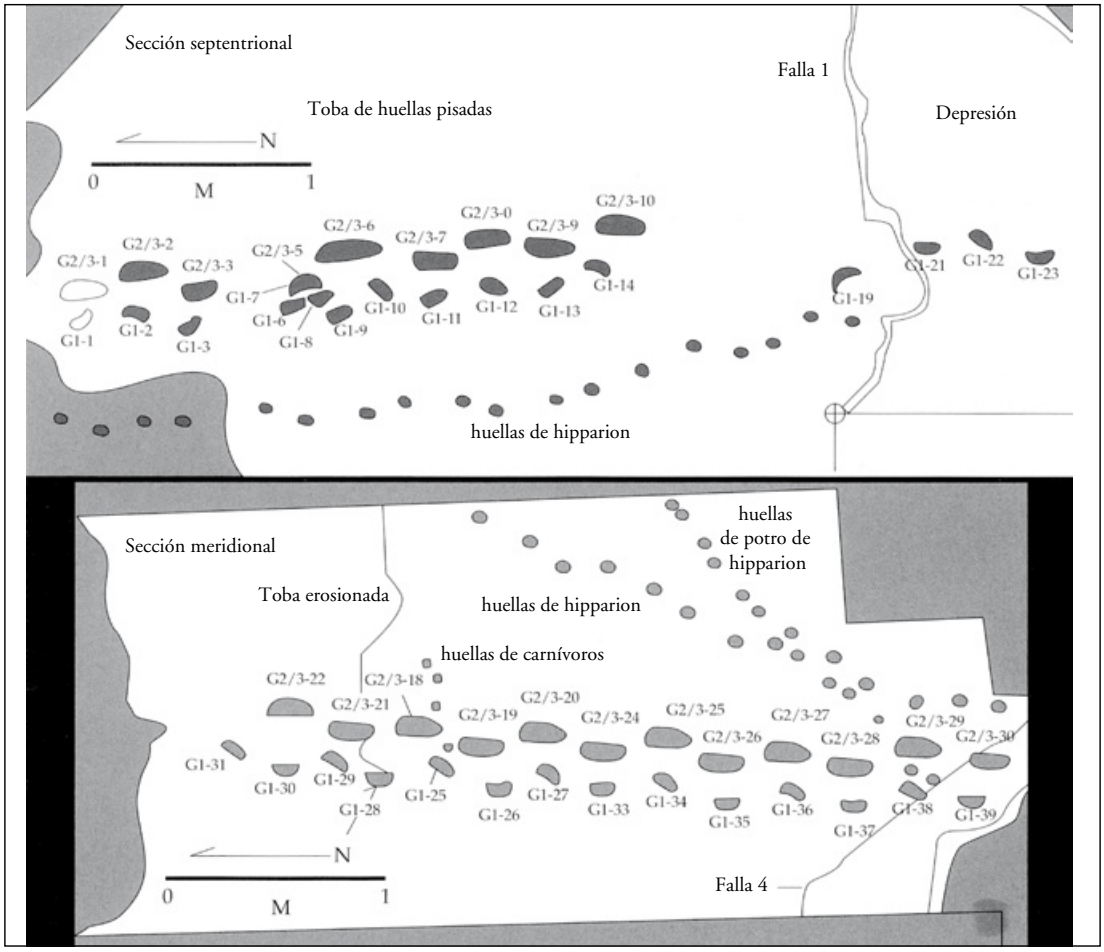


Figura 5.11 Pisadas de las dos series de homínidos en Laetoli. (Ilustraciones de Laurie Grace, *Scientific American,* septiembre 1998, pp. 47 y 49).

debió a la concurrencia de una serie de circunstancias poco frecuentes:

- una textura del terreno lo bastante blanda para que se imprimiesen en ella las huellas
- un grado de humedad adecuado para que el rastro de los animales pequeños fuera nítido
- una compactación alta para que las huellas de los animales grandes tuviesen las paredes verticales bien definidas
- un rápido depósito de nuevas y densas cenizas capaces de cementar y proteger las marcas ya realizadas
- y, por supuesto, el importante detalle de que ese material de cubrimiento pudiese retirarse con cierta facilidad —incluso se desprendió por sí solo en algunos casos—; de lo contrario, las huellas habrían permanecido enterradas fuera de la vista (véase White y Suwa, 1987, para el detalle de las circunstancias indicadas).

Gracias a ese cúmulo de coincidencias, disponemos en Laetoli de decenas de miles de pisadas de animales fosilizadas en los depósitos de ceniza. Una de las tres tobas de proyección aérea de las Capas de Laetoli, la

Caja 5.17 Especulaciones sobre las huellas de Laetoli

La sobreimpresión de huellas G2-G3 de Laetoli puede hacer volar la imaginación más allá de lo razonable, hasta aventurar incluso que Laetoli demuestra la existencia hace más de 3,5 m.a. de un juego tan propio de los niños humanos como es el de ir saltando sobre las pisadas que deja otro. Además, las dos series de huellas G1 y G2 se encuentran separadas por unos 25 cm; demasiado cerca para que los dos seres hubiesen caminado uno al lado del otro sin tocarse. O bien no andaban juntos a la misma altura, sino uno por delante del otro, o caminaban agarrados. Esta última imagen —el macho lleva del hombro a su compañera mientras caminan, un tanto perplejos, por la sabana— es la que aparece en la portada del libro de Ian Tattersall (1995a), *The Fossil Trail*. Tattersall es un autor enemigo de entrar en especulaciones no sustentadas en indicios empíricos y ese libro suyo es una excelente demostración de ello. Ya en el prefacio el autor reconoció la dificultad de establecer hipótesis acerca de la evolución humana que no estén influidas por el pensamiento y las actitudes sociales prevalentes. Por lo que hace a las pisadas que estamos comentando, Tattersall ni siquiera mencionó la serie G3, y describió G1 y G2 como las huellas de dos seres que caminaban uno junto a otro, sin buscarle mayores interpretaciones al hecho.

llamada Toba de Pisadas, contiene un total de 16 afloramientos —las localidades A a P— en los que la capa superior de protección ha saltado y deja ver las huellas fósiles subyacentes.

El rastro que nos interesa está formado por dos series paralelas en dirección surnorte de pisadas de seres claramente bípedos, un camino que se extiende a lo largo de una distancia de algo menos de 25 metros (véase figura 5.11). Una de las series (G1) corresponde a las pisadas de un ser pequeño que parece haber detenido su camino en un momento y haberse vuelto antes de seguir (Leakey y Hay, 1979). La otra es de más difícil interpretación. Definida en el artículo inicial de Mary Leakey y Hay (1979) como huellas de las pisadas de un ser más grande (G2), fue después descrita como un rastro doble: un bípedo de mayor tamaño (G2) habría dejado un rastro sobre cuyas huellas iría pisando, a su vez, otro algo más pequeño (G3) que le sigue los pasos (una interpretación no admitida por todos los autores). «Grande» y «pequeño» son términos relativos; si se toma la misma relación de los humanos actuales entre la longitud del pie y la altura, el ser de menor tamaño de todos (G1) mediría 1,20 m y el de tamaño mediano (G3), el que pisa sobre las huellas anteriores, 1,40 m. La altura del ser más grande, G2, no puede calcularse a causa de que sus huellas están parcialmente ocultas por las del ser de tamaño mediano (Hay y Leakey, 1982).

9.2 ¿Qué bipedia indican las huellas de Laetoli?

En su descripción original, Mary Leakey y Richard Hay (1979) apenas entraron en aspectos funcionales. Las series de huellas de las localidades A y G se dieron por «supuestamente homínidas» (en el sentido tradicional de homínido, hominino hoy); eso es todo. Los autores sólo afirmaron que el arco longitudinal del pie está bien desarrollado y recuerda al del ser humano moderno, y que el dedo gordo es paralelo a los otros dos. Pero esas menciones son suficientes para sacar la conclusión de que el apoyo del pie era como el de los humanos actuales.

La conclusión de que existió un bipedismo ya funcionalmente desarrollado en los homininos de esa época muy antigua fue sostenida de manera explícita por Day y Wickens (1980), y así ha ido figurando en muchos artículos posteriores (Lovejoy, 1981; Susman *et al.,* 1984; Tuttle, 1981; White, 1980; Robbins, 1987; White y Suwa, 1987; Tuttle, Webb y Tuttle, 1991, por ejemplo).

Russell Tuttle, David Web y Nicole Tuttle (1991) sostuvieron que las huellas del yaci-

Caja 5.18 Estudios experimentales de la bipedia

El estudio experimental de la marcha bípeda permite realizar análisis de la producción de huellas en diferentes condiciones y comparar los resultados obtenidos con las marcas fósiles. Existe una tradición importante de estudios de ese tipo (véase Schmitt, 2003). Por referirnos a algunos de ellos, cabe indicar que, mediante estudios de morfometría geométrica, las huellas de Laetoli fueron comparadas con las producidas por humanos y otros animales por Berge y colaboradores (2006), confirmando la idea de su origen humano. Un experimento llevado a cabo por Dave Raichlen y colaboradores (2010) se planteó analizar la biomecánica de la marcha en condiciones comparables haciendo caminar descalzos a ocho participantes sobre un lecho de arena de textura similar a la del yacimiento de Laetoli con el fin de poder estudiar las huellas dejadas. A los sujetos se les pidió que anduviesen de manera normal y, en una segunda fase de la prueba, doblando las rodillas de forma simiesca (Raichlen *et al.,* 2010). Sólo la primera condición dejó un rastro comparable al de las huellas de Laetoli. La conclusión que sacaron Raichlen *et al.* (2010) apunta hacia una mecánica de la marcha erguida presente ya a través de los indicios de Laetoli, es decir, fijada en el linaje humano en un momento muy anterior a la aparición del género *Homo.*

miento G de Laetoli fueron hechas por unos pies que recuerdan más a los de *Homo sapiens* que a los de los australopitecos. Por lo que hace a las huellas bípedas del otro yacimiento, el A, Russell Tuttle (1984) las atribuyó a plantígrados. Mediante el estudio de dieciséis osos circenses, Tuttle y colaboradores (1991) mostraron que los osos bípedos dejan unas huellas muy similares a las intrigantes marcas del yacimiento A. Pero los autores reconocían también en su trabajo que no hay ningún espécimen atribuible a los osos en la limitada colección de carnívoros de Laetoli.

Reduciendo las hipótesis a la de homininos como autores de las huellas de Laetoli, ¿qué grado de bipedia habrían alcanzado? Tanto Richard Potts (1992), en el texto que aparece acompañando las fotografías de las huellas en la *Cambridge Encyclopedia of Human Evolution,* como Bernard Wood (1992a), en el epígrafe dedicado a los australopitecos dentro de esa misma obra, advirtieron que pueden plantearse dudas razonables sobre el sentido de las huellas de Laetoli y se decantaron por una bipedia parcial —concepto un tanto dudoso sobre el que volveremos más adelante.

Las monografías dedicadas al estudio de las huellas de Laetoli dan lugar a una diversidad de interpretaciones. El artículo de Michael Day y E. H. Wickens (1980) dice textualmente:

> La pauta del peso y de la transferencia de la fuerza a lo largo del pie, bien conocida en el hombre moderno, también parece ser muy similar en las huellas fósiles e indica que incluso en este temprano estado de la evolución homínida [por hominina] el bipedismo había alcanzado un estadio avanzado y especializado.

Pero en algunas de las ilustraciones que acompañan al texto pueden detectarse ras-

Caja 5.19 Un «poema patético»

Tuttle y colaboradores (1991) ironizaron sobre la cuestión de los supuestos osos de Laetoli por medio del siguiente «poema patético» (como lo llamaron los autores), que aprovechaba el significado de dudoso, o borroso, de la palabra inglesa *fuzzy* y suena mejor si Laetoli se pronuncia con el acento tónico puesto en la última sílaba:

Fuzzy Wuzzy was a bear
Fuzzy footprints were found there
Was Fuzzy at Laetoli?
Or, wasn't he?

[El Dudoso Wuzzy era un oso / Huellas dudosas aparecieron allí / ¿Estuvo el Dudoso en Laetoli? / ¿O no fue así?].

Caja 5.20 El estudio de Deloison de las huellas de Laetoli

El estudio muy detallado de Yvette Deloison (1991) de la marcha de los australopitecos dio lugar a una interpretación similar a la de Susman y colaboradores (1984). Deloison se centró en la huella G1/34 de Laetoli, la más precisa de todas. A partir de la fotografía de un molde de la huella sacado por Ron Clarke, Deloison comparó el contorno de G1/34 con el de las huellas del pie derecho de un ser humano y un chimpancé y la conclusión que extrajo fue que la huella de Laetoli muestra una forma intermedia entre ambas. Una forma que, por lo que hace al contorno, incluso es más parecida a la del chimpancé. Deloison advirtió, además, que existen rasgos en las huellas de Laetoli que permiten sostener la funcionalidad prensil del pie. En opinión de la autora, esa capacidad prensil le sirvió al ser causante de las huellas para guardar mejor el equilibrio en un suelo húmedo, doblando la planta del pie y separando el dedo gordo.

gos (marca estrecha del talón, ausencia del abultamiento medial en la base del dedo gordo, orientación de este último) que recuerdan más bien la forma de una huella del chimpancé. Randall Susman, Jack Stern y William Jungers (Susman *et al.,* 1984) no sólo apuntaron esos indicios, sino que, tras examinar los moldes de las huellas, sacaron la conclusión de que no son similares a las huellas dejadas por los pies de los seres humanos. Por el contrario, en su examen del estado de la cuestión Tim White y Gen Suwa (1987), tras sugerir que las huellas de Laetoli pudieron ser hechas por *Australopithecus afarensis,* rechazaron completamente la idea de Stern y Susman (1983) de que esos australopithecus fuesen unos seres intermedios entre los póngidos y los hominos desde el punto de vista de la locomoción. Pero White y Suwa (1987) aceptaron, al mismo tiempo, que el responsable de las huellas de Laetoli podría diferir en ciertos aspectos de la locomoción propia de los humanos modernos. La distinta forma de interpretar las huellas de Laetoli hace difícil una síntesis. Si, como afirmaron White y Suwa (1987), las excavaciones de 1978 y 1979 de las huellas de Laetoli produjeron bastantes daños (aunque la conservación de las huellas obtenidas a finales de la campaña de 1978 era excelente), y los rastros dejados por los artefactos pueden confundir a cualquiera que no esté muy familiarizado con las técnicas utilizadas en cada huella, el alcance de las especulaciones sobrepasa lo razonable. Por ese motivo, Susman y colaboradores (1984) —que fueron unos de los primeros autores en interpretar las huellas de Laetoli como propias de un bipedismo parcial, no completo— sostuvieron que su valor científico puede ser casi nulo más allá de la afirmación de que las produjeron unos seres que caminaban sobre dos pies, no discutida por nadie.

Caja 5.21 Deterioro de las huellas de Laetoli

El estado de conservación de las huellas ha ido empeorando desde su descubrimiento. Al terminar en 1979 el trabajo de campo, y con el propósito de protegerlas, el equipo de investigación procedió a cubrir las huellas con arena primero y cantos de lava después (Agnew y Demas, 1998). No contó, sin embargo, con las semillas de acacia mezcladas con la arena que germinaron y, con el tiempo, dieron lugar al crecimiento de árboles que amenazaban la destrucción de los rastros con sus raíces. A partir de 1994 se emprendió un programa de conservación de las huellas de Laetoli consistente en eliminar el arbolado, enterrar de nuevo los rastros con arenas protegidas mediante herbicidas y extender encima un manto de gravas y materiales plásticos coronado por cantos de lava (véase Agnew y Demas, 1998). Ante el deterioro de las huellas, Susman y colaboradores (1984) consideraron que la decisión acerca de la bipedia de los primeros homininos debía dejar de lado las evidencias proporcionadas por esos rastros y basarse en el estudio directo de la morfología de los ejemplares disponibles.

Caja 5.22 El área 103 de Koobi Fora

El área 103 y, en general, toda la localidad fosilífera de Koobi Fora han suministrado una gran cantidad de ejemplares fósiles de nuestro linaje a los que prestaremos atención en capítulos próximos. La descripción de los yacimientos con ejemplares de homininos se llevará a cabo de forma más detallada en el capítulo 6. Pueden consultarse allí las distintas formaciones de cada zona fosilífera.

9.3 Las huellas del lago Turkana

Laetoli no es la única localización con huellas fósiles que puedan ser atribuidas a homininos. Pese a que se trata de testimonios excepcionales, se cuenta con huellas de homininos procedentes de lugares tan diversos como Sudáfrica (Nahoon Point; Mountain, 1966; Langebaan Lagoon; Roberts y Berger, 1997), Italia (complejo volcánico de Roccamonfina; Mietto, Avanzini y Rolandi, 2003), Grecia (Theopetra Cave; Facorellis, Kyparissi y Maniatis, 2001), Tíbet (Quesang; Zhang y Li, 2002) y Australia (Willandra Lakes; Webb, Cupper y Robins, 2006). Se trata en todos esos casos de yacimientos del Pleistoceno pero, además de las huellas de Laetoli, otro rastro de pisadas pliocénicas proporciona indicios acerca de la evolución de la bipedia: el de Turkana.

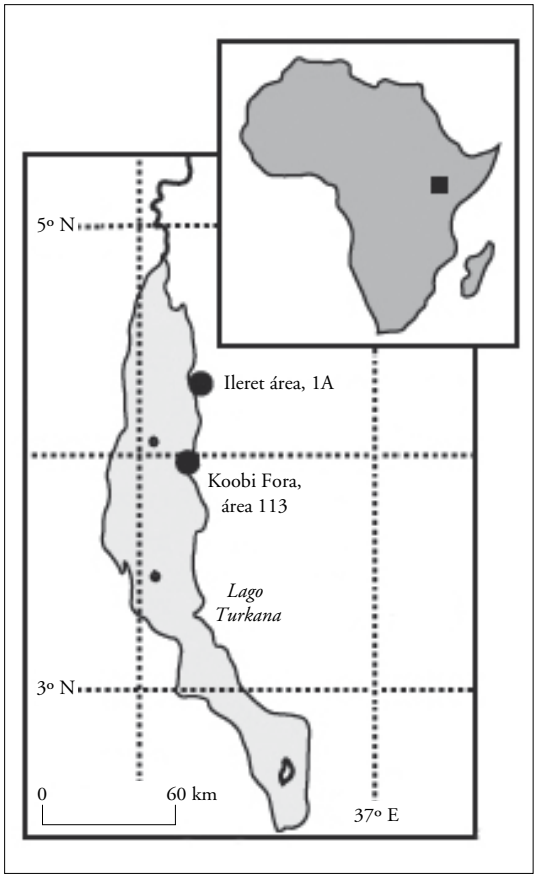


Figura 5.12 Emplazamiento de las localidades de Koobi Fora, área 103, e Ileret, área 1A, de las que proceden las huellas de Turkana. Laetoli, no indicada en el mapa, se encuentra más al sur, ya en Tanzania.

En el mismo año en que fueron descubiertas las huellas de Tanzania, 1978, Anna Kay Behrensmeyer y Léo Laporte hallaron otros trazos semejantes en el yacimiento GaJi10 del área 103 de la Formación Koobi Fora, situada en la orilla de Levante del lago Turkana (Kenia).

Behrensmeyer y Laporte (1981) identificaron varios horizontes superpuestos que contenían huellas atribuyendo a las marcas dejadas por homininos una edad de 1,5-1,6 m.a. Las pisadas se produjeron sobre limos de grano fino correspondientes a un entorno lacustre, suposición que es apoyada por la presencia de huellas de hipopótamo y aves zancudas. El estudio de los materiales descubiertos incluyó la tarea de analizar la talla de los autores de las huellas.

De las impresiones halladas se sacaron moldes de látex y fibra de vidrio que en la actualidad se conservan en el Museo Nacional de Kenia, precaución afortunada porque cuando más tarde Matthew Bennett y colaboradores emprendieron la reexcavación del

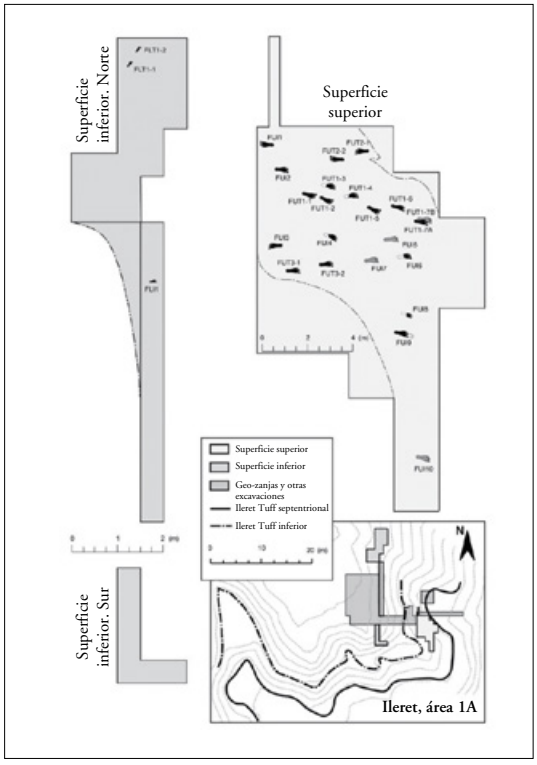


Figura 5.13a Huellas fósiles de Ileret. A la derecha, la superficie superior donde se encuentran la mayoría de las huellas identificadas (series FUT y UI); a la izquierda, la superficie inferior con las restantes (serie FLT). Las líneas negras indican tobas volcánicas. Mapa levantado con motivo de la reapertura de la excavación en 1980 llevada a cabo por Bennet y colaboradoras.

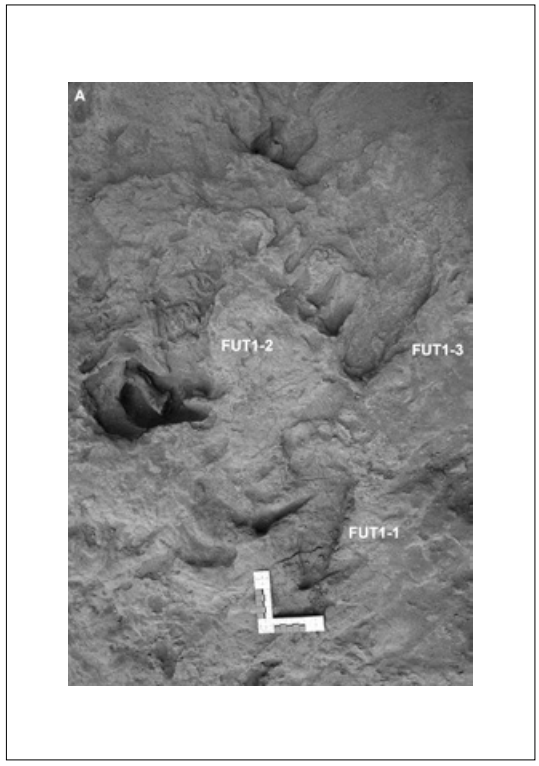


Figura 5.13b Huellas potenciales de homininos procedentes del área 103 de Koobi Fora. Corresponden al horizonte superior identificado por Bennet *et al.* (2009), artículo a cuyo material suplementario pertenecen tanto el mapa como la fotografía.

yacimiento algunas de las huellas se habían perdido a causa de su deterioro.

En julio de 2008, el equipo del Koobi Fora Research and Training Program dirigido por Matthew Bennett reanudó los trabajos de Kay Behrensmeyer y Léo Laporte en Koobi Fora, ampliando en un metro la zona de excavación (Bennett *et al.,* 2009). Los resultados del análisis radiométrico de material de la toba Karari Grey, sobre el yacimiento GaJi10, corresponden a una edad de 1,428 ± 0,01 m.a., por lo que Bennett *et al.* (2009) atribuyeron 1,43 m.a. a las huellas, una antigüedad algo menor a la supuesta por Behrensmeyer y Laporte (1981).

El objetivo principal del equipo de Bennett fue el estudio de otras series de huellas localizadas en la Formación Koobi Fora, en Ileret (Kenia), entre 2005 y 2008 (véase figura 5.13b).

Las huellas de Ileret están impresas sobre dos horizontes —superficies superior, derecha, e inferior, izquierda en la figura 5.13a—, con cinco metros de separación entre ellos, de la localidad de Ileret, Miembro Okote de la Formación Koobi Fora, Kenia. Las nuevas huellas fueron descritas en 2009 ampliando la información disponible y permitiendo llevar a cabo comparaciones con los materiales anteriores de Koobi Fora (Bennett *et al.,* 2009).

Caja 5.23 Factores que influyen en las huellas

Un aspecto interesante de la investigación de Bennet *et al.* (2009) tiene que ver con el análisis de los materiales sobre los que se dejan huellas de pisadas. Los autores llevaron a cabo trabajos experimentales acerca de la influencia de la humedad y la finura del grano de arena en la producción de las huellas, concluyendo que afectan poco a la marca original pero son variables importantes de cara a que las huellas logren conservarse.

La edad del yacimiento FwJj14E, obtenida por correlación y comparación de elementos traza con las tobas volcánicas Lower Ileret y Elomaling'a, fue establecida en 1,53 m.a. Resulta próxima, por tanto, a la de GaJi10. Aunque mucho menos nítidas que las de Laetoli, las marcas de Ileret fueron analizadas mediante morfometría geométrica comparándolas con marcas de pisadas de sujetos actuales de la zona de acuerdo con el método de Berge *et al.* (2006). En la comparación se tuvieron en cuenta también huellas fósiles neolíticas de Inglaterra.

Los resultados de los estudios de biomecánica confirmaron la hipótesis de Bennett *et al.* (2009), quienes atribuyeron las huellas de Ileret a homininos —en concreto, *H. ergaster*/*H. erectus* (véase capítulo 14). Ir más allá es difícil. Como indicaron Robin Crompton y Todd Pataky (2009), otras cuestiones relativas a las huellas fósiles de Laetoli, Koobi Fora e Ileret, como puedan ser las del tipo de marcha que indican —frenado, propulsión—, el grado de funcionalidad comparado con la bipedia de los humanos actuales e incluso la posible divergencia del eje del dedo gordo del pie en comparación con el de los demás dedos, no pueden aclararse con los indicios existentes ahora.

10. Bipedia y adaptación

Una sinapomorfia como la bipedia, compartida por distintos géneros a lo largo de siete millones de años y extendida a todo el linaje hominino, parece que ha de tener una ventaja adaptativa indudable. Pero ¿cuál es ésa? ¿En qué consiste el progreso en la explotación de los recursos ambientales que proporcionaría la locomoción bípeda?

Como indicaron Rusell Tuttle y colaboradores (1990), es posible que muy diversos factores tuviesen su importancia para proporcionar las ventajas adaptativas de la conducta bípeda y, por supuesto, puede que se combinasen varios, o muchos de ellos, para conseguir el resultado final.

La búsqueda de hipótesis explicativas esconde, en realidad, la respuesta a dos preguntas diferentes. La primera de ellas plantea por qué aparecieron las primeras conductas bípedas en un entorno de bosque tropical. La segunda se interroga acerca de los beneficios del bipedismo en una adaptación a la sabana. Esos dos asuntos no deben confundirse: existe conducta bípeda, al menos parcial, desde mucho antes de que las sabanas fueran un fenómeno ecológico extendido en África. Pero a menudo ambas preguntas quedan enmascaradas dentro de la respuesta que dan las «explicaciones generales del bipedismo».

Yves Coppens (1983a) propuso como hipótesis para el desarrollo del bipedismo en el bosque tropical la pérdida paulatina de espesor de éste. Al encontrarse los árboles del bosque cada vez más separados, sería necesario desplazarse por el suelo para poder ir de uno a otro, a la vez que resultaría imprescindible el seguir contando con los medios locomotores necesarios para la trepa. La respuesta funcional habría sido distinta en los diferentes linajes que conducen hacia los primates actuales: la cuadrupedia terrestre con apoyo de los nudillos en los antecesores de gorilas y chimpancés y la bipedia incipiente en los primeros homininos (Coppens, 1983; Coppens, 1991; Senut, 1991).

La tendencia acentuada a la sustitución del bosque por espacios más abiertos de sabana supondrían una presión selectiva hacia un bipedismo cada vez más desarrollado funcionalmente hablando.

10.1 Rendimiento energético de la bipedia

Las explicaciones de Coppens y Senut tienen una ventaja muy grande: la de la sencillez. Como sostuvo Brigitte Senut (1991), de todas las hipótesis propuestas para explicar el porqué del bipedismo, la menos considerada suele ser la hipótesis locomotora en sí misma: los homininos se habrían vuelto bípedos por razones estrictamente referidas a la propia marcha, es decir, a la necesidad de desplazarse por el suelo del bosque abierto primero y de la sabana más tarde.

Una vez aceptado que la bipedia es muy anterior a la extensión de las sabanas, queda por precisar en qué sentido serviría para la adaptación a los espacios abiertos tras el abandono de los bosques. Y la mejor respuesta llega de la mano de los análisis de rendimiento energético.

La importancia de la velocidad de desplazamiento para la evolución del género *Homo* fue puesta de manifiesto en el estudio de Dennis Bramble y Daniel Lieberman (2004) acerca del papel de la carrera. Es evidente que los humanos actuales no forman parte de los animales más veloces de la sabana. Tampoco cabe considerar como tales a nuestros ancestros dentro del linaje de los homininos. Sin embargo, la carrera puede entenderse no sólo como un medio relacionado con la velocidad en sí; analizando los costes metabólicos comparados del transporte por medio de las dos opciones de caminar y correr, Bramble y Lieberman (2004) sacaron la conclusión de que distintos rasgos anatómicos del género *Homo* —estrechamiento de la pelvis, alargamiento de las piernas, acortamiento del cuello del fémur y del dedo gordo del pie, entre otros— contribuyen a optimizar el rendimiento energético de la bipedia veloz frente a la carrera. Lo hacen mejorando distintos aspectos de la marcha rápida: equilibrio, termorregulación, absorción de los golpes, reducción del estrés, estabilización del tronco y cabeza, almacenamiento de energía, etc. La característica adaptativa más importante de la bipedia rápida estaría relacionada, así, con factores de balance energético y no de velocidad pura.

Caja 5.24 Hipótesis del origen de la bipedia

Senut (1991) multiplicó los modelos hipotéticos del origen del bipedismo a partir de la locomoción de otros primates pero terminó proponiendo, con mayor detalle, la explicación de Coppens (1983a; 1983b).

Tuttle *et al.* (1990) dieron nombres llenos de colorido a las hipótesis capaces de explicar las ventajas adaptativas de la bipedia en condiciones preculturales (hemos conservado la denominación original con el fin de que pueda comprobarse tal extremo):

- *schlepp:* transporte de comida, cuidado de los pequeños. Implica la presencia de una especie de hogar-base.
- *peek-a-boo:* conducta vigilante, irguiéndose sobre las hierbas altas de la sabana.
- *trench coat:* exhibición fálica en los machos para atraer a las hembras.
- *tag along:* seguimiento de las manadas de herbívoros en sus migraciones por la sabana.
- *hot to trot:* sistema para perder calor al quedar expuestos a la radiación solar en la sabana abierta.
- *two feet are better than four:* la bipedia tiene un balance energético favorable a la hora de marchas largas.

Las hipótesis de Tuttle *et al.* (1990) se refieren a las ventajas adaptativas de la bipedia en la sabana, no en el suelo del bosque. No sirven, por tanto, para explicar la evolución de la marcha erguida, salvo que se entienda que esa evolución sólo tuvo lugar durante los 2,5 millones de años últimos. Parece claro que ninguna de esas explicaciones salvo, quizá, la llamada «*trench coat*» tiene sentido cuando nuestros antepasados eran criaturas con un bipedismo precario que vivían en el medio ambiente del bosque tropical.

Caja 5.25 Eficacia de la bipedia

Una locomoción bípeda rápida habría sido más eficaz tanto para la caza como para el carroñeo en las sabanas abiertas, siempre que fuera necesario recorrer grandes distancias (Bramble y Lieberman, 2004). Pero Esteban Sarmiento (Sarmiento, 1998; Sarmiento y Marcus, 2000) ha sostenido la idea contraria: la de que los australopitecos de Hadar (Etiopía) podrían incluso haber adoptado el cuadrupedismo cuando necesitaban desplazarse deprisa o recorrer largas distancias.

Patricia Kramer y Gerry Eck (2000) investigaron la locomoción de *A. afarensis* por medio de análisis mecánicos de la morfología del ejemplar A.L. 288-1 de Hadar (Etiopía). Para obtener el poder mecánico requerido por A.L. 288-1 (una hembra), la anatomía osteológica del ejemplar fue aplicada, en combinación con el perfil del movimiento de los humanos modernos, al modelo dinámico de un bípedo andando a diversas velocidades. Esos parámetros se compararon con los correspondientes a una composición que representaba a una mujer moderna. Los resultados obtenidos por Kramer y Eck (2000) indicaron que, al moverse a una velocidad correspondiente a la de ir andando, A.L. 288-1 debía gastar menos energía que la mujer actual. Pero en la transición a la carrera, la ventaja energética de A.L. 288-1 se perdía; el australopiteco tendría un gasto superior al de la mujer del modelo. Kramer y Eck (2000) concluyeron que la distancia diaria que podría recorrer A.L. 288-1 sería menor de forma sustancial comparada con la de los humanos actuales. De tal suerte, sostuvieron que la anatomía de la locomoción de *A. afarensis* podía haber sido optimizada por la selección natural para un nicho ecológico particular —forrajeo a poca velocidad—, sin poderse considerar como transicional respecto de otros tipos de marcha.

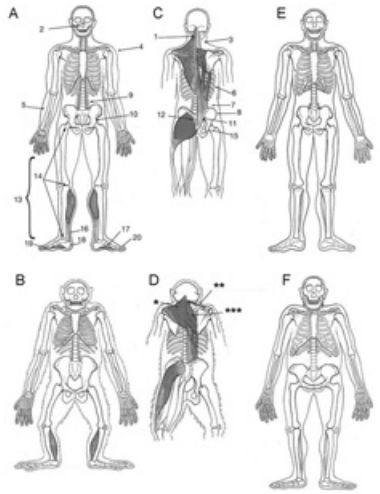


Figura 5.14 Indicios reflejados en el esqueleto de la aptitud para la carrera de larga distancia (Bramble y Lieberman, 2004). Para el significado de la numeración, véase la tabla 5.3.
A, C: humano; B, D: chimpancé; E: *Homo erectus,* F: *Australophitecus afarensis*.
Músculos: *trapecio; **atlantoclavicular; ***romboideo.

La revisión de las evidencias disponibles acerca del rendimiento de la carrera de los humanos cuando se trata de recorrer largas distancias fue llevada a cabo por Dennis Bramble y Daniel Lieberman (2004) en su trabajo mencionado antes.

Esos rasgos de eficacia en la carrera fueron los estudiados en el registro fósil para detectar su primera aparición. El resultado obtenido (véanse figura 5.14 y tabla 5.3) defiende la idea de que la capacidad para una carrera de larga distancia es un rasgo derivado del género *Homo* —algo compatible, desde luego, con el estudio anterior de Kramer y Eck (2000). Un trabajo posterior de Daniel Lieberman mediante análisis electromiográfico y kinemático apoyó la hipótesis de que el alargamiento del *gluteus maximus* fue un factor importante para alcanzar las ventajas de

Tabla 5.3 Primera aparición en el registro fósil de rasgos relacionados con la carrera de larga distancia. La numeración corresponde a la de la figura 5.14 (Bramble y Lieberman, 2004)

Canales semicirculares ampliados anterior y posteriormente	Estabilización de cabeza/cuerpo	*H. erectus*
Circulación venosa del neurocráneo ampliada	Termorregulación	*H. erectus*
Cabeza más equilibrada	Estabilización de la cabeza	*H. habilis*
Ligamento nucal (1)	Estabilización	*H. habilis*
Hocico corto (2)	Estabilización	*H. habilis*
Forma del cuerpo estrecha y alta	Termorregulación	*H. erectus*
Cabeza desacoplada de la escápula (3)	Contrarrotación del tronco frente a la cabeza	*H. erectus* ?
Hombros bajos y anchos (4)	Contrarrotación del tronco frente a las caderas	*H. erectus* ?
Acortamiento del antebrazo (5)	Contrarrotación del tronco	*H. erectus*
Tórax estrecho (6)	Contrarrotación del tronco frente a las caderas	*H. erectus* ?
Cintura estrecha y alta entre la cresta ilíaca y las costillas (7)	Contrarrotación del tronco frente a las caderas	*H. erectus* ?
Pelvis estrecha (8)	Contrarrotación del tronco frente a las caderas	*Homo* ?
Superficie lumbar central ampliada (9)	Reducción del estrés	*H. erectus*
Pilar ilíaco ampliado (10)	Reducción del estrés	*H. erectus*
Articulación sacroilíaca estabilizada	Estabilización del tronco	*H. erectus*
Superficie ampliada para la inserción de los músculos sacroespinales (11)	Estabilización del tronco	*H. erectus*
Superficie ampliada para la inserción del *gluteus maximus* (12)	Estabilización del tronco	*H. erectus*
Piernas largas (13)	Longitud de zancada	*H. erectus*
Superficie de articulación de las piernas ampliada (14)	Reducción del estrés	*H. erectus*
Cuello femoral más corto (15)	Reducción del estrés	*H. sapiens*
Tendón de Aquiles más largo (16)	Almacenamiento energético	*Homo* ?
Arco plantar (estabilizado pasivamente) (17)	Almacenamiento energético	*Homo* ?
Tubo del calcáneo tubérculo ampliado (18)	Reducción del estrés	*Homo* ?
Articulación cercana calcáneo-cuboide	Almacenamiento energético	*H. habilis* (OH 8)
Permanentemente aducción en el dedo gordo del pie (19)	Estabilidad en la flexión plantar	*H. habilis* (OH 8)
Dedos cortos (20)	Estabilidad en la flexión plantar	*H. habilis* (OH 8)

la carrera en la evolución humana (Lieberman *et al.,* 2006).

El trabajo de Wang Weijei y colaboradores (2004) tuvo también como objetivo evaluar la fuerza necesaria para la locomoción bípeda a partir de la inserción muscular en el esqueleto. La comparación se hizo entre A.L. 288-1, *A. afarensis,* y KNM-WT 15000, *H. erectus* sensu lato (véase capítulo 13 para este último ejemplar), y entre el conjunto de ambos y los humanos actuales. Fueron considerados dos modelos alternativos: (i) marcha erecta propia de nuestra especie y (ii) marcha erecta pero con las rodillas dobladas, a la manera simiesca.

Los resultados obtenidos por Wang *et al.* (2004) indicaron que, en términos de consumo de energía por unidad de masa al andar, tanto A.L. 288-1 como KNM-WT 15000 estarían dentro del rango humano. Pero si se introduce el parámetro de la distancia recorrida, A.L. 288-1 necesitaría mayor poder muscular para recorrer tramos largos. La conclusión que sacaron los autores es la de que las proporciones del cuerpo de KNM-WT 15000 indican una evolución encaminada, por lo que hace a la bipedia, a realizar de forma más eficaz largas caminatas o carreras a más alta velocidad. Las tesis de Kramer y Eck (1997) y Bramble y Lieberman (2004) ganan apoyo de acuerdo con esa evidencia.

Un nuevo estudio, el de Patricia Kramer y Adam Sylvester (2009) acerca de la relación que existe entre tamaño y forma del cuerpo en la velocidad y la eficiencia energética dio como resultado una advertencia importante: el tamaño —la longitud de las piernas, en especial— se asocia con la velocidad y, por tanto, con el rango de alcance diario en los desplazamientos. En ausencia de diferencias morfológicas confirmadas, el tamaño no se relaciona por sí solo con la eficiencia energética. En consecuencia, la diferencia de tamaño entre los bípedos fósiles debe interpretarse como una indicación de las diversas condiciones que se dan en el medio ambiente; no supone que existan diferentes niveles de aprovechamiento de la locomoción. Kramer y Sylvester (2009) sostuvieron que los homininos de talla menor, como *Homo floresiensis* y *Australopithecus,* eran pequeños porque no necesitaban ser grandes para andar deprisa y llegar lejos.

Un nuevo giro en las posibilidades de análisis de la evolución del aparato locomotor de los homininos y los simios superiores apareció con el estudio detallado de los ejemplares de *Ardipithecus ramidus,* un miembro muy antiguo del linaje humano procedente de Etiopía (África) cuyas características comentaremos en el capítulo 7. Volveremos allí sobre este asunto. Sigamos de momento con las pistas acerca de la evolución del bipedismo que proporcionan los especímenes de *Australopithecus* del Plioceno gracias a los postcraneales —cadera y extremidades. Si son parecidos pero no idénticos a los rasgos de los humanos actuales, ¿qué sentido filogenético tienen las diferencias?

10.2 Bipedia «parcial» *versus* «completa»

La postura más común establece que la bipedia de los homininos es un rasgo homólogo, compartido por todo el linaje humano, aunque desarrollado en etapas desde la bipedia incipiente de los primeros australopitecos a la completa del ejemplar hallado por Dubois en Java, *Homo erectus*. Pero no es esa la única interpretación posible. Existen autores que niegan incluso la idea de una evolución funcional en etapas para la marcha bípeda. Así, para Owen Lovejoy (Lovejoy, 1975; Latimer, Ohman y Lovejoy, 1987), uno de los especialistas de mayor renombre en cuanto a la interpretación de las pautas locomotoras de los homininos, el examen comparado de las tibias de especímenes de australopitecos de Olduvai (Tanzania), Koobi Fora (Kenia) y Hadar (Etiopía) conduce —como dijimos antes— a concluir que la locomoción bípeda de los primeros homininos estaría tan desarrollada ya como la nuestra. El estudio de los ejemplares de australopitecos de Sudáfrica también indicaría, según Lovejoy (1975), que no existe razón morfológica alguna para considerarlos como «intermedios» entre la loco-

Caja 5.26 ¿Era más eficaz la bipedia del *Australopithecus*?

La pauta biomecánica que puede extraerse del conjunto de la anatomía postcraneal de los australopitecos, al margen de lo que puedan expresar algunos rasgos separados, conduce según Owen Lovejoy (1975) a sostener que la única diferencia entre *Australopithecus* y *Homo sapiens* indicaría en todo caso «una ventaja de *Australopithecus* comparado con el hombre moderno». Todas las adaptaciones necesarias para la locomoción bípeda estaban ya presentes, en opinión de Lovejoy, en esos homininos antiguos, aunque de manera distinta en machos y hembras.

moción de los simios africanos y los humanos modernos. La morfología de la pelvis de esos antiguos homininos es, de acuerdo con este autor, muy similar a la humana actual: un ilion equivalente al de los humanos modernos —algo, por otra parte, expresado ya desde el descubrimiento de los primeros ejemplares de *Australopithecus* (Dart, 1949a) y generalmente admitido desde entonces—, un isquion cuyas diferencias no tienen consecuencias funcionales y un pubis que, en todo caso, afecta poco a la cuestión de la locomoción.

La idea de que la pelvis muy ancha de los australopitecos les habría concedido ventajas a la hora de la locomoción bípeda ha sido negada, sin embargo, por Christine Berge (1991) a través del estudio del espécimen A.L. 288-1 de Hadar (Etiopía). La amplitud de la pelvis de A.L. 288-1 es mucho mayor que la de los humanos actuales tanto al nivel de las crestas ilíacas como al de la cavidad pélvica. En la reconstrucción biomecánica de Berge, el brazo superior de palanca para la inserción del fémur, lejos de constituir, como supone Lovejoy, una ventaja, plantea problemas de equilibrio. En la fase de la locomoción de apoyo sobre una pierna, la vertical del centro de gravedad quedaría, en el *A. afarensis,* alejada de la articulación de la rodilla y provocaría una mayor inestabilidad del miembro inferior (Berge, 1991). En consecuencia, el tipo de locomoción bípeda del *A. afarensis* habría necesitado movimientos más libres de rotación de la cadera para poder aproximar la rodilla de apoyo al eje axial del cuerpo.

Por lo que hace a la posible reconstrucción de la inserción de los glúteos en la cadera de A.L. 288-1, Christine Berge (1991) apuntó también una circunstancia digna de ser mencionada. No se sabe cómo pudo tener lugar esa inserción, pero las dos alternativas posibles son las de un tipo «humano», con el *gluteus maximus* insertado en el ilion, o uno «simiesco», en la que el músculo quedaría anclado en su mayor parte en el isquion. A la hora de establecer la reconstrucción de los movimientos de rotación interna del muslo, Berge (1991) sostuvo que la morfología de la cadera, unida a una reconstrucción «humana» de la inserción del *gluteus maximus,* le impediría el A.L. 288-1 realizar los movimientos necesarios para la bipedia. Éstos sólo podrían tener lugar mediante una inserción «simiesca» del glúteo. Este punto es de especial importancia, toda vez que el papel del *gluteus maximus* en la adquisición del bipedismo había sido considerado de forma alternativa por parte de Randall Washburn, para quien el paso de la locomoción cuadrúpeda a la bípeda comienza precisamente por los cambios «humanos» en el glúteo, y John

Caja 5.27 Comparaciones con los humanos actuales

En su estudio morfométrico acerca de la movilidad de la cadera de *Australopithecus afarensis,* y para obviar las diferencias de altura entre Lucy y los seres humanos actuales, Berge realizó la comparación con la pelvis de una mujer pigmea de 137 cm de talla.

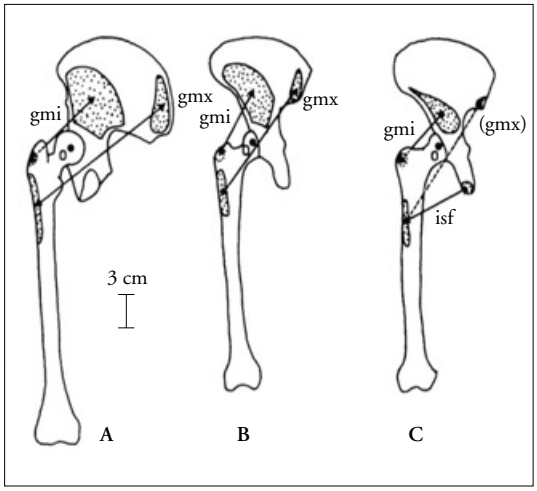


Figura 5.15 Distintas formas de entender la inserción en A.L. 288-1, *A. afarensis,* de los músculos que ligan fémur y cadera. A, pelvis y fémur de *Homo sapiens;* B, inserción «humana» en A.L. 288-1; C, inserción «simiesca» en A.L. 288-1.
gmi: *gluteus minimum;* gmx: *gluteus maximus;* isf: *ischiofemoralis* (Berger, 1991).

Napier, quien creía que ese cambio no se produce hasta etapas tardías de la bipedia y tiene funciones sólo de equilibrio al correr o subir pendientes, no al caminar (véase Napier, 1967). Berge (1991) dio la razón a Napier e indicó que la locomoción deducible de la cadera de A.L. 288-1 supone la presencia de un comportamiento en parte arborícola (véase figura 5.15).

Aceptar que la bipedia de los australopitecos fue distinta a la de los humanos actuales no obliga a considerarla como un estadio incipiente de nuestra locomoción, incluso sin tener en cuenta los indicios respecto de una posible marcha «más humana» de *A. afarensis* (Ward *et al.,* 2012) a los que aludiremos en el capítulo 8. Siguiendo el criterio de género utilizado en este libro, cada taxón goza de un tipo particular de adaptación a su medio ambiente, que no puede ser entendido como un escalón intermedio hacia fórmulas adaptativas futuras. Así que la manera más adecuada de plantear esa cautela consiste en entender la bipedia de los australopitecos en sus propios términos, sin más variables a relacionar con sus características morfológicas que las circunstancias ambientales, el pasado evolutivo y el presente adaptativo que correspondieron a ese género (véase caja 5.28).

10.3 Marcha y carrera

Si entendemos que los primeros homininos disponen con una locomoción bípeda funcionalmente completa pero en un sentido distinto a la nuestra, cabe hablar de dos estrategias adaptativas diferentes relacionadas con la bipedestación:

- Una bipedia «lenta», propia de los australopitecos, que muestra un excelente rendimiento energético en las tareas de forrajeo a baja velocidad. Sería, por el contrario, ineficaz en la carrera a velocidades más altas. Se trata de la morfología y la función que corresponden al tipo de estrategia adaptativa propia de unos seres que viven en el bosque tropical y recorren por lo común pequeñas distancias en sus actividades de obtención de alimento.
- Otra bipedia «veloz», apta para la carrera, cuyo rendimiento energético es superior

Caja 5.28 En la evolución no hay «pasos intermedios»

No tiene sentido sostener que una determinada especie desarrolla un órgano parcial como paso intermedio de cara a posteriores versiones completas del mismo —un proceso de progresión lineal en etapas que se conoce como «ortogénesis». ¿Cómo podrían afectar los acontecimientos futuros a lo que le sucede? Dando por supuesto que es así, mantendremos las expresiones bipedia «parcial» y «completa», entre comillas, para poder conservar esas expresiones usadas con frecuencia en la literatura antropológica.

cuando se deben recorrer largas distancias. Se trata del tipo de locomoción propio de *Homo erectus* y de los taxa posteriores del género. Respecto de *Homo habilis,* las conclusiones no son terminantes.

Al margen de los análisis anatómicos y bioenergéticos mencionados, Fred Spoor, Bernard Wood y Frans Zonneveld (1994) propusieron una nueva forma de estudio de la evolución de la bipedia: la del examen comparado del aparato vestibular (la estructura interna del oído que forma parte del sistema de percepción y control del movimiento). Utilizando técnicas de tomografía computacional de alta resolución, Spoor y colaboradores (1994) analizaron la morfología de los huesos de los canales semicirculares del oído en 31 especies de primates actuales, que incluyen la nuestra y los distintos simios superiores, y varios especímenes fósiles. En virtud de las evidencias obtenidas, Spoor y colaboradores concluyeron que *Homo erectus* es la primera especie que muestra sin dudas la morfología humana moderna. Los australopitecos y los parántropos tienen unas dimensiones del canal semicircular parecidas a las de los simios superiores actuales. La conclusión de Spoor *et al.* (1994) establece que *Homo erectus* sería por necesidad un bípedo completo, mientras que *Australopithecus africanus* mostraría un repertorio locomotor que incluye el bipedismo optativo y la trepa arbórea. Entre los australopitecos, la bipedia sería más una cuestión de postura con ausencia de movimientos más complejos, como los de correr o saltar.

Pese a ese paréntesis forzoso, el panorama básico está ya esbozado. En el entorno de los bosques tropicales africanos, hace cosa de siete millones de años, apareció el linaje de los homininos expresándose por medio de una apomorfia: la locomoción bípeda. Con el paso del tiempo ese linaje se diversificó y extendió hasta colonizar todo el planeta. Incluso la sinapomorfia única de los homininos, la bipedia, cambió en cierto modo de función ajustándose a la carrera en la sabana abierta. Los distintos clados del linaje fueron desarrollando especializaciones adaptativas y uno de ellos, el del género *Homo,* consiguió extenderse hasta nuestros días.

En los siguientes capítulos examinaremos los pasos de ese camino evolutivo. Pero conviene anticipar ya que la asignación del carácter de hominino a todo hominoideo fósil que resulte ser bípedo implica otorgar a la bipedia la clave esencial de la condición de «humano». ¿No estaremos exagerando el papel de la locomoción? Al margen de las particularidades morfológicas que lleva a un determinado criterio taxonómico, ¿tiene el bipedismo alguna consecuencia que pueda entenderse como significativa para haber llevado a cruzar la frontera hacia la humanidad?

10.4 El problema del parto

Los seres humanos somos en verdad muy distintos de nuestro grupo hermano, los chimpancés. Hablamos con un lenguaje de doble articulación (unimos los fonemas en palabras y las palabras en frases). Tenemos un cerebro de tamaño muy superior en relación

Caja 5.29 Diferencias de postura y equilibrio

Los estudios de Susman y Stern (1991), de Spoor y colaboradores (1994) y de otros numerosos autores indican que la postura y el equilibrio son diferentes en australopitecos y miembros del género *Homo*. Pero ¿hasta dónde son comparables las diferencias? El análisis de Carol Ward (2002) sobre postura y locomoción de los ejemplares de Hadar (Etiopía) arrojó dudas sobre el alcance de las semejanzas y diferencias que se pueden establecer respecto del género *Homo*. Ward, en consecuencia, planteó la necesidad de caracterizar mejor la polaridad de los rasgos primitivos y derivados antes de sacar conclusiones acerca de la forma de caminar de los australopitecos.

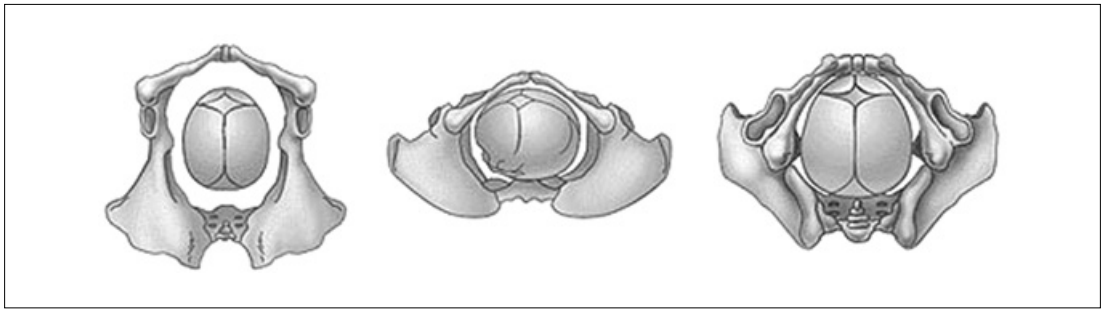


Figura 5.16 El paso del feto por el canal pélvico de hembras de chimpancés (izquierda), australopitecos (centro) y humanos modernos (derecha), de acuerdo con la hipótesis de Owen Lovejoy. La posición transversal en el feto de australopiteco ha sido propuesta por Michael Day (2992). Dibujo de Tague y Lovejoy (1986).

con el del cuerpo y más complejo en cualquier caso. El nivel técnico de nuestras soluciones culturales es también un rasgo divergente muy notorio. Carecemos de pelo en el cuerpo, o tenemos muy poco. Nuestra cara no está tan proyectada. La gestación humana dura menos que la de los simios superiores. No existen para nosotros épocas específicas en las que las hembras entran en celo. El universo de los valores éticos y estéticos y la complejidad de nuestra vida social alcanzan rangos inimaginables para cualquier simio. No parece que ninguna de esas características tan distintivas de la humanidad tengan que ver con la bipedestación. Pero sería un error pensar tal cosa.

Fijémonos en la pelvis. No tiene funciones sólo relacionadas con la locomoción: se trata de una estructura que, en las hembras, debe permitir el desarrollo completo del feto y su nacimiento. La función de locomoción y la función de albergue para el feto llevan a la necesidad de diseños anatómicos contradictorios. El ensanchamiento del ilion, relacionado con la adquisición de la postura bípeda, tiende, en las hembras, a cerrar el canal por el que ha de pasar la cabeza del feto —y todo su cuerpo detrás de ella— en el momento del parto. Así que las consecuencias de un proceso evolutivo como el de los homininos, en el que la bipedia y el crecimiento de la capacidad craneal son rasgos derivados distintivos que se dan en distintos taxa, supone una especie de paradoja: se están fijando por selección natural unas características que parecen impedir partos saludables.

La forma como la naturaleza ha resuelto ese problema es conocida: huesos craneales todavía blandos en el feto, nacimiento en un estado muy inmaduro y, pese a todos esos rasgos que ayudan al paso del feto por el canal de alumbramiento, una anatomía de la cadera diferente en las hembras y los machos de nuestra especie con diseños que podrían considerarse menos forzados por la postura bípeda en el caso de las mujeres.

El problema de la contradicción entre una cadera apta para la postura bípeda y otra adecuada para dejar pasar un feto con la cabeza de gran tamaño no se presentaría, de acuerdo con las hipótesis de Owen Lovejoy (Lovejoy, 1975; Tague y Lovejoy, 1986), en el caso de los australopitecos. El tamaño de su cráneo correspondía, por lo que sabemos, al de un chimpancé actual. Y respecto de la pelvis, aunque se trata de un rasgo muy variable con numerosos factores implicados en sus funciones y la muestra existente es pequeña, Lovejoy sostuvo la hipótesis de que las hembras de los australopitecos se verían menos forzadas por la contradicción entre bipedia y parto. Sin embargo, el análisis comparativo llevado a cabo por Jeremy DeSilva (2011) para establecer en qué momento de la evolución de los homininos se fijó una tasa equivalente a la de los hu-

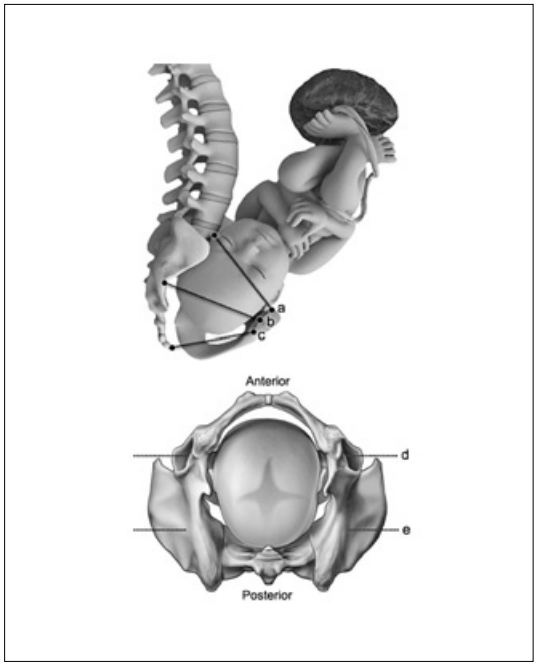


Figura 5.17 El canal del parto humano es más ancho en sentido transversal (a) que en el sentido anteroposterior (arriba) por razones que tienen que ver con la tendencia, impuesta por la bipedia, a acortar la distancia que va desde la articulación de la cadera al sacro (líneas d y e). Cuando el neonato entra en el plano medio pélvico (b), más amplio en el sentido anteroposterior, su cabeza gira 90º para acomodarse al canal del parto (abajo). Dibujo y explicación de Franciscus (2009).

manos actuales en la relación entre masa corporal de la madre y el bebé *(infant-mother mass ratio,* IMMR) obtuvo un resultado que difiere de la hipótesis de Lovejoy (1975). En los homininos de hace 4,4 m.a. *(Ardipithecus ramidus),* la IMMR sería similar a la de los simios africanos actuales —cosa que indica que una IMMR baja es el rasgo primitivo—, mientras que las hembras de los *Australopithecus* darían ya a luz crías significativamente más grandes (DeSilva, 2011).

El aumento del tamaño del neonato habría podido limitar, en opinión de DeSilva (2011), la conducta de los australopitecos al constituir una presión selectiva hacia las conductas aloparentales —cuidados de las crías por parte de otros miembros del grupo que no son sus padres— anterior a lo que se admitía antes en el tiempo evolutivo.

10.5 La pauta rotacional

En las mujeres actuales, la entrada al canal del parto es más amplia en el sentido transversal que en el anteroposterior (véase figura 5.17). Pero los ejes de la cabeza humana tienen las dimensiones contrarias, con el mayor en el sentido de adelante hacia atrás. La cabeza del bebé que está a punto de nacer ha de rotar, pues, 90º para ajustarse a las dimensiones del canal pélvico de la madre. Esa rotación no es necesaria en ninguno de los grandes simios.

El estudio de las pelvis procedentes del registro fósil ha llevado a sostener que la rotación de la cabeza del bebé es un rasgo tardío en la evolución humana. Las pelvis disponibles de *P. africanus* (Sts 14) y *A. afarensis* (A.L. 288-1) indican que los australopitecos no llevaban a cabo la pauta rotacional en el parto (Rosenberg y Trevathan, 2001; Tague y Lovejoy, 1986). Esa situación se mantendría en los miembros de *Homo* del Pleistoceno Inferior (Ruff, 1995). Juan Luis Arsuaga y colaboradores (1999) sugirieron que la pelvis 1 de la Sima de los Huesos (Atapuerca) proporciona indicios acerca de que una rotación semejante a la actual se habría dado ya con esos ejemplares que anteceden a los neandertales.

Ese punto de vista fue criticado por Timothy Weaver y Jean-Jacques Hublin (2009) cuando, para aclarar la situación relativa al parto en los neandertales, llevaron a cabo una reconstrucción virtual de la pelvis de Tabun. Los autores sacaron la conclusión de que las madres neandertales se enfrentarían con las mismas dificultades que las actuales de cara al parto. Pero, en opinión de Weaver y Hublin (2009), su canal pélvico conservaba ciertas pautas primitivas. Las alternativas para obtener una anchura suficiente del canal pélvico son:

Caja 5.30 La pelvis de los neandertales

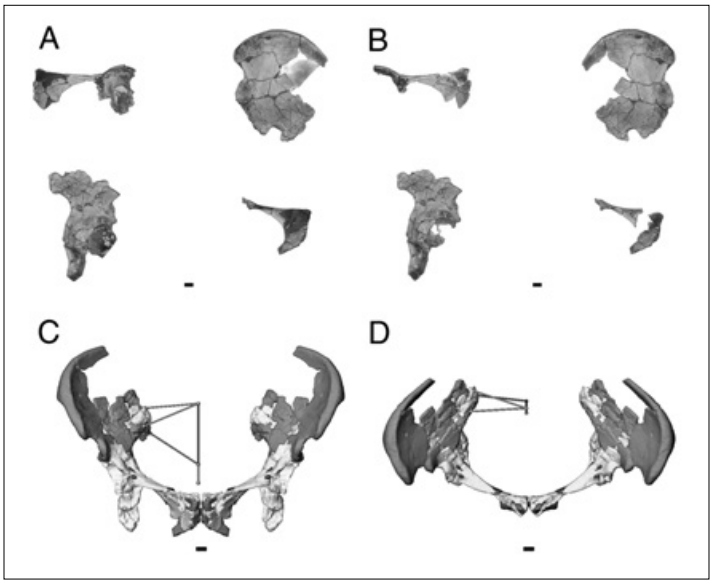


Figura 5.18 A, fragmentos originales de la pelvis de Tabun; B, modificaciones alcanzadas mediante imagen especular y segmentación de los fragmentos originales; C y D, vistas anterior y anteroposterior de la reconstrucción virtual completa. Las barras de la escala indican 1 cm. Las líneas y esferas añadidas corresponden a indicaciones de los autores acerca de la forma como se representó el sacro (Weaver y Hublin, 2009).

En un comentario hecho al artículo de Weaver y Hublin (2009), Robert Franciscus (2009) sostuvo que la presencia en el canal del parto de los neandertales de unas pautas evolutivas distintas a las de los humanos modernos es razonable, aunque dudó acerca de que pudiese explicarse por una adaptación al clima frío. La pelvis BSN49/P27 de Gona (Simpson *et al.,* 2008) procede de un enclave cálido, así que no puede obedecer a una adaptación al frío, pero también es ancha. La pelvis de Gona apoya, en opinión de Franciscus (2009), la idea del mantenimiento de una anchura considerable entre las crestas ilíacas a lo largo del camino evolutivo que condujo hasta los neandertales.

I) huesos púbicos femeninos de una longitud similar a la de los de los hombres pero más abiertos en el sentido coronal,
II) huesos púbicos de mayor tamaño anteroposterior.

Por razones que quizá tuviesen que ver con la adaptación a climas fríos, los huesos púbicos de las mujeres neandertales habrían seguido la tendencia (I), de acuerdo con Weaver y Hublin (2009), mientras que las de los humanos modernos habrían fijado la autapomorfia (II) (véase caja 5.30).

Más allá de los problemas inherentes al parto, el hecho de nacer con un cráneo inmaduro y, por tanto, con un cerebro sin completar obliga a un largo período de exterogestación o altricialidad secundaria —la etapa del crecimiento que se realiza fuera del útero materno. Ese hecho plantea una serie de cuestiones relacionadas con la manera de ser nuestra, de los humanos, que se derivan todas

ellas del nacimiento prematuro y el largo período de dependencia respecto del grupo impuestos por la bipedia. La comunicación, la diversidad de tradiciones culturales, el papel de los valores éticos y estéticos y, en general, el grado de socialización alcanzan en los homininos cotas altísimas. Lo que puede decirse de la manera como han evolucionado esos rasgos, y las especies a las que pueden atribuirse, son asuntos que irán abordándose en los capítulos correspondientes. Pues bien, ese universo de la humanidad procede de las exigencias impuestas por la bipedia al forzar a cambios anatómicos en el conjunto extremidades posteriores-pelvis. En cierto modo, hay que admitir que somos humanos porque somos bípedos mucho más allá de una mera operación taxonómica.

6. Un escenario para los homininos más antiguos

Plinio el Viejo, en el volumen VIII de su *Historia naturalis* —escrito en el siglo I antes de Jesucristo—, incluyó una frase que ha pasado a formar parte de los proverbios actuales: *Unde etiam vulgare Graeciae dictum semper aliquid novi Africam adferre*. De África siempre llega algo nuevo.

No sólo eran los griegos clásicos quienes así lo creían. Ya hemos repetido varias veces que existen pocas dudas acerca de que África fue la cuna de los homininos. Es admitido de manera muy amplia que la tribu Hominini surgió en ese continente y, dentro de él, son dos los enclaves que han suministrado los ejemplares más antiguos que se conocen: Chad, en África central, y el valle del Rift, en África del este.

Miles de kilómetros al sur, Sudáfrica es otra de las zonas claves en que se produjo una evolución, aunque algo posterior, de los homininos. Los yacimientos sudafricanos no son tan antiguos como los de África del este y central pero, al haber sido excavados con anterioridad, proporcionaron las primeras ideas acerca de cómo tuvo lugar la filogénesis de nuestro linaje. La posibilidad de establecer comparaciones entre los ejemplares sudafricanos de Chad y del Rift supone una ventaja para entender lo que fue la hominización aun cuando, en ocasiones, plantee algunos interrogantes.

1. Las dispersiones de población

La aparición de restos muy antiguos de homininos en zonas tan alejadas de África pone de manifiesto que desde su mismo origen los miembros del linaje humano llevaron a cabo desplazamientos notables. Éstos serían de muy largo alcance a finales del Plioceno, cuando los homininos salen del continente africano para ocupar Asia y, con posterioridad, Europa. ¿Cuáles son las razones que llevaron a que se produjesen semejantes dispersiones?

Jan van der Made y Ana Mateos (2010) han respondido a esa pregunta considerando el exceso de nacimientos que toda población sana produce respecto de los que son necesarios para reproducir el tamaño de inicio. Se trata, en realidad, del mismo punto de partida

Figura 6.1 Principales áreas africanas con yacimientos de homininos antiguos.

que utilizó Darwin para proponer el mecanismo de la selección natural. Nacen más individuos de los que logran reproducirse; una parte de ellos sobrevive, y otra, no, de manera que la selección natural se sustenta en la idea de la supervivencia de los individuos más aptos. En términos poblacionales, eso no supone que la población mantiene su número sino que suele producirse un incremento continuo hasta alcanzar la llamada capacidad de carga del ecosistema, el número máximo de individuos que los recursos disponibles permiten para cada nicho de población: el punto de equilibrio K. Como indicó Edward Wilson (1975), en una población cuya tasa de natalidad sea superior a la de mortalidad se producirá un crecimiento que, al principio, toma el aspecto de una curva exponencial. Pero al ir incrementando su número, los miembros de la población irán encontrándose con distintos problemas —agotamiento endocrino, dificultades para la nidificación, escasez de recursos alimenticios, aparición de enfermedades ligadas al hacinamiento— que conducen a que las tasas de natalidad (t_n) y mortalidad (t_m) se equilibren en el punto K.

El exceso de nacimientos que produce una tasa de natalidad superior a la de mortalidad puede recuperar el número de individuos cercano a K (véase caja 6.1) después de que un acontecimiento catastrófico haya mermado la población. Pero, en condiciones normales, el exceso de nacimientos supone que a medida que la población se acerca al nivel K se dará una presión migratoria de especial importancia en las fronteras del territorio ocupado.

Los principales factores que, dentro de un territorio concreto, determinan su capacidad

Caja 6.1 Capacidad de carga del territorio

La población correspondiente a ese punto de equilibrio se denomina capacidad de carga *(carrying capacity,* que suele representarse por la letra K) y es propia tanto de la especie en cuestión como de cada ecosistema que ocupa. Por lo general, todas las poblaciones alcanzan ese punto a través de una curva logística, con una primera etapa de crecimiento rápido —$t_n > t_m$— hasta que las tasas se equiparan alcanzándose K (figura 6.2). Si la población supera K —porque aumenta sus componentes más allá de ese punto o porque descienden los recursos del ecosistema—, entonces las tasas de natalidad y mortalidad se invierten —$t_m > t_n$—, con lo que el nivel K se restablece de forma rápida.

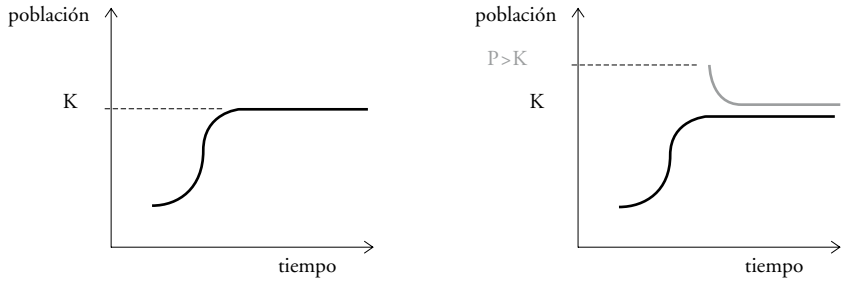


Figura 6.2 Izquierda: curva logística de incremento de la población hasta alcanzar la capacidad de carga K. Derecha: En gris, descenso de la población cuando ha superado el nivel K.

de carga K son climáticos. Jan van der Made (1992) los centró en temperatura y humedad, parámetros que tienden a establecer áreas —la mayoría de ellas en forma de cinturones este-oeste— a las que se ajusta la distribución de los animales. Los nichos de cada especie son muy sensibles a pequeños cambios que aparecen en la temperatura y humedad y conducen a dispersiones y contracciones rápidas y extensas. Para van der Made (1992), los ratios altos de dispersión en mamíferos —del orden de 10-25 km/año— podrían ser propios incluso de especies con tasas de reproducción bajas.

William Leonard y Marcia Robertson (2000) han propuesto un modelo ecomorfológico para interpretar las dispersiones a partir de las áreas de ocupación *(home range)* de los grupos humanos actuales de cazadores-recolectores y chimpancés. El resultado supone que el área de ocupación es entre 15 y 100 veces mayor en el caso humano: 23 hectáreas de los chimpancés frente a 1.330/2.600 de los cazadores-recolectores (Leonard y

Caja 6.2 *Home range*

El concepto de *home range* fue propuesto por Glynn Isaac como *home base* o *central base foraging model* basándolo precisamente en el contraste entre las poblaciones actuales de cazadores-recolectores y primates no humanos (Isaac, 1978b). La crítica y desarrollo de ese modelo fueron hechos por James Steele y John Gowlett (1994) prestando atención a cuestiones como la de competición intrasexual y «dispersión» de sexos como mecanismo para evitar los problemas de la consanguinidad en el *pool* genético. Pese a que se trata de cuestiones muy interesantes, nosotros limitamos aquí el concepto de «dispersión» al de procesos de migración que implican el movimiento de una parte significativa de las poblaciones, dejando de lado el caso de individuos que cambian de grupo por razones reproductivas.

Robertson, 2000). Ese hecho indica que los humanos realizan actividades de forrajeo y caza ocupando espacios mucho mayores que nuestros parientes más cercanos e implica, por tanto, una tendencia hacia la dispersión que justificaría la búsqueda de nuevos territorios.

La capacidad para ocupar nuevos espacios se expresa mediante el coeficiente de difusión *(D),* que liga la superficie invadida *(z),* el tiempo necesario para ocuparla *(t)* y la tasa de incremento de población *(r)*. La ecuación que relaciona esos parámetros (Antón, Leonard y Robertson, 2002) es:

$$D^{1/2} = z / (t) (2r^{1/2})$$

Ninguna de las variables necesarias para evaluar la eficiencia en la colonización de nuevos espacios puede medirse con seguridad en el registro fósil. Tanto el área ocupada como el tiempo empleado para la colonización dependen del hallazgo de unos pocos fósiles que ilustran como fogonazos esporádicos un proceso cuya imagen queda por necesidad incompleta. Y, desde luego, la tasa de incremento poblacional de cualquier taxón fósil está por completo fuera de nuestro alcance. El estudio de Susan Antón, William Leonard y Marcia Robertson (2002) del proceso de dispersión de *Homo erectus* —un proceso que veremos en detalle en próximos capítulos— obtuvo los parámetros por comparación con aquellos correspondientes a primates fósiles no humanos que han llevado a cabo dispersiones conocidas, tomando como referencia los primates actuales más cercanos a cada una de esas especies fósiles.

La expansión poblacional desde el Mioceno hasta el Pleistoceno no depende sólo de las características intrínsecas de la especie; existen variables exteriores que afectan a toda la fauna. Los procesos de migración de los homininos que les llevaron a ocupar Asia y, más tarde, Europa han sido vistos de manera general como un episodio más dentro de las dispersiones de los grandes mamíferos como son *Equus, Hippopotamus, Theropithecus, Xenocyon* o *Megantereon*. Una gran migración condujo a todos ellos fuera de África en el entorno de 1,8 m.a., y podría haber sido la causa de la salida de los homininos del continente (Brantingham, 1998; Martínez Navarro y Palmqvist, 1995; O'Regan *et al.,* 2011; Strait y Wood, 1999; Turner, 1992). Pero a la vez cabe preguntarse cuál es la razón de los movimientos poblacionales que afectan a la fauna en su conjunto.

2. Clima y biogeografía

La capacidad de carga del ecosistema depende de manera estrecha de las condiciones climáticas y biogeográficas, con cambios tectónicos tanto globales como locales, tendencia a la larga de enfriamiento planetario y episodios esporádicos de cambio climático con etapas cálidas y húmedas que se alternan con las áridas y frías (Trauth *et al.,* 2007). Todos esos factores están relacionados, porque el clima depende de las condiciones geográficas, pero la interrelación es dinámica: el paisaje cambia con el transcurso del tiempo.

La periodización concreta en el Rift ha sido estudiada por Martin Trauth y colaboradores (2007) por medio del análisis de los sedimentos lacustres, que permiten establecer la sucesión de períodos húmedos y áridos. El método es en especial interesante para poder concretar las condiciones climáticas que afectaron a las dispersiones de los homininos al menos por dos razones: porque las cuencas lacustres coinciden en muchos casos con los lugares de donde proceden los fósiles y porque es en los momentos en que la extensión de los lagos es mayor cuando se producen oportunidades migratorias. Aunque el concepto de «lago» merece ser matizado. Existen diferencias importantes en el ecosistema cuando se trata de pequeños lagos alcalinos de poca profundidad —los de mayor presencia temporal— o de lagos profundos y amplios. Estos últimos coinciden con tramos de clima húmedo y cálido. La tabla 6.1 indica, de nuevo mediante una secuencia temporal, las localidades en Etiopía (Afar), Kenia (Turkana, Rift central) y Tanzania más

Tabla 6.1 Localidades del Rift con episodios lacustres profundos —en negrita— y superficiales. Datos procedentes de Trauth *et al.* (2007)

m.a.	*Afar y Rift etiópico*	*Turkana y Omo*	*Rift central en Kenia y Tanzania*	*Sur de Kenia y Tanzania*
1,1-0,9			Olorgesailie	**Kariandusi** Natron
2,0-1,7	Konso Dik Hill Yager **Dal**	**Koobi Fora** **Shungura**	Olduvai	**Gicheru**
2,7-2,5		**Gadeb**		**Chemeron**
3,2-2,95	**Hadar**	**Allia**		
3,4-3,3	**Hadar**	**Lokochot**		
4,17-3,9	**Bodo**	Kanapoi Allia		
4,7-4,3	Gona			

significativas con presencia de homininos que cuentan con episodios lacustres —los lagos profundos aparecen en negrita.

La figura 6.3 incluye una síntesis del estudio de Trauth *et al.* (2007). En ella se relacionan, mediante una secuencia temporal, las transiciones climáticas globales, la presencia de lagos profundos y amplios en África del este y los principales acontecimientos en la evolución de los homininos.

Son varias las conclusiones que cabe sacar del trabajo de Trauth *et al.* (2007). En primer lugar, que los cambios climáticos globales coinciden con momentos en los que la evolución de los homininos pasa por episodios significativos. Los cambios globales indicados por Trauth *et al.* (2007) corresponden a la gran glaciación en torno a 2,5 m.a., al establecimiento a partir de los 2,0 m.a. de la «circulación de Walker» —estacionalidad durante el año que afecta, por ejemplo, al régimen de los monzones—, y a la «revolución del Pleistoceno Medio» —comienzo de las grandes glaciaciones— en el último millón de años.

Caja 6.3 Un origen propio para las sabanas del Rift

El episodio de cambio climático del Plioceno se sumó, en el Rift, a movimientos tectónicos que dieron a la cadena de fallas su forma actual. La cordillera que cierra el Rift por el oeste supone una barrera para las depresiones cargadas de nubes que proceden del océano Atlántico y marca, así, una frontera entre el bosque tropical y las tierras más secas de Levante. Como consecuencia de ambos fenómenos, el descenso de las temperaturas y el escudo climático, el Rift se cubrió de las sabanas que contemplamos en la actualidad.

Los distintos procesos glaciares de importancia para la evolución humana se verán más adelante, en el capítulo 15.

La rapidez del cambio climático producido por una glaciación lejos de la zona cubierta por los hielos podría explicarse por la modificación de las corrientes oceánicas. Tal hipótesis ha sido sugerida, mediante un modelo de simulación en computadora, por Andrey Ganopolski y Stephan Rahmstorf (2001).

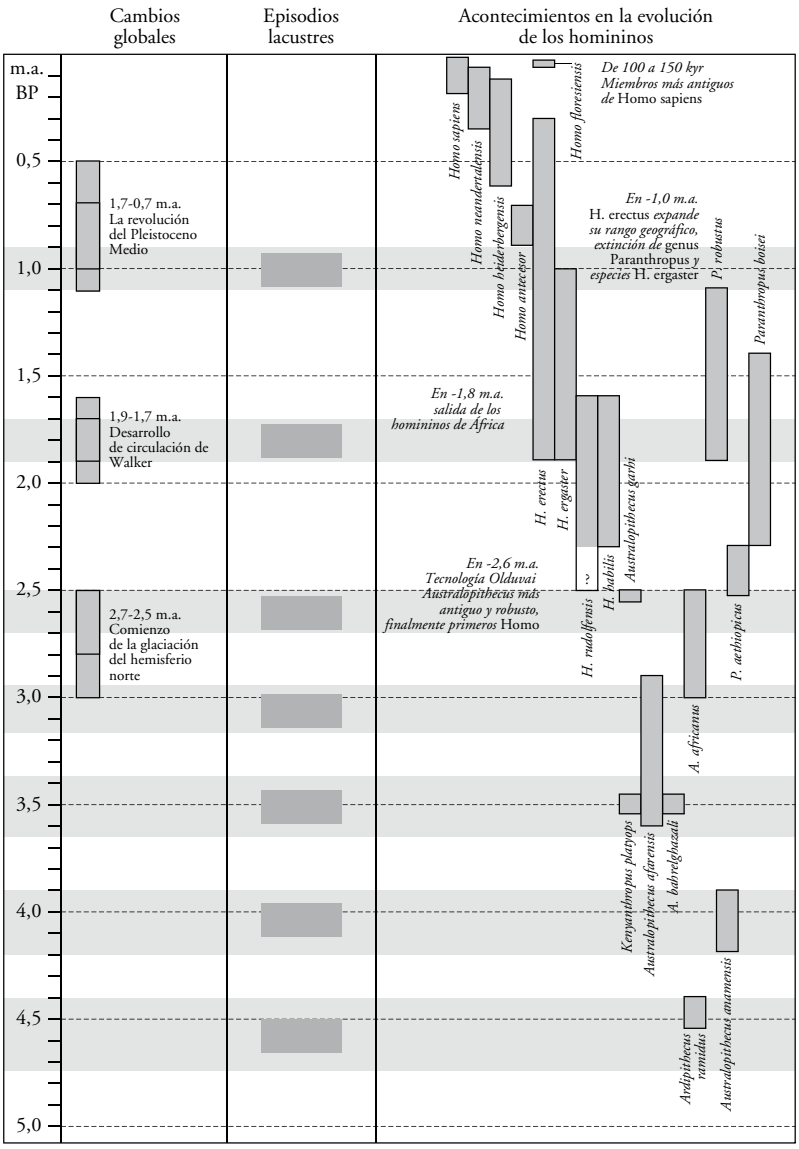


Figura 6.3 Correlación entre cambios climáticos globales, presencia de grandes lagos en África del este y episodios de la evolución de los homininos. Según Trauth *et al.* (2007), modificado.

Los cambios indicados coinciden con tres momentos de la evolución humana a los que nos referiremos en detalle más adelante: la aparición de los géneros *Paranthropus* y *Homo,* coincidente con la apertura de las grandes extensiones de sabana abierta en África (*c.* 2,5 m.a.), la salida de los homininos de África (*c.* 1,8 m.a.) y la extinción de los géneros humanos distintos a *Homo,* con expansión de este último por Eurasia.

3. La hipótesis de la adaptación a las sabanas abiertas

Como acabamos de indicar, la separación cladística de *Paranthropus* y *Homo* en el Plioceno coincide con un período de enfriamiento global del planeta que, en África, transforma las extensiones de bosques tropicales anteriores en sabanas y praderas abiertas. Esa coincidencia entre espacios abiertos y

evolución humana ha sido expuesta desde hace décadas mediante la hipótesis de la adaptación a las sabanas, sostenida por autores entre los que destacan Elizabeth Vrba (1980) y Phillip Tobias (1985a; 1991b). La hipótesis sostiene que no se trata de una simple correlación: el cambio ambiental del Plioceno fue el factor desencadenante que llevó a los homininos a dividirse en dos linajes. Muchos de los mamíferos de la sabana africana que aparecieron en el límite identificable entre el Mioceno y el Plioceno habrían surgido como respuesta a los grandes espacios abiertos. Forman la llamada fauna Villafranquiense. Los homininos serían unos de los mamíferos que aprovecharon los nuevos espacios abiertos; así, Elizabeth Vrba (1985) los consideró tanto «miembros fundadores» de la biota de la sabana africana como parte endémica de ella.

El momento de la transición climática puede datarse en Sudáfrica en el intervalo que va de 2,5 a 2,0 millones de años. Por lo que se refiere a África del este, existe también un cambio de vegetación indicado por la palinología (estudio del polen) en la zona sedimentaria de Omo de la Formación Shungura (Etiopía). En este caso, el intervalo puede medirse de manera mucho más precisa: entre 2,52 y 2,4 m.a. (Brown *et al.,* 1985). Anna Behrensmeyer y colaboradores (1997) documentaron que, en la cuenca del lago Turkana, entre el 58 y el 77% de las especies de mamíferos fueron reemplazadas en el intervalo que va desde 3,0 hasta 1,8 m.a. atrás. El tramo más significativo de cambio de fauna tuvo lugar después de los 2,5 m.a. René Bobe y Anna Kay Behrensmeyer (2004) confirmaron, mediante estudios faunísticos relativos a Omo, la gran transformación de hace 2,5 m.a.

Elizabeth Vrba (1974) ha sugerido cómo se habría producido la evolución de los primeros homininos en la sabana relacionando ese fenómeno con las evidencias que pueden extraerse de la propia evolución y adaptación de los bóvidos (familia Bovidae). Los bóvidos son los mamíferos grandes más numerosos entre los fósiles que aparecen en los yacimientos africanos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno, así que su presencia a lo largo del tiempo está muy bien documentada. Además, tanto los bóvidos como los homininos comparten una serie de rasgos notorios: grandes cuerpos, movilidad, alimentación herbívora (al menos en gran parte) y la condición de ser miembros endémicos de la sabana. Esas correlaciones hacen que los ritmos de especiación, de cambio morfológico y de extinción de los homininos coincidan con los de los antílopes (Vrba, 1974; 1984).

De acuerdo con Elizabeth Vrba, no estamos ante una simple correlación estadística. Se trata del resultado de una analogía ecológica amplia. De tal suerte, el estudio de las pautas evolutivas de los bóvidos (más fáciles de abordar, por la abundancia de fósiles) pudieron servir para generar hipótesis acerca de cómo fueron las propias pautas evolutivas de los homininos. Un estudio de la distribución de los bóvidos en dieciséis distintas áreas del África subsahariana, llevado a cabo mediante el análisis estadístico de correspondencia, le permitió a Vrba establecer ciertas pautas adaptativas por medio de la agrupación de los taxa de bóvidos obtenida a través de su presencia en biotas. Apareció así una asociación consistente del conjunto de dos tribus de bóvidos, Antilopini y Alcelaphini, con las sabanas abiertas (Vrba, 1985; el estu-

Caja 6.4 Fauna Villafranquiense

La fauna Villafranquiense se describió en función del conjunto de animales europeos que la forman, aunque también aparece en los demás continentes. Persistió a lo largo del Plioceno Superior tardío y el Pleistoceno Inferior, abarcando, por tanto, la transición de una edad a la otra.

Entre los mamíferos de la fauna Villafranquiense se encuentran los géneros *Ursus* (osos), *Elephas* (elefantes) e *Hypperion* (caballos); los grandes ungulados de la sabana y sus predadores, como son los *Crocuta* (hienas) y los *Smilodon* o *Homotherium* (tigres de dientes de sable).

dio original es de 1980). A partir de esa asociación demostrada, el registro fósil permite determinar qué tipo de vegetación existe en un determinado momento y un preciso lugar sin más que comprobar la presencia de «Antilopini + Alcelaphini». El paso siguiente de Vrba (1982) consistió en comprobar la presencia del conjunto de esas dos tribus de bóvidos en diferentes yacimientos de homininos, cosa que llevó a cabo en las localizaciones sudafricanas: Makapansgat, Sterkfontein, Taung, Kromdraai y Swartkrans. Dejando de lado el yacimiento de Kromdraai, con escasa presencia de bóvidos, el resultado indica una diferencia notable entre los miembros 3 de Makapansgat y 4 de Sterkfontein, con baja presencia de «Antilopini + Alcelaphini», y los miembros 5 de Sterkfontein y 1 de Swartkrans, donde son abundantes. De ser consistente la teoría de Vrba, eso supondría que la vegetación de los dos primeros yacimientos mencionados era la propia del bosque tropical, mientras que la de los dos últimos habría experimentado ya el cambio a la sabana abierta.

Por lo que se refiere a África, las zonas climáticas que vemos hoy se corresponden a grandes rasgos con las existentes desde finales del Mioceno aunque los cambios en su extensión quedaron sujetos a los procesos de enfriamiento y calentamiento de orden planetario que hemos mencionado. La situación correspondiente al Plioceno y Pleistoceno ha sido estudiada por distintos autores; la síntesis que sigue procede de Peter deMenocal (2004) y Jan van der Made (2011):

- Un cinturón árido se extiende desde el Sahara hasta Asia central (desierto de Gobi), prolongándose hacia el sur en África del este.
- Dicho cinturón incluye extensas zonas de sabana abierta y praderas, en especial a partir de la gran glaciación acaecida en el Plioceno, *c.* 2,5 m.a. atrás. Pero desde el Mioceno Inferior existen hábitats abiertos en lugares como Turquía.
- Al norte y al sur del cinturón árido aparecen zonas más húmedas de bosque cerrado, aunque las condiciones locales pueden llevar a la presencia de un mosaico de hábitats que incluye entornos abiertos y áridos entremezclados con otros cerrados y húmedos.
- Tomando en su conjunto la fauna africana y los registros paleoclimáticos, aparecen tres intervalos —2,9 a 2,4; 1,8 a 1,6 y 1,2 a 0,8 m.a.— en los que el clima sufre cambios hacia hábitats más abiertos y variados. A largo plazo, el registro fósil indica una mayor abundancia de taxa adaptados al clima árido.

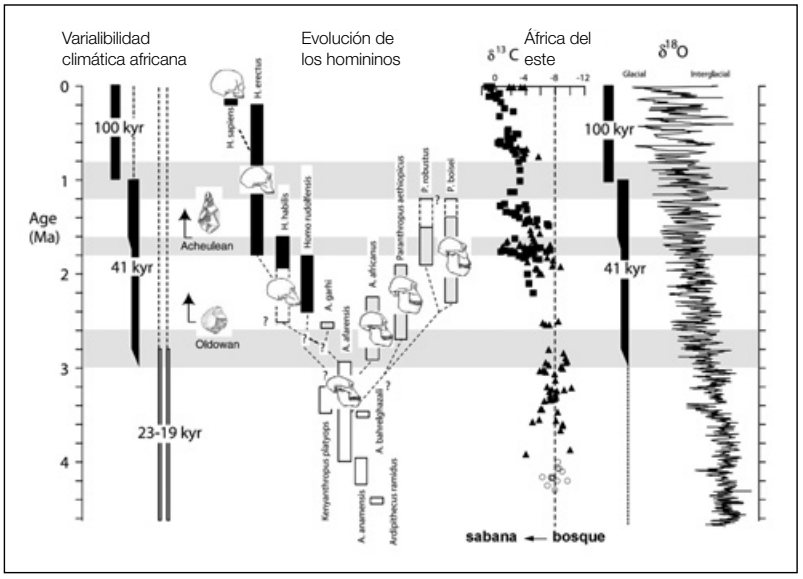


Figura 6.4 Diagrama de los acontecimientos climáticos y filogenéticos que acompañan la evolución de los homininos en los últimos 4,5 m.a. De izquierda a derecha, las columnas indican los lapsos temporales de las alternativas climáticas entre condición árida y húmeda, la secuencia cultural, los taxa de homininos, la transformación de los bosques cerrados en praderas abiertas y la sucesión de las condiciones glaciares/interglaciares indicada por la relación entre isótopos del oxígeno (véase capítulo 15) (DeMenocal, 2004).

En la figura 6.4 aparece un gráfico en el que se relacionan los ciclos de cambio climático, las tradiciones culturales, los procesos de especiación en los homininos, las transformaciones desde el bosque hasta la sabana abierta y los períodos glaciares e interglaciares.

El panorama puede resumirse como el propio de una tendencia a largo plazo hacia condiciones más áridas —puesta de manifiesto por la presencia en el registro fósil de una fauna con mayor abundancia de taxa adaptados al clima seco— pero dentro de una sucesión de ciclos muy cambiantes. Los períodos de ≈ 20.000 años de clima cálido y húmedo *versus* frío y árido que se suceden entre 4 y 3 m.a. pasan a ser de 40.000 años en el intervalo entre 3 y 1 m.a. y de 100.000 años a partir de entonces. A su vez, las alternativas climáticas se van extremando con diferencias mayores entre las condiciones glaciares e interglaciares.

Las dispersiones de los homininos supusieron casos particulares dentro de ese proceso dinámico en el que aparecen épocas con mayor facilidad para la migración y otras en las que la zona árida desde el Sahara al Gobi supone una barrera para los movimientos poblacionales. Ese obstáculo y los que presentan los mares y las cadenas de altas montañas establecen «corredores» por los que los homininos se adentraron en distintos momentos de su evolución.

Las condiciones geoclimáticas y ecológicas particulares las expondremos al tratar cada una de las dispersiones más importantes. Identificar cuáles fueron éstas obliga a describir, en primer lugar, el escenario de su evolución: los yacimientos fosilíferos en los que se han hallado los ejemplares capaces de indicarnos cómo fue el proceso filogenético de los homininos del Mioceno y el Plioceno.

4. Yacimientos en el valle del Rift

El valle del Rift es una larga y estrecha depresión de fractura, rodeada de fallas y con numerosa presencia de volcanes, que se extiende a lo largo de cerca de 5.000 km desde el sur de Turquía hasta Malawi, pasando África del este y Mozambique. Se formó hace unos 30 m.a., en el Oligoceno, a causa del movimiento de separación de las placas tectónicas africana y arábiga. Desde el punto de vista geológico, el valle del Jordán y Siria forman parte del Rift.

El Rift de África del este está compuesto por una sucesión discontinua de valles que corren, a lo largo de 3.000 kilómetros, desde la región del Afar (Etiopía) al norte, hasta el sur de Malawi (véase figura 6.5).

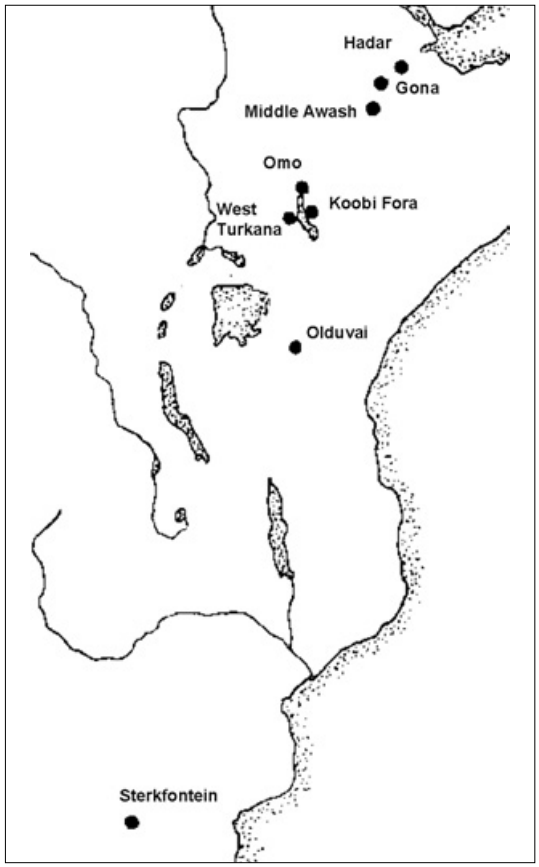


Figura 6.5 Principales zonas fosilíferas del Rift con yacimientos mencionados en este libro. Se incluye también en el mapa la situación del yacimiento de Sterkfontein (Sudáfrica) con el fin de ilustrar la distancia existente entre las zonas que han suministrado homininos fósiles en el Rift y Sudáfrica. Mapa de Plummer (2004), modificado.

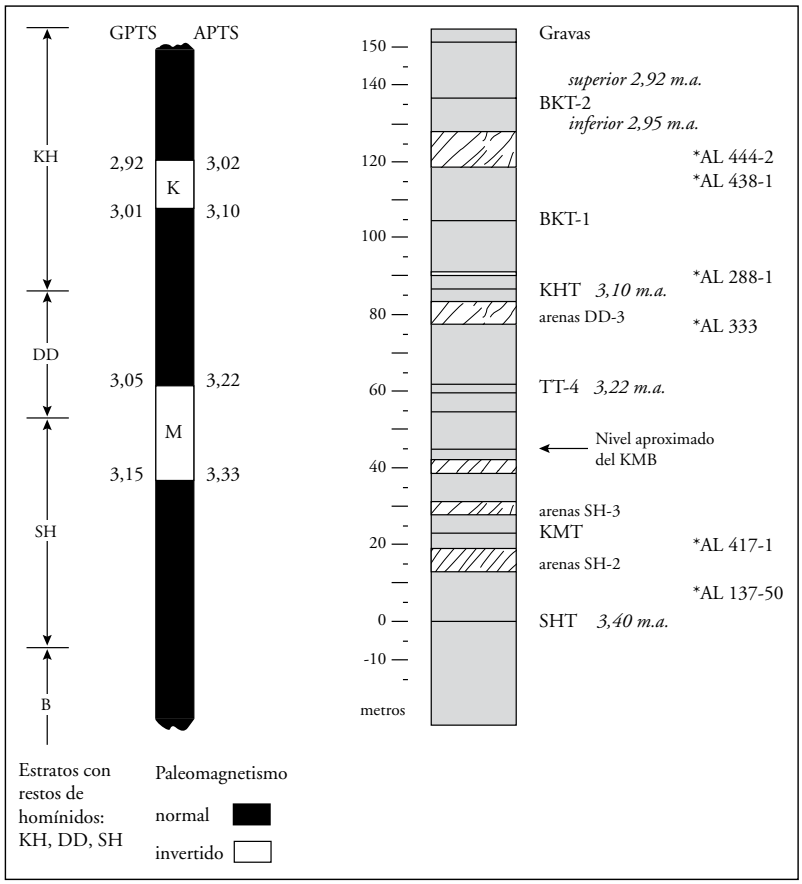


Figura 6.6 Miembros Kada Hadar, KH, Denen Dora, DD, y Sidi Hakoma, SH, de la Formación Hadar (Walter y Aronson, 1993).

4.1 Región de Hadar

Formación Hadar. De norte a sur (véase figura 6.5), la primera zona fosilífera de importancia es la de Hadar. La Formación Hadar está situada en el triángulo de Afar, una región desértica extensa alrededor del río Awash, a unos 300 kilómetros al nordeste de Addis Abeba, la capital de Etiopía. La zona de los yacimientos que nos interesan abarca más de 60 kilómetros cuadrados en los que entre 1972 y 1977 se llevaron a cabo intensos trabajos de paleontología por parte de la International Afar Research Expedition organizada por Maurice Taieb. La investigación paleontológica suministró numerosos restos de mamíferos del Plioceno (elefantes, cerdos, monos cercopitecos; hasta 6.000 ejemplares de 73 especies) en un excelente estado de conservación (Johanson y Taieb, 1976; Johanson y White, 1979; Taieb *et al.,* 1976). Por el contrario, la datación de los restos fue un tanto problemática debido a la historia geológica de los terrenos. Hadar es una zona con numerosos barrancos entrecruzados, fallas y cabalgamientos, por lo que las correlaciones de los estratos no son nada evidentes.

Con el fin de dar una visión lo más clara posible, nos limitaremos a plantear la cronología de los tres miembros de la Formación Hadar en los que existen restos de homininos por encima del miembro basal estéril. Se trata de Kada Hadar (KH), Denen Dora (DD) y Sidi Hakoma (SH), mencionados por orden de antigüedad creciente (véase figura 6.6).

El conjunto de los tres miembros, KH, DD y SH, tiene una potencia de unos 180-

280 metros de depósitos sedimentarios, según las zonas. Los sedimentos son de origen lacustre, ribereño —de orillas del lago— y fluvial, entremezclados con tobas volcánicas (Taieb *et al.,* 1976). Los restos de homininos se concentran en tres principales grupos: uno en la zona inferior del Miembro Sidi Hakoma, otro en la de transición entre Denen Dora y Kada Hadar, y el tercero en la parte superior de este último miembro.

Fundándose en evidencias geocronológicas, paleomagnéticas y bioestratigráficas, Aronson y cols. (1977) dieron unas fechas de entre 2,6 y 3,3 m.a. a los miembros de la Formación Hadar que se encuentran por encima del miembro basal. Robert Walter y James Aronson (1982; 1993) llevaron a cabo revisiones posteriores pero, como indicaron estos autores, sólo los depósitos BKT-2, en la mitad superior de Kada Hadar y estratigráficamente por encima de todos los niveles que contienen restos de *Australopithecus,* se han podido datar mediante el sistema convencional del K/Ar (potasio/argón) dando una edad entre 2,8 y 3,1 m.a. La mayoría de los demás terrenos volcánicos presenta problemas a la hora de la datación. No obstante, y gracias al uso de la técnica del $^{40}Ar/^{39}Ar$, Walter y Aronson (1993) consiguieron establecer de forma directa la edad de la toba Sidi Hakoma (SHT), a la que dieron 3,4 m.a. La revisión llevada a cabo por William Kimbel *et al.* (1996) para establecer la edad de los depósitos BKT-3, en el extremo superior de Kada Hadar, confirmó estas últimas fechas proporcionando una estratigrafía muy completa de los tres miembros que contienen restos de homininos en el yacimiento. Gracias a estos trabajos, los hallazgos de Hadar se encuentran datados con bastante precisión.

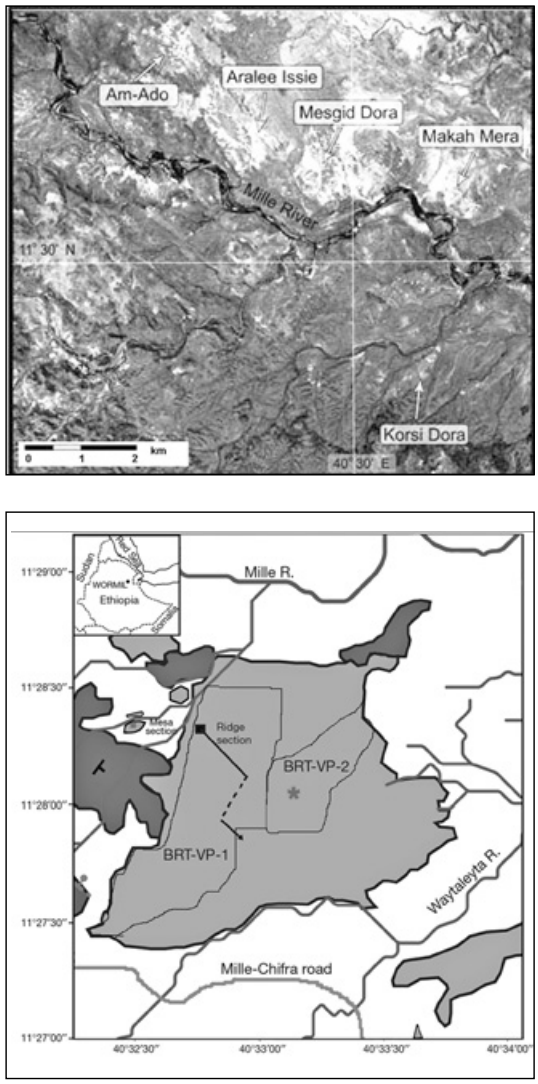


Figura 6.7 Localidades de Mille (Etiopía) con fósiles de homininos. Arriba: emplazamiento de Am-Ado, Aralee Issie, Mesgid Dora, Makah Mera y Korsi Dora (Haile-Selassie, Latimer *et al.,* 2010, *Proc. Nat. Ac. of Sc.,* Inf.). Abajo: localidad de Burtele, con la zona BRT-VP-2 en la que se encontró el pie BRT-VP-2/73. (Haile-Selassie *et al.,* 2012).

Dikika. El yacimiento de Dikika pertenece parcialmente al miembro basal de la Formación Hadar (con más de 3,4 m.a., por tanto) (Z. Alemseged *et al.,* 2005); otra parte corresponde al Miembro Sidi Hakoma (Alemseged *et al.,* 2006). Se han encontrado en Dikika restos de homininos y huesos con marcas de haber sido objeto de manipulación con piedras. El estudio estratigráfico de los terrenos en que se hallaron estos últimos dio una edad superior a 3,39 m.a. (McPherron *et al.,* 2010).

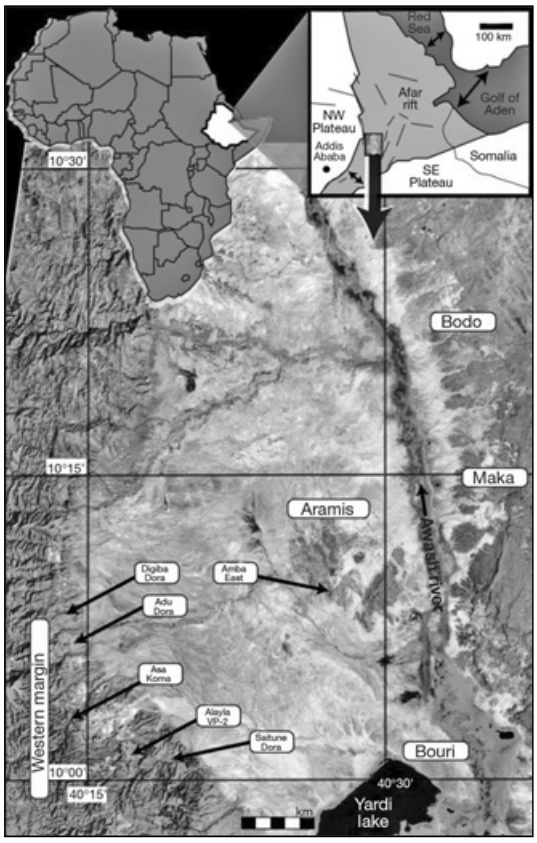


Figura 6.8 Principales yacimientos de Middle Awash (Etiopía): Amba East, Formación Sagantole. Digiba Dora, Adu Dora, Asa Koma, Alayla y Saitune Dora, Formación Adu Asa. Aramis, Formación Sagantole. Hata, Formación Bouri. Maka, Formación Bouri. Maka, Formación Matabaietu. Bodo, Formación Weahietu. Mapa de WoldeGabriel *et al.* (2001).

Woranso-Mille. El yacimiento de Woranso-Mille es una de las áreas fosilíferas que forman parte del WORMILPRP (Woranso-Mille Paleontological Research Project). Está situado en la parte occidental del centro de la depresión Afar (Etiopía) y los terrenos han sido atribuidos a la formación Hadar, aunque con sospechas acerca de que puedan pertenecer a una nueva formación sin nombre de momento (Deino *et al.,* 2010).

Cinco distintas localidades de Woranso-Mille (véase figura 6.7) han suministrado fósiles de homininos. Las cuatro primeras, Am-Ado (AMA), Aralee Issie (ARI), Mesgid Dora (MSD) y Makah Mera (MKM), forman depósitos sedimentarios comprendidos entre la toba volcánica Kilaytoli y la capa basáltica WM-W-1 datadas mediante radiometría $^{40}Ar/^{39}Ar$ en 3,570 ± 0,014 y 3,82 ± 0,18 m.a. (Haile-Selassie, Saylor *et al.,* 2010) y en ellas han aparecido materiales dentales. En la localidad de Korsi Dora (KSD), aunque dentro de un bloque, KSD-VP-1, aislado por una falla que impidió relacionarlo con el resto de la zona, fue descubierto un esqueleto parcial. Mediante paleomagnetismo y radiometría $^{40}Ar/^{39}Ar$ se concedió al bloque KSD-VP-1 una edad de 3,60/3,58 m.a. (Haile-Selassie, Latimer *et al.,* 2010).

Por fin, de la localidad de Burtele, situada más al sur de las anteriores, procede un pie parcial con una edad estimada en *c.* 3,4 m.a. (Haile-Selassie *et al.,* 2012). Los ejemplares de Woranso-Mille serán descritos en el capítulo 8, y sus relaciones evolutivas, en el 11.

4.2 Región de Middle Awash

Situada en la parte meridional del triángulo que constituye el Rift de Afar, es decir, entre Hadar —más al norte— y Omo —al sur—, se encuentra la zona de Middle Awash (Etiopía), un área amplia que, a principios del siglo XXI, había proporcionado más de 10.000 fósiles entre los que se encuentran homininos tan señalados como los *Ardipithecus*. Todas las formaciones indicadas han sido datadas por los métodos de $^{40}Ar/^{39}Ar$ y paleomagnetismo.

Forman parte de Middle Awash las siguientes formaciones de las que proceden homininos examinados en este libro:

Formación Adu Asa, con los miembros:

- Digiba Dora, Adu Dora, Asa Koma, Alayla y Saitune Dora. De ellos, el que ha suministrado los homininos más antiguos es Asa Koma (5,57-5,54 m.a. *Ardipithecus kadabba,* capítulo 7) (WoldeGabriel *et al.,* 2001).

Formación Sagantole, con los miembros:
- Kuseralee —yacimiento Amba East—, de la Lower Sagantole Formation (>5,2 m.a., *Ardipithecus kadabba,* capítulo 7) (WoldeGabriel *et al.,* 2001).
- Aramis (4,419-4,416 m.a., *Ardipithecus ramidus,* capítulo 7) (WoldeGabriel *et al.,* 2009).
- Adgantole (4,2-4,1 m.a., *Australopithecus anamensis,* capítulo 8) (White *et al.,* 2006).

Formación Matabaietu, con los miembros:
- Yacimiento Maka— (3,40-3,39 m.a., *Australopithecus afarensis,* capítulo 8) (White *et al.,* 1993).

Formación Bouri (véase figura 6.8), con los miembros:
- Hatayae («Hata») (2,5 m.a., *Australopithecus garhi,* capítulo 8) (de Heinzelin *et al.,* 1999) (Asfaw *et al.,* 1999).
- Dakanihylo («Daka») (base del miembro, 1,042 ± 0,009 m.a., $^{40}Ar/^{40}Ar$; el miembro entero tiene polaridad magnética invertida, lo que supone un mínimo ≈0,8 m.a. *Homo ergaster,* capítulo 14) (Asfaw *et al.,* 2002).

Formación Weahietu, con los miembros:
- Miembro Bodo (≈0,6 m.a., *H. ergaster* / *sapiens* «arcaico», capítulos 14 y 15) (Clark *et al.,* 1994).

La correlación entre los estratos de dos formaciones distintas es siempre difícil de realizar. Incluso si se da la circunstancia afortunada de que existan tobas volcánicas comunes —como es el caso de Tulu Bor, en la región de Turkana que veremos de inmediato—, la estratigrafía comparada puede llegar a ser inalcanzable. Pero una región fosilífera situada al sur de la depresión de Afar, Omo, ha servido de referencia, gracias a su estructura geológica, para poder correlacionar miembros pertenecientes a otras localidades.

4.3 Región de Omo

La zona sedimentaria de Omo se encuentra situada en el extremo más meridional del valle del río que lleva el mismo nombre, en Etiopía, justo al norte del lago Turkana de cuyo basamento geológico forma una continuación (véase figura 6.9). Los primeros restos fósiles de vertebrados de Omo aparecieron en 1902, pero fue la expedición de Camille Arambourg de 1932-1933 la que se hizo con una ingente cantidad de restos: hasta cuatro toneladas (Coppens, 1980).

Los depósitos sedimentarios del valle inferior de Omo constituyen una depresión tectónica que prolonga, hacia el norte, el basamento del lago Turkana. Se despliegan en la región hasta ocho formaciones diferentes, de las que tres, Shungura, Usno y Kibish, han proporcionado restos de homininos de los que los más notables, pertenecientes al taxón *P. boisei* (≈2,2 m.a.; capítulo 9), proceden de la primera de ellas. Será la única que describiremos aquí.

La Formación Shungura aflora en la orilla derecha del río Omo en una extensión de unos 200 kilómetros cuadrados y tiene una impresionante potencia de más de 850 metros. Es ideal para establecer cronoestratigrafías por la continuidad perfecta de la sedimentación y la presencia de numerosas tobas volcánicas (Coppens, 1978a; 1978b). A partir del miembro basal, se distinguen los miembros A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K y L, del más antiguo al más moderno, que proporcionan una excelente secuencia sedimentaria desde algo más de tres millones de años a algo menos de uno (véase figura 6.10). De tal suerte, la Formación Shungura sirve de horizonte de referencia para la correlación de los demás yacimientos próximos. Teniendo en cuenta que el de Lothagam Hill, cerca de la orilla izquierda del lago Turkana, contiene una sucesión de estratos que va desde los más antiguos que se encuentran en Omo hasta unos 5,5 m.a. (Patterson, Behrensmeyer y Sill, 1970), la estratigrafía del Plioceno en la zona queda completa respecto de un largo lapso de tiempo.

Incluso contando con referencias geológicas comparables, la correlación de los yacimientos es, a menudo, como decíamos antes, difícil de establecer. Pero la presencia en

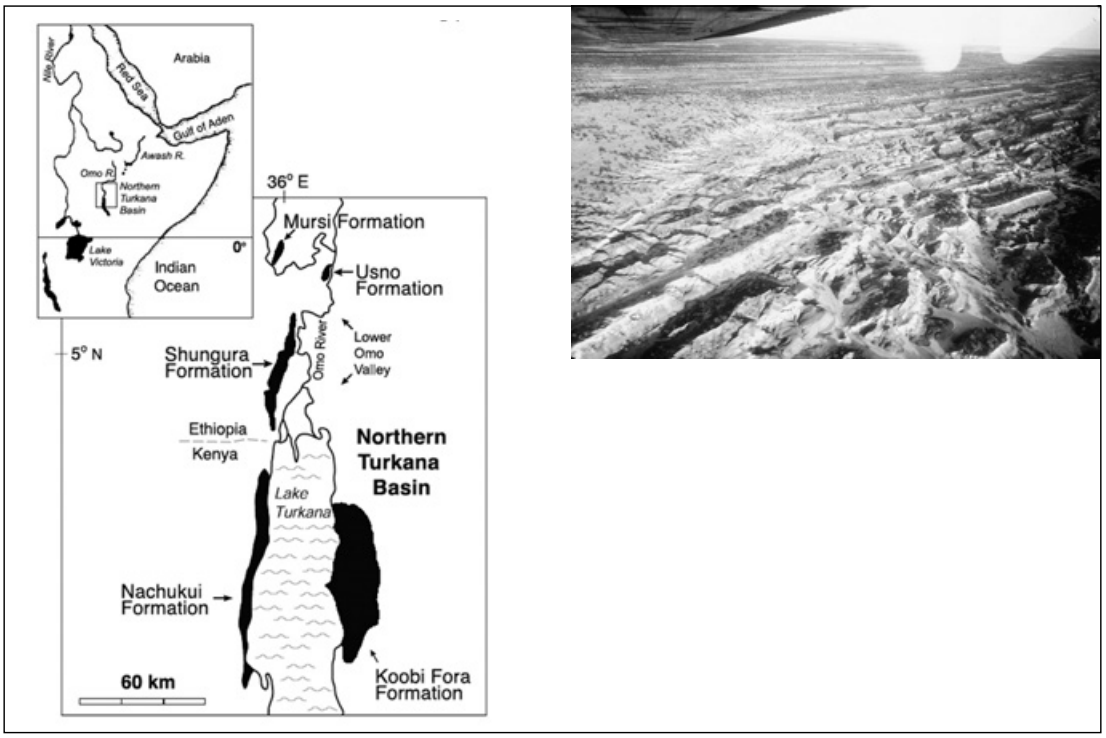


Figura 6.9 Izquierda: mapa de la zona sedimentaria del valle Omo (Bobe y Behrensmeyer, 2004). Derecha: vista aérea de la Formación Shungura (valle del Omo, Etiopía) (Fuente: http://www.indiana.edu/~origins/images/ShunguraFM.jpg).

Shungura de una gran riqueza fosilífera le permitió a Yves Coppens definir una serie de zonas basada en la asociación de grandes mamíferos que facilita la tarea comparativa de las faunas (Coppens, 1972; Coppens y Howell, 1976). La zonificación de Omo establece tres tipos diferentes de asociación faunística. La primera, Omo 1, se extiende desde el miembro basal a la cumbre del Miembro C (3,2-2,4 m.a.). La segunda, Omo 2, va de la base del Miembro C a la cumbre del G (2,6-1,8 m.a.). La tercera, Omo 3, desde la base del Miembro G a la cumbre de la formación (2,0-1,0 m.a.) (Coppens, 1978b).

Gracias a sucesivas reinterpretaciones de las edades de las tobas volcánicas y al uso del paleomagnetismo, ha sido posible llevar a cabo una correlación muy detallada entre los basamentos de Turkana y Omo. Hoy puede darse por razonable una secuencia de toda esa zona de África del este compatible con los datos de la bioestratigrafía y la magnetoestratigrafía aunque, claro está, con algunas dudas acerca de la situación de los límites entre los diferentes miembros de las diversas formaciones (Feibel, Brown y McDougall, 1989; Howell, Haesaerts y de Heinzelin, 1987). Nos referiremos a una de ellas, la Wehaietu —de la que proceden ejemplares atribuidos al *Homo erectus* africano—, en el capítulo 18.

Formación Gadeb. La Formación Gadeb está situada en la meseta sudeste de Etiopía, a una altura de 2.300-2.400 metros. Al pertenecer a la cuenca del paleolago Gadeb, sus sedimentos contienen diatomitas, limos y arcillas con arenas y cenizas intercaladas. Inmediatamente por encima se encuentra la Formación Adaba, de origen volcánico, con intrusiones de ignimbrita que coronan la secuencia la-

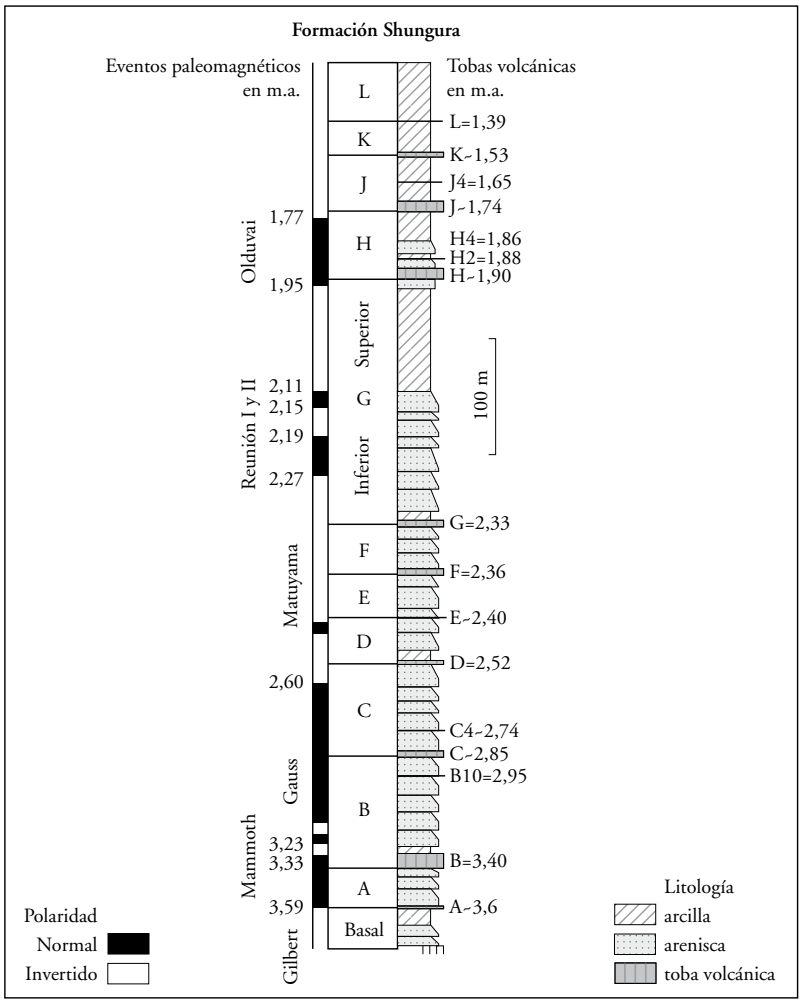


Figura 6.10 Estratigrafía de la Formación Shungura (Bobe y Behrensmeyer, 2004).

custre datadas en 2,35 m.a. Más arriba aparece la Formación Mio Goro, que cuenta con una base de pumita (piedra pómez) de 1,45 m.a. (ambas dataciones por el método K/Ar) (Eberz, Williams y Williams, 1988) y continúa con depósitos de nuevo sedimentarios pero de origen fluvial. Gadeb ha proporcionado herramientas de los modos 1 y 2 e indicios de uso de fuego (capítulo 12). Los restos arqueológicos pertenecen por completo a los depósitos fluviales de la Formación Mio Goro y, con la excepción de la localidad Gadeb 2A, su edad está comprendida entre 1,45 m.a. (fecha de las intrusiones pumáceas) y 0,7 m.a. (edad obtenida por paleomagnetismo) (de la Torre, 2011). Gadeb 2A, el depósito más antiguo con herramientas líticas, se encuentra embebido en un flujo de lodos con intrusiones volcánicas datadas en 1,48 m.a. (De la Torre, 2011).

Formación Konso. En Etiopía, situada al levante de la región de Omo y formando parte de la cuenca del Lecho Turkana se encuentra la Formación Konso, que cuenta con una potencia sedimentaria de más de 200 metros y en la que se distinguen los miembros Surobo, Turoha, Kayle y Karat (Katoh *et al.,* 2000).

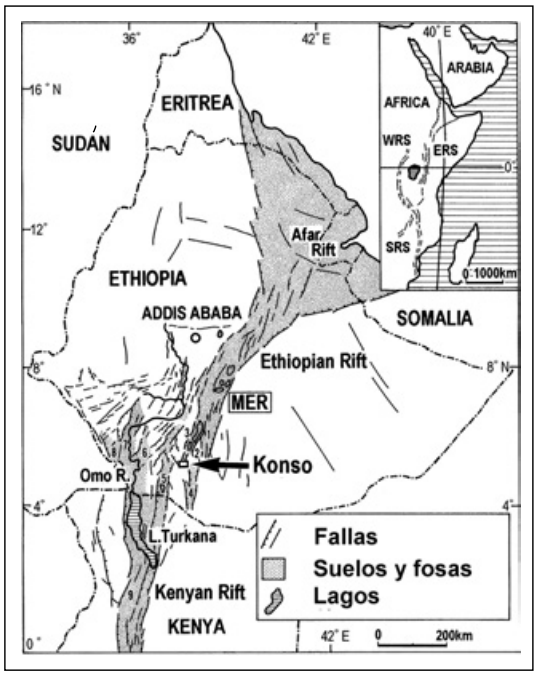


Figura 6.11 Emplazamiento de la Formación Konso (Konso-Gardula).

Hasta 21 localidades fosilíferas, cuya edad se ha establecido mediante radiometría, estratigrafía y correlación, han suministrado ejemplares humanos.

Las localidades en las que han aparecido homininos son KGA10, Miembro Kayle (Suwa *et al.,* 1997), *P. boisei* (capítulo 9); KGA4, 7, 8, 10, 11 y 12, miembros Kayle y Karat, *Homo ergaster* (Suwa *et al.,* 2007) (capítulo 14).

Las fechas correspondientes a dichos miembros han sido establecidas con arreglo al método $^{40}Ar/^{39}Ar$ de la siguiente forma:

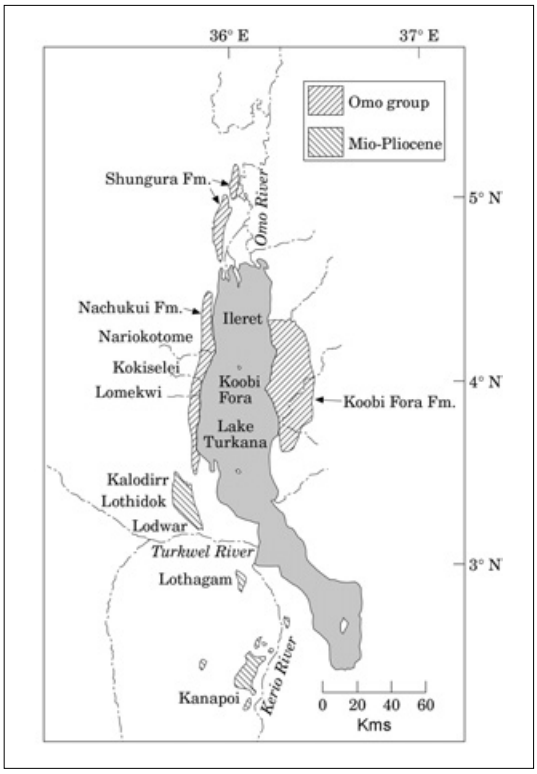
- Kayle, la toba *Kayle Tuff* 2, situada en la parte media del miembro, ha sido datada en 1,72 ± 0,03 m.a.
- Karat, la toba BWT *(Bright White Tuff),* en el nivel medio del Miembro Karat, tiene una edad de 1,40 ± 0,02 m.a., equivalente a *Chari Tuff* de Koobi Fora (Katoh *et al.,* 2000).

4.4 Región del lago Turkana

Las dos orillas de lago Turkana cuentan con zonas fosilíferas de gran interés de cara a establecer las pautas de la evolución humana durante el Plio-Pleistoceno. Son las de la Formación Koobi Fora —East Rudolf, en la época colonial—, en la orilla de levante, y la zona de West Turkana, con la Formación Nachukui, en la de poniente (véase figura 6.12).

Ningún lugar de África del este ha proporcionado tantos homininos como Koobi Fora. A lo largo de la década de 1970 aparecieron allí hasta 5.000 ejemplares, entre los que se encuentran algunos cráneos bastante bien conservados y, desde entonces, los hallazgos han sido continuos —el último de ellos, por el momento, los materiales faciales y mandibulares KNM-ER 62000, 60000 y 62003 (M. G. Leakey *et al.,* 2012). Semejante tesoro paleontológico estuvo vinculado desde sus inicios a un miembro de la familia Leakey: Richard Leakey, hijo de Mary y Louis (a los que nos referiremos más adelante).

La incorporación al campo de la paleontología humana de los yacimientos del lago Turkana (conocido como lago Rudolf durante la colonización británica) fue, de acuerdo con la versión de Richard Leakey (1981), fruto del azar. Al sobrevolar la zona en el curso de un viaje a Nairobi que se desvió a causa de una tormenta, Richard Leakey adivinó la presencia de areniscas susceptibles de contener fósiles allí donde se creía que sólo había terrenos volcánicos. Con una subvención concedida por la *National Geographic,* y bajo los auspicios del National Museum de Kenia, Richard Leakey montó a partir de 1968 sus propias expediciones a la zona. Muy pronto los hallazgos se multiplicaron. La península de Koobi Fora, en la orilla de levante del lago (véase figura 6.12), se mostró en especial fértil aunque con ciertos inconvenientes. La severidad del clima, desértico y con avenidas de agua esporádicas y tumultuosas, provocaba en Koobi Fora la exposición espontánea al aire libre de los fósiles que, por otra parte, desaparecían muy deprisa si no eran recolectados de inmediato.



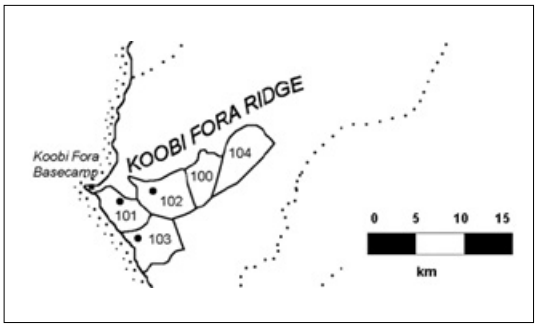


Figura 6.12 Izquierda: cuenca del lago Turkana con a situación de las formaciones Koobi Fora (indicada con una flecha) y Nachukui. Al norte del lago se sitúa la Formación Shungura de Omo (mapa de Brown, Brown y Walker, 2001). Derecha: Áreas 100 a 104 de recolección de fósiles de Koobi Fora. Los círculos negros de las áreas indican las localidades 101-105, 102-111 y 103-105 que en conjunto forman la sección-tipo del Miembro KBS (Lepre y Kent, 2010).

Formación Koobi Fora. La Formación Koobi Fora está formada por ocho miembros que toman el nombre de la toba volcánica (véase figura 6.13) sobre la que se encuentran. Entre ellos nos interesan en especial los miembros Okote, KBS y Upper Burgi, de los que proceden los ejemplares de homininos que tomamos en cuenta en este libro:

- Miembro Okote (<1,6 m.a., *P. boisei;* capítulo 9).
- Miembro KBS (≈1,6/1,7 m.a., *P. boisei;* capítulo 9; *H. habilis;* capítulo 10; *H. ergaster;* capítulo 14).
- Miembro Upper Burgi (≈1,9 m.a., *P. boisei;* capítulo 9; *H. habilis, H. rudolfensis*; capítulo 10).

La edad de la toba KBS de Koobi Fora —que separa los miembros KBS y Upper Burgi— ha sido objeto de uno de los debates más prolongados e intensos de la paleoantro-

Caja 6.5 Edad de los fósiles de Koobi Fora

El hallazgo de los fósiles en la superficie del terreno en Koobi Fora, extraídos de los sedimentos por las corrientes de agua, puede plantear dudas acerca de cuáles son los depósitos de los que proceden. No hay referencias estratigráficas fiables. Sin embargo, la disposición de los sedimentos en la zona es prácticamente horizontal, y las gargantas de erosión en las que aparecen los fósiles no son muy profundas. Así que, incluso dando por supuesto que pueden proceder de terrenos algo alejados del lugar en el que se encontraron, los errores de datación atribuibles a esta circunstancia son pequeños. Los terrenos próximos suelen pertenecer al mismo estrato sedimentario (Walker, 1981).

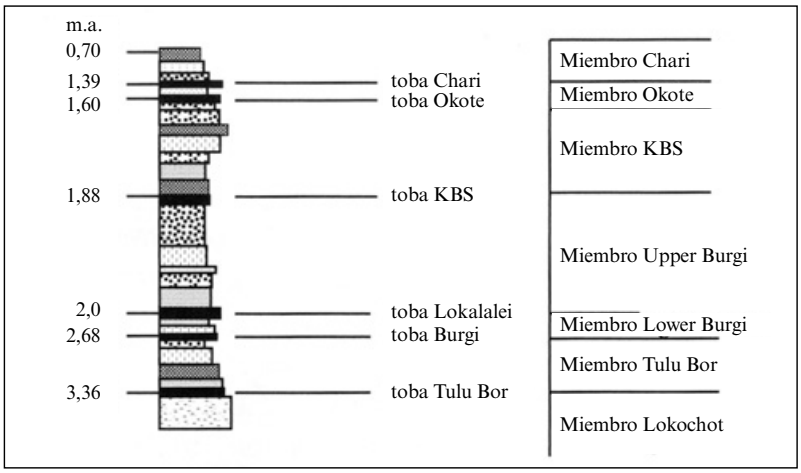


Figura 6.13 Estratigrafía de Koobi Fora (Ilustración de http://www.mc.maricopa.edu/dept/d10/asb/anthro2003/origins/koobi/koobi3.html).

pología desde que, en terrenos situados inmediatamente por debajo de la toba, apareció un ejemplar, el KNM-ER 1470, de cuya antigüedad aceptada dependía en buena medida el modelo de evolución humana existente en las décadas de 1970 y 1980.

En 1969 Kay Behrensmeyer descubrió un manto de cenizas volcánicas con útiles de piedra y huesos fosilizados de hipopótamo engastados en él al que dio el nombre de *Kay Behrensmeyer Site* (KBS). La interpretación tafonómica sugirió que un grupo de homininos había descuartizado el animal *in situ.* Como es lógico, ni los útiles ni los fósiles podían formar parte de las cenizas. El manto contenía entremezcladas capas de distintos depósitos tanto sedimentarios como volcánicos. No es raro, por tanto, que surgieran dificultades para la datación correcta del terreno. Una excelente síntesis de dichas dificultades, que hemos seguido nosotros en parte aquí, se encuentra en MacRae, 1998.

La primera datación de la muestra de KBS fue de 200 millones de años, un claro indicio de la contaminación con sedimentos antiguos. Una segunda datación de Frank Fitch y John Miller (1970) dio como resultado 2,61 ± 0,26 m.a. Esa fecha, reducida después a 2,42 m.a. (Fitch, Hooker y Miller, 1976), constituyó la «edad oficial» de la toba KBS pese a que hasta 41 mediciones posteriores dieron datos muy dispersos, entre 223 y 0,91 m.a. (Lewin, 1987).

Las dudas acerca de los resultados radiométricos se aclararon algo al poder establecer una correlación, mediante el estudio de elementos-traza, entre la toba KBS de Koobi Fora y la toba H2 de Shungura, bien datada en 1,8 m.a. (Cerling *et al.,* 1979). Estudios independientes que llevaron a cabo Ian McDougall y colaboradores obtuvieron edades superiores, de 1,89 ± 0,01 m.a. por el método K/Ar (McDougall *et*

Caja 6.6 La edad de KNM-ER 1470

En la descripción del fósil, Richard Leakey (1973a) sostuvo que la datación de la toba KBS, bajo la que se había encontrado el ejemplar, había sido fijada con seguridad en 2,6 m.a. Al cráneo en sí, hallado por debajo de KBS, le asignó Leakey una edad probable de 2,9 m.a. Si la estimación de la edad de KNM-ER 1470, de 2,9 m.a., fuese correcta se daba una discrepancia notable, de cerca de 500.000 años, en la edad de la fauna semejante de Hadar (Etiopía) y Koobi Fora (Kenia; Maglio, 1972). Basil Cooke (1976), un especialista de talla mundial en materia de suidos fósiles, tras el examen comparativo de los fósiles de cerdos en ambos yacimientos, advirtió acerca de la necesidad de revisar las cifras dadas a la toba KBS concediéndole tentativamente un máximo de 2,0 m.a.

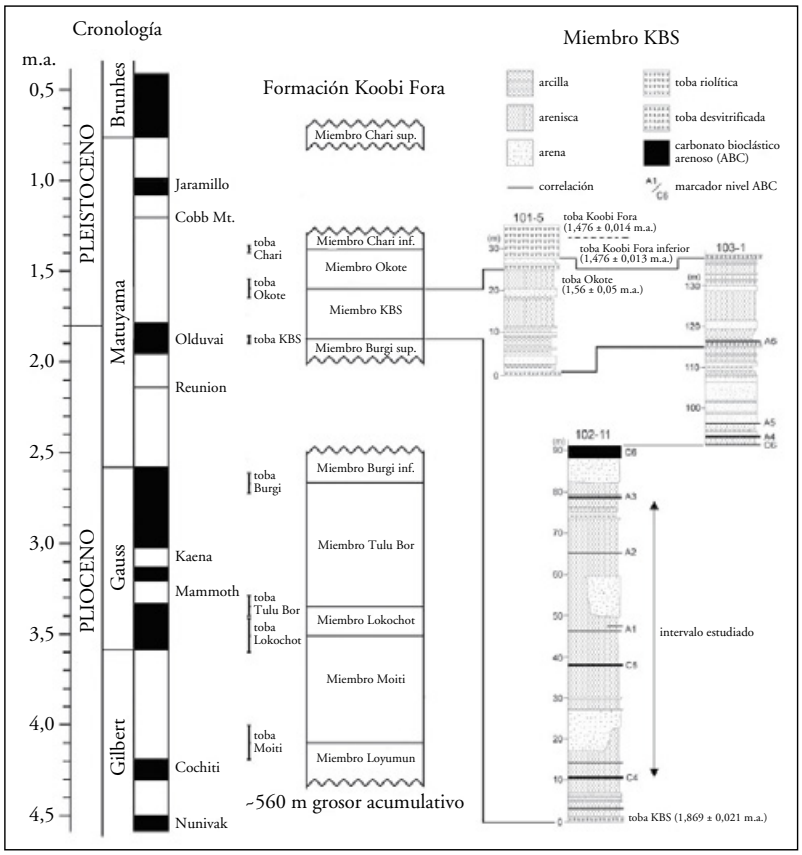


Figura 6.14 Contexto estratigráfico y cronología radioisotópica del Miembro KBS de la Formación Koobi Fora (Lepre y Kent, 2010).

al., 1980) y 1,88 ± 0,02 m.a. por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ (McDougall, 1985). Ian McDougall y Francis Brown (2006) llevaron a cabo más tarde un análisis pormenorizado de 15 tefras volcánicas situadas entre las tobas KBS y Chari otorgando edades de 1,869 ± 0,021 m.a. a la KBS y 1,383 ± 0,028 m.a. a Chari. Tomaremos, pues, 1,8 m.a. como la edad más probable de la toba KBS.

El trabajo más reciente de análisis estratigráfico de los distintos miembros de la Formación Koobi Fora es el de Christopher Lepre y Dennis Kent (2010), quienes llevaron a cabo una columna paleomagnética a partir de 50 muestras obtenidas del área 102, sección tipo de la parte media e inferior de KBS. Los resultados obtenidos aparecen en la figura 6.14.

West Turkana. En la orilla opuesta a Koobi Fora del lago Turkana, la de poniente, se extiende la zona fosilífera de West Turkana que ha proporcionado tanto herramientas como ejemplares muy robustos y de gran antigüedad. La principal formación es la Nachukui,

Caja 6.7 Los elementos-traza

«Elementos-traza», o «elementos menores», se definen en un contexto geológico como todos los elementos excepto los más abundantes en las rocas: oxígeno, silicio, aluminio, hierro, calcio, sodio, potasio y magnesio (Thrush, 1968). La concentración de los elementos-traza es específica de cada terreno, cosa que permite llevar a cabo comparaciones.

con ocho miembros que abarcan en total desde los 4,3 a cerca de 0,7 m.a.

Los trabajos de excavación comenzaron en 1987 a cargo del West Turkana Archaeological Project. Los miembros de Nachukui que contienen homininos examinados en este libro son:

- Natoo: yacimiento FxJh 5 (1,8-1,0 m.a., *P. boisei;* capítulo 9) (B. Brown *et al.,* 2001).
- Nariokotome: (≈1,6 m.a., *Homo ergaster;* capítulo 14) (Brown *et al.,* 1985).
- Kaitio: yacimientos de Kokiselei 4 (1,65 m.a., con herramientas del Modo II, capítulo 12) (Lepre *et al.,* 2011); Kokiselei 5 (≈1,7 m.a., con herramientas de transición de Modo I-Modo II; capítulo 12) (Lepre *et al.,* 2011).
- Kalochoro: yacimiento de Lokalelei (2,34 m.a., con herramientas del Modo I, capítulo 12) (Tiercelin *et al.,* 2010).
- Lomekwi: yacimientos de Lomekwi Drainage (2,50-2,45 m.a., *P. aethiopicus;* capítulo 9) (Walker *et al.,* 1986); Lomekwi Drainage, localidad LO4 (*c.* 3,35 m.a., *A. afarensis,* capítulo 8) (Brown *et al.,* 2001).
- NK 3: (1,8 m.a., *H. ergaster;* capítulo 14) (Brown *et al.,* 2001).
- Kataboi: (*c.* 3.5 m.a., *A. platyops;* capítulo 8) (M. G. Leakey *et al.,* 2001).

Kanapoi* y *Allia Bay. Situados en el lago Turkana, los yacimientos de Kanapoi —orilla occidental— y Allia Bay —orilla oriental— quedan unidos por la presencia en ambos de ejemplares de *Australopithecus anamensis*.

La secuencia sedimentaria de Kanapoi abarca un lapso que va de los 4,17 m.a. a cerca de 3,4 m.a., con tres intervalos principales de paleosuelos: basal, de tipo fluvial, intermedio arcilloso lacustre y superior, de nuevo fluvial. Los homininos proceden en su mayoría del intervalo basal, aunque también

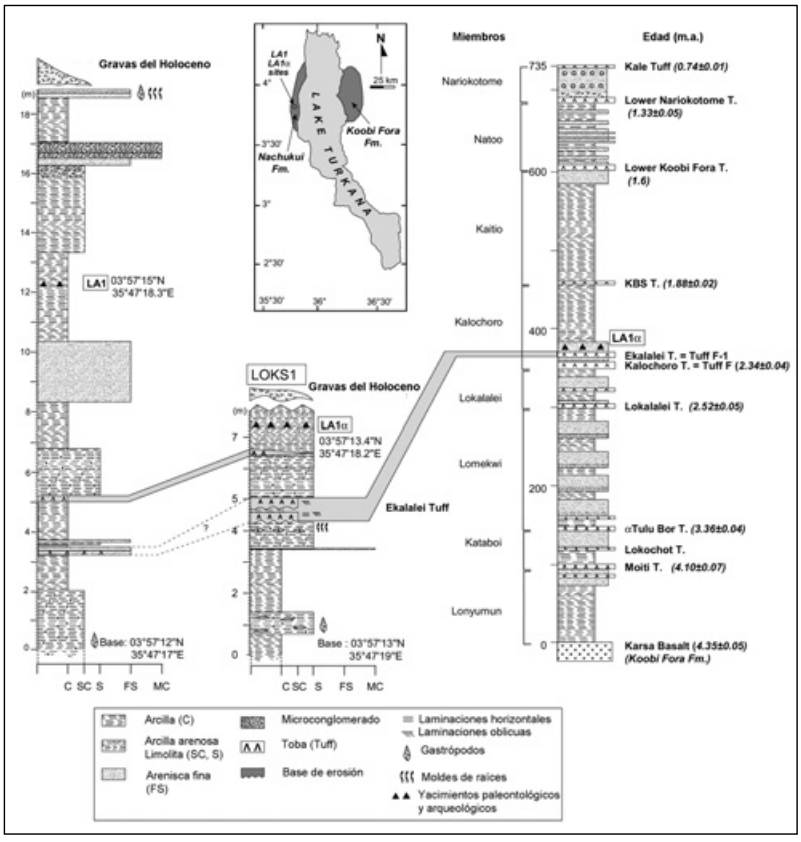


Figura 6.15 Correlaciones de yacimientos y miembros de la Formación Nachukui (West Turkana, Kenia) (Prat *et al.,* 2005).

se encuentran en el intermedio, y su datación se ha hecho de forma muy precisa. Una parte de los ejemplares está comprendida entre las tobas volcánicas Upper pumiceous y Lower pumiceus, es decir, en el intervalo entre 4,12 ± 0,002 y 4,17 ± 0,02 m.a. (M. G. Leakey *et al.,* 1998). El horizonte temporal mínimo de los restantes ejemplares se precisó gracias a encontrarse situados —con la excepción de uno de ellos— por debajo de la toba Kanapoi. La toba Kanapoi, perteneciente a la parte superior del intervalo intermedio, fue datada en 4,07 ± 0,02 m.a. por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$. De esa forma, el rango de edad que corresponde a los homininos de Kanapoi corresponde a 4,17-4,07 m.a.

Los terrenos sedimentarios de Allia Bay en que se hallaron los homininos tienen menor edad que los de Kanapoi. La mayor parte de los de Allia Bay proceden del yacimiento 261-1, justo por debajo de la toba Moiti (Ward, M. G. Leakey y Walker, 2001). La toba Moiti fue datada en la región, aunque en una localidad diferente, en 3,94 ± 0,03 m.a. (M. G. Leakey *et al.,* 1995), y la toba VT-1 de Maka (Etiopía), dada por correlativa con la Moiti, dio 3,89 ± 0,02 m.a. (White *et al.,* 1993). El cálculo correspondiente a los terrenos sedimentarios de los que proceden los fósiles de homininos indicó para éstos una edad de 3,95 ± 0,05 m.a. (Ward, M. G. Leakey y Walker, 2001).

4.5 Región de Tugen Hills

Las colinas Tugen son una de las zonas fosilíferas en que se han encontrado ejemplares muy antiguos de homininos. Se encuentran en el distrito de Baringo (Kenia) y su referencia estratigráfica corresponde, respecto de los fósiles que nos interesan, a la Formación Lukeino.

Las condiciones geológicas de la formación Lukeino han sido descritas por Martin Pickford (1975) y Andrew Hill y colaboradores (1985, 1999, 2002). Su límite inferior lo marca la Formación Kabarnet Trachyte, con una edad entre 6,7 ± 0,3 y 7,20,3 m.a. obtenida por el método $^{40}K/^{40}Ar$ (Pickford, 1975). Andrew Hill (2002) atribuyó a la Formación Lukeino entre 6,2 y 5,6 m.a.

De la Formación Lukeino, en las colinas Tugen, proceden los ejemplares del Mioceno Superior *Orrorin tugenensis* (capítulo 8).

4.6 Región de Olduvai/Laetoli

Garganta de Olduvai. El yacimiento de Olduvai (Tanzania) fue descubierto por Wilhelm Kattwinkel, profesor del Bayerische Palaeontologische Staatssammlung de Munich (Alemania) en 1911 (Protsch, 1974) y es notable por muchos aspectos. Fue el primer lugar, como ya dijimos en su momento, donde se aplicaron las técnicas radiométricas de datación del terreno. También es el yacimiento que inauguró la historia de los descubrimientos de especímenes de nuestra tribu, Hominini, dentro del valle del Rift. Allí se encontraron los primeros equivalentes a los homininos «grácileS» y «robustos» de Sudáfrica. Allí apareció el primer ejemplar al que se concedió el nombre de *Homo habilis.* De Olduvai proceden las evidencias de la cultura lítica más antigua identificada que se llama, por esa razón,

Caja 6.8 Edad de las formaciones de Tugen Hills

La cronoestratigrafía de los terrenos de Tugen Hills ha sido confirmada por Deino y colaboradores (2002). Las técnicas utilizadas fueron $^{40}Ar/^{39}Ar$, $^{40}K/^{40}Ar$ y paleomagnetismo. Las formaciones Lukeino, Kaparaina Basalt Formation y Chemeron Formation forman una sucesión que abarca 6,56-3,8 m.a. La Formación Lukeino superior en Kapcheberek fue constreñida al intervalo 5,88-5,72 m.a. La combinación de las técnicas $^{40}Ar/^{39}Ar$ y paleomagnetismo sitúan la edad de la Formación Chemeron en Tabarin en 4,63-3,837 m.a.

Figura 6.16 Izquierda: Louis Leakey, y su mujer Mary excavando en la garganta de Olduvai. (Fotografía de Robert F. Sisson © National Geographic Society). Derecha: Olduvai en la actualidad. (Fotografía de C. Cela).

olduvaiense. Y, desde luego, Olduvai es un yacimiento unido para siempre al nombre de los Leakey, Louis y Mary.

Keniata de nacimiento e hijo de un matrimonio misionero, Louis Leakey publicó su primer trabajo sobre Olduvai en una nota aparecida en la revista *Nature* —donde daba al yacimiento, por cierto, su nombre alemán, *Oldoway*. Su primera campaña de excavaciones la llevó a cabo en 1931 y a partir de ese momento trabajó en Olduvai —junto a su mujer Mary Nichols (Mary Leakey)—, aunque sólo a partir de 1951 de manera continua. A mediados de la década de 1960 fue Mary Leakey quien quedó a cargo de los trabajos.

El yacimiento de Olduvai («el lugar donde crece la pita» en lengua local) se encuentra dentro de la llanura del Serengueti, cerca del cráter inmenso del volcán extinto Ngorongoro y a poco menos de 200 km de Arusha (véanse figuras 6.16 y 6.17). Se trata de una garganta que alcanza una profundidad de hasta 100 metros en algunos lugares y se extiende, más o menos de este a oeste, a lo largo

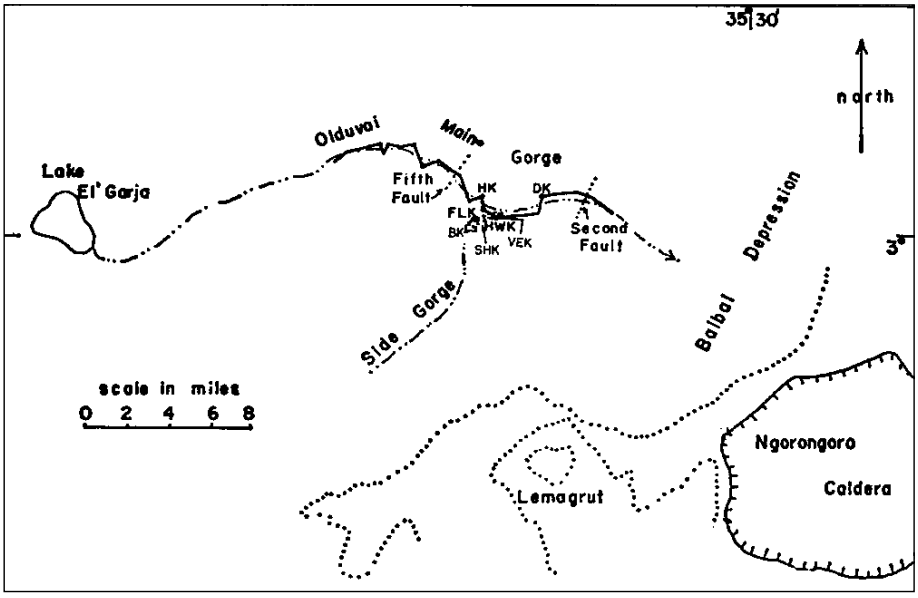


Figura 6.17 Localización de la garganta de Olduvai (Hay, 1963). Abajo, a la derecha, cráter del Ngorongoro.

Caja 6.9 Localidades de Olduvai

VEK significa Vivien Evelyn (Fuchs) Korongo, y FLK, Frida Leakey Korongo. Los nombres de las localidades de Olduvai Gorge suelen llevar la letra K correspondiente a «korongo», que significa, en lengua swahili, «barranco». La lista completa de esos nombres figura en el informe de Mary Leakey contenido en L. S. B. Leakey (1967).

de unos 40 km de longitud. El cañón fue excavado en terrenos sedimentarios por un río ya desaparecido con depósitos de origen lacustre, fluvial y eólico entre los que se encuentran también tobas volcánicas procedentes del Ngorongoro.

Los sedimentos de Olduvai aparecen depositados a partir de una capa basáltica, la toba IB (visible sólo en un lugar cerca de las localidades VEK-FLK), con una edad de 1,84 ± 0,03 m.a., y se numeran correlativamente de abajo arriba como Lechos I-IV, a los que siguen los Lechos Masek, Ndutu y Naisiusiu (véase figura 6.18).

La primera datación que recibió la toba volcánica de la base del Lecho I de Olduvai, obtenida por el método del potasio/argón ($^{40}K/^{40}Ar$), fue de 1,7 m.a. (L. S. B. Leakey, Everden y Curtiss, 1961); a través de la comparación de 10 tobas se dio por válido un promedio de 1,75 m.a. Unos años más tarde, Jack Evernden y Garniss Curtiss (1965) fueron los artífices de la primera serie cronológica absoluta de un yacimiento de homininos, correspondiente al Lecho I de Olduvai. Como dijo Bernard Wood (1997a) en su obituario de Mary Leakey, la garganta de Olduvai pronto se convirtió en la vara que permitió calibrar las edades de otros yacimientos.

Con posterioridad se han utilizado en el yacimiento numerosas técnicas de datación, como la tasa de sedimentación, la polaridad geomagnética, la racemización de los aminoácidos y las huellas de fisión de uranio. Mary Leakey y Richard Hay (1982) documentaron la información disponible sobre las secuencias estratigráficas y las edades de Olduvai. Siguiendo los estudios de estos autores, Michael Day (1986) apuntó las siguientes fechas para los lechos de Olduvai: Lecho I: 2,1-1,7 m.a.; Lecho II: 1,7-1,15 m.a.; Lecho III: 1,15-0,8 m.a.; Lecho IV: 0,8-0,6 m.a.; Masek: 0,6-0,4 m.a.; Ndutu: 400.000-32.000 años; Naisiusiu 22.000-15.000 años.

La potencia estratigráfica de Olduvai alcanza 2 m.a. pero, dentro del Plio-Pleistoceno, se encuentran sólo dos lechos, el I y el II; en ambos aparecieron homininos. La separación entre uno y otro lecho es arbitraria. Se distinguen por una capa de lajas que Hans Reck y Louis Leakey identificaron en 1931 y establecieron como frontera, suponiendo que los cambios geológicos y faunísticos coincidían con la presencia de esa franja. Hoy se sabe que no es así: desde el punto de vista de una reconstrucción apropiada, la parte inferior del Lecho II forma una unidad con el Lecho I. No obstante, y por razones de claridad, aquí nos referiremos al «Lecho I» y al «Lecho II» como si su separación correspondiese a los cambios reales.

El Lecho I (desde la base a los 1,71 m.a.) contiene depósitos que corresponden a un lago salobre. El Lecho II alcanza desde alrededor de 1,7 a poco más de 1,2 m.a., y cuenta con la presencia de la toba IIA que permite calcular su límite inferior. Se produjeron cambios geológicos y ecológicos importantes relacionados con los depósitos de ese segundo lecho, como la salinización y reducción del lago y su sustitución posterior por sabanas abiertas.

La fauna descubierta en Olduvai se corresponde bien con los datos geológicos. Numerosos micro y macromamíferos, con primates, bóvidos, équidos y carnívoros entre estos últimos, están presentes en el Lecho I pero también existen en él anfibios y peces que indican el ambiente lacustre (Andrews, 1983; L. S. B. Leakey, 1967b). Las diferencias que pueden detectarse dentro de la fauna del Lecho I se han atribuido al inicio del cambio

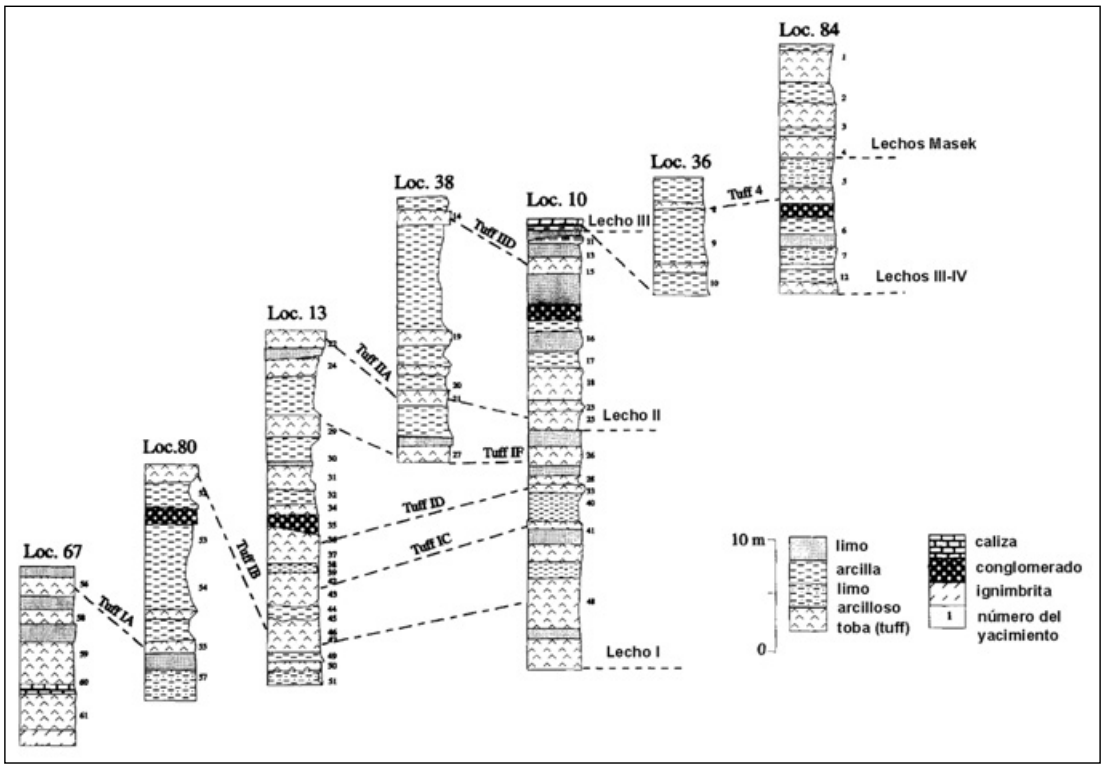


Figura 6.18 Síntesis de la litografía de Olduvai correspondiente a distintas localidades de acuerdo con Tamrat *et al.* (1995).

climático que lleva a las particularidades del Lecho II, pero también se ha apuntado que esas diferencias podrían deberse a la presencia de diferentes tipos de predadores (Fernández-Jalvo *et al.,* 1998).

El Lecho II contiene la típica fauna Villafranquiense: grandes herbívoros y carnívoros, con presencia de primates e hipopótamos (L. S. B. Leakey, 1967b). Ese contenido indica un hábitat diverso en el que la extensión de las sabanas abiertas parece que fue un factor importante. Lo fue, desde luego, para la evolución de los homininos por razones que examinaremos en próximos capítulos.

El primer ejemplar fósil descubierto en Olduvai fue un esqueleto, OH 1, aparecido en la pendiente del Lecho II, a unos tres o cuatro metros de la parte superior de la garganta, al abrir una trinchera para los trabajos de datación de Olduvai (Protsch, 1974). Su aspecto era sin la menor duda muy moderno, con los rasgos propios de los humanos actuales incluido el cráneo bulboso, la ausencia de prognatismo y el mentón protuberante (véase figura 6.19).

Hans Reck (1914), a cargo de la investigación, situó el esqueleto como propio del Lecho II sin tener en cuenta posibles interpretaciones tafonómicas acerca de su presencia allí. Louis Leakey (1928), en su nota sobre el espécimen, mantuvo la atribución realizada en los primeros estudios del ejemplar: *Homo sapiens*. Los distintos datos no cuadraban porque, de ser cierta la presencia de un humano moderno en el Lecho II, la edad de nuestra especie se remontaría a entre medio y un millón de años. Cinco años más tarde aclaró el enigma. El esqueleto procedía de un enterramiento en la base del Lecho V y, en función de los elementos culturales asociados, tendría la misma edad de Gamble's Cave (Paleolítico

Figura 6.19 OH 1, *Homo sapiens*. Fotografía de Protsch (1974).

Superior, Kenia), con un nivel cultural similar (L. S. B. Leakey *et al.,* 1933).

OH 1 fue el primer hallazgo dentro de una serie larga de especímenes del linaje humano procedentes del Rift. En el capítulo siguiente examinaremos los más notables.

Laetoli. Cuarenta kilómetros al sur de Olduvai, en Tanzania, se encuentra la zona fosilífera de Laetoli, que está situada en la meseta de Eyasi, al noroeste del lago que lleva el mismo nombre. Las erupciones del Sadiman, que se encuentra a unos 20 kilómetros de Laetoli, y otros volcanes depositaron en Eyasi durante el Plioceno sucesivos mantos de cenizas que forman unas tobas volcánicas llamadas Capas Laetoli, muy extensas tanto en superficie (unos 1.500 kilómetros cuadrados) como en potencia (130 metros en Laetoli) (M. D. Leakey y Hay, 1979) a las que ya nos hemos referido.

En Laetoli se han identificado los lechos sedimentarios siguientes (Deino, 2011):

- Lower Laetoli Beds, 4,36-3,85 m.a.
- Upper Laetoli Beds, 3,85-3,63 m.a.
- Lower Ndolanya Beds, 3,58 m.a.
- Upper Ndolanya Beds, 2,66 m.a.
- Naibadad Beds, 2,155/2,057 m.a.
- Olpiro Beds, < 2,057 m.a.

La paleoclimatología indica para las Upper Laetoli Beds un hábitat con presencia extensa de ríos que sólo fluyeron durante la época de lluvias. La red fluvial habría mantenido un mosaico vegetal complejo, incluyendo bosques de galería y praderas, con abundancia de lagos y pozos efímeros en la época húmeda (Ditchfield y Harrison, 2011). La ausencia

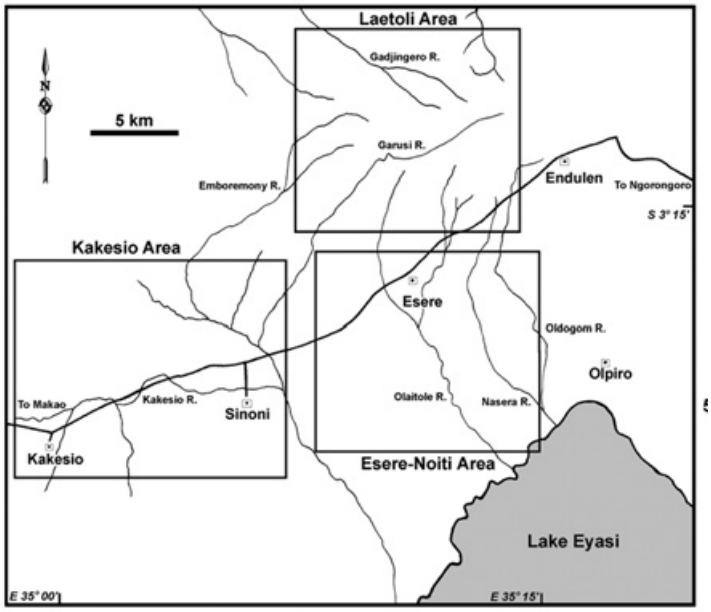


Figura 6.20 Localización de las áreas fosilíferas de la meseta de Eyasi (Tanzania) (Harrison, 2011b).

de animales acuáticos en la fauna indica que las Upper Laetoli Beds y las Upper Ndolanya Beds no dispusieron de mantas permanentes de agua. Sin embargo, la presencia de un ejemplar de *Crocodylus* en las Lower Laetoli Beds —cuyas características paleoclimatológicas son similares— obliga a pensar que en ese rango temporal se dispuso al menos de lagos poco profundos.

De las Upper Laetoli Beds proceden ejemplares de *Australopithecus afarensis* (capítulo 8) y las huellas fósiles que comentamos en el capítulo 5. De Upper Ndolanya Beds procede *Paranthropus aethiopicus* (capítulo 9).

4.7 Región del lago Malawi

Chiwondo Beds. El Hominid Corridor Research Project comenzó su estudio del Rift de Malawi en 1983 con el propósito de examinar la zona del sudeste africano para entender mejor cómo tuvo lugar la dispersión de la fauna, incluida la de los homininos. El primer ejemplar de nuestro linaje, atribuido a *Homo,* fue hallado en 1991 en el yacimiento Uraha de Chiwondo Beds, distrito de Karonga (Malawi). En 1999 apareció un segundo ejemplar clasificado como *Paranthropus* (Sandrock, 1999) en el yacimiento de Malema, algo más al norte de Uraha.

Los yacimientos de Chiwondo Beds fueron datados por Friedemann Schrenk y colaboradores (1993) por comparación de la fauna local —del Plio-Pleistoceno— con los parámetros de las series de suidos establecidos por Basil Cooke (Cooke, 1976; 1978) y James Harris y Tim White (1979). Se obtuvo así la identificación en Malema de ejemplares de *Notochoerus* similares a los de la Formación Shungura. La correlación se estableció respecto de los miembros D-F de esa Formación de Omo, dando una edad de entre 2,5-2,3 m.a. para los estratos de los que proceden los homininos de Uraha y Malema. Timothy Bromage y colaboradores (1995) ampliaron la comparación faunística de Chiwondo, confirmando las correlaciones establecidas por Friedemann Schrenk *et al.* (1993) con la Formación Shungura. Christian Betzler y Uwe Ring (1995) describieron el paleoambiente que corresponde a los homininos de Uraha como el propio de pantanos o canales aluviales.

5. Yacimientos de Chad

El área fosilífera de Toros-Menalla (Chad), estudiada desde la década de 1990 por la *Mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne,* se encuentra en la cuenca del lago del Holoceno Mega-Chad, el mayor paleolago del Sahara, del que el actual lago Chad es un residuo. Existen cuatro zonas fosilíferas principales, de las que dos, Toros-Menalla y Koro-Toro, han proporcionado homininos. Una numerosa fauna indica que tanto en el Mioceno como en el Plioceno las condiciones eran más húmedas, aunque también se produjeron episodios desérticos recurrentes en el norte de la cuenca (Schuster *et al.,* 2009), como ocurre en la actualidad. Son en especial valiosas las series fósiles de insectos

Caja 6.10 La edad de las Chiwondo Beds

Alan Deino y Andrew Hill (2002) criticaron la estimación hecha de la edad de Chiwondo Beds, sosteniendo que Schrenk y colaboradores (1993) y Bromage y colaboradores (1995) habrían interpretado mal los datos de Andrew Hill *et al.* (1992). Pero ni la referencia de Hill *et al.* (1992) está dada correctamente en el artículo de Deino y Hill (2002) ni Schrek y colaboradores (1993) mencionaron en lugar alguno el artículo de Hill *et al.* (1992) o cualquier otro de Andrew Hill. Bromage *et al.* (1995) sí hicieron una referencia a Hill y colaboradores (1992) pero, incluso si hubiesen confundido la fauna de Chemeron, Kenia (descrita por Hill *et al.,* 1992), ese hecho influye poco en la confianza respecto de la edad de Chiwondo, habida cuenta de que la comparación principal se hace con los suidos de la Formación Shungura (Omo).

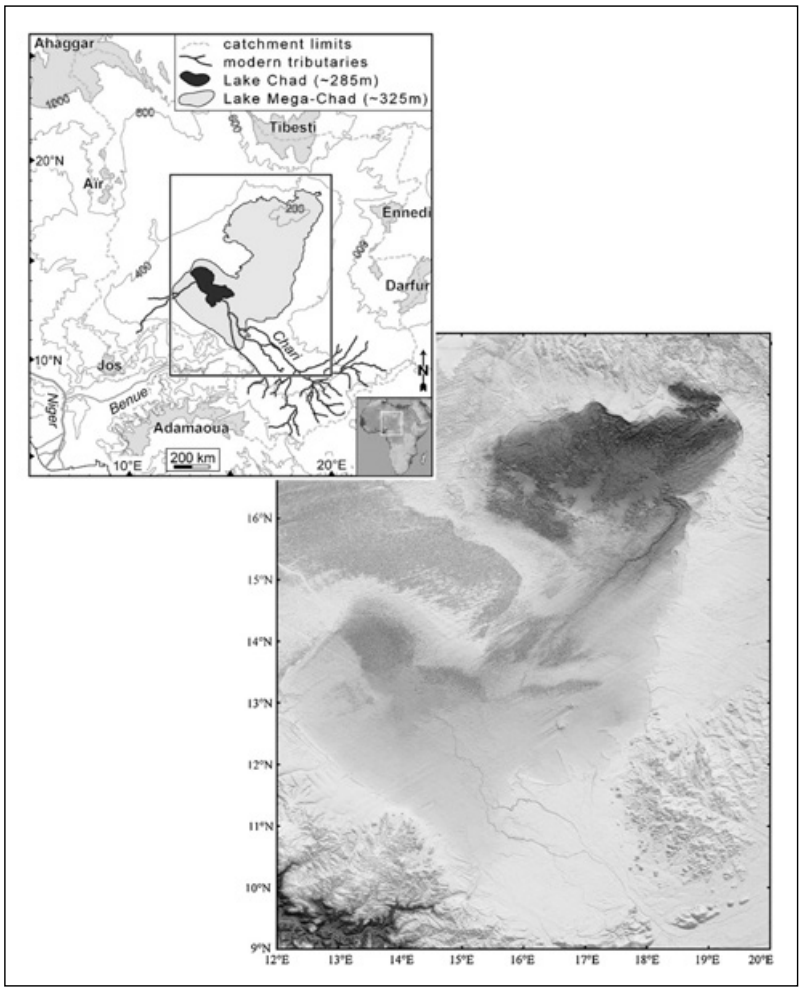


Figura 6.21 Cuenca del Chad con el lago actual en negro y el paleolago en gris (Schuster *et al.,* 2009).

(termitas de las familias Hodotermitidae y Macrotermitinae) (Schuster *et al.,* 2009).

La pauta de sucesión lacustre-desértica es un marco general en el que se dan particularidades locales muy diversas.

Toros-Menalla. Las condiciones climatológicas en el Mioceno del área 266 de Toros-Menalla corresponden a un mosaico de paisajes similar al del actual Okavango (Angola-Bostwana), con hábitats lacustres y ribereños, pantanos, zonas de bosque, islotes boscosos, sabana arbolada y pastizales dentro de un área general semiárida del tipo de la sabana (Brunet, 2010). La fauna del Mioceno Superior incluye suidos (cerdos) y loxodontes (elefantes) similares a los de la Formación Lothagam de Kenia, con 7,4-6,5 m.a., además de carnívoros (como Hienidae), felinos *(Dinofelis)* y cercopitecos *(Colobinae)*.

Los estudios comparativos de faunas dieron una edad de 6-7 m.a. a Toros-Menalla (Vignaud *et al.,* 2002). Una datación radiométrica por el método $^{10}Be/^{9}Be$ ha otorgado a un total de 28 muestras correspondientes al horizonte sedimentario en que se encontraron los fósiles de homininos un abanico de 7,2-6,8 m.a. (Lebatard *et al.,* 2008). Distintos ejemplares de homininos atribuidos al género

Sahelanthropus proceden de las áreas TM 266, TM 247 y TM 292 (capítulo 8).

Koro-Toro. El yacimiento pliocénico KT 12 ha proporcionado un ejemplar de *Australopithecus* (capítulo 8). El yacimiento KT 13, semejante al KT 12, contiene al menos 30 taxa de vertebrados fósiles recogidos en superficie o *in situ,* de los que 22 son mamíferos con carnívoros (cuatro especies), proboscidios (dos especies), perisodáctilos *(Hipparion* y *Ceratotherium),* artiodáctilos (cinco especies) y una mayoría de bóvidos tanto en diversidad como en número de ejemplares (Beaulieu, 1998). Los peces y reptiles —cocodrilos en su mayoría— abundan. La comparación faunística apunta a una edad de 3,5-3 m.a., por semejanza con la fauna de Hadar (Etiopía) de ese rango. El paisaje deducido de la fauna es, de nuevo, en mosaico dentro de un ámbito general de riberas lacustres o fluviales.

6. Yacimientos de Sudáfrica

Al principio de este capítulo aludimos al estudio de Elizabeth Vrba sobre los bóvidos fósiles de Taung, Sterkfontein, Makapansgat, Swartkrans y Kromdraai, yacimientos que también han proporcionado homininos. Se trata de las localidades sudafricanas más conocidas en las que han aparecido restos del Plio-Pleistoceno. A esos yacimientos que podríamos llamar «clásicos» se han añadido con posterioridad otros, como Drimolen y Malapa.

6.1 Estructura y datación de los yacimientos sudafricanos

Los emplazamientos de Sudáfrica con ejemplares del Plio-Pleistoceno se encuentran situados en terrenos calizos. Se trata en su origen de cavernas dolomíticas formadas en el pre-Cámbrico.

Las cavernas dolomíticas aparecen por la acción del agua, que disuelve los terrenos calcáreos y forma las tan conocidas estalactitas y estalagmitas en el interior de las cuevas (figura 6.23). Es corriente también que la caverna se rellene más tarde con un conglomerado de materiales rocosos, desechos, huesos y compuestos carbonatados, las llamadas «brechas» en que se encuentran embebidos los fósiles. Las estructuras originales, muy antiguas, aparecen por lo general deterioradas en diversos grados de destrucción. De ahí las dificultades existentes para realizar una estratigrafía correcta capaz de poner de manifiesto su edad.

En algunos casos, como el de Kromdraai, los depósitos se encontraron en la superficie de una colina al haberse derrumbado del todo la caverna y fue preciso un trabajo de excavación para identificar la estructura geológica original. Swartkrans muestra una caverna exterior por completo erosionada y otra interior que mantiene aún el techo. Sterkfontein conserva una caverna exterior abierta a la superficie y sucesivas salas, cada vez más profundas, con diferentes tipos de brechas. Por lo que se refiere a Taung, el único hallazgo (al margen de algunas herramientas y huesos muy posteriores), el del Niño (véase capítulo 8), se realizó en la parte más profunda y alejada de una caverna contenida en una pequeña colina. Pero los trabajos

Caja 6.11 Vertebrados de TM 266, Chad

Una lista completa de la fauna de vertebrados de la localidad TM 266 de Chad figura en Le Fur *et al.*, 2009. El conjunto está dominado por los bóvidos (seis especies y 58% de los ejemplares). Los carnívoros aparecen bastante diversificados (nueve especies y 11%).

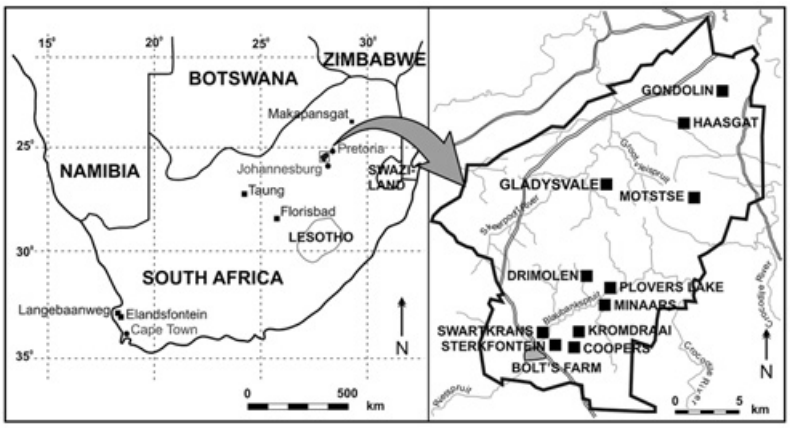


Figura 6.22 Diversos yacimientos sudafricanos con homininos del Plioceno y Pleistoceno Inferior. Ilustración de Pickering *et al.* (2007).

de minería destrozaron por completo la cueva original, cuya estructura es, por tanto, desconocida. Un resumen breve pero clarificador de la atormentada geología de los yacimientos sudafricanos se encuentra en Day (1986).

Una distribución geológica tan compleja lanza muchas sombras sobre los yacimientos sudafricanos a la hora de tener que asignar edad a los sedimentos en que aparecen los ejemplares. El uso del paleomagnetismo ha proporcionado en los últimos años una vía nueva para obtener dataciones directas; sin embargo, los primeros resultados paleomagnéticos de los yacimientos clásicos fueron, con la excepción de Makapansgat, poco

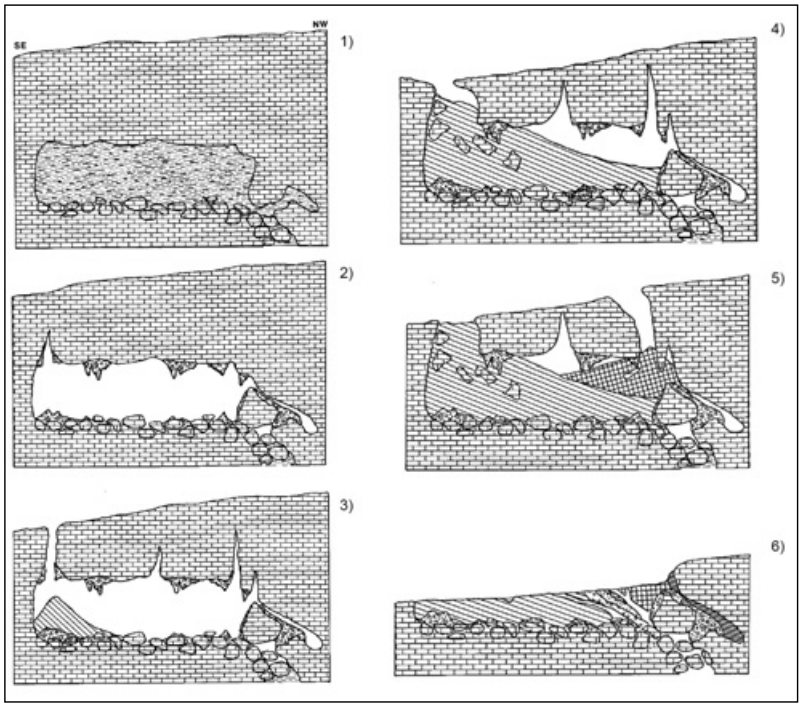


Figura 6.23 Fases en la destrucción de una caverna dolomítica: 1) La dolomita es disuelta por las aguas freáticas a una considerable profundidad formando un pozo. 2) El agua se filtra y en la cueva resultante comienzan a desprenderse grandes rocas de dolomita. 3) Las grietas en el techo de la cueva se abren paso al exterior. 4) La apertura exterior se ensancha. Los espeleotemas ocupan el interior de la cueva. 5) Se abren nuevas salidas por las que se infiltran más espeleotemas. 6) La erosión destruye parte de la dolomita original y de los depósitos infiltrados, permitiendo que afloren los espeleotemas. El dibujo se refiere a la cueva de Swartkrans (Sudáfrica) (Brain, 1993). Se han omitido algunos de los pasos intermedios indicados por el autor.

Figura 6.24 Vista del yacimiento de Sterkfontein en la actualidad. Fotografía de C. Cela.

consistentes (Partridge, 1982). Si se añade la ausencia de materiales viables para utilizar métodos radiométricos (tobas volcánicas), en la mayoría de los casos fue preciso guiarse por los estudios de la fauna asociada y su correlación con la de otros yacimientos más fáciles de datar, como los de África del este. Por fortuna, algunos trabajos recientes han permitido obtener fechas más fiables y precisas.

Sterkfontein. La estratigrafía de la cueva de Sterkfontein es la estudiada en mayor detalle y sirve tanto de referencia comparativa para calibrar las fechas de otros yacimientos como de ejemplo acerca de las dificultades que presenta la descripción y datación de una caverna dolomítica.

La secuencia estratigráfica de Sterkfontein ha sido descrita a partir de los trabajos de Timothy Partridge (Partridge, 1975; 1978; 1982; 2000; Partridge *et al.,* 1999; 2003; Partridge y Watt, 1991; Clarke *et al.,* 2003). Partridge (1978) distinguió seis miembros, del M1 al M6 por orden decreciente de antigüedad, a los que Kuman y Clarke (2000) añadieron un último miembro, post-M6, más moderno (figura 6.27). M1, M2 y M3 son los más profundos; M4, M5, M6 y post-M6 aparecen en la superficie abierta de la caverna, o cerca de ella. Pero hay que entender que los distintos miembros no sólo se distribuyen en el plano vertical, unos encima de otros, sino también en el horizontal extendiéndose por las diferentes cámaras, por lo que en un principio fueron distinguidos por el color de sus brechas de relleno. Casos de especial interés para nuestros propósitos son los de la gruta Silberberg, en la que se encontró el esqueleto casi completo StW 573, y la gruta Jacovec, de la que proceden especímenes localizados recientemente (capítulo 8). Se trata de los terrenos más antiguos con homininos entre todos los sudafricanos.

Las primeras estimaciones de la edad de los miembros más profundos de Sterkfontein con restos humanos (M2, M4) se realizaron mediante biocronología —fauna comparada—, con resultados un tanto diversos que en ocasiones sólo establecían la gran antigüedad de Sterkfontein en comparación con otros yacimientos sudafricanos (Ewer, 1956). Ya hemos mencionado cómo los estudios de Elizabeth Vrba sobre los antílopes de Sterkfontein

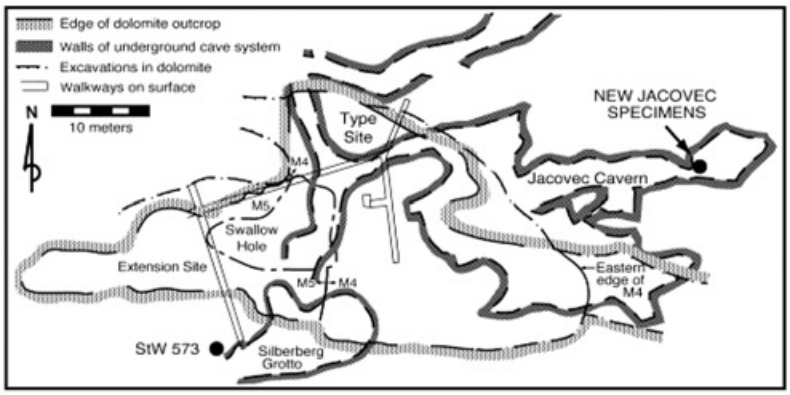


Figura 6.25 Mapa de Sterkfontein, de acuerdo con los estudios de Timothy Partridge (Partridge *et al.,* 2003), con indicación del emplazamiento del esqueleto StW 573 y la cueva Jacovec.

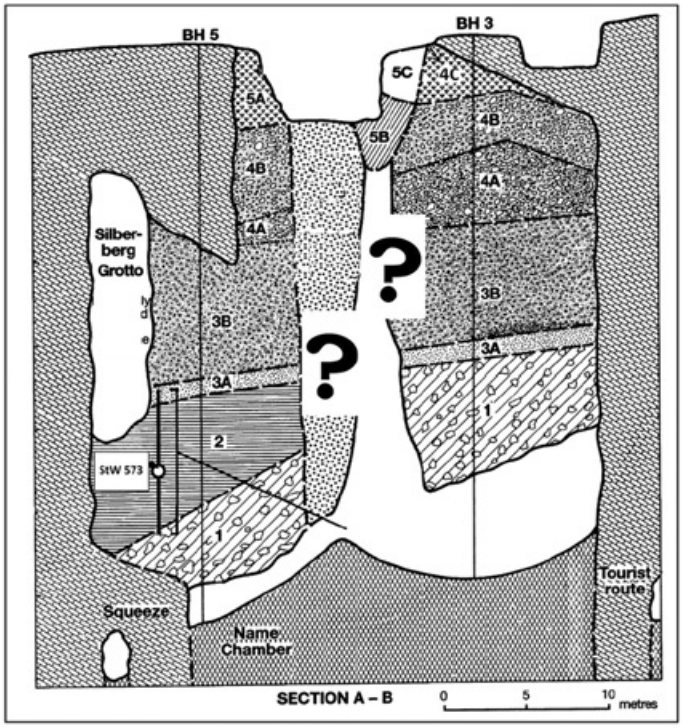


Figura 6.26 Sección de Sterkfontein con indicación del relleno y sus distintos miembros de acuerdo con Partridge (2000). (Ilustración de Herries y Shaw, 2011).

(1974; 1984) apuntaron hacia un cambio detectable desde el ambiente de M4, boscoso, al más árido del M5. Correspondería este cambio al proceso de enfriamiento que dio lugar en toda África a la extensión de las sabanas (Brown *et al.,* 1985; Behrensmeyer *et al.,* 1997; Peter deMenocal, 2004; Bobe y Behrensmeyer, 2004), concediendo a la transición entre M4 y M5 unas fechas cercanas a los 2,5 m.a., o algo anteriores. Sin embargo, las primeras dataciones directas dieron cifras menores. Henry Schwarcz, Rainer Grün y Phillip Tobias (1994) obtuvieron, mediante ESR aplicado a esmalte de dientes de bóvidos, una edad absoluta que fue establecida en 2,1 ± 0,5 m.a. para M4.

La columna paleomagnética obtenida por Partridge y colaboradores (1999) (véase figura 6.27) otorgó al Miembro 2D —el de menor edad dentro de M2—, 3,0-2,58 m.a. al ser incluido (por su polaridad normal) en la parte superior del cron Gauss. El Miembro 2A, el más profundo de M2, tendría 4,19-3,6 m.a. al atribuirse al cron Gilbert (de polaridad inversa) por debajo de la inversión Cochiti. Aun siendo M2 un miembro más profundo que M4, la desproporción respecto de las fechas dadas por Schwarcz, Grün y Tobias (1994) y Partridge *et al.* (1999) resulta clara.

La edad del Miembro 2 propuesta por Partridge *et al.* (1999) fue rechazada por Lee Berger, Rodrigo Lacruz y Darryl de Ruiter (2002). La interpretación de la fauna, los resultados arqueométricos y la magnetoestratigrafía de Sterkfontein hacían improbable, al decir de Berger *et al.* (2002), que ninguno de los miembros de esa cueva excediese los 3,04 m.a. de edad.

Partridge y colaboradores (2003) reconocieron que, aunque las mediciones paleomagnéticas en el Miembro 2 llevadas a cabo por su equipo en 1999 eran aparentemente precisas, una datación adecuada depende —como hemos advertido en el capítulo 3— de la identificación correcta por medios de datación absoluta de las inversiones magnéticas

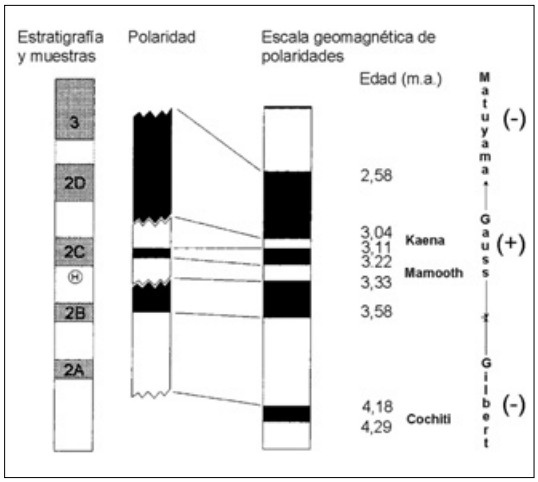


Figura 6.27 Secuencia paleomagnética de Sterkfontein. La columna de la izquierda indica la posición de las muestras tomadas. A la derecha se muestra la escala de crones geomagnéticos de polaridad normal (+) e invertida (—) con las inversiones existentes dentro de la secuencia de largo alcance temporal Gilbert-Gauss-Matuyama. La columna intermedia señala la correlación del paleomagnetismo de Sterkfontein con la escala geomagnética. Las líneas quebradas indican inversiones magnéticas cuya posición no puede precisarse por quedar fuera de las muestras obtenidas. (Ilustración de Partridge *et al.,* 1999).

presentes en la secuencia. La edad paleomagnética asignada también está sujeta a incertidumbres tanto en las correlaciones de la fauna como en las tasas de sedimentación, por lo que requiere una verificación independiente. Con el fin de realizar dicha verificación, Partridge *et al.* (2003) llevaron a cabo un estudio radiométrico por el método de los núclidos cosmogénicos $^{26}Al/^{10}Be$ (aluminio-26/berilio-10), obteniendo para tres muestras de la gruta Silberberg (M2) las fechas de entre 4,72 y 3,78 m.a. (véase tabla 6.2).

Pero los resultados obtenidos mediante radiometría U/Pb por Joanne Walker, Robert Cliff y Alfred Latham (2006) añadieron nuevas discrepancias. Muestras procedentes de espeleotemas de M2 situados inmediatamente por encima y por debajo de StW 573 dieron unas edades de 2,17 ± 0,17 m.a. (colada 2B) y 2,24 ± 0,09-0,07 (colada 2C; véase figura 6.28, arriba).

La gruta Jacovec ha llevado a parecidas dataciones discrepantes. En el mismo trabajo comentado, Timothy Partridge y colaboradores (2003) obtuvieron para Jacovec resultados del todo similares a los de la gruta Silberberg (véase tabla 6.2).

Unas fechas tan dispares de los distintos trabajos de datación descansan en buena medida en las características de Sterkfontein, con procesos de erosión e infiltración en las grutas que llevan a la presencia, dentro de un mismo nivel, de diferentes coladas cubiertas por añadidura por masas de dolomita. Intentando minimizar esas dificultades, Robyn Pickering y Jan Kramers (2010) llevaron a cabo un cuidadoso estudio de radiometría (métodos U/Pb y U/Th) para poder precisar la edad absoluta de los miembros del yacimiento. En particular, para la datación de la gruta Silberberg se tuvo en cuenta cuál po-

Caja 6.12 La fauna fósil de M2 de Sterkfontein, Sudáfrica

El trabajo de Travis Pickering, Ron Clarke y Jason Heaton (2004) acerca del contexto paleoambiental del Miembro 2 de Sterkfontein indicado por la fauna puso de manifiesto la abundancia de cercopitecoideos *(Parapapio* y *Papio)* y félidos *(Panthera pardus, P. leo, Felis caracal* y *Felidae indet.).* Los autores indicaron, no obstante, que la tafonomía de M2 apunta a que esos animales entrarían bien voluntariamente o de forma accidental en la cueva y habrían quedado atrapados en ella, por lo que no son una muestra representativa de la fauna general. Con esa cautela en mente, indicaron como paisaje más probable el de colinas cubiertas de bosque y matorral y rodeadas de espacios más abiertos. Pero es esa una distribución que retrataría bien las condiciones paleoecológicas de Sterkfontein desde los *c.* 4,0 m.a. que atribuyeron Pickering, Clarke y Heaton (2004) a M2 hasta la aridificación posterior de toda África en torno a los 2,5 m.a., por lo que resulta de poco valor para estimar las fechas de cada uno de los yacimientos.

Caja 6.13 Espeleotemas o brechas

Los depósitos de espeleotema *(speleothem)* o brechas *(breccia)* corresponden a la deposición de materiales en las cuevas cársticas por las aguas de filtración. Como es obvio, un depósito masivo de espeleotemas es indicio de haber contado con un clima lluvioso como el tropical.

dría haber sido la distribución y, por tanto, el origen de las distintas aportaciones sedimentarias antes de que los trabajos de excavación retirasen el gran pilar estalagmítico de su interior esparciendo los materiales por la cueva (véase figura 6.28, abajo).

En Silberberg y Jacovec, Pickering y Kramers (2010) (tabla 6.3) obtuvieron resultados más modernos que los alcanzados por Partridge *et al.* (2003) (véase tabla 6.2), inferiores en cualquier caso a los 3 m.a.

Un nuevo análisis del paleomagnetismo de Sterkfontein llevado a cabo por Andy Herries y John Shaw (2011), junto a la consideración por parte de los autores de los resultados de ESR y U/Pb, llevaron a unas cifras bastante parecidas a las indicadas por Pickering y Kramers (2010) —e incluso menores en algunos casos—: entre 2,8 y 2,2 m.a. para los niveles con homininos del Miembro 4, y entre 2,6 y 2,2 para los de M2 (véase tabla 6.3).

Las edades más probables para los miembros con homininos antiguos de Sterkfontein (M2 y M4) parecen estar, por tanto, entre 2,8 y 2,0 m.a. Serían esas las fechas más seguras —con las dudas indicadas— para la primera presencia del linaje humano en Sudáfrica. Cuáles son las especies implicadas es un asunto que se abordará en el capítulo 8.

Makapansgat. Hemos hecho hincapié en Sterkfontein como ejemplo de las dificultades de datación de las cuevas sudafricanas. Parecidas dudas se encuentran en los diferentes yacimientos con restos de homininos.

Los fósiles de Makapansgat proceden del vertedero de la mina Limeworks —abandonada hoy—, con cinco miembros sedimentarios numerados desde M1 a M5. La mayoría de los restos de homininos proceden de la brecha Gris *(Grey Breccia)* (Partridge, 1979) correspondiente al Miembro 3, de unos 100 metros, que junto a M2 y M3 ocupa la Sección Clásica *(Classic Section)* de la mina (Latham *et al.,* 2002).

La comparación de la fauna de Makapansgat llevó a Basil Cooke (1964) a apreciar la edad de los depósitos 3 y 4 concediéndoles 3,0-2,5 m.a. El estudio de paleomagnetismo de McFadden, A. Brock y T. Partridge (1979) indicó una discontinuidad justo en el tramo estratigráfico que corresponde al Miembro 3. En consecuencia, McFadden, Brock y Partridge (1979) aceptaron dos posibilidades alternativas para M3: (i) es anterior a la inversión Mamut de 3,06 m.a., (ii) es anterior a la Kaena de 2,90 m.a.

Timothy Partridge (1982), a través de una revisión de los estudios disponibles, otorgó

Tabla 6.2 Fechas de las muestras obtenidas en las grutas Silberberg y Jacovec con indicación de la profundidad a la que se obtuvo cada muestra (contada desde la superficie) (Partridge *et al.,* 2003)

Muestra	*Profundidad (m)*	*Gruta Silberberg (m.a.)*	*Profundidad (m)*	*Gruta Jacovec (m.a.)*
Superior	24	4,72 ± 1,02	32	4,92 ± 0,27
Media	25	4,17 ± 0,14		
Inferior	26	3,78 ± 0,31	35	3,76 ± 0,26

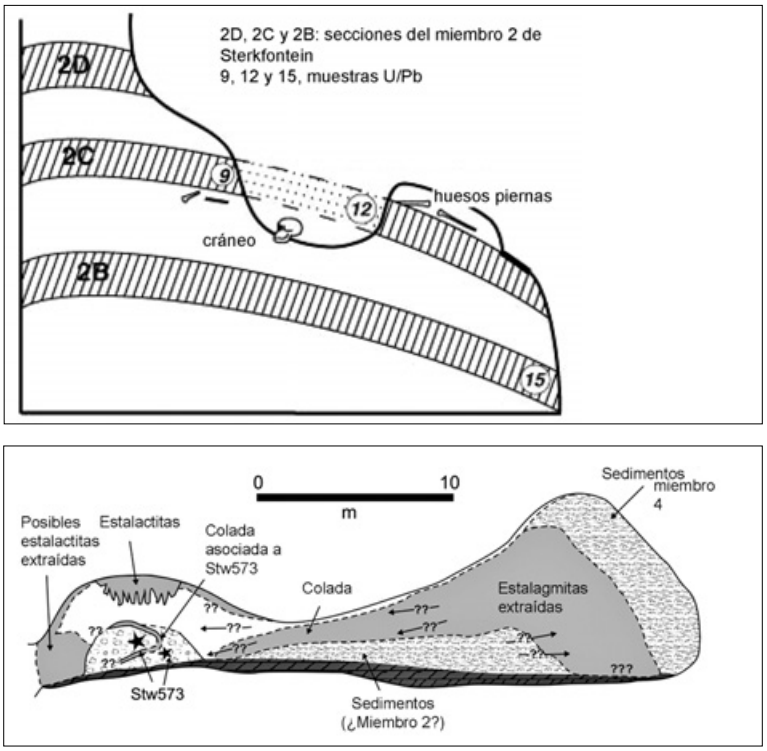


Figura 6.28 Arriba: coladas que rodean el ejemplar StW 573 en la gruta Silberberg (Sterkfontein, M2) (Walker, Cliff y Latham, 2006). Abajo: recreación de la sección de la gruta indicando cómo se encontraban los depósitos antes de la retirada de la gran estalagmita (Pickering y Kramers, 2010). La ilustración original se ha recortado.

Tabla 6.3 Edades de los miembros de Sterkfontein obtenidas por Pickering y Kramers (2010) (P&K) (radiometría U/Pb) y por Herries y Shaw (2011) (H&S) (paleomagnetismo). Se incluyen comentarios realizados por los autores

Miembro	*m.a. (P&K, 2010)*	*m.a. (H&S, 2011)*	*Nueva interpretación hecha por los autores*
Post M-6		0,5/0,3	Distintas infiltraciones (H&S)
M5	< 2,0	M5C 1,3/1,1 M5B 1,4/1,2	Distintas infiltraciones (H&S). M5A, de donde procede StW 53, es más antiguo pero no tanto como para formar parte de M4 (H&S)
M4	2,6/2,0	M4C 2,2/2,0 M4B 2,6/2,2 M4A 2,8/2,2	Relleno principal de la cueva (P&K). Distintas infiltraciones (H&S)
M3	2,6/2,0		Unidad abandonada; los sedimentos descritos previamente como M3 se ajustan mejor a la consideración de suponer un equivalente distal de M4 (P&K)
M2	2,8/2,6	2,6/1,8	Acumulación breve de sedimentos puntuados con episodios húmedos indicados por varias capas de colada (P&K)
M1	> 2,6		Subproductos de dolomita mezclados con arenas y material orgánico de origen exterior (piso de la cueva) (P&K)

Caja 6.14 Edad de la gruta Silberberg

En opinión de Herries y Shaw (2011), las edades atribuidas mediante paleomagnetismo por Partridge *et al.* (1999) se basaron en la asunción incorrecta de que los depósitos de la gruta Silberberg tenían más de 3 m.a. dada la distancia a que se encontraban respecto de los miembros M4 y M5 de superficie. Esa profundidad y la comparación de fauna fueron determinantes para conceder una gran antigüedad a la gruta Silberberg y, a partir de ésta, a todos los miembros de Sterkfontein. La edad obtenida por radiometría depende, por otra parte, del miembro concreto en que se tomen las muestras. Como hemos visto ya, en la gruta Silberberg se dieron distintas infiltraciones que pueden llevar a discrepancias entre los sedimentos analizados por radiometría y los que contienen los fósiles que se quieren fechar.

al Miembro 3 de Makapansgat una edad de 3 m.a., compatible con los resultados del paleomagnetismo. En contra de esa idea hablaba la comparación de la serie de suidos (cerdos) con sus equivalentes de África del este hecha por Tim White, Donald Johanson y William Kimbel (1981). En opinión de los autores, la edad del Miembro 3 de Makapansgat sería tan sólo de 2,6 m.a. Por lo que se refiere al Miembro 4 de ese yacimiento, su fauna es semejante a la del Miembro 4 de Sterkfontein (Partridge, 1982). Alf Latham y colaboradores (2002) indicaron que Makapansgat habría contado con un clima tropical o semitropical, deducido de la abundancia de espeleotemas. Tanto el Miembro 3 como el 4 de Makapansgat han proporcionado ejemplares de *A. africanus*.

Swartkrans* y *Kromdraai. Los yacimientos de Kromdraai y Swartkrans se encuentran unidos a los homininos de la especie *Paranthropus robustus* (véase capítulo 9) desde el hallazgo en 1938 del ejemplar-tipo, TM 1517, en Kromdraai A, una brecha de color marrón aflorada en superficie. Una segunda brecha marrón, Kromdraai B, ha suministrado también homininos asociados a una abundante fauna.

La cueva de Swartkrans fue explorada por Robert Broom y John Robinson a partir de 1948. Los estudios geológicos de Charles Brain (1958) proporcionaron los primeros esquemas de su estratigrafía, indicando la presencia de dos brechas de colmatación (rosa, en la Cueva Exterior; marrón, en la Cueva Interior). Los miembros sedimentarios, M1 y M2, corresponden a las brechas rosa y marrón, con una distribución final un tanto compleja debida a la destrucción de la caverna.

Swartkrans y Kromdraai fueron datadas inicialmente por comparación faunística con Sterkfontein. Para Partridge (1982), el Miembro 1 de Swartkrans y el 3 de Kromdraai B pertenecerían al lapso de 2 y 1 m.a., con los ejemplares de Swartkrans como los más antiguos de todos. El Miembro 2 de Swartkrans tendría alrededor de 500.000 años. C. K. Brain y Andrew Sillen (1988) estimaron la edad de Swartkrans en unos 1,5-1,0 m.a., mientras que Eric Delson (1988) la cifró en 1,8-1,6. m.a. Basándose en el estudio de la

Caja 6.15 Edad del Miembro 1 de Swartkrans, Sudáfrica

El análisis combinado de series de uranio y resonancia de espín (ESR) llevado a cabo por Darren Curnoe y colaboradores (2001) sobre dos fragmentos de dientes de *P. robustus* del Miembro 1 de Swartkrans proporcionó una edad de 1,63 ± 0,16 m.a. Sin embargo, los ejemplares fueron obtenidos de una colección bajo custodia, no *in situ,* con lo que su origen es dudoso. Los resultados de esas mismas técnicas aplicados a dientes de bóvidos de la misma colección procedentes en teoría del Miembro 2 dieron una edad incompatible con ese supuesto (más moderna).

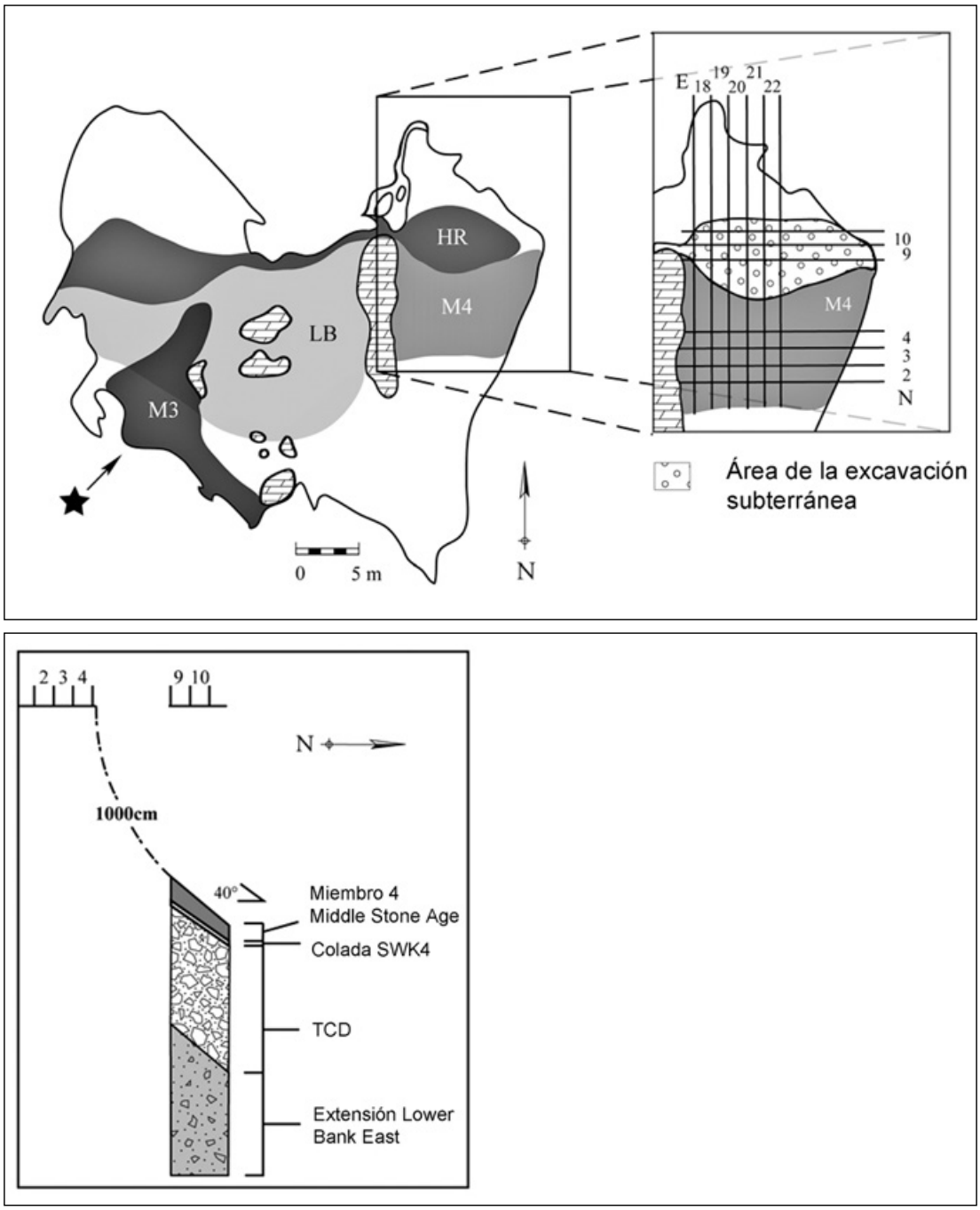


Figura 6.29 Arriba: Plano de la planta de Swartkrans que muestra varios de los depósitos en superficie (abreviaturas: HR = Member 1 Hanging Remnant; LB = Member 1 Lower Bank; M3 = Member 3; M4 = Member 4; el Miembro 2 desapareció casi por completo en excavaciones anteriores y no aparece en el plano; el Miembro 5, de 11.000 años de edad, tampoco está reflejado). La estrella negra indica la orilla suroeste del yacimiento. Derecha: Detalle de M4, con la parrilla de excavación de Sutton y colaboradores superpuesta. Abajo: Perfil esquemático de la estratigrafía del área M4. (Ilustraciones de Sutton *et al.,* 2009).

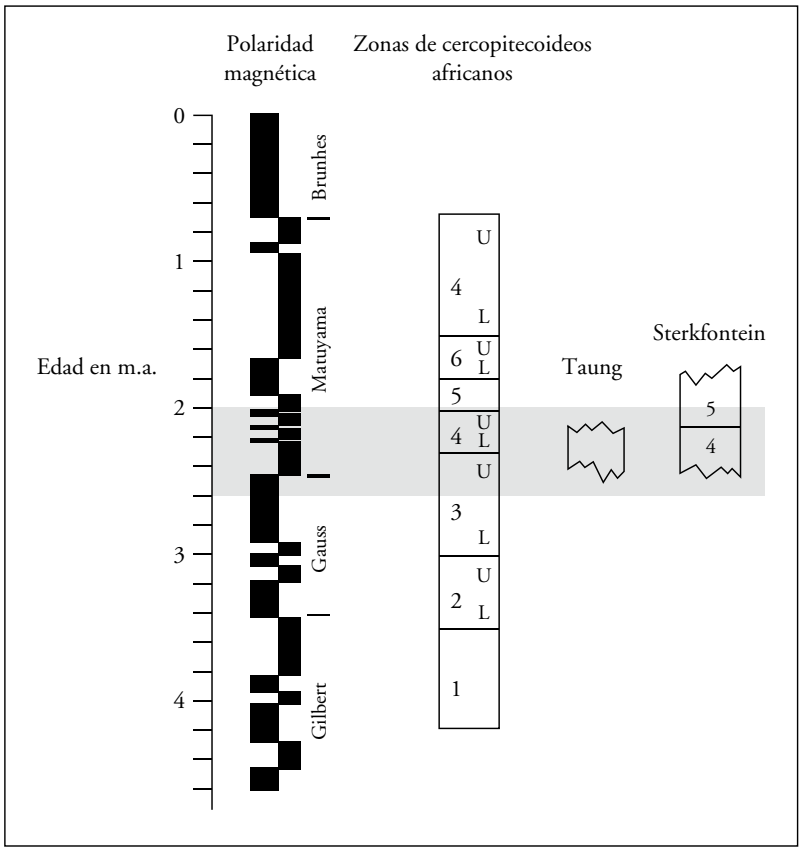


Figura 6.30 Izquierda: columna que indica los cambios de polaridad magnética detectados entre 4,5 m.a. atrás y la actualidad. Derecha: situación temporal de Taung, en relación con Sterkfontein, deducida de las zonas de cercopitecoideos que estableció Delson (1984) (columna central). El cuadro procede de Williams y Patterson (2010) (modificado).

fauna de cercopitecos comparable entre África del este y Sudáfrica, Delson (1988) optó por asignar a Swartkrans (Miembros 1-3) y Kromdraai una edad de alrededor de 1,8-1,6 m.a.

Francis Thackeray, Joseph Kirschvink y Thimothy Raub (2002) realizaron un estudio de paleomagnetismo en Kromdraai B bajo la suposición, deducida de la fauna presente, de que pertenecería al abanico 2,0-1,5 m.a. En función de las inversiones identificadas de acuerdo con ese supuesto, Thackeray *et al.* (2002) dieron para los depósitos en que se halló el ejemplar-tipo de *P. robustus,* TM 1517, una edad que corresponde al comienzo del subcrón Olduvai, es decir, 1,9 m.a.

El estudio más detallado de Swartkrans hasta la fecha ha sido hecho por Morris Sutton y colaboradores (2009) en el transcurso de trabajos en superficie en el Miembro 4. Durante las operaciones se excavó la parte septentrional del Talus Cone Deposit (TCD) hasta una profundidad de 10 metros, tarea que permitió obtener la estratigrafía del Miembro 4 (véase figura 6.29), incluyendo la excavación en superficie, con herramientas del Paleolítico Medio *(Middle Stone Age,* MSA, véase capítulo 18) y los niveles subyacentes SWK 4 —colada de lava que permitió llevar a cabo una datación precisa— y TCD, Talus Cone Deposit, con ejemplares de homininos.

Los análisis radiométricos por el método U/Th dieron a SWK 4 una fecha en promedio de 110.330 ± 1.980 años, cifra que supone la edad máxima para los depósitos con herramientas MSA. Tres ejemplares dentales aparecieron en el nivel TCD, siendo atribuidos a *P. robustus* (capítulo 9) (Sutton *et al.,* 2009).

Caja 6.16 Gladysvale

Situada a 13 km del conjunto formado por Sterkfontein, Kromdraai y Swartkrans, Gladysvale tiene el valor histórico de ser la primera localidad sudafricana en la que aparecieron nuevos homininos tras las clásicas que ya hemos descrito. En 1993 las excavaciones llevadas a cabo por la Palaeo-Anthropological Research Unit de la Universidad de Witwatersrand (Johannesburgo, Sudáfrica) condujeron al hallazgo de dos dientes de dudosa identificación (GVH-1 y GVH-2) con abundante fauna asociada propia del Plio-Pleistoceno (Berger, Keyser y Tobias, 1993). Los autores no asignaron esos ejemplares a ninguna especie; se limitaron a apreciar el aspecto de la cara bucal mesial de las piezas, que dieron por prominente aunque sin llegar al extremo de *Paranthropus robustus*. Al año siguiente aparecieron en un nivel estratigráfico superior, en la Pink Breccia un diente, GVH-7, y una falange, GVH-8. El yacimiento cuenta con tres cámaras amplias (Schmid, 2002) sobre las que se encuentra una muy erosionada, GVED *(Gladysvale Internal Deposit,* Pickering *et al.,* 2007), a la que pertenecen los ejemplares de homininos hallados.

Taung. Las circunstancias del hallazgo del niño de Taung, Taung 1, y la destrucción de la cueva a causa de los trabajos de cantería llevaron a deducir la edad, en un primer momento, de consideraciones paleoecológicas indirectas. La caverna cuenta con fauna que indica dos fases distintas: una antigua de clima seco y extensiones abiertas, correspondiente al de la sabana, y otro más moderno de entorno boscoso. ¿A cuál de las dos pertenecería el ejemplar de hominino? Desde su descripción hecha por Raymond Dart, Taung 1 se asoció a la fase árida hasta la reinterpretación hecha por Karl Butzer (1974), que lo colocó entre la fauna de la fase húmeda. Eso suponía negar la edad muy antigua del espécimen. Butzer (1974) consideró que sería posterior a los *A. africanus* de Sterkfontein y Makapansgat y contemporáneo del *P. robustus* de Kromdraai y Swartkrans.

Timothy Partridge (1982) se basó también en evidencias indirectas acerca de la fauna original para determinar la antigüedad del yacimiento. Apuntaron éstas a atribuir a Taung una edad semejante a la del Miembro 3 de Kromdraai B, es decir, entre 2 y 1 m.a.

Sin embargo, en contra de la opinión de Butzer y Partridge, Eric Delson (1988) sostuvo que la fauna a la que corresponde Taung 1 tendría más de 2 y menos de 2,5 millones de años, con una fecha más probable para el yacimiento de 2,3 m.a. El trabajo de Delson (1988) consistió en ampliar y detallar la muestra de especímenes de cercopitecoideos correlacionándolos con las mismas especies de África del este. A tal efecto, Eric Delson tuvo en cuenta las estimaciones acerca de la cronología de las formaciones de la depresión de Turkana (Koobi Fora, Nachukui y Shungura) dadas por Brown *et al.* (1985).

Un estudio estadístico comparado de las microestrías de los dientes de especies fósiles de *Papio,* con *Papio ursinus* actual como contraste, llevó a Frank Williams y James Paterson (2010) a establecer las pautas alimenticias de los monos fósiles y el paleohábitat de Taung. Comparando las características del paleosuelo, los autores indicaron el Miembro 4 de Sterkfontein como el de clima más parecido al de Taung. Atendiendo a las zonas establecidas por Delson (1984) de distribución temporal en la evolución de los cercopitecoideos, Williams y Paterson (2010) fijaron una fecha de entre 2,5 y 2 m.a. para Taung —aunque no fuera ese el objetivo principal de su trabajo—, fecha que no se aparta mucho de la asignada por Delson (1988).

Drimolen. Descubierto por Andrew Keyser en julio de 1992, Drimolen es uno de los nuevos yacimientos que se han añadido a la lista clásica de Taung, Sterkfontein, Makapansgat, Swartkrans y Kromdraai con numerosos hallazgos, de *P. robustus* en su mayoría, algunos tan interesantes como un cráneo con su mandíbula articulada que examinaremos en el capítulo 8. El yacimiento se encuentra a siete kilómetros al norte de Sterkfontein, en el distrito de Krugersdorp, provincia de Gauteng, Sudáfrica.

Se trata una vez más de una caverna dolomítica derruida. Fue objeto de trabajos de cantería para extraer piedra caliza, con lo que los sedimentos quedan expuestos en los cerca de 20 orificios realizados por los mineros. Los sedimentos fosilíferos son de dos tipos: los depósitos *in situ* y los del *Collapsed Fill* (CF, relleno colapsado). A los correspondientes al CF, entre los que se encuentran los principales ejemplares de hominino, los autores les atribuyeron 2,0-1,5 m.a. por la fauna asociada (Keyser, 2000; Keyser *et al.,* 2000). Ésta indica un entorno mixto con presencia de praderas abiertas.

De Drimolen proceden numerosos ejemplares de *Paranthropus boisei* (capítulo 9) asociados a huesos que podrían haber sido utilizados como herramientas para el forrajeo (Backwell y d'Errico, 2008).

Malapa. El yacimiento de Malapa, última de las cavernas dolomíticas derruidas de Sudáfrica que vamos a describir, se encuentra a 15 km al nornordeste de Sterkfontein, en la provincia de Gauteng. De Malapa proceden dos esqueletos parciales de australopitecinos que describiremos en el capítulo 8. El yacimiento consta de cinco facies sedimentarias llamadas, desde la base a la parte superior, A, B, C, D y E, separadas por coladas (Dirks *et al.,* 2010).

Los esqueletos aparecieron en la facies D. Más de 200 fósiles no homininos fueron hallados también en el yacimiento.

La colada subyacente a las facies C y D fue datada mediante la técnica U/Pb. Dos laboratorios independientes obtuvieron fechas idénticas en la práctica de 2,02 ± 0,02 m.a. Para precisar más la edad de los fósiles se realizó una columna paleomagnética entre la colada de la base —con polaridad inversa salvo un subcrón interpretado como Huckleberry cerca de su parte superior— y las facies superpuestas —de polaridad normal, interpretada como el comienzo del subcrón Olduvai (Dirks *et al.,* 2010) que transcurre, como se sabe, entre 1,95 y 1,78 m.a.

7. El yacimiento de Dmanisi

Hemos dejado para el final del capítulo la localidad de Dmanisi por dos razones. La primera, porque los fósiles de homininos que aparecen pertenecen al límite entre el Plioceno y el Pleistoceno. La segunda, porque se trata del único enclave situado fuera de África, en el denominado corredor levantino, que es lo mismo que decir a las puertas de Asia.

El yacimiento de Dmanisi (Georgia) está emplazado bajo las ruinas de la ciudad medieval de ese nombre, un centro urbano importante entre los siglos VIII y XII. La ciudad, a 85 km al sudoeste de Tbilisi, se construyó sobre depósitos aluviales con una potencia de unos cuatro metros por encima de una base de basalto. Los sedimentos contienen fósiles de mamíferos del Villafranquiense tardío. Las excavaciones, en sucesivas campañas que hasta la fecha han sido las de las décadas de 1980, 1990 y de 2008, se concentraron en un promontorio situado entre los ríos Masavera y Pinasauri (véase figura 6.31a).

El yacimiento contiene dos lechos, A, B, con diferentes unidades que vienen indicadas en la estratigrafía de la figura 6.32, extendiéndose sobre el depósito de basalto Masavera.

La base basáltica fue datada mediante el método de $^{40}K/^{39}Ar$, en 1,8 ± 0,1 (Gabunia y Vekua, 1995) y mediante $^{39}Ar/^{40}Ar$ (Schmincke y Van den Bogaard, 1995) en 2,0 ± 0,1 m.a. Gracias a un estudio paleomagnético se determinó la pertenencia del Lecho A al subcrón Olduvai y del Lecho B al cron Matuyama (Gabunia y Vekua, 1995).

Han aparecido tallas líticas en los dos lechos, A y B. A finales de 1991 se encontró el primer fósil, una mandíbula con sus dientes, D211, del género *Homo* (capítulo 10). Supuso ese el primer indicio que situó a Dmanisi como enclave de importancia en la salida de los homininos de África.

Figura 6.31a Situación de Dmanisi.

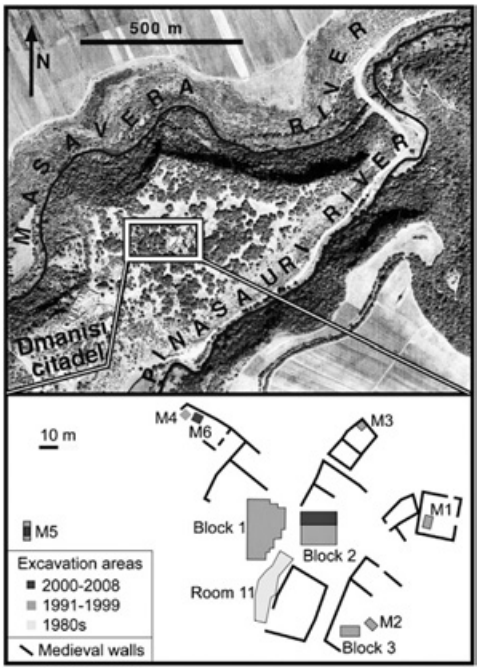


Figura 6.31b Vista aérea y gráfico de las ruinas medievales (Ferring *et al.,* 2011).

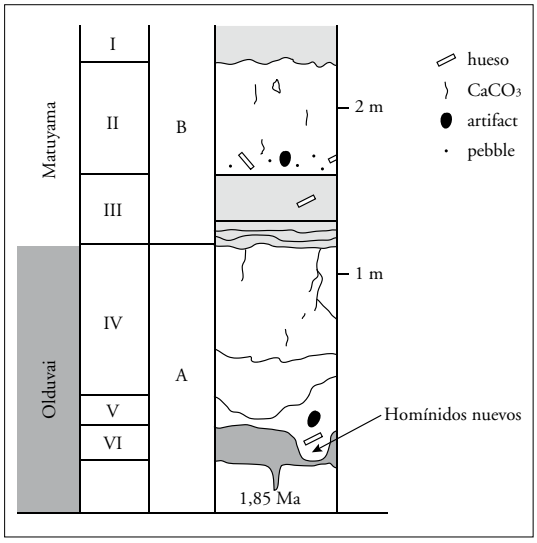


Figura 6.32 Columna paleomagnética de Dmanisi con la situación de los especímenes y artefactos reportados en 2002 (Vekua *et al.,* 2002).

7. Homininos del Mioceno

Una vez establecido el marco de referencia para el estudio del linaje humano, que incluye tanto las herramientas necesarias para poder abordar éste como las pautas generales de la evolución en común con los simios, llega el momento de entrar en las evidencias disponibles para poder sostener un modelo interpretativo de la filogénesis de nuestra tribu.

1. Los últimos antecesores comunes de simios y humanos

La aparición de la tribu Hominini se produjo a finales del Mioceno como proceso de cladogénesis en el que se dividió el linaje común de humanos y chimpancés. El episodio de separación, dentro de los límites debidos a que tenemos un conocimiento muy parcial sobre los hominoideos del Mioceno tardío, puede resumirse de la forma siguiente:

- Hace unos 7-8 millones de años se separaron en África las ramas evolutivas respectivas que conducirían, a la larga, a los gorilas, chimpancés y humanos actuales.
- Las técnicas moleculares indican que el grupo hermano de los homininos es el de los chimpancés.
- *Samburupithecus, Ouranopithecus, Nakalipithecus* y *Chororapithecus* son géneros próximos a los procesos de separación de los hominoideos actuales, aunque resulta muy difícil asignarles el papel de ancestros de un determinado linaje.

El episodio de la separación de los grupos hermanos que forman nuestra tribu, Hominini, y la de los chimpancés, Panini, puede ilustrarse mediante el gráfico de la figura 7.1.

Como hemos visto en el capítulo 3, la fecha más fiable obtenida por métodos moleculares para la cladogénesis que separó a humanos y chimpancés es la indicada por Galina Glazko y Masatoshi Nei (2003): 6 m.a., dentro de un abanico que va de los 5 a los 7 m.a. Nosotros hemos tomado esta última fecha, 7 m.a., como la más probable. Por desgracia, no se cuenta con especímenes lo bastante informativos inmediatamente anteriores a esas cifras. Como ya dijimos, existe un fragmento mandibular derecho con tres molares, de los que sólo uno

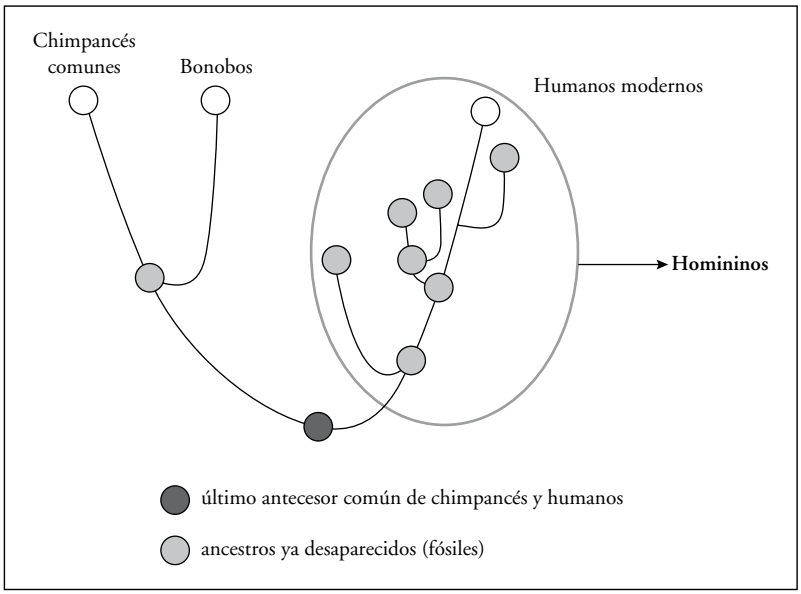


Figura 7.1 Esquema informal de la separación de la tribus Panini y Hominini. Los círculos más oscuros indican taxa desaparecidos (se incluyen como idea general, sin propósitos taxonómicos). Los círculos blancos, taxa actuales. Esta figura se repite para comodidad de lectura (p. 89, fig. 3.6).

conserva la corona (KNM-LT 329), obtenido en 1967 en Lothagam Hill (Kenia) (Patterson *et al.,* 1970) pero su interpretación es difícil de llevar a cabo. La edad obtenida mediante el método K/Ar para la fauna de Lothagam, en el Lecho Lothagam I, la sitúa entre dos intrusiones de basalto que tienen respectivamente 8,5 ± 0,2 y 3,8 ± 0,4 millones de años (Brown *et al.,* 1985) y los análisis bioestratigráficos de Andrew Hill, Stephen Ward y Barbara Brown (1992) otorgaron al fragmento mandibular una edad superior a los 5,6 m.a. Si sus rasgos son humanos, estaríamos ante un hominino muy antiguo y no ante un antecesor del clado *Homo* + *Pan*. De hecho, Hill, Ward y Brown (1992) clasificaron el ejemplar como *Australopithecus* cfr. *afarensis,* un taxón de Hominini que será descrito en extenso en el capítulo siguiente (véase caja 7.1).

El maxilar KNM-SH 8531 de la Formación Namurungule, en Samburu Hills (Kenia) (Ishida *et al.,* 1984), de unos 9 m.a. de antigüedad, cuenta con ciertos rasgos similares a los de los gorilas actuales (gran tamaño, prognatismo, forma de la apertura nasal) y otros distintos (esmalte grueso, cúspides bajas y redondeadas) (véase figura 4.17, en el capítulo 4). En síntesis, algunos de sus rasgos se acercan al gorila, otros al chimpancé, otros a los humanos y los restantes, por fin, son rasgos primitivos. Fue clasificado por Hidemi Ishida y colaboradores (1984) como *Samburupithecus kiptalami*.

En el espécimen de Samburu Hills no hay rasgos derivados de los póngidos (la familia que incluye al orangután y sus antecesores directos) y sí algunas evidencias de los caracteres derivados del conjunto «gorila + chimpancé + humano». Pero, por otra parte, el espécimen carece también de apomorfias propias de alguna de esas tres ramas, así que la conclusión que sacó Colin Groves (1989) fue que estamos ante un ser anterior a la separación de los gorilas, chimpancés y homininos. En ese caso, el papel filogenético del ejemplar de Samburu Hills sería parecido al del *Ouranopithecus,* es decir, el de un antecesor común de los grandes simios africanos y de los homininos.

Entre los restos de Samburu Hills y los grandes simios africanos actuales se da un vacío absoluto. Con la excepción de los materiales dentales de Tugen Hills, pertenecientes a un miembro del linaje de los chimpancés (McBrearty y Jablonski, 2005) (véase caja 5.1, capítulo 5), no conocemos ni uno solo de sus

Caja 7.1 El fósil de Lothagam

El ejemplar de Lothagam fue clasificado inicialmente por Bryan Patterson y colaboradores (1970) como *Australopithecus* cfr. *africanus* pero Robert Eckhardt (1977) vio en él un posible póngido. Los estudios de Andrew Kramer (1986) y Andrew Hill *et al.* (1992) pusieron de manifiesto la presencia de ciertos rasgos de *A. afarensis,* como la anchura de los molares. Henry McHenry y Robert Corruccini (1980) aceptaron, por su parte, que tiene rasgos derivados propios de los homininos, pero ante la falta de algunos caracteres notorios de *A. afarensis* recomendaron clasificarlo como Hominini indet. Tim White (1986) clasificó el ejemplar dentro de *Australopithecus afarensis*. Bernard Wood y Brian Richmond (2000) apuntaron que tiene afinidades tanto con *A. afarensis* como con *Ar. ramidus*. Las edades de todos esos taxa las trataremos en el capítulo 8.

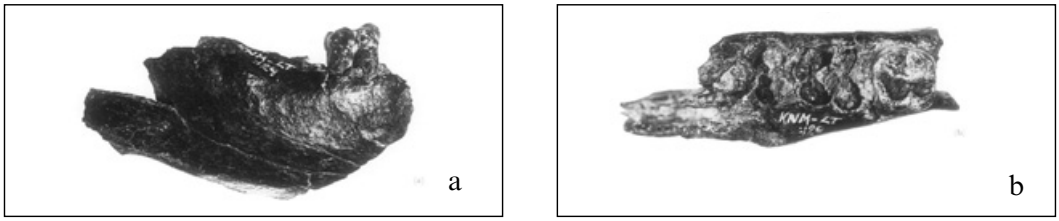


Figura 7.2 Fragmento mandibular de Lothagam (Kenia). Vistas lateral (a) y oclusal (b) (A. Hill, Ward y Brown, 1992).

antecesores, ni los remotos ni los cercanos. Por el contrario, disponemos de muchísimos especímenes de homininos fósiles y, a medida que van pasando los años, se incrementa su número. Sin embargo, cabe encontrar autores como Leonard Greenfield (1983) y Russell Ciochon (1983) que, siguiendo la reflexión primera de Darwin, han sostenido que jamás tendremos ejemplares inmediatos a la divergencia de los simios africanos y los homininos. O, mejor dicho, que si los tuviéramos delante no sabríamos distinguirlos como tales. Sus rasgos no habrían diferido entre sí lo bastante como para que pudiésemos identificarlos como pánidos, gorílidos u homininos.

Esa situación de vacío en el registro fósil es el punto de partida para la exposición de los ejemplares que componen el panorama de los primeros homininos. Como sabemos, son todos ellos africanos y proceden de África central (Chad), África del este (valle del Rift) y Sudáfrica. El orden temporal de los descubrimientos no coincide con la edad de los fósiles hallados; en realidad sucede lo contrario al haberse dirigido las investigaciones hacia terrenos cada vez más antiguos. Cabe presentar, pues, los hallazgos como secuencia histórica, comenzando por aquellos que primero se conocieron, o siguiendo el orden cronológico real. Nosotros hemos optado por esta segunda fórmula, y así comenzaremos a describir los miembros de nuestra tribu del Mioceno Superior (véase tabla 7.1).

2. Ejemplares del Mioceno

Los primeros especímenes de nuestra tribu corresponden a ejemplares del Mioceno Superior procedentes de Toros-Menalla (Chad), Tugen Hills (distrito de Baringo, Kenia) y Middle Awash (Etiopía). Tugen Hills y Toros-Menalla han suministrado muy pocos especímenes, al margen de los que se comentarán aquí. Middle Awash, por el contrario, es una amplia zona fosilífera que cuenta con multitud de yacimientos en los que se han encontrado numerosos ejemplares de homininos.

2.1 Toros-Menalla

En 2002 la Mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne dirigida por Michel Brunet comunicó el hallazgo de un fósil muy

Tabla 7.1 Taxa del linaje humano y época de su aparición

Géneros	*Especies*	*Edad (m.a.)*	*Aparición (se indica la fecha de comienzo de la época)*
Sahelanthropus	*S. tchadensis*	7,2-6,8	Mioceno Superior (11,606)
Orrorin	*O. tugenensis*	6	
Ardipithecus	*Ar. kadabba*	5,8	
	Ar. ramidus	4,4	Plioceno Inferior (5,332)
Australopithecus	*A. anamensis*	4	
	A. afarensis	3,5	Plioceno Medio (3,600)
	A. bahrelghazali	*c.* 3,5	
	A. garhi	2,5	Plioceno Superior (2,588)
	A. africanus	2,2	
	A. sediba	2,0	
Kenyanthropus	*K. platyops*	3,5	Plioceno Medio
Paranthropus	*P. aethiopicus*	2,5	Plioceno Superior
	P. boisei	2,2-1,9	
	P. robustus	1,9	
Homo	*H. rudolfensis*	2,5-2,3	
	H. habilis	2,3	
	H. gautengensis	2.0	
	H. ergaster	1.9	
	H. georgicus	1,8	Pleistoceno Inferior (1,806)
	H. erectus	*c.* 1,7	
	H. floresiensis	? > 0,18	
	H. antecessor	0,8	
	H. heidelbergensis	*c.* 0,7-0,4	Pleistoceno Medio (0,781)
	H. neanderthalensis	0,3	
	H. sapiens	0,2	

Se han incluido géneros *Sahelanthropus, Orrorin, Kenyanthropus* pese a que, como iremos viendo, pueden considerarse superfluos. Lo mismo cabe decir de las especies de la tabla: a lo largo de este libro iremos viendo cómo algunas de ellas no se encuentran suficientemente justificadas como taxas separadas.

Caja 7.2. Descripción de los yacimientos

En este y los demás casos de ejemplares de homininos antiguos, las circunstancias relativas a los yacimientos en que fueron hallados pueden consultarse en el capítulo 6.

Figura 7.3 Yacimientos con homininos del Mioceno.

cercano al tiempo de la separación de chimpancés y homínidos (Brunet *et al.,* 2002). Procedía de la localidad TM 266 de la zona fosilífera de Toros-Menalla, no lejos de Bahr el Ghazal (Chad).

Como vimos en el capítulo anterior, los estudios biocronológicos dataron al yacimiento de Toros-Menalla entre 6-7 m.a. (Vignaud *et al.,* 2002), pero una datación radiométrica posterior situó el ejemplar en el entorno de 7,2-6,8 m.a. (Lebatard *et al.,* 2008). Es esa la fecha que nos ha llevado a dar por buena la de 7 m.a. para la separación de los linajes chimpancé y humano.

Los hallazgos iniciales de homininos de Toros-Menalla incluían un cráneo casi completo (TM 266-01-60-1) al que le falta buena parte del occipucio y seis fragmentos mandibulares (véase figura 7.4). El cráneo recibió el nombre coloquial de Toumai («esperanza de vida» en lengua Goran).

La morfología de TM 262-01-60-1 muestra una mezcla de rasgos primitivos y rasgos derivados, indicio siempre de una evolución en mosaico dentro del proceso general de cambio de un linaje. La capacidad craneal muy baja, el gran arco supraorbital y el ramus mandibular muy desarrollado son rasgos que acercan el ejemplar a los simios africanos. Por el contrario, los caninos pequeños (si se trata, como sostuvieron los descubridores, de un macho), el prognatismo subnasal reducido y un espesor del esmalte de los molares intermedio entre el propio de gorilas y chimpancés y el que muestran taxa posteriores *(Australopithecus)* acercan el ejemplar a los homininos. Los autores que describieron los especímenes de Toros-Menalla propusieron,

Caja 7.3 ¿Qué es el *Sahelanthropus*?

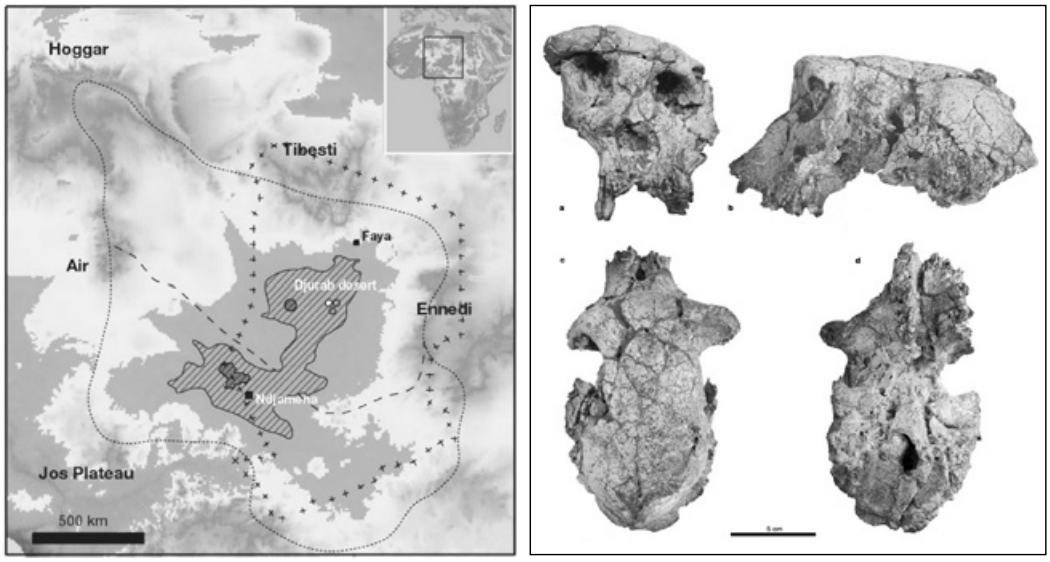


Figura 7.4 Izquierda: desierto de Djourab. Las cruces indican la frontera de Chad. El límite del lago antiguo lo indica una línea de puntos. En un círculo negro, la localidad fosilífera de Toros-Menalla (Vignaud *et al.,* 2002). Derecha: TM 266-01-60-1, *Sahelanthropus tchadensis:* vistas frontal, lateral y basal (Brunet *et al.,* 2002).

Como puso de manifiesto Bernard Wood (2002) en su comentario sobre el descubrimiento, el *Sahelanthropus tchadensis* es una combinación morfológica extraña: la parte posterior de su cráneo recuerda al de un simio mientras que la cara, con su gran arco supraorbital y la proyección facial subnasal moderada, se acerca a los homínidos. Pero, dentro de ellos, no a los australopitecos, como cabría esperar si se trata de un antecesor suyo, sino a los *Homo erectus,* que son muy posteriores. Por razones que tienen que ver con la manera como se propagan los caracteres a lo largo de un linaje, no puede ser que la morfología facial del *S. tchadensis* la heredasen los *H. erectus* de forma directa sin que aparezcan tales rasgos en los distintos *Australopithecus* y *Homo* intermedios.

Milford Wolpoff y colaboradores (2002) plantearon que *S. tchadensis* podía ser en realidad no un hominino, sino un antecesor de los simios africanos, del gorila tal vez. Sus rasgos más gráciles se justificarían por el hecho de tratarse de una hembra. Si la dentición más pequeña obedece a un dimorfismo sexual, entonces los caninos de tamaño menor del *Sahelanthropus* pierden importancia como hecho evolutivo —una hembra antecesora de los gorilas cabe esperar que los tuviera así. Pero el equipo de Michel Brunet había atribuido el sexo masculino a los ejemplares de Toros-Menalla. Esa consideración apoya que se emplace dentro del linaje hominino.

en consecuencia, un nuevo género y especie: *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet *et al.,* 2002).

No se cuenta con postcraneales de *S. tchadensis*. Pero Soizic Le Fur y colaboradores (2009) llevaron a cabo un análisis de los fósiles de la localidad TM 266 de Toros-Menalla cuyo resultado indicó, si las pautas locomotoras y dietarias convergen —como sostuvieron los autores—, la presencia de una fauna de bosque y sabana abierta con zonas pantanosas y pastos. El 57% de los mamíferos de TM 266 son de locomoción terrestre obligada y, el resto, de locomoción semiarbórea, sin que aparezcan especies estrictamente arbóreas. Esa conclusión favorece

Tabla 7.2 Hipodigma de *Sahelanthropus.* (A) fósiles indicados por Brunet *et al.* (2002); (B) fósiles indicados por Brunet *et al.* (2005). D. A., Djimdoumalbaye Ahounta; MPFT, Mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne

N.º de catalogación	*Espécimen*	*Fecha del hallazgo*	*Descubridor*
(A)			
TM 266-01-60-1 (holotipo)	Cráneo	2001	D. A.
TM 266-01-60-2	Sínfisis mandibular fragmentaria con alveolos de incisivo y canino	2001	Grupo
TM 266-01-447	M^3 derecho	2001	Grupo
TM 266-01-448	I^1 derecho	2001	Grupo
TM 266-02-154-1	Mandíbula derecha, (P_3) P_4-M_3	2002	D. A.
TM 266-02-154-2	C derecho	2002	D. A.
(B)			
TM 292-02-01	Fragmento mandibular	2002	MPFT
TM 247-01-02	Fragmento del cuerpo mandibular derecho	2001	MPFT
TM 266-01-462	P^3 derecho	2001	MPFT

el otorgar a *S. tchadensis* una locomoción total o parcialmente terrestre.

Las localidades TM 247, TM 266 y TM 292 de Toros-Menalla proporcionaron más tarde tres nuevos especímenes de *S. tchadensis* —dos fragmentos mandibulares (TM 292-02-01 y TM 247-01-02) y un premolar derecho superior (TM 266-01-462) (Brunet *et al.,* 2005). Michel Brunet y colaboradores (2005) describieron la presencia en esos materiales de algunos rasgos derivados, como el complejo C/P3 —que forman el canino y el primer premolar— y el espesor del esmalte radial, intermedios en ambos casos entre los de los chimpancés y los australopitecos. Tales caracteres apoyan el carácter de hominino del taxón.

2.2 Tugen Hills

En los meses de octubre y noviembre de 2000, la Kenya Paleontology Expedition (KPE), organizada por el Collège de France (París, Francia) y por la Community Museums of Kenya (Nairobi, Kenia) bajo la dirección de Brigitte Senut y Martin Pickford, encontró en cuatro yacimientos de la Formación Lukeino (los de Cheboit, Kapsomin, Kapcheberek y Aragai) hasta doce fragmentos mandibulares (BAR 1000,00), dentales y postcraneales (con dos fémures izquierdos, BAR 1002 y BAR 1003), que se añadían a un molar inferior (KNM-LU 335) hallado por Martin Pickford en el yacimiento de Cheboit, de la misma Formación, en 1974.

Caja 7.4 *Millenium Man*

Con motivo de la presentación de los hallazgos, Brigitte Senut y Martin Pickford se refirieron a los especímenes de Lukeino como *Millenium Man*. Tras ese acto, se produjo una disputa acerca de qué grupo de investigación disponía de los permisos reglamentarios para excavar en Baringo (Butler, 2001). Pero dejando al margen la polémica, lo cierto es que el *Millenium Man* supuso un descubrimiento de enorme importancia, tanto por la edad de los especímenes como por la presencia de materiales dentales y postcraneales, que permiten aclarar cuáles son los rasgos primitivos de nuestra tribu.

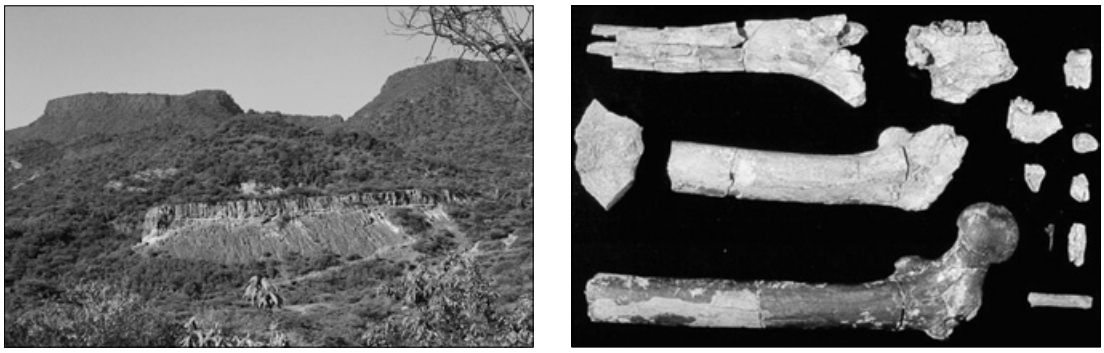


Figura 7.5 Izquierda: estratos superiores de la Formación Lukeino, Tugen Hills (Kenia) (Fotografía de C. Cela). Derecha: fragmento mandibular y postcraneales de *Orrorin tugenensis* (Senut *et al.,* 2001).

En la descripción de los fósiles, Senut y colaboradores (2001) indicaron que tanto su esmalte dental grueso, su dentición pequeña en comparación con el tamaño del cuerpo y la forma del fémur muestran que se trata de homininos. Se diferencian tanto de *Ardipithecus* (con esmalte dental fino; ver más adelante) como de *Australopithecus,* cuya dentición es más grande y cuyo fémur se acerca menos que el de *Orrorin* al de *Homo*. En consecuencia, Senut *et al.* (2001) nombraron un nuevo género y especie: *Orrorin tugenensis*. La mandíbula fragmentaria en dos piezas BAR 1000'00 constituye el holotipo y los demás especímenes, incluido el molar KNM-LU 335 de 1974, son paratipos (véase figura 7.5). Orrorin significa «hombre original» en lengua tugen y la especie honra el topónimo de las colinas en las que fueron descubiertos los fósiles.

El *Orrorin* cuenta también con una mezcla en mosaico de rasgos primitivos y derivados. Rasgos primitivos semejantes a los de los simios aparecen en los caninos en punta, incisivos y premolares. El húmero y la falange tienen una anatomía propia de un ser con ciertas capacidades para la trepa. Los rasgos derivados son los del fémur, que indica que se trata de un ser bípedo, y molares, relativamente pequeños, que cuentan con esmalte dental grueso.

Tabla 7.3. Hipodigma de Orrorin (Senut *et al.,* 2001)

N.º de catalogación	*Localidad*	*Espécimen*	*Descubridor*	*Fecha de hallazgo*
KNM-LU 335	Cheboit	molar inferior	Martin Pickford	1974
BAR 349'00	Kapcheberek	falange de la mano	Evalyne Kiptalam	13/10/ 2000
BAR 1000'00	Kapsomin	2 fragmentos de mandíbula	Kiptalam Cheboi	25/10/2000
BAR 1002'00	Kapsomin	fémur izquierdo	Martin Pickford	4/11/2000
BAR 1004'00	Kapsomin	diáfisis humeral derecha	Brigitte Senut	5/11/2000
BAR 1003'00	Kapsomin	fémur proximal izquierdo	Dominique Gommery	5/11/2000
BAR 1001'00	Kapsomin	incisivo central superior	Samuel Chetalam	10/11/2000
BAR 1215'00	Aragai	fémur proximal derecho	Martin Pickford	1/11/2000
BAR 1390'00	Kapsomin	P_4	Samuel Chetalam	13/11/2000
BAR 1425'00	Kapsomin	canino superior derecho	Kiptalam Cheboi	16/11/2000
BAR 1426'00	Kapsomin	M^3 izquierdo	Evalyne Kiptalam	17/11/2000
BAR 1900'00	Kapsomin	M^3 derecho	Joseph Chebet	23/11/2000

Caja 7.5 ¿Qué es el *Orrorin?*

La condición de hominino de *Orrorin* fue puesta en duda por Yohannes Haile-Selassie (2001) ante la presencia del rasgo primitivo de coronas bajas en los caninos superiores. Por lo que hace a la locomoción, Haile-Selassie sostuvo en 2001 que era incierta porque la descripción de *Orrorin* carecía de comentarios sobre los caracteres que sirven de diagnóstico directo de la bipedia. Para Haile-Selassie nada impedía entender que *Orrorin* representaba, o bien «el último ancestro común, y por lo tanto, anterior a la cladogénesis de los homininos [...], o un precursor exclusivo de los chimpancés, gorilas o humanos» (Haile-Selassie, 2001).

Sin embargo, la cuestión de si *Orrorin* sería un antecesor de pánidos, gorílidos y homininos, o un miembro ya de Hominini, no puede ser planteada en función de rasgos primitivos como el de los caninos. Hay que considerar los rasgos derivados y, a nuestro entender, el extremo proximal del fémur es suficiente indicio para dar a *Orrorin tugenensis* por un bípedo —en consecuencia, un hominino. De hecho así lo entendieron más tarde Yohannes Haile-Selassie y colaboradores (2004), como veremos al tratar los *Ardipithecus ramidus*.

La locomoción de *Orrorin* fue discutida exhaustivamente en la Academia Francesa de las Ciencias en su sesión de septiembre de 2004 en París (véase Ann Gibbons, 2004). Más tarde, Richmond y Jungers (2008) llevaron a cabo un análisis detallado del fémur de *Orrorin,* concluyendo que ofrece evidencias sólidas acerca de pertenecer a un bípedo.

El énfasis puesto por Senut y colaboradores (2001) en un aparato locomotor más moderno que el de los australopitecos sería un argumento en favor de la consideración de *Orrorin* como un género por razones de locomoción y no sólo de dentición. Pero Aiello y Collard (2001) proporcionaron argumentos que ponen en duda la presencia de una separación tan antigua entre dos tipos diferentes de locomoción. Como hemos visto en el capítulo anterior, la marcha bípeda de los primeros homininos supuso una forma particular de adaptación que contrasta con la bipedia actual, adquirida por el género *Homo*.

Un aspecto interesante puesto de manifiesto por el equipo de investigación de la KPE es el tamaño del fémur y el húmero de *Orrorin,* 1,5 veces más grande que los de A.L. 288-1 de Hadar, *A. afarensis* (véase capítulo 8). Para Senut *et al.* (2001) ese hecho contradice la idea muy extendida de que nuestros primeros ancestros tenían una talla pequeña. Sin embargo, A.L. 288-1 corresponde a una hembra; podemos estar, como en tantas otras ocasiones, ante un caso de dimorfismos sexuales importantes. El tamaño de los australopitecos lo estudiaremos en el capítulo 8.

2.3 Middle Awash

En 1994 Tim White, Gen Suwa y Berhane Asfaw publicaron los resultados de las campañas de investigación correspondientes a los dos años anteriores en el yacimiento de Aramis, dentro de la región de Middle Awash (Etiopía) (véase figura 7.6). Los hallazgos incluían 17 ejemplares de posibles homininos procedentes de las áreas 1, 6 y 7, que constituyeron los miembros de nuestro linaje más antiguos conocidos hasta entonces (White, Suwa y Asfaw, 1994).

Dieciséis de los ejemplares, y una gran cantidad de restos de otros vertebrados (más de 600), fueron encontrados en estratos comprendidos entre dos marcadores, el complejo de tobas vítreas denominado *Gàala Tuff Complex,* GATC *(Gàala* significa «dromedario» en la lengua de Afar), y la toba basáltica *Daam Aatu Basaltic Tuff,* DABT *(Daam Aatu* significa «mono» en la misma lengua), con cuatro metros de sedimentos en promedio entre ellas (WoldeGabriel *et al.,* 1994).

Además de tres huesos fragmentarios de un brazo izquierdo (ARA-VP-7/2) hallado medio metro por encima de DABT, los ejemplares de homininos de Aramis incluían, entre otros restos, dientes asociados (ARA-VP-1/128; ARA-VP-6/1), un molar infantil (ARA-VP-1/129) (figura 7.6), un húmero derecho completo (ARA-VP-1/4) y fragmentos craneales (ARA-VP-1/125; 1/500) (White *et al.,* 1994). White y colaboradores (1994)

Caja 7.6 La edad de Aramis

Mediante el método de $^{40}Ar/^{39}Ar$, la toba GATC fue datada en 4,387 ± 0,031 m.a. como mejor estimación, proporcionando esa edad máxima para los restos de homininos del yacimiento (WoldeGabriel *et al.,* 1994). La toba DABT no pudo datarse por la alta contaminación de materiales del Mioceno; no obstante, mediante biocronología y paleomagnetismo WoldeGabriel y colaboradores (1994) asignaron a los estratos con presencia de homininos entre 4,48 y 4,29 m.a. Una cifra redonda de 4,4 m.a. es la que suele atribuirse a los especímenes de Aramis (véase caja 7.9).

clasificaron inicialmente todos esos especímenes dentro del género *Australopithecus* pero en distinta especie, proponiendo la de *Ar. ramidus* con ARA-VP-6/1 como prototipo. Un año más tarde decidieron llevar las diferencias al rango del género, nombrando el taxón *Ardipithecus ramidus (ardi* significa «tierra» o «suelo» en la lengua de Afar) para los ejemplares de Aramis (White, Suwa y Asfaw, 1995).

La propuesta de *Ardipithecus* fue hecha de forma casi telegráfica, remitiendo la descripción de las apomorfias de *Ardipithecus* al análisis de una mandíbula encontrada a finales de 1994. Michael Day (1995) protestó ante el añadido de un género nuevo dentro de la tribu Hominini sin ofrecer ningún argumento serio acerca de por qué se hace así, aunque no sin sugerir, un tanto irónicamente, que las prisas por nombrar un nuevo género antes de que lo haga otro autor tienen a veces prioridad sobre la claridad científica.

El hallazgo en 2004 de ejemplares correspondientes a nueve individuos en el yacimiento de As Duma (Gona, Etiopía) en terrenos de 4,5-4,3 m.a. —datación obtenida mediante paleomagnetismo y $^{40}Ar/^{39}Ar$— amplió el hipodigma y la extensión geográfica de *Ar. ramidus*. Los ejemplares incluían GWM3/P1 (una mandíbula parcial derecha), GWM5sw/P56 (un fragmento mandibular izquierdo) y otros materiales tanto dentales como postcraneales (S. Semaw *et al.,* 2005). La dentición permite incluir esos ejemplares, según Sileshi Semaw y colaboradores (2005), en *Ardipithecus ramidus*. Su carácter bípedo lo dedujeron los autores de la orientación dorsal

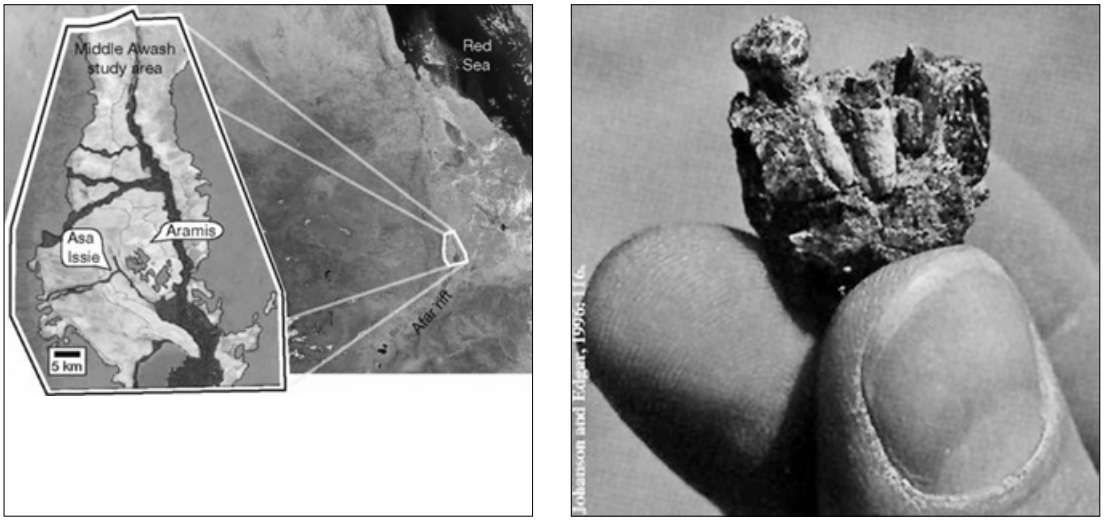


Figura 7.6 Izquierda: localizaciones de Aramis y Asa Issie, en la región de Middle Awash (Etiopía) (White *et al.,* 2006). Derecha: molar de leche hallado por Berhane Asfaw en Aramis en 1994. (Fotografía de Johanson y Edgar, 1996).

Caja 7.7 ¿Qué es el *Ardipithecus?*

En un artículo dedicado a comentar la aparición de los ejemplares de *Ar. ramidus* en Aramis, Henry Gee (1995) aventuró un par de profecías respecto del nuevo ser y de sus características dudosas. Para el año 2000, los *Australopithecus ramidus,* como se llamaban en la época en que Gee escribió sus augurios, habrían sido colocados en otro género. No hizo falta esperar tanto: como hemos visto, pocos meses después White y colaboradores (1995) propusieron el taxón *Ardipithecus*. Aunque los autores proponentes del *Ardipithecus* no detallasen las razones que apoyaban el hablar de un nuevo género, lo cierto es que los ardipitecos son unos homininos tan especiales que tiene sentido clasificarlos en un grupo aparte. Peter Andrews (1995) los describió como «simios ecológicos», dando a entender que su esmalte dental estaría relacionado con una adaptación al bosque tropical parecida a la de gorilas y chimpancés. Pero ¿eran bípedos? O, dicho de otro modo, ¿debe ser incluido el género *Ardipithecus* entre los homininos o bien entre los pánidos o gorílidos?

El rasgo de *Ardipithecus* que provocó más controversia fue el del grosor fino del esmalte dental. Se trata de un carácter muy utilizado en la discusión acerca de la filogénesis y la clasificación de los hominoideos como criterio identificar los homininos. Cabe recordar que el *'Ramapithecus'* fue tenido entonces por un hominino precisamente a causa del esmalte dental grueso de sus molares (Pilbeam, 1978). Pues bien, la aparición del *Ardipithecus ramidus* como un ser muy antiguo y con el esmalte dental de sus molares fino, planteó muchas dudas. Todos los demás homininos disponen de esmalte dental grueso, mientras que los chimpancés y los gorilas lo tienen fino y, los orangutanes, de un espesor intermedio. *Ardipithecus,* por tanto, provocó una reedición de las discusiones acerca del valor del grosor del esmalte dental para el establecimiento de linajes. Peter Andrews, por ejemplo, hizo notar el hecho de que el esmalte dental grueso parece ser un carácter compartido tanto por los homininos como por los demás fósiles de simios que se han podido encontrar de hasta 10 m.a. atrás, cosa que obliga a entender que el esmalte fino de los chimpancés es un rasgo derivado (Fischman, 1994).

Conviene recordar la advertencia de White y colaboradores (1994) y de Fischman (1994) acerca de la necesidad de tener en cuenta aspectos globales y coordinados de la forma de los dientes y los aspectos de la alimentación siempre que se trate de clasificar los especímenes. Desde ese punto de vista, el rasgo aislado del esmalte dental pierde fuerza. Sigue teniendo su importancia, no obstante, para poder comparar los especímenes hallados en el mismo yacimiento o en yacimientos próximos, como ha hecho Ramirez Rozzi (1998) mediante el estudio de su microestructura.

en la faceta oval amplia de GWM-10/P1, una falange manual izquierda bastante completa.

Los especímenes de As Duma confirmaron el panorama de los *Ardipithecus* como un grupo de homininos peculiares que unen la bipedia a los rasgos masticatorios de los simios. Por desgracia, la climatología del yacimiento en el Plioceno corresponde a un mosaico de ambientes, cosa que no permite atribuir a los ardipitecinos encontrados allí el carácter de seres adaptados a un hábitat en particular.

En términos generales los homininos de Aramis comparten una amplia gama de caracteres con los *A. afarensis,* hallados también en Etiopía, de los que hablaremos en el siguiente epígrafe. Pero difieren en otros rasgos, sobre todo los relativos a la dentición. El primer molar deciduo de ARA-VP-1/129 se encuentra más próximo al chimpancé que a ningún hominino y, por lo que se refiere a la dentición adulta, algunos rasgos (el área de la corona del canino de ARA-VP-6/1, por ejemplo) también se acercan a los chimpancés. Pero otros rasgos se separan de ellos. Los incisivos no tienen la característica de gran anchura de los chimpancés actuales (los incisivos de Aramis conservan una relación con los molares y premolares propia de los homininos del Mioceno y los gorilas) y la morfología de los caninos es diferente de la de los simios. La posición del *foramen magnum,* indicativa de la postura y, por tanto, de la posibilidad de una locomoción bípeda, es próxima a la de los demás homininos y se aleja de la del chimpancé (White *et al.,* 1994). Una opinión contraria fue la de Brigitte Senut y colaboradores (2001), para quienes el bipedismo de *Ardipithecus,* en función de los ejemplares descritos, estaba por demostrar.

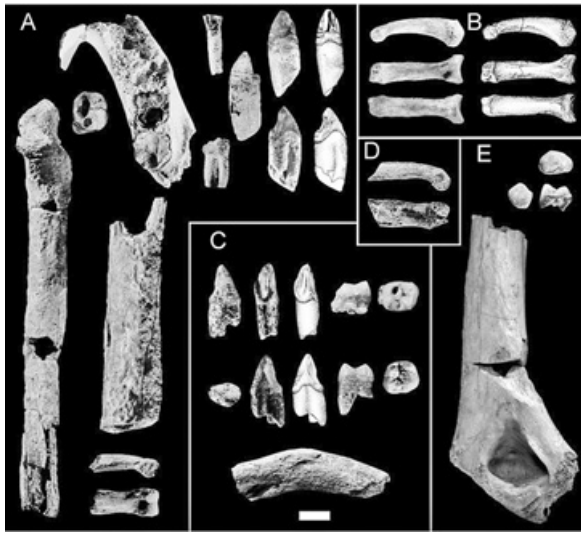


Figura 7.7 *Ardipithecus ramidus kadabba* de los depósitos del Mioceno tardío de Middle Awash (Haile-Selassie, 2001). A, ALA-VP-2/10, mandíbula y dientes asociados; ALA-VP-2/120, cúbito y eje del húmero; ALA-VP-2/11, falange de la mano. B, AME-VP-1/71, vistas lateral, inferior y dorsal de la falange del pie. C, STD-VP-2, dientes y clavícula parcial. D, DID-VP-1/80, falange de la mano. E, ASK-VP-3/160, vista oclusal, mesial y bucal; ASK-VP-3/78, vista posterior. Todas las imágenes están a la misma escala, indicada por la barra blanca en C (1 cm). (Haile-Selassie, 2001).

La segunda profecía hecha por Gee (1995) (véase caja 7.7) auguraba que en 2000 los *Ar. ramidus* se considerarían un miembro más de los «ramidopitecinos», los antecesores comunes de chimpancés y humanos. Ya hemos indicado cómo Senut y colaboradores (2001) sacaron una conclusión similar. Pero Yohannes Haile-Selassie (2001) comunicó el hallazgo de once especímenes de *Ardipithecus* cuya interpretación se opuso a esa hipótesis. Los nuevos ejemplares tenían una antigüedad de entre 5,2 y 5,8 m.a., procediendo de cinco localidades de la zona etíope del Middle Awash (Saitune Dora, Alayla, Asa Koma y Digiba Dora del margen occidental de Middle Awash; Amba East del Miembro Kuserale de la Formación Sagantole del Central Awash Complex).

Los ejemplares de Middle Awash incluyen fragmentos postcraneales —como una falange de la mano (ALA-VP-2/11), otra del pie (AME-VP-1/71) y huesos del brazo— que apoyaron la tesis de *Ardipithecus* como seres bípedos (véase figura 7.7). En particular, la orientación dorsal de la falange AME-VP-1/71 indicaría, según Haile-Selassie, una morfología del pie semejante a la de *A. afarensis* —en mosaico, con rasgos compartidos con los simios— e indicativa de un tipo de locomoción similar entre *A. afarensis* y *Ar. ramidus*.

La dentición de *Ar. ramidus,* por su parte, pudo estudiarse gracias a una mandíbula derecha con dientes asociados (ALA-VP-2/10) y otros materiales dentales, poniendo de manifiesto que, junto a rasgos más próximos a los de los homininos, mantiene plesiomorfias en los caninos inferiores compartidas con los simios. La presencia de rasgos pri-

Caja 7.8 ¿Un hominino sin esmalte dental grueso?

La controversia acerca del esmalte dental fino de *Ar. ramidus* fue tenida por Haile-Selassie (2001) como poco significativa debido a la gran variabilidad, incluso intraespecífica, del rasgo. No obstante, el autor afirmó que aunque los estudios de grosor del esmalte se estuviesen realizando aún, los dientes rotos y poco desgastados disponibles sugerían que el espesor del esmalte molar era comparable, o ligeramente mayor, que el de las muestras más jóvenes de *Ar. ramidus* de Aramis.

mitivos que no se encuentran en *Ar. ramidus* de Aramis llevó a Haile-Selassie (2001) a atribuir los ejemplares de Middle Awash a la nueva subespecie *Ardipithecus ramidus kadabba*.

Al final de su artículo, Yohannes Haile-Selassie (2001) abordó la cuestión del significado filogenético de *Ar. ramidus,* definiendo el taxón como un hominino próximo a la divergencia respecto del chimpancé. Habida cuenta de la cercanía de las edades atribuidas a la muestra de *Ardipithecus* de Middle Awash y a *Orrorin tugenensis,* nos encontraríamos así con dos tipos muy distintos de hominino en el entorno temporal cercano a la cladogénesis que dio paso a la tribu Hominini. Pero cabe recordar que Haile-Selassie (2001) negó que la condición de hominino de *Orrorin* estuviese demostrada. Por su parte, los descubridores de *Orrorin,* como ya hemos visto, atribuyeron al *Ardipithecus* el carácter de simio.

La cuestión sistemática del significado relativo de *Orrorin tugenensis* y *Ar. ramidus* sufrió un cambio notable tras el hallazgo en 2002 de seis nuevos dientes en el Miembro Asa Koma de la Formación Adu Asa (Middle Awash, Etiopía) (Haile-Selassie, Suwa y White, 2004). La edad de los ejemplares está comprendida entre los 5,77 ± 0,08 m.a. de la toba basáltica Ladina (LABT), cercana a la base del miembro, y los 5,63 ± 0,12 / 5,57 ± 0,08 m.a. de dos mediciones hechas en la toba Witti Mixed Magmatic (WMMT) correspondiente a Asa Koma (WoldeGabriel *et al.,* 2001).

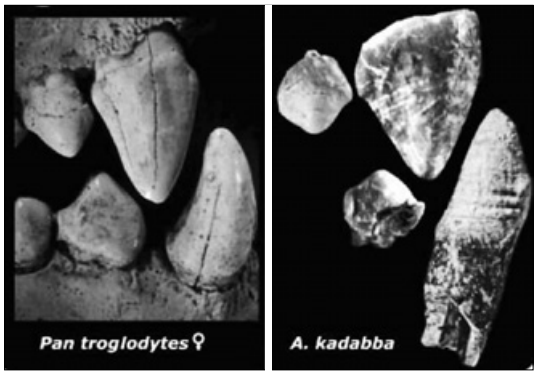


Figura 7.8 Vistas laterales de los caninos y premolares superior e inferior de una hembra de chimpancé común y de *A. kadabba:* canino superior, ASK-VP-3/400, canino inferior STD-VP-2/61, premolar superior ASK-VP-3/160 (invertido), premolar inferior ASK-VP-3/403 (invertido) (Haile-Selassie *et al.,* 2004).

En el artículo que propuso el taxón *Ar. ramidus kadabba,* Yohannes Haile-Selassie (2001) había planteado la «posible ausencia de un complejo canino/premolar funcionalmente perfeccionado». La muestra de Asa Koma contiene también un canino inferior. Tras la comparación de los caninos disponibles con los de chimpancés y australopitecos (véase figura 7.8), Haile-Selassie y colaboradores (2004) sostuvieron lo siguiente:

> Los caninos superiores e inferiores proyectados y entrelazados y el premolar inferior P3 asimétrico, con menor desgaste de la faceta bucal, implican que el último ancestro común [de homininos] con chimpancés y bonobos retuvo un complejo C/P3 funcional. Pero el desgaste de los caninos superior e inferior de *Sahelanthropus* y el canino inferior de *A. kadabba* de Alayla sugieren la ausencia de un complejo funcionalmente completo de ese tipo en los homininos más antiguos.

En consecuencia, Haile-Selassie *et al.* (2004) sostuvieron que los escasos pero significativos rasgos derivados de la dentición indican el carácter de hominino de las muestras de Alayla y Asa Koma. No obstante, la presencia de rasgos primitivos les llevó, como hemos dicho, a proponer la nueva especie *Ardipithecus kadabba*.

Tras los hallazgos de Asa Koma, la secuencia filogenética fue entendida por Haile-Selassie y colaboradores (2004) de la siguiente forma:

- *Sahelanthropus Orrorin* y *Ardipithecus kadabba* proporcionan un grupo hermano importante para compararlo con los posteriores *Ar. ramidus* y *Australopithecus anamensis*.
- La variación métrica y morfológica de las pequeñas muestras disponibles de los dientes del Mioceno atribuidos a *A. kadabba, O. tugenensis* y *S. tchadensis* no es mayor en

grado de la que se puede ver en los actuales géneros de simios.
- La interpretación de que estos taxa representan tres géneros e incluso linajes separados puede ser cuestionada.
- Es posible que todos esos restos representen variaciones específicas o subespecíficas del mismo género.

3. El esqueleto de Aramis (Middle Awash)

La información disponible acerca de los homininos del Mioceno se multiplicó de forma considerable gracias a la publicación de un conjunto de estudios detallados acerca del ejemplar ARA-VP-6/500, el esqueleto casi

Caja 7.9 La edad de ARA-VP-6/500

El extenso estudio de ARA-VP-6/500 no incluyó nuevas dataciones del ejemplar. En la introducción al número completo de *Science,* Brooks Hanson se refirió a la cifra de 4,4 m.a. —que dábamos en el capítulo 6—, reiterada luego en el editorial de Bruce Alberts, en el comentario de la sección *News focus* de Ann Gibbons, y en diferentes artículos de los colaboradores del monográfico. White, Asfaw *et al.* (2009) indicaron que el horizonte estratigráfico de *Ar. ramidus* en Aramis estaba comprendido entre las tobas volcánicas Gàala («camello», en lengua de Afar) y Daam Aatu («babuino», en lengua de Afar) con fechas de 4,4 m.a. indistinguibles entre sí. WoldeGabriel *et al.* (2009, siempre en el mismo monográfico de *Science)* precisaron las fechas de esas dos tobas remitiendo a estudios previos: 4,419 ± 0,068 m.a. para Gàala (WoldeGabriel *et al.,* 1994) y 4,416 ± 0,031 m.a. para Daam Aatu (Renne *et al.,* 1999), obtenidas en ambos casos por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$. La cifra de 4,4 m.a. para los *Ar. ramidus* de Aramis queda, pues, más que justificada.

Caja 7.10 Hipodigma de *Ardipithecus*

Resulta imposible ofrecer aquí una tabla del hipodigma de *Ardipithecus,* toda vez que está formado por más de 300 especímenes. La lista completa aparece en el *Supporting Online Material* del artículo de Tim White, Berhane Asfaw, Yonas Beyene *et al.* (2009) (http://www.sciencemag.org/content/326/5949/64/suppl/DC1).

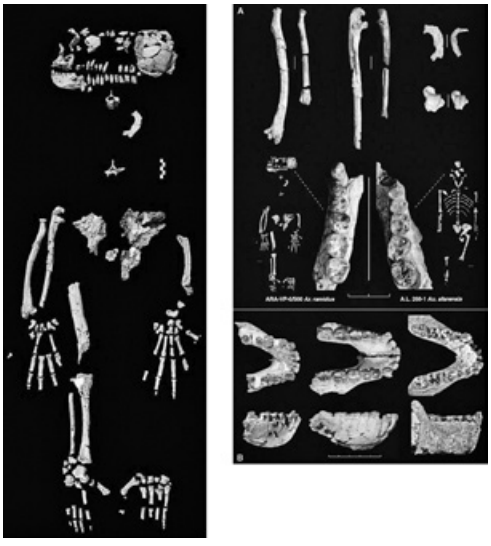


Figura 7.9 Izquierda: composición de las distintas partes del esqueleto ARA-VP-6/500. Derecha: comparación entre ARA-VP-6/500, *Ar. ramidus* de Aramis y A.L. 288-1, *A. afarensis* de Hadar (véase capítulo 8), ambas localidades en Etiopía. (Ilustraciones de White, Asfaw *et al.,* 2009).

completo de *Ardipithecus ramidus* procedente del yacimiento de Aramis (Etiopía) cuyos primeros indicios dieron lugar a la propuesta del género (Lovejoy, Latimer *et al.,* 2009; Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009; Lovejoy, Suwa, Simpson *et al.,* 2009; Lovejoy, Suwa, Spur Suwa, Kono *et al.,* 2009; White, Ambrose *et al.,* 2009; White, Asfaw *et al.,* 2009) (véase figura 7.9).

El análisis del ejemplar ocupó el número entero de la revista *Science* del 2 de octubre de 2009. Allí aparecen los detalles del hallazgo de los sucesivos materiales que componen ARA-VP-6/500 y muy pormenorizados estudios tanto de sus rasgos anatómicos como del entorno ecológico y el sentido evolutivo de *Ardipithecus;* unos trabajos llevados a cabo mediante la comparación del ejemplar con otros especímenes de distintos homininos del Mioceno tardío y el Plioceno temprano.

Los elementos postcraneales de ARA-VP-6/500 incluyen la extremidad anterior, el fémur, la pelvis y el pie, y muestran una combinación de rasgos primitivos y derivados que, en su conjunto, llevan a conclusiones importantes deducibles de distintos análisis. La locomoción de los *Ardipithecus* resulta ser una combinación de bipedia y trepa. Según el equipo dirigido por Tim White (White, Asfaw *et al.,* 2009), el *Ardipithecus* llevaba a cabo tanto la trepa arbórea como una forma de bipedismo terrestre más primitivo que el de los *Australopithecus* (Lovejoy, Latimer *et al.,* 2009; Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009).

Esos resultados proporcionaron algunas claves de interés de cara a explicar cómo se llevó a cabo la separación de los linajes de humanos, chimpancés y gorilas.

4. Secuencia filogenética de aparición de los simios africanos y los humanos

En el capítulo 4 hemos repasado distintas propuestas cladísticas acerca de la evolución de los hominoideos, dejando pendiente las nuevas evidencias que pudiesen ofrecer los fósiles de homininos de finales del Mioceno. En términos estrictos, la propuesta de géneros diferentes para *Sahelanthropus, Orrorin* y *Ardipithecus* implica que, en el linaje humano, aparecen tres líneas evolutivas separadas de las cuales sólo una daría paso a los homininos del Plioceno Inferior. Como hemos visto, ni los ejemplares de *Sahelanthropus* ni los de *Orrorin* son lo bastante informativos y de ahí que no se cuente con cladogramas capaces de indicar cómo es el proceso de la filogénesis temprana de nuestro linaje. Por el contrario, el hipodigma de *Ardipithecus* proporciona numerosos elementos de comparación que permiten establecer la polaridad —carácter primitivo o derivado— de los rasgos implicados en la locomoción.

Tanto en ese capítulo 4 como en el siguiente se sostiene que la postura ortógrada es compartida por distintos antropoideos; no se trata de una característica exclusiva de los humanos, aunque en nuestro linaje alcance su grado más extremo. La bipedia puede entenderse, por tanto, como un cambio de locomoción que acentúa la postura erguida. Pero ¿a partir de qué rasgos primitivos? Tanto la braquiación típica de los simios asiáticos como la trepa de los simios africanos suponen la verticalidad del tronco.

Una corriente que se remonta a Arthur Keith (1903) vio en la braquiación el elemento que provocaría el desarrollo de los rasgos postcraneales capaces de conducir, a través de varios estadios, hasta la locomoción bípeda.

Pero ¿qué sentido tiene una plesiomorfia de cara al desarrollo de las distintas formas de locomoción propias de simios y humanos actuales? Desde la obra de Georges Simpson (1953), la evolución se ha visto como un vector direccional en el que ciertos rasgos (los primitivos) son atavismos mantenidos y otros (los derivados) caracterizan la nueva forma de adaptación. Siguiendo esa idea, Bruce Latimer (Latimer, 1991; Latimer y Lovejoy, 1989) consideró que el valor funcional de las plesiomorfias relacionadas con la locomoción de los hominoideos es muy bajo porque ninguna adaptación arborícola basada en rasgos primitivos permanece intacta en los simios africanos de finales

Caja 7.11 Rasgos en mosaico

El problema con que tropieza cualquier intento de identificar rasgos funcionales como el de la locomoción a partir de características anatómicas presentes en ejemplares con una evolución en mosaico —como es el caso de los homininos del Mioceno y el Plioceno— fue indicado muy bien en el trabajo de Carol Ward (2002) acerca de la postura y forma de desplazamiento de *A. afarensis,* taxón que veremos en el capítulo siguiente. Ward (2002) recordó que la presencia de un mosaico lleva a la necesidad de establecer el sentido de cada uno de los rasgos. Los primitivos pueden ser caracteres retenidos pero también pueden tener su importancia (véase el texto), cuya significación funcional resulte ser pobre y poco indicativa.

del Mioceno. Eso significa, de acuerdo con Latimer, que si los primeros homininos (referidos por el autor a los australopitecos) hubiesen sido arborícolas, deberían haber alcanzado esa conducta por medio de unos rasgos derivados específicos de su vida arbórea en particular. Pero las apomorfias de los primeros homininos son propias del bipedismo, no de la trepa. De ahí, Latimer (1991) concluyó que la presencia de plesiomorfias relacionadas con la trepa deben entenderse como atavismos con escaso sentido adaptativo.

La postura de Latimer (1991) es del todo correcta pero debe matizarse. Las plesiomorfias del aparato locomotor de humanos y simios africanos no indican el tipo de conducta, que es sin duda alguna la bipedia en el primer caso y el nudilleo en el segundo. Pero eso no quiere decir que su papel sea superfluo. Los atavismos ofrecen indicios importantes a la hora de entender cómo tuvo lugar la filogénesis en la vuelta al suelo desde la vida arbórea —conducta en la que coinciden tanto los simios africanos como los humanos. Y el intento de aclarar ese extremo lleva a serias dificultades.

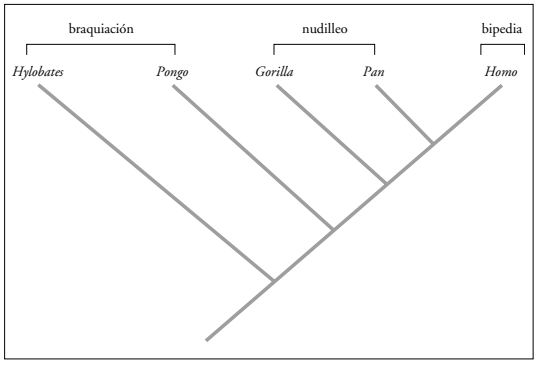


Figura 7.10 Cladograma de los hominoideos actuales, con sus respectivos tipos de locomoción.

Veamos por qué. Una ojeada al cladograma que establece las proximidades de los linajes de los hominoideos actuales pone de manifiesto el problema (véase figura 7.10). Aunque pueda parecer que hay un orden evolutivo coherente respecto del tipo de locomoción, con una secuencia braquiación-nudilleo-bipedia, no es así en absoluto.

En el cladograma de la figura 7.10, *Hylobates* constituye el grupo hermano del resto de los hominoideos. Así que, en realidad, el clado conjunto de simios superiores asiáticos, simios africanos y humanos cuenta con tres tipos diferentes de locomoción: braquiación, nudilleo y bipedia.

¿Qué cladogramas se desprenden de la consideración de uno u otro rasgo, braquiación y bipedia, como plesiomorfia? Partamos de la primera hipótesis ya adelantada acerca de la braquiación como rasgo primitivo, dado que es la conducta propia de los gibones. En ese caso, nos encontramos como indica la figura 7.11.

Si la braquiación es una plesiomorfia, el nudilleo ha de ser un rasgo derivado. Y habría sido fijado de forma independiente, en paralelo, dos veces en *Gorilla* y en *Pan*. Más adelante volveremos, a la luz de las evidencias aportadas por *Ardipithecus,* sobre esta cuestión.

Existen alternativas, por supuesto. Una de ellas consiste en sostener que el rasgo primitivo es el nudilleo y se ha perdido en el linaje humano. De ser así, la braquiación de los orangutanes supondría un rasgo derivado

Caja 7.12 *Pan* y *Homo* como grupos hermanos

Con el fin de poner de manifiesto el problema de una manera más clara, en las figuras 7.11 y 7.13 hemos colocado a los grupos hermanos *Pan* y *Homo* de una forma distinta a como suelen representarse. Eso no supone ninguna consecuencia ni taxonómica ni filogenética. Teniendo en cuenta el sentido de los grupos hermanos en un cladograma, da lo mismo colocar a un lado u otro a los humanos y los chimpancés.

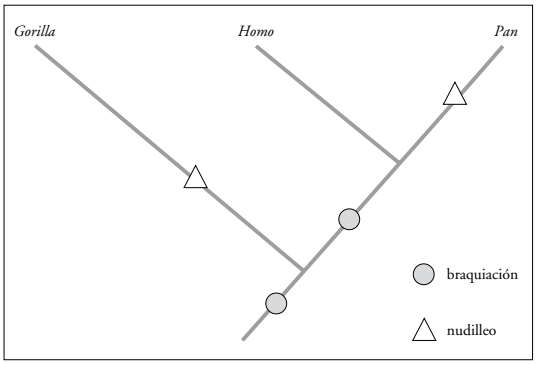


Figura 7.11 Hipótesis de la braquiación como rasgo primitivo. El nudilleo de chimpancés y gorilas, no compartido por los humanos, ha de ser una homoplasia en los dos primeros.

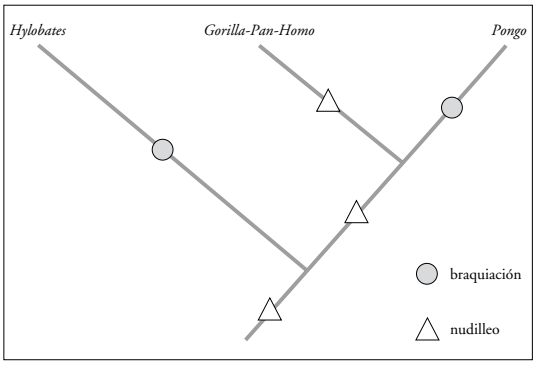


Figura 7.12 Hipótesis del nudilleo como rasgo primitivo. La braquiación de «gibones + siamangos» y orangutanes, que no está presente en el clado de los «simios africanos + humanos», ha de ser una homoplasia en los simios asiáticos.

(véase figura 7.12). Pero, de nuevo, ese rasgo tiene que haber aparecido dos veces de forma separada: en *Hylobates* y en *Pongo*. Son ahora los gibones y los orangutanes quienes comparten por azar la braquiación, que pasaría a ser una homoplasia.

Como las homoplasias son tenidas por fenómenos poco comunes en la naturaleza —en especial si se habla de linajes muy cercanos entre sí—, tener que aceptar que existe una relacionada con los simios asiáticos o con los africanos lleva a una situación incómoda.

Pero ¿no podría resolverse sosteniendo que la braquiación es el rasgo primitivo, que en los antecesores de los simios africanos se desarrolla el nudilleo y que, por fin, la tribu Hominini, con los ancestros humanos, se hace bípeda? Un esquema así puede verse en la figura 7.13.

La idea de que el nudilleo habría aparecido como rasgo primitivo que comparten los gorilas y los chimpancés —y sería, por tanto, la locomoción propia de los prehumanos— fue sostenida por John Napier (1967) y Sherwood Washburn (1967), aunque sin proporcionar suficientes indicios anatómicos de ese hecho evolutivo. Brian Richmond y David Strait (2000), mediante el examen de especímenes de australopitecos, los aportaron, mostrando que los homininos antiguos retienen una cierta morfología en la muñeca indicativa de la existencia del nudilleo anterior.

La propuesta de Richmond y Strait es compatible con la idea del nudilleo como apomorfia común de los simios africanos que se sustituye en los homininos por la bipedia, pero se trata de una hipótesis que ha sido discutida tanto por razones teóricas como por la falta de evidencias suficientes (Dainton, 2001; Lovejoy, Heiple y Meindl, 2001; Kivell y Begun, 2006; Patel y Carlson, 2007; Crompton, Vereeche y Thorpe, 2008).

De ser el nudilleo un rasgo primitivo para gorilas, chimpancés y primeros homininos, el cladograma que proponen los genéticos moleculares como Morris Goodman resulta más plausible (véase figura 7.15). Así lo reconocieron Mark Collard y Leslie Aiello (2000) en su comentario al artículo de Richmond y Strait (2000).

No obstante, Brigitte Senut (1991) advirtió que no cabe sacar ninguna conclusión del examen comparativo entre los especímenes fósiles y los grandes simios existentes hoy. La combinación de rasgos de las especies fósiles y, en consecuencia, su forma de locomoción, sería distinta de la locomoción muy especializada de los simios superiores actuales. Se trata del mismo argumento utilizado por Bruce Latimer (1991) que veíamos hace poco respecto de las plesiomorfias del aparato locomotor. Es preciso, pues, analizar la locomoción de los primeros homininos en busca de posibles indicios acerca de qué rasgo primitivo —nudilleo o braquiación— fue sustituido por la bipedia derivada.

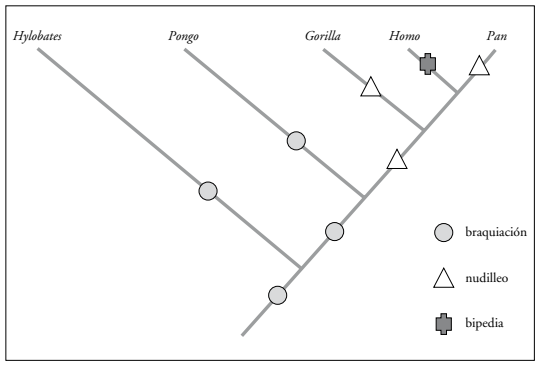


Figura 7.13 Hipótesis de la aparición del nudilleo como rasgo primitivo de gorilas y chimpancés + humanos.

5. Rasgos primitivos y derivados de la locomoción

Ni *Orrorin* ni *Sahelanthropus* cuentan con ejemplares lo bastante informativos para poder utilizarlos en busca de plesiomorfias del aparato locomotor. Por el contrario, *Ardipithecus ramidus,* con el esqueleto muy completo ARA-VP-6/500 y otros ejemplares que incrementan el hipodigma, proporciona indicios muy precisos. Pero la interpretación de los postcraneales de ese ejemplar hecha por el equipo de Tim White llevó a un resultado sorprendente, en la medida en que contradijo la postura más comúnmente aceptada respecto de la evolución del aparato locomotor de los hominoideos. Consiste ésta en sostener que:

- la ortogradia y la suspensión son los rasgos primitivos fijados por los hominoideos, como pauta general, en el Mioceno,

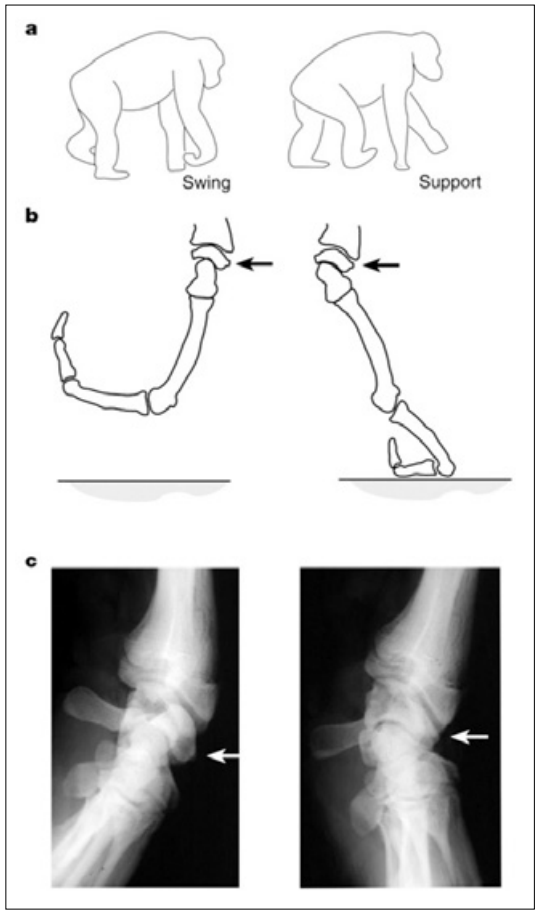


Figura 7.14 La articulación de la muñeca durante la fase de impulsión (columna izquierda) y la fase de apoyo (columna derecha) en el nudilleo de los simios africanos (B. G. Richmond y Strait, 2000).

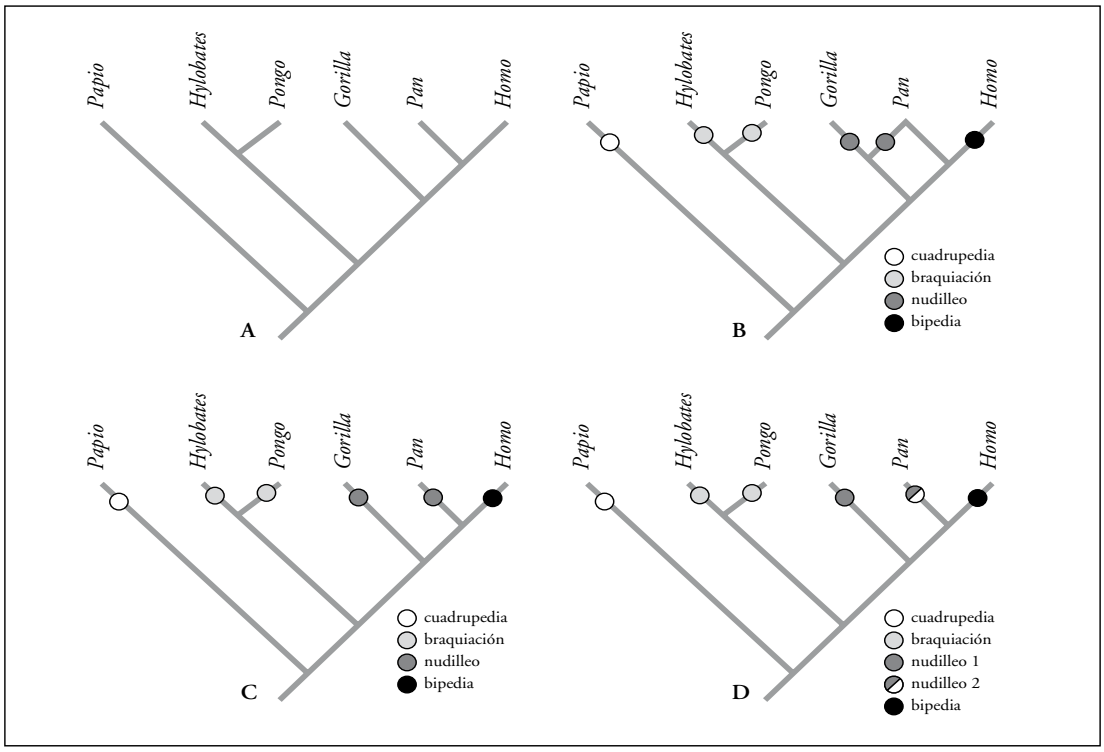


Figura 7.15 A, cladograma más parsimonioso de acuerdo con las distancias genéticas de los hominoideos. B, cladograma más parsimonioso si la braquiación se considera un rasgo derivado propio de gibones y orangutanes, y el nudilleo, un rasgo derivado propio de chimpancés y gorilas. C, cladograma más parsimonioso si la braquiación se considera el rasgo primitivo de los hominoideos, y el nudilleo, un rasgo primitivo propio de los simios africanos, modificado en los homininos. D, si el cladograma establecido por las distancias genéticas ha de hacerse compatible con la consideración del nudilleo como un rasgo derivado de gorilas y chimpancés, entonces éste debe constituir una homoplasia fijada por separado en *Gorilla* y *Pan.*

- a partir de esos rasgos primitivos, se desarrollaron pautas locomotoras derivadas tanto en los homininos como en los simios superiores.

Según C. Owen Lovejoy y colaboradores (Lovejoy, Latimer *et al.,* 2009; Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009; Lovejoy, Suwa, Simpson *et al.,* 2009), los rasgos primitivos de *Ar. ramidus* indican que el LCA *(Last Common Ancestor)* de gorilas, chimpancés y humanos carecía de las adaptaciones suspensorias compartidas por todos los simios actuales. Para Lovejoy *et al.* (Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009), el examen de los postcraneales de *Ar. ramidus* pone de manifiesto una amalgama de plesiomorfias retenidas que demuestran que la locomoción del LCA corresponde a la locomoción palmígrada arbórea (cuadrupedia con uso de las palmas de las manos y pies). Tales rasgos propios del ancestro común de gorilas, chimpancés y humanos supondrían, pues, una exaptación tanto para la suspensión y la trepa vertical de gorilas y chimpancés como para la bipedia humana (Lovejoy, Suwa, Simpson *et al.,* 2009).

¿Es aceptable ese modelo evolutivo? El esquema del equipo que, dirigido por Tim White, analizó los postcraneales de *Ar. ramidus* contiene en realidad dos propuestas diferentes:

Figura 7.16 Vistas digitalizadas de la mano izquierda de *Ar. ramidus* a partir de elementos procedentes de los ejemplares ARA-VP-7/2 y ARA-VO-6/500. Rasgos primitivos ausentes en los simios: A, metacarpos cortos; B, ausencia de ranuras de nudilleo; C, superficie de articulación extendida en el quinto dedo; D, pulgar más robusto que en los simios; E, inserción a dos aguas del tendón flexor largo (en ocasiones ausente en los simios); F, hamate (hueso carpal) que permite la flexión de la mano; G, articulaciones simples en la muñeca; H, cabeza del *os capitate* (hueso grande del carpo) que promueve una acusada flexión palmar (Lovejoy, Suwa, Simpson *et al.,* 2009).

- Los postcraneales de *Ardipithecus ramidus* no cuentan con ningún rasgo primitivo que indique la presencia en el LCA del nudilleo como locomoción.
- Los rasgos primitivos de los postcraneales de *Ardipithecus ramidus* indican que fue la trepa arbórea y no la suspensión o la braquiación la locomoción propia del LCA.

Aunque Lovejoy y colaboradores ligaron en sus distintos trabajos publicados en 2009 ambas interpretaciones, las evidencias aportadas no son las mismas ni tienen igual peso. Examinemos esas dos hipótesis.

5.1 A. Plesiomorfias indicativas de un eventual nudilleo

Los postcraneales más informativos a tal respecto, en *Ar. ramidus,* son los de las extremidades superiores. El pie ya ha sufrido cambios hacia la bipedestación, apomórficos en ese hominino muy antiguo, y lo que estamos buscando son rasgos primitivos.

Por lo que se refiere a los miembros superiores, dentro del esqueleto conjunto ARA-VP-6/500 de *Ar. ramidus* los restos más concluyentes son ARA-VP-7/2 (miembros superiores) y ARA-VP-6/500 (por lo que se refiere a la parte inferior del brazo y ambas manos). Pues bien, Lovejoy y colaboradores (Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009) indicaron que las morfologías propias de un nudilleo primitivo están por completo ausentes en esos ejemplares de *Ar. ramidus*. Por el contrario, sus metacarpales contienen marcas de invaginaciones dorsales —un rasgo que refleja la flexión dorsal extrema— semejantes a las que aparecen en algunos cercopitecoideos y ceboideos (Monos del Viejo y Nuevo Mundo) y hominoideos del Mioceno como *Proconsul*. De tal característica, Lovejoy *et al.* (Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009) dedujeron que el nudilleo no puede haber sido la locomoción propia del LCA de humanos y chimpancés, o de humanos, chimpancés y gorilas, porque no ha quedado rastro de plesiomorfia alguna en ese sentido en las manos de *Ar. ramidus*.

Esa conclusión parece difícil de negar.

Caja 7.13 Indicios del nudilleo

La clave adaptativa de una conducta ancestral de nudilleo estaría en particular en las manos y, dentro de ellas, en los huesos metacarpales mediales excluyendo el del pulgar (es decir, de Mc2 a Mc5). Deberían contar éstos con indicios de haber llevado a cabo tareas anteriores de locomoción. Indicios de una locomoción primitiva de nudilleo pueden ser la expansión de la cabeza del metacarpo medio —para aumentar la superficie y la fuerza de apoyo— o la presencia de crestas y/o ranuras prominentes en el extremo distal de Mc2-Mc5 —relacionadas con la inserción de unos músculos desarrollados.

Caja 7.14 Biomecánica de la marcha humana

El análisis de la biomecánica de la marcha a lo largo de todo el linaje humano llevado a cabo por Crompton y colaboradores (2008) apoyó la hipótesis de la aparición de la bipedia terrestre a partir de una postura ortógrada arbórea ayudada por las manos —como en el caso del orangután—, desechando que el nudilleo pudiera ser el rasgo primitivo.

5.2 B. Plesiomorfias indicativas de la palmigradia arbórea y/o excluyentes de la trepa vertical, suspensión o braquiación

La segunda hipótesis del equipo de Tim White cuenta como mejor fuente de evidencias con los fósiles indicados de las extremidades superiores (ARA-VP-7/2 y ARA-VP-6/500) pero, dentro de ellos, son importantes respecto de esta segunda hipótesis los relativos a la morfología del húmero y cúbito, al complejo de la articulación central-mediocarpal (ACMC) y a la articulación radiocarpal (muñeca-radio).

El significado filogenético que extrajeron Lovejoy, Simpson *et al.* (2009) de esas diferencias morfológicas apunta, como hemos dicho, hacia la consideración de que el rasgo primitivo del LCA de los simios africanos y humanos es la palmigradia arbórea, de forma que la postura ortógrada de todos los grandes simios y los humanos habría sido desarrollada como homoplasia en cada clado: *Pongo, Gorilla, Pan* y *Ardipithecus*.

Lovejoy, Simpson *et al.* (2009) sostuvieron como una de las evidencias principales a favor de la palmigradia primitiva la articulación muñeca-radio que muestra, en *Ar. ramidus,* plesiomorfias frente a los rasgos deriva-

Caja 7.15 La locomoción de *Ar. ramidus*

Los principales indicios relativos a la locomoción primitiva atribuida a *Ar. ramidus* por el equipo de White son los siguientes:

- Húmero. La muestra de *Ar. ramidus* incluye un húmero proximal con su eje (ARA-VP-7/2-A) y un eje humeral (ARA-VP-1/4). En esos ejemplares se conserva una cresta rugosa deltoidea gruesa que, por contraste, queda reducida en los simios (en todos ellos, cabe subrayar; incluso en los que nudillean). De tal forma, la morfología deltopectoral puede servir, según Lovejoy *et al.* (Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009), como un indicador clave de la conducta locomotora de los homininos fósiles.
- Cúbito. La retroflexión de la escotadura troclear (escotadura articular de la tróclea cubital; también denominada cavidad sigmoidea mayor o escotadura sigmoidal) había sido tenida de forma generalizada como indicio de una locomoción primitiva suspensoria. *Ar. ramidus* muestra un rasgo distinto: una muesca en la cara anterior que, según Lovejoy *et al.* (Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009), supone una plesiomorfia asociada a la adaptación para la trepa y escalada por oposición *(bridging).*
- Radio y ACMC. Como indicaron Lovejoy, Simpson *et al.* (2009), todos los simios superiores, que muestran conducta suspensoria, cuentan con un engrosamiento de los ligamentos del ACMC. La expresión ósea de ese engrosamiento se refleja en el aislamiento de las facies de articulación dorsal y palmar intermetacarpales. *Dryopithecus* cuenta con la condición de los simios superiores actuales pero ésta se encuentra ausente en *Proconsul, Ar. ramidus, Australopithecus* y *Homo,* cosa que indica que ninguno de esos taxa dispone de ligamentos carpometacarpales robustos. El escafoides de *Ar. ramidus* difiere del propio de los cercopitecoideos, *Proconsul* y otros simios del Mioceno, como *Pierolapithecus,* según indicaron Lovejoy, Simpson *et al.* (2009), por rasgos como el de la fusión del *os centrale*. Esa fusión está también presente en los simios africanos y no en *Sivapithecus* ni en *Pongo*. Sin embargo, la retracción del radio se da tanto en los homininos como en los grandes simios, incluido *Pongo*.

Caja 7.16 Interpretaciones contrapuestas de *Pierolapithecus*

En su estudio del ejemplar BCV1 de Barranc de la Vila (Barcelona, España), *Pierolapithecus catalaunicus,* Salvador Moyà-Solà y colaboradores (Moyà-Solà *et al.,* 2004) habían mantenido una opción contraria a la de Lovejoy Simpson *et al.* (2009), defendiendo que *Pierolapithecus* fijó los rasgos derivados del conjunto muñeca-radio presentes en los simios africanos actuales —y, de paso, la ortogradia.

dos de *Pierolapithecus* y los grandes simios, *Pongo* incluido (el rasgo de la retracción del radio indicado en la caja 7.16). De ser así, las apomorfias de esa región de *Pongo, Gorilla* y *Pan,* y también en los distintos simios del Mioceno Medio —al no ser rasgos primitivos— tendrían que haberse fijado en paralelo y por separado en todos esos taxa.

La interpretación de Lovejoy, Simpson *et al.* (2009) acerca de la ortogradia y suspensión de los simios actuales —y los del Mioceno Medio— exige un número importante de homoplasias, hecho que choca de manera frontal con el criterio de parsimonia. Esa elección sería inevitable si no hubiese alternativa para interpretar la locomoción deducible de los rasgos postcraneales de *Ardipithecus ramidus*.

Pero las hay. De hecho, existen varias.

En un comentario a los diversos estudios de Tim White y colaboradores sobre *Ar. ramidus* aparecidos en el número monográfico de *Science* de 2009, Terry Harrison (2010) sostuvo que *Ardipithecus* cuenta con una posición filogenética enigmática respecto de los demás homininos, planteando incluso si no podría tratarse de un simio más entre el enredo de ramas que constituye la parte basal del linaje de los homininos (véase el esquema contenido en la figura 4.9, que corresponde a ese artículo de Harrison). En ese caso, *Ardipithecus* sería un taxón terminal que puede conservar las plesiomorfias de un origen muy antiguo, anterior desde luego a *Pierolapithecus,* sin que ese hecho nos diga nada respecto de las apomorfias de la bipedia humana. Pero semejante hipótesis, sobre contradecir las evidencias ligadas a los rasgos de la pelvis y las extremidades posteriores de *Ardipithecus ramidus* (Lovejoy, Latimer *et al.,* 2009; Lovejoy, Suwa, Spurlock *et al.,* 2009), implica sacar *Ardipithecus* fuera del linaje humano. En este libro hemos desechado esa solución taxonómica.

Una alternativa distinta consiste en sostener que las manos humanas son plesiomórficas en gran medida, con lo que, frente a las apomorfias de los simios africanos, los homininos habrían mantenido rasgos primitivos propios de los hominoideos del Mioceno

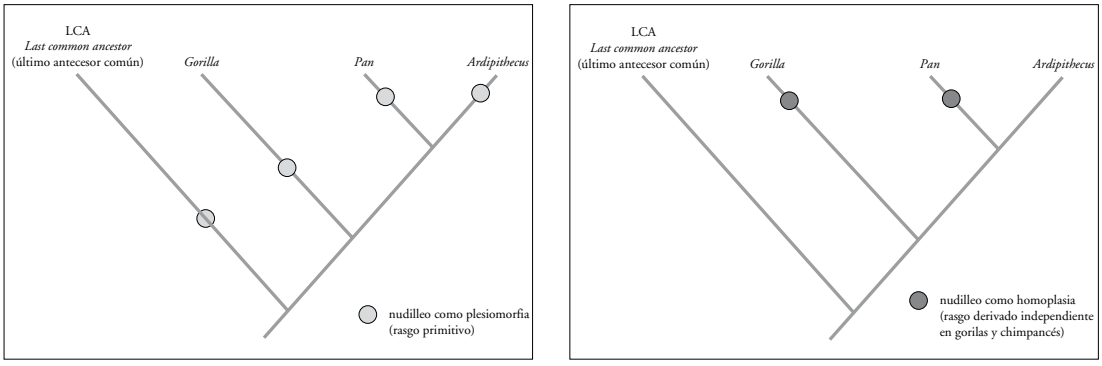


Figura 7.17 Si el nudilleo es el rasgo primitivo (izquierda), debe estar presente en *Ardipithecus*. Si se trata de un rasgo derivado en gorilas y chimpancés (derecha), ha de ser un rasgo análogo fijado de forma independiente en cada linaje.

Caja 7.17 El nudilleo en gorilas y chimpancés

La hipótesis de una evolución convergente que ha conducido a homoplasias relacionadas con el nudilleo en gorilas y chimpancés ha sido mantenida, entre otros, por Kivell y Schmitt (2009). Sin embargo, el estudio de Scott Williams (2010) planteó dudas acerca de que el complejo morfológico necesario para llevar a cabo una locomoción así sea compatible con la idea de dos evoluciones convergentes y separadas. Williams (2010) analizó la integración morfológica de los diferentes rasgos del aparato locomotor que, conjuntamente, permiten un nudilleo funcional, concluyendo que la hipótesis nula de la homología del nudilleo —es decir, su carácter de rasgo primitivo propio del LCA (último antecesor común) de gorilas, chimpancés y humanos— no podía ser descartada de momento.

medio. Sergio Almécija, Salvador Moyà-Solà y Davis Alba (2010) refirieron esa condición a *Orrorin,* no a *Ardipithecus* —taxón respecto del que se manifiestan en la misma línea que Harrison (2010)—, pero el rasgo que examinaron Almécija *et al.* (2010) es el de las falanges distales, no el de la articulación muñeca-radio. Que las manos de los homininos sean en buena medida primitivas es precisamente el argumento utilizado por Lovejoy *et al.* (Lovejoy, Simpson *et al.,* 2009) en favor de la palmigradia del LCA. ¿Cabe imaginar a la vez que las manos de los homininos —con *Ardipithecus ramidus* incluido— sean primitivas, indicando una palmigradia, pero compatibles con una postura ortógrada y la capacidad suspensoria?

Una interpretación así concuerda con el análisis hecho por Biren Patel y colaboradores (2009) acerca de las adaptaciones terrestres reflejadas en las manos de KNM-TH 28860, *Equatorius africanus* —un hominoideo del Mioceno del que hemos hablado ya en el capítulo 4.

Considerar el nudilleo como un rasgo derivado y no primitivo lleva a una cuestión interesante. Como indica la figura 7.17, la manera como se separaron los linajes señala que los rasgos compartidos por chimpancé y gorila deben encontrarse también en *Ardipithecus*. En la medida en que el clado «chimpancé + *Ardipithecus*» cuenta con una historia común como grupo hermano de *Gorilla,* los rasgos derivados que puedan existir en gorilas y en chimpancés pero no en *Ardipithecus* tienen que ser homoplasias, rasgos evolucionados de forma independiente que guardan sólo una semejanza casual. Dicho de otro modo, si el nudilleo no es el rasgo primitivo, entonces el propio de gorilas y chimpancés ha de ser rasgo análogo —algo que habíamos apuntado ya en el capítulo 4.

Como vemos, el papel de las plesiomorfias puede ser muy importante para entender el proceso evolutivo. El que se deduce de la presencia de rasgos primitivos relacionados con la palmigradia arbórea en *Ardipithecus* no se limita a apoyar la idea de un nudilleo aparecido por separado en gorilas y chimpancés. Por añadidura, Lovejoy, Suwa, Simpson *et al.* (2009) han sostenido que, habiendo tomado como evidente en sí misma la inferencia de que la ortogradia común de los hominoideos es el origen de la bipedia, la morfología de *Ar. ramidus* indica otra cosa. Al ser la trepa arbórea el rasgo primitivo de simios africanos y humanos, la ortogradia avanzada tuvo que evolucionar en paralelo y por separado en *Ardipithecus, Pan* y *Gorilla*. Con lo que el cladograma de los hominoideos se nos llena de homoplasias: el nudilleo lo es en gorilas y chimpancés; la ortogradia, en cada simio africano y en los humanos.

6. ¿Un único género en el Mioceno?

La síntesis del trayecto de los primeros homininos corresponde a las pautas ya indicadas:

- El linaje de los homininos aparece en el Mioceno Superior (entre 11,60 y 5,33 m.a.) africano.
- Su grupo hermano es el del conjunto de los chimpancés.

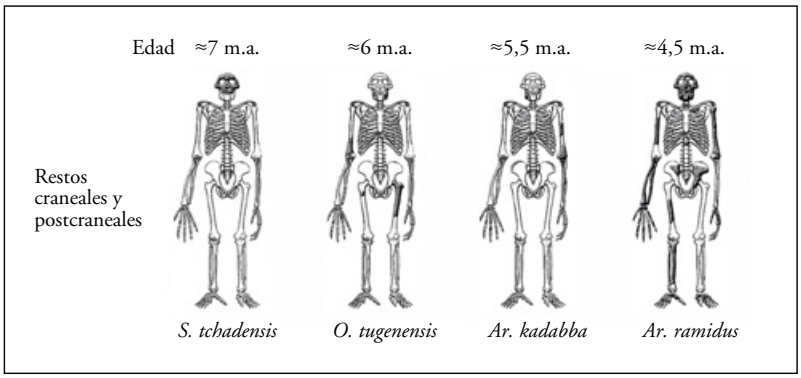


Figura 7.18 Restos conocidos de los diferentes tipos de hominino del Mioceno.

- El principal rasgo derivado que caracteriza a los homininos es el de la bipedia. Sin embargo, se trata de un tipo de locomoción diferente al de los humanos modernos, con un grado mayor de capacidad de trepa en los homininos del Mioceno.
- Los fósiles disponibles muestran diferencias entre sí pero es dudoso que éstas justifiquen la asignación a géneros diferentes.
- Las estrategias adaptativas de *Ardipithecus* corresponden a la explotación de los recursos del suelo del bosque tropical.

Los ejemplares de homininos del Mioceno proceden de al menos tres localidades muy alejadas entre sí (Toros-Menalla, Tugen y Middle Awash). Pero no es esa la razón que llevó a incluirlos en tres géneros diferentes, sino, como hemos visto, la consideración de las diferencias morfológicas existentes entre los restos recuperados. Estas resultan ser comparables en una medida muy baja porque, como puede verse en la figura 7.18, hay una desproporción absoluta entre la cantidad de rasgos conocidos de *Sahelanthropus, Orrorin* y *Ardipithecus*. De acuerdo con los datos disponibles hoy, ¿se justifica la dispersión de los homininos del Mioceno en tres distintos géneros?

Si la sugerencia taxonómica de Haile-Selassie y colaboradores (2004) de considerar un solo taxón se convierte en propuesta formal de agrupación de todos los homininos del Mioceno en un mismo género, este debe ser, siguiendo las convenciones habituales, el primero de los nombrados: *Ardipithecus*. Sin embargo, para decidir si tiene sentido o no una agrupación así sería necesario, de acuerdo con el criterio de concepto adaptativo de género de Mayr, indicar cuál es la estrategia adaptativa de los distintos taxa del Mioceno.

El criterio de identificación de géneros de Ernst Mayr ha sido modificado por Bernard Wood y Mark Collard (1999b) introduciendo dos condiciones que deben cumplir los taxa incluidos en un mismo género: que sean monofiléticos (es decir, que pertenezcan a un mismo linaje o clado) y que compartan una misma estrategia adaptativa indicada por seis parámetros; a saber, tamaño y forma del cuerpo. locomoción, mandíbulas con sus dientes, desarrollo y tamaño cerebral. El propósito de Wood y Collard (1999b) fue comprobar si las distintas especies incluidas en *Homo* satisfacían esas exigencias.

Como resultado, Wood y Collard (1999b) concluyeron que no existen pruebas acerca de una particularidad adaptativa propia de *Sahelanthropus* y/o *Orrorin* distinta a la de *Ardipithecus*. Todos ellos son seres de locomoción y aparato mandibular equivalente —los demás rasgos, tamaño y forma del cuerpo, desarrollo y tamaño del cerebro, no son comparables—. Por lo que respecta a la pertenencia o no a un mismo linaje, se carece de estudios cladísticos que incluyan a esos tres taxa.

La decisión más parsimoniosa es, a nuestro juicio, la de mantener en un mismo géne-

ro a todos los homininos del Mioceno, salvo que se pruebe que ocupan clados distintos o mantienen estrategias adaptativas peculiares. En tanto que no se aporten evidencias acerca de la locomoción y/o dentición diferencial de los ejemplares de Toros-Menalla y Tugen Hills, nuestra propuesta es que todos los homininos del Mioceno deben ser incluidos en el género *Ardipithecus,* con *Ardipithecus ramidus* como especie-tipo. Si, pese a ello, mantenemos aquí las denominaciones originales de *Sahelanthropus, Orrorin* y *Ardipithecus* es para evitar confusiones, dado que su consideración como géneros diferentes es una costumbre extendida.

8. El género *Australopithecus*

1. Una aclaración necesaria

Ardipithecus es el único género del Mioceno bien identificado. El paso al Plioceno implicó la aparición de un nuevo taxón, *Australopithecus,* surgido a través de los cambios evolutivos de *Ardipithecus*. Más tarde, pero dentro aún del Plioceno (véase tabla 7.1 del capítulo anterior), el linaje de los homininos vio nacer dos géneros más, *Paranthropus* y *Homo,* que veremos en capítulos sucesivos. La figura 8.1 pone de manifiesto las relaciones filogenéticas que vamos a dar en principio por buenas entre esos taxa, a falta de concretar las razones que las sustentan.

En este capítulo abordaremos las distintas características de *Australopithecus,* al que se han asignado numerosas especies. Aceptaremos aquí las que se nombraron en el capítulo 3. Volvemos a indicarlas, añadiendo el autor que nombró cada taxón y el año de la propuesta (véase tabla 8.1).

El género *Australopithecus* cuenta con una adscripción temporal clara: es un taxón aparecido y desarrollado en el Plioceno. Aun siendo más modernos que los *Ardipithecus* del Mioceno, las circunstancias históricas del descubrimiento de los australopitecos, descritos desde hace mucho tiempo, hicieron de ellos los «humanos más antiguos» durante décadas. Si se tiene en cuenta que el primer australopiteco nombrado —*A. africanus*— es de 1925, mientras que los *Ardipithecus* fueron descritos por primera vez en 1994, resulta que durante casi tres cuartos de siglo *Australopithecus* equivalió a «primer humano».

Pues bien, la paleoantropología humana tiene un problema muy serio a la hora de ofrecer una interpretación evolutiva del linaje de los homininos cuando se trata de explicar cómo apareció *Australopithecus*. Las evidencias disponibles apuntan, como decimos, a que *Ardipithecus* dio lugar al nuevo género. Y la hipótesis más plausible indica que ese tránsito tuvo lugar a través de una evolución anagenética, sin ramificaciones. Esa historia evolutiva se desarrolló, salvando la excepción del llamado *Sahelanthropus tchadensis,* en el valle del Rift. Pero el *Australopithecus africanus* descubierto en 1925 por Raymond Dart, que dio nombre al género, apareció en el yacimiento de Taung, en Sudáfrica. Y no

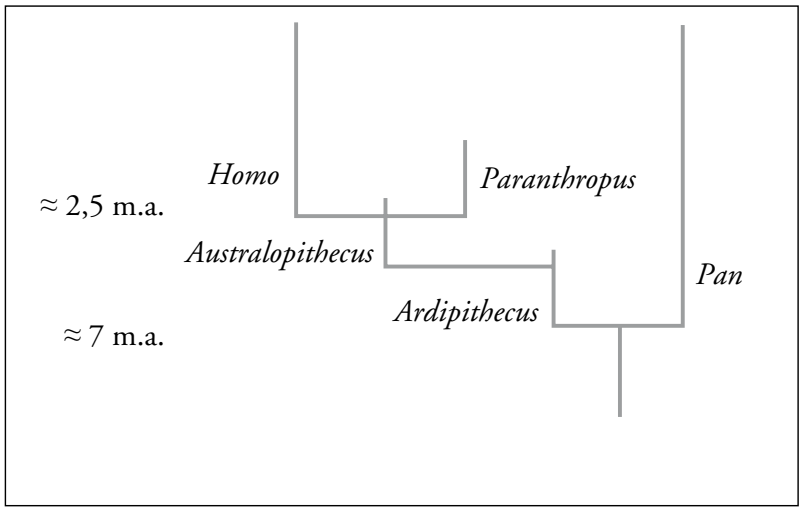


Figura 8.1 Árbol filogenético de los géneros *Ardipithecus, Australopithecus, Paranthropus* y *Homo*. No se indica ni la escala temporal (salvo las referencias que aparecen a la izquierda) ni el rango de existencia de cada taxón; sólo queda reflejada la idea de que *Australopithecus* procede por evolución filética (sin ramificaciones) de *Ardipithecus,* y los taxa *Paranthropus* y *Homo* son grupos hermanos que proceden de *Australopithecus* por medio de una cladogénesis. Todas estas afirmaciones se irán documentando oportunamente.

existen homininos del Plioceno —o no se han encontrado— en el tramo de cerca de 1.000 kilómetros que separa el yacimiento más meridional del Rift (Uraha, en Malawi) del más septentrional de Sudáfrica (Makapansgat).

Pese a las dificultades para la datación de los restos sudafricanos, han sido hallados allí ejemplares de nuestro linaje cuya edad puede cifrarse al menos en cerca de 2,2 m.a. La única explicación posible para su presencia tiene que admitir que los homininos originados en el Mioceno llegaron alrededor de esa fecha hasta el extremo sur del continente africano. Pero ni sabemos quiénes fueron los protagonistas de tal colonización ni dejaron pruebas del trayecto recorrido. El enigma se vuelve aún más inquietante si tenemos en cuenta que, con edades cercanas a los 2 m.a., se descubren seres muy parecidos en Sudáfrica y en el Rift. En ambas zonas se han encontrado ejemplares «gráciles» y «robustos», protagonistas de una distinción informal que de inmediato explicaremos. Aun siendo así, los ejemplares de Sudáfrica y del Rift se asignan a especies diferentes.

Una vuelta de tuerca más en la complejidad del proceso se da cuando comprobamos que un tipo de hominino algo más moderno, con alrededor de 1,8 m.a., ha sido hallado

Tabla 8.1 Especies del género *Australopithecus,* edad atribuida, lugar y año de nombramiento del taxón

Taxón	*Edad (m.a.)*	*Lugar*	*Autor y fecha de la propuesta*
A. anamensis	4,1	Rift	(M. G. Leakey *et al.,* 1995)
A. afarensis	3,85/3,63	Rift	(Johanson, White y Coppens, 1978)
A. bahrelghazali	*c.* 3,5	Chad	(Brunet *et al.,* 1996)
A. platyops	3,5	Rift	(M. G. Leakey *et al.,* 2001)
A. africanus	2,2	Sudáfrica	(Dart, 1925)
A. garhi	2,5	Rift	(Asfaw *et al.,* 1999)
A. sediba	1,98	Sudáfrica	(Berger *et al.,* 2010)

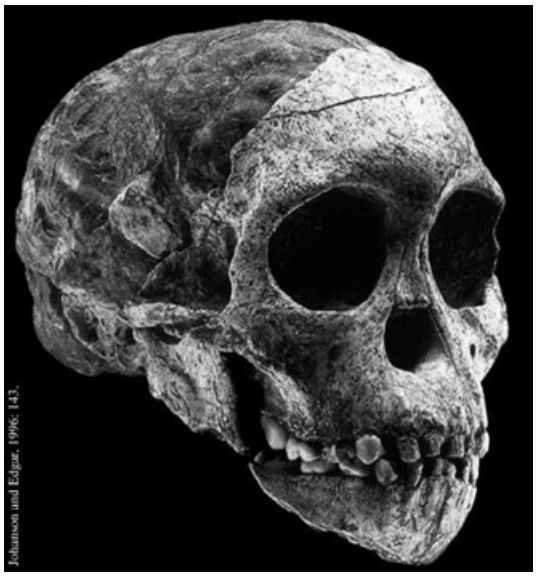


Figura 8.2 Izquierda: el Niño de Taung *Australopithecus africanus* (Dart, 1925) (Fotografía de Johanson y Edgar, 1996). Derecha: Raymond Dart (1893-1988). (Fotografía de http://www.talkorigins.org/faqs/homs/rdart.html). Las circunstancias del hallazgo del ejemplar y la controversia a la que dio lugar éste pueden consultarse en Cela Conde y Ayala (2001).

tanto en Sudáfrica como en el Rift y en ambas zonas se asigna al mismo taxón. Se trata de *Homo erectus* que, con la salvedad de las distinciones que se hacen dentro de él en los capítulos correspondientes, unifica el proceso evolutivo de nuestro linaje.

2. Ejemplares «gráciles» y «robustos»

El Niño de Taung (véase apartado 8 de este capítulo) apareció, como hemos dicho, en 1925 sin que en ese yacimiento se localizase después ningún otro hominino. Pero años más tarde fueron hallados nuevos especímenes en distintos emplazamientos de Sudáfrica: Sterkfontein, Makapansgat, Swartkrans, Kromdraai... Con la particularidad de que los de Sterkfontein y Makapansgat se parecían al de Taung y se incluyeron en su misma especie, *Australopithecus africanus,* pero los hallados en Swartkrans y Kromdraai —muy semejantes entre sí— eran tan distintos de *A. africanus* que Robert Broom, su descubridor, los asignó a otro género: *Paranthropus*. Los detalles de los parántropos y su taxonomía los veremos en próximos capítulos. Lo que nos interesa ahora es la contraposición que se produjo entre esos dos tipos de

Caja 8.1 Género de los australopitecinos robustos

Aunque, siguiendo a Broom, distingamos aquí entre *Australopithecus y Paranthropus,* son muchos los autores que los agrupan en un mismo género, realizando la distinción sólo a nivel de la especie: *Australopithecus africanus* vs. *Australopithecus robustus*. Ya lo hemos advertido pero cabe recordar (capítulo 3) que, de forma coloquial, llamaremos «australopitecinos» a unos y otros, distinguiendo entre australopitecinos «gráciles» y «robustos». En ocasiones a estos últimos los llamaremos también «parántropos», y «australopitecos», sin más, a los gráciles.

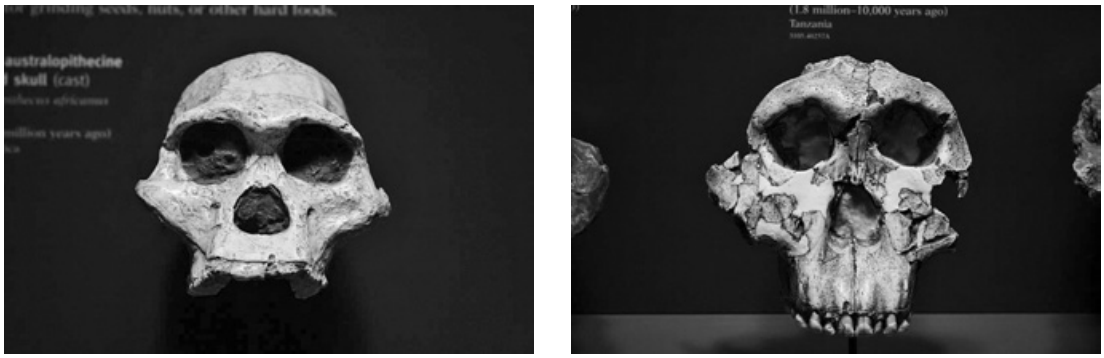


Figura 8.3 Australopitecino grácil (izquierda) y robusto (derecha). Se trata de réplicas respecto de las que de momento no comentaremos ningún detalle anatómico; se muestran sin mantener la escala y sólo para ilustrar las diferencias más generales entre esos dos tipos de fósil del Plioceno de Sudáfrica. (Fotografías de http://www.flickr.com/photos/babycoqui/set).

ejemplares sudafricanos, expresada ya en el nombre propuesto por Broom (1938) a la especie propia de Swartkrans y Kromdraai: *Paranthropus robustus*.

La robustez fue, desde el primer momento, el rasgo esencial a tener en cuenta para clasificar los homininos sudafricanos. Cuando los yacimientos del Rift comenzaron a proporcionar fósiles de homininos —comenzando por Olduvai (Tanzania), a partir de 1959—, se comprobó una vez más la presencia de seres con diferencias notables en robustez, unas diferencias iguales o incluso mayores que en Sudáfrica. De forma que se les separó también en «gráciles» y «robustos» pero con una diferencia importante: si los ejemplares «robustos» del Rift se incluyeron al cabo de poco en el mismo género que los sudafricanos, *Paranthropus,* a los «gráciles» se les asignó en 1964 la condición de primeros miembros de nuestro género, *Homo* (L. S. B. Leakey, Tobias y Napier, 1964).

Para terminar de complicar las cosas, nuevos fósiles del Rift que irían apareciendo después, más robustos que esos primeros *Homo* —aunque no tanto como los *Paranthropus*—, fueron incluidos en el género *Australopithecus,* el propio de los «gráciles» sudafricanos. Como decíamos antes, la cuestión de la gracilidad y la robustez es terreno resbaladizo. El alcance de las condiciones propias de *Australopithecus* —sus apomorfias— lo pone de manifiesto.

3. Apomorfias de *Australopithecus*

Como puede verse, las distintas especies contenidas en la tabla 8.1 han sido nombradas a lo largo de un lapso de tiempo muy grande: los 85 años transcurridos desde la propuesta de *A. africanus* a la de *A. sediba*. Durante las décadas que se extienden entre una y otra, las exigencias respecto de la datación, los análisis tafonómicos y el rigor taxonómico no han mantenido los mismos criterios. De ahí que casi cada propuesta de un nuevo taxón haya sido discutida y, en ocasiones, rechazada hasta el punto de haber quedado en el olvido. Los taxa que mantenemos como especies de *Australopithecus* son los aceptados de manera más general pero eso no quiere decir que estén por completo libres de sospecha.

Las dudas indicadas afectan a la definición de las apomorfias de *Australopithecus*. Por poner un ejemplo mencionado por Tim White y colaboradores (2006) al comunicar el hallazgo de los ejemplares de *A. anamensis* de Middle Awash, veinte años antes de esa fecha el *Australopithecus afarensis* se consideraba el epítome del primitivismo, en particular por su aparato locomotor, mientras que a partir de las propuestas de *Ar. ramidus* y *A. anamensis* los rasgos de las extremidades inferiores de *A. afarensis* han pasado a ser considerados como apomorfias. Los caracteres derivados necesarios para definir a *Australopithecus* son,

Caja 8.2 Yacimientos de homininos del Plioceno

Las descripciones de los yacimientos a los que vamos a referirnos al describir los ejemplares de las distintas especies de *Australopithecus* han sido hechas en el capítulo 6, al que remitimos para la consulta de los detalles precisos. Sin embargo, con el fin de facilitar la lectura hemos repetido algunos de los mapas y los esquemas estratigráficos.

por tanto, no aquellos que se pudiesen mencionar, si es que se mencionaron, en la propuesta de las distintas especies, sino los que aparecen descritos en las reinterpretaciones posteriores. Si añadimos que cualquier trabajo de ese estilo debe esperar a que transcurra algo de tiempo desde la propuesta original de las especies, y la última de la tabla 8.1 ha sido nombrada en 2010, cabe imaginar que no se cuenta con ningún estudio general actualizado de las apomorfias de *Australopithecus*. Los disponibles proceden de análisis hechos con arreglo a menos taxa de los que hoy se aceptan. Con lo más que se cuenta es con descripciones relativas a cada especie en particular.

Sin embargo, existe bastante coincidencia en considerar dos rasgos como distintivos de los *Australopithecus* frente a los *Ardipithecus* anteriores y los *Homo* posteriores:

- Un desarrollo del aparato locomotor hacia una bipedia que mantiene, aunque en menor medida, las capacidades de trepa.
- Un desarrollo del aparato masticatorio hacia una megadontia que resulta inferior, en cualquier caso, a la de *Paranthropus.*

Esas apomorfias no se encuentran en igual grado de desarrollo en cada una de las especies de *Australopithecus* pero indican una tendencia compartida. La manera como se va avanzando dentro de esa tendencia y las relaciones filogenéticas que cabe deducir de tales avances se abordarán en el capítulo 11.

Australopithecus anamensis, como especie más antigua, es el primer taxón de la tabla 8.1. Pero por razones históricas acerca de la manera como fueron descubriéndose los distintos australopitecos del Rift, que proporcionan claves importantes acerca de la interpretación del proceso evolutivo, hemos creído conveniente cambiar el orden de las descripciones empezando por el *A. afarensis*.

4. *Australopithecus afarensis*

4.1 Ejemplares de Hadar

Si se traza un mapa de las localizaciones de yacimientos de homininos en el Rift, veremos que Laetoli (Tanzania) y Hadar (Etiopía) forman los extremos meridional y septentrional de una extensión muy amplia (véase figura 8.4). Pero tanto Laetoli como Hadar han quedado unidos a uno de los especímenes que figuran entre los homininos del Plioceno mejor conocidos desde el punto de vista morfológico.

El primer descubrimiento de restos de homininos fósiles de Hadar tuvo lugar en el Miembro Sidi Hakoma (SH en la figura 8.4) en octubre de 1973, fecha en que aparecieron cuatro fragmentos asociados de huesos de extremidades inferiores (fragmentos del fémur izquierdo, A.L. 128-1, y del fémur y la tibia derecha, A.L. 129-1) capaces de completar bastante bien la rodilla de un individuo que, a juzgar por la morfología de esa articulación, era bípedo (Johanson y Taieb, 1976; Johanson y Coppens, 1976) (véase figura 8.5).

La localización de los fósiles del linaje humano hallados en esa primera campaña de Hadar corresponde a la parte inferior de Sidi Hakoma, algo por encima de la toba SHT, es decir, en terrenos de unos tres millones de años. Al año siguiente, 1974, diez especímenes nuevos dieron una visión más amplia de los homininos de Hadar, toda vez que entre

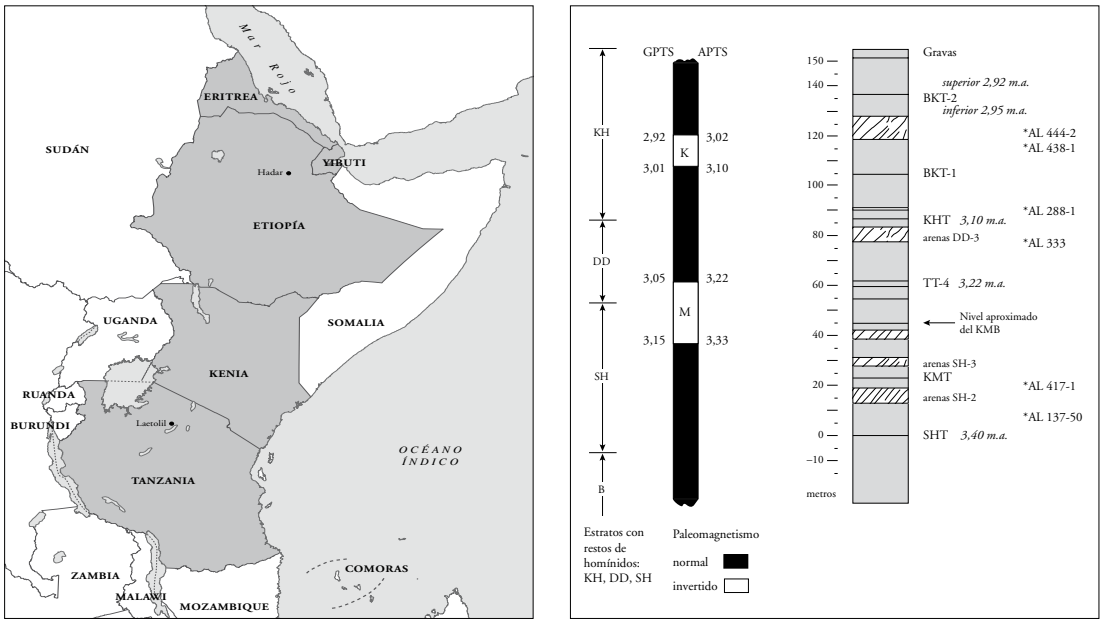


Figura 8.4 Izquierda: localización del yacimiento de Hadar (Etiopía) indicada en el artículo que comunicó el hallazgo y descripción del ejemplar A.L. 288-1 (Johanson *et al.,* 1978). Derecha: repetición de la figura 6.6, miembros KH, DD y SH de la Formación Hadar (Walter y Aronson, 1993).

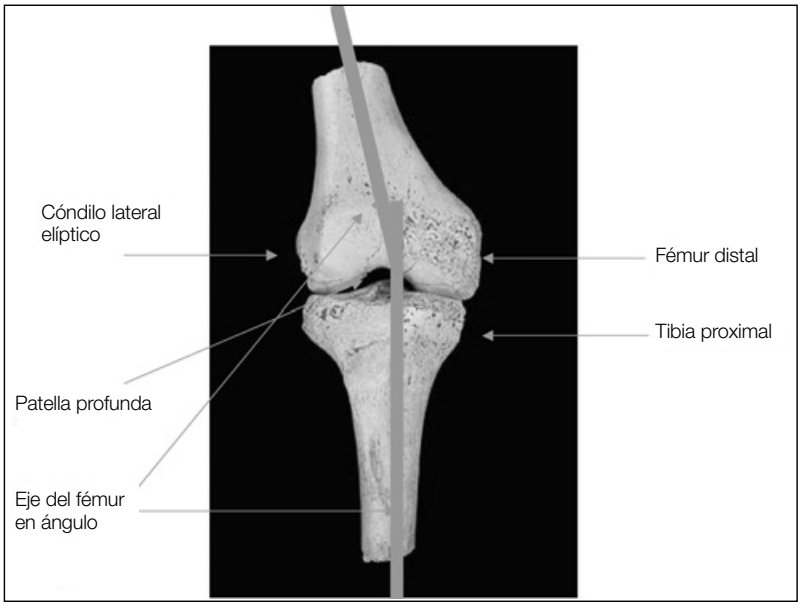


Figura 8.5 Articulación de la rodilla de A.L. 129-1 de Sidi Hakoma (Hadar), *c.* 3 m.a. (Fotografía de http://www.mnh.si.edu/anthro/humanorigins/ha/al129.htm, con añadido de detalles).

Caja 8.3 El hallazgo de Lucy

Las circunstancias del hallazgo de Lucy son de dominio público. El día 30 de noviembre de 1974, Donald Johanson y Tom Gray, explorando la localidad 162 de Hadar, tropezaron con numerosos fragmentos de huesos que a primera vista parecían corresponder a un único individuo (Johanson y Edey, 1981). El hallazgo recibió el número de registro de A.L. 288-1, pero también se le dio el nombre coloquial de Lucy. El porqué es así lo ha contado el propio Johanson. Esa misma noche, durante la celebración del hallazgo en el campamento de Hadar, hubo bebidas, bailes y canciones. El magnetófono tocaba una y otra vez la canción de los Beatles «Lucy in the sky with diamonds» y, sin que nadie recuerde cuándo ni a propuesta de quién, el esqueleto quedó bautizado con el casi inevitable nombre popular del que goza desde entonces (Johanson y Edey, 1981).

ellos se encontraba el muy conocido esqueleto A.L. 288-1, de nombre coloquial Lucy, sobre el que hablaremos de inmediato. Los ejemplares de 1974 comprenden un paladar completo con toda su dentición, A.L. 200-1a, y la mitad derecha de un maxilar, A.L. 199-1, junto a otros restos mandibulares y dentales (A.L. 666-1, A.L. 188-1, A.L. 277-1, A.L. 198-1, A.L. 198-18, A.L. 198-17a) y femorales (A.L. 211-1, A.L. 228-1). Además, claro está, de Lucy.

La recolección de fósiles en Hadar se realiza en principio en superficie, aprovechando la limpieza del terreno que provocan las lluvias poco frecuentes pero torrenciales. El trabajo de recolección de los restos de A.L. 288-1 duró tres semanas y condujo a la obtención de un esqueleto parcial pero bastante completo —salvo la cara—, y muy bien conservado, de una hembra adulta (Johanson *et al.,* 1978). Se trata de uno de los ejemplares más informativos que existen, pues, de homininos del Plioceno; los huesos recuperados alcanzan hasta un 80% del cuerpo si se toma en cuenta la simetría bilateral. El fósil procede de sedimentos de la parte inferior del Miembro Kada Hadar (KH), justo por encima de la toba KHT.

De acuerdo con la datación de 1982 de Walter y Aronson, Lucy tendría 3,5 m.a. Una revisión posterior (Walter y Aronson, 1993) dejaría la toba KHT en 3,18 m.a. y, por tanto, a A.L. 288-1, que estaba situado algo por encima, en unos 3,1 m.a.

En 1975 los hallazgos de Hadar se completaron con una serie de hasta trece individuos de distintas edades y sexos conocida como la «primera familia». La serie lleva la identificación A.L. 333. Se trata de especímenes fragmentarios e incompletos pero lo bastante bien preservados como para permitir realizar ciertas comparaciones relativas a los dimorfismos sexuales y a la condición de las formas juveniles y adultas (Johanson, 1976; Johanson y White, 1979). La serie 333 se encontró algo por debajo de la toba KHT y tendría, así, unos 3,2 m.a.

4.1.1 A.L. 288-1: morfología y clasificación

La preservación de los fósiles de Kada Hadar es excelente; se han encontrado incluso huevos fosilizados de tortuga y cocodrilo (Johanson y Taieb, 1976). Las condiciones de conservación del ejemplar A.L. 288-1, también muy buenas, permitieron hacerse con una idea clara en términos morfológicos acerca de *A. afarensis* (véase figura 8.6). Se trata de un ser muy pequeño, entre 1,10 y 1,30 metros de alto; una estatura que confirmaron otros restos de Hadar hallados en aquellos años, como A.L. 128-1 y 129-1, pero alejada de lo que indica la serie 333, con ejemplares de una talla superior. Más adelante entraremos en el significado de esas diferencias.

La relación entre la longitud del húmero y la del fémur, que da una idea de lo largos que son los brazos en comparación con las piernas, arrojó para A.L. 288-1 una cifra superior a la

de los seres humanos actuales. A su vez, los huesos de las manos tanto de Lucy como de la serie 333, y los de los pies disponibles, también difieren de la morfología actual. Por su parte, la estructura de la cadera de Lucy sugiere una postura bípeda. Ya hemos discutido las diferentes interpretaciones que se ofrecen del tipo de bipedismo de los homininos; enseguida volveremos sobre la cuestión de la variedad de la muestra presente en el yacimiento en ese rasgo. Sigamos antes con un aspecto significativo de la morfología de A.L. 288-1: su cráneo.

Una de las ausencias más notorias en el esqueleto A.L. 288-1 es la de la cara: apenas se han conservado unos fragmentos craneales del ejemplar. La ausencia de cráneos es una circunstancia común en todos los hallazgos de Hadar descubiertos en la década de 1970; de ahí que las primeras reconstrucciones de la muestra se hiciesen mediante la agrupación de fragmentos procedentes de distintos ejemplares. Calcular en esas condiciones las capacidades craneales no permite precisar mucho pero, en cualquier caso, resultaba obvio que se trataba de unos seres con un cráneo muy pequeño. Así que, usando las mismas palabras de Donald Johanson al referirse a Lucy, «no tenía más de un metro de estatura, su cerebro era diminuto y, sin embargo, caminaba erguida» (Johanson y Edey, 1981).

Los seres de Hadar son una muestra excelente de la evolución en mosaico. Algunos rasgos, como la forma de la cadera, indican una proximidad notable respecto de los homininos posteriores. Otros, como la forma de la arcada dental (en V, siendo así que los humanos actuales tienen una arcada parabólica) muestran la persistencia de caracteres primitivos. También son primitivos el cráneo pequeño y robusto y la longitud de las extremidades anteriores (Johanson y White, 1979). Se estaba, pues, ante «un pequeño ser con cerebro de antropoide, y con la pelvis y los huesos de la pelvis casi idénticos en sus funciones a los del hombre moderno» (Johanson y Edey, 1981).

Aun cuando el empeño de Johanson en resaltar el bipedismo de Lucy deba ser matizado teniendo en cuenta que el grado de «modernidad» de su locomoción respecto de la humana actual ha sido motivo de continuas controversias, la verdad es que los descubrimientos realizados en Hadar indicaron sin la menor duda posible la presencia de la bipedia con un tamaño de los cráneos similar al de un chimpancé.

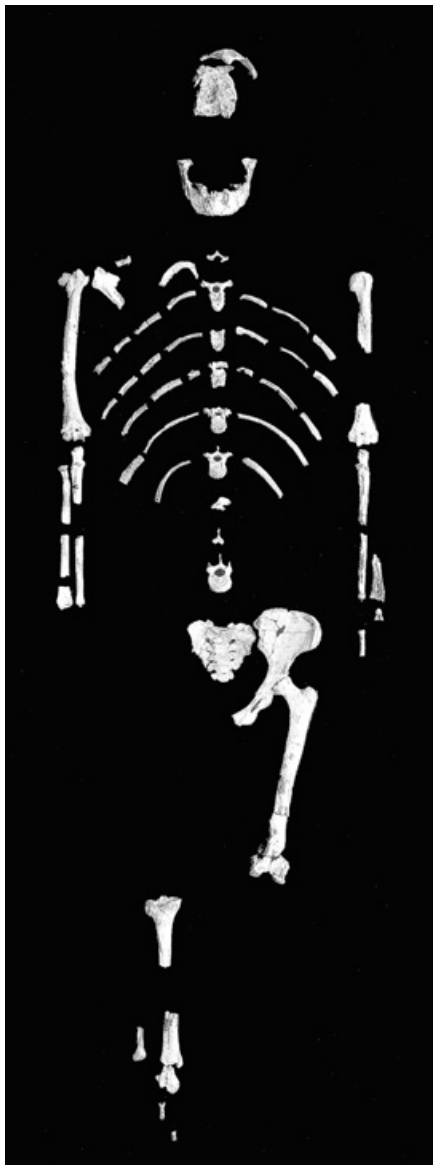


Figura 8.6 El esqueleto parcial A.L. 288-1 Lucy de Sidi Hakoma, Hadar. *C.* 3,1 m.a. (Johanson *et al.,* 1978). Ilustración de http://www.anthro4n6.net/lucy.

Caja 8.4 ¿De qué bipedia dispuso *A. afarensis?*

El alcance de la bipedia de *A. afarensis* es un aspecto muy debatido (véase capítulo 5). En términos generales, son numerosos los autores que han apuntado la existencia de rasgos en mosaico que apuntan hacia una locomoción particular, bípeda pero con mantenimiento de cierta capacidad de trepa. El hallazgo en Hadar de 49 nuevos postcraneales hallados en las campañas de 1990 a 2007 ha llevado a Carol Ward y colaboradores (Carol Ward *et al.,* 2012) a sostener que la forma del tórax de *A. afarensis* sería más «humana» de lo antes admitido. La presencia en ese material de un cuarto metatarsiano —un elemento del pie inexistente hasta entonces en el hipodigma de la especie—, con torsión axial, expansión dorsoplantar y cabeza abovedada semejantes a los rasgos propios de los humanos modernos, serían indicios para Ward *et al.* (2012) de un movimiento del talón semejante al actual durante la marcha.

En la década de 1970, cuando tuvieron lugar los principales descubrimientos de Hadar, nadie con autoridad en el mundo de la paleontología aceptaba ya la superchería del «hombre de Piltdown». Pero de haber llegado hasta entonces la influencia de ese fraude, Lucy habría proporcionado la prueba irrefutable de que el proceso de evolución había sido exactamente el inverso: primero la locomoción y mucho más tarde las capacidades craneales altas.

El tipo de hominino que sería un *Australopithecus afarensis* puede deducirse, en parte al menos, de las pautas paleoecológicas de sus lugares de procedencia. Una reconstrucción del hábitat de cada miembro de la Formación Hadar fue llevada a cabo por Kaye Reed (2008) basándose en la fauna presente allí. Los resultados obtenidos fueron los siguientes: el miembro inferior, Sidi Hakoma, supone el hábitat más cerrado. Denen Dora muestra extensiones de pradera. Kada Hadar contiene indicios de haber tenido un clima más árido y, por tanto, abierto. Aunque los homininos hallados corresponden a Sidi Hakoma, Reed sostuvo que *A. afarensis* habría vivido en una variedad de hábitats a lo largo de toda la Formación Hadar que pone de manifiesto su condición de especie no especializada (eurotópica). El estudio paleoambiental de James Aronson, Million Hailemichael y Samuel Savin (2008), basado en el análisis de los isótopos ^{18}O y ^{13}C, sostuvo que la biomasa para *A. afarensis* habría sido sobre todo de hierbas boscosas, que es precisamente lo que en el trabajo de Reed (2008) se atribuye a Sidi Hakoma.

¿Cómo clasificar un ser al estilo de Lucy? El libro de divulgación de Johanson y Edey (1981) acerca de los hallazgos de Hadar incluye tres capítulos, el 13, 14 y 15, destinados a contestar a esa pregunta. En ellos, Donald Johanson cuenta detalles interesantes acerca de sus discusiones con Tim White a la hora de decidir a qué especie pertenecían los restos de Hadar. La alternativa era clara: o bien Lucy se incluía en una de las especies ya conocidas —y, en ese caso, ¿en cuál?— o se nombraba una nueva. Los problemas para situar a los homininos de Hadar en una especie de hominino del Plioceno ya descrita, dejando aparte la cuestión de su edad muy antigua, consistían en que sus molares eran tan pequeños como los del *Homo habilis* pero otras características tenían muy poco que ver con el género *Homo*. Johanson y White decidieron, pues, que se trataba de un australopiteco. Esa decisión, que ahora puede parecer obvia, suponía descartar algunas de las alternativas taxonómicas que habían recibido inicialmente los restos de Hadar.

Johanson y White mantuvieron que «sobre la base de la presente colección de homininos de Hadar se sugiere tentativamente que algunos especímenes muestran afinidades con *A. robustus,* otros con *A. africanus (sensu stricto)* y otros con fósiles previamente referidos a *Homo*». Ese diagnóstico cubría todas las posibilidades disponibles, excepto la de considerar una nueva especie. Fue una afirmación un tanto precipitada que Johanson reconoce que tuvo que lamentar muy pronto (Johanson y Edey, 1981) porque, se-

Caja 8.5 Una propuesta taxonómica para los homininos de Hadar

En la primera descripción de los ejemplares hecha por Donald Johanson y Maurice Taieb (1976) solamente se mencionaban semejanzas y afinidades (no se propuso ninguna clasificación formal).

gún él mismo aseguró, el examen más cuidadoso de la muestra determina que los especímenes hallados en Hadar corresponden al nuevo taxón al que se dio el nombre de *A. afarensis* (Johanson *et al.,* 1978).

4.1.2 Ampliación temporal del rango de *A. afarensis*

La condición de *A. afarensis* recibió una nueva luz gracias al descubrimiento del primer cráneo que conservaba la cara, el ejemplar A.L. 444-2 descrito en 1994 por Kimbel, Johanson y Rak. Se trata de un espécimen de antigüedad menor que los anteriores, procedente de la parte media del Miembro Kada Hadar con alrededor de 3,0 m.a. (Kimbel, Johanson y Rak, 1994). Al tratarse de un macho adulto, recibió el nombre popular de «hijo de Lucy».

El cráneo A.L. 444-2 (véase figura 8.7) es muy ancho, el más ancho de toda la muestra de la especie, con un cuerpo mandibular también amplio pero menos robusto que el promedio. La proyección facial es considerable.

En conjunto, A.L. 444-2 mantiene las características morfológicas típicas de los demás especímenes de *A. afarensis* de Hadar, pero el «hijo de Lucy» aumenta de forma considerable la variabilidad de la muestra de *A. afarensis*. Otros hallazgos, como el de un maxilar asociado a una mandíbula parcial y fragmentos de la base craneal, A.L. 417-1d, procedente de la parte media del Miembro Sidi Hakoma (alrededor de 3,25 m.a.), que pertenece probablemente a una hembra (Kimbel *et al.,* 1994) y muestra caninos más pequeños y menor prognatismo que A.L. 444-2, hablan en favor de unas diferencias sexuales grandes.

Kimbel y colaboradores (1994) describieron un cúbito, A.L. 438-1 (que terminó siendo parte de un esqueleto parcial), dentro del Miembro Kada Hadar, de edad algo superior a la del cráneo A.L. 444-2, y un húmero muy robusto, A.L. 137-50 —de la parte inferior del Miembro Sidi Hakoma.

En 2005 Michelle Drapeau y colaboradores comunicaron el hallazgo en Kada Hadar de un esqueleto parcial compuesto por parte de la mandíbula, un fragmento de hueso frontal, un cúbito izquierdo completo, dos metacarpianos segundo, un tercer metacarpiano y partes de la clavícula, el húmero, el radio y cúbito derecho, formando el ejemplar A.L. 438-1. Su edad, de 3 m.a., lo situó como uno de los *A. afarensis* más modernos. Se trataba, además, de uno de los pocos ejemplares de homininos del Plioceno con elementos craneales y postcraneales asociados que se conociesen en esa fecha. Como novedad, A.L. 438-1 también incluía el primer cúbito completo de un *A. afarensis* adulto, y el primer metacarpiano asociado a las extremidades anteriores (Drapeau *et al.,* 2005).

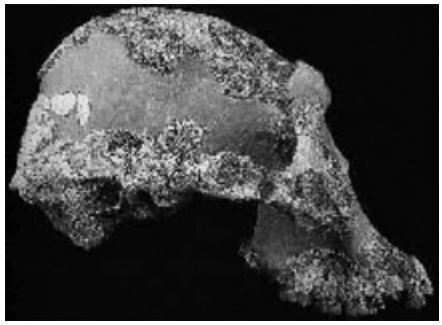


Figura 8.7 A.L. 444-2 de Hadar (Etiopia), *A. afarensis*. Fotografía de Johanson y Edgar (1996).

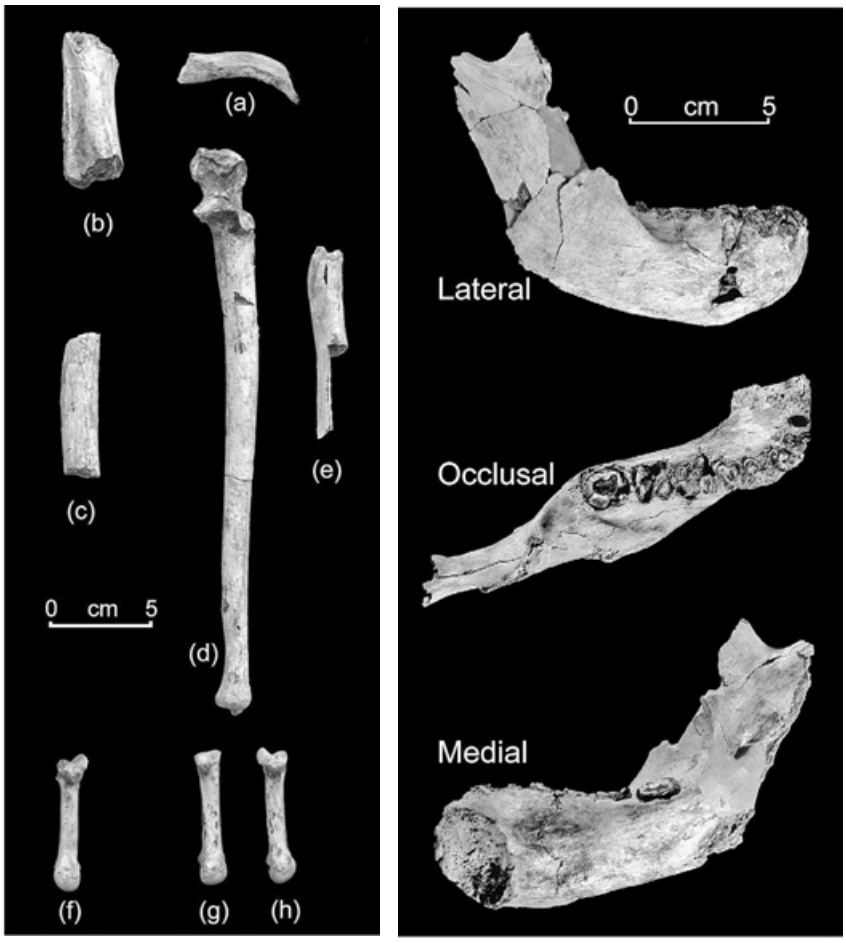


Figura 8.8 Izquierda: postcraneales de A.L. 438-1. Fragmentos de (a) la clavícula; (b) húmero; (c y d) cúbito; (e) radio; (f, g y h) metacarpianos. Derecha: fragmento mandibular A.L. 438-lg. (Ilustraciones de Drapeau *et al.,* 2005).

4.1.3 ¿Cuántas especies de *A. afarensis* hay en la muestra de Hadar?

Los primeros hallazgos de Hadar llevaron a plantear dudas acerca de si los especímenes de *Australopithecus* pertenecen a una sola especie; podría ser preciso, de acuerdo con la heterogeneidad de los hallazgos, dividir la muestra en dos o más taxa: A.L. 288-1 y A.L. 417-1d son ejemplares muy pequeños, mientras que la serie 333, A.L. 444-2 y A.L. 438-1, hallada más tarde, son de mayor tamaño.

Las diferencias más notorias en tamaño y peso podrían ser atribuidas, desde luego, a un eventual dimorfismo existente entre machos y hembras. Ante la semejanza morfológica de las piezas de los ejemplares grandes y pequeños de Hadar, Johanson y White (1979) sostuvieron que la variabilidad obedece tan sólo a ese contenido dimórfico. Los paladares, las

Caja 8.6 ¿Cuántas especies de homininos hay en Hadar?

Como indicó Poirier (1987), el ver en la muestra de Hadar una o varias especies depende de dos factores. El primero, cuánta variabilidad morfológica debe permitirse dentro de una única especie. El segundo, cuánta puede explicarse a causa de los dimorfismos sexuales.

Caja 8.7 Dimorfismos sexuales en *A. afarensis*

El dimorfismo sexual que puede indicar la muestra de *A. afarensis* (serie 333 y otros ejemplares conocidos en ese momento), comparado con el de los humanos modernos, ha sido sometido a análisis a fondo con resultados opuestos. La alternativa consiste en atribuir a los hominínos antiguos unas grandes diferencias en la mayor parte de sus rasgos, con la excepción de los caninos —muy parecidos en ambos sexos—, o un grado de dimorfismo semejante al moderno. Como el resultado de los estudios depende de la estimación de la masa corporal dentro de la muestra elegida, y las hipótesis acerca del porqué de las cercanías o diferencias en tamaño se basan en cuestiones aún más difíciles de comprobar de manera empírica (como es la posible monogamia de una determinada especie de hominino), no resulta extraño que las interpretaciones sean diametralmente opuestas. J. Michael Plavcan y colaboradores (2005) sostuvieron que el dimorfismo sexual de *A. afarensis* es notable. Philip Reno y colaboradores (2003; 2010) lo consideraron semejante al de los humanos modernos.

mandíbulas y los terminales distales de los fémures serían así copias a distinta escala pero idénticas desde el punto de vista morfológico (Johanson y White, 1979). Siguiendo esa idea, Kimbel y White (1988) llevaron a cabo la reconstrucción de un cráneo «completo» de *A. afarensis* combinando fragmentos craneales y faciales de diferentes individuos, cosa que llevó a que se les acusase de estar mezclando restos pertenecientes a más de una especie (véase Shreeve, 1994).

El estudio comparativo de Todd Olson (1985) sobre algunos aspectos de la morfología del cráneo (basicráneo y región nasal) de los ejemplares de Hadar y Sudáfrica, sacó la conclusión de que esas zonas geográficas quedarían afectadas en el Plioceno por las presiones selectivas de la bipedia, primero, y de la especialización en la alimentación, después. Los ejemplares grandes y pequeños de Hadar, no quedarían justificados por el dimorfismo sexual, según Olson, sino por esas presiones selectivas. Parte de ellos, como A.L. 333-45 y A.L. 333-105, habrían desarrollado especializaciones que permitirían incluso clasificarlos como miembros del clado *Paranthropus,* es decir, como australopitecos robustos. De tal suerte, la idea de que los dos linajes *Paranthropus* y *Homo* se separaron hace 2,5 m.a. quedaría destruida por la sencilla razón de que los ejemplares robustos presentes en Hadar tendrían al menos 50.000 años más.

Los postcraneales de *A. afarensis* permiten deducir cómo fue su locomoción. De acuerdo con Kimbel y colaboradores (1994), la articulación del húmero de A.L. 438-1 y el cúbito de A.L. 137-50, al igual que sucede con A.L. 288-1 Lucy, apunta a que las extremidades anteriores de *A. afarensis* se aproximan más a la longitud de los brazos de los chimpancés que a la propia de los seres humanos. Pero, como indicó Leslie Aiello (1994) —quien se mostró de acuerdo con la idea de una especie muy variable en Hadar—, el cúbito de A.L. 438-1 no contiene las características propias del nudilleo. La agrupación de sus rasgos es en mosaico, con presencia simultá-

Caja 8.8 El sexo de A.L. 288-1

El análisis de Martin Häusler y Peter Schmid (1995) de la pelvis de A.L. 288-1 introdujo otro elemento en la controversia: la posibilidad de que Lucy fuese un macho y, por tanto, que las diferencias morfológicas en la muestra de Hadar no puedan deberse sólo a dimorfismos sexuales. Sin embargo, la hipótesis de Häusler y Schmid se basa en un argumento especulativo —la atribución a los ejemplares grandes de Hadar de un tamaño craneal en el momento de su nacimiento que les impediría pasar por el canal pélvico de A.L. 288-1. Lovejoy y Johanson criticaron esos cálculos (véase, Shreeve, 1995).

nea de caracteres primitivos y derivados, cosa que, unida a la forma robusta del húmero, sería la adecuada para una criatura que anduviese erguida por el suelo pero trepando también a los árboles. Como vemos, un diagnóstico parecido al que hemos visto en el capítulo anterior respecto de *Ar. ramidus*. Carol Ward (2002) apuntó que la hipótesis más plausible para *A. afarensis* sería la de una bipedia habitual con retención de rasgos primitivos de conducta arbórea, aun reconociendo que, en esos años, no se disponía de evidencias empíricas suficientes para apoyarla o desecharla.

La comparación del ejemplar de gran tamaño A.L. 438-1 de Kada Hadar con A.L. 288-1 puso de manifiesto, según Michelle Drapeau y colaboradores (2005), que la morfología funcional de la extremidad superior de *A. afarensis* es similar en todos los casos, al margen del tamaño del cuerpo. Ese resultado apoya la hipótesis de que la muestra de Hadar incluya una sola especie de homininos. Por su parte, casi todos los rasgos apomórficos de las extremidades anteriores de A.L. 438-1 se comparten con los seres humanos. Sólo el cúbito de A.L. 438-1 es más curvado que en los humanos modernos —separándose en ese rasgo de A.L. 288-1—, y la capacidad manipuladora de sus manos parece menor que la actual, aunque supone un rasgo derivado respecto de los demás primates. Tras un análisis de función discriminante en el que se tuvieron en cuenta datos métricos de simios y humanos actuales además de fósiles de homininos, Drapeau *et al.* (2005) concluyeron que la selección natural impuso unos rasgos a las extremidades anteriores de *A. afarensis* menos efectivos para la trepa arbórea que en los simios. La contrapartida sería la capacidad de manipulación de *A. afarensis,* que habría supuesto una ventaja selectiva. Tenemos, pues, como alternativa más probable la de una sola especie presente en el hipodigma de *A. afarensis,* junto a una interpretación funcional que apunta hacia una locomoción bípeda con capacidades de trepa. Los hallazgos de 1990-2007 de Hadar (Ward *et al.,* 2012), con ejemplares intermedios entre los más grandes y los más pequeños documentados con anterioridad, apoyan la presencia de una única especie de *A. afarensis* muy variable en ese yacimiento.

4.2 Ejemplares de *A. afarensis* de Laetoli

El taxón *Australopithecus afarensis* fue propuesto por Johanson en el simposio Nobel celebrado en mayo de 1978 en Estocolmo. Ese mismo año, Donald Johanson, Tim White e Yves Coppens (1978) publicaron la descripción formal de *A. afarensis.* Pero el ejemplar tipo indicado no fue ninguno de los de Hadar, sino el espécimen L.H.-4 de Laetoli (Tanzania) descrito por Mary Leakey y colaboradores (1976) (véase figura 8.9).

El yacimiento de Laetoli, en el norte de Tanzania, se encuentra a unos 40 kilómetros al sur de Olduvai. Hemos hablado ya de él con motivo de las huellas fósiles que se encuentran allí (véase capítulo 5). Pero Laetoli ha suministrado también, desde el primer hallazgo hecho por Kohl-Larsen en 1938-1939, algunos ejemplares de homininos muy antiguos. La datación por el método del $^{40}K/^{40}Ar$ dio una edad de 3,5-3,8 m.a. a los sedimentos que contienen restos de homininos, edad que era parecida a la atribuida hasta entonces a las huellas fósiles (Harris, 1985). Una nueva datación llevada a cabo por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ de los lechos inferior y superior de Laetoli dio como resultado 4,36-3,85 y 3,85-3,63 m.a., respectivamente (Deino, 2011). De acuerdo con la tasa de sedimentación calculada, la edad de los ejemplares de *A. afarensis* sería de 3,85-3,63 m.a. y la de las huellas fósiles, de 3,66 m.a.

Entre 1938 y 1979 se descubrieron en Laetoli hasta 30 especímenes de homininos que incluyen mandíbulas, maxilares, dientes aislados y un esqueleto juvenil parcial (Day, 1986). Trece de ellos, consistentes en dientes y mandíbulas, fueron hallados por el equipo de investigación dirigido por Mary Leakey en las campañas de 1974 y 1975. Entre ese material se encuentra el ejemplar L.H.-4, constituido

Caja 8.9 El holotipo de *A. afarensis*

Figura 8.9 Mandíbula L.H.-4, ejemplar tipo de *A. afarensis* (Johanson *et al.,* 1978).

La propuesta de un hominino muy alejado de Hadar en términos geográficos como ejemplar tipo de *A. afarensis* podría suponer una sorpresa para quien no esté al tanto de los entresijos del mundo de la paleontología humana. El porqué de esa decisión, el enfado de Mary Leakey, las cartas cruzadas sobre el nombre de la nueva especie, la inclusión de Mary Leakey como coautora del artículo de *Kirtlandia* en el que se proponía la nueva especie *A. afarensis* y la exigencia de ella de que retirasen su nombre, incluso si el ejemplar estaba ya impreso, aparecen en la narración del episodio que hizo Roger Lewin (1987). La conclusión que cabe sacar es la de un choque frontal entre Johanson y Mary Leakey, motivado por las razones que sean, respecto de la consideración de los restos de homininos de Laetoli.

Al examinar el alcance de las controversias respecto a la descripción del *A. afarensis* con L.H.-4 como holotipo es prudente distinguir entre dos cuestiones. La primera, si se deben utilizar o no los datos paleontológicos procedentes de otros autores sin su permiso. La segunda se refiere a los procedimientos a seguir a la hora de definir una nueva especie. Los problemas de la descripción y caracterización del *A. afarensis* no terminaron con el enfrentamiento inicial entre Mary Leakey y Johanson. La polémica alcanzó también el nivel taxonómico, ya que la especie *A. afarensis* había sido ya propuesta de manera irregular pero válida por un periodista y en ella no figuraba ningún holotipo. De tal suerte, y según las rigurosas reglas de los procedimientos taxonómicos, no se podría utilizar después L.H.-4 como holotipo (véase Day, 1986). Como ya hemos dicho, algunos autores al estilo de Strait y colaboradores (1997) y Wood y Collard (1999b) han sostenido que los *A. afarensis* deberían recibir la denominación de *Praeanthropus africanus*. La International Comission of Zoological Nomenclature publicó en el *Bulletin of Zoological Nomenclature* de 1999 la «Opinion 1941», optando por *Praeanthropus afarensis*. Al margen de las correcciones técnicas, que son adecuadas, el taxón *Australopithecus afarensis* es el que se ha impuesto y, por tanto, así lo consideraremos nosotros aquí.

por una mandíbula sin ramo, poco distorsionada, y parte de la dentición de un adulto (M. D. Leakey *et al.,* 1976). Mary Leakey y colaboradores (1976) apuntaron respecto de ese ejemplar y los demás de Laetoli tanto su semejanza con los australopitecos gráciles y, sobre todo, con los primeros *Homo* como sus diferencias con los australopitecos robustos. Pero no asignaron los restos a ninguna especie ni género en concreto. Se limitaron a indicar su «fuerte semejanza» con los ejemplares pertenecientes al género *Homo* en África del este. Sin embargo, en la descripción de los especímenes hallados entre 1976 y 1979 Tim White (1980) incluyó una mención breve sosteniendo que pertenecen también a *Australopithecus afarensis*. Esa adscripción se ha mantenido más tarde (por ejemplo, White *et al.,* 2006).

Al margen de lo correcto que haya podido ser el camino que llevó a la propuesta de la especie *A. afarensis,* nos encontramos con las dificultades de su caracterización. Al designar el espécimen de Laetoli como holotipo, el *A. afarensis* quedó ligado a la morfología de ese ejemplar y cabe plantearse entonces hasta qué punto los de Hadar pueden proponerse como paratipos. O dicho de manera menos técnica, en qué medida forman parte de la misma especie unos ejemplares tan distantes entre sí en términos geográficos.

En la crítica de Phillip Tobias (1980) a la propuesta del *A. afarensis* se indicó que entre los ejemplares de Hadar y los de Laetoli existe una distancia en el espacio de 1.600 kilómetros y otra en el tiempo de 800.000 años, al margen de las diferencias morfológicas que puedan indicarse. Siendo así, cobran fuerza las interpretaciones alternativas. La de Tobias (1980), realizada tras un examen morfológico comparativo de las muestras de Hadar, Laetoli y el Transvaal (Sterkfontein y Makapansgat), consistió en sostener que todos esos ejemplares pertenecen a la especie descrita como *Australopithecus africanus* por Dart, aun cuando pueden constituir subespecies de ella. Phillip Tobias propuso añadir, pues, al *A. africanus transvaalensis* las subespecies de *A. africanus afarensis* para los ejemplares de Laetoli, ya que *A. afarensis* se había designado en función de uno de ellos. Los ejemplares de Hadar serían *A. africanus aethiopicus* (Tobias, 1980). Pero ni los problemas iniciales de la interpretación del *A. afarensis* se han mantenido ni las críticas de Tobias y los Leakey a la nueva

Caja 8.10 Locomoción de *A. afarensis*

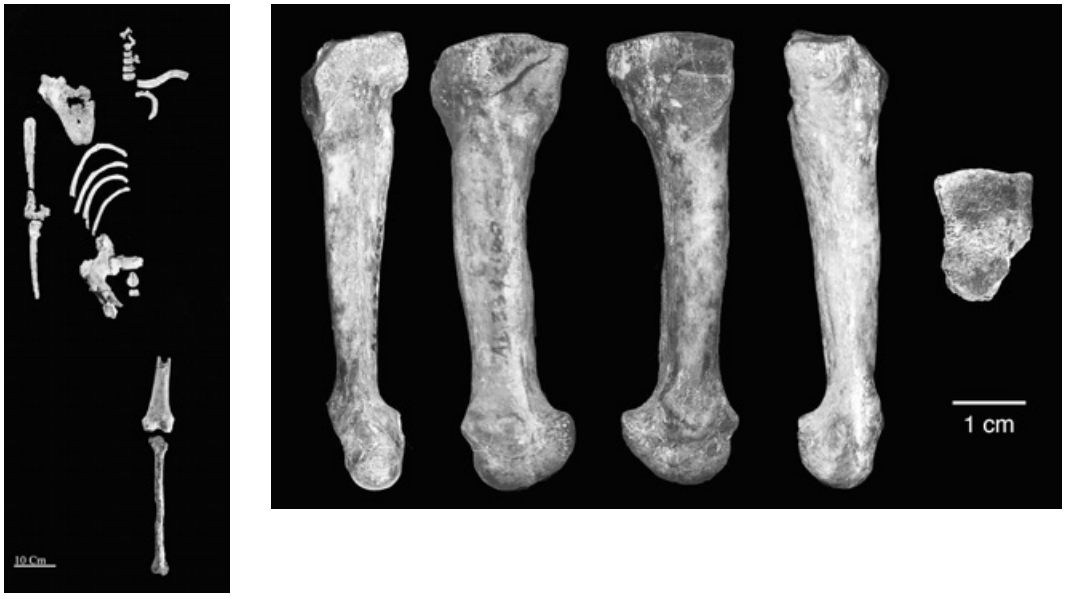


Figura 8.10 Izquierda: postcraneales que forman el ejemplar KSD-VP-1/1 (Haile-Selassie, Latimer *et al.,* 2010). Derecha: A.L. 333-160, cuarto metatarsiano del pie izquierdo de *A. afarensis* en vistas dorsal, lateral, medial, plantar y proximal (Ward *et al.,* 2011).

En un sentido similar al de Ward y colaboradores (2011) se pronunció el estudio de Adam Sylvester, Mohamed Mahfouz y Patricia Kramer (2011) acerca de la mecánica de la locomoción relacionada con el grupo de musculatura de los cuádriceps en el ejemplar de fémur distal A.L. 129-1a, el primero descubierto en Hadar, que junto con el A.L. 129-1b compone la rodilla (figura 8.5). El análisis reveló que ese espécimen habría poseído la ventaja mecánica efectiva (EMA) propia de un hominino con su masa corporal. La muestra de la que se obtuvo el promedio para la comparación incluía fémures de 71 mujeres y 88 hombres de humanos modernos, *Homo sapiens.* El trabajo de Jeremy DeSilva y Zack Throckmorton (2010) acerca de la relación existente entre el tobillo y el arco posterior del pie en *A. afarensis* sostuvo que, aunque la curvatura de tipo moderno estaba ya presente en ese taxón, el pie de A.L. 288-1 sería más plano y por razones no patológicas. La conclusión de los autores fue la de una variabilidad en ese rasgo dentro del hipodigma de *A. afarensis* semejante a la humana moderna.

Caja 8.11 Edad de DIK-2-1

La edad de DIK-2-1 fue establecida a partir de la del Miembro Sidi Hakoma, que resulta ser de 3,40 ± 0,03 m.a. (Walter y Aronson, 1993). Como el ejemplar fue hallado en el yacimiento DIK-2, algo por debajo de la toba volcánica que proporciona su edad al Miembro Sidi Hakoma, Alemseged y colaboradores (2005) le atribuyeron una antigüedad algo superior.

Aún más antiguos son los materiales dentales procedentes de la localidad de Fejej, sur de Etiopía, situados entre dos intrusiones basálticas cuya edad es de 4,06 ± 0,07 y 3,94 ± 0,05 m.a., con lo que los restos —semejantes a los de *A. afarensis*— tendrían más de 4 m.a. (Kappelman *et al.,* 1996)

especie gozaron de gran éxito. *A. afarensis* es hoy reconocido de forma mayoritaria como la especie propia de los ejemplares de Hadar.

4.3 Ejemplares de Woranso-Mille

De especial interés para las discusiones acerca del grado de locomoción de *A. afarensis* es el ejemplar KSD-VP-1/1 procedente de la localidad Korsi Dora del yacimiento de Woranso-Mille (en la región occidental de la parte central de Afar, Etiopía). Se trata de un esqueleto parcial sin cráneo (véase figura 8.10, izquierda) que supuso la primera asociación de extremidades superiores e inferiores hallada desde A.L. 288-1, Lucy. Con la particularidad de que se trata de un espécimen mucho más antiguo, datado en 3,60-3,58 m.a. por medios radiométricos y paleomagnéticos —cosa que permite establecer la evolución de las proporciones entre los miembros y la forma del tronco de *A. afarensis,* la especie a la que fue atribuido el ejemplar (Haile-Selassie, Latimer *et al.,* 2010). A juzgar por la pelvis, se trata de un macho y su tamaño es lo bastante grande para entrar en el rango de los humanos modernos.

Haile-Selassie, Latimer y colaboradores (2010) apuntaron en su estudio del ejemplar que cuenta con la misma pauta morfológica propia de Lucy, correspondiente a un bípedo terrestre obligado con mínimas capacidades de trepa —si es que dispone de alguna.

El tipo de locomoción que puede atribuirse con mayor probabilidad a *A. afarensis* se evaluó con más detalle gracias al hallazgo de un cuarto metatarsiano del pie izquierdo perteneciente a la serie 333, el ejemplar A.L. 333-160 (véase figura 8.10, derecha). En su descripción, Carol Ward, William Kimbel y Donald Johanson (2011) sostuvieron que el espécimen aclara la forma de los arcos longitudinal y transversal del pie al que perteneció, alejada de la propia de los simios africanos y próxima a la de los humanos modernos, de tal manera que el hallazgo apoya la hipótesis de una bipedia obligada para *A. afarensis*. Su posible alcance ha podido aclararse en mayor grado gracias a la comparación de algunos rasgos del ejemplar adulto KDS-VP-1/1 de Woranso-Mille con los de DIK-1-1 de Dikika, juvenil, que permite tener en cuenta aspectos del desarrollo y proporcionan indicios sobre las pautas locomotoras de la especie (véase apartado siguiente).

En la misma región fosilífera de Woranso-Mille, aunque en localidades distintas a Korsi Dora, ha aparecido una notable colección de ejemplares dentales y mandibulares (Haile-Selassie, Saylor *et al.,* 2010) (véase figura 8.10, derecha). Sin embargo, los autores relacionaron los ejemplares, en parte al menos, con *A. anamensis;* nos referiremos a ellos más adelante en el apartado correspondiente a esa especie.

4.4 Ejemplares de *A. afarensis* de Dikika

Si el ejemplar A.L. 444-2 permitió extender la presencia de *A. afarensis* hasta la parte superior del Miembro Kada Hadar, un hallazgo en el yacimiento de Dikika (Etiopía) suministró la evidencia más antigua que existe del

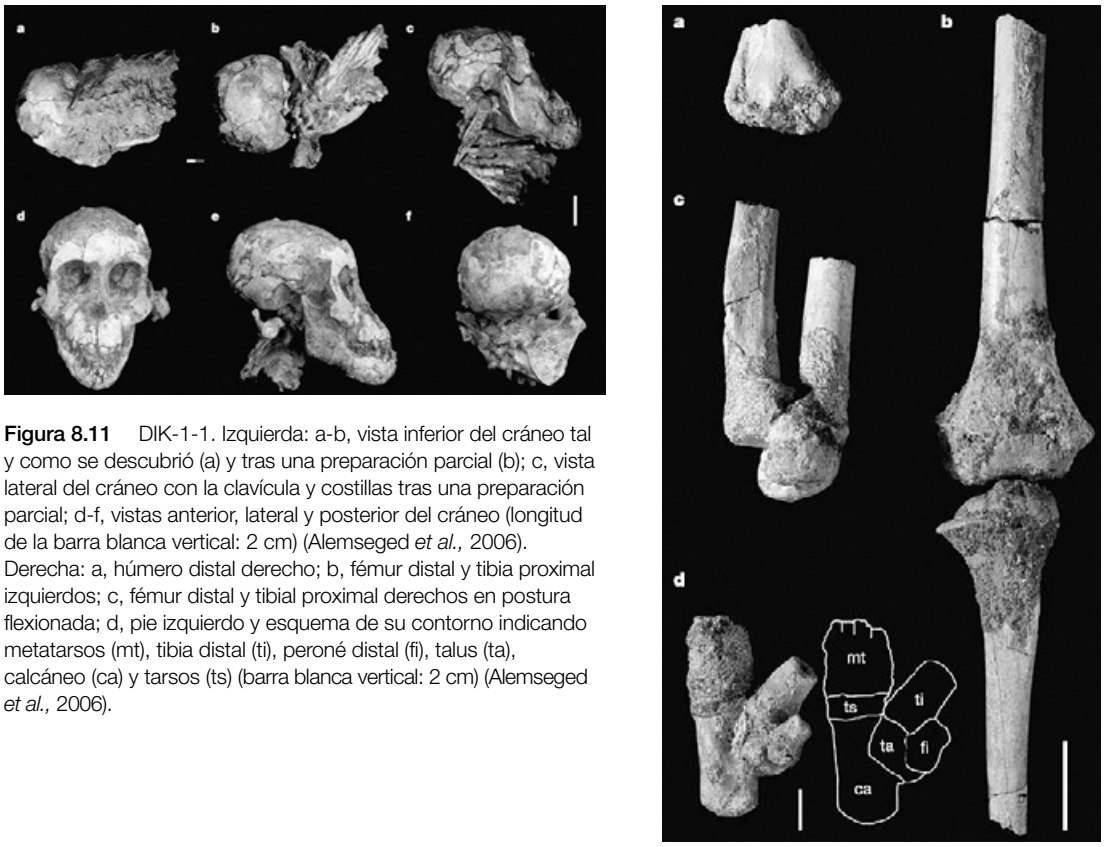


Figura 8.11 DIK-1-1. Izquierda: a-b, vista inferior del cráneo tal y como se descubrió (a) y tras una preparación parcial (b); c, vista lateral del cráneo con la clavícula y costillas tras una preparación parcial; d-f, vistas anterior, lateral y posterior del cráneo (longitud de la barra blanca vertical: 2 cm) (Alemseged *et al.,* 2006). Derecha: a, húmero distal derecho; b, fémur distal y tibia proximal izquierdos; c, fémur distal y tibial proximal derechos en postura flexionada; d, pie izquierdo y esquema de su contorno indicando metatarsos (mt), tibia distal (ti), peroné distal (fi), talus (ta), calcáneo (ca) y tarsos (ts) (barra blanca vertical: 2 cm) (Alemseged *et al.,* 2006).

taxón hasta el momento. Se trata del fragmento de una mandíbula izquierda con sus dientes, DIK-2-1, perteneciente el miembro basal de la Formación Hadar, por debajo de Sidi Hakoma, es decir, anterior a 3,4 m.a. de edad (Alemseged *et al.,* 2005). Zeresenay Alemseged y colaboradores (2006) comunicaron al año siguiente la descripción de un esqueleto juvenil parcial procedente de la misma localidad y del Miembro Sidi Hakoma, DIK-1-1, con una edad atribuida de 3,3 m.a. (véanse figura 8.11 y caja 8.11).

Los rasgos mandibulares y dentales de DIK-2-1 coinciden en general con los indicados para el taxón *A. afarensis* y se apartan de los de *A. anamensis* (Alemseged, 2005) (véase más abajo). Sin embargo, algunos detalles del cuerpo mandibular son peculiares. Alemseged y colaboradores (2005) asignaron el ejemplar a *A. afarensis,* no sin indicar que contribuía a incrementar la ya considerable variación en la muestra de las mandíbulas de la especie.

Por su parte, DIK-1-1 —al que se dio el nombre popular de *Selam,* «paz» en la lengua de la localidad— es, como hemos dicho, un esqueleto parcial compuesto por un cráneo y postcraneales asociados (véase figura 8.11), correspondientes a un ejemplar hembra de cerca de tres años en el momento de su muerte. El tamaño y proporciones de la cara se acercan a otros especímenes de *A. afarensis* como A.L. 333-105, pero también al Niño de Taung, *Australopithecus africanus,* al que nos referiremos al hablar de los ejemplares de África del sur. Sin embargo, los detalles morfológicos de la cara se apartan del ejemplar de Taung. Los rasgos nasales y maxilares de DIK-1-1 forman parte de lo que cabe esperar respecto de un *A. afarensis* (Alemseged, 2006).

Caja 8.12 Edad y sexo de DIK-1-1

La edad y el sexo de DIK-1-1 fueron establecidos al determinar mediante escáner —CT— el grado de desarrollo de los dientes aún por eclosionar, dando por supuesta la pertenencia del ejemplar a la especie *A. afarensis* (Alemseged, 2006). Siendo un espécimen infantil, los problemas de determinación de su morfología son siempre espinosos. Lo que resultan ser grandes diferencias anatómicas en la comparación de ejemplares adultos de diferentes especies de homininos, e incluso de hominoideos, son todavía rasgos muy próximos si se trata de individuos inmaduros.

Es importante un aspecto puesto de manifiesto por Alemseged y colaboradores (2006): la corta edad de DIK-1-1 permite establecer, al comparar el ejemplar con los adultos, ciertas pautas acerca del desarrollo ontogenético en *A. afarensis*. El grado de desarrollo cerebral en comparación con el volumen del cráneo adulto, por ejemplo, indica que tanto DIK-1-1 como A.L. 333-105 se alejan de los valores propios de los chimpancés para situarse en la línea de lo que supone un ejemplar infantil de humano moderno. Ese hecho es en especial interesante si tenemos en cuenta que la capacidad craneal de un *A. afarensis* adulto no va más allá de la de los chimpancés. Eso quiere decir que se gana poco volumen desde el infantil relativamente grande al adulto relativamente pequeño y sugiere que el proceso de crecimiento del cerebro era lento en esos australopitecos.

Las escápulas de *A. afarensis* —las dos juveniles de Didika y la adulta de Woranso-Mille— han proporcionado la rara oportunidad de poder establecer pautas de desarrollo ontogenético de la zona del hombro, muy significativa para poder inferir pautas de conducta arbórea. David Green y Zerenesay Alemseged (2012) llevaron a cabo la comparación de las escápulas juveniles y adultas de humanos modernos, simios *(Pongo, Gorilla, Pan)* y *A. afarensis* (ejemplares DIK-1-1, juvenil; KDS-VP-1-1, adulto), incluyendo un *Homo erectus* adolescente (KNM-WT 15000) en la muestra.

La escápula cuenta con una región infraespinosa —su parte inferior— que es amplia en los humanos modernos tanto en su estado juvenil como en el adulto. Los simios africanos, que tienen una región infraespinosa relativamente menor, la desarrollan durante el crecimiento ontogenético. Ese tipo de desarrollo se puede relacionar con un cambio de conducta entre la arbórea juvenil y el nudilleo adulto —los orangutanes, que no nudillean, mantienen una pauta adulta más próxima a la juvenil. Por su parte, *A. afarensis* cuenta con una forma juvenil cercana a la de los simios africanos pero en su fase adulta —indicada por la escápula de Woranso-Mille y también por A.L. 288-1 de Hadar— no se produce el desarrollo propio de gorilas y chimpancés (Green y Alemseged, 2012). En opinión de Green y Alemseged (2012), *A. afarensis* completaría la bipedia con una dosis considerable de conducta arbórea.

4.5 Ejemplares de *A. afarensis* de Maka

Ya hemos comentado que en su momento llamó no poco la atención que la propuesta de *A. afarensis* indicase como ejemplar-tipo un espécimen de Laetoli, habida cuenta de la distancia considerable que separa Etiopía y Tanzania. Pero los hallazgos posteriores, además de ampliar el hipodigma de *A. afarensis* y extender su rango temporal, pusieron de manifiesto la presencia de ejemplares de ese taxón en localidades situadas entre Laetoli y Hadar. Vayamos con ellos.

El yacimiento de Maka, situado en la región del Middle Awash —Etiopía, al sur de Hadar— ha proporcionado ejemplares atribuidos a *A. afarensis*. Entre ellos, la mandíbula casi completa MAK-VP- 1/12 (véase

figura 8.13), otros materiales mandibulares y dentales, un fémur parcial (proximal), un cúbito y un húmero casi completo, con una edad de los especímenes de 3,4 m.a. (White *et al.,* 1993). El estudio de las mandíbulas de MAK-VP-1/12 llevado a cabo por Tim White y colaboradores (2000) planteó el sentido evolutivo del complejo C/P3. Como vimos en el capítulo 7, el C/P3 propio de los homininos constituye una apomorfia de *Ar. ramidus*. En consecuencia, se trata de uno de los rasgos derivados relacionados con la dentición que primero evolucionaron a partir de los caracteres primitivos compartidos con los simios superiores.

Ese aspecto de la dentición de MAK-VP- 1/12 pone de manifiesto en qué forma pudo haber evolucionado el rasgo derivado esencial de *Australopithecus,* la megadontia. En un próximo apartado describiremos las características de *A. anamensis,* una especie muy antigua del género (de cerca de 4 m.a.), cuya dentición es de tamaño comparativamente más modesto. La megadontia, así, habría experimentado un incremento desde *A. anamensis* a *A. afarensis* que indicaría la incorporación a la dieta de materiales cada vez más duros. Por su parte, la presencia de ejemplares grandes y pequeños en la muestra de Maka apoya la idea de Johanson y White (1979) de un único taxón muy variable en *A. afarensis.*

4.6 Ejemplares de *A. afarensis* de West Turkana y South Turkwel

Kenia cuenta también con localidades que han proporcionado ejemplares de *A. afarensis*. El yacimiento de West Turkana, por ejemplo, muy conocido por haber suministrado fósiles como KNM-WT 17000, *P. aethiopicus,* KNM-WT 40000, *K. platyops* y KNM-WT 15000, *Homo erectus,* que se describirán en su momento. Del Miembro Lomewki de West Turkana proceden

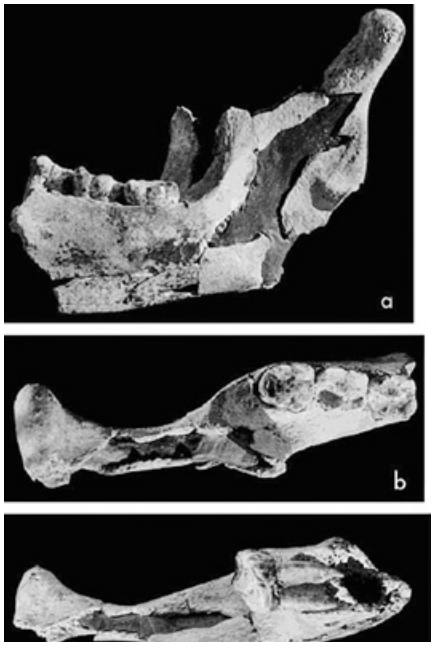


Figura 8.12 Mandíbula MAK-VP-1/12 en vista, lateral (a), superior (b) y anterior (c). (Fotografías de White *et al.,* 2000).

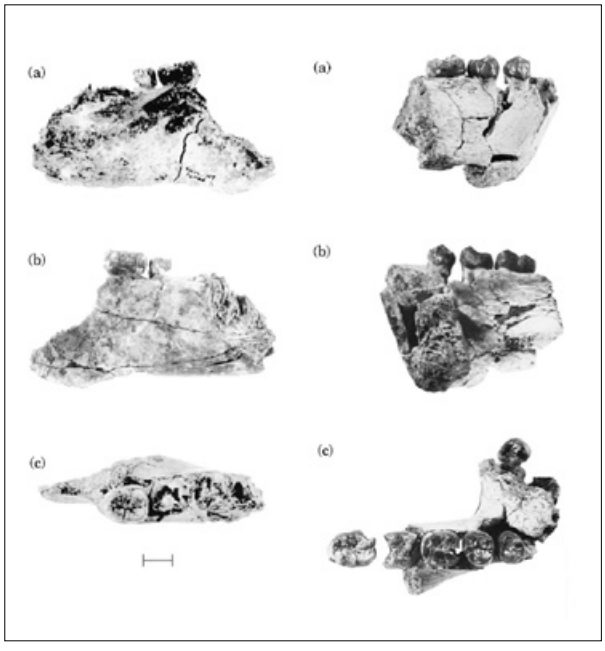


Figura 8.13 Mandíbulas KNM-WT 16006 (izquierda) y KNM-WT 8556 (derecha), vistas lateral (a), medial (b) y oclusal (c) (Brown *et al.,* 2001).

los especímenes atribuidos a *A. afarensis* KNM-WT 16006, un cuerpo mandibular derecho con algunos dientes, de 3,35 m.a., y KNM-WT 8556, 8557 y 1603, mandíbulas fragmentarias algo más recientes (Brown *et al.,* 2001) (véase figura 8.13).

South Turkwel, Kenia, se encuentra entre los lugares con posible, aunque dudosa, presencia de *A. afarensis*. De South Turkwel proceden un fragmento mandibular juvenil (KNM-WT 22936) y otros fósiles asociados, incluidos algunos postcraneales (KNM-WT 22944) (Ward *et al.,* 1999). Su edad, obtenida mediante correlaciones geológicas y análisis de la fauna existente, podría acercarse a 3,5 m.a. Por lo que se refiere a la taxonomía, Carol Ward y colaboradores (1999) se limitan a indicar que la morfología de los ejemplares recuerda a *A. afarensis* y *A. africanus*. Un espécimen, el BEL-VP-1/1, encontrado en 1981 en Belohdelie, en la zona de Middle Awash, y constituido por un frontal parcial con un pequeño fragmento del parietal izquierdo, había recibido una datación de 3,9 m.a. Pero el estudio de la morfología del fósil mediante imagen especular hecho por Berhane Asfaw (1987) indicó que se trataba de un hominino muy generalizado y cercano a la divergencia entre los homininos y los simios africanos sin más, es decir, sin aventurar su pertenencia a ninguna especie en concreto, aunque indicando que comparte algunos rasgos notorios con *A. afarensis*.

Figura 8.14 Mandíbula KNM-KP 29281, holotipo de *Australopithecus anamensis*. (Fotografía de Johanson y Edgar, 1996).

5. *Australopithecus anamensis*

Pese a que forman el taxón más representativo y mejor conocido de los australopitecos, los *A. afarensis* no suponen la especie de más edad dentro del género. Los yacimientos de Allia Bay (en la orilla oriental del lago Turkana) y Kanapoi (en la parte occidental y algo al sur del mismo lago), ambos en Kenia, han proporcionado los restos más antiguos de *Australopithecus* bien identificados hasta el momento.

5.1 Ejemplares de *A. anamensis* de Kanapoi y Allia Bay

El primer hallazgo de un espécimen de hominino en Kanapoi tuvo lugar en 1967, año en el que Bryan Patterson y W. W. Howells (1967) describieron un fragmento de húmero al que se atribuyó una edad de 2,5 m.a., aunque sin asignarlo a ninguna especie; los autores se limitaron a indicar que se parecía más a *Australopithecus* que a *Paranthropus*. Más antiguos son los nueve ejemplares de Kanapoi y los doce de Allia Bay descritos por Meave Leakey y colaboradores (1995) e interpretados desde el punto de vista morfológico y filogenético por Carol Ward, Meave Leakey y Alan Walker (2001). Con una edad que va entre los 4,1 m.a. para los primeros y 3,9 m.a. para los de Allia Bay, extienden en 500.000 años hacia atrás la presencia de los australopitecos.

La mandíbula KNM-KP 29281 (véase figura 8.14), los materiales dentales y craneales juveniles KNM-KP 31712 y KNM-KP 34725 y un hueso capitado de la mano, KNM-KP 31724 (véase figura 8.15) fueron hallados en el nivel estratigráfico inferior de Kanapoi (con una edad entre 4,17 y 4,12 m.a.), mientras que la tibia KNM-KP 29285 y el húmero KNM-KP 271 son algo más jóvenes

Caja 8.13 La unidad de *A. anamensis*

La solución taxonómica de agrupar los homininos de Kanapoi y Allia Bay en una sola especie fue criticada por Andrews (1995). La secuencia estratigráfica de Kanapoi y Allia Bay separa los sedimentos de origen fluvial más antiguos de las arcillas posteriores procedentes de un lago ancestral, Lonyumun Lake. Andrews apuntó que los ejemplares más modernos de los terrenos lacustres podrían pertenecer a una especie distinta y más derivada. Eso explicaría la robustez relativa de la mandíbula KNMP-KP 29287. Pero, de ser así, las características de la locomoción de *A. anamensis* —deducidas de la tibia KNM-KP 29285, que pertenece al mismo intervalo litológico que la citada mandíbula— no se aplicarían a los especímenes más antiguos. Los nuevos hallazgos de las campañas de 1995-1997 confirmaron, para Meave Leakey y colaboradores (1998), tanto la antigüedad atribuida al *A. anamensis* como la presencia de una sola especie de las muestras de Kanapoi y Allia Bay.

(entre 4,07 y 4,12 m.a.). Una mandíbula grande (KNM-KP 29287), presumiblemente de un macho, apareció en el nivel superior de Kanapoi, de más de 3,5 m.a. y menos de 4,1 (M. G. Leakey *et al.,* 1995; Ward *et al.,* 2001).

Los ejemplares de Kanapoi y Allia Bay ocupan la extensa franja temporal de un millón de años existente entre *Ar. ramidus* y *A. afarensis*. Meave Leakey y colaboradores (1995) describieron la morfología de los nuevos especímenes como una mezcla de caracteres primitivos y derivados, confirmando la tesis, ya muy asentada antes, de que la evolución dentro de la familia de los homininos se produjo durante el Plioceno en forma de mosaico. Así, el estudio de la tibia KNM-KP 29285 indicó una postura bípeda. También el húmero KNM-KP 271 incluye, según Meave Leakey *et al.* (1995), muchos rasgos derivados propios de los homininos. La persistencia de algunas plesiomorfias en la tibia, compartidas con los simios africanos y los *Australopithecus afarensis,* puso de manifiesto que la locomoción bípeda se encontraba en ese momento en un estado distinto al de la bipedestación de *Homo*. Nada, por otra parte, que no hubiese sido detectado ya en los propios *A. afarensis*. Meave Leakey y colaboradores (1995) propusieron una nueva especie para los hallazgos de Kanapoi y Allia Bay: *Australopithecus anamensis (anam* significa «lago» en la lengua de Turkana). El ejemplar tipo (holotipo) es la mandíbula KNM-KP 29281, que conserva todos sus dientes, hallada por Peter Nzube en 1994. El paratipo está constituido por los demás ejemplares de ambos yacimientos.

Las campañas de 1995-1997 de Kanapoi suministraron un ejemplar juvenil que asocia dientes y piezas craneales (KNM-KP 34725), más piezas que completan la mandíbula anterior KNM-KP 29287, una falange proximal de la mano y un maxilar. Y el descubrimiento de nuevos ejemplares atribuidos a *A. anamensis* en Middle Awash extendió su rango geográfico hasta Etiopía.

Los ejemplares etíopes estaban compuestos por un maxilar fragmentario con su dentición, ARA-VP-14/1, procedente de Aramis, Miembro Adgantole de la Formación Sagantole y otros 30 especímenes hallados todos ellos en sedimentos de la misma edad situados 10 kilómetros hacia el oeste (White *et al.,* 2006). La edad de los ejemplares de Adgantole fue fijada por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ y estratigrafía en 4,14 m.a.

Los análisis comparativos de la muestra ampliada de Kanapoi y Allia Bay confirmaron, en opinión de M. G. Leakey *et al.* (1998), la pertenencia a una única especie. Pero ¿es esta peculiar, distinta tanto a la de *A. afarensis* como a las demás especies anteriormente nombradas de australopitecos?

Meave Leakey y colaboradores (1995; 1998) sostuvieron que los *Australopithecus anamensis* se distinguen de los *A. afarensis* por ciertos rasgos relacionados sobre todo con la dentición. También se separan del *Ardipithecus ramidus* en el esmalte dental, mucho más grueso y parecido al de los *A. afarensis*.

Tabla 8.2 Rasgos distintivos de *A. anamensis* (Wood y Richmond, 2000)

- Conducto auditivo externo pequeño y de forma elíptica
- Arco mandibular estrecho con cuerpos mandibulares paralelos
- Sínfisis mandibular inclinada
- Raíces de los caninos largas y robustas
- Coronas de los molares superiores más anchas en el sentido mesial que en el distal
- Pequeña cavidad medular en el húmero

Como indicaron Bernard Wood y Brian Richmond (2000), en ciertos aspectos la dentición de *A. anamensis* es más primitiva que la de *A. afarensis*. Así sucede con las coronas asimétricas de los premolares o las raíces poco inclinadas de los caninos en su cara posterior. Cabe esperar algo así en un taxón que es 500.000 años anterior al *A. afarensis*. Pero otros rasgos están más desarrollados en *A. anamensis* hasta acercarse a los parántropos que aparecerán un millón y medio de años más tarde.

5.2 Ejemplares de *A. anamensis* de Aramis y Asa Issie

En Aramis (Middle Awash, Etiopía), el mismo yacimiento en que fue identificado por vez primera el *Ar. ramidus,* pero en un miembro superior, Adgantole, localidad 14, apareció el maxilar parcial con dentición ARA-VP-14/1 atribuido a *A. anamensis* por Tim White y colaboradores (2006). Eso suponía extender el rango geográfico del taxón más de 1.000 kilómetros al nordeste. En el mismo artículo, White *et al.* indicaron varios ejemplares más procedentes del yacimiento cercano a Aramis de Asa Issie, localidades ASI-VP-2 y ASI-VP-5, entre los que se encuentran los dientes superiores ASI-VP-2/334 y el fémur fragmentario izquierdo ASI-VP-5/154. La edad de todos ellos está en torno a los 4,2-4,1 m.a. por comparación faunística con Aramis (White *et al.,* 2006).

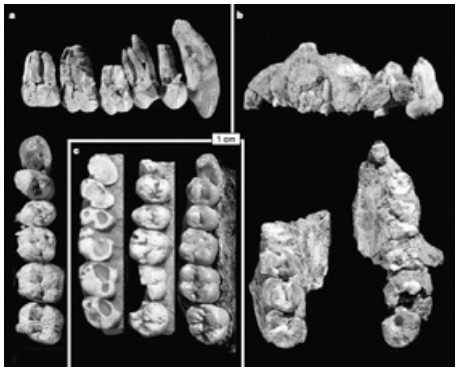


Figura 8.15 (a) dentición maxilar ASI-VP-2/334; (b) maxilar con dentición ASI-VP-14/1; (c) ejemplares de *A. anamensis* KNM-KP 29283 (izquierda), KNM-ER 30745 (centro) y de *A. afarensis* A.L. 200-1 (derecha). (Ilustración de White *et al.,* 2006).

Una de las características más importantes del hallazgo de un *A. anamensis* en Aramis, puesta de manifiesto por los autores, es que proporciona evidencias procedentes de una misma sucesión estratigráfica acerca de la posible conexión evolutiva *Ar. ramidus-A. anamensis* y permite sostener la hipótesis de una rápida evolución (alrededor de 0,2 m.a.) entre uno y otro género. Los ejemplares de *A. anamensis* de Middle Awash son intermedios desde el punto de vista morfológico entre *Ar. ramidus* y *A. afarensis,* cosa que indica además la posible relación ancestral entre los dos últimos (White *et al.,* 2006). Las posibles interpretaciones del cambio filogenético entre esos tres taxa se examinarán en el capítulo 11.

5.3 Yacimiento de Woranso-Mille *¿A. anamensis?*

Procedentes de las localidades Am-Ado (AMA), Aralee Issie (ARI), Mesgid Dora (MSD),

Tabla 8.3 Materiales dentales de Woranso-Mille descritos por Haile-Selassie, Saylor y colaboradores (2010)

Espécimen	*Fecha del hallazgo*	*Elemento preservado*	*Descubridor*
AMA-VP-2/30	2/5/2008	premolar inf. 4, dcho.; canino inferior, izdo. fragm.	Ali Mohammed Ebrahim
AMA-VP-2/64	2/5/2008	canino inf., dcho., fragm.	Grupo
ARI-VP-1/7	1/20/2004	incisivo, fragm.	Kampiro Kayranto
ARI-VP-1/28	1/28/2004	premolar inf. 4, dcho., fragm.	Kampiro Kayranto
ARI-VP-1/90	2/1/2005	molar sup. 3, dcho.	Mohammed Hussein
ARI-VP-1/173	2/3/2005	molar sup. fragm.	Barao Mohammed
ARI-VP-1/190	2/8/2005	canino inferior de leche dcho.	Kampiro Kayranto
ARI-VP-1/215	2/12/2005	molar sup. 2 o 3, izdo.	Habib Wogris
ARI-VP-1/337	2/2/2007	molar inf. 2 o 3, izdo., fragm.	Kampiro Kayranto
ARI-VP-1/352	2/2/2007	molar inf. 3, dcho.	Alemayehu Asfaw
ARI-VP-1/385	2/2/2007	molar fragm.	Grupo
ARI-VP-1/420	2/1/2008	molar inf. 2, dcho., fragm.	Ahmed Elema
ARI-VP-1/462	2/2/2008	molar inf. 1, izdo.	Ahmed Elema
ARI-VP-1/484	2/13/2008	molar sup. 1, dcho.	Ahmed Elema
ARI-VP-3/34	2/17/2006	molar leche sup. 1, izdo.	Kadir Helem
ARI-VP-3/35	2/17/2006	molar inf. 2, dcho. fragm.	Yohannes Haile-Selassie
ARI-VP-3/36	2/17/2006	premolar sup. 4, izdo.	Yohannes Haile-Selassie
ARI-VP-3/80	2/19/2006	dientes superiores e inferiores asociados	Ali Idris
ARI-VP-3/176	2/4/2007	molar inf. 2, dcho. w/ mandíbula fragm.	Mohammed Hussein
ARI-VP-3/248	2/13/2008	premolar sup. 4, dcho.	Wegenu Amerga
ARI-VP-3/249	2/13/2008	premolar inf. 4, izdo.	Habib Hussein
ARI-VP-3/250	2/13/2008	molar inf. 1 o 2, izdo.	Mohammed Haydera
MKM-VP-1/69	2/14/2005	premolar sup. 4, izdo. fragm.	Kampiro Kayranto
MSD-VP-1/53	2/28/2006	maxilar (M1-2) izdo.	Alemayehu Asfaw
MSD-VP-3/24	2/18/2005	molar inf. 3, izdo.	Alemayehu Asfaw
MSD-VP-5/16	2/7/2006	mandíbula (M1-2), izdo.	Alemayehu Asfaw

y Makah Mera (MKM) de Woranso-Mille, todas ellas con una edad comprendida entre 3,8 y 3,6 m.a., fueron descritos en 2010 hasta 26 restos de homininos constituidos en su mayor parte por materiales dentales y mandibulares, aunque con algunos fragmentos postcraneales (Haile-Selassie, Saylor *et al.,* 2010) (véanse tabla 8.3 y figura 8.16).

Yohannes Haile-Selassie y colaboradores, autores del hallazgo, llevaron a cabo una comparación métrica y morfológica de los ejemplares con especímenes equiparables de *A. afarensis* —incluida toda la muestra de Hadar—, *A. anamensis* y *Ar. ramidus*. El análisis comparativo indicó que la morfología dental de los fósiles de Woranso-Mille es intermedia entre los *A. anamensis* de Allia Bay/Kanapoi y los *A. afarensis* de Laetoli. Siendo así, los autores consideraron que no pueden ser asignados a ninguno de los dos taxa, indicando que suponen una evidencia firme en favor de reducir a un solo taxón esas dos especies o bien considerarlas cronoespecies sometidas a una evolución anagenética (Haile-Selassie, Saylor *et al.,* 2010). La aparición de postcraneales —el pie parcial BRT-VP-2/73 (Haile-Selassie *et al.,* 2012)— procedentes de otro yacimiento de Woranso-Mille, Burtele, con

unos 3,4 m.a. de edad, arrojó aún más dudas. Consideraremos la sugerencia agrupacionista de Haile-Selassie y colaboradores en favor de una continuidad *A. anamensis-A. afarensis* en el capítulo 11.

6. *Australopithecus (Kenyanthropus) platyops*

Los trabajos de campo llevados a cabo en la cuenca de Lomekwi, perteneciente a la Formación Nachukui, West Turkana (Kenia), durante los años 1998 y 1999 bajo la dirección de Meave Leakey condujeron al hallazgo de un cráneo muy completo, aunque deformado, KNM-WT 40000, un temporal, dos maxilares fragmentarios y algunos dientes aislados que componían un cuadro morfológico propio de un hominino «grácil», según los autores del hallazgo (M.G. Leakey *et al.,* 2001). Su edad, sin embargo, era mucho más antigua que la de ningún otro espécimen del linaje grácil. KNM-WT 40000 apareció entre dos tobas volcánicas, Lokochot, de 3,57 m.a., y Tulu Bor, de 3,40 m.a., cuyas dataciones fueron profusamente discutidas y correlacionadas por M. G. Leakey y colaboradores (2001), quienes asignaron al ejemplar cerca de 3,5 m.a.

Tras una comparación anatómica con las demás especies de homininos del Plioceno, M. G. Leakey y colaboradores (2001) propusieron situar parte de los materiales en un nuevo género y especie, *Kenyanthropus platyops,* reflejando en el nombre la característica más notoria de KNM-WT 40000, su cara plana con ausencia de prognatismo. Este ejemplar fue tomado como holotipo de la especie, con KNM-WT 38350 —un maxilar izquierdo parcial hallado por B. Onyango en 1998— como paratipo. Los demás especímenes hallados en las campañas de Lomekwi se dejaron sin asignar a ningún taxón en concreto a falta de evidencias suficientes. No obstante, M. G. Leakey y colaboradores (2001) apuntaron las afinidades existentes entre *K. platyops* y otros materiales hallados con anterioridad, como es la mandíbula parcial KNM-WT 8556 atribuida a *A. afarensis*.

Una vez más, *K. platyops* muestra un mosaico de rasgos primitivos y derivados. Entre los primeros, que lo acercan a un australopiteco tan antiguo como *A. anamensis,* se encuentra el tamaño del orificio auricular. Su pequeño cráneo es típico también de *Australopithecus,* y sus premolares y molares tienen un grosor del esmalte parecido al de *A. afarensis*. Pero el rasgo derivado de *K. platyops* que salta a la vista es el de un plano muy vertical por debajo del orificio de la nariz, que le

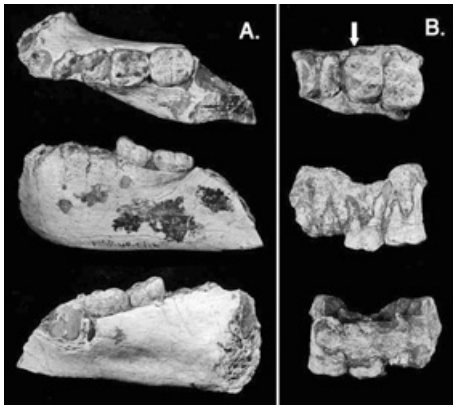


Figura 8.16 Mandíbula MSD-VP-5/16 (Haile-Selassie, Saylor *et al.,* 2010). La flecha indica el origen del proceso cigomático de la mandíbula.

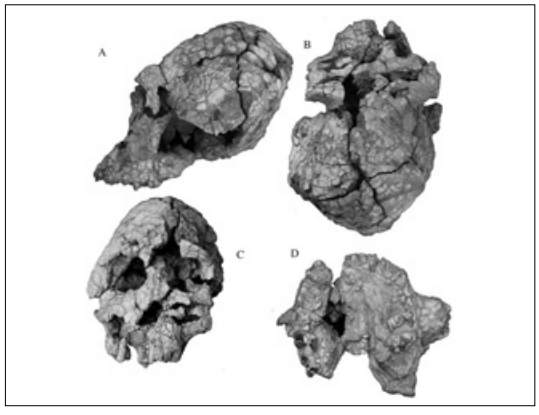


Figura 8.17 KNM-WT 40000 *K. platyops* (M. G. Leakey *et al.,* 2001). A) vista lateral; B) vista frontal; C) vista superior; D) vista oclusal del paladar.

Caja 8.14 ¿A qué género pertenece *K. platyops?*

Los autores de este libro han sostenido con anterioridad que es posible entender que el género *Homo* habría aparecido ya con *K. platyops —Homo platyops,* en consecuencia— (Cela-Conde y Ayala, 2003). De esa forma, la cladogénesis de *Homo* y *Paranthropus* retrocedería hasta una fecha de 3,5 m.a., compatible con la consideración del *Australopithecus africanus* como el primer parántropo —*P. africanus*—, una interpretación esta última aceptada por autores como Skelton y McHenry (1992) y por nosotros mismos en trabajos anteriores (Cela-Conde y Ayala, 2003). Sin embargo, como veremos más adelante, las fechas asignadas a *A. africanus* han sido recientemente modificadas otorgando al taxón una antigüedad mucho menor. Esa circunstancia convierte en mucho más débil la propuesta de una cladogénesis *Paranthropus*/*Homo* en el entorno de los 3,5 m.a., y habla en contra de poder considerar al KNM-WT 40000 como un miembro de *Homo* muy antiguo. Desecharemos, pues, la asignación del ejemplar de Lomekwi a *Homo*.

proporciona el aspecto de cara plana al que se refiere su nombre.

¿Es necesario añadir un nuevo género a los ya mencionados *Ardipithecus, Australopithecus, Paranthropus* y *Homo?* Las razones para la propuesta de un *Kenyanthropus* residen en la particularidad morfológica del moderado prognatismo que aleja a KNM-WT 40000 de los demás australopitecos, con gran proyección facial. Ninguno de los paratipos, KNM-WT 38350 y, tal vez, KNM-WT 8556, sirven para confirmar o desmentir ese rasgo. Pero la estrategia adaptativa distintiva que puede deducirse de la platicefalia —necesaria para definir un nuevo género— no queda nada clara. Es más, los materiales dentales acercan todo el holotipo de *Kenyanthropus* a *Australopithecus,* hasta el punto de permitir que el KNM-WT 8556 pueda atribuirse, siquiera tentativamente, a *A. afarensis* (White, 2003).

7. *Australopithecus garhi*

El Miembro Hata de la Formación Bouri en Middle Awash (Etiopía) ha suministrado restos de homininos desde 1990. Sin embargo, los ejemplares más completos fueron descritos en 1999 (Asfaw *et al.,* 1999) dando lugar a la propuesta de una nueva especie de australopitecos: *Australopithecus garhi*. El holotipo de la especie es el espécimen BOU-VP-12/130, un conjunto de fragmentos craneales que comprende el frontal, los parietales y el maxilar con la dentición, hallado en 1997 por Yohannes Haile-Selassie (véase figura 8.18). Al medir la capacidad de un molde del endocráneo realizado por Ralph Holloway, la cifra obtenida fue de 450 cm^3. La edad que se atribuyó al fósil mediante el método del $^{40}Ar/^{39}Ar$ es de 2,496 ± 0,008, cifra coherente con la que indican los estudios de paleomagnetismo y fauna asociada (De Heinzelin *et al.,* 1999). Otros restos postcraneales, como un fémur izquierdo y un húmero, un cúbito y un radio derechos junto con los demás fragmentos, aparecieron en las campañas de 1996-1998.

La capacidad craneal pequeña, junto con la presencia de premolares y molares anchos, llevaron a Berhane Asfaw y colaboradores (1999) a asignar los restos de Bouri a un australopiteco posterior al *A. afarensis*. Las diferencias del ejemplar con *A. africanus* o a *P. aethiopicus (Australopithecus* ambos, según los autores) justificaron, según Asfaw *et al.* (1999), la asignación de una nueva especie. En términos filogenéticos, la sugerencia hecha es en cierto modo conservadora: Asfaw y colaboradores indicaron que *A. garhi* se añadía al episodio no resuelto que ha de aclarar de las relaciones cladogenéticas respectivas entre *Australopithecus* y *Paranthropus*. No obstante, los autores apuntaron que los especímenes de Bouri se encuentran en el lugar y el tiempo adecuados para ser ancestros de los primeros *Homo*. E incluso deberían ser incluidos, de confirmarse que son los ancestros más cercanos, en nuestro género.

Esa posible relación ancestral fue negada por David Strait y Frederick Grine (1999),

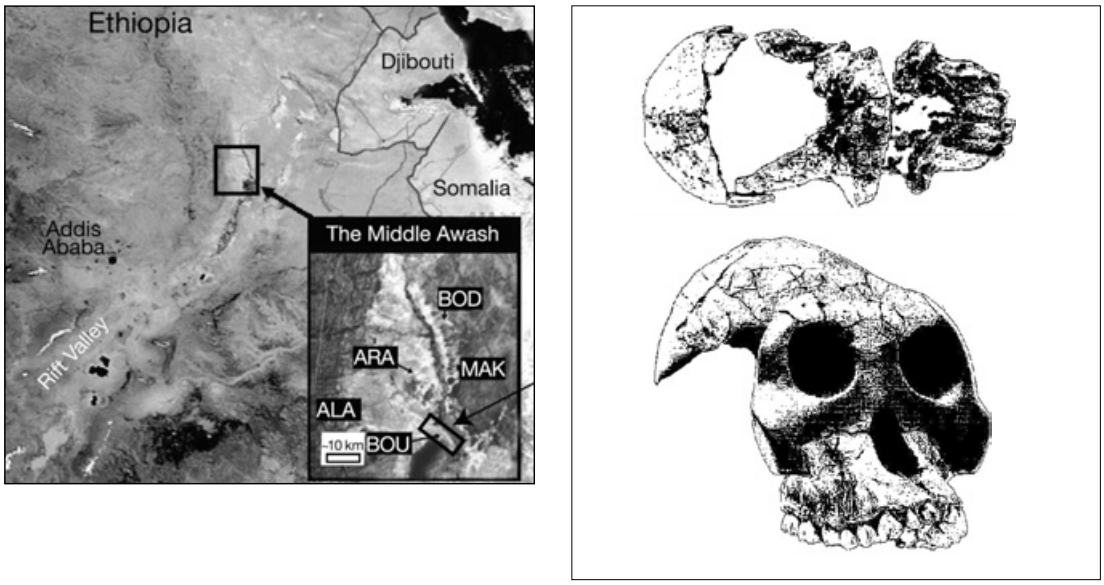


Figura 8.18 Izquierda: Situación del yacimiento de Bouri (BOU) en Middle Awash (Asfaw *et al.,* 2002). Derecha: Vista superior y frontal de BOU-VP-12/130, *Australopithecus ghari*.

quienes sostuvieron que *Australopithecus garhi* no cuenta con ninguna apomorfia propia de *Homo*. De hecho, Strait y Grine (1999) precisaron que *A. garhi* está más alejado de *Homo* que el *A. africanus,* de mayor antigüedad. En ese caso, el *A. garhi* no pasaría de ser una rama lateral más del proceso de divergencia de las formas tempranas de hominínos.

Un aspecto que añade cierta controversia a la condición de *A. garhi* es el hallazgo en Gona (Etiopía), a 96 km al norte de Bouri, de una abundante muestra de artefactos líticos de la tradición olduvaiense con 2,6 m.a. (Semaw *et al.,* 1997) (véase capítulo 12).

Jean de Heinzelin y colaboradores (1999) atribuyeron la fabricación y uso de los artefactos de Gona a *A. garhi,* dado que era el único hominino aparecido en las proximidades. Los autores reconocieron que la falta de útiles líticos en el Miembro Hata de Bouri supone un inconveniente para la hipótesis del *A. garhi* como tallador de herramientas. Pero indicaron que en el curso de sus trabajos habían hallado algunos materiales, esquirlas y núcleos del modo 1 aislados y dispersos, que parecían haber sido erosionados del Lecho Hata (de Heinzelin *et al.,* 1999).

En favor de la hipótesis que atribuye a *A. garhi* la autoría de las herramientas de Gona hablan los golpes y cortes detectados en huesos de bóvidos del Miembro Hata. Fueron durante una década las pruebas más antiguas de marcas hechas por homininos, hasta la aparición de muestras de una manipulación similar, identificada por medios de análisis microscópico, procedentes del Miembro Sidi Hakoma de la Formación Hadar en el yacimiento de Dikika (McPherron *et al.,* 2010). La edad establecida de Sidi Hakoma es de 3,42-3,24 m.a., por lo que los indicios de manipulación antrópica mediante útiles líticos retrocede hasta 800.000 años antes de la edad que corresponde al Miembro Hata. Shannon McPherron y colaboradores (2010) atribuyeron la manipulación de lo que parecen ser huesos de ungulados a los hominínos de la especie *A. afarensis*. En cualquier caso, la identificación de los autores de unas determinadas herramientas es un asunto controvertido sobre el que volveremos más adelante.

Caja 8.15 ¿A qué género pertenece *A. africanus?*

En publicaciones anteriores (C. Cela-Conde y Ayala, 2007), los autores de este libro incluyeron los ejemplares de *A. africanus,* como adelantamos al hablar del *K. platyops,* dentro de *Paranthropus* como una especie anterior a los ejemplares robustos y ancestral respecto de ellos. Esa decisión se basaba en particular en la gran antigüedad que se atribuía —más de 3,5 m.a.— a *A. africanus*. La reinterpretación más reciente de los miembros de Sterkfontein (véase capítulo 6) otorga ahora al *A. africanus* una edad mucho más moderna. Por añadidura, el descubrimiento del *A. sediba,* del que hablaremos más adelante en este mismo capítulo, apoya la pertenencia de *A. africanus* al género *Australopithecus,* so pena de tener que sostener una secuencia filogenética difícil para los homininos sudafricanos. Volveremos sobre esa cuestión al abordar el árbol filogenético de nuestro linaje en el Plioceno.

8. *Australopithecus africanus*

Ha llegado el momento de abandonar el Rift y sus ejemplares de australopitecos muy antiguos —aunque con una secuencia evolutiva que alcanza hasta el taxón mucho más moderno *A. garhi*— para acercarnos a Sudáfrica, la región que proporcionó el primer ejemplar conocido de *Australopithecus*. En términos históricos, se trata de una marcha atrás en el tiempo.

Han aparecido ejemplares de *A. africanus* en Taung, Makapansgat (Miembros 3 y 4), Sterkfontein (Miembro 4 y, con más dudas, Miembro 5).

Pese a la abundancia de restos tanto craneales como postcraneales, la condición del *A. africanus* ha sido muy debatida, quizá por la dificultad de relacionar esa especie con las posteriores *Paranthropus robustus* y *Homo habilis*. En cualquier caso, la morfología craneal del *A. africanus* muestra un arco supraorbital modesto, la glabela algo pronunciada, la cresta occipital débil y el plano nucal bajo. El *foramen magnum* está situado en medio del cráneo y la región del mastoideo es pequeña. La caja craneal es estrecha, y su capacidad de unos 485 cm^3. Por lo que se refiere a la mandíbula (con el ejemplo de Sts 52b), tiene un ramus alto y carece de mentón. La dentición incluye incisivos anchos y pequeños, caninos un poco proyectados y premolares relativamente grandes, con el tamaño de los dientes incrementándose de delante hacia detrás. Respecto de las caderas y los miembros posteriores de *A. africanus* ya hemos comentado que indican un claro bipedismo, pero con un aspecto peculiar que tiende al mantenimiento de la trepa que hace pensar que esa locomoción difiere de la posterior propia de *Homo erectus*.

8.1 El ejemplar de *A. africanus* de Taung

Ningún fósil tiene más derecho a ser considerado como *A. africanus* que el que figura en la descripción de la especie como ejemplar-tipo. Le corresponde esa condición a Taung 1, el Niño de Taung descrito por Raymond Dart (1925) en el artículo que propuso el nuevo taxón.

Resulta paradójico, que los hallazgos posteriores hayan puesto en duda el verdadero sentido evolutivo del espécimen de Taung. La gran cantidad de ejemplares de *A. africanus*

Caja 8.16 El hallazgo del Niño de Taung

Las circunstancias del descubrimiento, su eco, el impacto de la propuesta de una especie intermedia entre los simios y los humanos y las críticas recibidas hasta la aceptación generalizada del *A. africanus* aparecen en el libro *Senderos de la evolución humana* (Cela Conde y Ayala, 2001).

procedentes de Sterkfontein y Makapansgat proporciona un hipodigma que se separa no poco de los rasgos de Taung. Cabe plantear dudas, pues, acerca de la especie a la que pertenece este último.

Tales dudas se acentúan por el hecho de que Taung 1 es el único espécimen de hominino hallado en el yacimiento.

8.2 Ejemplares de *A. africanus* de Sterkfontein

Durante la campaña de 1947 aparecieron en el Miembro 4 de Sterkfontein dos ejemplares notables, el cráneo Sts 5, *Mrs. Ples,* y el esqueleto parcial Sts 14 (véase figura 8.19). Ambos fueron clasificados por Robert Broom, John Robinson y G. H. A. Schepers (1950) como *Plesianthropus transvaalensis* pero es común atribuirlos hoy a *Australopithecus africanus*. Aunque Broom y colaboradores sostuvieron que Sts 5 era un ejemplar adulto y, por su gracilidad, una hembra (de ahí su nombre popular, *Mrs. Ples),* el estudio de Francis Thackeray, Dominique Gommery y José Braga (2002b) consideró que Sts 5 podría ser un macho inmaduro. Los mismos autores plantearon el carácter de subadulto de Sts 14 y sostuvieron la posibilidad de que ambos restos, Sts 5 y Sts 14, pudiesen pertenecer al mismo individuo. Sin embargo, la revisión hecha por Alejandro Bonmatí, Juan-Luis Arsuaga y Carlos Lorenzo (2008) estableció la condición adulta de Sts 5, viendo en ese fósil un individuo distinto de Sts 14.

El ejemplar más completo de cráneo de un *A. africanus* es el StW 505 (véase figura 8.20), hallado en 1989 en el Lecho B del Miembro 4 de Sterkfontein. Comprende la mayor parte de la cara, el endocráneo izquierdo, la fosa anterior craneal y parte de la fosa media derecha. Parte del temporal derecho, considerado en principio otro ejemplar (StW 504), fue reinterpretado más tarde como parte del primero recibiendo el nombre de StW 505b. El estudio detallado del espécimen fue realizado una decena de años más tarde por Charles Lockwood y Phillip Tobias (1999), quienes concluyeron que, pese a su gran tamaño y su complexión robusta, StW 505 es un *A. africanus* a causa de sus características morfológicas, que son las propias de ese taxón. Sin embargo, el ejemplar muestra afinidades con *A. afarensis* (la débil cresta sagital posterior

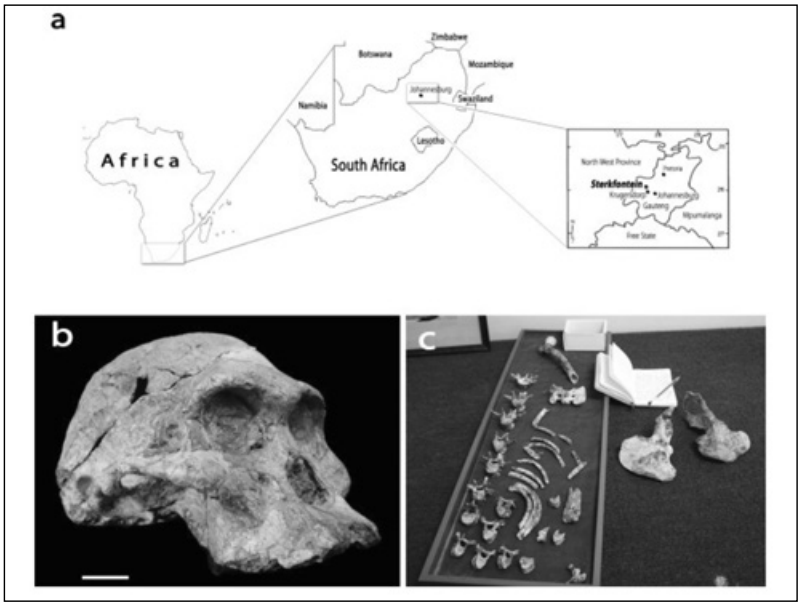


Figura 8.19 a) Situación de Sterkfontein; b) cráneo Sts 5., *Mrs. Ples;* c) esqueleto parcial Sts 14. Ambos ejemplares atribuidos a *A. africanus*. Ilustración de Bonmatí *et al.* (2008).

Figura 8.20 StW 505, *Australopithecus africanus* (reconstrucción de Lockwood y Kimbel, 1999).

mencionada antes, similar a la de A.L. 444-2 e interpretada como una plesiomorfia —un rasgo primitivo—) y también con *H. habilis* (el arco supraorbital, semejante al del ejemplar KNM-ER 1470, por ejemplo).

La reconstrucción tridimensional del espécimen StW 505 mediante ordenador permitió calcular con cierta exactitud su capacidad craneal, la más alta de todos los *A. africanus*. Resultó ser de alrededor de 515 cm^3, es decir, algo inferior a la que a veces se ha atribuido a la especie (Conroy *et al.,* 1998). Conroy y colaboradores (1998), tras llevar a cabo una comparación superficial entre el StW 505 y otros ejemplares de homininos de Sudáfrica (Sts 71) y África del este (OH 24, KNM-ER 1813 y KNM-ER 732; véase más adelante), sostuvieron que los volúmenes cerebrales de tales especímenes también se habían sobrestimado.

Un espécimen interesante del Lecho B del Miembro 4 de Sterkfontein es el esqueleto parcial StW 431 descrito por Michel Toussaint y colaboradores (2003). A falta del cráneo, forman el ejemplar un total de 18 huesos postcraneales, incluida buena parte de la columna vertebral. Una vez más, el espécimen incluye un mosaico de rasgos primitivos —el codo y el tamaño pequeño de las vértebras lumbares y el sacro— y derivados —una pelvis en general semejante a la de los humanos modernos (Toussaint *et al.,* 2003)—. Los autores de la descripción del espécimen asignaron el ejemplar a *A. africanus,* aunque indicaron que las semejanzas morfológicas de StW 431 respecto de *A. afarensis* apoyan la proximidad de ambos taxa. Toussaint y colaboradores (2003) atribuyeron a StW 431 una locomoción bípeda no obligada, es decir, diferente a la de los humanos modernos.

La mezcla de rasgos primitivos y derivados de StW 431 fue considerada por Henry McHenry y Lee Berger (1988) como un problema de cara a entender la filogénesis del linaje humano y, en particular, el paso desde el género *Australopithecus* al género *Homo*. Por un lado, las extremidades superiores son lar-

Caja 8.17 ¿Una o más especies de homininos en Sterkfontein 4?

El StW 505 no es el único ejemplar del Miembro 4 de Sterkfontein con características robustas. La diversidad de la muestra de dicho miembro ha llevado a sostener la presencia en el yacimiento de distintas especies. Así, los especímenes StW 183 y StW 255 muestran caracteres derivados de los australopitecos robustos —*P. robustus* de Sudáfrica, pero también *P. boisei* y *P. aethiopicus* de África del este, de los que hablaremos más adelante— (Lockwood y Tobias, 2002). Incluso StW 252 podría ser incluido, en función de sus características dentarias, en esa línea «robusta» del Miembro 4 (Clarke, 1988). El ejemplar con mayores características «robustas» es StW 1813, pero al tratarse de un individuo joven la comparación con las demás formas sudafricanas es más difícil. Charles Lockwood y Phillip Tobias (2002) advirtieron la presencia en StW 183 de rasgos derivados de *P. robustus,* como la porción redondeada lateral del margen orbital inferior, no identificada en ningún otro ejemplar del Miembro 4 de Sterkfontein. De todas formas, Lockwood y Tobias (2002) defendieron la presencia en ese miembro de Sterkfontein de una sola especie, *A. africanus*. Por su parte, Ron Clarke (1988) sostuvo la posibilidad alternativa: que la muestra craneal pudiera incluir dos especies distintas, una robusta —StW 252, Sts 71— y otra grácil —Sts 5, Sts 17, Sts 52.

Tabla 8.4 Arriba: principales homininos procedentes de Sterkfontein (Herries y Shaw, 2011). Abajo: especímenes procedentes de la cueva Jacovec (Partridge *et al.,* 2003)

Ejemplar	*Edad sugerida (m.a.)*	*Miembro*	*Especie*
StW 585	0,5-0,3	Post-M6	*Homo* sp.
StW 80	1,3-1,1	M5C	*Homo* sp.
StW 584	1.4-1,2	M5B	*P. robustus*
StW 566	1.4-1,2	M5B	*P. robustus*
StW 53	1,8-1,5	M5A	*Homo* sp.
Sts 5	2,2-2,0	M4C	*A. africanus*
StW 573	2,6-2,2	M2	*Australopithecus* sp.
Sts 14	2,6-2,2	M4B	*A. africanus*
StW 431	2,6-2,2	M4B	*A. africanus*
StW 505	2,6-2,2	M4B	*A. africanus*
Sts 71	2,6-2,2	M4B	*A. africanus*

Ejemplar	*Descripción*	*Fecha de recolección*
StW 578	Cráneo parcial	1995
StW 590	P^3 y P^4 derechos	1998
StW 598	Fémur proximal izquierdo (fragmento)	1998
StW 599	Canino superior de leche	1998
StW 600	Vértebra lumbar	1999
StW 601a	Medio M_1 derecho (bucal)	1999
StW 601b	Medio M_1 derecho (lingual)	2001
StW 602	Húmero izquierdo distal (fragmento)	1999
StW 603	P_4 izquierdo	2001
StW 604	M_2 derecho	2001
StW 605	Falange de la mano	2001
StW 606	Mitad lateral de clavícula izquierda	2001

gas, correspondientes a un humano actual de 53 kilos. Por otro, cuenta con unas extremidades inferiores cortas, equivalentes a las de un humano de hoy de 33 kilos. Ningún otro *Australopithecus* muestra esa pauta; *A. afarensis* y *A. anamensis,* los más antiguos del género —de *A. platyops* no se conocen postcraneales—, muestran extremidades anteriores más cercanas a *Homo*. Pero por lo que indican los cráneos y mandíbulas del hipodigma de *A. africanus* —al margen, claro está, del caso particular de StW 431, que no contiene esos elementos—, tales homíninos comparten numerosos rasgos con los primeros miembros de *Homo,* como el cerebro de mayor tamaño, los caninos reducidos, bicúspides bajas en el tercer premolar, el prognatismo reducido, la mayor flexión de la base craneal y la articulación temporomandibular más profunda (McHenry y Berger, 1998). Así que, como indicaron McHenry y Berger, o bien *Homo habilis* procede de los australopitecos del Rift, con lo que los caracteres craneodentales compartidos con *A. africanus* han de ser caracteres análogos, o existe una relación de ancestro-descendiente *A. africanus-H. habilis,* cosa que lleva a que los rasgos comunes de las extremidades inferiores entre este último y *A. afarensis* sean la homoplasia.

Con el fin de aclarar ese problema filogenético, Seth Dobson (2005) realizó un estudio estadístico de las proporciones existentes

entre codo/cadera y codo/columna lumbosacra (región lumbar y sacro) en StW 431 *(A. africanus*) y A.L. 288-1 *(A. afarensis)* tomando como guía la variabilidad de los rasgos que existen en chimpancés y humanos modernos. Los resultados indicaron que las dos especies de australopitecino no muestran diferencias significativas en las proporciones relativas a los miembros, ni superiores ni inferiores, aunque el autor reconoció el poder estadístico bajo de sus conclusiones al basarse en muestras tan limitadas.

Entre 1995 y 2001 han aparecido en la cueva Jacovec (o Jakovec) de Sterkfontein nuevos especímenes con materiales craneales, mandibulares y postcraneales (véase tabla 8.4). Timothy Partridge y colaboradores (2003) indicaron algunas particularidades que aparecen en la muestra de Jacovec, como la clavícula (StW 606), de morfología más cercana a la del chimpancé que a la humana moderna o la propia de otros *Australopithecus*. El cuello largo del fémur (StW 598) se acerca por su parte al de *Paranthropus* de Swartkrans y al StW 99 del Miembro 4 de Sterkfontein, contrastando con el más corto del StW 522, otro espécimen del Miembro 4 de Sterkfontein. Para los autores, esa diferencia sugeriría que los fémures del yacimiento podrían pertenecer a especies distintas de *Australopithecus*. No obstante, Partridge *et al.* (2003) indicaron que «todos los fósiles de Jacovec pueden ser identificados sólo como pertenecientes a la especie de *Australopithecus*». La falta de una identificación más concreta es comprensible habida cuenta de la gran antigüedad de la cueva Jacovec.

8.3 El ejemplar StW 573, *Little Foot*

Hemos hablado ya antes de los huesos fósiles del pie, procedentes del Miembro 2 de Sterkfontein, que recibieron la denominación técnica de StW 573 y el nombre coloquial de *Little Foot* (véase capítulo 5).

El espécimen inicial de StW 573 fue encontrado en el Miembro 2 del yacimiento de Sterkfontein, de una antigüedad de entre 3,5 y 3,0 millones de años (Clarke y Tobias, 1995). No obstante, permaneció durante mucho tiempo guardado con un montón de huesos de cercopitecos sin clasificar, procedentes de la Silberberg Grotto de Sterkfontein, en una caja almacenada en el Departamento de Anatomía de la Medical School, Universidad de Witwatersrand (Sudáfrica). Ron Clarke, buscando especímenes de bóvido en esa caja, se topó con los huesos que constituyen el ejemplar. Su identificación como un pie parcial de hominino llevó a la sospecha acerca de la existencia de más materiales del mismo individuo, cuya búsqueda se llevó a cabo gracias a la iniciativa de Ron Clarke (véase la caja 8.18). El resultado fue el descubrimiento de un esqueleto bastante completo, embebido en la brecha: un fósil en excelente estado de conservación, el más completo entre todos los homininos sudafricanos del Plioceno. La edad del ejemplar fue establecida en 3,5-3 m.a. por Clarke y Tobias de acuerdo con una comunicación personal de Partridge basándose en comparaciones faunísticas y estratigráficas (Clarke y Tobias, 1995). No obstante, Joanne Walker, Robert Cliff y Alfred Latham (2006), a través de radiometría basada en el método $^{238}U/^{206}Pb$, rebajaron esa cifra hasta los 2,2 m.a. La estimación de Andy Herries y John Shaw (2011) para la edad más probable de StW 573, entre 2,3 y 2,2 m.a., está en el mismo rango.

Aparte de los huesos del pie, los materiales descritos hasta el momento de StW 573 incluyen el cráneo (Clarke, 1998) (véase figura 8.21) y un conjunto completo del brazo y mano izquierdos (Clarke, 1999) (véase figura 8.22). Al tratarse de fósiles aún embutidos en la roca, Ron Clarke advirtió acerca del carácter provisional de los estudios. Pero respecto del cráneo indicó que se trata de un adulto maduro con un arco cigomático masivo, mucho más masivo que el de los *A. africanus*. Dispone, además, de una pequeña cresta sagital en los parietales y el plano de la nuca es muy musculoso, con un pronunciado y puntiagudo ilion. Clarke (1998) sostuvo que no entra de ningún modo en la morfología de los *A. africanus* del Miembro 4 de Sterkfontein.

Caja 8.18 El hallazgo de *Little Foot*

Ron J. Clarke cuenta de la manera siguiente la historia que llevó a buscar el esqueleto entero de *Little Foot* («homínido» equivale a «hominino» en la narración de Clarke):

«En una bolsa etiquetada como tibias de bóvido, me encontré con un eje con la terminación distal intacta de lo que era claramente una tibia de homínido y que se adaptaba perfectamente al talus izquierdo de StW 573. Entonces me di cuenta de que el otro fragmento distal de la tibia pertenecía a la pierna derecha del mismo individuo. Bajo esa perspectiva, comprobé de nuevo el cuneiforme dañado que había identificado anteriormente y descubrí que se trataba efectivamente de la imagen especular del cuneiforme lateral izquierdo que me acababa de encontrar. Ahora tenía parte del pie derecho del mismo individuo. También encontré en una bolsa etiquetada «Dump 20, húmeros de bóvido» de Sterkfontein un pedazo muy dañado de hueso que identifiqué como parte del calcáneo de un homínido. Cuando lo comparé con el fragmento anterior que había pensado que era de un calcáneo, que encajaban. [...] Ahora tenía un total de 12 huesos de la pierna y el pie de un individuo hombre-mono: la tibia y el peroné izquierdos, que se unían a un conjunto articulado de ocho huesos del pie y el tobillo, el fragmento distal de una tibia derecha y un cuneiforme lateral derecho [...] la implicación era impresionante: expresé mi convicción de que el resto del esqueleto estaba aún enterrado en la brecha de la Gruta Silberberg. [...]

Di un molde del fragmento distal de la tibia derecha a dos de los preparadores de fósiles de Sterkfontein, Nkwane Molefe y Motsumi Stephen, y les pedí que buscasen en la superficie expuesta de la brecha en toda la Gruta Silberberg (a excepción de la zona que habíamos volado hace poco) con el fin de encontrar una sección transversal correspondiente del hueso que proporcionase un ajuste exacto. La tarea que les había encargado era como buscar una aguja en un pajar porque la gruta es una enorme caverna profunda y oscura, con brechas en las paredes, suelo y el techo. Después de dos días de búsqueda con la ayuda de lámparas de mano, el 3 de julio de 1997 lo encontraron cerca de la parte inferior de la pendiente del talud del Miembro 2 en el extremo Oeste de la gruta. Se trataba del extremo opuesto a donde se había excavado anteriormente. El ajuste era perfecto, a pesar de que el hueso había sido volado por los trabajadores de la cantera caliza hacía 65 años o más. A la izquierda del extremo expuesto de la tibia derecha se podía ver la sección del eje roto de la tibia izquierda, a la que se puede unir el extremo inferior de la tibia izquierda con los huesos del pie. A la izquierda de lo que se podía ver estaba el eje roto del peroné izquierdo. Desde su posición, con los miembros inferiores en una relación anatómica correcta, parecía que todo el esqueleto tenía que estar allí, yaciendo boca abajo» (Clarke, 1998).

En septiembre de 2011 Michael Balter anunció que el esqueleto StW 573 se había extraído en una gran parte de la brecha y sería completado «en los dos próximos meses» (véase Balter, 2011). En su conjunto constituye uno de los más completos ejemplares de hominino fósil.

Las observaciones preliminares de Ron Clarke (1999) acerca de la mano y el brazo de StW 573 indicaron unos rasgos en mosaico. Algunos de ellos (la cabeza del cúbito y del radio) se parecen más a los de los simios que a los de los humanos modernos. El tamaño y la longitud del radio, el cúbito y el húmero parecen estar dentro del rango de la media de los humanos modernos y de los chimpancés, y no son alargados como los del orangután, aunque la parte distal del húmero y el cúbito proximal tienen características más parecidas a las del orangután que a las de los chimpancés y los humanos. La longitud de los metacarpianos es semejante a la de *Australopithecus* y *Homo*. Las falanges proximales de los dedos pulgar e índice muestran una curvatura como la de los ejemplares de *Australopithecus afarensis* de Hadar (Etiopía).

El primer metacarpiano y la falange proximal correspondiente indican el pulgar de StW 573 se parece, salvo en la articulación, al de los humanos modernos. El trapecio de la muñeca, por su parte, es peculiar del espécimen y se aleja de los humanos modernos, chimpancés y orangutanes. Ron Clarke (1999) advirtió que el significado de la articulación inusual del pulgar de *Little Foot* está por determinarse.

¿Qué adscripción taxonómica cabe dar a un ejemplar así? Dejemos que sea Ron Clarke quien lo diga: «Prefiero reservarme el jui-

Figura 8.21 Lateral izquierdo del cráneo de StW 573 excavado en parte en la brecha del Miembro 2 de Sterkfontein (Clarke, 1998).

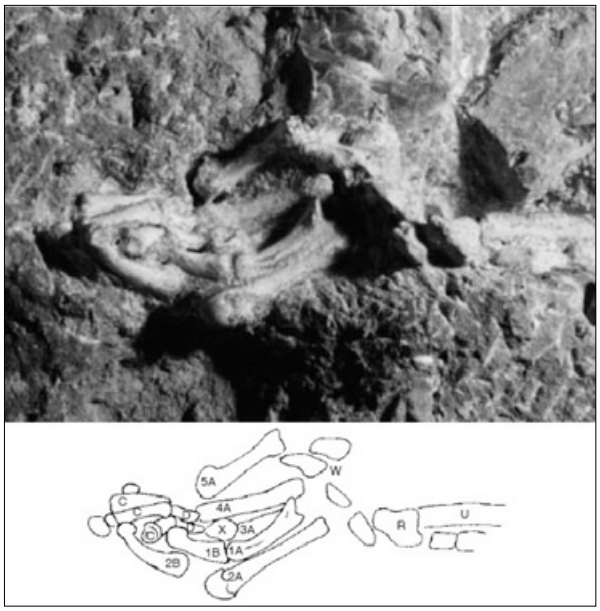


Figura 8.22 Huesos de la mano del StW 573. 1A, primer metacarpiano (dedo pulgar); 2A, segundo metacarpiano (dedo índice); 3A, tercer metacarpiano (dedo medio); 4A, cuarto metacarpiano (dedo anular); 5A, quinto metacarpiano (dedo meñique); 1B, falange proximal del pulgar; 2B, falange proximal del dedo índice; C, falanges medias; D, falanges terminales; W, huesos de la muñeca; R, radio dañado; U, cúbito dañado; X, desconocido. El trapecio se encuentra en la parte inferior derecha del borde de la imagen (Clarke, 1999).

cio acerca de las afinidades taxonómicas exactas del fósil, aunque parece ser una forma de *Australopithecus*» (Clarke, 1998). Pese a la cautela, las descripciones preliminares apuntan a que StW 571 podría ser considerado como una especie antigua, anterior al *A. africanus* y más próxima en términos morfológicos a los *A. afarensis* de Etiopía, aunque éstos tienen una edad superior.

Un aspecto interesante del conjunto mano-brazo del ejemplar es que, como indicó Clarke, permitía estudiar por vez primera la extremidad superior de un *Australopithecus* como una unidad completa interpretando su función. El pulgar extremadamente oponible, las falanges curvadas y la articulación del codo semejante a la del orangután apuntan en la misma dirección de una conducta arbórea ya indicada por los huesos del pie que dieron lugar a la denominación de *Little Foot.* Ron Clarke (1999) se mostró de acuerdo con la hipótesis de Jordi Sabater Pi, Joaquim Veà y Jordi Serrallonga (1997) acerca de que los australopitecos podrían haber anidado en los árboles. Por su parte, Clarke añadió que es posible que pasasen también parte del día alimentándose en los árboles, como hacen los orangutanes y los chimpancés.

9. *Australopithecus sediba*

El hominino de Malapa (MH 1) es un ejemplar procedente del yacimiento sudafricano de Malapa compuesto por un cráneo juvenil, UW88-50, una mandíbula fragmentada, UW-88-8, y diversas partes del esqueleto que fue designado como holotipo de una nueva especie, *Australopithecus sediba,* por Lee R. Berger y colaboradores (2010). A la misma especie se atribuyó un

Caja 8.19 El enigma del radio asociado a StW 573 (narración de Ron Clarke)

«Hay otro hueso presente que, aunque parece ser sin duda parte del esqueleto de *Australopithecus,* cuenta con tres características poco habituales. Se trata de un radio izquierdo que yace junto al fémur izquierdo en una posición que se podía esperar de un esqueleto mínimamente alterado. Como no hay fósiles de otros animales en una amplia zona alrededor del esqueleto, aparte de un pequeño fragmento ocasional, no había ninguna razón para pensar que no formaba parte del homínido. Además este hueso tan delgado está prácticamente entero e intacto, aparte de un ligero aplastamiento en el extremo distal, a pesar de estar al lado de una gran roca caída. Por lo tanto, parecía improbable que hubiera llegado allí desde otro lugar rodando por la pendiente. [...] Pero como el esqueleto no podía tener dos radios izquierdos, me resultaba necesario extraer más este radio anterior izquierdo casi totalmente enterrado en la brecha junto a los fémures. Tan pronto como quedó descubierto el extremo proximal de la diáfisis, se hizo evidente que era morfológicamente próximo a un gran cercopitecoideo, aunque el extremo distal no coincidía con ninguno de nuestros cercopitecoideos fósiles o modernos. Parece una coincidencia extraordinaria que éste sea el único hueso de animal virtualmente completo aparecido en las inmediaciones del esqueleto de homínido. También está en la posición correcta en relación con los fémures, de haber pertenecido al homínido, si el brazo de este último hubiese estado descansando a un lado. A pesar de que podría ser simplemente una coincidencia, se puede considerar por lo menos la posibilidad de que el *Australopithecus* pudiese haber estado transportando ese radio cuando murió» (Clarke, 1999).

Caja 8.20 Makapansgat

Aun sin poder competir en riqueza de fósiles de hominínos con Sterkfontein, Makapansgat ha proporcionado también ejemplares de interés desde que Raymond Dart (1948; 1949a) publicó los primeros hallazgos. Aunque Dart definió la especie *Australopithecus prometeus* para colocar esos fósiles, los homininos de Makapansgat son aceptados hoy de manera muy amplia como *A. africanus*. Tafline Crawford y colaboradores (2004) proporcionaron la síntesis de los trabajos anteriores en el yacimiento y los resultados de sus propias investigaciones más recientes. Una excepción a la regla general que reconoce como *A. africanus* todos los especímenes de Makapansgat es Emiliano Aguirre, quien sostuvo la posible presencia de *Paranthropus* en el yacimiento de acuerdo con las características de la mandíbula MLD 2 (Aguirre, 1970).

Algunos de los ejemplares de *A. africanus* han sido atribuidos a la especie *Homo habilis*. Comentaremos esas propuestas en capítulos posteriores.

segundo esqueleto parcial de un adulto, MH 2, atribuido a una hembra (véase figura 8.23).

Hasta ahora hemos hablado sólo de forma tangencial de los homininos de Sudáfrica. Dedicaremos a sus distintos yacimientos un apartado específico y discutiremos con cierto detalle la historia evolutiva de *Australopithecus* y *Paranthropus* que nos cuentan los ejemplares sudafricanos en los próximos capítulos. Si anticipamos aquí lo referente al *A. sediba* es porque las características de MH 1 se apartan de las interpretaciones habituales que relacionan los ejemplares hallados desde 1925 en Sudáfrica, y plantean ciertas dudas acerca del significado de los australopitecos «robustos» y «gráciles» tal y como era común hacerlo.

En la descripción hecha por Berger y colaboradores (2010), *A. sediba* se distingue de *A. anamensis, A. afarensis* y *A. garhi* por la falta de las apomorfias típicas de esos australopitecos, como la megadontia y la proyección facial (prognatismo). También carece de las apomorfias de los australopitecos robustos: gran aparato mandibular, megadontia extrema de premolares y molares y marcas pronunciadas de inserción muscular en el cráneo. Al decir de Berge *et al.* (2010), a lo que más se acercan los ejemplares de Malapa es a *Australopithecus africanus* (muy antiguo, según hemos visto, y por tanto relativamente grácil), en especial por la baja capacidad craneal de *A. sediba*. Pero las diferencias anató-

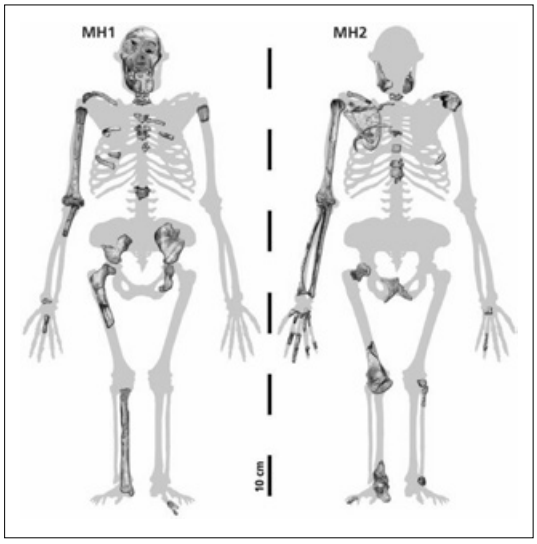


Figura 8.23 Arriba: A-C, cráneo UW88-50; D y F, mandíbula juvenil UW-88-8; E y G, mandíbula adulta UW88-54; H, maxilar de UW88-50; *A. sediba* (Berger *et al.,* 2010). Abajo: esqueletos parciales MH 1 y MH 2 (Berger *et al.,* 2010).

micas respecto del *A. africanus* son notorias, porque los rasgos de la cara y el cráneo de *A. sediba* acercan esa especie a los ejemplares antiguos del género *Homo*. Por lo que se refiere a los postcraneales, aunque guardan la forma general propia de *Australopithecus* también se acercan a *Homo* en algunos rasgos de la pelvis, de acuerdo con Berger *et al.* (2010). Pese a esas semejanzas respecto de *Homo,* los autores asignaron los ejemplares de Malapa al género *Australopithecus,* nombrando una nueva especie: *A. sediba*.

Las características en mosaico de la morfología de *A. sediba,* con rasgos primitivos propios de *Australopithecus* y derivados que acercan el taxón a *Homo,* fueron apoyadas un año después de los primeros hallazgos. Gracias a la reconstrucción de los materiales de 2010 y a nuevos ejemplares descubiertos, las pelvis parciales de *A. sediba* indicaron el carácter primitivo de caracteres como el ramo largo —pero en una posición superior— y el sacro pequeño. Los rasgos derivados próximos a *Homo* incluyen un ilion más vertical y robusto y un isquion acortado (Kibii *et al.,* 2011).

La asociación de tibia distal derecha, UW 88-97, astrágalo derecho UW 88-98 y calcáneo derecho UW 88-99, pertenecientes al ejemplar MH 2 se descubrió embebida en la matriz calcárea, con riesgo de destruir el ejemplar si se intentaba separar esos tres huesos (Zipfel *et al.,* 2011) (véase figura 8.24). Berhard Zipfel y colaboradores (2011) optaron por escanear la pieza para el examen de la morfología de sus componentes. Su análisis, junto con el resto de los ejemplares que forman el extremo distal de la pierna y el pie de MH 1 y 2, apunta en la misma dirección de un mosaico con rasgos primitivos asociados a la trepa —como el calcáneo grácil— y derivados que apuntan a la bipedia —como la articulación del tobillo.

Un idéntico panorama muestran la mano y muñeca de *A. sediba:* rasgos propios de *Australopithecus* y que apuntan a un desplazamiento arbóreo —aparato flexor robusto— junto a rasgos que se encuentran en *Homo,* pulgar largo y dedos cortos (Kivell *et al.,* 2011). Esta última característica sugiere, para Tracy Kivell y colaboradores (2011), un agarre de precisión que podría indicar el uso de herramientas.

La reconstrucción virtual del endocráneo de MH 1 llevada a cabo por Kristian Carlson y colaboradores (2011) indicó una vez más la pauta ya mencionada: circunvoluciones propias de *Australopithecus,* en particular en el área frontal, pero con una tendencia a la for-

ma y organización orbitofrontal que aparecerá en *Homo*.

La edad de los ejemplares de Malapa resultó imprecisa en un primer momento, como sucede con todos los yacimientos sudafricanos. La fauna asociada apunta a 2,36-2,5 m.a. Los depósitos sedimentarios en que fueron hallados los homininos —resguardados de la posible acción de los carroñeros y predadores— obtuvieron de los estudios de paleomagnetismo la edad que corresponde al subcrón Olduvai, es decir, 1,95-1,78 m.a. (Dirks *et al.,* 2010). Nuevos estudios radiométricos (U/Pb) combinados con paleomagnetismo y análisis estratigráfico de los sedimentos proporcionaron una fecha consistente de 1,977 ± 0,002 m.a. (Pickering *et al.,* 2011).

10. *Australopithecus bahrelghazali*

Todos los homininos del Mioceno y Plioceno que hemos descrito hasta ahora proceden de Sudáfrica o, en su mayoría, del Rift. Los datos acumulados durante la época de oro de la paleontología humana apuntaron de forma unánime hacia el este de África como cuna de los homininos. No es de extrañar, pues, que el descubrimiento de un ejemplar de australopiteco muy antiguo —de más de 3 m.a.— en un lugar —Toros-Menalla, Chad— a considerable distancia de todos los centros conocidos, significase un desafío para los modelos en uso. Los autores del artículo de presentación del nuevo ejemplar (Brunet *et al.,* 1995; véase Morell, 1995) sostuvieron que el hallazgo cambiaba por completo el panorama respecto de la cuna de la humanidad. Al añadirse más tarde el *Sahelanthropus tchadensis,* que ya hemos descrito en el capítulo 7, la necesidad de tener en cuenta los hallazgos del Chad es ineludible.

Figura 8.24 Tibia, astrágalo y calcáneo de MH 2, *A. sediba*, cementados por los sedimentos calcáreos (Zipfel *et al.,* 2011).

En enero de 1995 Michel Brunet descubrió un fragmento de una mandíbula de un hominino adulto, KT 12/H1, procedente de la localidad KT 12 de la región de Bahr el Ghazal («río de las gacelas» en árabe clásico), dentro del desierto del Djourab, a 45 km al este de Koro Toro (Chad). El fragmento contiene un incisivo, los dos caninos, y dos premolares de ambos lados. El examen morfológico llevado a cabo por Brunet y colaboradores (1995) indicó que se trataba de un espécimen similar al *A. afarensis,* aun cuando algunos rasgos lo separaban tanto de esa especie como de los restantes australopitecos. La clasificación provisional que se hizo de KT 12/H1 fue la de *Australopithecus* aff. *afarensis* (Brunet *et al.,* 1995). Un año más tarde, y tras una comparación con los ejemplares de *A. afarensis* conservados en el Museo Nacional de Addis Abeba (Etiopía), esa adscripción fue revisada. Se pusieron de manifiesto ciertos rasgos derivados de KT 12/H1, como los de la morfología de la sínfisis mandibular indicativa de una cara menos prognata que en el caso del *A. afarensis,* y se decidió nombrar un nuevo taxón, *Australopithecus bahrelghazali,* con KT 12/H1 como holotipo y un premolar descubierto en 1996, KT 12/H2, como único paratipo (Brunet *et al.,* 1996).

En homenaje a un colega fallecido —Abel Brillanceau—, Brunet y colaboradores (1995) bautizaron informalmente el KT 12/H1 como Abel. Aun cuando no se encontraron terrenos susceptibles de una datación radiométrica, la fauna asociada al espécimen indicó un pareci-

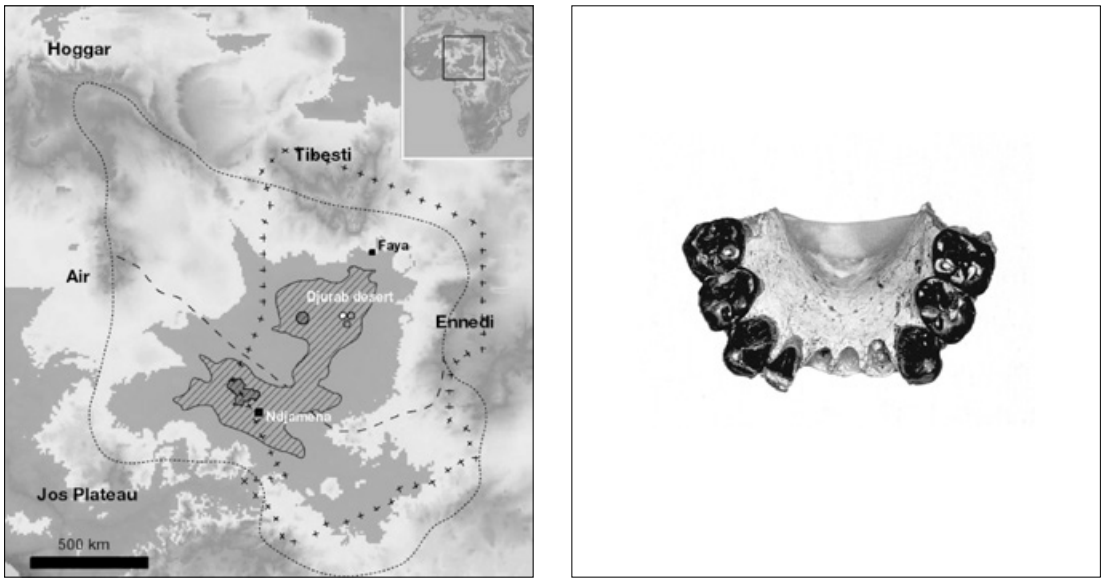


Figura 8.25 Izquierda: emplazamiento de la región fosilífera del desierto de Djourab. Derecha: KT 12/H1, *Australopithecus bahrelghazali* (Brunet *et al.,* 1996). (Ilustración de http://www.scienceinafrica.co.za/pics/origin5a.gif).

do cercano con la de los terrenos de entre 3,4 y 3,0 m.a. de Hadar (Brunet *et al.,* 1995). Los estudios paleontológicos y sedimentológicos apuntaron hacia un hábitat de orillas lacustres con una vegetación en mosaico: selvas de galería y sabanas boscosas con zonas abiertas de hierba, es decir, un hábitat semejante al de Hadar en esa misma época. Eso coincide, desde luego, con el modelo ecológico que se relaciona con los primeros homininos. Pero la idea del *A. bahrelghazali* como contemporáneo de los *A. afarensis* de Hadar y, por tanto, como uno de los primeros homininos tropieza con el modelo de diversificación de los hominoideos propuesto en su día por Coppens, uno de los firmantes de los artículos que presentaron la nueva especie.

Los cambios generados por los acontecimientos geológicos que dieron lugar a la aparición del Rift debieron ser una fuente de presiones selectivas para las poblaciones africanas de hominoideos del Mioceno tardío, terminando por imponer la separación entre sus diversos linajes actuales.

Como hemos visto en el capítulo 4, Yves Coppens (1994) y Jean Chaline *et al.* (1996) explicaron dicha separación mediante un modelo alopátrico. La distribución geográfica entre las distintas poblaciones sería así: pregorilas al norte de la barrera del río Zaire, preaustralopitecos en la zona de Levante del Rift y prechimpancés en el centro y oeste de África. Una evolución por separado en cada lugar geográfico fijaría caracteres derivados propios (autapomórficos) en cada una de las ramas. Mediante un modelo alopátrico de especiación como éste se explicaría desde luego por qué no aparecen restos de los antecesores del chimpancé en los yacimientos de homininos.

Sin embargo, el hallazgo del KT 12/H1 planteó una alternativa a esa forma de ver las cosas, indicando que la supuesta continuidad de selvas espesas al oeste del Rift no existió en el Plioceno. En opinión de Michel Brunet y colaboradores (1995; 1996), los bosques y sabanas capaces de albergar a los primeros homininos se extendieron desde el océano Atlántico y a través del Sahel a lo largo de África del este y hasta el cabo de Buena Esperanza. Si no se han encontrado ejemplares en las zonas intermedias, puede ser por la falta de yacimientos

con terrenos del Plioceno y el Pleistoceno Inferior. La probable rápida aparición y extensión de los homininos convertiría, así, en un tanto inútil especular acerca de cuál fue su cuna.

La idea es atractiva y en favor de ella habla el descubrimiento por parte de Sally McBrearty y Nina Jablonski (2005) en la Formación Kapthurin (Tugen, distrito del lago Baringo, Kenia) de los dientes fósiles de chimpancé a los que nos hemos referido en diversas ocasiones. La Formación Kapthurin ha sido datada por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ (Deino y McBrearty, 2002), correspondiendo a los ejemplares de chimpancé una fecha de $0{,}545 \pm 0{,}03$ m.a.

9. El género *Paranthropus*

El modelo de Vrba y Tobias de evolución de los homininos por adaptación al cambio climático del Plioceno obliga a detallar cuáles fueron las estrategias adaptativas de *Paranthropus* y *Homo* ante los nuevos horizontes ecológicos propios de la sabana. Numerosos autores dan por buena una interpretación simple, consistente en atribuir a los *Paranthropus* el desarrollo de un aparato masticatorio muy robusto que les permitió aprovechar los productos vegetales más duros de las praderas abiertas. Por su parte *Homo,* carente de tal recurso, habría hecho uso de la cultura lítica para incorporar, gracias al carroñeo —asociado o no a la caza—, dosis crecientes de dieta carnívora.

Si el esquema adaptativo más probable es el indicado, cabe aceptar que la evolución del género *Australopithecus* se produjo a través de una cladogénesis que dio paso a los géneros *Paranthropus* y *Homo,* los dos últimos dentro de la división en cuatro géneros propuesta por nosotros para clasificar a todos los miembros del linaje humano. Es esa la idea que se refleja en la primera figura del capítulo anterior, que repetimos aquí y completamos con el cladograma tentativo correspondiente (véase figura 9.1).

1. La cladogénesis de *Paranthropus* y *Homo*

Cuando se pretende explicar un cambio filogenético, las primeras evidencias a tener en cuenta son los rasgos de los especímenes anteriores. Las características presentes en el linaje de origen permanecerán en parte como rasgos primitivos en los nuevos clados. Éstos, a su vez, contarán con sus propios caracteres derivados que servirán para identificarlos. Para poder ordenar los especímenes es preciso, pues, comparar rasgos y establecer vectores direccionales.

Los rasgos propios de *Australopithecus* —el género de origen— son, como hemos visto en el capítulo anterior, el inicio de la megadontia, un cráneo de tamaño pequeño, similar al de los chimpancés, una proyección facial (prognatismo) muy acusada y una locomoción que tiende hacia el desarrollo de la

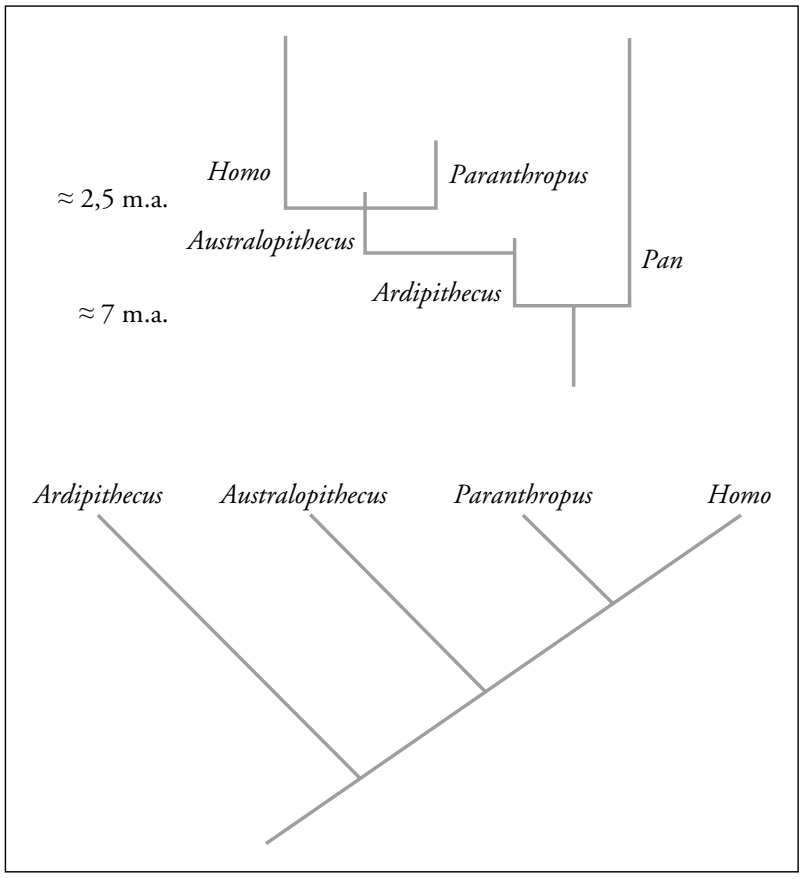


Figura 9.1 Arriba: árbol filogenético de los géneros del linaje humano. Abajo: cladograma tentativo.

bipedia obligada, aun cuando mantiene alguna capacidad de trepa arbórea.

Como rasgos primitivos *Paranthropus* conserva, entre otros, el prognatismo y la capacidad craneal baja en relación con el tamaño del cuerpo. Las apomorfias de *Paranthropus* afectan de manera muy notoria a un carácter en particular; la gran robustez del aparato masticatorio que exige a su vez la presencia de grandes músculos maseteros para mover las mandíbulas. Los maseteros de *Paranthropus* se insertan en el cráneo dando lugar a la presencia de una cresta sagital muy notoria, en especial en los machos.

Homo, por su parte, cuenta con las apomorfias de un incremento de la capacidad craneal —que va desarrollándose a medida que se suceden las diferentes especies del género—, la pérdida gradual del prognatismo y

Caja 9.1 Cresta sagital

La cresta sagital es una especie de quilla vertical que remata el cráneo en su parte superior a lo largo de casi toda su extensión. En la cresta sagital se anclan los músculos maseteros, que llegan hasta la mandíbula inferior y la mueven. Como decimos en el texto, es un rasgo dimórfico: una gran cresta indica que el ejemplar de *Paranthropus* es del sexo masculino.

una disminución acusada del aparato masticatorio. Los ejemplares del Pleistoceno de *Homo* muestran una locomoción bípeda semejante a la de los humanos actuales pero los del Plioceno retienen todavía algunos rasgos primitivos en el aparato locomotor. La talla de instrumentos de piedra es un rasgo que también hemos asociado a *Homo*.

Si queremos documentar la pérdida de las apomorfias de *Australopithecus* y la incorporación de otras nuevas propias de *Paranthropus* y *Homo,* lo que necesitamos es detectar esos rasgos en el registro fósil.

2. Esmalte dental y dieta

Los yacimientos sudafricanos cuentan con evidencias acerca de dos tipos distintos de hominino antiguo que hemos llamado de manera informal «gráciles» y «robustos». La tabla 9.1 incluye las principales diferencias entre esas dos formas pero, por una vez, el nombre es lo suficientemente explícito: *A. africanus* tiene un aspecto más ligero que *P. robustus*. En palabras de Frederick Grine (1988), la elección de Robert Broom fue profética al distinguir entre esos dos tipos de hominino.

Fueron los dientes y la estructura de la cara los caracteres del hominino descubierto en Kromdraai que llevaron a Broom (1938) a denominarlo 'robusto' por comparación con los ejemplares hallados poco antes en Sterkfontein. Cuando más tarde aparecieron los ejemplares de Swartkrans, su aspecto semejante a los de Kromdraai llevó a clasificarlos también como *P. robustus* (Broom y Robinson, 1949). En realidad los dientes del hominino robusto de Swartkrans eran incluso más grandes; el tamaño de los dientes fue, pues, un carácter importante para poder fijar el grado de robustez (Robinson, 1954b; 1968). Unos dientes grandes y robustos suponen el mejor indicio de que los parántropos eran vegetarianos.

Caja 9.2 Rasgos típicos de *Paranthropus*

La robustez típica de *Paranthropus* sirve como indicio general pero no cabe ser considerada como una identificación suficiente a la hora de definir ese género. Es necesario precisar más sus detalles. Bernard Wood y Andrew Chamberlain (1987) indicaron los siguientes rasgos relacionados con el cráneo de *Paranthropus:* mandíbula particularmente robusta, cara reforzada con pautas propias, morfología de las suturas craneales y anatomía endocráneo. Respecto de la dentición, las apomorfias serían las de premolares «reforzados» en el maxilar inferior, talónidos más grandes junto a una mayor incidencia de cúspides accesorias distales en los molares inferiores. A su vez, todos esos rasgos pueden detallarse más. Por ejemplo, Wood y Strait (2004) relacionaron la condición de «cara reforzada» con los rasgos siguientes: pilares anteriores, cigomáticos cóncavos y abultados, con sus raíces situadas más anteriormente, torus supraorbital formando pendiente, márgenes inferolaterales de las órbitas redondeados y paladar grueso. Gen Suwa *et al.* (1997) utilizaron hasta 40 rasgos derivados para distinguir *P. robustus, P. boisei* y *P. aethiopicus* —considerados todos ellos como pertenecientes al género *Australopithecus* por los autores— de *A. africanus* y *A. afarensis*. Con el fin de evitar que la lectura sea aún más farragosa, esos distintos rasgos se indicarán aquí bajo el general de una «mayor robustez», salvo que sea necesario precisar a qué nos referimos. Por otra parte, se debe tener un cuidado especial, a causa de los dimorfismos sexuales, cuando se habla de mayor o menor robustez de los especímenes. Dentro de *Paranthropus,* las hembras muestran un aspecto menos robusto tanto en el cráneo como en la dentición y son, por añadidura, de menor tamaño.

Mandíbulas atribuidas a una hembra —DNH 7, izquierda— y un macho —DNH 8, derecha (Keyser, 2000).

Tabla 9.1 Diferencias entre los australopitecos grácil es y robustos de acuerdo con Bernard Wood y Brian Richmond (2000); tabla tomada de John Robinson (1954; 1968)

	«Grácil»	*«Robusto»*
Cráneo		
1. Forma general	Estrecho, con frente 'inconfundible'. Mayor valor para el índice de altura supraorbital.	Ancha a la altura de los oídos; carece de frente; bajo índice de altura supraorbital.
2. Cresta sagital	Normalmente ausente.	Normalmente presente.
3. Cara	Torus supraorbital modesto; grado variable de prognatismo, a veces tan escaso como en la forma «robusta».	Torus supraorbital bien desarrollado medialmente formando una «plataforma» plana en el entrecejo; cara plana y ancha, con escaso prognatismo.
4. Piso de la cavidad nasal	Transición más acusada desde la superficie facial del maxilar al piso de la abertura piriforme; borde posterior inclinado hacia la espina nasal anterior e inserción más baja del vómer.	Transición suave desde la superficie facial del maxilar al piso de la apertura piriforme; espina nasal anterior pequeña que articula en su punta con el vómer.
5. Forma de la arcada dental y el paladar	Redondeada en la parte anterior e incluso en la posterior.	Línea recta entre los caninos, más profunda en la parte posterior.
6. Región pterigoidea	Placa pterigoidea lateral fina.	Placa pterigoidea lateral robusta.
Dentición		
7. Tamaño relativo de los dientes	Dientes anteriores y posteriores «proporcionados».	Dientes anteriores proporcionalmente pequeños; dientes posteriores proporcionalmente grandes.
8. Primer molar de leche	Pequeño, con cúspides mesiales relativamente grandes. Fóvea situada en la parte lingual anterior; protocónido ancho con la superficie bucal larga e inclinada.	Gran molarización, con incisión profunda en la ranura vestibular y cúspides distales relativamente grandes.
9. Raíces del tercer premolar	Raíz bucal simple	Raíz bucal doble
10. Canino inferior	Corona grande, robusta y simétrica con delgadas crestas marginales y surcos linguales paralelos.	Pequeño —parecido a *Homo*—, con gruesos bordes marginales y surcos linguales que convergen en la eminencia gingival.
11. Canino superior	Corona asimétrica con marcado saliente en la cresta marginal distal y nervio central acusado en la superficie lingual.	Corona más simétrica con ranuras paralelas linguales, cresta lingual débil y borde distal del esmalte sin salientes.

Caja 9.3 El reflejo de la dieta en la dentición

No todos los autores estuvieron conformes con la existencia de una diversidad en la dieta de *Australopithecus* y *Paranthropus* que se viese reflejada en la dentición. Milford Wolpoff (1971b), por ejemplo, negó una gran disparidad morfológica entre las formas llamadas gráciles y robustas. Todos los australopitecos sudafricanos, según Wolpoff, estarían mucho más cerca de lo que se sostiene a menudo y compartirían, a juzgar por su dentición, una dieta vegetariana dura. La misma conclusión sacaron Bernard Wood y David Strait (2004) en su trabajo acerca de once rasgos relacionados con la alimentación, preferencia de hábitat, densidad y dispersión de población, etc. Para Wood y Strait, *Paranthropus* y el *Homo* antiguo habrían sido ambos algo parecido a generalistas ecológicos. Volveremos sobre este asunto más adelante, al tratar las estrategias adaptativas opuestas de *Paranthropus* y *Homo*.

El esmalte de la dentición es otro carácter diferencial. Los australopitecinos robustos disponen de un esmalte dental muy grueso en los molares frente al esmalte más fino —es decir, grueso, pero no de forma extrema— de *A. africanus*. Es ese un rasgo que, según Frederick Grine y Lawrence Martin (1988), plantea importantes cuestiones filogenéticas y adaptativas.

Hablar de esmalte dental es lo mismo que hacerlo de tendencias alimenticias. La consideración de *Paranthropus y Australopithecus* como seres que se especializaron en tipos distintos de ingesta procede de las primeras interpretaciones de los restos hallados en Sudáfrica. Raymond Dart (1925; 1949b; 1953; 1957) concibió el *Australopithecus africanus* como un ser cazador y, por ende, carnívoro, que aprovechaba las armas de piedra hechas por él mismo —o los huesos grandes— para sobrevivir en la sabana en competencia con otros predadores. Por su parte, el estudio comparativo de John Robinson (1954b) de la dentición de los australopitecos sudafricanos planteó la 'hipótesis dietética' como interpretación de las diferencias existentes entre los homininos gráciles y robustos. De acuerdo con Robinson, la dieta de los *Paranthropus* debía ser vegetariana mientras que la del *Australopithecus africanus* tendería a omnívora con una aportación importante de carne. Esa diferencia de dieta se reflejaba, según el autor, en la estructura de la cara y el cráneo.

Los estudios de Frederick Grine (Grine, 1981; 1987; Grine y Martin, 1988; Kay y Grine, 1985; Ungar y Grine, 1991) acerca de las marcas de desgaste de los dientes —*microwear*— debidas a la dieta proporcionaron las primeras evidencias directas acerca de los posibles hábitos alimenticios de australopitecos robustos y gráciles. Las marcas serían distintas de acuerdo con la dureza de los materiales masticados. Examinando bajo el microscopio las estrías tanto de los molares deciduos como de los permanentes, y comparándolas con la de los primates actuales, Grine y sus colaboradores dedujeron la presencia de una dieta diferente en *Paranthropus* y *Australopithecus*. De acuerdo con el modelo de Grine, la dieta de *A. africanus* sería sobre todo folívora. Pero la imposibilidad de comparar sus marcas dentales con las de primates frugívoros actuales que no mastiquen además objetos duros llevó a Grine a sostener que los frutos podrían haber formado parte también de la dieta del *A. africanus*. *P. robustus* masticaría, por el contrario, alimentos más pequeños y duros, como semillas. Los estudios de las marcas en los incisivos (Ungar y Grine, 1991) añadieron el aspecto de una dieta más variada en *A. africanus* frente a la especialización mayor de *P. robustus*.

Una segunda fuente de evidencias directas acerca de los efectos de la ingesta en la dentición consiste en el análisis de la proporción de presencia de estroncio y calcio (Sr/Ca) en el esmalte dental, una técnica que ha sido aplicada por diversos autores, entre los que se encuentran Andrew Sillen y colaboradores (Sillen, 1992; Sillen, Hall y Armstrong, 1995; Sillen *et al.,* 1998). El estudio de los mamíferos

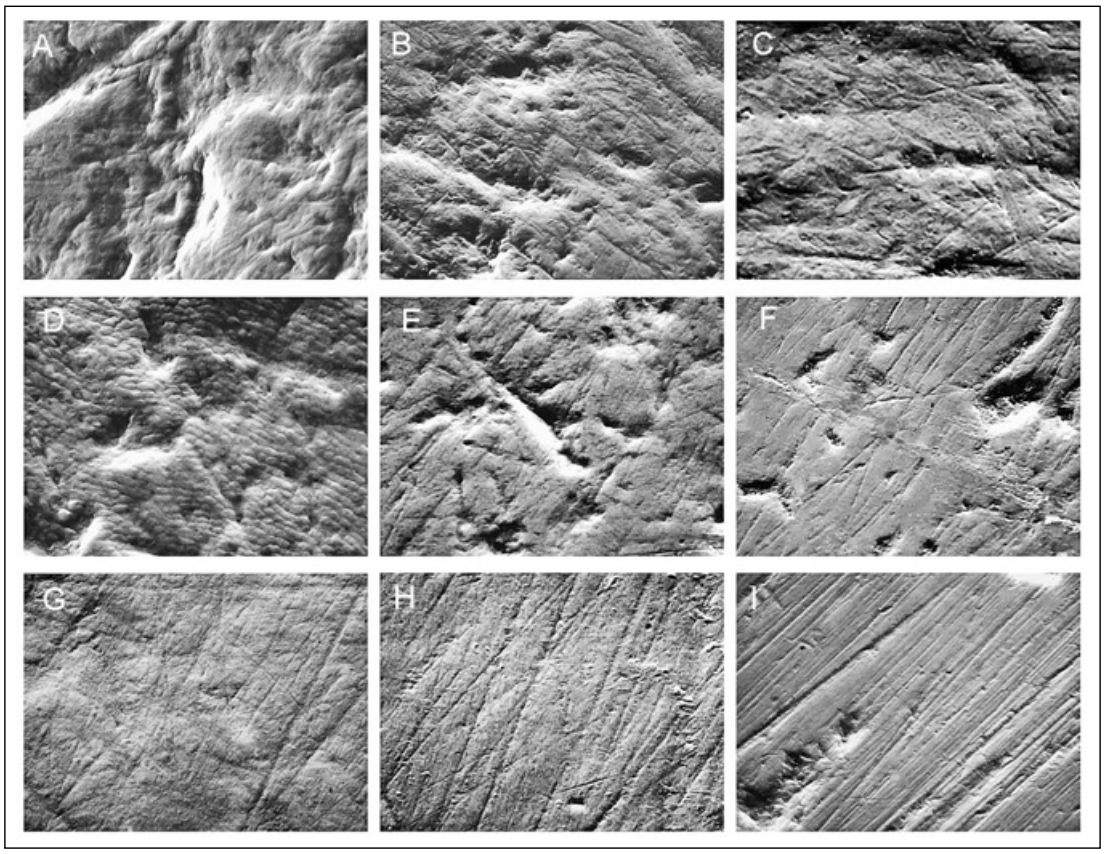


Figura 9.2 Imágenes de la textura de las marcas de desgaste de dientes en cinco primates, dos humanos cazadores-recolectores y dos homínidos fósiles. A. *Lophocebus albigena;* B. *Cebus Apella;* C. *Homo erectus* (KNM-ER 820); D. *Papio ursinus;* E. indígena aleut; F. *Pan troglodytes;* G. *Homo habilis* (OH 15); H. indígena arikara; I. *Gorilla gorilla.* Barra de la escala: 30 micras. (Ilustración de Ungar *et al.,* 2006).

fósiles de Swartkrans puso de manifiesto que la relación Sr/Ca correlaciona con los hábitos de alimentación.

En cualquier caso, el resultado de los estudios mencionados indicaron que para *P. robustus* la proporción Sr/Ca era superior a la de los carnívoros pero inferior a la de los babuinos, que tienen una dieta omnívora (Sillen, 1992). Los ejemplares gráciles de Swartkrans —*Homo habilis*/*Homo erectus*— mostraron una proporción Sr/Ca parecida a la de los babuinos. Cabría, pues, atribuirles una dieta más variada que la de los ejemplares robustos.

La tercera fuente directa acerca de la alimentación consiste en el análisis de isótopos estables de carbón.

Caja 9.4 Correlación entre estroncio y dieta

Las hojas y la hierba contienen menos estroncio que los frutos y las semillas, así que, en una primera aproximación, una alta proporción de Sr/Ca indicaría una dieta herbívora (pero no folívora) o bien carnívora, y viceversa. Como la cantidad de estroncio varía localmente, las pautas migratorias introducirían una variable a considerar. Una referencia en castellano de los trabajos de ese estilo es la de Sillen (1994).

Caja 9.5 Correlación entre carbono y dieta (I)

La proporción de los isótopos del carbono $^{13}C/^{12}C$ es inferior en los árboles y arbustos que en la hierba, y así se incorpora a la cadena trófica. Por tanto, los herbívoros que pastan y los carnívoros que son sus predadores tendrán más altas proporciones de $^{13}C/^{12}C$ (Sponheimer y Lee-Thorp, 1999).

Julia Lee-Thorp y colaboradores (Lee-Thorp y Van der Merwe, 1993; Lee-Thorp, van der Merwe y Brain, 1994) aplicaron tal análisis a los ejemplares de *P. robustus* de Swartkrans. El resultado fue de una dieta compuesta en sus tres cuartas partes por alimentos con un contenido relativamente bajo de $^{13}C/^{12}C$. O bien se alimentaban en gran parte de frutas y hojas, o de herbívoros con esa ingesta.

El análisis de isótopos estables del carbono fue también aplicado por Matt Sponheimer y Julia Lee-Thorp (1999) a ejemplares de *A. africanus* de Makapansgat, obteniendo proporciones superiores a las esperadas en un frugívoro. De acuerdo con esos autores, o bien los *A. africanus* comían no sólo frutas y hojas, sino también grandes cantidades de hierbas y juncos, o bien se alimentaban de los animales que ingerían estas últimas plantas. En el primer caso, los *A. africanus* de Makapansgat explotarían los recursos de la sabana abierta buscando comida en bosques o pastos. En el segundo, habría que admitir la ingesta carnívora antes de que apareciese el género *Homo* y las tallas de la cultura olduvaiense (Sponheimer y Thorp, 1999) (véase capítulo 12).

Respecto de *Paranthropus,* Lee-Thorp y colaboradores (2010) indicaron una dieta en África oriental (es decir, propia de *P. boisei*) dominada en un 80% por hierbas y juncos de la sabana abierta —un tanto cercana, pues, a la del *A. africanus* de Sudáfrica— y alejada, por tanto, de la idea de ingesta de materiales duros. Los autores propusieron un cambio de dieta hacia los materiales herbáceos de la sabana anterior incluso al *A. africanus,* aunque no apoyado por los estudios isotópicos de *Ardipithecus ramidus*. De tal suerte, el origen de ese cambio en la alimentación se encontraría entre 3 y 4,4 m.a. atrás.

En su conjunto, los estudios de las proporciones de $^{13}C/^{12}C$ indican que no cabe sostener una especialización de los *P. robustus* frente a una dieta más variada de *A. africanus*. En la revisión hecha por Bernard Wood y David Strait (2004) de las distintas evidencias relacionadas con dentición y dieta, los autores concluyeron que en ningún modo cabe atribuir estenotopia —dieta reducida— a los homininos 'robustos' de Sudáfrica *(P. robustus)* y euritopia —dieta amplia— a los 'gráciles' *(A. africanus; H. habilis*/*H. erectus)*. En contra de la 'hipótesis dietética' de John Robinson (1954), el panorama alimenticio de los homininos antiguos sudafricanos se dibuja como más intrincado y complejo.

El estudio de las condiciones actuales en el Serengueti, muy ligadas al factor de la estacionalidad climática, hace que el carroñeo sólo

Caja 9.6 Correlación entre carbono y dieta (II)

Es interesante indicar que el trabajo de Nikolaas van der Merwe y colaboradores (2003) sobre las proporciones de isótopos de carbono para diez especímenes de *A. africanus* del Miembro 4 de Sterkfontein atribuyó a los ejemplares una dieta muy variada: podría haber incluido hierbas y juncos y/o los insectos y vertebrados que se alimentan de estas plantas. Pero esa misma variación existía entre los distintos *A. africanus* de la muestra, y era más pronunciada que la de cualquier otro hominino temprano o primate no humano en el registro (Van der Merwe *et al.,* 2003). Dicho de otra forma, podría ser necesario llegar al estudio de las diferencias individuales para profundizar lo suficiente en la dieta de una especie.

Tabla 9.2 Ejemplares de *Paranthropus* descubiertos entre 1988 y 2004 (Constantino y Wood, 2004) COB = Coopers; DNH = Drimolen; GDA = Gondolin; KGA = Konso; KNM-ER = Koobi Fora; KNM-WT = West Turkana; RC = Malema; SK/SKW/SKX = Swartkrans; StW = Sterkfontein

Región	*Yacimientos*	*Calotas/Cráneos/ fragmentos craneales*	*Mandíbulas*	*Maxilares*	*Dientes aislados*	*Postcraneales*
Sistema del valle del Rift de África del este	Yacimientos anteriores	KNM-WT 17400 KNM-ER 13750 KNM-ER 23000 Omo 323-896	KNM-ER 15930 KNM-ER 16841 KNM-ER 25520	KNM-ER 1804	KNM-WT 17396 KNM-ER 15940 KNM-ER 15950 KNM-ER 17760 KNM-WT 17396 KNM-WT 18600	
	Yacimientos nuevos	KGA 10-525 KGA 10-1455	KGA 10-570	RC 911 KGA 10-506	KGA 10-565 KGA 10-900 KGA 10-1720 KGA 10-2705 KGA 10-2741	
África del sur	Yacimientos anteriores	SKW 11 SKW 29 SKW 2581	SKW 5	SKW 8	SK 14131 SK 14133 SKW 6 SKW 10 SKW 14 SKW 15 StW 566 StW 569	SK 2598 SK 3121 SK 25600 SK 24601 SKW 19 SKX 10641 SKX 15468 SKX 19495 SKX 38653
	Yacimientos nuevos	DNH 7 DNH 20 DNH 60 COB 101	DNH 8 DNH 5 DNH 6 DNH 10 DNH 12 DNH 19 DNH 21 DNH 44 DNH 46 DNH 51 DNH 68	DNH 3 DNH 22 DNH 41 DNH 47	GDA-2 DNH 1 DNH 2 DNH 4 DNH 14 DNH 15 DNH 16 DNH 17 DNH 18 DNH 23 DNH 25 DNH 26 DNH 27 DNH 29 DNH 36 DNH 38 DNH 40 DNH 42 DNH 54 DNH 56 DNH 58 DNH 59 DNH 67 DNH 72 DNH 73 DNH 74 DNH 75 DNH 77 DNH 78 DNH 80 DNH 82	DNH 44

sea posible en época de abundancia de presas, así que la necesidad de completar la dieta de los homininos carroñeros con la recolección de materiales vegetales parece absoluta (Jolly, 1970). La conclusión de una conducta generalista asociada a *Paranthropus* fue obtenida también más tarde por Darryl J. de Ruiter, Matt Sponheimer y Julia A. Lee-Thorp (2008) tras el estudio de las preferencias de hábitat de los australopitecos 'robustos' en Bloubank Valley, Sudáfrica. Por su parte, el estudio de las marcas de desgaste dental de los homininos de Olduvai realizado por Peter Ungar y colaboradores (2011) condujo al mismo resultado: *P. boisei* no cuenta con marcas de desgaste propias de un especialista en dieta dura. Dicho de otro modo, parece que tanto *Paranthropus* como *Homo* fueron omnívoros oportunistas, si bien Thure Cerling y colaboradores (2011) han indicado que, de acuerdo con los análisis de isótopos, es probable que el aparato masticatorio de los parántropos, y en especial el de *P. boisei,* se justifique por la ingesta de grandes cantidades de vegetación de baja calidad.

3. Indicios de la cladogénesis del Plioceno

Repasemos lo dicho hasta ahora. Por razones que tienen que ver con toda probabilidad con el cambio climático del Plioceno en África, los homininos tuvieron que enfrentarse a la tarea de su adaptación a las praderas abiertas. Lo hicieron a través de estrategias diferentes que llevaron a la aparición de dos géneros distintos. Así que, si pretendemos entender cómo tuvo lugar el paso evolutivo desde *Australopithecus* a *Paranthropus* y *Homo,* lo que cabe es buscar los ejemplares que, en el entorno de los 2,5 m.a., indiquen alguna de las siguientes tendencias evolutivas:

- Indicios de la evolución hacia *Paranthropus:*
  - — cresta sagital;
  - — megadontia extrema, en especial del aparato masticatorio (robustez incrementada respecto de *Australopithecus*).
- Indicios de la evolución hacia *Homo:*
  - — pérdida del prognatismo y otros cambios de la cara;
  - — aparato masticatorio reducido;
  - — incremento de la capacidad cerebral.

¿Disponemos de especímenes de *Paranthropus* capaces de mostrar su senda evolutiva?

De hecho, abundan. La tabla 9.2 contiene los hallados entre 1988 y 2004. Pero la historia del género se remonta a mucho tiempo antes de esas fechas. La identificación de ejemplares de *Paranthropus* fue hecha por primera vez en Sudáfrica, al aparecer especímenes que diferían de los *A. africanus* de manera tan notable que se propuso un nuevo género para ellos.

4. *Paranthropus robustus*

Durante los veinte años transcurridos entre el hallazgo del fósil de Taung y su reconocimiento final, fue Robert Broom, del Transvaal Museum de Pretoria (Sudáfrica), quien continuó la tarea de buscar nuevos fósiles y encajarlos en la evolución de nuestra tribu.

La especie *Paranthropus robustus* fue propuesta por Robert Broom en 1938 tras el examen del ejemplar TM 1517 de Kromdraai. Este fósil es un fragmento craneofacial con cinco dientes y algunos otros fragmentos del esqueleto asociados (Broom, 1938) que, al contrario de los ejemplares identificados por el propio Broom en Sterkfontein, mostraba un aspecto muy masivo. Algunos rasgos (cráneo, incisivos y agujeros de los caninos de tamaño pequeño) lo acercaban a los australopitecos 'gráciles' anteriores pero otros (la cara grande y proyectada y los molares anchos) indicaban que se trataba de un tipo distinto de fósil humano. La edad atribuida a TM 1517 es, de acuerdo con los estudios de paleomagnetismo hechos en Kromdraai, de 1,9 m.a. (Thackeray *et al.,* 2002) (véase capítulo 6). En años sucesivos aparecieron en el yacimiento más ejemplares atribuidos a esa misma especie (TM 1536, TM 1603).

Caja 9.7 Familias de homininos de Sudáfrica, según Robert Broom

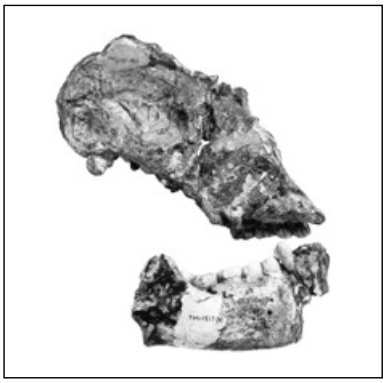


Figura 9.3 Maxilar y mandíbula T 1517 de Kromdraai. (Ilustración procedente de http://www.modernhumanorigins.net/tm1517.html).

Robert Broom (1950) propuso la presencia en Sudáfrica de dos tipos de homininos antiguos, a los que concedió el rango de subfamilias: Australopithecinae, con los géneros *Australopithecus* y *Plesianthropus;* y Paranthropinae, con el género *Paranthropus*. Además, Broom añadió otra subfamilia dudosa (Archantropinae, en la que habría que colocar el *Australopithecus prometheus*).

En 1949 Robert Broom y John Robinson comunicaron el hallazgo en Swartkrans de una mandíbula (SK 6) y varios dientes que dieron lugar a la propuesta de una nueva especie *Paranthropus crassidens* (Broom y Robinson, 1949). Robinson (1954a) la redujo más tarde al rango de subespecie de *P. robustus*.

Ha aparecido una gran cantidad de ejemplares de *P. robustus* procedentes de Swartkrans y Kromdraai desde aquellos años iniciales. La figura 9.4 ilustra los disponibles en 1984.

La mayor parte de los materiales asignados a *P. robustus* son craneales, mandibulares y dentales: 341 especímenes frente a 71 postcraneales hallados en Swartkrans hasta 2001, año en el que Randall Susman, Darryl de Ruiter y C. K. Brain (2001) describieron nuevos especímenes, como dos cabezas femorales, un fémur distal, cuatro húmeros distales, dos radios distales, un talus y seis huesos de la mano. Pero la mayor abundancia de craneodentales es algo que cabe decir casi de cualquier taxón. Tres nuevos especímenes

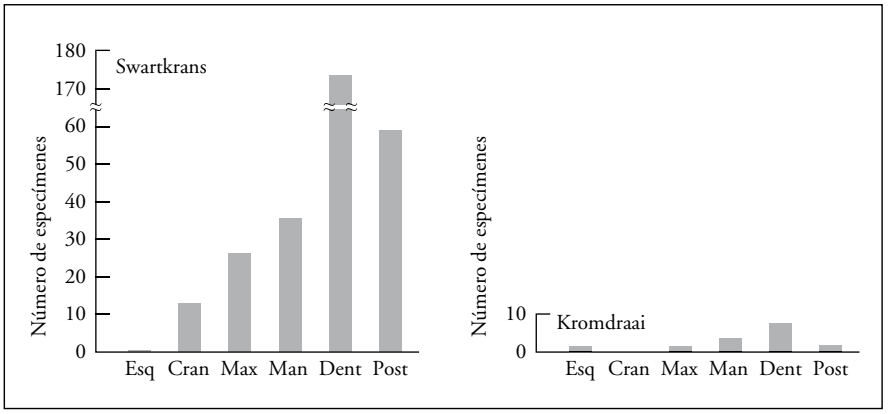


Figura 9.4 Número de especímenes de *P. robustus* procedentes de Swartkrans y Kromdraai en 1984. Esq: esqueletos; Cran: cráneos; Max: maxilares; Man: mandíbulas; Dent: dientes; Post: postcraneales. Fuente: Wood y Chamberlain, 1987.

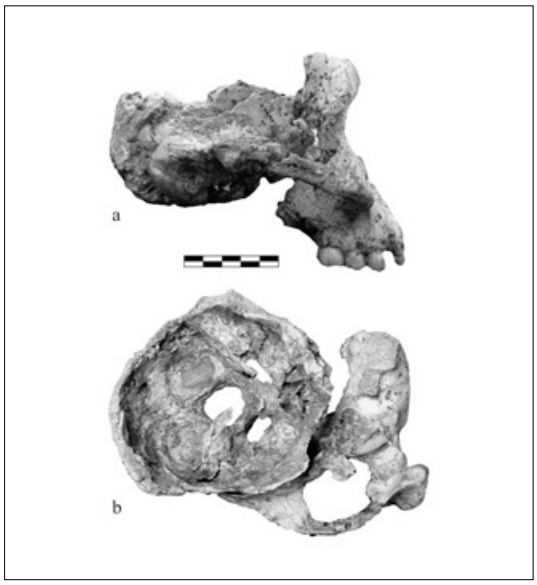


Figura 9.5 Combinación de SKW 18 y SK 52, *P. robustus* de Swartkrans en vistas lateral (A) y superior (B). (Ilustración de Ruiter *et al.,* 2006).

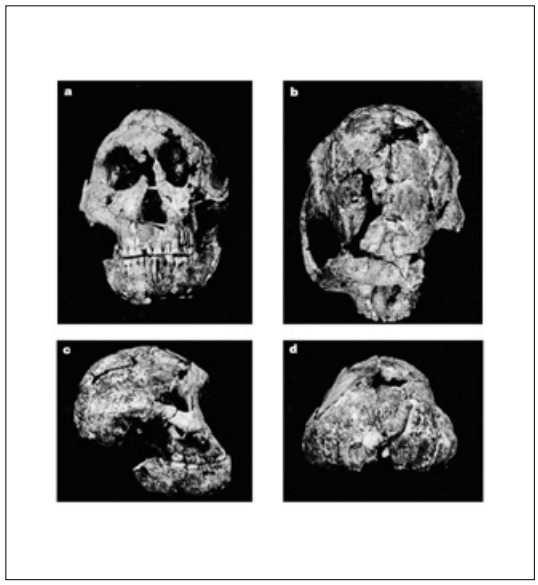


Figura 9.6 DN 7, *P. robustus* de Drimolen en vistas (a) frontal, (b) superior, (c) lateral y (d) occipital (Keyser, 2000).

dentales fueron descritos en 2009 (Sutton *et al.,* 2009).

SK 48 de Swartkrans, un cráneo falto de mandíbula asignado a *P. robustus* (*P. crassidens,* inicialmente) (Broom y Robinson, 1952), fue durante más de medio siglo el ejemplar más completo disponible de los homininos 'robustos' sudafricanos. Aunque se rompió durante los trabajos de las excavaciones, la reconstrucción mostró un arco supraorbital y una glabela bien marcados. La cresta sagital pequeña se atribuyó a un dimorfismo sexual: SK 48 es considerada de forma general como una hembra.

Los dimorfismos de *Paranthropus robustus* pudieron ser documentados mejor gracias a otros hallazgos de Swartkrans. Una mandíbula completa (SK 23), muy robusta, con un ramus alto y macizo, los molares y premolares anchos y los caninos e incisivos pequeños, fue atribuida a una hembra, mientras que otras dos aún más robustas pertenecerían a ejemplares machos (Day, 1986).

Las diferencias de los especímenes de Swartkrans no se pueden justificar sólo en función de los dimorfismos sexuales. El cráneo parcial SKW 18 asociado por Ron Clarke (1977) al fragmento facial SK 52 para formar parte de un mismo individuo (véase figura 9.5) fue atribuido a un macho por Darryl de Ruiter, Christine Steininger y Lee Berger (2006), no sin poner de manifiesto que sus rasgos de la base del cráneo difieren de los otros ejemplares masculinos de *P. Robustus,* introduciendo una variación notable en ese taxón.

Es otro yacimiento sudafricano distinto a los excavados por Broom el que habría de proporcionar el ejemplar de *R. robustus* mejor conservado entre todos los que se conocen hasta la fecha de hoy. Se trata de DN 7, un cráneo con mandíbula hallado en Drimolen en 1994 junto con otra mandíbula, DN 8. Tras un ensamblaje de las distintas partes del cráneo llevado a cabo por Ron Clarke que duró cinco años, André Keyser (2000) publicó el estudio del fósil (véase figura 9.6).

Respondiendo en sus líneas maestras a la morfología masiva propia de un *P. robustus,* DN 7 es un cráneo que muestra una glabela prominente aunque carece de un torus su-

praorbital apreciable. Ese rasgo, junto con la ausencia de cresta sagital, el aparato dentomandibular más reducido que el de DN 8 y el tamaño pequeño, hizo que se atribuyese a una hembra (Keyser, 2000). Pero el tamaño modesto del ejemplar no puede deberse sólo a los dimorfismos sexuales porque es más pequeño que SK 48, propio también de una hembra. Keyser (Keyser, 2000; Keyser *et al.,* 2000) sostuvo que, en función de lo indicado por DN 7 y otros ejemplares del mismo yacimiento, la variabilidad interna de *P. robustus* debe considerarse tan alta al menos como la que se atribuye a *P. boisei*.

Un total de 80 ejemplares, aparte de DN 7 y DN 8, completan la muestra procedente de Drimolen (Keyser *et al.,* 2000). La mayoría de esos ejemplares se atribuyó a *P. robustus,* aunque algunos de ellos —DNH 34, DNH 35— fueron considerados como *Homo,* sin asignación de especie, y respecto de otros su adscripción es dudosa.

5. *Paranthropus boisei*

El yacimiento de Olduvai proporcionó ya en 1935 restos de homininos, en concreto de *Homo erectus* (u *Homo ergaster;* la distinción entre ambas especies la veremos en el capítulo 10; hasta entonces, las daremos por equivalentes). Su descubridora fue Mary Leakey. Pero, como recordó Yves Coppens (1983a), casi nadie hizo caso de esos primeros especímenes. Tampoco tuvo demasiado eco el hallazgo hecho en 1955 por Louis Leakey (1958) de dos dientes de alrededor de 1,5 millones de años en el Lecho II. Si tenemos que ser respetuosos con los acontecimientos históricos, hay que reconocer que el interés internacional por el yacimiento de Olduvai comenzó con la aparición del ejemplar OH 5.

5.1 Olduvai entra en la Historia: el OH 5

Louis Leakey (1959) ha contado con gran detalle cómo tuvo lugar el hallazgo. El 17 de julio, en el yacimiento FLK y a unos siete metros por debajo del límite superior del Lecho I de Olduvai, Mary Leakey encontró un cráneo de un hominino puesto en parte al descubierto por la erosión natural del terreno. Al día siguiente comenzaron los trabajos de excavación, y el 6 de agosto se había obtenido un cráneo casi completo, aunque le faltaba la mandíbula inferior, asociado a fragmentos de huesos de animales y herramientas de una cultura muy primitiva a la que se llamó, por motivos obvios, olduvaiense. El espécimen, que es una de las piezas más famosas de la historia de la antropología, se conoce bajo la denominación técnica de OH 5 *(Olduvai Hominid number 5),* pero también con el nombre coloquial de «Dear Boy» (véase figura 9.7).

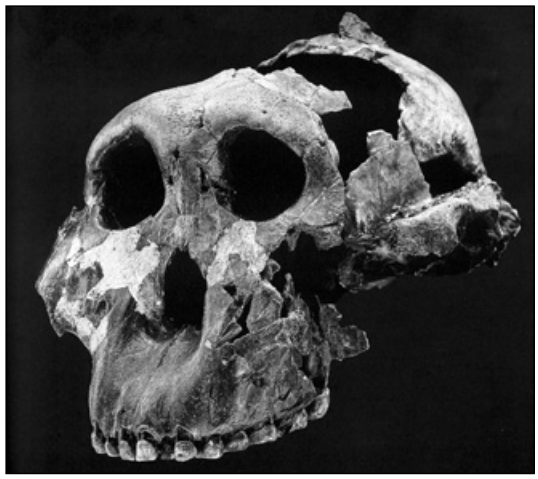


Figura 9.7 OH 5 Dear Boy, *P. boisei* (L. S. B. Leakey, 1959).

El cráneo OH 5 se encontró fragmentado en pequeños trozos, pero los fragmentos se conservaban juntos y, entre ellos, había incluso algunos huesos muy frágiles de la cara, como los nasales. Los fósiles de otros animales que aparecían asociados a OH 5 estaban también fragmentados, pero su rotura era de un tipo distinto: parecían haber sido troceados para poder acceder al tuétano. Louis Leakey sacó la conclusión de que los homininos como Dear Boy vivían en ese lugar cer-

Caja 9.8 Rechazo al género *Paranthropus*

Phillip Tobias se encuentra entre los autores que prefirieron desechar el género *Paranthropus,* considerando los australopitecos 'robustos' como un subgénero de *Australopithecus*. De ser así, OH recibiría la denominación de *Australopithecus boisei*.

ca de dos millones de años atrás y habían utilizado las herramientas de piedra para romper los huesos de los animales. El estado de OH 5 llevó a Louis Leakey (1959) a desechar por completo la idea de que el propio Dear Boy hubiese sido una víctima también, ya fuera de predadores, de otros homininos o de una posible conducta caníbal. Como dijo Louis Leakey,

> Si sólo hubiésemos encontrado fragmentos del cráneo o de la mandíbula, no hubiésemos tenido un punto de vista tan firme. Pero parece por tanto que este cráneo representa el tipo de 'hombre' que hizo la cultura olduvaiense pre-Chelles-Acheul.
>
> L. S. B. Leakey, 1959, p. 491.

Tras la reconstrucción del cráneo llevada a cabo por Phillip Tobias, se hizo patente que Dear Boy es un ejemplar robusto; de hecho, muy robusto. El propio Leakey admitió desde el primer momento que se trataba de un australopiteco que, en ciertos aspectos, recordaba al género *Paranthropus* hallado en Sudáfrica: cresta sagital; reducción del tamaño de los caninos e incisivos, colocados en una línea recta delante del paladar; y la estructura general del cráneo. Pero otros rasgos, según Leakey (1959), acercaban a OH 5 al *Australopithecus africanus:* el tamaño del tercer molar superior, más pequeño que el segundo, por ejemplo. Aun admitiendo los inconvenientes de multiplicar los taxa, Leakey optó por un nuevo género de la subfamilia Australopithecinae dando a OH 5 el nombre de *Zinjanthropus boisei*. 'Zinj', por el nombre antiguo de África del este, y 'boisei' en honor de Charles Boise, mecenas que contribuía a financiar las excavaciones de Olduvai. John Robinson sostuvo casi de inmediato que sus características eran tan semejantes a las de los australopitecos robustos de Sudáfrica que el género que le correspondía era el de *Paranthropus* (Robinson, 1960). Pero no fue hasta que Phillip Tobias realizó un detallado estudio del ejemplar (Tobias, 1967b) cuando se incluyó en dicho género, aunque conservando una especie distinta a la de los ejemplares sudafricanos, es decir, como *Paranthropus boisei*.

OH 5 fue descrito como un espécimen con ciertos rasgos de *Paranthropus* y otros de *Australopithecus*. Pero sería un error creer que el *P. boisei* es un ser intermedio entre los australopitecos gráciles y robustos de Sudáfrica. Muy al contrario, se trata de un ejemplar aún más robusto que los de Kromdraai y Swartkrans, y ésa fue una de las razones principales en favor de la propuesta de un nuevo género, *Zinjanthropus* —dejando de lado la gran distancia que existe entre Olduvai y África del sur. La descripción del cráneo puso de manifiesto, entre otros rasgos distintivos, la existencia de una cresta sagital continua a través del hueso occipital en los machos, de un torus supraorbital muy masivo y de una cresta del hueso frontal con un margen anterior muy prominente. Dicho margen, en forma de quilla, no había sido documentado ni en los más musculosos ejemplares macho de los *Paranthropus* sudafricanos. En general, la impresión del *Zinjanthropus* es la de un ser con un aparato masticatorio mucho más musculoso que los australopitecos robustos conocidos en la época en que los Leakey realizaron el hallazgo.

Los últimos descubrimientos de ejemplares de *P. boisei* en Olduvai corresponden a OH 66, un premolar inferior, y OH 74, un molar superior (Ungar *et al.,* 2011).

El Lecho II de Olduvai ha proporcionado, además de ejemplares de *Homo habilis* (OH 13)

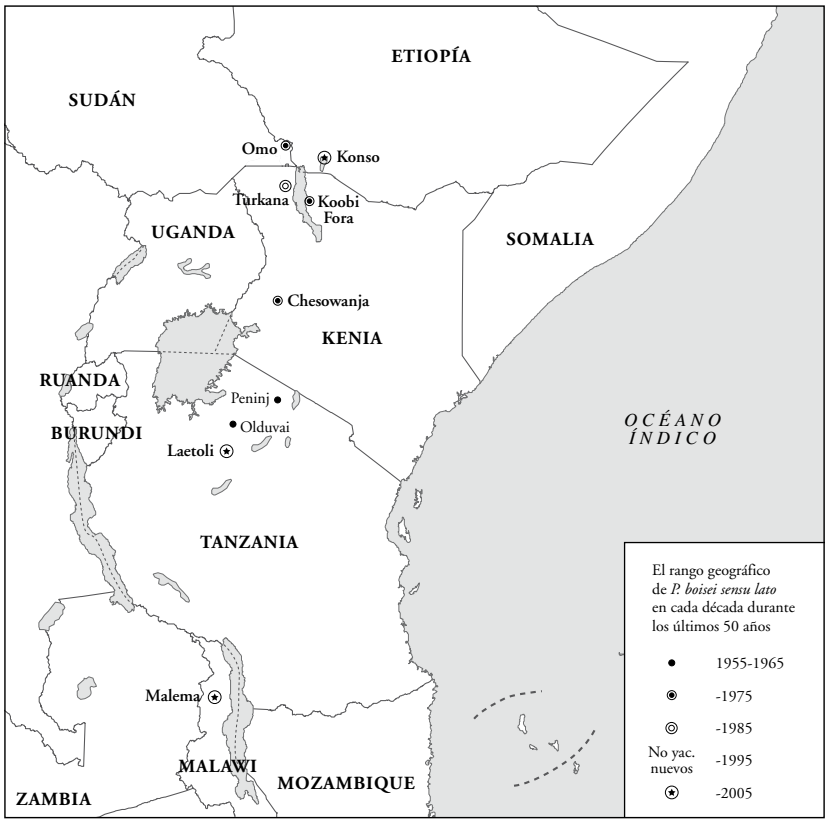


Figura 9.8 Yacimientos de *P. boisei*. Fuente: Wood y Constantino, 2007.

y de australopitecinos robustos (OH 3, OH 38), ciertos especímenes parecidos a los *Homo erectus* asiáticos y asociados a herramientas de una tradición más avanzada que la olduvaiense. El conjunto indica una transición muy semejante a la ya apuntada en Sudáfrica hacia los *Homo erectus* propios del Pleistoceno Medio. De ella hablaremos en los capítulos 13 y 14.

5.2 Hipodigma de *Paranthropus boisei*

Gracias a los ejemplares procedentes de diversos yacimientos de África del este, cuya correlación puede hacerse gracias a los materiales de Omo, el hipodigma de *Paranthropus boisei* resulta bastante completo —en materiales craneales y dentales, al menos—, de tal suerte que el taxón está caracterizado de forma adecuada (véanse figuras 9.8 y tabla 9.3). No obstante, algunos ejemplares muy antiguos y muy robustos han llevado a que algunos autores distingan otra especie, *P. aethiopicus,* de la que hablaremos después.

Como hemos dicho al analizar el ejemplar tipo, al OH 5 le faltaba la mandíbula. La primera mandíbula de *P. boisei,* NMT-W64-160 (Peninj 1), fue hallada por el matrimonio Leakey en el lago Natron (Tanzania) en 1964 y también se clasificó como *Zinjanthropus boisei* (L. S. B. Leakey y M. D. Leakey, 1964). Pero es Koobi Fora el yacimiento que ha suministrado los ejemplares más informativos.

El Koobi Fora Research Project dirigido por Richard Leakey, que comenzó sus trabajos en 1968, obtuvo en su primera campaña, además de herramientas de piedra, ejemplares robustos como KNM-ER 403, una mandíbula muy erosionada, 404, otra mandíbula par-

Tabla 9.3 Ejemplares de *P. boisei.* Arriba: hipodigma de *P. boisei* (sin inclusión de los ejemplares asignados a *P. aethiopicus*) establecido por Bernard Wood (1992b). Abajo: ejemplares de *P. boisei* de Konso (Suwa *et al.,* 1997) y Malema (Kullmer *et al.,* 1999). Una relación más completa del hipodigma de *P. boisei,* incluyendo *P. aethiopicus,* figura en Word y Constantino (2007)

Yacimiento	*Calotas/cráneos*	*Mandíbulas/Maxilares*	*Dientes*
Koobi Fora (KNM-ER)	405, 406, 407, 732, 733, 814, 1170, 1804, 13750	403, 404, 725, 726, 727, 728, 729, 801, 805, 810, 812, 818, 1468, 1469, 1477, 1803, 1806, 1816, 1820, 3229, 3230, 3729, 3954, 5429, 5877, 15930, 16841	802, 1171, 1467, 1479, 1509, 1819, 3737, 3885, 3890, 5679, 6082, 6128, 15950, 17760
West Turkana (KNM-WT)	17400	—	17396
Chesowanja (KNM-CH)	1, 304	—	302
Peninj	—	Peninj	—
Olduvai (OH)	5	—	26, 30
Omo	L338y-6, Omo 323-896	L74A-21, L427-7	F203, L64-2, L628-1, L628-2, L628-5, L704-2, L726-11, Omo 47-46, Omo 76-37, Omo 141-2
Yacimiento	*Calotas/cráneos*	*Mandíbulas/Maxilares*	*Dientes*
Konso (KGA)	10-525, 10-1455	10-506, 10-570	
Malema (HCR PRC)		911	

cial, y 405, un paladar juvenil (R. E. F. Leakey, Mungai y Walker, 1971). El hallazgo más importante de la campaña siguiente fue un cráneo de australopiteco robusto del Miembro KBS, que recibió el número de registro *FS*-158 (posteriormente KNM-ER 406; el acrónimo significa Kenya National Museum, East Rudolph). Se trata de un cráneo casi completo, pero sin dentición, muy similar al OH 5 de Olduvai. El ejemplar fue clasificado por Richard Leakey (1970) como *Australopithecus boisei* (véase figura 9.9) y su edad es de 1,7-1,65 m.a.

Sucesivas campañas suministraron el cráneo KNM-ER 732, también del miembro KBS más pequeño que el 406. Fue tenido por una hembra tras el análisis comparado de 19 basicráneos de *A. africanus, A. afarensis, P. robustus* y *H. erectus* (Dean y Wood, 1988) y otros fósiles procedentes tanto de Koobi Fora como de West Turkana. Es común considerar que la diferencia de tamaño entre KNM-ER 406 y 732 indica el mayor grado de dimorfismo sexual hallado en *P. boisei*. Pese a ser de tamaños muy distintos, ambos comparten rasgos como un gran proceso mastoideo, articulación alargada de la mandíbula y cara cóncava (Aiello y Andrews, 2000).

El ejemplar KNM-ER 1500 es un esqueleto parcial y muy fragmentado, difícil de interpretar pero atribuido a *P. boisei* (Wood,

Figura 9.9 Ejemplar KNM-ER 406. (Fotografía de http://www.modernhumanorigins.net/er406.html).

1991). Procede de Upper Burgi y, con una edad de 1,90/1,88 m.a., es más antiguo que los dos cráneos 406 y 732.

La zona fosilífera de Omo (Etiopía) ha suministrado también ejemplares de *Paranthropus boisei,* como Omo-323-1976-896, un cráneo parcial datado en unos 2,1 m.a. procedente del Miembro G, unidad G-8 de la Formación Shungura (Alemseged, Coppens y Geraads, 2002). Omo-323 conserva fragmentos del frontal, ambos temporales, occipital, parietales y el maxilar derecho (véase figura 9.10). La presencia de una cresta sagital bien desarrollada, dientes muy desgastados y un canino relativamente ancho llevó a los autores del hallazgo a atribuir el espécimen a un macho adulto de la especie *P. boisei*. Dada su edad, es uno de los ejemplares más antiguos de ese hipodigma. Zeresenai Alemseged y colaboradores (2002) apuntaron que Omo-323 comparte rasgos con KNM-WT 17000, *P. aethiopicus,* taxón del que hablaremos en el apartado siguiente.

Figura 9.10 Maxilar derecho parcial de Omo-323-1976-896, *P. bosei* (Alemsegued *et al.,* 2002).

Caja 9.9 Otros *Paranthropus* de la cuenca del lago Turkana

En 2001 Barbara Brown, Frank Brown y Alan Walker comunicaron el hallazgo de varios materiales mandibulares y dentales de *P. boisei* hallados en la cuenca del lago Turkana. Se trata de las mandíbulas fragmentarias KNM-ER 25520 de Ileret, Miembro KBS, con 1,85 ± 0,05 m.a., KNM-WT 17396 de Kokiselei, Miembro Natoo, con 1,8 ± 0,1 m.a. y KNM-WT 18600 de la misma localidad y edad que la anterior (Brown, Brown y Walker (2001).

Del yacimiento de Chesowanja, Formación Chemoigut (Kenia), proceden KNM-CH 1, un cráneo parcial que conserva la parte derecha de la cara y la base craneal (Carney *et al.,* 1971), y otros fósiles atribuidos a *P. boisei*.

Muy interesante es el ejemplar de Konso (Etiopía). En 1997, Gen Suwa y colaboradores comunicaron el hallazgo de diversos especímenes robustos procedentes de la localidad KGA10 de Konso (véase tabla 9.3). Dicha localidad está situada entre dos tobas (KRT y TBT) que recibieron las dataciones respectivas de 1,41 ± 0,02 y 1,43 ± 0,02 m.a. por el método del $^{40}Ar/^{39}Ar$ (Suwa *et al.,* 1997). La edad atribuida a los fósiles es, pues, cercana a 1,42 m.a.

La serie de especímenes de KGA10 incluye el ejemplar KGA10-525, que proporcionó la primera asociación completa de cráneo y mandíbula de *P. boisei* (véase figura 9.11). Una gran parte de la cara estaba también presente, con la excepción del hueso frontal y de la base craneal anterior. El ejemplar es adulto, grande y presumiblemente macho, con una capacidad craneal de 545 cm^3 —algo superior a la de los anteriores ejemplares robustos tanto sudafricanos como de África del este. La interpretación morfológica hecha por Suwa y colaboradores (1997) plantea, como veremos en el capítulo 11, la posible integración de los parántropos en una sola especie.

Si la mandíbula UR 501 había extendido el rango geográfico de los homininos grácilis antiguos hasta Malawi, lo mismo sucede con los especímenes robustos. Ottmar Kullmer y colaboradores (1999) comunicaron el hallazgo del ejemplar HCRP RC 911 en Malema, Chiwondo Beds (Malawi). Se trata de un

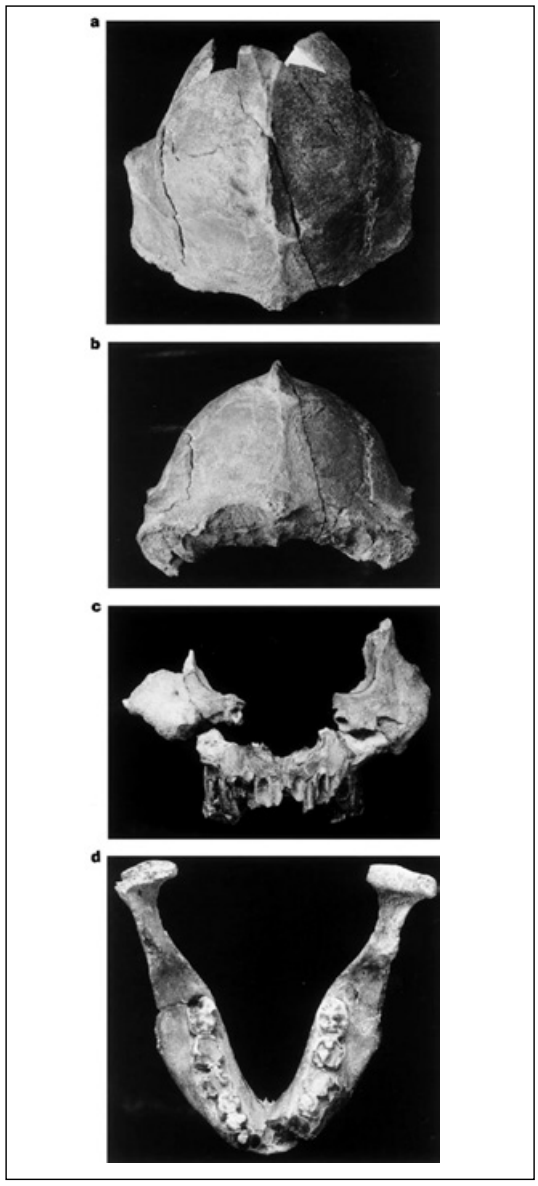


Figura 9.11 KGA10-525, *P. boisei* (Suwa *et al.,* 1997). Arriba (a y b), cráneo. Abajo (c y d), mandíbula asociada.

Caja 9.10 Yacimiento de Konso

Los depósitos de Konso fueron descubiertos por Berhane Asfaw y colaboradores en 1991 y habían proporcionado ya ejemplares de *Homo ergaster* —véase capítulo 14— asociados a una gran abundancia de instrumentos muy antiguos de la cultura achelense (Asfaw *et al.,* 1992). El horizonte estratigráfico de esos hallazgos anteriores era el mismo que corresponde a los nuevos descubrimientos.

Caja 9.11 Emplazamiento filogenético de *A. africanus*

La idea de Rak (1985) de que el *Australopithecus africanus* fue el primer miembro de un clado robusto que daría lugar más tarde a *P. robustus* y *P. boisei* no fue aceptada ni mucho menos por todos los autores. Fue notoria la postura de Phillip Tobias en contra, por ejemplo. Tobias (1980) consideró al *A. africanus* como el antecesor de los dos clados, el especializado (robusto) y el grácil que conduce a *Homo,* cosa que le llevó a desechar en su momento al *Australopithecus afarensis* como una especie distinguible y, además, ancestral a todas las demás. En su artículo de 1980, Tobias sostuvo que los ejemplares atribuidos a *A. afarensis* deben ser clasificados como una subespecie de *A. africanus,* la de *A. africanus aethiopicus*. Posteriormente Tobias incluyó en sus escritos el *A. afarensis* como especie separada, pero colocando el *A. africanus* como antecesor común de todos los homininos (Tobias, 1992, por ejemplo).

fragmento de maxilar con parte de dos molares, de una edad de alrededor de 2,5 m.a. atribuida por la fauna asociada, cuyas características corresponden, según Kullmer y colaboradores (1999) a las del rango de tamaño de *P. boisei*. Tomados en su conjunto, los fósiles de Konso y Malema indican la presencia de *P. boisei* en un territorio que se extiende desde Etiopía a Malawi con un hipodigma muy amplio.

6. *Paranthropus aethiopicus*

Los hallazgos de homininos de edad muy próxima pero rasgos diversos en Koobi Fora y otros yacimientos de África del este proporcionaron argumentos muy sólidos a los autores partidarios de proponer varios linajes simultáneos, e incluso coincidentes en un mismo emplazamiento geográfico. Así, a principios de la década de 1980 eran raros los especialistas que no admitían al menos los dos linajes, grácil y robusto. Este último se entendió de forma generalizada como una rama lateral, una especialización tardía de nuestra familia. Una vez que se relacionaron las mandíbulas robustas, la cresta sagital y los grandes molares con la ingestión de una dieta vegetal más dura, el panorama parecía cuadrar bien. El *Australopithecus africanus* daría origen, a través de una especialización de su aparato masticatorio, al *Paranthropus robustus* (Rak, 1985).

Los ejemplares más robustos, los *Paranthropus boisei* de Olduvai, Turkana y Omo, supondrían una versión muy especializada y tardía del clado robusto que se basó, sobre todo, en un gran desarrollo de las estructuras de la masticación (Grine, 1985; Suwa, 1988; Tobias, 1967a). Algunos autores, como Yoel Rak plantearon que el *P. boisei* podría ser incluso un sucesor directo de *P. robustus* (Rak, 1983), planteándose de esa forma una línea evolutiva *A. africanus-P. robustus-P. boisei*. Mayor robustez equivaldría, así, a presencia más tardía en el registro fósil.

Unos hallazgos realizados en la orilla oeste del lago Turkana a mediados de la década de 1980 hicieron tambalearse ese esquema relativamente simple. En 1985 Alan Walker y colaboradores (1986) encontraron en el Miembro Lomekwi de la Formación Nachakui (West Turkana, Kenia) un cráneo al que se dio el número de registro KNM-WT 17000. Algo más al sur de la misma orilla oeste, en Kangatukuseo, apareció una mandíbula (KNM-WT 16005). Ambos ejemplares fueron presuntamente atribuidos al sexo masculino. Mediante la correlación de dos tobas volcánicas situadas por encima y por debajo del lugar del cráneo con las de la cuenca de Lokalalei, que habían sido a su vez relacionadas con el submiembro CP de la Formación Shungura, se dio al KNM-WT 17000 una edad de 2,50 ± 0,05 m.a. La mandíbula sería ligeramente más moderna y tendría unos 2,45 ± 0,05 m.a. (Walker *et al.,* 1986).

KNM-WT 17000 es un cráneo parcial pero bastante completo, que conserva la mayoría de los dientes delanteros, un molar y parte de la cara (véase figura 9.12). Fue llamado el «cráneo negro» por estar teñido a

Figura 9.12 Ejemplar KNM-WT 17000. «Cráneo negro». (Fotografías de http://www.mnh.si.edu/anthro/humanorigins/ha/WT17k.html).

causa del manganeso presente en el terreno. La descripción que hicieron del ejemplar Alan Walker y colaboradores (1986) es como sigue. Se trata de un cráneo muy masivo, con un esqueleto facial muy ancho. El paladar y la base del cráneo, también muy anchos, asemejan los del OH 5 de Olduvai *(P. boisei)*. La capacidad craneal es baja, de unos 410 cm^3, lo que supone la menor capacidad craneal de todos los fósiles de hominidos adultos excepto, quizá, A.L. 162-28 de Hadar. La cresta sagital resulta, por el contrario, enorme, la más grande de todos los homininos. La impresión que da el cráneo es, por tanto, la de un ejemplar hiperrobusto.

Algunas de las características del KNM-WT 17000 difieren de los demás australopitecinos robustos. El espécimen tiene un prognatismo (una proyección facial hacia delante, más allá del plano vertical que pasa por las órbitas oculares) muy acusado. La dentición también se separa de la del *P. boisei*. El molar conservado, el P3 superior derecho, es más grande en el sentido longitudinal (mesiodistal) y más pequeño en el transversal (bucolingual) que en el OH 5, y se encuentra, de hecho, en el extremo de la mayor robustez de todos los *P. boisei*.

La única localidad, aparte de West Turkana, que ha dado hasta el momento ejemplares de *P. aethiopicus* es Laetoli (Tanzania). En 1998 se emprendieron trabajos de campo en las Upper Ndolanya Beds, de una edad de 2,66 m.a., y ese mismo año fue descubierto un fragmento proximal de tibia, EP 1000/98, en la localidad 22S de Nenguruk Hill.

En 2011 apareció un fragmento de maxilar derecho edéntulo, EP 1500/01, procedente de Silal Artum (Upper Ndolanya Beds) (Harrison, 2011a). Tras el hallazgo del maxilar, asignado por Terry Harrison (2011a) a *Paranthropus aethiopicus,* el autor sostuvo que es muy probable que la tibia EP 1000/98 pertenezca también a ese taxón. Un fragmento pequeño de cigomático hallado por Mary Leakey en 1975 en la localidad en de Upper Ndolanya Beds es de más dudosa identificación.

Caja 9.12 Taxonomía de *P. aethiopicus*

Son necesarias aquí varias precisiones terminológicas. Camille Arambourg e Yves Coppens (1968) habían clasificado veinte años atrás una mandíbula robusta hallada en Omo, Formación Shungura, la L7A-125, como *Australopithecus aethiopicus*. Aunque la iniciativa de Arambourg y Coppens de nombrar un género nuevo no estaba suficientemente justificada, el equipo de Walker asignó los ejemplares de West Turkana a esa misma especie. La mandíbula L7a-125 de Omo recibió inicialmente el número de identificación 18-1967-18. Hemos optado por referirnos a ese ejemplar con su número de catalogación actual, al margen del que aparece en los artículos mencionados. El ejemplar L7A-125 fue asignado por Nicole Silverman, Brian Richmond y Bernard Wood (2001) a *P. boisei* sensu stricto; siendo muy antiguo —2,2 m.a.—, pasa a constituir el ejemplar de más edad de ese taxón. Por su parte, Alan Walker y colaboradores (1986) clasificaron el KNM-WT 17000 como *Australopithecus aethiopicus,* y no *Paranthropus aethiopicus*. Pero con el fin de no confundir al lector, y dado que hemos preferido el género *Paranthropus* para colocar en él a los australopitecinos robustos, mantenemos ese criterio.

Caja 9.13 Edad de los fósiles de Laetoli

La mayor parte de los ejemplares de Laetoli ha sido descubierta en superficie, con lo que para poder precisar su edad es necesaria la determinación precisa del horizonte estratigráfico del que proceden. Terry Harrison (2011a) sostuvo que en los trabajos de la década de 1970 se dio como origen estratigráfico lo que no era otra cosa que el lugar del hallazgo, pero consideró que la procedencia real puede establecerse gracias a la presencia de numerosas tobas volcánicas.

¿Qué tipo de hominino es, el KNM-WT 17000? Al clasificar los hallazgos de West Turkana, Walker y colaboradores (1986) plantearon sobre todo sus características distintivas para sostener que quizá se tratase de una especie diferente a la de *P. boisei*. La consideración del KNM-WT 17000 como *P. aethiopicus* es bastante común, pese a que la identificación del ejemplar con la mandíbula hallada en Omo no esté libre de problemas. La mandíbula L7A-125 se atribuye a una hembra y, por tanto, está algo alejada tanto de KNM-WT 17000 como de KNM-WT 16005 (ejemplares que corresponden a machos). Pero más difícil aún sería sostener que en Omo y en West Turkana, dos yacimientos muy cercanos, existieron dos especies sincrónicas y tan parecidas entre sí.

De todas formas, Walker y colaboradores (1986) sólo otorgaron al KNM-WT 17000 el rango de *P. aethiopicus* de forma tentativa, siempre que no se tratase de un *P. boisei* sin más. Esa posibilidad de unir ambos taxa no es, desde luego, descabellada. Al comparar las características morfológicas del cráneo negro con la lista de rasgos establecida para el *P. boisei,* Walker y colaboradores indicaron que la mayoría de los rasgos de *P. boisei* y *P. aethiopicus* se parecen.

EP 1500/01 es el ejemplar más antiguo de *P. aethiopicus* de que se dispone de momento. Su edad, y la distancia que existe entre los yacimientos de Turkana y los de Laetoli, indica para Terry Harrison (2011a) que desde los primeros momentos de aparición de la especie se produjo ya una considerable dispersión de *P. aethiopicus*.

La pertenencia a una misma especie de los fósiles OH 5 de Olduvai, los ejemplares de West Turkana (KNM-WT 17000, 16005, 17400), los de Koobi Fora (al estilo de KNM-ER 406, 732, 1590, 3230 y 13750, entre otros) y la mandíbula de Omo fue defendida por Alan Walker y Richard Leakey (1988) entendiendo que el de *P. boisei* sería un taxón muy variable —extremadamente variable en algunos rasgos como la cresta sagital y nucal. Los dimorfismos sexuales de dicho taxón serían semejantes a los que se encuentran hoy día entre los gorilas.

Esquema de la estratigrafía del área fosilífera de Laetoli (Harrison, 2011b)

	Ngaloba Beds	>0,2 m.a.
	Olpiro Beds	2,0 m.a.
	Naibadad Beds	2,06 - 2,16 m.a.
	Ogol Lavas	2,3 m.a.
	Ndolanya Beds	2,66 m.a. 3,6 m.a.
	Laetolil Beds, unidad superior	3,85 m.a.
	Laetoli Beds, unidad inferior	4,36 m.a.

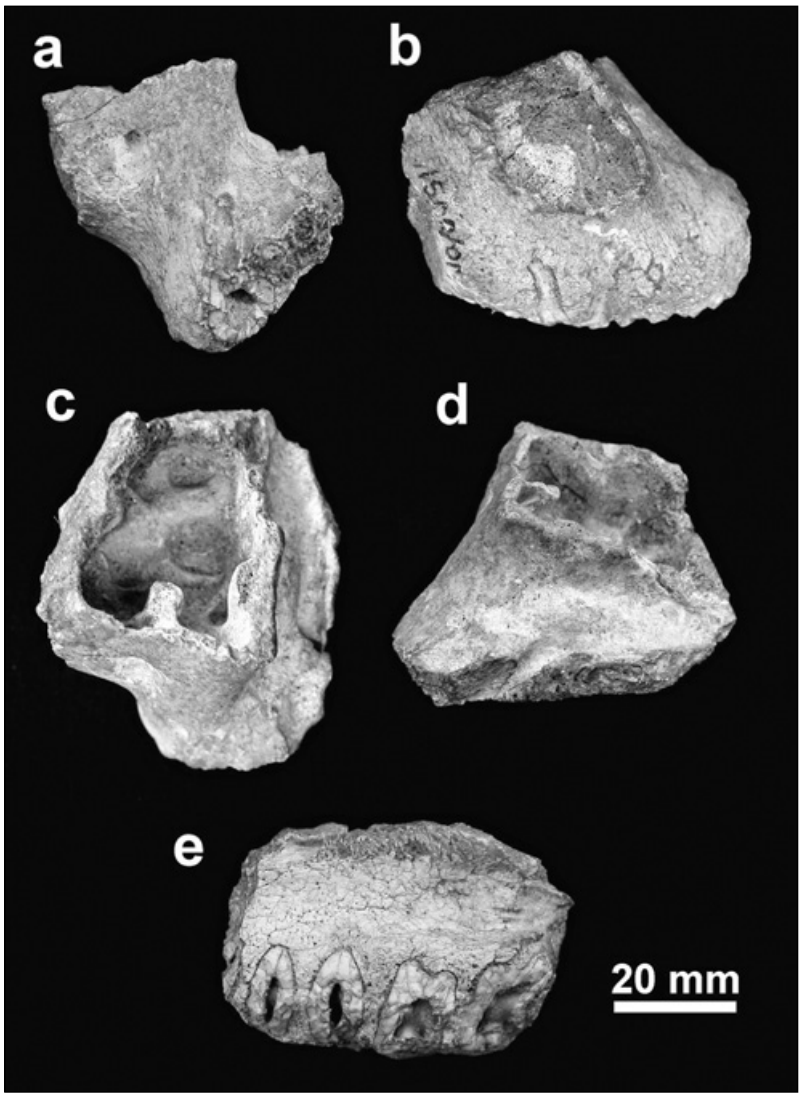


Figura 9.13 EP 1500/01. Fragmento maxilar derecho de *P. aethiopicus* en vistas anterior (a), lateral (b), superior (c), medial (d) e inferior (e) (Harrison, 2011a).

El conjunto de los ejemplares de australopitecinos robustos de África del este abarca los encontrados en Olduvai y Peninj (Tanzania), en Chesowanja, en las dos orillas del lago Turkana (Kenia) y en Omo: hasta 60 individuos, al margen de dientes aislados. Sin embargo, sólo se cuenta con 16 esqueletos faciales y del mismo número de cráneos lo bastante informativos para documentar un taxón que se extiende a lo largo de más de un millón de años (Walker y R. E. F. Leakey, 1988). De ahí que sea difícil decidir si los ejemplares de West Turkana y Omo entran en el rango de variación de *P. boisei* o deben ser clasificados como *Paranthropus aethiopicus*. Ante la duda, resulta más parsimonioso y preferible, en opinión de Walker y Leakey (1988), no multiplicar las especies.

Ya sea por medio de una única especie, de dos, o incluso de tres, la distribución de los australopitecinos robustos indica una presencia temporal y espacial muy amplia. Entre los 2,6 m.a. de L55-33 y los ejemplares Omo 18-18, Omo 18-31 y Omo 84-100, de 2,6 m.a., y los de Olduvai OH 3 y OH 38, de 1,2 m.a., el lapso de existencia de la rama robusta es en verdad notable.

Tabla 9.4 Hipodigma de *P. boisei* incluyendo los ejemplares atribuidos a *P. aethiopicus* (en negritas). Wood y Constantino (2007)

Omo, Etiopía		
Omo F22-1a	2,33-2,36	Rt mandibular M2
Omo F22-1b	2,33-2,36	RT mandibular M3
Omo F203-1	1,40-1,45	Rt mandibular M3
Omo L7A-125	2,19-2,27	Mandible
Omo L10-21	2,36-2,40	RT mandibular M3 fragment
Omo L26-59	2,36-2,40	Lt maxillary M2 or M3
Omo L28-58	2,33-2,36	Rt maxillary M2 (or M1)
Omo L28-126	2,33-2,36	Lt premolar crewn fragment
Omo L40-19	2,36-2,40	Rt Ulna
Omo L50-2	2,40-2,52	Lt maxillary M2 (or M1)
Omo L51-79	2,52-2,58	Rt mandibular P4
Omo L55-33	2,58-2,75	Lt mandibular fragment
Omo L62-17	2,58-2,75	Rt mandibular M2
Omo L64-2	2,40-2,52	Lt deciduous mandibular P4
Omo L74A-21	2,19-2,27	Rt mandible
Omo L157-35	2,33-2,36	Lt mandibular M2
Omo L209-17	2,33-2,36	Rt mandibular M2 fragment
Omo L209-18	2,33-2,36	Lt mandibular M fragment
Omo L238-35	2,33-2,36	Rt maxillary M2
Omo L296-1	2,40-2,52	Rt mandibular M3
Omo L338X-32	2,36-2,40	Lt maxillary M3
Omo L338X-33	2,36-2,40	Rt maxillary P4 fragment
Omo L338X-34	2,36-2,40	Lt maxillary M1 or M2
Omo L338X-35	2,36-2,40	Rt maxillary P3
Omo L338X-39	2,36-2,40	Lt mandibular M3 crown
Omo L338X-40	2,36-2,40	Lt mandibular P4
Omo L338y-6	2,36-2,40	Parieto-occipital portion of cranium
Omo L338y-89	2,36-2,40	Lt maxillary P3 fragment
Omo L398-14	2,36	Rt mandibular dm1, dm2 or M1
Omo L398-120	2,36	Rt mandibular P3
Omo L398-264	2,36	Rt mandibular M3 fragment
Omo L398-266	2,36	Rt mandibular M3
Omo L398-630	2,36	Rt mandibular M3
Omo L398-847	2,36	Lt mandibular M3 fragment
Omo L398-1223	2,36	Rt mandibular P4 fragment
Omo L398-2608	2,36	Rt maxillary M3 fragment
Omo L420-15	2,33-2,36	Lt mandibular P4
Omo L427-7	1,8-2,0	Rt mandible
Omo L465-111	2,33-2,36	Lt mandibular P3 fragment
Omo L465-112	2,33-2,36	Lt mandibular M2 fragment
Omo L628-1	2,27-2,33	Lt maxillary P4
Omo L628-2	2,27-2,33	Rt mandibular M3
Omo L628-3	2,27-2,33	Lt mandibular M3
Omo L628-4	2,27-2,33	Lt mandibular P4
Omo L628-5	2,27-2,33	Rt mandibular P4
Omo L628-9	2,27-2,33	Lt mandibular M1
Omo L704-2	2,40-2,52	Lt deciduous mandibular P3
Omo L726-11	2,19-2,27	Rt maxillary P4
Omo L797-1	2,19-2,27	Lt mandibular P4 fragment
Omo L860-2	2,33-2,36	Mandible fragment
Omo 18-18	2,58-2,75	Edentulous mandible
Omo 18-31	2,6?	Mandibular P3
Koobi Fora, Kenia		
KNM-ER 3729	1,87-1,90	Mandible fragment
KNM-ER 3731	1,87-1,90	Mandible fragments
KNM-ER 3737	1,56-1,60	Isolated teeth
KNM-ER 3885	1,77-1,79	Isolated tooth
KNM-ER 3886	1,77	Isolated tooth
KNM-ER 3887	1,50-1,65	Isolated tooth
KNM-ER 3889	1,49	Mandible frag
KNM-ER 3890	1,58-1,60	Isolated tooth
KNM-ER 3952	1,87	Isolated teeth
KNM-ER 3954	1,60-1,87	Mandible fragments
KNM-ER 5429	1,56-1,60	Mandible fragment
KNM-ER 5679	1,56-1,60	Isolated tooth
KNM-ER 5877	1,49-1,55	Mandible fragment
KNM-ER 6080	1,55-1,65	Isolated tooth
KNM-ER 6082	1,55-1,65	Isolated tooth
KNM-ER 6128	1,77	Isolated tooth
KNM-ER 13750	1,87	Cranium w/endocast
KNM-ER 15930	1,77	Lt mandible
KNM-ER 15940	1,77	Lt & Rt M2 or M3 germs
KNM-ER 15950	1,49-1,55	Mandibular Lt M3, heavy weathered
KNM-ER 16841	1,60-1,87	Edentulous mand
KNM-ER 17760	1,77	Lt maxillary I2
KNM-ER 23000	1,87	Cranium
KNM-ER 25520	1,80-1,90	Rt mandibular corpus
West Turkana, Kenia		
KNM-WT 16005	2,36-2,46	Partial mandible
KNM-WT 17000	2,47-2,57	Cranium and endocast
KNM-WT 17396	1,65-1,79	Lt mandibular M3 (possible M2)
KNM-WT 17400	1,67-1,87	Anterior cranium and endocast
KNM-WT 18600	1,65-1,79	Lt maxillary P3
KNM-WT 37100	1,65-1,79	Lt mandibular M3
KNM-WT 37744	1,65-1,79	Lt maxillary canine
KNM-WT 37747	1,65-1,79	Lt maxillary M1
KNM-WT 37748	1,65-1,79	Rt maxillary M3
Omo 33-9	2,36	Rt mandibular M3
Omo 33-62	2,36	Mandidbular premolar or rt maxillary M3 fragment
Omo 33-63	2,36	Rt maxillary M1
Omo 33-65	2,36	Lt mandibular M3 germ
Omo 33-506	2,36	Rt maxillary P3
Omo 33-507	2,36	Rt mandibular P4 or lt maxillary M3
Omo 33-508	2,36	Lt mandibular P4
Omo 33-6172	2,36	Rt mandibular M3
Omo 44-1410	2,36-2,40	Rt maxillary P4 fragment
Omo 44-2466	2,36-2,40	Lt mandible frgment
Omo 47-46	2,19-2,27	Worn rt mandibular M2
Omo 47-1500	2,10	Right mandibular M2
Omo 57-41	2,38	Mandible
Omo 57-42	2,36-2,40	Mandibular M1
Omo 57-147	2,36-2,40 fragment	Lt mandibular P4 or maxillary M3
Omo 57-148	2,36-2,40	Rt mandibular premolar fragment
Omo 76-37	2,27-2,33	Lt mandibular M3, bucal half
Omo 76r-11	2,33-2,36	Rt mandibular M3 fragment
Omo 84-100	2,60	Right mandibular M3
Omo 141-2	2,27-2,33	Maxillary M1 or M2
Omo 323-896	2,19-2,27	Partial cranium
Koobi Fora, Kenia		
KNM-ER 403	1,67	Rt mandible fragment
KNM-ER 404	1,49-1,55	Rt mandible fragment
KNM-ER 405	1,87	Palate/maxilla fragments
KNM-ER 406	1,56-1,60	Edentulous cranium
KNM-ER 407	1,85	Calvaria

KNM-ER 725	1,49-1,55	Lt mandibular body
KNM-ER 726	1,55-1,65	Lt mandibular body
KNM-ER 727	1,56-1,60	Rt mandibular fragment
KNM-ER 728	1,49-1,55	Rt mandibular body
KNM-ER 729	1,49-1,55	Mandible
KNM-ER 732	1,56-1,60	Partial cranium
KNM-ER 733	1,49-1,55	Skull fragments
KNM-ER 801	1,56-1,60	Mandible fragment
KNM-ER 802	1,56-1,60	Isolated teeth
KNM-ER 805	1,49-1,55	Mandible fragment
KNM-ER 810	1,77	Mandible fragment
KNM-ER 812	1,77	Mandible fragment
KNM-ER 814	1,77	Vault fragments
KNM-ER 816	1,77	Lt maxillary canine
KNM-ER 818	1,55-1,65	Mandible fragment
KNM-ER 1170	1,56-1,60	Vault fragments
KNM-ER 1171	1,56-1,60	Isolated teeth
KNM-ER 1467	1,49-1,55	Isolated tooth
KNM-ER 1468	1,55-1,65	Mandible fragment
KNM-ER 1469	1,87-1,90	Mandible fragment
KNM-ER 1477	1,85-1,90	Mandible, no rami
KNM-ER 1479	1,87	Isolated teeth
KNM-ER 1500	1,87-1,90	Partial skeleton
KNM-ER 1509	1,56-1,60	Isolated teeth
KNM-ER 1803	1,87-1,90	Mandible fragment
KNM-ER 1804	1,77	Mandible fragment
KNM-ER 1806	1,85	Mandible fragments
KNM-ER 1816	1,56-1,60	Mandible fragments
KNM-ER 1818	1,56-1,60	Isolated tooth
KNM-ER 1819	1,60-1,87	Isolated tooth
KNM-ER 1820	1,67-1,70	Mandible fragments
KNM-ER 2607	1,60-1,87	Isolated tooth
KNM-ER 3229	1,85	Mandible fragment
KNM-ER 3230	1,56-1,60	Mandible, no rami
Konso, Etiopia		
KGA 10-506	1,41-1,43	Lt palate w/dentition
KGA 10-525	1,41-1,43	Partial skull
KGA 10-565	1,41-1,43	Rt maxillary M1
KGA 10-570	1,41-1,43	Mandible (juvenile)
KGA 10-900	1,41-1,43	Molar fragments
KGA 10-1455	1,41-1,43	Lt parietal
KGA 10-1720	1,41-1,43	Lt mandibular M3
KGA 10-2705	1,41-1,43	Rt mandibular M2
KGA 10-2741	1,41-1,43	Molar fragments
Chesowanja, Kenia		
KNM-CH 1	>1,42	Hemi-face and anterior cranial base
KNM-CH 302	>1,42	Molar tooth fragments
KNM-CH 304	>1,42	Cranial fragments (5)
Olduvai Gorge, Tanzania		
OH 3	1,40-1,45	Isolated molar
OH 5	1,79-1,85	Cranium
OH 20	1,66-1,79	Proximal end of lt femur
OH 26	1,66-1,79	Unerupted maxillary molar
OH 30	1,66-1,79	Deciduous and permanent teeth
OH 36	1,40-1,45	Nearly complete ulna
OH 38	1,40-1,45	Rt mandibular M2 and two incisors
OH 46	1,79-1,85	Premolar or molar crown fragment
Penning (Lake Natron), Tanzania		
NMT-W64-160	1,56-1,70	Mandible
Laetoli, Tanzania		
EP 1500/01	2,5-2,7	Edentulous maxilla
Malema, Malawi		
RC 911	2,3-2,5	Maxilla fragment

10. El género *Homo*

Homo es el segundo género que vamos a considerar entre los aparecidos en la separación cladística de los homininos durante el Plioceno; se trata del grupo hermano de *Paranthropus,* descrito en el capítulo anterior.

1. El taxón más antiguo de nuestro género

El *Pithecanthropus erectus* propuesto por Dubois en 1894 (capítulo 5), tras ser renombrado como *Homo erectus,* fue tenido durante más de medio siglo como el miembro más antiguo del género al que pertenece nuestra especie. Esa apreciación se mantuvo hasta que los hallazgos del yacimiento de Olduvai llevaron a Louis Leakey, Phillip Tobias y John Napier (1964) a proponer un nuevo taxón aparecido antes, en el Plioceno: el de *Homo habilis*.

Entre 1960 y 1964, el equipo del matrimonio Leakey encontró en los Lechos I y II de Olduvai una serie de especímenes cuya interpretación fue de inmediato muy controvertida. En el Lecho I, yacimiento FLKNN, unos 30 cm por debajo del FLK en el que se

Caja 10.1 Edad de muerte indicada por los fósiles de Olduvai

Sorprendido por la gran cantidad de restos correspondientes a individuos inmaduros de *Homo habilis* hallados en Olduvai, Phillip Tobias (1991a) llevó a cabo un estudio acerca de la dependencia entre edad de muerte, pautas demográficas y condiciones ambientales. Tobias concluyó que sólo un 59% de los *Homo habilis* que vivieron allí llegó a la edad adulta, cifra que concuerda con las calculadas para *A. robustus* (56-57%) pero que resulta muy inferior a la de *A. africanus* (75-81%). Como la tasa de supervivencia infantil depende de las condiciones ambientales, Tobias dedujo que esas condiciones fueron más duras en la época de *H. habilis* y los parántropos, cuando África había sufrido un proceso de enfriamiento, que en la etapa más templada que tuvo *A. africanus*. Volveremos sobre la edad de muerte de OH 7 y OH 8 en el capítulo 11.

había hallado el espécimen OH 5, Dear Boy (L. S. B. Leakey, 1959) (capítulo 9), aparecieron los primeros postcraneales de Olduvai: una mano, un pie y una clavícula. La mano y la clavícula, junto a una mandíbula y un parietal, se atribuyeron a un individuo joven, OH 7 —*Johnny's child* — (L. S. B. Leakey, 1961a; 1961b), mientras que el pie, OH 8, fue asignado a un ejemplar adulto (Day y Napier, 1964). A los nuevos especímenes se les atribuyó una edad de hacia 1,7 m.a. (Hay, 1971).

Otros postcraneales del Lecho I hallados en los mismos años fueron OH 10 —falange distal de un dedo gordo derecho—, OH 35 —tibia y peroné—, OH 43 —dos metatarsos— OH 48 —una clavícula— y OH 49 —fragmento de un radio— (Wood, 1974). Se les añadieron materiales dentales y craneales que completaban los indicios acerca de la presencia en el Lecho I de Olduvai de un tipo de hominino distinto al *Zinjanthropus,* como son OH 4 —tercer molar inferior inserto en un fragmento mandibular—, OH 6 —dientes y fragmentos del cráneo—, OH 13 —mandíbula y fragmentos del cráneo— y OH 16 —fragmentos del cráneo— (Tobias, 1991c).

Teniendo en cuenta el aspecto grácil del cráneo, mandíbula y dientes de OH 7, en especial por comparación con OH 5, Louis Leakey, Phillip Tobias y John Napier (1964) propusieron incluir los nuevos hallazgos en el género *Homo* definiendo una nueva especie: *Homo habilis*. El espécimen OH 7 constituía el ejemplar-tipo; OH 13, OH 16, OH 6, OH 8 y OH 4 fueron indicados como paratipos. La caracterización del *Homo habilis* incluyó lo ya expuesto por Louis Leakey (1961a, 1961b) respecto del OH 7 en su descripción primera del espécimen, junto con el cálculo llevado a cabo por Tobias (1964) sobre la capacidad craneal y un estudio de Napier (1962) acerca de los huesos de la mano.

A los autores de la propuesta de *H. habilis* no les fue fácil imponer un punto de vista tan novedoso y alejado de lo que era la postura común a mediados del siglo xx.

La doctrina aceptada en esa época sostenía que entre los *Australopithecus africanus* y el hominino típico del Pleistoceno Medio,

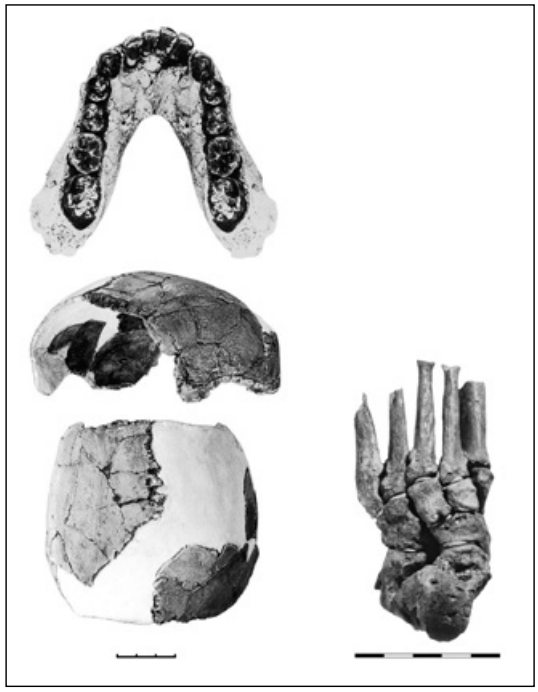


Figura 10.1 Izquierda: mandíbula y parietal OH 7. (Ilustración de Tobias, 2003). Derecha: pie OH 8. (Ilustración de Susman, 2008).

Homo erectus, no había suficiente distancia morfológica para colocar ningún otro taxón grácil más; se trataba de seres demasiado parecidos entre sí. Por otra parte, el género *Homo* se consideraba propio del Pleistoceno Medio y poseedor de una capacidad endocraneal más alta que la de los ejemplares hallados en Olduvai. En la polémica que siguió a la propuesta del *Homo habilis,* los rasgos morfológicos del nuevo taxón fueron criticados con severidad por algunos de los más ilustres paleontólogos del momento, con Le Gros Clark, Clark Howell, B. Campbell, Pilbeam, Simons y Robinson entre ellos.

Quizá puedan resumirse esas dudas mediante la carta enviada al editor de *Discovery* por Wilfred Le Gros Clark (1964) poco después de la propuesta del *Homo habilis*. En opinión de dicho autor, los fósiles descubier-

Caja 10.2 Phillip V. Tobias (1925-2012)

Phillip Tobias —en la foto, con el fósil de Taung en la mano— sucedió a Raymond Dart en la cátedra de la Universidad de Witwatersrand (Johannesburgo, Sudáfrica). En su colaboración con el matrimonio Leakey destacan sus trabajos en Olduvai, incluida la reconstrucción del ejemplar OH 5. Tobias (1992) se ha referido al descubrimiento del *Homo habilis* poniéndolo como ejemplo de un hallazgo prematuro, al estilo de las propuestas también tempranas de las leyes de Mendel, de la penicilina por parte de Fleming o, en el terreno de la arqueología, lo que supuso el tropezarse con las primeras herramientas de piedra encontradas por John Frere en 1797 en Hoxne, Suffolk, Inglaterra. Por lo que se refiere a la paleontología humana, Tobias (1992) mencionó el descubrimiento del niño de Taung. En este último caso, el testimonio de Tobias, por su estrecha relación académica y personal con Raymond Dart en la Universidad de Witwatersrand, tiene el valor añadido de ser una fuente de primera mano.

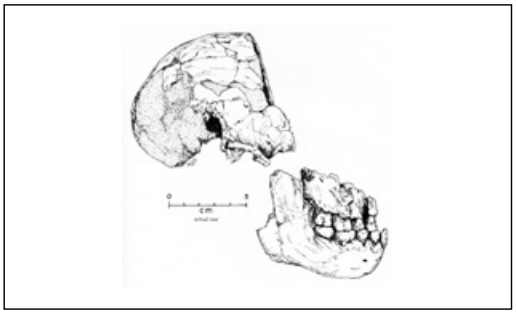


Figura 10.2 OH 13. (Ilustración de http://truthopia.wordpress.com/page/4/).

tos por Leakey en Olduvai eran demasiado parecidos a *Australopithecus* y bastante distintos de *Homo* como para plantear que su verdadero género pudiera ser el primero. De hecho, mediante un examen de las evidencias disponibles —con análisis cladísticos incluidos— Bernard Wood y Mark Collard (1999b) sostendrían algo parecido treinta y cinco años más tarde.

En los quince meses posteriores a la descripción de la nueva especie, los especímenes de *Homo habilis* fueron reclasificados por distintos autores como *Australopithecus africanus habilis, Australopithecus habilis, Homo erectus habilis* o *Homo erectus* (subespecie sin especificar) (Tobias, 1992). Es decir, de cualquiera de las posibles formas que existían sin tener que admitir el nuevo taxón tal y como había sido definido por Leakey, Tobias y Napier (1964).

De forma paradójica, la diversidad de las críticas a *H. habilis* suponen un buen argumento en favor de la necesidad del nuevo taxón. En contra del *Homo habilis* se esgrimían dos tipos de razones incompatibles en realidad entre sí: por una parte, que era demasiado parecido al *Homo erectus* y, por otra, que no era lo bastante similar a los especímenes de *Homo* aceptados sin discusión. ¿Cómo puede ser que autores de renombre y autoridad difiriesen en la apreciación de los nuevos fósiles tanto como para colocarlos ya fuese dentro de los australopitecos o de *Homo erectus*? La respuesta es obvia: porque los ejemplares gráciles del Lecho I de Olduvai mostraban una morfología intermedia, cuya adscripción en uno u otro linaje dependía de cómo se enfatizasen las semejanzas y las diferencias. Los ejemplares de Olduvai no podían ser colocados de forma inequívoca ni entre los homininos fósiles del Plioceno (*Australopithecus,* con las dos líneas grácil y robusta) ni con los del Pleistoceno Medio *(Homo*

Ann. Zool. Fennici 28:371–380
Helsinki 19 February 1992
ISSN 0003-455X
© 1992 Finnish Zoological Publishing Board

The species *Homo habilis*: example of a premature discovery

Phillip V. Tobias

Tobias, P. V., Palaeo-anthropology Research Unit, Department of Anatomy and Human Biology, University of the Witwatersrand, Johannesburg

Received 2 March 1990, accepted 25 April 1990

The meaning of prematurity in scientific discovery is addressed and examples are given of premature discoveries. The history of the early hominid *Homo habilis* is outlined, from its discovery in 1959 and its launch in 1964 to the general acceptance of the new species in the 1980s. It is shown that the history of this species distinguishes it as a premature discovery, whose acceptance was delayed until the tenets of the old paradigm had one by one been demolished or modified.

"… practically all of the epoch-making discoveries of new kinds of fossil hominids have been received with doubts and opposition from most contemporary anthropologists."

Björn Kurtén

1. Introduction

There are times in the history of science when the making of a new discovery or the advancement of a new hypothesis is followed by years of rejection, intellectual isolation and conceptual solitude before it gains acceptance. The degree of scepticism, even scorn, that may attend such notions, seems in keeping with the measure of their prematurity, while the amount of dissension seems to be in proportion to the margin of dissentience.

An early example is furnished by the remarkably prescient deduction of John Frere, in 1797, that some flint implements he had collected at Hoxne near Diss in Suffolk, England, were not only "fabricated and used by a people who had not the use of metals", but were to be referred "to a very remote period indeed, even beyond that of the present world". His hypothesis presaging the great antiquity of man was printed in *Archaeologia* of 1800. Then it was "forgotten by most people for sixty years" (Daniel 1981).

A second example of such a premature discovery was Gregor Mendel's revelation of the laws of inheritance. Though announced and published in 1865, they failed to gain recognition or appreciation until they were "re-discovered" and independently confirmed in 1900.

Figura 10.3 Primera página del artículo de Tobias (1992) en el que narraba el rechazo inicial generalizado a la propuesta de *Homo habilis*. Tobias incluyó una cita de Björn Kurtén, paleontólogo sueco, sobre el destino casi inevitable de cualquier nueva propuesta taxonómica relacionada con el linaje humano. Según Phillip Tobias (1992), el ataque más devastador al *Homo habilis* fue el de C. Loring Brace, Paul Mahler y Richard Rosen (1973).
Tras criticar las medidas dentales tanto del ejemplar tipo OH 7 como de los paratipos, Loring Brace *et al.* (1973) concluyeron que, puesto que el taxón *Homo habilis* carecía de espécimen tipo y de paratipos, constituía un taxón vacío, propuesto de forma inadecuada y, por tanto, merecedor de ser eliminado. Las críticas acerca de la condición del ejemplar-tipo de *H. habilis* no son cosa del pasado. Salvador Moyà-Solà y colaboradores (2008) han sostenido que la mano de OH 7 se ajusta mejor a la morfología de *P. boisei* que a la de *Homo.*

erectus). En consecuencia, la propuesta de Leakey y colaboradores tenía fundamento. Era necesaria una nueva especie, pero ¿del género *Homo*?

Por encima de cualquier otra consideración, la taxonomía suele tomar en cuenta la morfología de los especímenes a la hora de clasificarlos. De ahí que fuesen las descripciones morfológicas del espécimen tipo y de los paratipos las utilizadas por Leakey, Tobias y Napier (1964) para proponer el taxón *Homo habilis*. Sin embargo, con el tiempo se ha impuesto también una identificación distinta del género *Homo*. Está basada en un determinado tipo de conducta: la de la construcción de herramientas susceptibles de ser utilizadas en el carroñeo o la caza. Una conducta que implica la posesión de un cerebro lo bastante grande como para llevar a cabo las complejas operaciones cognitivas necesarias en esas tareas.

De hecho, los proponentes del nuevo taxón incluyeron en su artículo de 1964 la sugerencia de que *Homo habilis* era el auténtico responsable de la industria lítica de Olduvai, la cultura olduvaiense (que veremos en el capítulo 12), y el *Paranthropus,* tenido en un principio por el autor de los útiles del Lecho I del yacimiento, un mero intruso. *Homo* sería, así, el género que introdujo la estrategia adaptativa de la manipulación de instrumentos de piedra; *H. habilis,* su primer representante. Por ese motivo, siguiendo una sugerencia de Raymond Dart, la nueva especie fue bautizada así: *habilis* significa en latín «capaz, habilidoso, mentalmente desarrollado, vigoroso», como apuntaron los autores de la propuesta del taxón.

2. *Homo habilis*

2.1 Apomorfias de *Homo habilis*

Los rasgos anatómicos que caracterizan *Homo habilis* fueron indicados por los autores (Leakey, Tobias y Napier, 1964) de la siguiente forma:

Figura 10.4 Ejemplar OH 24. (Fotografía de http://www.msu.edu/~heslipst/contents/ANP440/habilis.htm).

Rasgos craneales y mandibulares

- Mandíbula y maxilar de menor tamaño que en *Australopithecus* pero equivalente en talla a los de *H. erectus* y *H. sapiens*.
- Tamaño cerebral mayor que en *Australopithecus* pero menor que en *H. erectus.*
- Marcas musculares entre leves y fuertes.
- Curvatura del parietal en el plano sagital que varía desde leve (i.e., propia de *Homo*) a moderada (es decir, de *Australopithecus*).
- Curvatura de ángulo relativamente abierto desde el sagital externo al occipital.
- Barbilla retraída, con ligero o nulo trígono del mentón.

Rasgos dentales

- Incisivos grandes respecto de *Australopithecus* y *Homo erectus.*
- Tamaño de los molares que solapa los rangos de *Australopithecus* y *Homo erectus.*
- Caninos grandes en comparación con los premolares.
- Premolares más estrechos que en *Australopithecus* y en el rango de *H. erectus.*
- Dientes estrechos en el sentido bucolingual y alargados en el sentido mesiodistal, en particular los premolares y molares de la mandíbula.

Postcraneales

- Clavículas parecidas a las de *H. sapiens.*
- Huesos de las manos con falanges terminales anchas, capitados y articulaciones metacarpofalangeales parecidas a las de *H. sapiens,* salvo el escafoide y el trapecio, las inserciones de los tendones flexores superficiales y la curvatura de las falanges.
- Huesos del pie parecidos a los de *H. sapiens* en cuanto a la fortaleza y sujeción del dedo gordo del pie, pero diferentes en la forma de la superficie troclear del talo y el tercer metatarsiano relativamente robusto.

Esos detalles pueden resumirse en una gracilidad mayor craneal, mandibular y postcraneal en comparación con los australopitecos, unida a la tendencia al aumento del tamaño craneal. Sin embargo, el aparato locomotor conserva ciertas plesiomorfias.

Veamos los ejemplares más notorios que forman parte del hipodigma de *Homo habilis*.

2.2 Ejemplares de *Homo habilis* de Olduvai

Tras ser nombrado *Homo habilis,* Olduvai suministró otros fósiles que fueron atribuidos —no sin dudas— al mismo taxón. Destacan entre ellos, por diversas razones, los especímenes OH 24, OH 62 y OH 65.

En octubre de 1968 Peter Nzube descubrió en la localidad DKE (Douglas Korongo East), la parte inferior del Lecho I de Olduvai, un cráneo parcial, fracturado y aplastado que recibió la denominación técnica de OH 24 (M. D. Leakey, 1969) (figura 10.4).

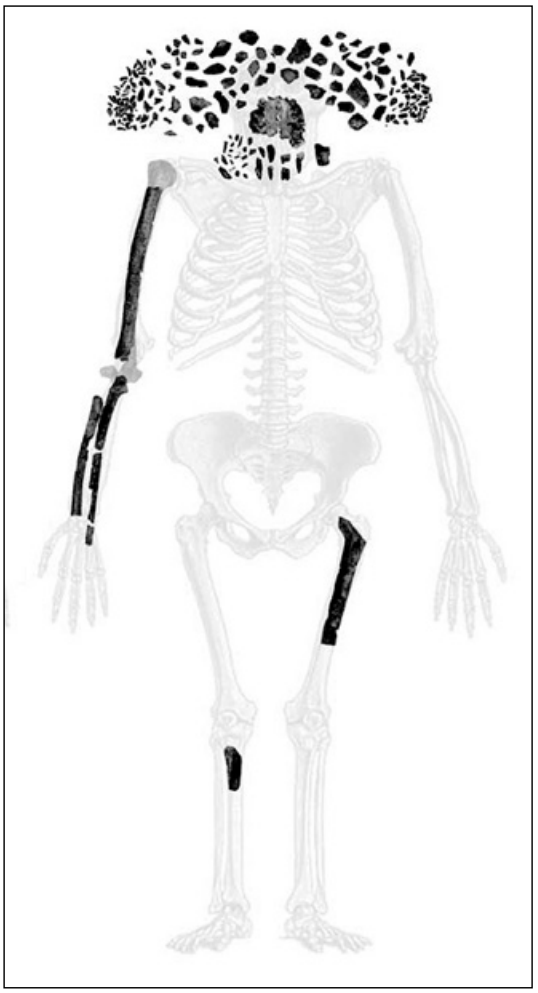


Figura 10.5 Dibujo de los fragmentos fósiles que forman el ejemplar OH 62 colocados sobre la silueta de AL 288-1, *A. afarensis.* Dibujo de Haeusler y McHenry (2004), modificado.

Caja 10.3 Twiggy

El ejemplar OH 24 se conoce también bajo el nombre popular de *Twiggy* a causa de un comentario jocoso de Phillip Tobias al ver el fósil: sólo Twiggy es tan plana (Tobias, 1991c, pp. 44-45). Twiggy era el nombre de guerra de una modelo británica de la década de 1960, famosa por su extrema delgadez. Mary Leakey (1969) relacionó el OH 24 con *Homo habilis* desde la primera comunicación del hallazgo del ejemplar. En su descripción, Mary y Louis Leakey y Ronald Clarke (1971) lo asignaron ya formalmente a una hembra de *Homo habilis*.

La capacidad craneal del OH 24 no es muy elevada, unos 600 cm^3, lo que hizo que se planteasen objeciones acerca de su pertenencia a *H. habilis*. Sin embargo, y como indicó Tobias (1991c) en su minucioso estudio del fósil, OH 24 puede tenerse por uno de los ejemplares más remarcables del taxón. Su perfil es semejante al de los *Australopithecus africanus* como Sts 5, StW 13 y MLD 6, con una proyección facial muy acusada, pero el paladar, que forma una arcada parabólica, difiere tanto de los *A. africanus* como de los *P. robustus* y el tamaño de sus molares (medido como la suma de sus superficies), aunque superior al del promedio de los *H. habilis* es inferior a los de *A. africanus, P. robustus* y no digamos ya *P. boisei* (Tobias, 1991c).

Tras las prevenciones iniciales, OH 24 parecía confirmar el taxón *H. habilis*. Los problemas de éste, sin embargo, no habían hecho sino empezar.

Un nuevo espécimen encontrado en 1986 por el equipo de Donald Johanson y colaboradores (1987) planteó más dudas sobre el taxón *Homo habilis*. El ejemplar fue hallado en Dik Dik Hill, Lecho I de Olduvai, cerca del yacimiento FLK del *Zinjanthropus*. Se componía de hasta 300 restos fragmentarios de la cara, paladar, cráneo y mandíbula, junto con un húmero completo y fragmentos del radio, el peroné, la tibia y el fémur de un individuo. El conjunto recibió la denominación técnica de OH 62 (figura 10.5).

Johanson y colaboradores (1987) clasificaron OH 62 dentro de la especie *Homo habilis,* pero esa adscripción plantea algunas dificultades. Para empezar, se trata de un individuo adulto de un tamaño muy pequeño, uno de los de menor talla entre todos los homininos. En la medida en que los ejemplares anteriores de *H. habilis* apenas permitían asociar elementos craneales y postcraneales, OH 62 supuso una oportunidad magnífica para integrar en un único individuo esos rasgos dispersos. Pero el resultado arrojó más sombras que luces. Con un tamaño tan modesto, OH 62 entraba en las medidas corporales de los australopitecos mucho más antiguos de Etiopía, los *A. afarensis*. Volveremos sobre esa cuestión más adelante.

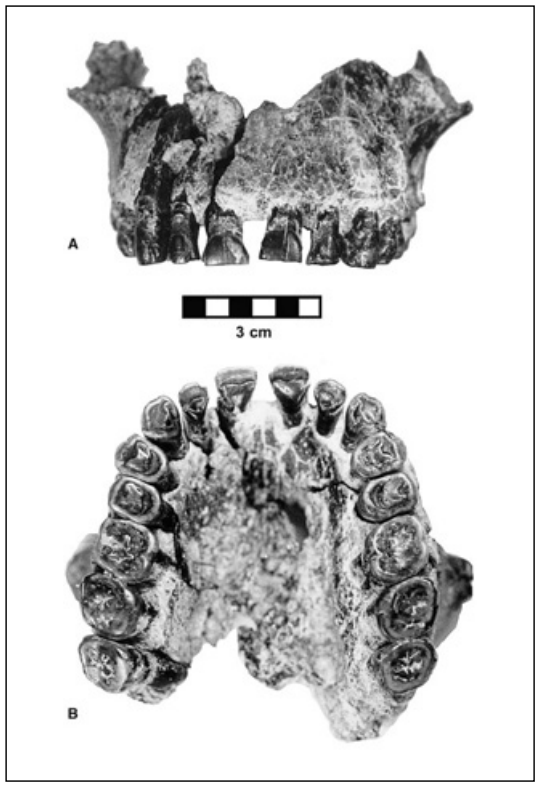


Figura 10.6 OH 65. Vista anterior (A) y palatal (B). (Ilustración de Blumenschine *et al.,* 2003).

Olduvai ha seguido suministrando ejemplares interesantes de *Homo habilis*. En 1995 se encontró un maxilar con su dentición completa y parte de la cara, OH 65, descrito por Robert Blumenschine y colaboradores en 2003 (véase figura 10.6). El ejemplar procedía de la trinchera 57 excavada por los autores; unos terrenos atribuidos en principio a la parte inferior del Lecho II. No obstante, los análisis estratigráficos y la datación posterior por el método $^{39}Ar/^{40}Ar$ situaron el nivel de OH 65 en el Lecho I, con una edad de 1,85 ± 0,002 m.a.

Como indicaron Blumenschine y colaboradores (2003) en su descripción del espécimen, el perfil ortognático —de mandíbula no proyectada— de OH 65 recuerda a *Paranthropus*. Pero la región nasal inferior, en concreto el clivus naso-alveolar, se aparta clara-

mente de los australopitecinos robustos. En opinión de Blumenschine *et al.* (2003), aunque el ejemplar mantiene afinidades claras con OH 7, a lo que se acerca más es a ciertos ejemplares aparecidos en el yacimiento de Koobi Fora (Kenia), como el KNM-ER 1470. Vayamos con ellos.

2.3 Ejemplares de *Homo habilis* de Turkana

La propuesta de *Homo habilis* basada en los especímenes olduvaienses fue recibida, como hemos visto, con bastantes críticas. De hecho, no comenzó a ser aceptada de manera general hasta que se les fueron añadiendo ejemplares parecidos procedentes de otros yacimientos de África del este (Tobias, 1992). Fue sobre todo el de Koobi Fora, en la orilla oriental del lago Turkana (Kenia), el que suministró un mayor número de homininos equiparables a los gráciles de Olduvai (y, por cierto, tanto fósiles semejantes al *Zinjanthropus* que hemos descrito en el capítulo 9 como artefactos de aspecto muy antiguo sobre los que volveremos en el capítulo 12). Los especímenes de *Homo habilis* hallados en Koobi Fora no sólo permitieron conocer mejor las características de *Homo habilis* sino que, al ser más antiguos que los de Tanzania, extendieron hacia atrás en el tiempo la presencia del taxón.

En 1968 el equipo liderado por Richard Leakey, que comenzó sus trabajos ese mismo año, obtuvo los ejemplares robustos de los que hemos hablado en el capítulo 9 junto con diversos fragmentos mandibulares y un cráneo, muy fragmentario, del que sólo se conservaban los parietales y la región baso-occipital (*FS*-210). Richard Leakey (1970) apuntó que el cráneo pertenecía a un hominino grácil, aunque sin precisar su especie.

En 1973, procedentes también de Koobi Fora, se describieron entre otros ejemplares gráciles un cráneo, KNM-ER 1470, un fémur derecho, KNM-ER 1472 y un fragmento proximal de un segundo fémur derecho, KNM-ER 1475 (R. E. F. Leakey, 1973a; 1973b; 1974; R. E. F. Leakey y Wood, 1973). Los hallazgos tuvieron lugar algo por debajo de la toba KBS cuya datación, como ya hemos comentado (capítulo 6), dio lugar a una notable controversia.

2.3.1 El ejemplar KNM-ER 1470

De todos los ejemplares de Koobi Fora mencionados, el cráneo KNM-ER 1470 es el que ha llamado más la atención.

El fósil fue descubierto en el área 131 por Bernard Ngeneo, ayudante de Richard Leakey, quien se dio cuenta de la presencia de un gran número de huesos fragmentados en la pendiente de una garganta de erosión. Se recogieron hasta 150 porciones en una superficie de 20×20 m^2 (R. E. F. Leakey, 1973a). Tras la reconstrucción, muy laboriosa, apareció un cráneo al que le faltaba la mayor parte de la base, las coronas dentales y parte de la cara (véase figura 10.7).

La capacidad craneal del ejemplar resultó ser alta: entre 770 y 775 cm^3; los arcos supraciliares, poco salientes, y la cara, larga y plana, sin apenas prognatismo subnasal (Walker, 1981). Todos esos rasgos se consideraron avanzados frente a los australopitecinos grá-

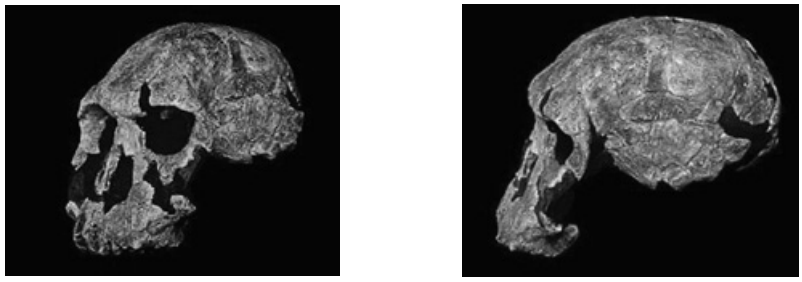


Figura 10.7 Ejemplar KNM-ER 1470. Izquierda, visión frontal; derecha, visión lateral.

Caja 10.4 Condición taxonómica de KNM-ER 1470

En su momento se acusó a Leakey de no atreverse a dar el paso lógico de incluir el 1470 en la especie de *Homo habilis* o, de lo contrario, definir una nueva especie. Se puede pensar que la controversia de aquellos años respecto de *Homo habilis* habría sido la causa. Sin embargo, Roger Lewin (1987), a partir de una entrevista con Richard Leakey, explicó que éste no había prestado atención a las discusiones acerca del sentido de *Homo habilis* y que, por tanto, poco podía afectarle la polémica. Según parece, fue la falta de precisión al definir el holotipo y los paratipos de *Homo habilis* la que llevó a Richard Leakey a proponer la clasificación de *Homo* sp. indet. para el KNM-ER 1470. Aunque, como él mismo reconoce, el ejemplar acabó asignándose por defecto a *Homo habilis* (véase Lewin, 1987). Es probable que las dificultades para obtener una edad correcta de la toba KBS contribuyesen a alejar el fósil de los de Olduvai. Como veremos más adelante, hay autores que prefieren colocar el KNM-ER 1470 en otra especie, *Homo rudolfensis*. *Homo rudolfensis* es el taxón que suele proponerse para incluir a los ejemplares con mayor capacidad craneal dentro de la muestra amplia de *Homo habilis*. La pertinencia de mantener una única especie *Homo habilis* o dos, *H. habilis* y *H. rudolfensis,* será tratada en el capítulo siguiente.

ciles e incluso al *Homo habilis* descrito en Olduvai. Los alvéolos de los dientes indicaban unos incisivos y caninos anchos, es decir, más grandes que los de *Australopithecus* pero también superiores en tamaño a los de los *H. habilis,* es decir, relativamente más cercanos a los de *Paranthropus*. Sin embargo, el aspecto general del cráneo no mostraba ninguna de las estructuras robustas derivadas que se encuentran en los australopitecinos robustos. Dicho en otras palabras, el ejemplar 1470 resultaba ser un hominino muy antiguo con apomorfias peculiares.

Richard Leakey (1973a) descartó de inmediato que KNM-ER 1470 fuese un australopiteco. Tampoco cuadraba morfológicamente con el *Homo erectus,* cuyos especímenes conocidos tenían, por otra parte, una edad menor que la atribuida al 1470. Por lo que respecta al *Homo habilis* de Olduvai, al ser posterior a la edad atribuida en principio al 1470 y contar con una capacidad craneal inferior, Richard Leakey lo desechó como posible taxón para su espécimen, decidiendo por fin clasificar el KNM-ER 1470 como *Homo* sp. indet., es decir, un ejemplar del género *Homo* sin mayores precisiones (véase caja 10.4).

2.3.2 El ejemplar KNM-ER 1813

Las diferencias en la muestra de homininos gráciles del Plioceno de Koobi Fora respecto de los ejemplares de Olduvai produjeron dos reacciones opuestas. Por un lado, los hallazgos de Turkana apoyaron la pertinencia del taxón *Homo habilis*. Pero también contribuyeron a complicar el panorama de esa especie, confirmando algunas de las dudas que se habían planteado al aparecer los fósiles de Tanzania.

Veamos el porqué de las complicaciones.

El ejemplar KNM-ER 1813, hallado en 1973 por Kamoya Kimeu en el Upper Burgi Member (R. E. F. Leakey, 1974), tiene la misma forma craneal de KNM-ER 1470 y una edad algo menor —entre 1,8 y 1,9 m.a.—, pero su cráneo es pequeño pese a correspon-

Caja 10.5 ¿Es OH 13 un *Homo erectus*?

Pese a la relación entre OH 13 y *Homo erectus* indicada inicialmente por Phillip Tobias (Tobias y Von Koegniswald, 1964), cabe recordar que Tobias, junto con Leakey y Napier, incluyeron OH 13 como paratipo de *Homo habilis* (Leakey, Tobias y Napier, 1964).

der a un adulto con su tercer molar desarrollado (R. E. F. Leakey, 1974). De ahí que el espécimen recibiese en ocasiones la consideración de *Australopithecus africanus* (Walker y Leakey, 1978, por ejemplo). Sin embargo, existe una gran semejanza entre KNM-ER 1813 y otro ejemplar de Olduvai, OH 13 (subadulto), en la práctica totalidad de los caracteres comunes conservados (Walker, 1981).

El torus supraorbital arqueado y redondeado y los indicios de un torus transversal acercan KNM-ER 1813 a los posteriores *Homo erectus;* una proximidad que, de hecho, se ha mantenido también respecto de OH 13 (Tobias y Von Koegniswald, 1964; Brace, 1973).

No obstante, otros rasgos indican una condición primitiva: la morfología facial, la forma y tamaño del parietal, la mandíbula anterior y la dentición pequeña relacionan KNM-ER 1813 con los australopitecinos grráciles (Blumenschine *et al.,* 2003). Con cerca de 510 cm^3 de capacidad craneal (o incluso menos, si la interpretación de Glenn Conroy y colaboradores, 1998, es correcta), el ejemplar se encuentra por debajo de todos los *Homo habilis* de Olduvai y sólo un poco por encima del rango de los *Australopithecus afarensis*.

El contraste con el KNM-ER 1470 es notorio, pero ¿a qué se deben las diferencias? ¿Cabe incluir ambos ejemplares en la misma especie?

El cráneo con mandíbula KNM-ER 1805 de Koobi Fora ofrece parecidas dudas. Descubierto por Paul Abell en 1973 en el Upper Burgi Member, tiene una edad similar a la de KNM-ER 1813 (Leakey, 1974). Se trata de un individuo adulto, con el tercer molar desarrollado. El cráneo tiene un indicio de cresta occipital que lo acerca a *Paranthropus,* pero la dentición es muy pequeña para poder ser considerado un australopiteco robusto. La capacidad craneal es de cerca de 600 cm^3.

KNM-ER 1805 ha sido asignado a varias especies. Fue incluido como paratipo de *Homo ergaster* (Groves y Mazák, 1975; véase capítulo 14) pero tanto la capacidad craneal como el prognatismo y la presencia de la cresta convierten en difícil su clasificación. F. Clark Howell (1978) y Milford Wolpoff (1984) lo consideraron *Homo erectus;* William Kimbel, Tim White y Donald Johanson (1984), *H. habilis*. Andrew Chamberlain y Bernard Wood (1987) prefirieron dejarlo en *Homo* sp., aunque en el estudio de la muestra craneal de Koobi Fora realizado por Bernard Wood (1991) quedó adscrito a *Homo habilis*.

El ejemplar KNM-ER 3735, un esqueleto parcial perteneciente a la parte superior del Miembro Upper Burgi, con una edad de 1,91-1,88 m.a., fue hallado por Richard Leakey y Alan Walker (1985) y descrito en profundidad por Richard Leakey y colaboradores (1989). Los autores situaron el espécimen en *Homo habilis*. Pero sus características, en particular su tamaño muy pequeño, plantearon problemas para interpretar la homogeneidad del taxón, tal y como había sucedido con el OH 62. Esas dificultades serán comentadas en el capítulo 11.

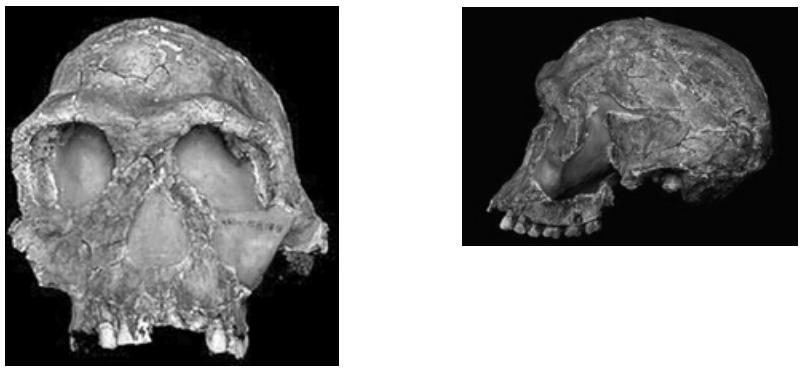


Figura 10.8 KNM-ER 1813 en vista frontal (izquierda) y lateral (derecha). (Ilustraciones de http://www.mnh.si.edu/anthro/humanorigins/ha/ER1813.html).

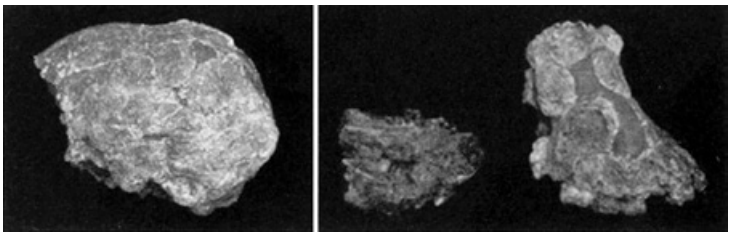
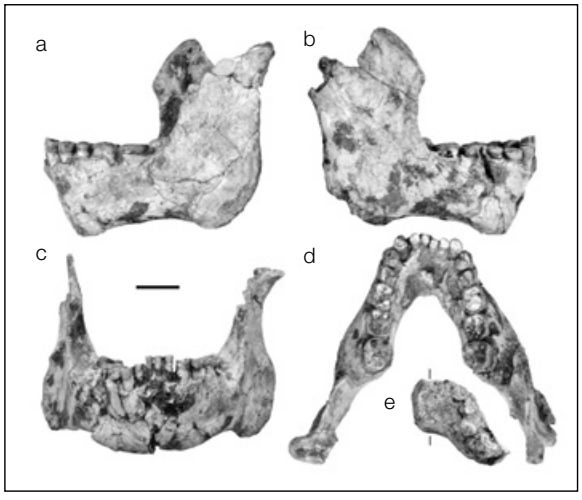


Figura 10.9 Ejemplar KNM-ER 1805. Izquierda: cráneo parcial. Derecha: mandíbula parcial. (Fotografías de http://www.mnh.si.edu/anthro/humanorigins/ha/ER1805.html).

Los últimos hallazgos de homininos que se han realizado en Koobi Fora hasta el momento corresponden a los fósiles descritos por Meave Leakey y colaboradores (2012). La cara bastante bien conservada KNM-ER 62000, con el maxilar, algunos dientes, los huesos palatales y el cigomático derecho, pertenece a un ejemplar juvenil casi adulto —el molar superior tercero, presente en el fósil, no había erupcionado aún— con una edad geológica de 1,95-1,91 m.a., procedente del área 131. Una mandíbula, KNM-ER 60000 del área 105 y un fragmento mandibular, KNM-ER 62003 del área 130, son más modernos pero todos los ejemplares se encontraron por debajo de la toba KBS.

El tamaño de KNM-ER 62000 se asemeja al del ejemplar 1813 de mismo yacimiento. Los dientes son pequeños y la morfología facial queda cerca, por la ausencia de prognatismo subnasal, de KNM-ER 1470.



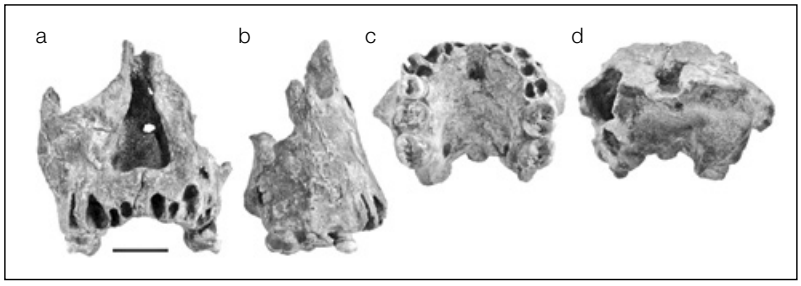


Figura 10.10 Abajo: cara KNM-ER 62000 en vistas (a) anterior, (b) lateral derecha, (c) inferior, (d) superior. Arriba: mandíbula KNM-ER 60000 en vistas (a) lateral izquierda, (b) lateral derecha, (c) frontal, (d) superior y (e) fragmento mandibular KNM-ER 62003. (Ilustraciones de M. G. Leakey *et al.,* 2012). Barra de escala: 3 cm.

Caja 10.6 ¿Pertenece a *Homo* el *H. habilis*?

Bernard Wood y Mark Collard (1999b), en un estudio dedicado precisamente al sentido del género *Homo,* reconocieron que la mayoría de los autores aceptan que los restos de Olduvai corresponden a una sola especie de *H. habilis* muy variable. No obstante, optaron por excluir ésta del género *Homo*. Examinaremos esa solución taxonómica en el capítulo 11. Es interesante la distinción que hicieron Wood y Collard (1999b) entre el diagnóstico de los primeros miembros de *Homo* obtenido por comparación morfológica y por medios cladísticos. Pone muy bien de manifiesto las dificultades que existen para establecer una adecuada taxonomía de los homininos antiguos.

2.4 Variación morfológica dentro de *Homo habilis*

El extenso estudio monográfico de Tobias (1991c) sobre los restos de *H. habilis* de Olduvai sostuvo que no existe motivo alguno para corregir la propuesta hecha en 1964 de una sola especie de *H. habilis*. Pero a medida que fueron incorporándose al hipodigma de *Homo habilis* más ejemplares procedentes de otras zonas fosilíferas, el problema de la diversidad de la muestra aumentó dando lugar a opiniones encontradas acerca de cómo cabe interpretar las diferencias morfológicas. Como dijo Bernard Wood (1992b), mientras algunos autores parecían aceptar sin problemas el rango de la variación atribuida a la especie, otros consideraban que era excesiva.

Sumando las muestras de *Homo habilis* de Olduvai y de Koobi Fora aparecen al menos dos tipos distintos de morfología. Por un lado, encontramos ejemplares con capacidad craneal relativamente alta —superior de forma clara a la de cualquier *Australopithecus*— como es el caso de KNM-ER 1470 y de numerosos otros especímenes (véase tabla 10.1). Frente a ellos, están los ejemplares con cráneo de menor volumen, como OH 13 y KNM-ER 1813; una característica que —junto con otras, como los dientes pequeños— los aproxima a los australopitecinos grráciles (véase tabla 10.1). Para distinguir uno y otro grupo, llamaremos a los ejemplares de tamaño craneal modesto *Homo habilis* sensu stricto —ya que el taxón se definió con arreglo a ellos—, reservando el nombre de *Homo habilis* sensu lato para dar cabida a los fósiles de cráneo de mayor volumen.

En el capítulo 11 plantearemos la discusión acerca de las posibles especies que abarca la muestra de *Homo habilis* sensu lato. Allí abordaremos también un aspecto que hemos dejado de momento de lado: el de la locomoción de *Homo habilis,* relacionada con sus rasgos postcraneales.

2.5 Otros ejemplares asignados a *Homo*

Al margen de Olduvai y Koobi Fora, otros yacimientos de África del este han contribuido a ampliar el hipodigma de *Homo habilis,* aunque no por ello han despejado las dudas existentes. Así sucede con el cráneo fragmen-

Caja 10.7 Razones para apartar *H. habilis* del género *Homo*

No sólo es cuestión de tamaño craneal; los *Homo habilis* sensu stricto tienen una dentición más pequeña que los *H. habilis* sensu lato. Conviene aclarar que, en términos formales, *Homo habilis* sensu lato debería incluir la muestra completa, es decir, también los ejemplares considerados como *H. habilis* sensu stricto. Sin embargo, bajo *H. habilis* sensu lato es común referirse sólo a los fósiles que no entran en *Homo habilis* sensu stricto. Así sucede en la tabla 10.1 y así haremos en adelante, salvo cuando nos refiramos al conjunto de todos los especímenes —en cuyo caso, y para evitar confusiones, utilizaremos de manera preferente la expresión, «muestra completa». Respecto de *Homo erectus* sucederá lo mismo cuando distingamos entre *H. erectus* sensu stricto y sensu lato.

Tabla 10.1 Ejemplares de *Homo habilis* sensu stricto y sensu lato de Olduvai y Koobi Fora (según Wood, 1992c). Bernard Wood utilizó el taxón *Homo rudolfensis* para incluir los especímenes que figuran en esta tabla como *H. habilis* sensu lato. El ejemplar OH 65 descubierto con posterioridad (Blumenschine *et al.,* 2003), que no aparece en la tabla, tiene características tanto de *Homo habilis* sensu stricto como de sensu lato. Tampoco aparecen en la tabla los últimos hallazgos de Koobi Fora, KNM-ER 60000, 62000 y 62003

Localidad	*Taxón*	*Ejemplares*
Olduvai	*H. habilis* sensu stricto	OH 4, 6, 8, 10, 13-16, 21, 24, 27, 35, 37, 39-45, 48-50. 52, 62
Koobi Fora	*H. habilis* sensu stricto	KNM-ER 1478, 1501, 1502, 1805, 1813, 3735
	H. habilis sensu lato	KNM-ER 813, 819, 1470, 1472, 1481-1483, 1590, 1801, 1802, 3732

tario L.894-1 de la Formación Shungura en Omo (Etiopía), que procede la parte superior de la localidad G y cuenta, por tanto, con cerca de 2 m.a. (capítulo 6). El ejemplar fue clasificado por Noel Boaz y F. Clark Howell (1977) como *Homo habilis* o bien *Homo modjokertensis* —hoy *Homo erectus,* véase capítulo 13— por sus semejanzas con los especímenes OH 24, OH 13 y Sangiran 4.

La mandíbula parcial HCRP UR 501 descubierta en el yacimiento de Uraha, localidad 3A (distrito de Karonga, Malawi) (Schrenk *et al.,* 1993) (véase figura 10.11), amplió el rango geográfico de *Homo* hasta el extremo meridional del Rift, el corredor de Chiwondo donde, a partir de 1963, habían sido hallados útiles de piedra de tradición olduvaiense (Clark, 1995) (véase cap. 12). UR 501 también supone uno de los ejemplares más antiguos de que se dispone. Con una edad atribuida de entre 2,5 y 2,3 m.a. (véase capítulo 8), el espécimen fue clasificado por Timothy Bromage *et al.* (1995) como *Homo rudolfensis*. Los autores sostuvieron que, en virtud de su antigüedad y su morfología, UR 501 constituía una prueba a favor de la presencia en el entorno de los 2,5 m.a. de la cladogénesis que dio lugar a *Homo.* Un nuevo ejemplar de Chiwondo, HCRP RC 911, fragmento mandibular procedente del yacimiento de Malema, muy cerca de Uraha, fue clasificado como *Paranthropus boisei* (Sandrock, 1999).

La edad de las Chiwondo Beds y, por ende, de HCRP UR 501 fue puesta en duda por Alan Deino y Andrew Hill (2002) (véase capítulo 8). No obstante, la crítica más detallada no se refiere a la edad de los distintos horizontes estratigráficos de Chiwondo sino a la atribución del fósil a la unidad sedimentaria. Robyn Pickering y colaboradores (2011) indicaron que el espécimen, hallado en superficie con una matriz calcárea que contenía un agente de cimentación férrico sobre la mitad derecha del fósil, fue relacionado con la unidad 3A porque corresponde a ésta un paleosuelo calcimórfico ferruginoso. Pero Pickering *et al.* (2011) sostuvieron que el mismo paleosuelo es el de la unidad 3B, datada en 2,0/1,5 m.a., por lo que la mandíbula UR 501 podría tener esa edad. De ser así, el ejemplar continuaría indicando la presencia de *Homo habilis* en un enclave tan meridional pero no podría ser considerado ya como uno de los especímenes más antiguos del taxón. Pickering *et al.* (2011) también criticaron la com-

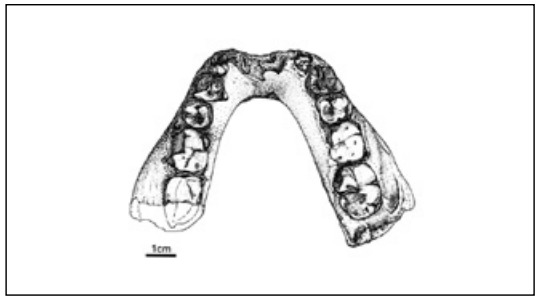


Figura 10.11 Ejemplar HCRP UR 501. Dibujo de Schrenk *et al.* (1993).

paración faunística que había llevado a la datación de la unidad 3A.

El fósil A.L. 666-1 de Etiopía es un ejemplar de una antigüedad notable obtenida mediante una datación muy precisa, con características que pueden relacionarse con *Homo* y presencia asociada de artefactos líticos.

El 2 de noviembre de 1994, durante el examen de un área inexplorada de la parte superior del Miembro Kada Hadar, Ali Yesuf y Maumin Allahendu, miembros del equipo de investigación dirigido por William Kimbel, descubrieron un maxilar superior casi completo, A.L. 666-1 (Kimbel *et al.,* 1996). El ejemplar se encontraba fragmentado en dos partes a lo largo de la sutura intermaxilar, y le faltaban algunos dientes, pero contenía parte de la zona subnasal. También aparecieron en el mismo horizonte 20 herramientas de piedra de la tradición olduvaiense. El afloramiento del que procede A.L. 666-1 se encuentra inmediatamente por debajo de la capa de cenizas BKT-3, datada con el método $^{39}Ar/^{40}Ar$ en 2,33 ± 0,07 m.a., y ésa es la edad atribuida por el equipo de Kimbel (Kimbel *et al.,* 1996) al ejemplar y las herramientas asociadas.

La morfología de A.L. 666-1 (véase figura 10.12) se separa, de acuerdo con el estudio hecho por William Kimbel y colaboradores (1996), tanto de la de *A. afarensis* de Hadar como de cualquier otro *Australopithecus,* y relaciona al ejemplar con el género *Homo*. Esa atribución vendría justificada por el prognatismo subnasal moderado, el paladar relativamente ancho, el perfil cuadrado del maxilar anterior, la corona dental estrecha del primer molar y la forma «romboidal» del segundo molar. En qué especie en concreto de *Homo* debería clasificarse A.L. 666-1 es un asunto más complejo porque esos rasgos que acercan el ejemplar a *Homo* son derivados pero a la vez los comparten las distintas especies de todo el género (suponen rasgos sinapomórficos). En su estudio, Kimbel *et al.* (1996) indicaron que la morfología del espécimen lo acercaba al *H. habilis* de Olduvai, así que *Homo* aff *habilis* sería la adscripción adecuada. En el análisis sistemático del maxilar publicado más tarde, William Kimbel *et al.* (1997) mantuvieron esa misma asignación taxonómica.

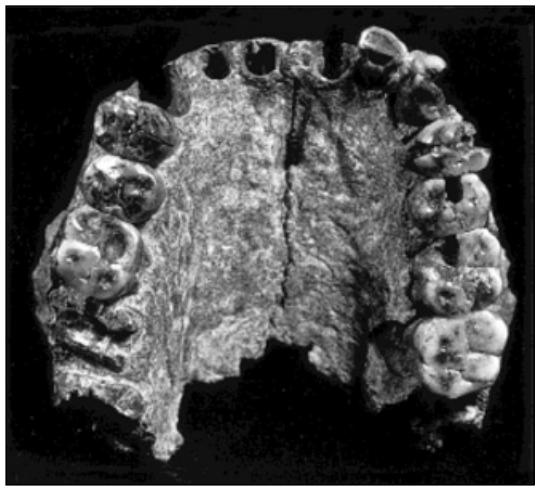


Figura 10.12 Ejemplar A.L. 666-1 (Kimbel *et al.,* 1997).

Robyn Pickering y colaboradores (2011) descalificaron la interpretación de A.L. 666-1 como un *Homo habilis* muy antiguo, expresando dudas acerca del carácter de los rasgos considerados por Kimbel *et al.* (1997). Para Pickering y colaboradores, algunos de esos caracteres estarían también presentes en *Australopithecus,* mientras que otros no formarían parte de todos los ejemplares de *Homo habilis*. Sin embargo, la crítica es en nuestra opinión excesiva. El hipodigma de *Homo habilis* muestra, como hemos dicho, una gran variabilidad —tanta como para que se haya sugerido dividir el taxón en dos especies—, así que cabe esperar la presencia de rasgos que no se encuentran en todos los ejemplares. Por añadidura, el hecho de que de los diez caracteres apomórficos indicados por Kimbel *et al.* (1997) haya algunos que quepa considerar como plesiomorfias no descalifica la condición del resto. Una sola apomorfia sirve para indicar la presencia de un nuevo taxón. El hecho de que A.L. 666-1 no sea un *Homo habilis* pero sí un *Homo* muy antiguo cuya adscripción precisa sea dudosa porque, como hemos dicho, los rasgos derivados que muestra son sinapomórficos, continúa sus-

tentando la presencia en el entorno de los 2,33 m.a. del género *Homo*. Sin olvidar las herramientas asociadas al ejemplar, asunto que se discutirá en el capítulo 12.

Tanto A.L. 666-1 de Hadar como UR 501 de Malawi, por su edad y por la presencia de útiles en ambos casos, son indicios oportunos en favor de la aparición del género relacionada con una cladogénesis hace 2,5 m.a. En el mismo sentido habla el ejemplar KNM-WT 42718, un molar juvenil hallado en 2002 en el yacimiento Lokalelei 1a (Formación Nachukui, West Turkana) (Prat *et al.,* 2005) y atribuido a *Homo*. La edad de 2,34 m.a. de Lokalelei 1a fue obtenida por correlación con la toba F-1 de la formación Shungura. Una vez más, Pickering *et al.* (2011) dudaron de las pruebas que sitúan KNM-WT 42718 como un *Homo habilis* muy antiguo, criticando en esta ocasión el análisis discriminante hecho por Sandrine Prat y colaboradores (2005). Obra en favor de la crítica el que se trate de un diente aislado; por la misma razón no entraremos aquí en otros fósiles de ese estilo procedentes de la Formación Shungura (Omo, Etiopía) (Howell *et al.,* 1987; Suwa, White y Howell, 1996) y la Formación Nachukui (West Turkana, Kenia) (Prat *et al.,* 2005), atribuidos todos ellos a *Homo habilis*.

Mención aparte merece el hueso temporal KNM-BC 1, del yacimiento BPRP#2 de la Formación Chemeron de las colinas Tugen, en el distrito del Lago Baringo (Kenia) (Martyn, 1967). Clasificado inicialmente como un hominino de género y especie indeterminados (Tobias, 1967c) a causa de lo ambiguo de sus caracteres, fue adscrito a *Homo* por Andrew Hill y colaboradores (1992) más tarde. Una década después, mediante un análisis anatómico detallado, Richard Sherwood *et al.* (2002) confirmaron su pertenencia al género *Homo*. El temporal de Chemeron fue datado en 2,43 ± 0,02 m.a. mediante radiometría ($^{39}Ar/^{40}Ar$) por Hill *et al.* (1992). Un estudio más detallado con la misma técnica situó el fósil entre 2,456 ± 0,006 y 2,393 ± 0,013 m.a. (Deino y Hill, 2002), hecho que lo convierte en el ejemplar de *Homo* más antiguo de que se dispone hoy datado con una fiabilidad aceptable. Confirma la edad de cerca de 2,5 m.a. para la aparición del género. Pickering *et al.* (2011) consideraron, sin embargo, que la procedencia del ejemplar no se ha documentado de manera correcta y, por tanto, su edad es imprecisa.

2.6 ¿*Homo habilis* en Sudáfrica?

Varios ejemplares sudafricanos han sido incluidos en *Homo habilis* con no pocas discrepancias acerca de lo acertado de esa operación taxonómica; en particular el cráneo StW 53 del Miembro 5A de Sterkfontein, aunque hay otros ejemplos, entre los que SK 847 y Sts 19 son los más notorios.

2.6.1 Los especímenes StW 53 y SK 847

Procedente del Miembro M5a de Sterkfontein, con una edad por tanto algo inferior a 2 m.a. (capítulo 6) y hallado en 1976, StW 53 fue clasificado —tentativamente— como *Homo habilis* por Alan Hughes y Phillip Tobias (1977). Tras una nueva reconstrucción del ejemplar y un estudio detallado, Darren Curnoe y Phillip Tobias (2006) decidieron mantenerlo en esa especie.

Curnoe y Tobias (2006) llevaron a cabo una comparación de los rasgos craneales, faciales, mandibulares y dentales del ejemplar con el fin de poder asignarle género y especie. Por lo que respecta al género, los autores sostuvieron que se trataba, sin duda, de *Homo*. Pese a que el tamaño de las coronas de los molares coincidía con el de *A. africanus,* el número de las raíces dentales no era el mismo en éste y StW 53. Respecto de la especie, Curnoe y Tobias (2006) indicaron los numerosos rasgos del neurocráneo, viscerocráneo y dentición que StW 53 compartía con *H. habilis*. Cuatro caracteres acercaban el espécimen a *Homo sapiens:* pared larga del mastoideo, presencia de un tubérculo malar, expansión de la corona del canino inferior y corona del segundo molar inferior alargada en el senti-

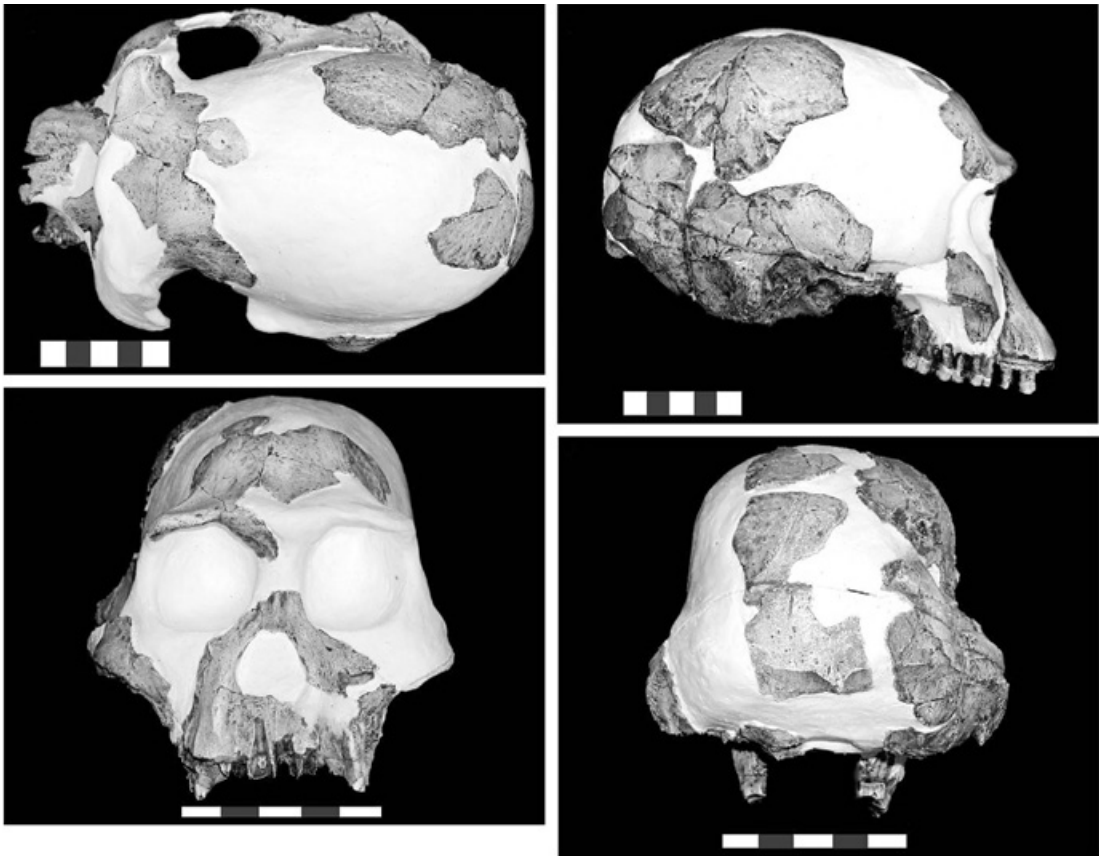


Figura 10.13 Cráneo StW 53, tras la reconstrucción de Curnoe y Tobias (2006). Vistas superior, lateral, frontal y posterior. Barras de escala: 5 cm. Fuente: Curnoe y Tobias (2006).

do mesiodistal. Pero el alto número de rasgos distintos a los de *H. sapiens* llevaron a que Curnoe y Tobias (2006) optasen por mantener StW 53 en *H. habilis,* no sin reconocer que aún no se había dicho la última palabra a tal respecto. En relación con el ejemplar de SK 847 —del Miembro 1 de Swartkrans—, atribuido por lo general a *H. erectus* (Clarke, Howell y Brain, 1970, entre otros) pero también a *Homo habilis* (Howell, 1978), Curnoe y Tobias (2006) concluyeron que su mejor clasificación es esta última: *Homo habilis.*

Ambos ejemplares, StW 53 y SK 847, fueron sometidos a un análisis estadístico —distancia euclídea de medidas lineales entre pares de cráneos de las muestras comparadas— por Frederick Grine, W. L. Jungers y J. Schultz (1996) frente a otros cráneos atribuidos a *Homo habilis* (OH 24, KNM-ER 1470, KNM-ER 1813), *Homo erectus* (KNM-ER 3733 y KNM-WT 15000), tres *Paranthropus* y muestras amplias de *Homo sapiens, Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*. La conclusión del estudio fue que StW 53 y SK 847 pueden representar una especie de *Homo* distinta a las procedentes de África del este que fueron incluidas en la muestra. Por su parte, el análisis cladístico de Heather Smith y Frederick Grine (2008) sobre los homininos de Sterkfontein y Swartkrans se manifestó contrario a la pertenencia a *Homo habilis* de SK 847 y StW 53. Ya hemos advertido, no obstante, que los cladogramas dependen por completo de operaciones como selección de rasgos, asignación

de ejemplares a taxa y elección de especie que introducen sesgos apriorísticos difíciles de evitar —aunque tampoco los análisis estadísticos están libres de problemas—. Kathleen Kuman y Ron J. Clarke (2000) se mostraron partidarios de atribuir el cráneo StW 53 a *Australopithecus* por razones que tienen que ver con la morfología del ejemplar: tamaño y forma craneal, dentición, esqueleto nasal.

2.6.2 Los ejemplares Sts 19 y StW 151

Sts 19, un basicráneo procedente del Miembro 4 de Sterkfontein, quedó asignado a *Homo* en la tesis doctoral de Ron Clarke (1977) y fue clasificado como *H. habilis* por William Kimbel y Yoel Rak (1993). Sin embargo, el análisis morfológico comparado de James Ahern (1998) consideró que el ejemplar entra en la variación intraespecífica de *A. africanus,* taxón que no incrementa su variabilidad por el hecho de incluir a Sts 19 en él.

Una serie de dientes y fragmentos maxilares que fueron reconstruidos como una mandíbula juvenil componen el ejemplar StW 151 de Sterkfontein (Moggi-Cecchi, Tobias y Beynon, 1998), procedente de un depósito aislado al que Herries y Shaw (2011) concedieron una edad de menos de 1,8 m.a. Jacopo Moggi-Cecchi *et al.* (1998) sostuvieron que sus rasgos alejan el ejemplar de la muestra de *A. africanus* de Sterkfontein. Robyn Pickering *et al.* (2011) disintieron de esa apreciación, considerando que *A. africanus* es el taxón al que más se acomoda StW 151.

3. *Homo gautengensis*

Frederick Grine, William Jungers y J. Schultz (1996) se propusieron clarificar mediante un análisis cuantitativo basado en el método de randomización y distancia estadística a cabo por las relaciones fenéticas existentes entre los distintos ejemplares de *Homo* de África del este y Sudáfrica. Los autores tomaron como referencia externa 44 humanos actuales, 50 *Pan troglodytes* y 50 *Gorilla gorilla*. La principal conclusión que alcanzaron Grine, Jungers y Schultz (1996), al margen de confirmar la clara diferencia existente entre *Homo habilis* sensu lato y *Homo erectus/ergaster* fue la de constatar la existencia de tres grupos diferentes dentro de la muestra amplia de *Homo habilis* que, en el estudio de Grine *et al.* (1996), incluyó los ejemplares StW 53 y SK 847 de Sudáfrica y OH 24, KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813 del Rift. El tamaño mayor de KNM-ER 1470 reclamaba un grupo propio pero entre los más pequeños los autores consideraron conveniente separar a nivel de especie los ejemplares sudafricanos del grupo formado por OH 24 y KNM-ER 1813. Lo limitado de la muestra bajo análisis supone un inconveniente a la hora de reconocer la necesidad de una especie propia para KNM-ER 1470 pero si aludimos aquí a ese trabajo es por la segunda sugerencia: la de otra nueva especie, dentro de *Homo* siquiera tentativa, en la que entrarían StW 53 y SK 847.

Esa propuesta ha sido hecha de manera mucho más amplia, precisa y detallada por Darren Curnoe (2010) al nombrar como nueva especie el *Homo gautengensis,* con Stw 53

Caja 10.8 ¿Tiene sentido incluir *A. africanus* en el género *Homo*?

El estudio cladístico de Bernard Wood (1985a) incluyó entre sus principales objetivos el de aclarar si *A. africanus* debe o no ser considerado en bloque como miembro de *Homo*. Las consecuencias que obtuvo indicaron que *A. africanus* comparte un número importante de caracteres tanto con *Homo* como con el clado de los australopitecinos 'robustos', sin que cambiar el taxón *A. africanus* de género suponga muchas diferencias desde el punto de vista de los cladogramas obtenidos. El trabajo de Wood (1985a) es anterior al descubrimiento de los australopitecos más recientemente descritos —*A. anamensis, A. bahrelghazali, A. garhi* y *A. sediba*— pero su estudio comparativo entre los caracteres de *A. africanus* y *Homo* es del todo válido.

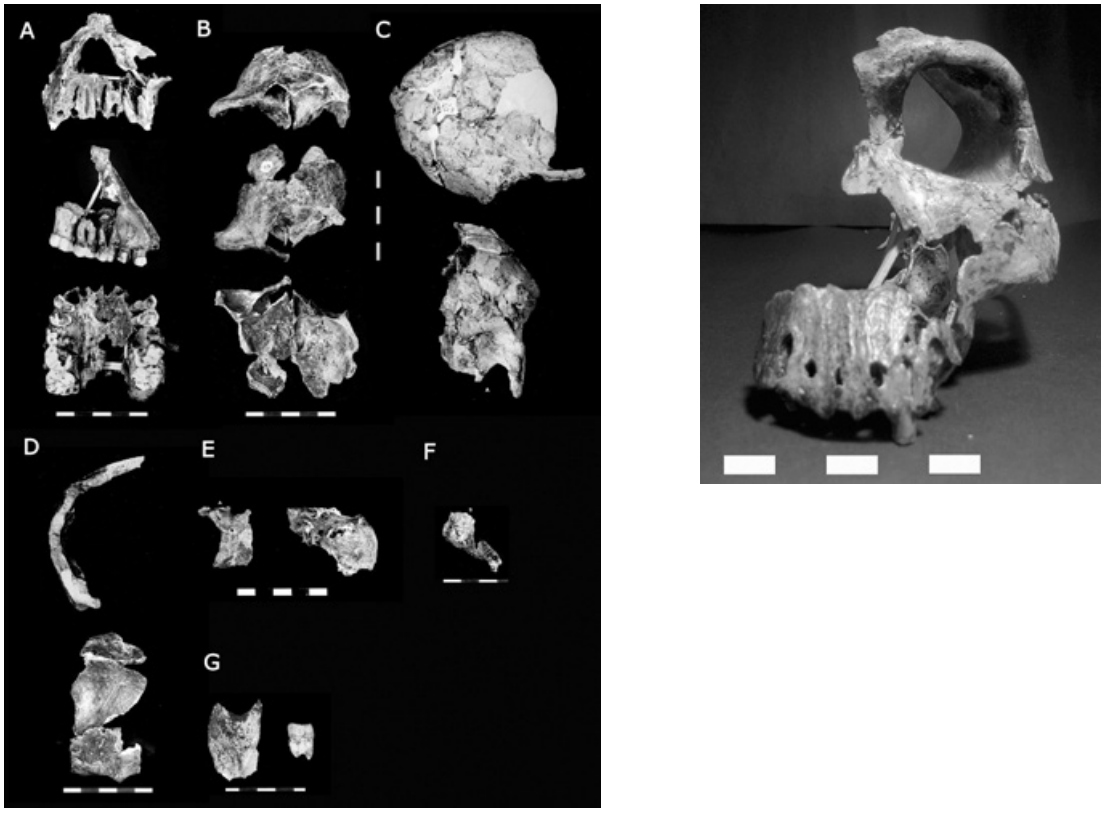


Figura 10.14 Izquierda, composición de las piezas principales que forman StW 53, ejemplar-tipo de *Homo gautengensis:* A, maxilar; B, frontal; C, parieto-tempo-occipital derecho; D, parietal izquierdo; E, margen izquierdo del *foramen magnum* y fragmento del petromastoideo izquierdo; F, cigomático derecho; y G, fragmento del ramus mandibular con el tercer molar superior. Derecha, SK 847 de Swartkrans, paratipo de *H. gautengensis* (Curnoe, 2010).

como ejemplar-tipo y una larga lista de especímenes sudafricanos dentro de los paratipos: SE 255, SE 1508, StW 19b/33, StW 75-79, StW 80, StW 84, StW 151 de Sterkfontein; SK 15, SK 27, SK 45, SK 847, SKX 257/258, SKX 267/268, SKX 339, SKX 610, SKW 3114 de Swartkrans y DNH 70 de Drimolen.

Un hipodigma tan amplio supone extender el rango geográfico de la nueva especie pero es en particular el rango temporal el que alcanza un rango considerable. Según Curnoe (2010), iría desde los 2,0 m.a. del Miembro 1 de Swartkrans a los 1,26/0,82 m.a. del Miembro 5c de Sterkfontein. Se trata, pues, de un taxón que no sólo es el de permanencia mayor entre los *Homo* más antiguos sino el de más edad de todo el género, de acuerdo con Curnoe, dado que el autor no acepta que los ejemplares como KNM-CH 1 de Chemeron y A.L. 666-1 de Hadar hayan sido atribuidos formalmente a *H. habilis* y la edad de *H. rudolfensis* es muy dudosa.

¿Tiene sentido la nueva especie descrita por Curnoe? A la vista de las distancias fenéticas indicadas al comparar StW 53 y SK 847 con *H. habilis* y *H. erectus* (véase tabla 10.2), parece existir hueco suficiente para un nuevo *Homo* antiguo en Sudáfrica; algo que distintos autores habían mantenido ya con anterioridad, en particular mediante estudios dentales (Grine *et al.,* 2009), pero sin una propuesta formal. Las mismas razones llevarían a aceptar *H. rudolfensis*. Pero en el caso de *H. gautengensis* se añade una circunstancia digna de

Tabla 10.2 Comparación de caracteres no métricos entre los cráneos de StW 53, SK 847, *Homo habilis* **y** *Homo erectus* (Curnoe, 2010)

	StW 53	*SK 847*	*H. habilis*	*H. erectus*
Bóveda craneal				
Aplanamiento de la región parieto-occipital	Ausente	—	Presente	Presente
Protuberancia occipital	Ausente	—	Presente	Presente
Perfil occipital	Redondeado	—	Casi subangular	Angulado
Protrusión lateral del complejo mastoides-supramastoides-auricular respe cto de la escama del temporal	Acusada	—	Ligera	Ligera/moderada
Cresta medial frontal	Presente	—	Ausente	Presente
Posición de las líneas/crestas temporales respecto del parietal	Cerca de la zona medial	—	Muy apartadas	Muy apartadas
Área desnuda del occipital	Amplia	—	Extensiva	Extensiva
Espesor del hueso craneal	Fino	Fino	Fino	Moderado-grueso
Menor anchura frontal (absoluta)	Estrecha	Estrecha	Moderada/ancha	Moderada/ancha
Longitud del mastoides	Largo	Corto	Corto	Largo
Apófisis mastoides/cresta lateralmente saliente	Presente	Ausente	Presente	Ausente
Torus occipital	Pequeño	—	Pequeño	Grande
Inion en relación con el opistocráneo	Por debajo	—	Por debajo	Coincidente
Diferencia entre inion y endinion	<10 mm	—	<10 mm	<10-25 mm
Base craneal				
Longitud anteroposterior de la fosa mandibular	Corta	Moderada	Moderada	Larga
Anchura mediolateral de la fosa mandibular	Corta	Moderada	Moderada	Corta
Longitud de la fosa mandibular respecto de la anchura (índice longitud-anchura)	Corta	Corta	Corta/moderada	Moderada/larga
Ángulo medial del tímpano	Pequeño	Moderado	Grande	Grande
Ángulo de la fosa mandibular	Moderado	Pequeño	Moderado	Moderado/grande
Tubérculo articular	Grande	Grande	Grande	Pequeño
Tamaño del tubérculo postglenoidal	Reducido	Reducido	Reducido	Alargado
Receso medial de la fosa mandibular	Ausente	Presente	Ausente	Presente
Fusión timpánica con el tubérculo postglenoidal	Presente	Presente	Presente	Ausente
Proyección de la trompa de Eustaquio	Acusada	—	Acusada	Pequeña/prominente
Cresta petrosa que se une al mastoideo anterior	Presente	Presente	Presente	Ausente
Área del cóndilo occipital	Pequeña	—	Pequeña	Grande
Índice de forma del cóndilo occipital	Pequeño	—	Grande	Moderado
Esqueleto facial				
Líneas temporales que invaden la mitad lateral del borde supraorbital	Presentes	Presentes	Ausentes	Ausentes
Prominencia del torus supraorbital	Marcado	Marcado	Marcado	Moderado
Extensión transversal del torus supraorbital	Baja	Baja	Moderada	Alta
Espesor vertical del torus supraorbital	Fino	Moderado	Moderado	Moderado/grueso
Ubicación de la parte más gruesa del torus supraorbital	Medial	Medial	Variable	Variable
Glabela	Moderada	Moderada	Pequeña/prominente	Pequeña
Torus supraorbital dividido en dos partes	Presente	Presente	Presente	En su mayoría, ausente
Anchura facial superior (absoluta)	Estrecha	Moderada	Moderada	Ancha
Anchura mediofacial (absoluta)	Estrecha	Estrecha	Estrecha	Ancha
La anchura facial superior excede a la anchura mediofacial	Ausente	Ausente	Típica	Ausente
Los márgenes orbitales superior e inferior se encuentran aproximadamente en el mismo plano	Presente	Ausente	Presente	Ausente
Altura alveolar	Baja	Moderada	Baja	Moderada/alta
Proyección nasal	Baja	Moderada	Baja	Moderada/alta
Puente nasal	Vertical	Aplastado	Vertical	Aplastado
Entrada de la cavidad nasal	Suave	Escalonada	Suave/escalonada	Escalonada

	StW 53	*SK 847*	*H. habilis*	*H. erectus*
Paladar				
Longitud maxilo-alveolar	Moderada	Moderada	Corta	Moderada
Anchura (absoluta) del paladar anterior	Estrecha	Estrecha	Moderada	Ancha
Anchura (absoluta) del paladar medio	Estrecha	Estrecha	Moderada	Ancha/muy ancha
Anchura (absoluta) del paladar posterior	Estrecha	Moderada	Ancha	Estrecha/moderada
Anchura (relativa) del paladar posterior frente al medio	Ancha	Estrecha	Estrecha	Ancha
Altura del paladar	Baja	Baja	Moderada/alta	Moderada/alta

ser tenida en cuenta: la separación geográfica. Se trata de entender que, si se acepta que *P. robustus* y *P. boisei* son dos especies distintas, gana peso el aceptar el nuevo *Homo* antiguo sudafricano. La alternativa consistiría en emplazar sus ejemplares dentro de *A. africanus*.

El mayor problema que aparece ligado a *Homo gautengensis* es el filogenético. Si se trata de un miembro *Homo* muy antiguo, ¿cuál es su relación evolutiva con los otros *Homo* tempranos? Y, en especial, ¿qué papel desempeña en el tránsito a *Homo erectus*?

Las distintas posibilidades a tal respecto las consideraremos en el capítulo 11.

4. *Homo georgicus*

4.1 El corredor de Dmanisi

A finales del Plioceno, en una fecha que intentaremos determinar más adelante, los homininos abandonaron el continente africano y llevaron a cabo la colonización de Asia primero y Europa más tarde.

La salida natural de África es el corredor levantino —Oriente Próximo y Medio—; una vía que de manera muy extendida se entiende como la utilizada por los homininos para sus distintas dispersiones desde el continente africano. Situada entre el mar Negro y el mar Caspio, Georgia forma parte de esa zona de tránsito entre África, Asia y Europa. Un yacimiento de Georgia, Dmanisi, ha proporcionado los mejores indicios con los que se cuenta para aclarar la primera salida de los homininos fuera de su continente de origen. Aunque la dispersión temprana de los homininos no puede reducirse a un único episodio —veremos un panorama más amplio en los siguientes capítulos—, vamos a examinar aquí las evidencias que proporciona Dmanisi.

El yacimiento de Dmanisi fue descrito ya en el capítulo 6. Allí dijimos que el primer

Figura 10.15 Mapa de situación de Dmanisi en Georgia.

Figura 10.16 Mandíbula D211. (Fotografía de http://www.dmanisi.org.ge/mand.D211.htm).

fósil de hominino hallado en el yacimiento fue la mandíbula D211, un ejemplar con el cuerpo casi completo y los ramus rotos (Gabunia y Vekua, 1995) (véase figura 10.16).

El estudio morfológico de D211 hecho por Leo Gabunia y Abesalom Vekua (1995) estableció que se trataba de un espécimen muy antiguo de *Homo,* sin atribución de especie, que contaba con dientes pequeños en un cuerpo mandibular grande. Su sexo resultaba dudoso. La característica más distintiva de la mandíbula era, según los autores del análisis, el decrecimiento del área de los molares: desde M1 a M2, y de éste a M3. Al decir de Gabunia y Vekua (1995), D211 se parecía bastante más a los *Homo erectus* africanos que a los asiáticos. El trabajo comparativo de Antonio Rosas y José M.ª Bermúdez de Castro

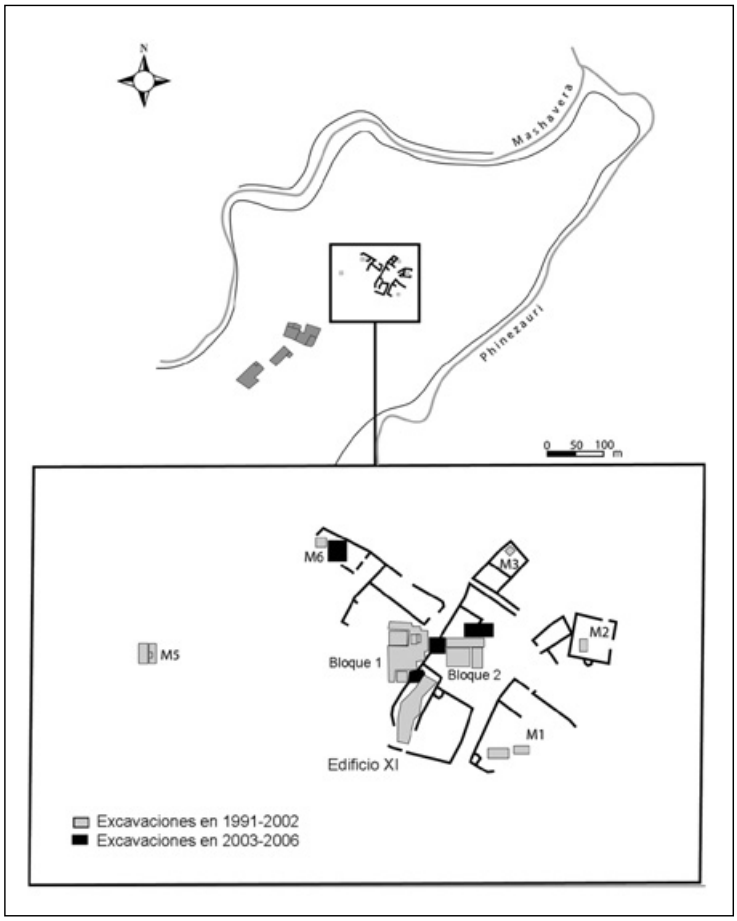


Figura 10.17 Áreas de excavación de Dmanisi (Mgeladze *et al.,* 2011).

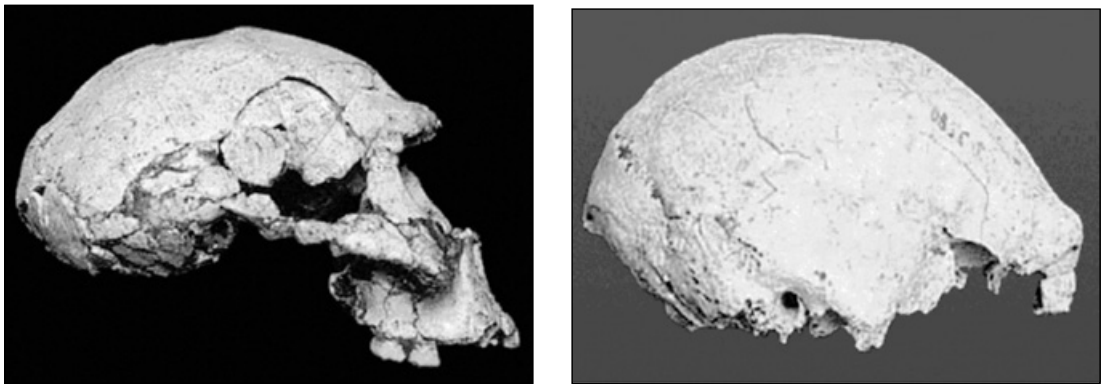


Figura 10.18 Ejemplares D2282 (izquierda) y D2280 (derecha) de Dmanisi (Georgia) (Fotografías de http://www.athenapub.com/13intro-he.htm; no se encuentran a la misma escala).

(1998) puso también de manifiesto la semejanza de D211 con los primeros.

Pero las afinidades atribuidas a la mandíbula de Dmanisi no terminaron ahí. El análisis de Günther Bräuer y Michael Schultz (1996) apuntó que D211 tenía rasgos derivados comunes con los *Homo erectus* avanzados, de menos de 1 m.a. A esa misma conclusión habían llegado Gabunia y Vekua (1995) al concluir que D211 podía atribuirse a un *Homo erectus* que prefiguró posiblemente a los *H. sapiens* arcaicos. Los autores advirtieron, además, que se trataba del más antiguo indicio de presencia de homininos fuera de África.

David Dean y Eric Delson (1995) aplaudieron la decisión de incluir el ejemplar en *Homo erectus,* considerando que la mandíbula de Dmanisi permitía esbozar un modelo filogenético simple. Entre los *Homo erectus* y los «sapiens arcaicos» (que veremos en detalle en los capítulos 16 al 19) existiría una relación de ancestro-descendiente, con los segundos reemplazando a los primeros de oeste a este. El espécimen de Dmanisi sería un ejemplo más de ese proceso migratorio, aunque anterior en el tiempo.

La polémica acerca de la especie a la que cabía atribuir la mandíbula de Dmanisi tomó un nuevo rumbo con el descubrimiento durante el verano de 1999 de un cráneo casi completo (D2282) y una calota (D2280) (Gabunia *et al.,* 2000) en el mismo yacimiento y horizonte estratigráfico de D211. La morfología de D2282 y D2280, al decir de Léo Gabunia *et al.* (2000), muestra semejanzas esenciales con los ejemplares de *Homo erectus* de Koobi Fora —*Homo ergaster*— y no tanto con los asiáticos.

Los homininos de Dmanisi proceden todos ellos del Lecho B de acuerdo con Reid Ferring y colaboradores (2011), aunque Abesalom Vekua *et al.* (2002) y David Lordkipanidze y colaboradores (2007) situaron sus respectivos hallazgos en el Lecho A. En cualquier caso, lo que nos interesa es precisar su edad. El estudio detallado de la fauna asociada, el análisis arqueológico y la interpretación paleomagnética y geocronológica ajustaron la fecha propia de los especímenes de Dmanisi como ≈1,7 m.a. (Gabunia *et al.,* 2000). Sin embargo, un nuevo examen de las evidencias arqueológicas y geológicas llevaron la edad de esos ejemplares hasta 1,85/1,78 m.a. (Ferring *et al.,* 2011).

Reid Ferring y colaboradores (2011) sostuvieron que el estudio estratigráfico de los conjuntos de útiles líticos de Dmanisi indica que el lugar fue ocupado repetidas veces a lo largo del último tramo del subcrón Olduvai, es decir, entre las dos fechas del abanico que va de 1,85 a 1,78 m.a. En opinión de estos autores, una antigüedad así implica que los ejemplares de Georgia anteceden a la aparición del *Homo erectus* africano/*Homo ergaster*. Pero ¿de qué especie estamos hablando?

Caja 10.9 Variabilidad de los homininos en el Pleistoceno Inferior

Jeffrey Schwartz (2000) apuntó que los cráneos de Dmanisi permiten sostener la presencia en el entorno de los 1,7 m.a. de una variabilidad de especies de homininos aún mayor que la planteada por la contraposición entre *Homo erectus* asiáticos y africanos. En su respuesta, Leo Gabunia *et al.* (2000b) estuvieron de acuerdo respecto de la gran diversidad evolutiva que Dmanisi refleja. La idea de Schwartz (2000) es coherente con el mecanismo que da como responsable de la especiación el de un cambio en uno o unos pocos genes del desarrollo (Schwartz, 1999). En sentido opuesto respecto del peso de los cráneos de Dmanisi se manifestó Lorenzo Rook (Rook, 2000), para quien no representan otra cosa que un indicio más de la variabilidad existente dentro del taxón *Homo erectus* sensu stricto presente tanto en África como en Asia. Rook aprovechó la ocasión para quejarse de la metodología aplicada a las propuestas taxonómicas de los fósiles humanos. Lo escaso del registro fósil hace, en opinión de Rook (2000), que las diferencias intraespecíficas —la variabilidad típica de una especie— sean desconocidas. Como consecuencia, la presencia de caracteres distintivos se interpreta como una diferencia intertáxica permitiendo definir nuevas especies. Eso no es desde luego un problema inherente a los especímenes de Dmanisi, sino general de toda la paleontología, aunque mucho más acusado en la paleontología humana. Rook reclamó unos nuevos criterios taxonómicos, cosa en la que coinciden muchos autores —Schwartz incluido— sin que por el momento, como veremos en el capítulo 11, se haya dado con esas nuevas y necesarias herramientas.

4.2 Un nuevo taxón para Dmanisi

Los volúmenes de los cráneos D2280 y D2282, de 775 y 650 cm^3, son pequeños; más pequeños de lo que cabría esperar de un *Homo ergaster*. La capacidad craneal de D2280 y D2282 se acerca mucho a la de los *Homo habilis* de Turkana y Olduvai. Tres años más tarde, en 2002, se reportó la existencia de otro cráneo de la misma edad hallado en Dmanisi, D2700 (Vekua *et al.,* 2002) (véase figura 10.16) que resultó tener un volumen incluso inferior, de 600 cm^3.

Para Abesalom Vekua y colaboradores (2002), los nuevos hallazgos implicaban que era preciso explicar el porqué de los distintos tamaños. Los autores descartaron que se tratase de dos distintos taxa, atribuyendo a dimorfismos sexuales las diferencias de tamaño. Mediante el estudio estadístico de la variación de la muestra craneal de Dmanisi comparada con humanos modernos, chimpancés y gorilas, Lee Sang-Hee (2005) obtuvo un resultado que apoya la hipótesis de una sola especie. Sang-Hee mantuvo la asignación a sexos hecha por Vekua *et al.* (2002): D2700 y D2282, hembras, D2280, macho. Sin embargo, una comparación semejante realizada por Matthew Skinner, Adam Gordon y Nicole Collard (2006) con arreglo al cuerpo mandibular, sínfisis y primer molar presentes en la muestra de Dmanisi dio un resultado opuesto al indicar que las atribuciones de sexo hechas no se justifican y la idea de una sola especie debe ser revisada.

Si aceptamos que sólo aparece una especie en Dmanisi, precisar cuál podría ser ésta no supone una tarea fácil.

D2700 comparte afinidades con ejemplares de *Homo habilis* como KNM-ER 1813 de

Caja 10.10 Volumen craneal de D2700

D2700 apareció junto a una mandíbula asociada, D2735. El conjunto fue atribuido a un ejemplar joven, tal vez una hembra, aunque las coronas anchas y las raíces masivas de los caninos superiores impiden una asignación segura de sexo (Vekua *et al.,* 2002). Para estimar el significado del volumen craneal de D2700 debe tenerse en cuenta que se trata de un ejemplar inmaduro. Podría haber alcanzado al convertirse en adulto 618 o incluso 645 cm^3 dependiendo del grado de madurez que se atribuya al ejemplar (Sang-Hee, 2005).

Figura 10.19 Ejemplar D2700 de Dmanisi (Georgia): vista frontal (izquierda) y lateral (derecha) (Vekua *et al.,* 2002).

Koobi Fora. Pero Vekua *et al.* (2002) sostuvieron que, aun siendo de tamaño muy pequeño, ese ejemplar de Dmanisi cuenta con rasgos propios de un *H. ergaster:*

- La quilla a lo largo de la línea media sagital.
- La apariencia en general baja de la superficie parietal, la forma de la pared del temporal.
- La ampliación transversal de la base en relación con la bóveda baja.

El diagnóstico sistemático de Abesalom Vekua *et al.* (2002) reconoció las dificultades de clasificación, aunque sugiriendo que los homínidos de Dmanisi se encontrarían entre los individuos más primitivos atribuidos a *Homo erectus* o a cualquier otra especie que pueda pertenecer sin discusión alguna a *Homo*. También sostuvieron que la población de Dmanisi estaba relacionada de forma estrecha con el *Homo habilis* sensu stricto procedente de Olduvai, Koobi Fora, y, posiblemente, Hadar (Vekua *et al.,* 2002).

Como se ve, en el transcurso de siete años los ejemplares de Dmanisi habían pasado por ser colocados en una especie indeterminada de *Homo* (Gabunia y Vekua, 1995) y luego en *Homo ergaster* (Gabunia *et al.,* 2000a) para terminar siendo atribuidos, no sin dudas, a *Homo habilis* sensu stricto (es decir, *Homo habilis* al margen de los especímenes de *H. rudolfensis*). Tales indecisiones expresan bien las dificultades que existen para interpretar qué homininos abandonaron África por primera vez.

Un nuevo hallazgo llevó a los científicos de Dmanisi a dar un paso taxonómico más hacia delante. Se trata del descubrimiento en septiembre de 2000 de la mandíbula D2600, de aspecto más bien robusto (figura 10.20). Tras la comparación con otros taxa de *Homo* de edad semejante, Léo Gabunia y colaboradores (2002) propusieron la nueva especie *Homo georgicus* con D2600 como ejemplar-tipo. El resto de la muestra de Dmanisi formaría el holotipo del taxón.

Dos especímenes nuevos procedentes de Dmanisi: el cráneo D3444 y la mandíbula asociada D3900, fueron descubiertos en las campañas de 2002-2004 (Lordkipanidze *et al.,* 2005; 2006). Se asemejan a los anteriores ejemplares de Dmanisi, con la particularidad de que D3900 es edéntulo (véase figura 10.21).

La ausencia total de dientes de D3900 supone un rasgo insólito cuya explicación permite inferir que un individuo así tuvo que ser mantenido vivo con la ayuda de sus congéneres. Esa hipótesis implica el atribuir a los *Homo* muy antiguos tanto una estructura

Caja 10.11 Sentido de la variabilidad craneal de Dmanisi

La variabilidad encontrada en el tamaño de los cráneos de homininos de Dmanisi ha sido interpretada de dos formas distintas. Por un lado, atribuyendo las diferencias a dimorfismos sexuales (Wolpoff, 2002); por otro, proponiendo que se trata en realidad de dos especies distintas (Schwartz *et al.,* 2000). Es un dilema muy común con el que hemos tropezado varias veces a lo largo de este libro. Sang-Hee Lee llevó a cabo un análisis estadístico del significado de la variación craneal de Dmanisi comparando esos ejemplares con muestras de humanos modernos, chimpancé y gorilas (Sang-Hee, 2005). Los resultados de Lee apoyan la hipótesis de una sola especie.

Caja 10.12 Gabunia y Gabounia

Figura 10.20 Ejemplar D2600 de Dmanisi (Georgia): vista frontal (izquierda) y lateral (derecha) (Vekua *et al.,* 2002).

En el artículo de 2002, el apellido de Léo Gabunia viene escrito al estilo francés, Gabounia. Para evitar la confusión, hemos conservado la forma común —Gabunia— de las demás publicaciones.

social como unas estrategias adaptativas muy avanzadas. David Lordkipanidze *et al.* (2005) sostuvieron que el consumo de tejidos blandos, como la médula ósea o el cerebro, pueden haber aumentado las posibilidades de supervivencia de los individuos con insuficiencia masticatoria. Algo que se daría gracias a la ayuda de otras personas, que debería haber ido más allá de lo que pueden ofrecer los primates no humanos.

Nuevos ejemplares de postcraneales de Dmanisi, pertenecientes a un adolescente —relacionado con el cráneo 2700/2735, por haberse encontrado en un estrato próximo— y tres adultos más, uno de tamaño grande y dos más pequeños, fueron descritos en 2007 (Lordkipanidze *et al.,* 2007) (véase figura 10.19). Aunque los autores no hicieron ninguna adscripción de los restos a una especie en particular, indicaron que el conjunto de Dmanisi carece de los rasgos derivados propios de *Homo erectus*.

Los materiales nuevos permitieron ampliar, al decir de los autores del descubrimiento, la información disponible acerca de la evolución del tamaño corporal en la medida en que la edad de los ejemplares de Dmanisi —1,77 m.a. si tomamos el rango más moderno; 1,85-1,78 m.a., de acuerdo con Ferring *et al.* (2011)— es intermedia entre la de *Australopithecus afarensis* (Lucy), de cerca de 3 m.a., y el espécimen de Nariokotome KNM-W15000, *Homo erectus* con 1,45 m.a.

Los ejemplares postcraneales de adultos como D4167 y D3901 —fémur y tibia derechos, asociados al húmero D4507— hacen viable el cálculo de la altura, la masa corporal y las proporciones de los homininos de Dmanisi. El resultado obtenido por David Lordkipa-

Caja 10.13 Sin dientes

«Edéntulo» significa sin dientes. Como expresaron David Lordkipanidze *et al.* (2005), los dientes del maxilar superior de D3900 se perdieron antes de la muerte, como lo demuestra la reabsorción completa de los alvéolos dentales y una amplia remodelación del proceso alveolar. En la mandíbula todos los conectores, excepto los de los caninos, se han reabsorbido y sólo el canino izquierdo persistió hasta el momento de la muerte. El cuerpo de la mandíbula se ha reabsorbido al nivel del foramen del mentón, y la proyección de la región de la sínfisis es probable que sea el resultado de la remodelación después de una pérdida de los incisivos. Aplicando términos clínicos comparativos, la atrofia avanzada del hueso alveolar indica una pérdida de dientes sustancial durante varios años antes de la muerte como resultado del envejecimiento, de la patología o de ambos.

Figura 10.21 D3444 de Dmanisi (Georgia). Abajo, a la derecha, superposición del ejemplar sobre el cráneo de un espécimen juvenil y el cráneo de un adulto de Dmanisi con dentición (Lordkipanidze *et al.,* 2005).

nidze y colaboradores (2007) para los distintos ejemplares disponibles indicó una estatura promedio de 145-166 centímetros y 40-50 kilos de peso. Esos datos se alejan de manera notable del espécimen de Nariokotome que, como veremos en un próximo capítulo, con 150-169 centímetros y 45-71 kilos, está en el rango de los humanos modernos o incluso por encima de nuestra especie. David Lordkipanidze *et al.* (2007) proporcionaron dos interpretaciones —no excluyentes entre sí— acerca de la razón de las diferencias. Tal vez el tamaño corporal de Dmanisi fuese un carácter primitivo compartido con *H. habilis* que se vuelve derivado en KNM-WT 15000. O puede que la estatura diversa que separa el ejemplar de West Turkana de los de Dmanisi refleje la adaptación a contextos paleoecológicos diferentes.

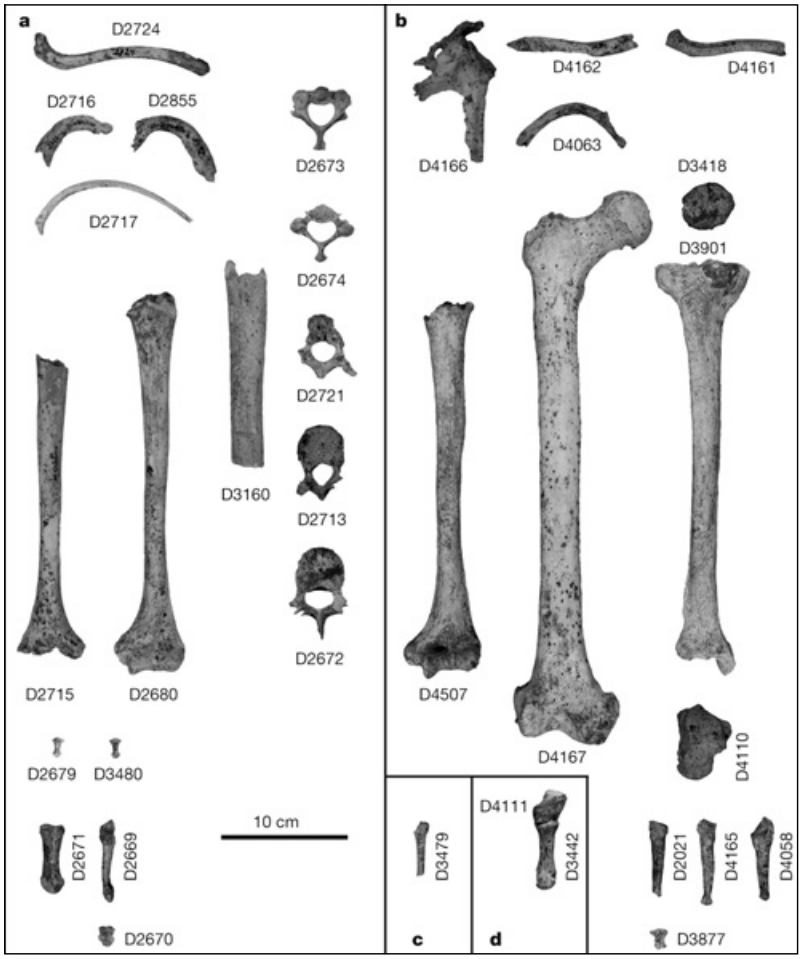


Figura 10.22 Nuevos postcraneales de Dmanisi: (a) restos de un ejemplar subadulto; (b) restos de un gran ejemplar adulto; (c y d) restos de adultos de tamaño menor. (Lordkipanidze *et al.,* 2007).

11. Pautas evolutivas de los homininos en el Plioceno

Como dijimos en su momento, los géneros *Australopithecus, Paranthropus* y *Homo* bastan para albergar la diversidad de los homininos en el Plioceno, habida cuenta de que sólo aparecen tres estrategias adaptativas distintas en esa época. La historia evolutiva de los homininos en el Plioceno se simplifica al reducir los géneros a tres. El esquema filogenético puede ser tan sencillo como el que dimos ya a principios del capítulo 9 y que, para comodidad de la lectura, repetimos aquí como figura 11.1. Otra cosa será, como veremos en breve, la traducción cladística de ese árbol evolutivo.

Al descender al detalle de la especie, la interpretación se vuelve de nuevo complicada. Las especies de homininos del Plioceno propuestas son muchísimas, aunque bastantes entre ellas han caído en desuso. Entre las que se mantienen de manera general, una lista que no peca de exagerada es la de la tabla 11.1.

Una propuesta correcta acerca de los lazos filogenéticos que mantienen esos taxa debe ser compatible con los siguientes presupuestos empíricos:

a) Tendencia del clima hacia el enfriamiento —de la que se deriva una aridez creciente en el hábitat— con una gran glaciación en el rango de los 2,5 m.a.

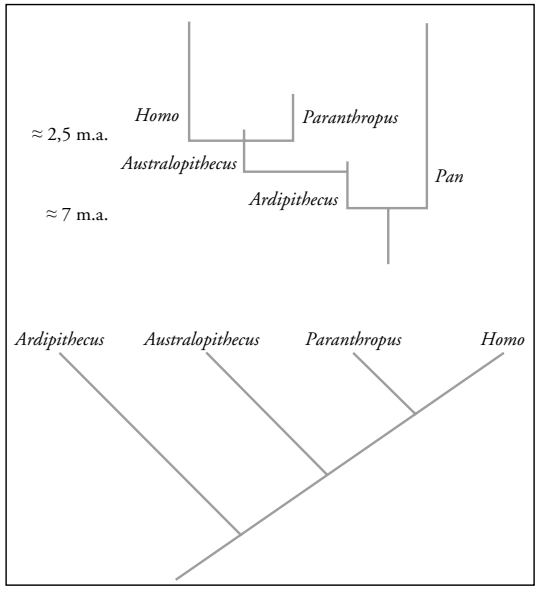


Figura 11.1 Arriba: árbol filogenético de los géneros del linaje humano; abajo: cladograma tentativo.

Tabla 11.1 Taxa de homininos del Plioceno. Hemos incluido *H. georgicus,* que es en realidad del Pleistoceno Inferior, y en cambio no *H. ergaster,* de finales del Plioceno Superior, por razones que tienen que ver con la explicación de las relaciones existentes entre las distintas especies

Género	*Especie*	*Edad*
Australopithecus	*A. anamensis*	4
	A. afarensis	3,5
	A. bahrelghazali	*c.* 3,5
	A. (Kenyanthropus) platyops	*c.* 3,5
	A. garhi	2,5
	A. africanus	2,2
	A. sediba	2,0
Paranthropus	*P. aethiopicus*	2,5
	P. boisei	2,2/1,9
	P. robustus	1,9
Homo	*H. rudolfensis*	2,5/2,3
	H. habilis	2,3
	H. gautengensis	2,0
	H. georgicus	1,8

b) Extensión geográfica de los fósiles superior a la del Mioceno, con tres zonas diferenciadas: valle del Rift, Sudáfrica y Chad.
c) Presencia de notables rasgos de robustez y megadontia en algunos de los ejemplares.
d) Presencia de indicios acerca del uso y, en determinados casos, la manufactura de útiles de piedra en ciertos yacimientos.

Pues bien, a la hora de intentar ofrecer un modelo de la evolución del Plioceno que cuadre con todas esas premisas encontramos no pocas dificultades que nos llevan a la necesidad de aclarar algunas de las particularidades del proceso. Comenzando por las dudas acerca de si las especies propuestas son consistentes.

1. Consistencia de las especies de homininos del Plioceno

En parte, la cuestión acerca de la consistencia de las especies de homininos que figuran en la tabla 11.1 ha ido respondiéndose a medida que, al describir los ejemplares de cada taxón, hacíamos referencia a su sentido taxonómico. Así, hemos dado por bueno que en el hipodigma de *A. afarensis* se distingue una sola especie, descartando la división de la muestra de Hadar en dos taxa correspondientes a los ejemplares grandes y pequeños. También hemos manifestado un rechazo similar de la necesidad de dividir la muestra de *Homo habilis* de Olduvai en dos especies. Y hemos aportado las razones que aconsejan reducir el género *Kenyanthropus* a *Australopithecus.*

Caja 11.1 ¿A qué especie pertenece un fósil?

La cuestión de cómo identificar especies fósiles no atañe sólo a los taxa del Plioceno. Pero si la abordamos ahora es porque la gran cantidad de homininos procedentes de los yacimientos pliocénicos de Sudáfrica y el Rift obliga a resolver ese problema. Con los ejemplares del Mioceno Superior, muy escasos, alejados geográficamente entre sí y atribuidos incluso a diferentes géneros, la dificultad no se planteaba de manera tan acusada.

Caja 11.2 El problema de la morfología próxima

A la duda acerca de la separación entre *Homo rudolfensis* respecto de *Homo habilis* se le añade una parecida que se refiere a *Homo erectus*. ¿Es necesario distinguir los ejemplares asiáticos y africanos asignando a estos últimos un taxón distinto? Aunque los ejemplares africanos son de finales del Plioceno Superior, *Homo erectus* es el protagonista de la filogénesis humana en el Pleistoceno Inferior y Medio, así que la duda la plantearemos en los capítulos correspondientes a esa época.

Hay, no obstante, una discusión mucho más difícil de resolver que dejamos pendiente en el capítulo anterior. ¿Tiene sentido distinguir un taxón *Homo rudolfensis* separado de *H. habilis* en la muestra completa de *H. habilis* sensu lato?

1.1 El taxón *Homo rudolfensis*

Aunque fuese por medio de una descripción un tanto incompleta, el antropólogo ruso Valerii Alexeev (1986) propuso para el ejemplar KNMER-1470 una nueva especie: *Homo rudolfensis*.

La combinación de rasgos primitivos y derivados de KNM-ER 1470 llevó a Bernard Wood (Wood, 1992c; Wood y Richmond, 2000) a establecer ciertos criterios referidos a las zonas faciales mandibulares que debería cumplir todo espécimen para poder ser atribuido a *H. rudolfensis*. Dichos criterios han sido ampliamente utilizados y su aplicación llevó incluir en dicho taxón los restos craneales KNM-ER 1590, KNM-ER 3732, KNM-ER 1801 y KNM-ER 1802, todos ellos de Koobi Fora. Fuera de ese yacimiento, la mandíbula UR 501 de Malawi y el conjunto de maxilar y fragmentos craneales OMO 75-14 de Omo (Etiopía) también han sido atribuidos a *H. rudolfensis* —aunque Bernard Wood y Daniel Lieberman (2001) interpretaron este último ejemplar como propio de *P. boisei*.

El hipodigma de *H. rudolfensis,* comparado con el de *Homo habilis* sensu stricto, sería el que aparece en la tabla 11.2.

El taxón *Homo rudolfensis* fue ganando reconocimiento (Groves, 1986; Wood, 1991; Bromage *et al.,* 1995; Collard y Wood, 1999; Wood y Collard, 1999b, por ejemplo), hasta resultar hoy común —aunque no unánime— su uso.

La propuesta de dos taxa distintos para los primeros ejemplares de *Homo* es coherente respecto de la alta variabilidad de la muestra de esos ejemplares gráciles. Sin embargo, tropieza con un inconveniente: el que plantea la llamada «hipótesis de la especie única» (Mayr, 1950; Loring Brace, 1965; Wolpoff, 1971a), que rechaza la presencia de dos especies coetáneas ocupando una misma localidad. Una de ellas expulsaría a la otra. Para justificar la presencia simultánea de dos especies sería necesario entender que no compiten por los mismos recursos adaptativos pero, en ese caso, no se entiende el que, de ser así, cuenten con una morfología tan cercana. Pero ¿no podría suceder que en realidad KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813 no fuesen coetáneas sino miembros de distintas cronoespecies dentro de un linaje filético?

Caja 11.3 ¿Y los postcraneales de *H. rudolfensis?*

La ausencia de postcraneales asociados al holotipo KNM-ER 1470 supone un problema para caracterizar el taxón *H. rudolfensis* de manera adecuada. Se ha propuesto incluir en el hipodigma de la especie los fémures KNM-ER 1472 y KNM-ER 1481 (Wood, 1992c) y Rightmire (1993) planteó la posibilidad de que los fémures KNM-ER 1428 y la cadera KNM-ER 3228 se asociasen a KNM-ER 1470, pero la relación de los materiales postcraneales a los ejemplares disponibles de *H. rudolfensis* es dudosa.

Caja 11.4 ¿Es válido el taxón *H. rudolfensis?*

Alexeev atribuyó al KNM-ER 1470 el sexo masculino, sosteniendo que el KNM-ER 1813 sería una hembra de la misma especie *H. rudolfensis*. Sin embargo, el 1813 se suele atribuir a *Homo habilis*. Trataremos enseguida la cuestión de las posibles relaciones existentes entre los taxa *Australopithecus, H. habilis* y *H. rudolfensis*. Pero cabe atender antes una cuestión técnica. ¿Está bien definido el taxón *Homo rudolfensis?* La manera un tanto informal de proponerlo por parte de Alexeev ha llevado a sostener que se trata de un taxón inválido (Kennedy, 1999). Sin embargo, Bernard Wood y Brian Richmond (2000) llegaron a la siguiente conclusión en su estudio taxonómico del linaje humano:

«En una presentación de las evidencias fósiles de la evolución humana, publicada en inglés en 1986, el antropólogo ruso Valery Alexeev sugirió que las diferencias entre el cráneo KNM-ER 1470 y los fósiles de la Garganta de Olduvai asignados a *Homo habilis* justifica el colocar el primero en una nueva especie, *Pithecanthropus rudolfensis,* dentro de un género que otros autores hacía tiempo que habían inmerso en *Homo.* Algunos investigadores han afirmado que Alexeev bien violó o ignoró las normas establecidas en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Sin embargo, no hay motivos para concluir que la propuesta de Alexeev no cumplía con las normas del Código, aunque no siguiese todas sus recomendaciones. Por lo tanto, si *Homo habilis* sensu lato contiene más variabilidad de la consistente con la idea de que sea una sola especie, y si KNM-ER 1470 se considera como perteneciente a una especie distinta a la del espécimen tipo del *Homo habilis* sensu stricto, entonces *Homo rudolfensis* sería adecuado como nombre para el segundo taxón del *Homo* temprano».

Wood y Richmond, 2000

El aspecto más significativo para indicar la edad relativa de KNM-ER 1470 frente a los demás ejemplares en cuestión es el del horizonte estratigráfico en el que aparecieron los fósiles de Koobi Fora. Patrick Gatogo y Francis Brown (2006) apuntaron que los homininos pertenecientes al área 123 de la *Paleontological Collection* —que incluye al KNM-ER 1813— fueron atribuidos en 1970 a los estratos que se encuentran por encima de la toba KBS, pero se asignaron más tarde a los situados por debajo de ella. Gatogo y Brown sostuvieron que su emplazamiento debe ser, de manera terminante, el Miembro KBS, es decir, el que está emplazado por encima de la toba del mismo nombre y abarca desde cerca de 1,88 m.a. a algo más de 1,6. En tal caso, la diferencia de edades entre KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813 —del Miembro Okote, es decir, superior a 1,6 m.a.— pasa a ser escasa.

Una edad muy superior de KNM-ER 1470 facilitaría considerar, como hicieron Gen Suwa y colaboradores (2007), que el hipodigma *Homo rudolfensis*/*Homo habilis* representa «un único linaje temprano de *Homo* que evoluciona a lo largo del tiempo». Pero los rasgos

Caja 11.5 Especie única y exclusión competitiva

La hipótesis de la especie única se basa en una consideración teórica. El principio de exclusión competitiva establece que no pueden existir dos especies próximas que ocupen el mismo territorio. Aunque esa idea puede encontrarse ya en la obra de Darwin (Den Boer, 1986), la formulación más usual del principio es la de Georgyi Frantsevitch Gause (1934): «Se admite que, como resultado de la competencia, dos especies similares rara vez ocupan nichos similares, sino que se desplazan la una a la otra de tal manera que cada una toma posesión de ciertos tipos particulares de alimentos y modos de vida en los que tiene ventaja sobre su competidora».

Dicho de otro modo, no pueden coexistir dos especies simpátricas compitiendo por los mismos recursos porque una desplaza a la otra a través de un proceso que ha sido analizado mediante el Principio de la exclusión competitiva *(Principle of Competitive Exclusion).* Si los homininos son seres cortados en términos generales por un mismo patrón, sólo podría haber existido a la vez una especie en cada lugar. Milford Wolpoff (1971a) utilizó la «hipótesis de la especie única» para agrupar en un solo taxón a los australopitecinos robustos y gráciles. Sin embargo, existe evidencia experimental acerca de la invalidación del Principio de exclusión competitiva (Ayala, 1970).

Tabla 11.2 Ejemplares de *Homo habilis* sensu stricto y sensu lato de Olduvai y Koobi Fora (según Wood, 1992c)

Localidad	*Taxón*	*Ejemplares*
Olduvai	*H. habilis* sensu stricto	OH 4, 6, 8, 10, 13-16, 21, 24, 27, 35, 37, 39-45, 48-50, 52, 62
Koobi Fora	*H. habilis* sensu stricto	KNM-ER 1478, 1501, 1502, 1805, 1813, 3735
	H. habilis sensu lato	KNM-ER 813, 819, 1470, 1472, 1481-1483, 1590, 1801, 1802, 3732

principales que separan KNM-ER 1470 de KNM-ER 1813 —volumen craneal y tamaño de los dientes— llevan a pensar que esa evolución habría seguido el camino opuesto al que lleva desde unos australopitecinos grácileS de cráneo y dientes pequeños a los *Homo erectus* de cerebros y dentición de mayor tamaño.

1.2 Hipótesis acerca de la variabilidad de *Homo habilis* sensu lato

Una vez debilitada la posibilidad de que estemos ante el caso de dos cronoespecies que se suceden, la gran variación morfológica de *Homo habilis* debe explicarse.

La tabla 11.2, que repite la 10.1 del capítulo anterior, indica los principales ejemplares del hipodigma de *Homo habilis* sensu stricto y sensu lato indicados por Bernard Wood (1992c).

Tres distintas interpretaciones cabe hacer acerca del porqué de una muestra tan variable. Serían éstas, indicadas por el orden en que fueron propuestas:

1. Estamos ante un caso más de dimorfismos sexuales, con lo que los *H. habilis* sensu stricto serían hembras —con dentición y cráneo más pequeño—, mientras que los *H. habilis* sensu lato corresponderían a machos.
2. Se trata de dos distintos taxa relativamente coetáneos —es decir, de dos especies diferentes, siendo *H. rudolfensis* la segunda de ellas.
3. El taxón *Homo habilis* es muy variable, y todos los ejemplares de la tabla 11.1 pueden colocarse dentro de él.

Veamos qué evidencias pueden darse en favor de cada una de esas hipótesis:

1. *La variabilidad en «Homo habilis» se debe a dimorfismos sexuales.* Tanto el volumen del cráneo como el tamaño de los dientes —las dos principales características tomadas en cuenta para separar *H. habilis* sensu stricto y sensu lato— suelen variar entre uno y otro sexo en los primates, así que ver el reflejo de un dimorfismo sexual en las dos distintas muestras de la tabla 11.2 es una interpretación extendida (en particular en los primeros estudios que se hicieron de los fósiles). La identificación de esos rasgos en los ejemplares procedentes de Olduvai es a menudo complicada por lo fragmentario de los restos y la escasa información que proporcionan la mayor parte de ellos acerca de la forma del cráneo o la estructura de la cara (Rightmire, 1993). Por el contrario, dos fósiles de Koobi Fora, los ya comentados KNM-ER 1470 y 1813, permiten evaluar mejor su posible sexo. Como sostuvo Bernard Wood (1985b), si pertenecen a la misma especie es razonable asignar KNM-ER 1813 a una hembra y 1470 a un macho.

¿Cómo cabría decidir cuál de las dos explicaciones es más adecuada? El mejor punto de partida consiste en identificar el sexo de los ejemplares y comprobar en qué medida correlaciona —o no— con el tamaño del cráneo y de los dientes. Phillip Tobias (1991c) indicó que es probable que OH 7 y OH 16 sean machos y OH 13 y OH 24 hembras. Por su parte, es muy común considerar macho a KNM-ER 1470 y hembra a KNM-ER 1813. Pero el hecho de que el tamaño craneal sea un rasgo dimórfico puede llevarnos a un

Tabla 11.3 Rasgos para los que la probabilidad de pertenencia de KNM-ER 1470 y 1813 a la misma especie es < 5%, considerando un grado de dimorfismo sexual equivalente al de los actuales gorilas. Tabla de Lieberman, Pilbeam y Wood (1989), simplificada (se ha tomado sólo la media de gorilas machos y hembras)

Medida	*Gorila macho*	*Gorila hembra*	*KNM-ER 1470*	*KNM-ER 1813*
Capacidad craneal*	568,10	494,20	751	510
Glabela-prostion	12,85	11,14	10,2	7,3
Nasion-rinion	5,03	4,48	2,1	1,4
Torus supraorbital-prostion	14,25	12,19	11,4	7,4
Anchura exterior M2	7,27	6,59	8,6	6,5
Raíz maxilar de la altura del cigomático	1,85	1,57	1,1	1,5
Constricción postorbital	7,23	7.10	8,1	7,0
Anchura biomastoidea	15,04	13,02	13,8	11,3

* Calculada como la menor estimación en KNM-ER 1470 y la mayor en KNM-ER 1813 dentro del abanico indicado por Holloway (1978)

razonamiento circular. Si, ya de entrada, consideramos hembras a los ejemplares de cráneo de menor volumen, no podemos sostener que queda demostrado que los ejemplares agrupados en *Homo habilis* sensu stricto son de sexo femenino. Sería preciso relacionar el sexo con otra característica y comprobar luego si los machos y las hembras identificados así cuentan con cráneos y dientes respectivamente grandes y pequeños.

En busca de otros rasgos indicativos del sexo, Daniel Lieberman, David Pilbeam y Bernard Wood (1988) llevaron a cabo un análisis estadístico de la morfología de KNM-ER 1470 y 1813 comparándola con la de 20 machos y 20 hembras de *Gorilla gorilla* por ser esos simios, dentro de los actuales, los que cuentan con mayor dimorfismo sexual en los rasgos craneofaciales. Los resultados obtenidos indican que en buena parte de los rasgos considerados, la probabilidad de que las diferencias entre KNM-ER 1470 y 1813 correspondan al dimorfismo sexual propio de los gorilas, o, dicho de otro modo, que los dos ejemplares fósiles pertenezcan a la misma especie, es menor del 5% (véase tabla 11.3).

Lieberman, Pilbeam y Wood (1988) indicaron que los principales rasgos que contradicen la hipótesis del dimorfismo sexual como origen de las diferencias entre KNM-ER 1479 y 1813 son la capacidad craneal y el prognatismo de la parte inferior de la cara. Por lo que hace al primero, la diferencia entre los dos fósiles (32%) supera con mucho al grado de dimorfismo de los gorilas actuales (13%). La forma facial, por su parte, plantea una paradoja en términos cuantitativos. Tanto en los simios actuales como en los hominínos fósiles que muestran dimorfismo sexual, los machos tienden a ser más prognáticos que las hembras. Como resultado:

Caja 11.6 Un cálculo para la semejanza entre KNM-ER 1470 y 1813

La probabilidad de pertenencia a la misma especie en los dos fósiles de Koobi Fora es igual o inferior al 5% en el 45% de los rasgos considerados por Lieberman, Pilbeam y Wood (1988), y la probabilidad igual o menor del 15% alcanza el 67% de ellos.

Caja 11.7 El criterio del tamaño craneal de *H. habilis*

El criterio de nombrar dos especies en función del tamaño craneal o mantener en *Homo habilis* los ejemplares de tamaño craneal pequeño dejando la otra especie sin identificar ha sido seguido por distintos autores (Walker y Leakey, 1978; Wood, 1985; Stringer, 1986; Groves, 1989; Wood, 1991; Wood, 1992c, por citar sólo algunos de los anteriores al trabajo de Rightmire, 1993, antes citado. Rightmire también optó por dividir la muestra completa de *H. habilis* en dos distintas especies).

La raíz maxilar del proceso cigomático se sitúa relativamente más atrás en los machos que en las hembras. Por ejemplo, en los gorilas adultos y en los australopitecinos «robustos» emerge por encima de M^1 en las hembras y entre M^1 y M^2 en los machos. Pero el proceso cigomático emerge por encima de P^4 en KNM-ER 1470 y por encima de M^1 en KNM-ER 1813, lo contrario de lo que cabría esperar si KNM-ER 1470 fuese un macho y KNM-ER 1813 una hembra (Lieberman, Pilbeam y Wood, 1988).

La conclusión más significativa que cabe sacar del trabajo estadístico de Lieberman, Pilbeam y Wood (1988) pone de manifiesto que los dos grupos de *Homo habilis* sensu stricto y sensu lato de la tabla 10.1 no corresponden a hembras y machos, respectivamente. Siendo así, las diferencias indicarían, como sostuvieron los autores, que se trata en realidad de dos especies diferentes. A la misma conclusión llegaron Andrew Kramer y colaboradores (1995).

Philip Rightmire (1993) coincidió en indicar que la proyección facial es la que mejor puede indicar el sexo dentro de la muestra completa de *Homo habilis*. El grado de prognatismo es mayor en los machos que en las hembras en los simios actuales. Si se aplica ese mismo criterio a la muestra amplia de *Homo habilis,* algunos de los ejemplares de menor volumen craneal —KNM-ER 1813, OH 24— cuentan con un prognatismo considerable, mientras que KNM-ER 1470, de gran tamaño craneal, muestra una proyección facial mucho menor

Tabla 11.4 Comparación de tamaños craneales y coeficiente de variación de los mismos entre las muestras de *Homo habilis, Homo sapiens* y *Pan troglodytes* considerando una o dos especies dentro de *H. habilis* (Booth, 2011)

Muestra	*Tamaño*	*Capacidad craneal promedio (cm^3)*	*Desviación estándar*	*Coeficiente de variación (CV) de la capacidad craneal*
H. habilis sensu lato	9	666,4	98,2	14,7
H. habilis	6	611,8	63,0	10,3
H. rudolfensis	3	775,7	42,7	5,5
Homo sapiens				
Naqada	30	1.304,8	84,8	6,5
Teita	30	1.273,8	116,2	9,1
Congo	30	1.265,6	142,8	11,3
Borneo	30	1.347,5	116,7	8,7
Tasmania	28	1.245,0	112,9	9,1
Moorfields	30	1.419,0	144,5	10,2
Pan troglodytes				
Colección de Frankfurt	18	367,7	19,8	5,4
Colecciones de los museos Powell-Cotton y Rothchild	111	390,0	41,1	10,5

(Rightmire, 1993). De tal suerte, podría entenderse que tanto en la muestra de volumen craneal alto como en la de volumen más bajo existen ambos sexos, por lo que las diferencias entre *H. habilis* sensu stricto y sensu lato no pueden atribuirse a dimorfismos sexuales.

2. *En la muestra amplia de «Homo habilis» (sensu stricto + sensu lato) están contenidas dos especies*. Si se opta por aceptar que la muestra amplia de *Homo habilis* contiene dos especies, la característica que mejor indica la pertenencia a una u otra es la que hemos tomado en cuenta en la tabla 11.3: la distinta capacidad craneal.

Considerando las diferencias en el tamaño del cráneo a través del coeficiente de variación (CV) de su volumen, el cálculo realizado por Chris Stringer (1986) dio un valor de 12,4 para la muestra completa de *Homo habilis,* cifra claramente superior a la de 10,0 que el autor obtuvo para los simios actuales, los humanos modernos y las especies más comunes de homininos fósiles en la mayor parte de los casos. Las conclusiones de Stringer (1986) indicaron, pues, la necesidad de considerar dos distintas especies. Laura Booth (2011), por su parte, analizó el CV del volumen craneal de una muestra de humanos modernos, chimpancés y fósiles de *Homo habilis,* comparando los resultados que se obtienen si se considera dentro de estos últimos una sola especie o dos. Los resultados aparecen en la tabla 11.4.

Del trabajo de Booth (2011) se deduce que, de agrupar en un solo taxón la muestra completa de *Homo habilis,* se obtiene un CV excesivo para el rasgo de la capacidad craneal, superior al de las demás muestras incluidas en el análisis. Si, por el contrario, distinguimos entre *H. rudolfensis* y *H. habilis* (sensu stricto, como añadió la autora), el CV de este último taxón limitado sigue siendo alto pero entra en el rango de algunas de las muestras de *Pan troglodytes* y *Homo sapiens*.

3. *Un único taxón es suficiente para albergar la muestra completa de «Homo habilis».* Los análisis estadísticos de la muestra craneofacial completa de *Homo habilis* que hemos visto apoyan la división en dos especies. Pero nos hemos limitado en realidad a unos pocos estudios; existen otros numerosos procedimientos que ni siquiera hemos aludido. Así, el trabajo de Joseph Miller (2000), que se planteó la revisión de los análisis estadísticos aplicados a la morfología de *Homo habilis* indicó los siguientes: coeficiente de variación endocraneal (Wood, 1985; Stringer, 1986); estimación de dimorfismo sexual (Lieberman, Pilbeam y Wood, 1988); análisis multivariante de la región facial (Bilsborough y Wood, 1988); análisis de las medidas craneofaciales (Kramer *et al.,* 1995); pauta multivariante del dimorfismo sexual (Wood, 1993); perfiles de variabilidad CV (Kramer *et al.,* 1995); medidas de distancia por medio de randomización exacta (Grine, Jungers y Schultz, 1996); ordenación cuantitativa (Grine, Jungers y Schultz, 1996).

Caja 11.8 Falsando hipótesis

Como indicó de manera tan clara como precisa Miller (2000), «el fracaso a la hora de rechazar una hipótesis nula no es una prueba en favor de dicha hipótesis. Por supuesto, las hipótesis no pueden nunca «probarse», solo apoyarse, modificarse o ser rechazadas». El autor añadió: «No obstante, la hipótesis nula de variación intraespecífica [en *Homo habilis]* explica los datos satisfactoriamente por medio de los tests actuales. Eso no excluye subsiguientes análisis y la posibilidad de rechazar la hipótesis nula en el futuro» (Miller, 2000).

En realidad las hipótesis más triviales sí pueden probarse. La que establece que «existen cisnes blancos» se demuestra enseñando uno. Pero la que sostiene que «no existen cisnes negros» no puede falsarse por el sistema de identificar una y otra vez cisnes blancos; se debilita, sí, pero queda como provisional en espera de que alguien encuentre un ejemplar oscuro de cisne. Aun siendo así, lo importante a nuestros efectos es que la hipótesis acerca de que toda la variación de *Homo habilis* es intraespecífica no resulta de momento, de acuerdo con Miller (2000), rechazada.

Caja 11.9 Dificultades en el cálculo del volumen craneal

Como ejemplo de las dificultades que existen a la hora de llevar a cabo el cálculo de la capacidad craneal, la correspondiente a OH 7 fue estimada en 700-750 cm^3 por Ralph Holloway (1980), en 590 cm^3 por Milford Wolpoff (1981) y en 674 por Phillip Tobias (1987), si bien en este último caso se trata de una apreciación del volumen que habría alcanzado al llegar a la madurez (se trata, como se recordará, de un ejemplar juvenil). Un posible origen de las discrepancias es el de la reconstrucción del cráneo del fósil. Lo fragmentario de los restos disponibles obligan a usar técnicas de comparación con otros endocráneos —como la de la regresión múltiple utilizada por Holloway (1980)— cuya validez depende tanto de la muestra elegida para la comparación como de la precisión de las extrapolaciones (véase Wolpoff, 1981).

Las principales conclusiones obtenidas por Miller (2000) tras su reexamen de los estudios estadísticos indicaron que el grado de variación de la muestra completa de *Homo habilis* corresponde bien al de los actuales simios. Por su parte, las pautas en las que difieren los distintos ejemplares de *Homo habilis* sensu lato tampoco apuntan hacia ninguna particularidad que obligue a pensar en la necesidad de dividir la muestra entre dos taxa. Dicho de otro modo, ningún espécimen de la muestra completa de *Homo habilis,* ya sea KNM-ER 1470 o cualquier otro, cuenta según Miller (2000) con características que obliguen a emplazarlo en otra especie.

¿A qué se debe una conclusión tan radicalmente opuesta a las obtenidas por los autores cuyos trabajos fueron revisados por Miller (2000)? El autor indicó de forma pormenorizada los errores o las lagunas de cada

Caja 11.10 El índice craneal

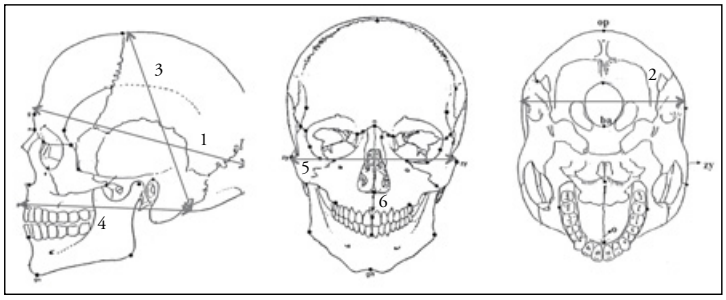


Ilustración de Fernández García (2001).

El índice craneal se define como el cociente entre las medias geométricas de tres variables neurocraneales (GOL, XCB, BBH) y tres viscerocraneales (BPL, ZYB, NPH), siendo

GOL: distancia glabela-opistocráneo (1).
XCB: anchura máxima del neurocráneo (2).
BBH: distancia basion-bregma (3).
BPL: distancia basion-prostion (4).
ZYB: anchura máxima entre los extremos laterales de los arcos cigomáticos derecho e izquierdo (5).
NPH: distancia nasion-prostion (6).

Así, el algoritmo que proporciona el índice craneal es:

$$Cr_{index} = (GOL \times XCB \times BBH)^{1/3} / (BPL \times ZYB \times NPH)^{1/3}$$

Jiménez-Arenas, Palmqvist y Pérez-Claros (2011) realizaron sus análisis sobre distintos ejemplares y taxa de homininos desde *H. habilis* a humanos «arcaicos» (véase capítulo 16), llevando a cabo diferentes agrupaciones. Aquí tomaremos en cuenta sólo las que se refieren al número de taxa atribuible a la muestra amplia de *H. habilis.*

Tabla 11.5 Cr_{index} obtenidos mediante distintas agrupaciones de fósiles. El ejemplar D 2282 procede del yacimiento de Dmanisi (Georgia) (véase más adelante). Datos construidos a partir de los indicados por Jiménez-Arenas, Palmqvist y Pérez-Claros (2011)

Agrupación	*Variación del Cr_{index}*
KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, OH 24, D 2282	4,772
KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, OH 24, D 2282, StW 53	5,890
KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, OH 24, D 2282, KNM-ER 3733, StW 53	5,333
Gorilla gorilla (N = 30)	6,100
Pan troglodytes (N = 30)	4,300
Homo sapiens (N = 30	3,770

uno de los análisis que revisó. Pero al margen de esos detalles se podría dar una idea general acerca de los problemas con los que se enfrenta cualquier estudio estadístico referido al registro fósil. En la discusión de los resultados obtenidos a través de su propio análisis, Laura Booth (2011) indicó posibles fuentes generales de error. Desde la dispersión de los volúmenes obtenidos al calcular capacidades craneales a los sesgos que introduce la asignación de especímenes a taxa, pasando por las dificultades inherentes al pequeño tamaño de la muestra analizada, lo cierto es que resulta un tanto arriesgado basar los diagnósticos taxonómicos en procedimientos estadísticos.

Examinemos, no obstante, un cálculo más —posterior al reexamen de Miller (2000)— que, cambiando la variable considerada, apoya la hipótesis de un taxón único para *Homo habilis*.

Juan Manuel Jiménez-Arenas, Paul Palmqvist y Juan A. Pérez-Claros (2011) defendieron que, a la hora de comparar la variabilidad de las muestras fósiles, se utilizase un indicador distinto a la capacidad craneal. Los autores se sirvieron del índice craneal (Cr_{index}, *Cranial index,* véase caja 11.10), sosteniendo que se trata de la variable relacionada con el cráneo que discrimina mejor cuando hay que llevar a cabo comparaciones entre simios actuales. De ser así, Jiménez-Arenas, Palmqvist y Pérez-Claros mantuvieron que es preferible utilizar también el CV del índice craneal en los estudios de homininos fósiles.

Los resultados obtenidos por Jiménez-Arenas, Palmqvist y Pérez-Claros (2011) aparecen en la tabla 11.5.

Como indicaron los autores, la agrupación en una sola especie de un ejemplar con tamaño craneal grande junto a otros de tamaño pequeño (incluyendo un fósil de Dmanisi, grupo al que nos referiremos más adelante) excede algo en rango de variación respecto del Cr_{index} propio de humanos modernos y chimpancés comunes, pero queda por debajo del Cr_{index} de gorilas. Ese resultado permite, para Jiménez-Arenas, Palmqvist y Pérez-Claros (2011), mantener dentro de un único taxón toda la muestra de *Homo habilis* sensu lato. Si se añade el ejemplar de Sudáfrica StW 53 (al que nos referiremos también más adelante), el coeficiente de variación del Cr_{index} aumenta pero menos de lo que lo hace al añadir, además, un ejemplar como es el KNM-ER 3733 que se sitúa de manera generalizada dentro de *Homo erectus*.

Parece, pues, que los análisis estadísticos no permiten alcanzar resultados concluyentes. Jiménez-Arenas, Palmqvist y Pérez-Claros mencionaron 18 estudios que apoyan la aceptación de *Homo rudolfensis* y entre ellos no se cuentan varios de los que hemos comentado aquí. A ese punto de vista contrapusieron otros 10 trabajos que sostienen la viabilidad de un único taxón *Homo habilis*. Queda claro que optar por una u otra fórmula está lejos de ser un asunto decidido.

Los últimos ejemplares descubiertos en Olduvai y Koobi Fora (capítulo 10) añaden ciertas claves. OH 65, como se recordará, procede del mismo horizonte estratigráfico, Lecho I, que los demás ejemplares de *H. habilis* del yacimiento —aunque de distinta paleocuenca,

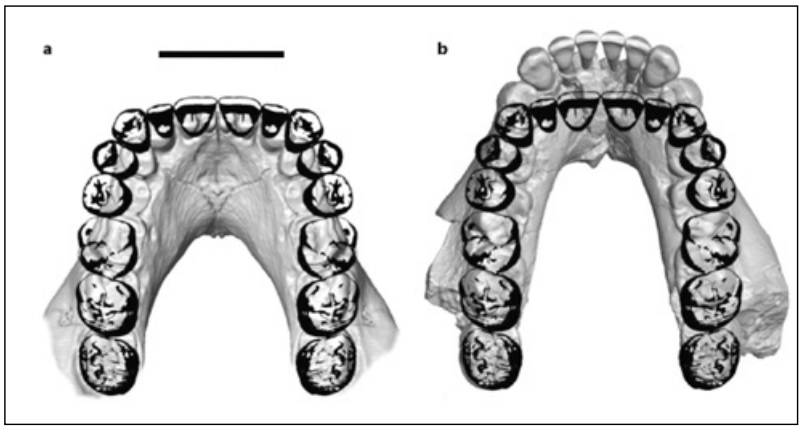


Figura 11.2 Comparación de las mandíbulas: (a) KNM-ER 60000 y 62000; (b) KNM-ER 60000 y 1802. Si en el primer caso coinciden casi por completo, las diferencias son notorias en el segundo. (Ilustración de M. G. Leakey *et al.,* 2012).

dado que OH 65 fue hallado en la parte occidental de la garganta de Olduvai (Blumenschine *et al.,* 2003). El estudio de las coincidencias entre el hueso parietal de KNM-ER 1470 y el ejemplar-tipo de *Homo habilis,* OH 7, junto con la arquitectura compartida del maxilar en OH 7, OH 65 y KNM-ER 1470, llevó a Robert Blumenschine y colaboradores (2003) a concluir que todos ellos pueden ser considerados como miembros de una misma especie muy variable y no poco difícil de considerar en términos filogenéticos. Respecto de KNM-ER 62000 y 60000, Meave Leakey y colaboradores (2012) sostuvieron que los nuevos hallazgos incrementan de manera notable la diversidad de la muestra grácil de Koobi Fora (figura 11.2). Sin embargo, la única indicación taxonómica que dieron es que «KNM-ER 60000 parece estar asociado con la especie a la que pertenecen KNM-ER 1470 y KNM-ER 62000» (M. G. Leakey *et al.,* 2012), sosteniendo que decidir si ésta es *Homo habilis* o bien *H. rudolfensis* debería dejarse para cuando se cuente con estudios más relevantes acerca de la asociación de OH 7 con los demás fósiles.

Como hemos visto, la pregunta acerca de si la muestra de *Homo habilis* sensu lato puede reducirse a una sola especie o necesita dos no cuenta con una respuesta firme. En la situación actual, y más aún tras el hallazgo de los ejemplares últimos de Olduvai y Koobi Fora que acabamos de ver, tan justificable es separar en dos especies *Homo habilis* y *Homo rudolfensis* como mantener una única en la que quepan todos los ejemplares de *Homo habilis* sensu lato. Como sostuvo Phillip Tobias (2003) en su comentario al hallazgo de OH 65, la cuestión de las especies relacionadas con *Homo habilis* y *Homo rudolfensis* no está en forma alguna resuelta. Siendo así, y de acuerdo con el principio de parsimonia, hemos optado por incluir *Homo rudolfensis* dentro de la especie *Homo habilis,* aunque mantendremos ambos taxa, para más claridad de los comentarios, siempre que sea necesario.

2. Monofilia de los géneros del Plioceno

Las principales dudas acerca del sentido de los géneros de homininos en el Plioceno se refieren a su posible parafilia. Como vimos en su momento, una clasificación respetuosa

Caja 11.11 Grupos parafiléticos

Como vimos en el capítulo 2, un grupo parafilético es un conjunto que incluye varios de los taxa pertenecientes a un linaje, pero no todos. Cuando se agrupan en un solo clado distintos taxa difíciles de situar en los linajes próximos, lo más común es que esa agrupación forzada forme un grupo parafilético.

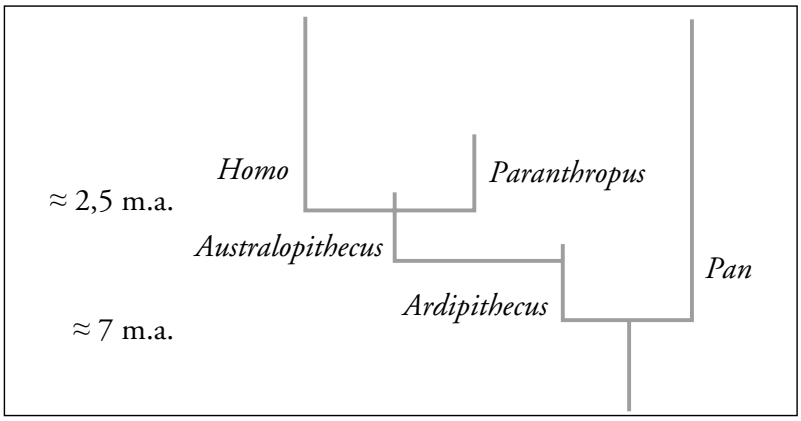


Figura 11.3 Cladograma más plausible de acuerdo con Strait, Grine y Moniz (1997).

con el proceso evolutivo debe agrupar las especies en géneros monofiléticos. ¿Lo son los que hemos indicado?

2.1 Monofilia de *Australopithecus*

A finales del siglo XX eran tantas las especies incluidas en *Australopithecus* que David Strait, Frederick Grine y Marc Moniz (1997) apuntaron la necesidad de un replanteamiento de la filogenia de los primeros homininos para aclarar el contenido del género *Australopithecus*. El problema consiste en que ese taxón, definido convencionalmente como el conjunto de todos los homininos anteriores a *Homo* —sin contar *Ardipithecus*—, formaba ya en esas fechas un grupo parafilético que aparecía en la práctica totalidad de los cladogramas. Dicho de otro modo, *Australopithecus,* tal y como era entendido, suponía una especie de comodín en el que se emplazaban todos los homininos antiguos incapaces de ser colocados en otra parte.

Los taxa de australopitecinos que tuvieron en cuenta Strait, Grine y Moniz (1997) en su estudio cladístico fueron —con los nombres dados por los autores— *Australopithecus afarensis, A. africanus, A. aethiopicus, A. robustus* y *A. boisei.* Otras especies que no se conocían entonces y han sido aceptadas de forma general después, como *A. anamensis, A. bahrelghazali, A. garhi* y *A. sediba,* agravan la cuestión planteada por los autores. El género *Australopithecus* definido de esa manera amplia incluye sin lugar a dudas ejemplares que no pueden ser agrupados en un único linaje evolutivo porque, de hacerlo, éste resulta ser parafilético.

Un primer paso para lograr que *Australopithecus* constituya un verdadero linaje consiste en retirar de él los ejemplares robustos, reservándoles un género propio. Es esa la solución que se sigue en este libro y no tiene nada de original, por supuesto. Se recordará que la distinción entre australopitecinos «robustos» y «gráciles» fue hecha ya por Robert Broom (1938), distinguiendo entre los géneros *Australopithecus* y *Paranthropus*. Mediante esa operación taxonómica, los grupos formados son más coherentes como linajes evolutivos. Sin embargo, así no quedan liquidadas todas las dificultades de interpretación.

Vayamos con el análisis de Strait, Grine y Moniz (1997). En el cladograma dado por los autores como más correcto, *Australopithecus africanus* forma el grupo hermano de *Paranthropus* + *Homo* (véase figura 11.3).

Aunque la cladística reformada no permite establecer relaciones de ancestros y descendientes (capítulo 2), esa situación sería compatible con el hecho de considerar al *A. africanus* como el último ancestro común anterior al conjunto que forman los australopitecinos robustos *(A. robustus, A. boisei* y *A. aethiopicus)* y *Homo* (véase el árbol filogenético de la figura 11.13, que es repetición, para mayor comodidad de lectura, del árbol de la figura 8.1).

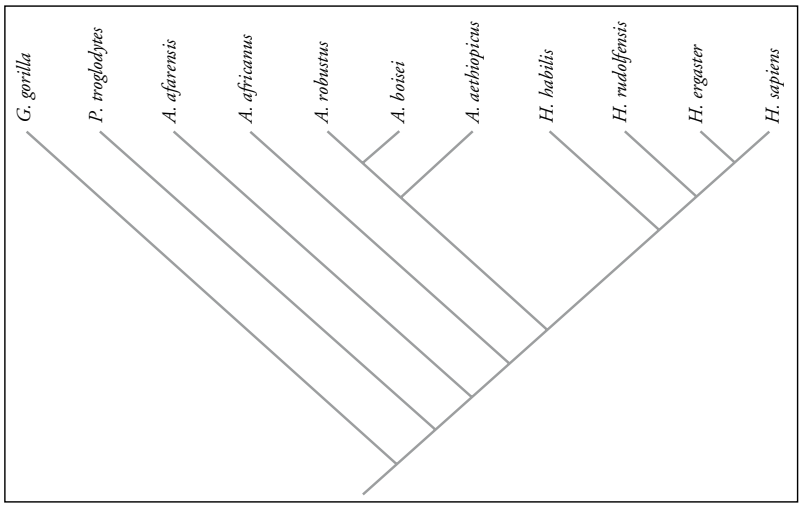


Figura 11.4 Árbol filogenético de los géneros *Ardipithecus, Australopithecus, Paranthropus* y *Homo.* Para los detalles, véase capítulo 8.

En los años en los que se desconocían otros ejemplares propios del género *Australopithecus,* es decir, antes del descubrimiento de *A. anamensis, A. bahrelghazali, A. garhi* y *A. sediba,* se trataba de una solución razonable. Al añadir los nuevos taxa, volvemos a toparnos con el problema de una amalgama a la manera de cajón de sastre que conduce a un grupo parafilético.

El cladograma ofrecido por Pickering y colaboradores (2011) tras el estudio que acompañó a la propuesta del *A. sediba* aparece en la figura 11.5. Al margen de las dudas que quepa expresar, una vez más, acerca de la elección de taxa y caracteres —no se incluyen *A. anamensis, A. bahrelghazali* y *A. (kenyanthropus) platyops,* ni se justifica su ausencia— lo que resulta claro es que en ese cladograma es imposible realizar una agrupación monofilética de los miembros de *Australopithecus* considerados. Es evidente que añadir los taxa que faltan no haría sino empeorar la situación.

El género *Australopithecus* es parafilético, pues, y para evitarlo sería necesaria una primera operación consistente en nombrar un nuevo género que agrupase *A. afarensis* y *A. garhi,* esto es, unir una de las especies más antiguas con otra de las más modernas. De

Caja 11.12 El taxón *Praeanthropus*

Hemos seguido en este libro la denominación habitual de *Australopithecus,* que incluye a los *A. afarensis* y otras especies cercanas tanto de África del este como del Chad. No obstante, algunos autores como Day, M. D. Leakey y Olson (1980), Strait, Grine y Moniz (1997), Wood y Collard (1999b), Wood y Richmond (2000) y Cela-Conde y Ayala (2003) rescataron la denominación de *Praeanthropus africanus.* Se trata del género que propuso Musaffer Senyürek (1955) renombrando el *Meganthropus* de Weinert (1950), y a él corresponden ejemplares recolocados más tarde como *A. afarensis* (véase Day *et al.,* 1980). Utilizar el género *Praeanthropus* para los australopitecinos anteriores a la división de los homininos en «grácileS» y «robustos» tiene dos ventajas. En primer lugar, se ajusta mejor a las normas formales del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, que recomienda utilizar el primer nombre propuesto para cualquier taxa salvo que existan motivos muy fundados para no hacerlo. Además, si los *Australopithecus africanus* se consideran ancestros directos de los australopitecinos «robustos», todos ellos pueden entrar en el género *Australopithecus,* que es el que concedió Raymond Dart al Niño de Taung. El hecho de que esta segunda interpretación evolutiva case mal con la reinterpretación de la edad de *A. africanus,* y lo muy extendido de la denominación *Australopithecus afarensis* nos ha llevado a descartar el nombre de *Praeanthropus,* no sin aceptar que su uso sería del todo correcto.

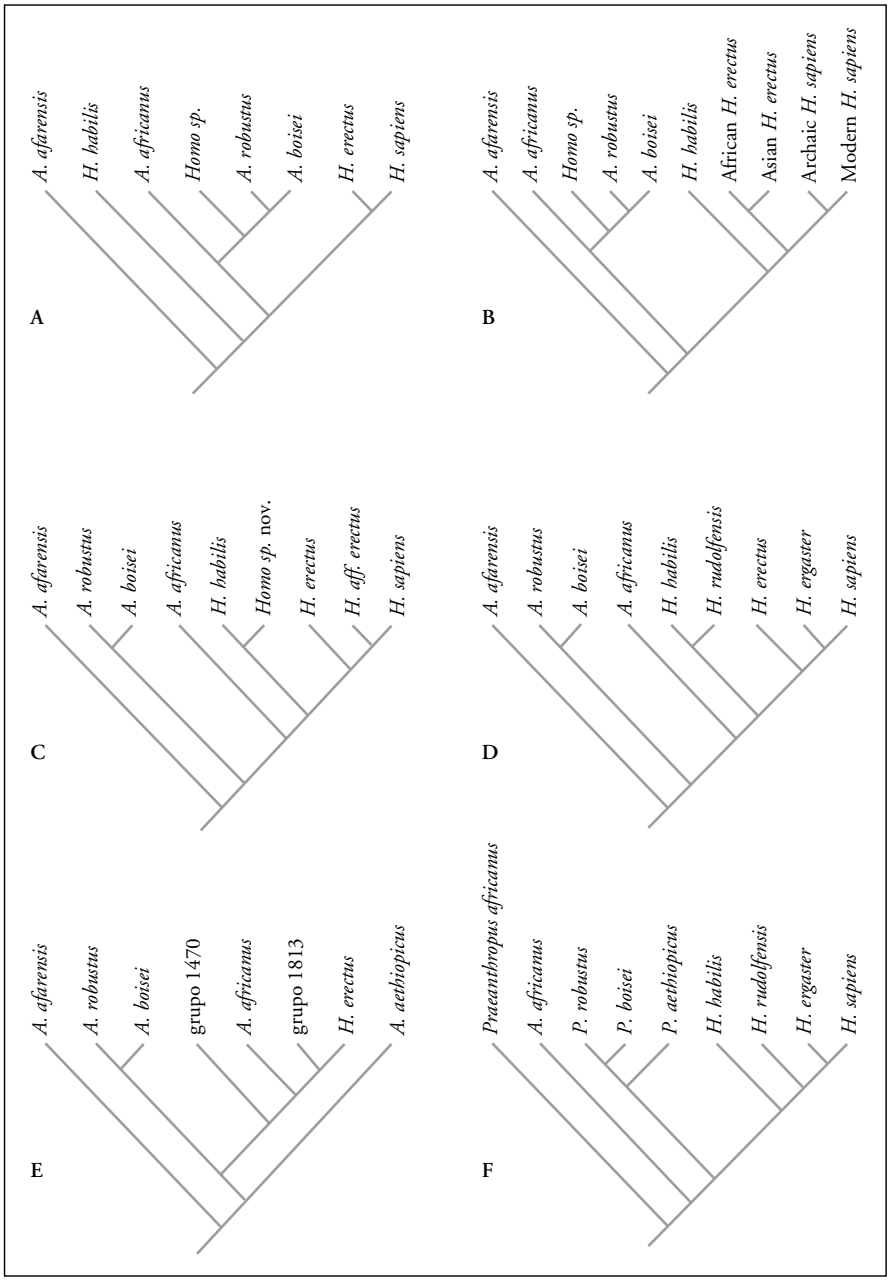


Figura 11.5
Cladogramas más parsimoniosos considerados por Wood y Collard (1999).

hecho, para llegar a un cladograma sin parafilias serían necesarios más géneros. Pero parece obvio que una multiplicación de taxa de ese estilo no tiene sentido y, de hecho, nadie que nosotros sepamos la ha propuesto. De momento, la parafilia de *Australopithecus* no se ha podido resolver; reconocerlo es de justicia. El análisis propuesto por Rolando González-José y colaboradores (2008), que es el intento más reciente de lograr cladogramas adecuados a los procesos filogenéticos reales —agrupando rasgos en módulos y considerando variaciones cuantitativas continuas— sólo consideró para su estudio los taxa *Aus-*

Caja 11.13 Una evolución en arbusto

Leslie Aiello y Peter Andrews (2000) sostuvieron que: «En la actualidad es imposible establecer las relaciones filogenéticas de los australopitecos con un grado de confianza suficiente. Existe una conciencia cada vez mayor de la naturaleza 'en arbusto' de la evolución de los homínidos a lo largo del período de los australopitecinos y también de que nuevas especies de homínidos antiguos están aún por descubrir».

En la década larga transcurrida desde entonces sus palabras no han hecho sino confirmarse.

tralopithecus afarensis y *Australopithecus africanus*. Pese a esa reducción, si se agrupan en un mismo género, éste resulta parafilético.

2.2 Monofilia de *Homo*

Por lo que respecta a los taxa más antiguos de *Homo,* también aparecen problemas de parafilia. En un análisis destinado a determinar el sentido del género *Homo,* Bernard Wood y Mark Collard (1999b) examinaron seis cladogramas propuestos por Chamberlain y Wood (1987) (A, en la figura 11.5), Chamberlain (1987) (B), Wood (1991) (C), Wood (1992c) (D), Lieberman, Wood y Pilbeam (1996) (E) y Strait, Grine y Moniz (1997) (figura 11.5). Considerando *Homo habilis* y *H. rudolfensis* como dos especies pertenecientes a ese género, tres de los cladogramas dieron un resultado monofilético para *Homo* y tres más uno parafilético, cosa que, de acuerdo con los autores, no supone la adscripción inequívoca de *H. habilis* y *H. rudolfensis* a *Homo.* Pero la principal razón que llevó a Wood y Collard (1999b) a retirar del género a los taxa de los primeros *Homo* se debe a que les falta la coherencia evolutiva indicada por los autores como necesaria para figurar en él. Tomando en cuenta la forma y tamaño del cuerpo, los rasgos del esqueleto relacionados con la locomoción, el tamaño cerebral relativo, el ratio del patrón de desarrollo ontogenético y el tamaño relativo del aparato masticatorio —que son las condiciones propuestas por Wood y Collard (1999b)—, en la mayor parte de esos rasgos, si no en todos, *H. habilis* y *H. rudolfensis* se encuentran más cerca de los australopitecinos que de *Homo sapiens*.

Examinemos con algo más de detalle uno de esos rasgos, el de la locomoción, para calibrar el alcance del problema.

2.3 La locomoción de los primeros *Homo*

La filogénesis de la bipedia se entiende como un proceso en el que los miembros superiores alargados, el dedo gordo del pie con un cierto grado de pulgar (oponible a los demás dedos) y la gran movilidad de las articulaciones forman parte de los caracteres primitivos. En su conjunto, esos rasgos que, como vimos, son propios en buena medida de *Ardipithecus,* permanecieron en parte como plesiomorfias en *Australopithecus,* indicando una bipedia compatible con la trepa a los árboles. Tales plesiomorfias desaparecen en el bipedismo propio de *Homo erectus,* semejante al de los humanos modernos.

¿Qué sucede con las especies de *Homo* anteriores a *H. erectus?* ¿Dispusieron de una bipedia similar a la de éste o mantuvieron capacidades altas de trepa como sucede con *Australopithecus?*

Veamos el caso de *Homo habilis*. Al proponerse la especie (Leakey, Tobias y Napier, 1964), se describió en función de los rasgos morfológicos disponibles que incluían pocos restos postcraneales. No es raro, pues, que la defensa frente a las críticas recibidas se centrase en los rasgos dentales y craneales (véase Tobias y Clarke, 1996, en su discusión con Robinson, por ejemplo). Pero el sentido de llevar el género *Homo* hasta el Plioceno incluía la idea bastante clara de que en esa época habría tenido lugar la aparición de unos

seres nuevos en términos adaptativos, unos seres que colonizaron la sabana gracias al uso de los instrumentos que ellos mismos construían y que, en el proceso de adaptación a los espacios abiertos sufrieron transformaciones del aparato locomotor cuyas evidencias eran en buena parte hipotéticas por falta de postcraneales de la especie.

Entraremos en los detalles de ese modelo adaptativo en el capítulo siguiente. A los efectos de lo que estamos discutiendo ahora, el problema con el que nos encontramos es el de que ejemplares como OH 62 y KNM-ER 3735, hallados con posterioridad a la propuesta de *Homo habilis* pero incluidos en ese taxón, muestran unas proporciones que no cuadran con la imagen del género *Homo* tal y como es indicada por *H. erectus*. Así, la comparación de OH 62 con la morfología de los actuales simios superiores ha llevado a sostener que se trata de un hominino con un «estilo simio» (Aiello, 1992; Hartwig-Scherer y Martin, 1991).

KNM-ER 3735 añadió indicios en el mismo sentido. Aunque su estado fragmentario no permite tomar medidas generales, las partes disponibles de KNM-ER 3735 fueron comparadas por Richard Leakey *et al.* (1989) con las del australopiteco A.L. 288-1 tomando como referencia para el análisis un ejemplar de *Pan troglodytes* y otro de *Homo sapiens*. El resultado dio una longitud mayor de las extremidades superiores en KNM-ER 3735 que en A.L. 288-1, cosa que apuntaría hacia una conducta arbórea más acusada en *Homo habilis* que en *A. afarensis* (R. E. F. Leakey *et al.,* 1989). No existe una manera fácil de explicar una secuencia evolutiva así en el proceso de transición hacia la bipedia de *H. erectus*.

Pero el estudio de Richard Leakey *et al.* (1989) tenía al menos dos inconvenientes. En primer lugar, el del sexo de los especímenes: A.L. 288-1 es hembra, y KNM-ER 3735, presumiblemente macho. En la medida en que no se dispone de esqueletos de *H. habilis* y *A. afarensis* del mismo sexo, ese problema no puede resolverse. La otra dificultad del trabajo de R. E. F. Leakey *et al.* (1989) estriba en haber llevado a cabo las comparaciones con un solo individuo de chimpancé y otro de humano actual.

Distintos análisis (Hartwig-Scherer y Martin, 1991; Haeusler y McHenry, 2007; Ruff, 2009; Pontzer *et al.,* 2010) han seguido las pautas metodológicas del estudio de R. E. F. Leakey *et al.* (1989). Así, Sigrid Hartwig-Scherer y Robert Martin (1991) concluyeron, coincidiendo con Leakey y colaboradores (1989), que respecto de la relación que existe entre las diversas medidas correspondientes a las extremidades superiores frente a las inferiores OH 62 se acerca más a los simios actuales que a los humanos modernos; por su parte, A.L. 288-1 muestra proporciones más humanas.

Martine Haeusler y Henry McHenry (2007) se propusieron enmendar las carencias del estudio original de Richard Leakey y colaboradores (1989) repitiendo su análisis pero con una muestra mayor de chimpancés y humanos modernos. El resultado obtenido indicó que, en contra de las conclusiones de R. E. F. Leakey *et al.* (1989), los dos ejemplares fósiles no se diferencian en términos estadísticos. El tamaño relativo del húmero distal, la cabeza del radio y la articulación de ambos cae dentro del rango de variación de los humanos modernos tanto en el caso de KNM-ER 3735 como en el de A.L. 288-1, y las falanges de las manos de estos últimos son semejantes en la posesión de una base grácil y una articulación media robusta. Pero Haeusler y McHenry (2007) sí encontraron diferencias en la robustez del hombro, en especial de la espina escapular, y en el tamaño relativo del cuello del radio. Como conclusión, sostuvieron que A.L. 288-1 habría tenido un brazo más semejante al humano, mientras que KNM-ER 3735 dispondría de un hombro más potente —cosa que cuadra con una conducta arbórea. Dicho de otro modo, las conclusiones principales de R. E. F. Leakey *et al.* (1989) se veían en parte apoyadas.

El trabajo de Christopher Ruff (2009) analizó los rasgos de OH 62, dos *Homo erectus* africanos, KNM-WT 15000 y KNM-ER 1808, chimpancés y humanos modernos. El examen se centró en la fuerza *(strength)* de dos puntos del fémur y dos del húmero, deducida

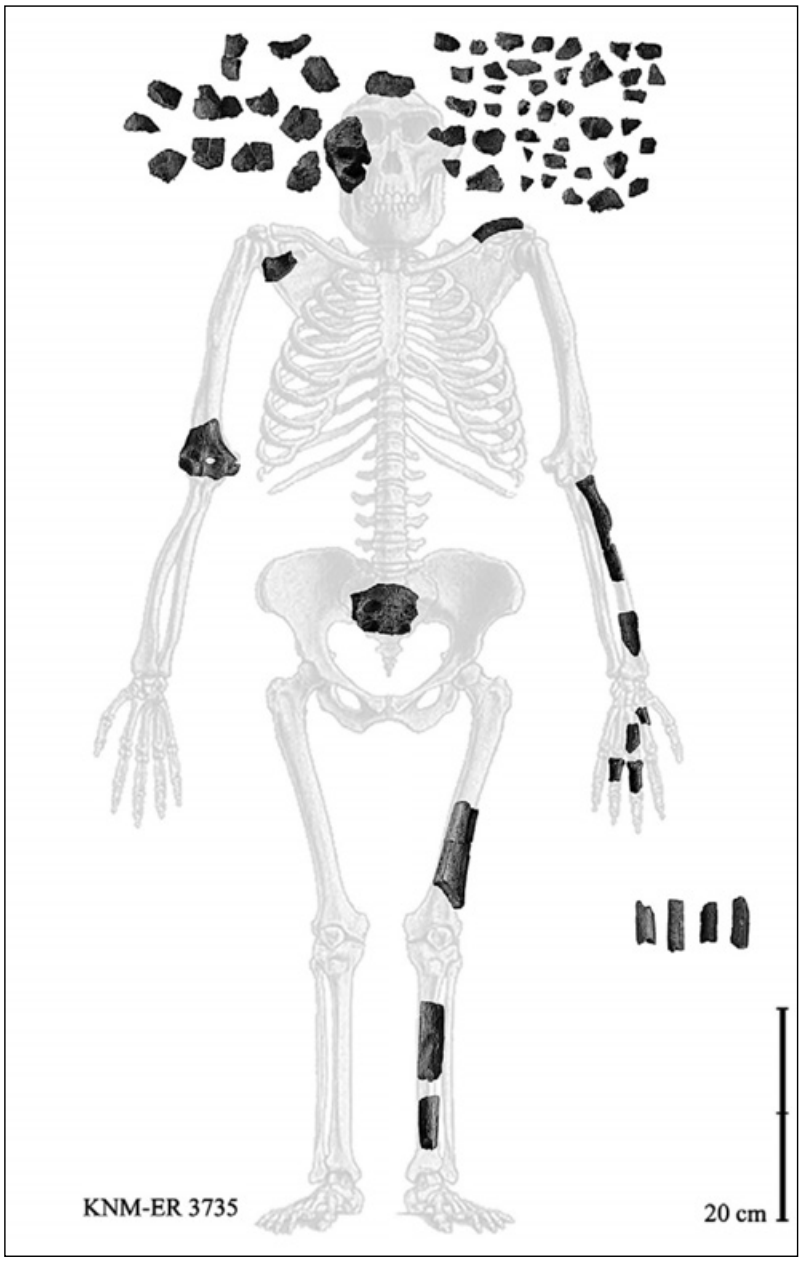


Figura 11.6 Fragmentos disponibles del esqueleto parcial KNM-ER 3735, *H. habilis* (en negro), sobreimpuestos sobre el dibujo del esqueleto de un *Australopithecus. (*Ilustración de Haeusler y McHenry, 2007).

del análisis computacional de la forma y grosor que muestra el hueso en su sección transversal. Para todas y cada una de las combinaciones entre las secciones estudiadas, la proporción entre la fuerza del fémur y la del húmero de OH 62 cayó dentro del rango de los chimpancés, mientras que esa misma proporción estaba en KNM-WT 15000 y KNM-ER 1808 dentro del rango humano (Ruff, 2009).

La conclusión más razonable de esos estudios indica que, en su conjunto, el *H. habilis* debería ser descrito, en función de los rasgos postcraneales de KNM-ER 3735 y OH 62, como un hominino parcialmente arbóreo.

Caja 11.14 El fémur de OH 62

Berhane Asfaw *et al.* (1999) han criticado que en los trabajos de morfología comparada entre OH 62 y A.L. 288-1 se saquen conclusiones acerca de la relación entre longitud del húmero y longitud del fémur. Para Asfaw *et al.* (1999), el tamaño del fémur de OH 62 no puede ser estimado de forma precisa y, por tanto, no sirve para entrar en comparaciones.

Definir el *H. habilis* como parcialmente arbóreo es un diagnóstico que se contradice con la interpretación asociada a la propuesta del taxón. OH 8 fue tomado como paratipo de *H. habilis* por L. Leakey *et al.* (1964) y, de hecho, la nueva especie fue descrita en su momento como poseedora de una locomoción similar a la del ser humano actual; en forma alguna se entendió el *H. habilis* como un ser en parte arbóreo. El ejemplar OH 6 fue entendido por su parte como indicio de que la articulación tibia-peroné era en *Homo habilis* similar a la de los humanos modernos (Davis, 1964; Lovejoy, 1975).

Como hemos visto en el capítulo 5, Campbell Rolian, Daniel Lieberman y Benedikt Hallgrimsson (2010) proporcionaron indicios firmes de que, en los homininos, las manos y los pies cambiaron a través de un proceso de coevolución. Cabría esperar por tanto que el grado de bipedia de *Homo habilis* se manifieste tanto en las extremidades inferiores como en las superiores.

Autores como Randall Susman y Jack Stern (1979) y Françoise Jouffroy (1991) han sostenido que la mano de OH 7 presenta indicios de trepa (las falanges curvadas). Ch. Oxnard y F. Peter Lisowski (1980) también han visto en OH 8 rasgos que se asocian con la función de trepa. Otros autores, por el contrario, han seguido calificando OH 8 como un pie moderno (Deloison, 1991; Susman y Stern, 1991; White y Suwa, 1987).

El carácter de las extremidades de *Homo habilis* tropieza, pues, con dos interpretaciones opuestas, salvo que también los rasgos de los primeros postcraneales descubiertos en Olduvai se reinterpreten como plesiomórficos.

El problema de la plesiomorfia o apomorfia de los rasgos de la locomoción de *Homo habilis* podría extenderse a otros taxa antiguos del género. De *H. rudolfensis* no puede

Caja 11.15 Aclarando el sentido de OH 8

Radiografía del pie de una mujer actual de 12 años junto a los huesos correspondientes de OH 8 (Susman, 2008).

El estudio de Randall Susman (2008) se planteó como objetivo el comparar el grado de desarrollo de OH 7 y OH 8. Es común considerar que OH 7 es un ejemplar inmaduro y OH 8 un individuo adulto. Tras realizar una comparación mediante radiografías de OH 8 y del pie de una mujer actual de 12 años para poner de manifiesto sus semejanzas de desarrollo, la conclusión de Susman (2008) no sólo fue la de que OH 8 es inmaduro; según el autor, OH 7 (mano) y OH 8 (pie) pertenecen al mismo individuo.

decirse nada porque no cuenta con postcraneales dados por seguros. Pero *Homo georgicus* sí los tiene. ¿Qué nos indican?

El examen de Herman Pontzer y colaboradores (2010) de los postcraneales de Dmanisi se planteó comprobar la hipótesis de que la dieta carnívora llevó a un incremento de la bipedia, a una carrera más eficaz y duradera. Los resultados obtenidos indicaron que las extremidades posteriores de los ejemplares de Dmanisi eran semejantes —de acuerdo con el arco longitudinal plantar, tamaño superior y morfología del tobillo— a las de los humanos modernos desde el punto de vista funcional. Pero la retención de rasgos primitivos —torsión de la tibia, forma del metatarso— ponen de manifiesto que en la primera salida de África (véase capítulo 12) no se había completado aún la evolución del aparato locomotor propia de *Homo erectus* (Pontzer *et al.,* 2010).

2.4 Un sentido taxonómico para los ejemplares de *Homo* del Plioceno

Como decíamos antes, Bernard Wood y Mark Collard (1999b) incluyeron como criterio para poder colocar cualquier espécimen en *Homo* el que se parezca más a *Homo sapiens* que a *Australopithecus*. En principio, ninguno de los miembros más antiguos del género —la muestra completa de *H. habilis* sensu lato, e incluso *H. georgicus*— lo cumplen, con lo que deberían ser trasladados a *Australopithecus*. El resultado de una operación así lleva a que la parafilia considerable de este último género se convierta en colosal.

Pero existen distintas razones que aconsejan mantener a *H. habilis* dentro de *Homo.* La primera es metodológica. Si la evolución ha seguido, de acuerdo con Darwin, un proceso de transformaciones graduales —idea que es del todo compatible con la presencia tanto de períodos de estasis como de momentos de aceleración del cambio—, los primeros ejemplares de cada nuevo linaje se parecerían mucho, por necesidad, a sus equivalentes del grupo hermano. La retención de caracteres primitivos obliga a ello y, de tal suerte la evolución de la bipedia implica la presencia en los taxa más antiguos de unas capacidades para la trepa que se expresan en el esqueleto como plesiomorfias. *Australopithecus* muestra la tendencia a ir desarrollando una bipedia más obligada. *Homo erectus* cuenta ya con la locomoción propia de los humanos modernos. ¿Qué decir, pues, de *Homo habilis?* No es extraño que una bipedia con retención de rasgos primitivos permaneciese todavía al aparecer el género *Homo*. Es ilógico exigir a los primeros ejemplares de un nuevo género que dispongan ya de la proporción de apomorfias y plesiomorfias propia del taxón más moderno. Sería lo mismo que negar la existencia de un proceso de evolución dentro del género. De hecho, existen indicios claros de que con los primeros ejemplares de *Homo* se ha emprendido un nuevo camino evolutivo. Las medidas relativas al alto y el ancho de la cadera analizadas por Henry McHenry y Katherine Coffing (2000) son un ejemplo (véase figura 11.7).

A esa consideración acerca de cómo deben llevarse a cabo las comparaciones morfológicas se añade un criterio funcional. Se trata de la convicción generalizada acerca de que *Homo habilis* y los demás miembros muy antiguos de *Homo* llevaron a cabo la manufactura de útiles líticos. Como veremos en el capítulo siguiente, la atribución a *Homo habilis* de las primeras tallas es la interpretación más parsimoniosa de las evidencias tafonómicas disponibles. Pero el de la fabricación de herramientas sofisticadas es también uno de los rasgos más notorios del género y supone la mejor explicación disponible para su adaptación a la sabana abierta.

Se podría pensar que el recurso a la cultura es un argumento débil en favor de la condición de *H. habilis* como miembro legítimo del género. Para evaluar su fuerza tenemos que anticipar algunas de las cuestiones que trataremos en el capítulo siguiente.

Homo georgicus es el protagonista de la primera salida de los homininos de África y, por ende, el probable ancestro directo del

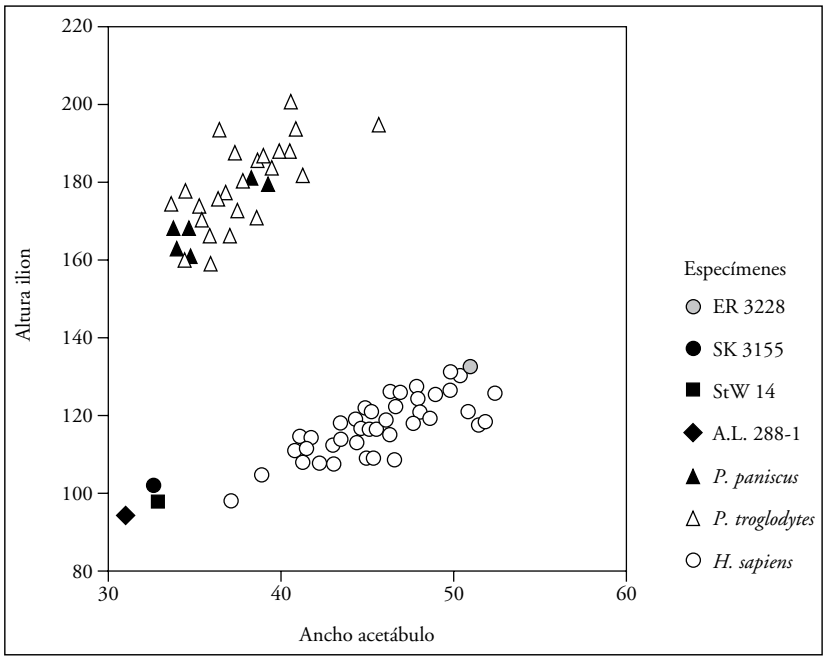


Figura 11.7 Gráfico de la relación de tamaño entre la articulación y el ala de la cadera. Ordenada: altura del ilion. Abscisa: anchura del acetábulo. A.L. 288-1, *A. afarensis;* Sts 14 (StW 14 en la ilustración, tomada del original), *A. africanus;* SK 3135, *P. robustus;* KNM-ER 3228, *H. rudolfensis* (McHenry y Coffing, 2000). McHenry y Coffing subrayaron que la relación queda, en *Australopithecus* y *Paranthropus,* más alejada de los simios que de *Homo* y, en *H. rudolfensis,* es indistinguible de la de los humanos modernos.

Homo erectus asiático. En el yacimiento de Dmanisi han aparecido las herramientas —de tradición muy antigua— con las que llevó a cabo la dispersión. Bien es verdad que se ha sostenido que *Australopithecus* también fabricó útiles de piedra (Asfaw *et al.,* 1999). En cualquier caso, caben pocas dudas acerca de que *H. georgicus* es el único autor imaginable de las tallas de Dmanisi.

Si, de acuerdo con su morfología aún primitiva —como acabamos de ver— del aparato locomotor, situamos a *H. georgicus* dentro de *Australopithecus,* se concluye que los australopitecos son los primeros homininos que salen de África con herramientas de piedra y evolucionan hacia el *Homo erectus* asiático. Esa interpretación carece a nuestro entender de sentido. Como hemos sostenido hace poco, el objetivo que queremos alcanzar no es nominalista sino filogenético. Aspiramos a reconstruir el Árbol de la Vida con arreglo a una descripción coherente de la evolución de los linajes humanos. Y de acuerdo con ella es tan difícil sostener que la primera colonización de África la llevan a cabo los australopitecos como separar en géneros distintos *H. georgicus* y *H. habilis*.

2.5 Monofilia de *Paranthropus*

Entre todos los géneros del Plioceno, *Paranthropus* es el que se muestra más consistente, hasta el punto de que su consideración como un género monofilético es bastante general —si bien pueden encontrarse opiniones contrarias (Skelton y McHenry, 1992, por ejemplo).

Las apomorfías más notorias de *Paranthropus* tienen que ver con la megadontia y, en general, la robustez craneofacial. Pues bien, en su investigación acerca de la posible monofilia de *Paranthropus,* Bernard Wood (1988) advirtió que la convergencia evolutiva de rasgos relacionados con estructuras funcionales complejas —como son las del aparato masticatorio— puede a menudo confundir deduciendo de ella conclusiones de proximidad filogenética. Así que no existen suficientes razones ni para rechazar la hipótesis de dos clados separados entre los «robustos»

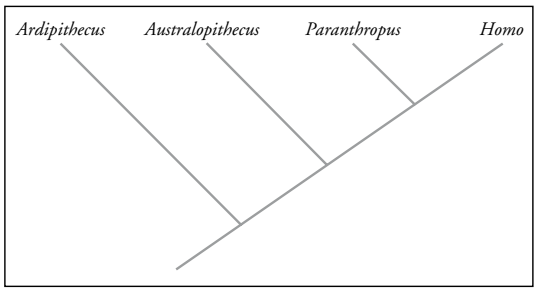


Figura 11.8 Cladograma más plausible de acuerdo con Strait, Grine y Moniz (1997). Se trata de la figura 11.1 (abajo) que, por razones de comodidad de lectura, repetimos aquí.

sudafricanos y del Rift, ni para sustentar la monofilia. Wood (1988) consideró, pues, que la solución más parsimoniosa es la de un grupo monofilético que reúna a todos los *Paranthropus*. La alternativa llevaría, según Wood, a sostener que *A. africanus* es el antecesor de los «robustos» sudafricanos y *A. afarensis* el de los de África del este.

Volvamos al planteamiento cladístico de Strait, Grine y Moniz (1997) de comienzos de este capítulo (véase figura 11.8). La agrupación correspondiente al género *Paranthropus* (*A. robustus* + *A. boisei* + *A. aethiopicus,* de acuerdo con la taxonomía utilizada por los autores) es monofilética.

Pero existe un problema puesto de manifiesto por Walker y colaboradores (1986). El cladograma de la figura 11.8 indica que el taxón *A. africanus* es el grupo hermano de los géneros *Paranthropus* y *Homo,* ambos monofiléticos. Sin embargo, para Walker y colaboradores (1986) KNM-WT 17000 *(P. aethiopicus)* se aproxima más a los *A. afarensis* que a ningún *A. africanus.* Su antigüedad convertiría, además, en plausible la presencia de un clado común para *P. aethiopicus* y *P. boisei* afín a *A. afarensis* y separado de la línea evolutiva que condujo a *P. robustus*.

La dificultad con la que tropezamos para poder llevar a cabo esas agrupaciones dentro del cladograma de la figura 11.8 es que los clados *A. africanus* + *P. robustus* y *A. afarensis* + *P. boisei* resultan parafiléticos. Walker y colaboradores (1986) sostuvieron que esa dificultad deriva del hecho de que las características comunes que comparten los robustos sudafricanos y los de África del este son en realidad homoplasias —rasgos análogos.

No cabría, por tanto, hablar de la existencia de un «clado robusto» sino de dos: uno con la sucesión *P. aethiopicus-P. boisei* y otro con *P. robustus*. De ser así, las distintas especies pertenecerían a dos linajes separados siendo posible, pero no necesario, separarlas en dos géneros distintos. El cladograma especulativo que refleja tal hipótesis aparece en la figura 11.9.

La conclusión del volumen editado por Frederick Grine (1988) sobre la historia evolutiva de los australopitecinos robustos sostuvo que el hallazgo del KNM-WT 17000 habría tenido en realidad el efecto contrario del que indicaron Walker *et al.* (1986). Frederick Grine defendió que algunos de los rasgos compartidos por los *P. robustus* y los *P. boisei* deben ser considerados sinapomorfias (caracteres homólogos compartidos filogenéticamente) y no homoplasias (convergencias por analogía). Para Grine (1988), siguiendo a Wood (1988), la posibilidad de que existan

Caja 11.16 ¿Son grupos hermanos *P. robustus* y *P. boisei?*

En la revisión hecha por Bernard Wood y Tery Harrison (2011) del contexto evolutivo de los primeros homininos, los autores indicaron que, aunque la gran mayoría de los análisis cladísticos indican que *P. boisei* y *P. robustus* son grupos hermanos, algunas evidencias tanto macroestructurales (la morfología de las raíces de los premolares, por ejemplo) como microestructurales (los ratios de secreción diaria de esmalte) hablan en contra de esa consideración. Pero esos mismos ejemplos podrían indicar en realidad que, en taxa muy próximos y de similares estrategias adaptativas, las combinaciones solapadas de rasgos dan lugar a homoplasias que confunden los análisis filogenéticos. Hemos llamado paralelismos a esos rasgos coincidentes.

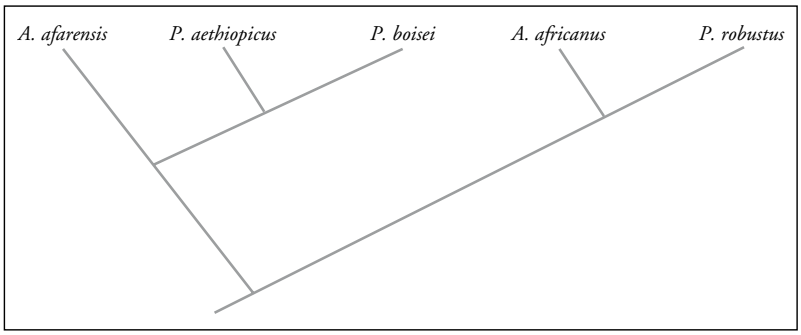


Figura 11.9 Cladograma tentativo a título de ilustración de las relaciones que se establecerían entre los taxa *A. afarensis, A. africanus, P. robustus, P. aethiopicus* y *P. boisei* de acuerdo con la interpretación filogenética de Walker *et al.* (1986).

dos clados entre los robustos es superior a la que muchos autores admitirían, pero la alternativa más fuerte continúa siendo todavía la de un solo clado: un grupo monofilético que agrupa a todos los australopitecinos robustos y justifica el clasificarlos dentro del género común de *Paranthropus*.

La polémica acerca de si los australopitecinos robustos forman o no un grupo monofilético dio un giro gracias al ejemplar de Konso descrito por Gen Suwa *et al.* (1997). La morfología del espécimen es, al decir de Suwa y colaboradores, propia sin duda alguna de un australopiteco robusto aunque con algunos rasgos (la dentición, sobre todo) compartidos sólo con *P. boisei*. Sin embargo, el equipo de Suwa hizo una interpretación interesante de su sentido morfológico. KGA10-525 incorpora algunos rasgos, como la posición adelantada de la cresta sagital, impropios de los *P. boisei* y *P. robustus* conocidos hasta entonces y que sólo están presentes en el KNM-WT 17000, *P. aethiopicus*. Otros rasgos de KGA10-525 se encontraban también en los límites o incluso fuera de los rangos de variación de los ejemplares robustos anteriores. Para Gen Suwa y colaboradores (1997), ciertos caracteres de los ejemplares robustos habían sido considerados antes como funcional y adaptativamente significativos, hasta el extremo de ser tenidos por fundamentales para atribuir la pertenencia a una u otra especie. Pero tales rasgos podrían corresponder en realidad a los polimorfismos propios de una variación grande entre las diversas poblaciones. El ejemplar-tipo de *P. boisei,* OH 5 de Olduvai, sería, así, un espécimen «extremo» (Delson, 1997) de la especie, mientras que tanto los *P. boisei* de Turkana como los descubiertos en Konso supondrían seres de morfología intermedia entre los de Olduvai y los *P. robustus* sudafricanos.

Como comentó Eric Delson (1997), Gen Suwa y colaboradores (1997) hubiesen podido perfectamente atribuir los ejemplares de Konso a una nueva especie. Sin embargo optaron por el camino contrario: el de plantear la posibilidad de que todos los australopitecinos robustos (*P. boisei* y *P. robustus* al menos) pertenezcan a una misma especie. El carácter intermedio de KGA10-525 puede relacionarse, por otra parte, con las conclusiones del estudio de Bernard Wood, Christopher Wood y Lyle Konigsberg (1994). Basándose en el exa-

Caja 11.17 Los molares de *Paranthropus*

Frederick Grine y Lawrence Martin (1988) llegaron a la misma conclusión de la monofilia de *Paranthropus* tras examinar una de las características más notorias de los australopitecinos robustos: sus molares muy gruesos. Ese grosor se consigue a través de unas pautas de desarrollo semejantes en los robustos sudafricanos y de África del este. Al decir de Grine y Martin (1988), ese rasgo puede considerarse sinapomórfico de las distintas especies de robustos y los separa tanto de *A. africanus* como de cualquier taxón de *Homo.*

Caja 11.18 Variabilidad de *P. boisei*

La cuestión de la consistencia de *P. boisei* como un taxón cuya variabilidad corresponde a la propia de una única especie ha sido analizada por Nicole Silverman, Brian Richmond y Bernard Wood (2001) comparando el hipodigma mandibular de *P. boisei* con el de los humanos y simios actuales. Los autores concluyeron que el grado de variación en el tamaño de *P. boisei* no aparece en las muestras de humanos modernos y chimpancés, y es raro en gorilas, pero resulta común en orangutanes. La variación en las formas aparece de manera similar en todos los casos, el fósil y los actuales. Por su parte, Bernard Wood y Daniel Lieberman (2001) han planteado que, de acuerdo con las variables métricas convencionales, la muestra de *Paranthropus* de Konso entra en el rango de variabilidad previo al hallazgo de esos ejemplares —en contra de la interpretación realizada por Suwa *et al.* (1997). Para Wood y Lieberman (2001), la condición especial atribuida a los ejemplares de Konso se debe a que los caracteres que se califican como «extremos» en esa muestra son rasgos craneales que tienden a mostrar una alta variación intraespecífica. De cara a valorar la posible inclusión de todos los australopitecinos robustos en una sola especie, sería interesante aplicar el mismo análisis de variabilidad craneodental de *P. boisei* —con los ejemplares Konso— realizado por Wood y Lieberman (2001) a la muestra completa de *P. robustus* + *P. boisei* + *P. aethiopicus.*

men de numerosos rasgos dentales, los autores sostuvieron que un cambio abrupto habido hace unos 2,3-2,2 m.a. llevó a la transformación del *P.* aff. *boisei* (WT 17000) en *P. boisei* sensu stricto (ER 403, 406, etc.). B. Wood, C. Wood y Konigsberg (1994) atribuyeron a *P. boisei* una estasis posterior al mantener el mismo tamaño de los molares a lo largo de un lapso de tiempo considerable (más de un millón de años). Los rasgos craneales que distinguen a *P. boisei* de *P. robustus* podrían ser indicativos, a juzgar por KGA10-525, de la variabilidad acumulada en esos rasgos durante ese largo lapso de tiempo y no indicios de una secuencia evolutiva entre varias especies.

3. Árboles filogenéticos de los homininos del Plioceno

A lo largo de los capítulos dedicados a la evolución de los homininos dentro del Plioceno hemos repasado los ejemplares más significativos correspondientes a los géneros *Australopithecus, Paranthropus* y *Homo*. Se trata de fósiles repartidos entre tres zonas geográficas distantes, el Rift, Sudáfrica y Chad. ¿Es posible alcanzar un modelo plausible acerca de sus relaciones evolutivas?

Consideremos, como punto de partida, las ideas más compartidas: 1. *A. anamensis* es el primer taxón de *Australopithecus* y, por tanto, el que procede de los homininos del Mioceno; 2. *A. afarensis* es sucesor directo de *A. anamensis*. Examinaremos en primer lugar los posibles apoyos de esas dos hipótesis.

3.1 Relaciones evolutivas entre *Ar. ramidus, A. anamensis* y *A. afarensis*

El único episodio filogenético que ha sido estudiado de forma directa y en profundidad dentro del Plioceno es el que corresponde a la hipótesis de que *A. afarensis* es el resultado de una evolución anagenética de *A. anamensis*, es decir, que ambas resultan ser cronoespecies dentro de un linaje que evoluciona sin ramificaciones.

Una relación evolutiva *Ar. ramidus-A. anamensis-A. afarensis* parece razonable de acuerdo con su rango de presencia (véase figura 11.10). La cercanía de los yacimientos en que aparecen esos ejemplares, todos ellos del Rift, también apoya la idea del linaje propuesto.

Sin embargo, los proponentes del taxón *A. anamensis,* tras el análisis morfológico de los primeros ejemplares hallados en Kanapoi y Allia Bay, sacaron la conclusión de que correspondían a un antecesor muy antiguo,

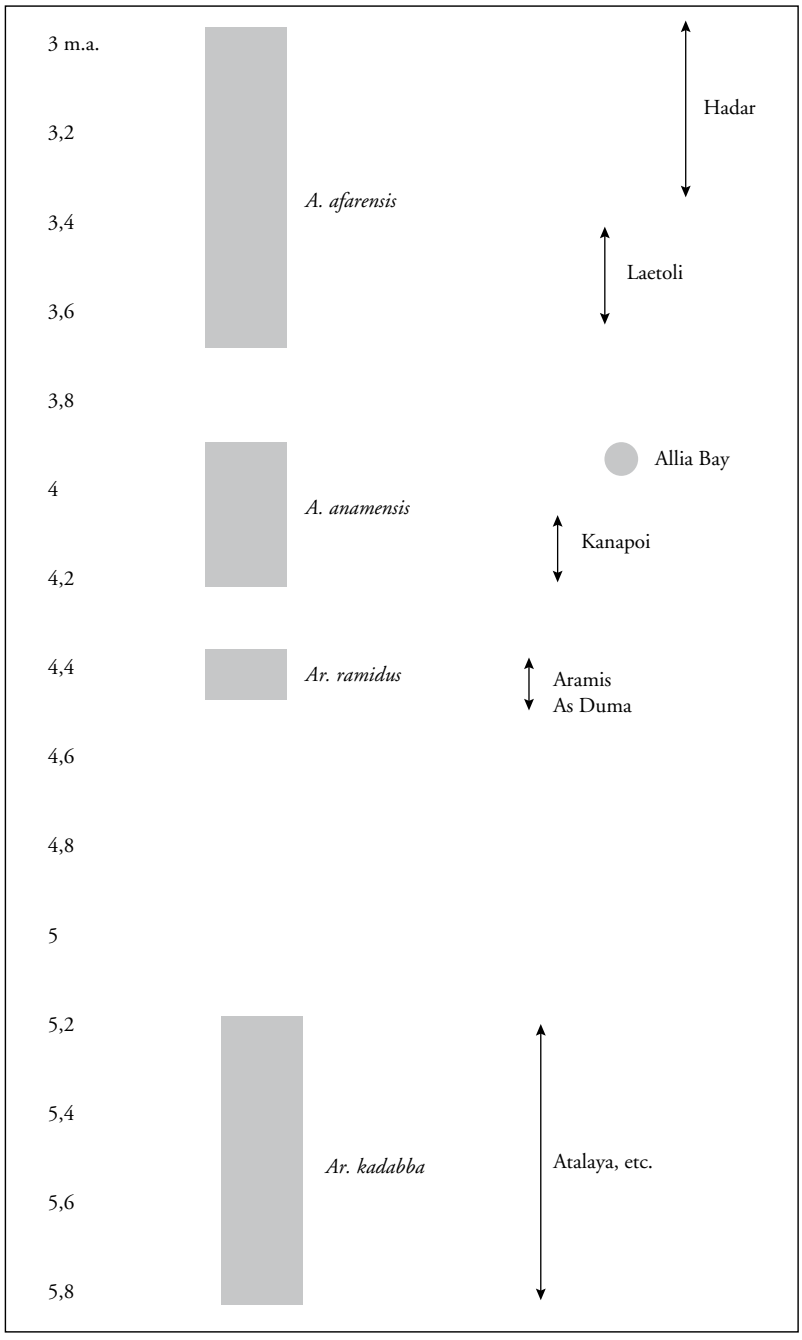


Figura 11.10 Rango temporal de los ejemplares de *Ar. ramidus, A. anamensis* y *A. afarensis*.

de unos 4 m.a., del linaje que conduce directamente a *Homo*. La transición *Ar. ramidus-A. anamensis-A. afarensis* no fue contemplada, sosteniendo como más probable que los *Ar. ramidus* formasen una rama lateral, una especie hermana de los ejemplares de Kanapoi y Allia Bay y de todos los homininos posteriores (M. G. Leakey *et al.,* 1995). En un artículo posterior, publicado tras el hallazgo de nuevos ejemplares de *A. anamensis,* Meave

Figura 11.11 Vistas oclusal y lateral de las mandíbulas ARA-VP-1/401 (4,4 m.a.), *Ar. ramidus;* KNM-KP 29281 (4,12 m.a.), *A. anamensis* y MAK-VP-1/12 (3.4 m.a.), *A. afarensis* (White, Asfaw *et al.,* 2009).

Leakey y colaboradores (1998) plantearon la siguiente alternativa: o bien todos los homininos entre 4,4 y alrededor de 3 m.a. forman una única especie que va evolucionando, o existen tres *(Ar. ramidus, A. anamensis, A. afarensis)* cuyas relaciones filogenéticas son imprecisas. No fue hasta llevar a cabo un análisis más detallado de la morfología de los ejemplares de Kanapoi y Allia Bay cuando Carol Ward, Meave Leakey y Alan Walker (2001) indicaron que, con el material disponible, no se había detectado ninguna autapomorfia de *A. anamensis* que impidiese considerar ese taxón como ancestro de *A. afarensis*. Una forma elíptica de admitir que la hipótesis de la relación evolutiva entre ambos era factible.

La comparación morfológica más minuciosa entre ejemplares de las especies *Ar. ramidus, A. anamensis* y *A. afarensis* ha sido llevada a cabo de acuerdo sólo con materiales dentomandibulares; una limitación obligada habida cuenta de lo escaso de los postcraneales de *A. anamensis*. Teaford y Ungar (2000), Kimbel *et al.* (2006), White, Asfaw *et al.* (2009), Suwa, Kono *et al.* (2009) y Ward, Plavcan y Manthi (2010) coincidieron, de acuerdo con los respectivos análisis morfológicos de dientes y mandíbulas, al considerar *A. anamensis* como un taxón que se sitúa entre los ancestros anteriores y los australopitecos más evolucionados.

El análisis de Mark Teaford y Peter Ungar (2000) tuvo el objetivo de aclarar la dieta de los primeros homininos. El grupo de comparación con los australopitecos fue el de los simios superiores (el estudio completo de *Ar. ramidus* se publicó más tarde). Los resultados obtenidos apuntan hacia el carácter intermedio de *A. anamensis*. Para los autores, la arquitectura del cuerpo mandibular y el grosor del esmalte en los molares indican que *A. anamensis* podría haber sido el primer hominino con un aparato masticatorio adecuado para la ingesta —ya fuese común u ocasional— de materiales duros. *A. afarensis,* con un aumento considerable de robustez mandibular, supondría un paso más en ese mismo sentido.

La relación evolutiva entre *A. anamensis* y *A. afarensis* y la secuencia estratigráfica en la que se basa fueron apoyadas por William Kimbel y colaboradores (2006) tras llevar a cabo un análisis filogenético a partir de la polarización (establecimiento de la condición primitiva o derivada) de 20 caracteres morfológicos de la dentición y los maxilares de cuatro muestras fósiles (Kanapoi, Allia Bay, Laetoli y Hadar).

Gen Suwa y colaboradores (Suwa, Kono *et al.,* 2009) llevaron a cabo, basándose también en materiales dentales, un estudio acerca del emplazamiento filogenético de *Ar. ramidus* comparado tanto con *Ar. kadabba,* a títu-

Caja 11.19 Cambios en la dentición

Las transformaciones en los dientes que distinguen a *A. anamensis* de *A. afarensis* reflejarían, en la hipótesis más común, unos cambios paralelos en la alimentación. Sin embargo, Peter Ungar y colaboradores (Ungar, Scott, Grine y Teaford, 2010) sostuvieron que el estudio de las microestrías indica que tanto *A. anamensis* como *A. afarensis* contaban con una misma dieta de tipo tirando a blanda dado que se asemejan a las de los monos actuales *Alouatta palliata* y *Trachypithecus cristatus,* que son folívoros, y *Theropithecus gelada,* que se alimenta de hierba.

lo de grupo más primitivo, como con *A. anamensis* y *A. afarensis,* grupos más derivados. Los autores tomaron en cuenta aspectos paleobiológicos deducibles de la dentición, incluido el probable nicho alimentario de cada especie estudiada. En particular, los caninos indican cambios morfológicos en la serie *Ar. kadabba-Ar. ramidus-Australopithecus* tempranos con una condición polimórfica más primitiva en *A. anamensis* que se convierte en derivada en *A. afarensis* y se mantiene luego así en los homininos posteriores (Suwa, Kono *et al.,* 2009). Por su parte, Carol Ward, J. Michael Plavcan y Fredrick Manthi (2010) aceptaron también la hipótesis de un linaje monofilético *A. anamensis-A. afarensis* con cambios en el tránsito de uno a otro taxón que afectan a la dentición anterior, la estructura de la mandíbula y la forma de los molares (DeSilva, 2011).

Tim White, Berhane Asfaw y colaboradores (2009) enfocaron de manera directa las diferentes hipótesis que se pueden establecer en el tránsito evolutivo entre *Ar. ramidus, A. anamensis* y *A. afarensis,* reflejadas en la figura 11.12.

White, Asfaw *et al.* (2009) reconocieron que, con una información tan escasa, era imposible detallar relaciones entre especies. De ahí que propusieran en su esquema una «gavilla» formada por «cuerdas» de demes —poblaciones que intercambian alelos— con una cierta continuidad en el tiempo interpretable por medio de distintas hipótesis (figura 11.12). La primera hipótesis plantea que una sola especie evoluciona a través de un proceso filético en el que cabe indicar la presencia de cronoespecies correspondientes a los taxa que siguen a *Ar. ramidus: A. anamensis* y *A. afarensis*. La hipótesis 2 indica una evolución similar desde *Ardipithecus* a *Australopithecus,* pero precisando que tuvo lugar en el entorno de los 4,5-4,2 m.a. dentro de un grupo regional reducido de poblaciones —poblaciones propias de Afar y/o Turkana. La hipótesis 3 supondría un proceso de generación cladística de *Australopithecus* con mantenimiento del clado-madre. *Australopithecus* sería, en esa tercera hipótesis, el resultado de una especiación alopátrica aparecida a partir de una población periférica aislada.

Ninguna de esas hipótesis resulta más plausible que otra a partir de los datos de que se dispone hoy. En realidad tampoco pueden considerarse alternativas radicales entre sí. La tercera de ellas es un ejemplo excelente de las razones que llevaron a proponer la cladística reformada (capítulo 2). Sin ese mecanismo de interpretación, se reduciría a cualquiera de las dos hipótesis anteriores.

3.2 La diversidad de los homininos del Plioceno

Los ejemplares postcraneales, dentales y mandibulares de Woranso-Mille (capítulo 8) (Haile-Selassie, Latimer *et al.,* 2010; Haile-Selassie, Saylor *et al.,* 2010) han ofrecido indicios acerca de la presencia de una diversidad considerable entre los homininos del entorno que va desde los 4 a los 3 m.a.

Como se recordará, Haile-Selassie y colaboradores (Haile-Selassie, Latimer *et al.,* 2010) habían incluido los postcraneales de Woranso-Mille que forman el ejemplar KSD-VP-1/1 en la especie *A. afarensis,* pero los materiales dentales como es la mandíbu-

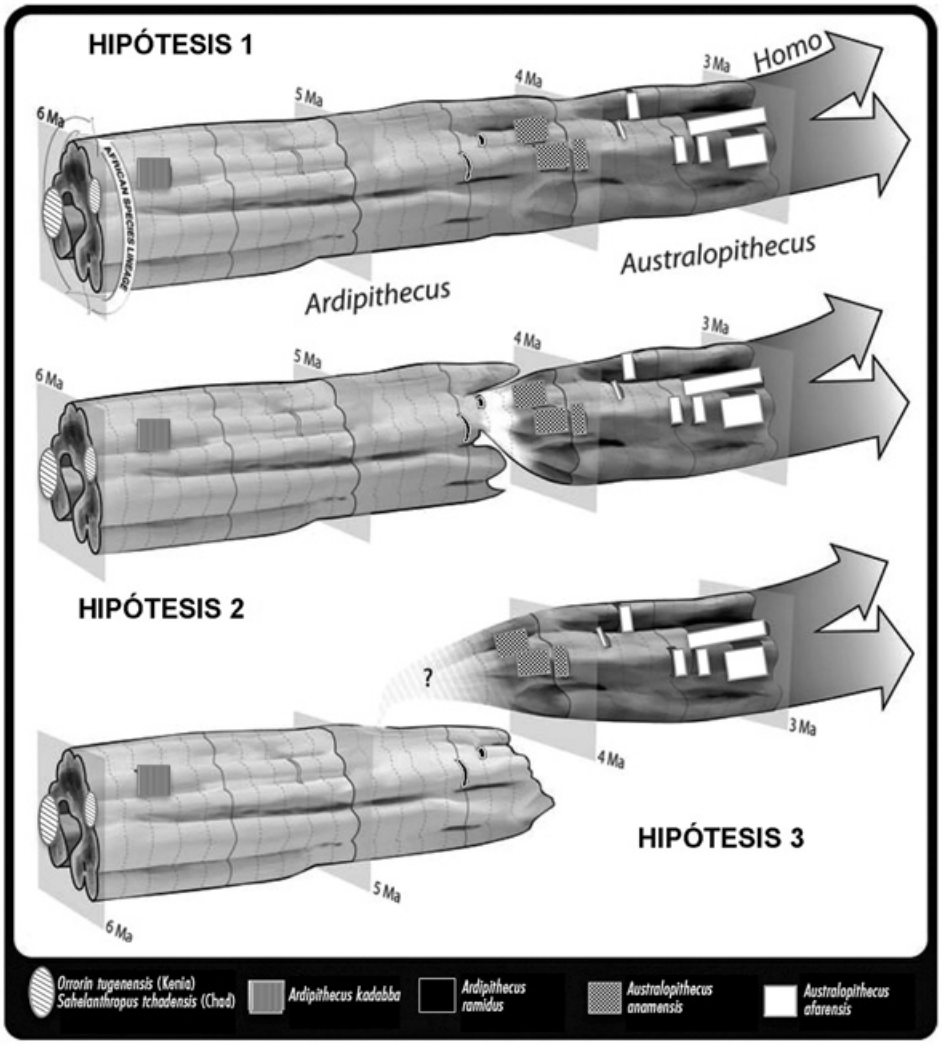


Figura 11.12 Hipótesis alternativas acerca de la relación filogenética existente entre *Ardipithecus* y *Australopithecus* examinadas por White, Asfaw *et al.* (2009).

la MSD-VP-5/16 prefirieron no clasificarlos al resultar intermedios entre *A. anamensis* y *A. afarensis,* cubriendo además el rango temporal intermedio entre ambos taxa. En esas circunstancias, Haile-Selassie, Saylor *et al.* (2010) sostuvieron que la separación entre *A. anamensis* y *A. afarensis* podría no ser ni real, ni necesaria. Cabría incluir toda la muestra en un solo taxón, aunque los autores admitieron que el uso de dos cronoespecies distintas podría ser útil por razones de una comunicación más clara entre los especialistas.

El hallazgo de un pie parcial —metatarsos y falanges— BRT-VP-2/73 en la localidad de Burtele (Woranso-Mille, Etiopía) (Haile-Selassie *et al.,* 2012), con una edad de *c.* 3,4 m.a. ha puesto de manifiesto lo complicado que es distinguir linajes y procesos evolutivos —relativos a la locomoción, al menos— dentro

Figura 11.13 Los ocho huesos que componen BRT-VP-2/73 (pie derecho) (Haile-Selassie *et al.,* 2012).

de África del este. El ejemplar está formado por ocho huesos muy bien conservados de un pie derecho (véase figura 11.13).

Siendo contemporáneo de *A. afarensis,* ciertos rasgos como la longitud del cuarto metatarso comparada con el primero y el segundo, o la proyección lateral del dedo gordo, acercan BRT-VP-2/73 a *Ar. ramidus* e indican que su capacidad de trepa habría sido muy superior a la de *A. afarensis.* Al margen de las dificultades taxonómicas que presenta el ejemplar, BRT-VP-2/73 pone de manifiesto, de acuerdo con Yohannes Haile-Selassie y colaboradores (2012), la existencia de diferentes linajes adaptativos en el intervalo que va de los 4 a los 3 millones de años.

3.3 El tránsito a *Homo*

Las relaciones evolutivas entre los distintos australopitecinos «gráciles» posteriores a *Australopithecus afarensis* no se han estudiado en la forma detallada que acabamos de revisar.

Por lo que hace referencia al *A. bahrelghazali* de Chad, los análisis filogenéticos son muy precarios. En una síntesis acerca de la descripción de los ejemplares disponibles, Christophe Beaulieu (1998) indicó las diferencias morfológicas de *A. bahrelghazali* respecto de *Ar. ramidus, A. anamensis, A. afarensis, A. africanus* y *P. robustus,* dando como única pista filogenética la de que el australopiteco de Chad parece pertenecer a una rama antigua e individualizada antes de 4 m.a., no sin sostener que ciertos rasgos (molarización de los premolares y tipo de sínfisis) orientan al *A. bahrelghazali* hacia las características de *Homo*. El único análisis en profundidad que justificó mantener *A. bahrelghazali* como una especie separada de *A. afarensis* se ha realizado mediante el estudio comparativo de la forma de la sínfisis mandibular (Guy *et al.,* 2005).

Las publicaciones posteriores no aportaron nuevas perspectivas. Michel Brunet (2010) se limitó a indicar que los descubrimientos de *A. bahrelghazali* y *S. tchadensis* introducen un nuevo paradigma filogenético sin decir de cuál se trata. Una conferencia del mismo autor (Brunet, 2008) con un título significativo sí había entrado en las alternativas paradigmáticas pero reduciéndolas a cuestiones filosóficas con preguntas como las de «qué somos», «quién es nuestro ancestro» y «de dónde venimos». El único detalle que dio Brunet (2008) respecto de *A. bahrelghazali* fue el de incluir ese taxón entre los distintos australopitecos que, entre 2 y 3 m.a., anteceden a *Homo*. Y la serie de estudios pormenorizados de *Ar. ramidus* de la revista *Science* del 2 de octubre de 2009 sólo menciona una vez el australopiteco de Chad, situándolo en un gráfico informal como ejemplar más joven que *A. afarensis* aunque con el añadido de un interrogante (véase Gibbons, 2009).

Ya hemos indicado que KNM-WT-40000 condujo a la propuesta del nuevo género *Kenyanthropus* (M. G. Leakey *et al.,* 2001). También hemos dado razones, relacionadas

tanto con la morfología como con las posibles estrategias adaptativas deducibles de ella, que aconsejan incluir el ejemplar en *Australopithecus*.

Daniel Lieberman (2001), en un comentario respecto del hallazgo del KNM-WT 40000, sostuvo que el ejemplar arrojaba aún más sombras en la interpretación filogenética de los homininos del Plioceno. Desde luego, la propuesta del nuevo género *Kenyanthropus* afectó a otros taxa. La proximidad de la anatomía facial entre *K. platyops* y KNM-ER 1470 de Koobi Fora (Kenia), puesta ya de manifiesto de M.G. Leakey *et al.* (2001), llevó a Leslie Aiello y Mark Collard (2001) a asignar el KNM-ER 1470 y los demás ejemplares clasificados hasta entonces como *H. rudolfensis* al nuevo género propuesto por Meave Leakey *et al.* (2001): *Kenyanthropus rudolfensis*. Pero situar el KNM-ER 1470 en *Kenyanthropus* tropieza con el problema de la semejanza que mantiene con otros ejemplares del Plioceno antiguo al estilo del *H. habilis*. Resulta difícil colocar dos taxa tan parecidos como *H. habilis* y *K. rudolfensis* no sólo en dos especies, sino en dos géneros distintos.

Tal vez el fondo de la cuestión vaya por otra parte y estribe en la advertencia que hizo Tim White (2003) acerca de las distorsiones sufridas por el cráneo de *K. platyops* en su proceso de fosilización. Al ser el único ejemplar del hipodigma cuando se propuso la especie, no es posible compararlo con otros fósiles del mismo taxón para evaluar el grado de deformaciones presentes. White (2003) planteó como posible interpretación del ejemplar de Lomekwi que se trate de una variante antigua de *A. afarensis*. Para poder llegar a conclusiones más firmes será necesario disponer de nuevos especímenes de *K. platyops*; en espera de que eso suceda, hemos optado por aceptar de manera provisional la solución más parsimoniosa indicada por White (2003): KNM-WT 40000 sería un miembro del género *Australopithecus*. Pero ¿cabe asignarle una nueva especie o debe ser incluido en *A. afarensis?* Los argumentos de Tim White en contra de la excesiva dispersión de los taxa se aplican también al caso de la especie, no sólo al género. Pero si éste, el género, es motivo con cierta frecuencia de reordenación taxonómica, no sucede lo mismo con la propuesta de especies. Se suele aceptar toda especie nueva mientras no existan pruebas acerca de su falta de sentido. De ahí que hayamos incluido el KNM-WT 40000 en *Australopithecus platyops*. Otra cosa diferente es establecer las relaciones filogenéticas que ese taxón mantiene con los demás *Australopithecus*.

El análisis cladístico que realizaron David Strait y Frederick Grine (2004) con arreglo a rasgos craneodentales, al margen de desechar una relación estrecha entre *Homo rudolfensis* y *K. platyops,* abordó la cuestión filogenética. En su estudio, Strait y Grine (2004) manejaron hipótesis alternativas incluyendo y excluyendo al *Kenyanthropus platyops*. Al incluirlo, los cladogramas más parsimónicos situaron ese taxón como próximo a los parántropos (véase figura 11.14).

En el análisis alcanzado tras la exclusión *K. platyops,* Strait y Grine (2004) no tomaron en cuenta los ejemplares de su hipodigma como propios de un taxón *Australopithecus platyops* —la solución defendida aquí por nosotros—, así que el significado cladístico de nuestra propuesta taxonómica no puede evaluarse con arreglo a ese trabajo.

El estudio de los postcraneales y los materiales craneodentales de los australopitecos de Bouri, *A. garhi,* llevaron a Berhane Asfaw y colaboradores (1999) a sostener que la relación filogenética entre los australopitecos y *Homo,* fundada durante décadas en la morfología avanzada de *A. africanus,* debía replantearse con arreglo al nuevo taxón. *A. garhi* supondría, así, el equivalente en el Rift del australopitecino «grácil» sudafricano con el añadido de que la anatomía craneal de *A. garhi* le acercaría aún más a *Homo*. Por razones que tienen que ver con la lógica de los procesos filogenéticos, hay distintas maneras de relacionar *A. garhi* respecto de *Paranthropus* y *Homo*. La primera consiste en sostener que *A. garhi* forma parte del grupo hermano del conjunto de ambos. Se trata de una hipótesis que Asfaw y colaboradores

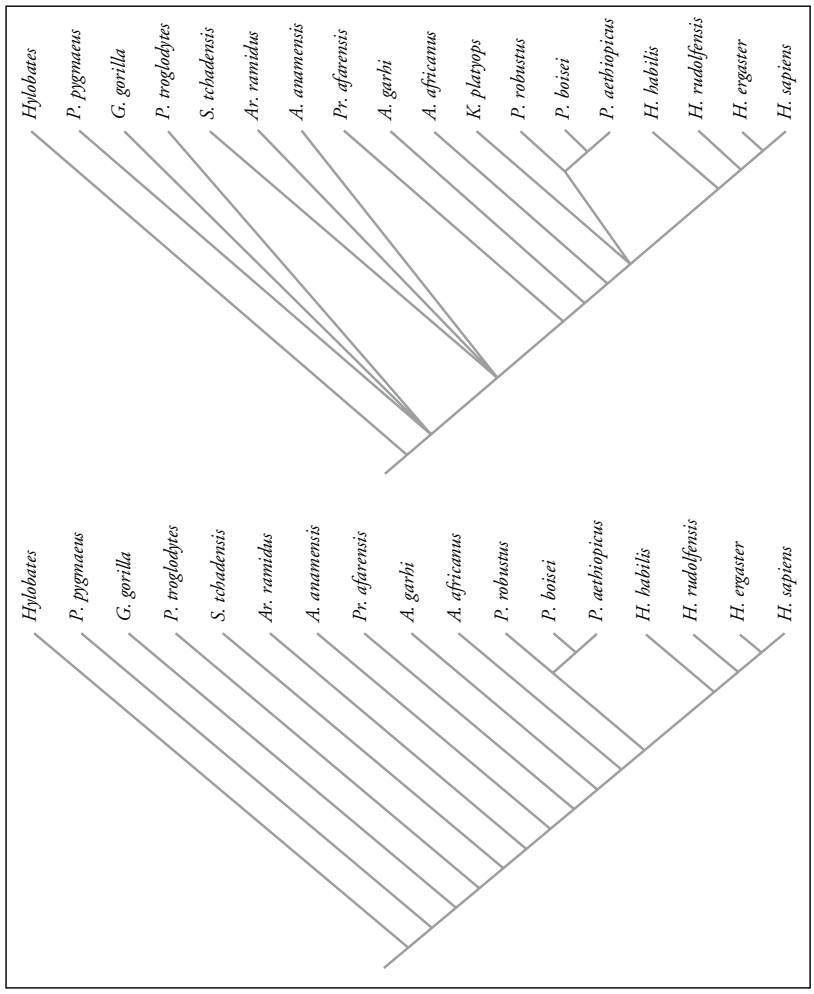


Figura 11.14
Cladogramas de Strait y Grine (2004) con inclusión y exclusión de *K. platyops*.

(1999) representaron mediante el cladograma policotómico que aparece en la figura 11.15.

Elegir entre las diferentes alternativas a las que conducen los cladogramas detallados capaces de resolver la policotomía no es viable a causa de lo insuficiente de los datos del registro fósil. Asfaw *et al.* (1999) sostuvieron que no es posible sostener de manera empírica ninguna de las hipótesis alternativas. Sin embargo, es posible traducir éstas en árboles filogenéticos de acuerdo con los siguientes guiones evolutivos indicados en la figura 11.15:

B) *A. garhi* es un ancestro situado en el clado *Paranthropus.*

C) *A. garhi* es un ancestro situado en *Homo.*

D) *A. garhi* es una especie de *Australopithecus* que se mantiene como alternativa contemporánea a los primeros *Paranthropus* y *Homo*.

La relación sugerida acerca del uso de herramientas por parte de *A. garhi* sería un argumento en favor de B. Pero ya sabemos que ese tipo de prueba circunstancial ha de mostrarse de manera muy reiterada en diferentes yacimientos para que quepa hacer la asociación entre ejemplares fósiles y herramientas, lo que no es el caso.

La edad de *A. garhi,* en torno a los 2,5 m.a., coincide con la atribuida a la cladogénesis

Caja 11.20 Agrupación de *H. habilis* y *H. rudolfensis*

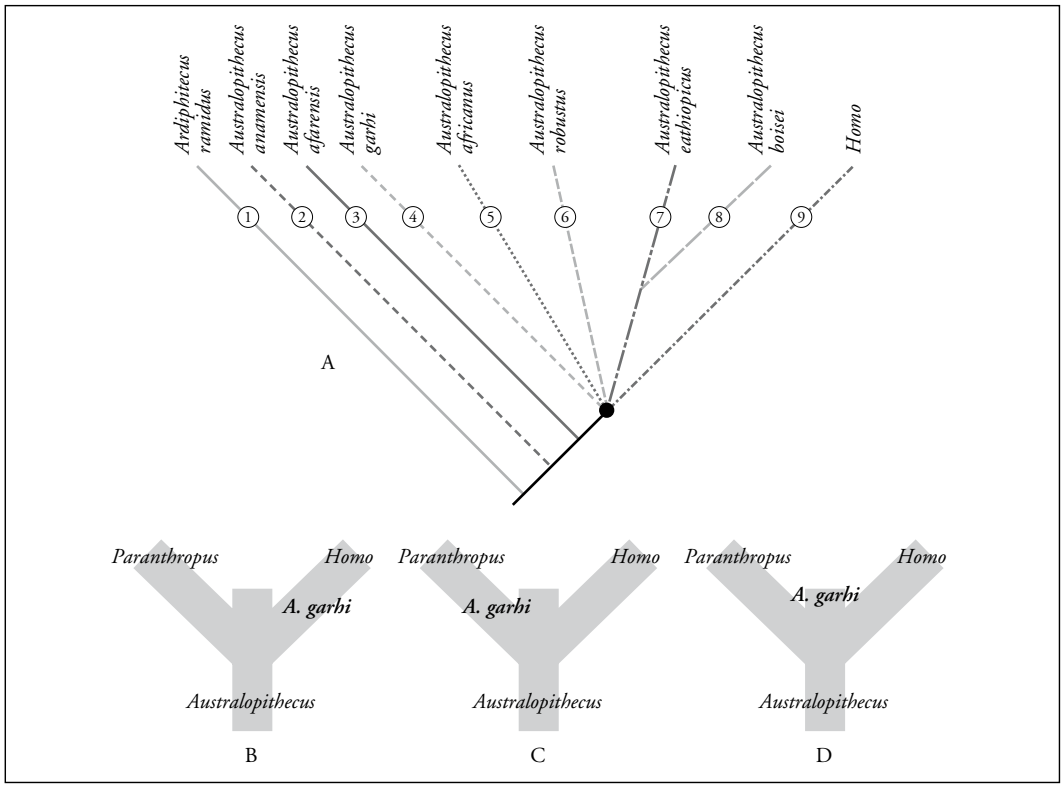


Figura 11.15 (A) Cladograma de los homininos antiguos; (B) árbol filogenético que sitúa *A. garhi* en *Paranthropus;* (C) árbol filogenético que sitúa a *A. garhi* en *Homo;* (D) árbol filogenético que mantiene *A. garhi* en *Australopithecus.* Los diagramas siguen las propuestas de Asfaw *et al.* (1999), con algunas modificaciones.

Asfaw *et al.* (1999) advirtieron que las dudas acerca de si se debe aceptar o no una separación entre *Homo habilis* y *Homo rudolfensis* afectan al resultado de los cladogramas, así que, como solución más simple a los efectos de las representaciones gráficas, redujeron esas dos formas de *Homo* antiguo a un solo taxón.

Paranthropus/*Homo*. Es una circunstancia que, unida a la morfología de *A. garhi* —más cercana a *Homo* pero con una megadontia considerable— apoya la opción D. Sin embargo, cabe sostener la hipótesis de que esa megadontia sea una plesiomorfia mantenida en las formas más primitivas de *Homo*. Las evidencias disponibles no permiten rechazar, pues, la inclusión de *A. garhi* en el linaje de *Homo* pero tampoco apoyar esa opción. Considerar los ejemplares de Bouri como pertenecientes a *Paranthropus* parece la más débil de todas las alternativas indicadas.

3.4 El papel filogenético de los australopitecinos «grráciles» sudafricanos

Ningún otro taxón de hominino del Plioceno ha sido objeto de tantas comparaciones morfológicas, tantos análisis sistemáticos y tan-

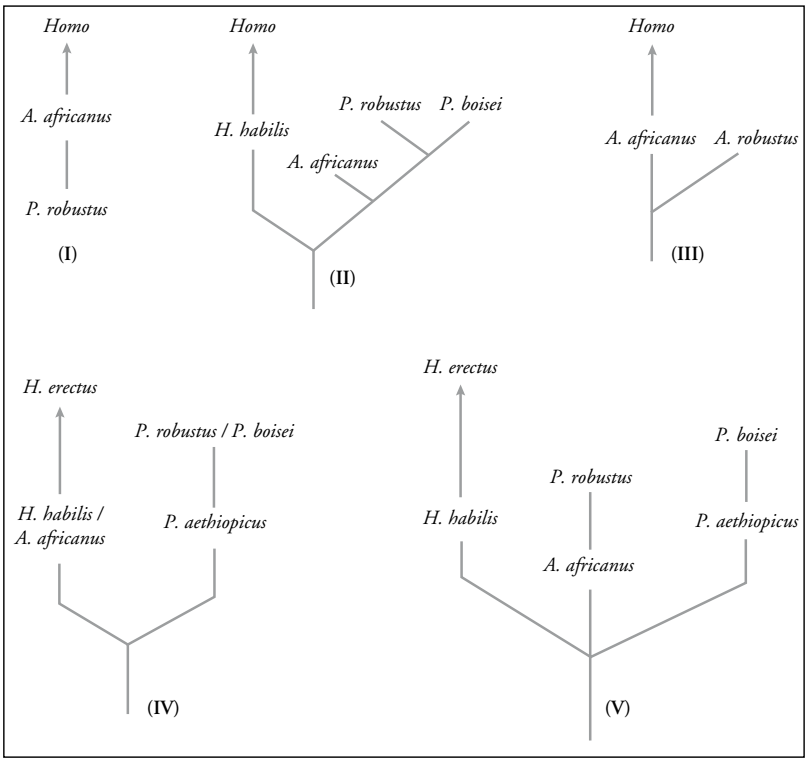


Figura 11.16 (I) Propuesta inicial de consideración de las relaciones filogenéticas entre *A. africanus, P. robustus* y *Homo;* (II) Tras los hallazgos de Olduvai, con *A. africanus* como ancestro de *Paranthropus;* (III) Id. como ancestro de *Homo;* (IV) Tras los hallazgos de *A. afarensis* y *P. aethiopicus* con *A. africanus* como ancestro de *Homo;* (V) Id. como ancestro de *P. robustus.*

tas interpretaciones evolutivas como *Australopithecus africanus*. Es lógico que haya sucedido algo así. La propuesta de Raymond Dart se hizo en 1925 y, durante más de cincuenta años, el taxón *A. africanus* se mantuvo como único del género. *A. afarensis* fue nombrado en 1978 y, a partir de ahí, se desencadenó la multiplicación de taxa: *A. bahrelghazali* y *A. anamensis* en 1995; *A. garhi* en 1999; *A. platyops (K. platyops)* en 2001; *A. sediba* en 2010.

Medio siglo de disputas no es garantía alguna de poder alcanzar un consenso y una explicación filogenética libre de sospechas. Sobre todo si tenemos en cuenta la circunstancia añadida acerca de la edad de los yacimientos de Sudáfrica.

La alternativa entre los australopitecinos «gráciles» y «robustos» fue el punto de partida para las interpretaciones del papel filogenético de *A. africanus*. El carácter masivo de los rasgos craneodentales de *P. robustus* (que pueden traducirse por un estado más simiesco, es decir, más primitivo) llevó a entender que la secuencia evolutiva tendría a *P. robustus* como el taxón más antiguo y, derivado de él, aparecería un *A. africanus* que supone el ancestro de *Homo* (véase figura 11.16).

Las primeras estimaciones afinadas de la estratigrafía de las cuevas sudafricanas llevaron a entender que *A. africanus* sería un taxón en realidad más antiguo que *P. robustus,* situando la edad del primero en 3,5 m.a. Una fecha así contradecía por completo la idea del *P. robustus* como ancestro; de hecho, permitía darle la vuelta al esquema situando en ese papel al *A. africanus*. Al coincidir tales apreciaciones con el modelo de ocupación alternativa de la sabana por parte de *Homo* y *Paranthropus* y con la aparición de los primeros ejemplares del Rift, *A. africanus* pasó a ser considerado de forma un tanto diversa. En la figura 11.16 aparecen varias de las posibilidades.

La datación más reciente de Sterkfontein sitúa al *A. africanus* en un rango temporal que convierte en difícil mantener cualquiera de las alternativas de la figura 11.16. Es de-

Caja 11.21 Un hipotético *H. habilis*

Wood (2011) ha matizado la postura de rechazo *Homo habilis* como integrante de *Homo* admitiendo, al menos como alternativa hipotética, que pueda formar parte de ese género.

masiado joven y, ya que estamos, poco derivado tanto hacia los rasgos de *Paranthropus* como hacia los de *Homo* como para poder considerarlo miembro de cualquiera de esos dos géneros. Con un rango de edad de alrededor de los 2,2 m.a., la interpretación menos forzada de *A. africanus* ve en ese taxón un miembro muy avanzado de *Australopithecus* que mantuvo en una época tardía los rasgos propios del género pero con homoplasias que le acercan a *Homo*. No obstante, esa solución filogenética tiene que ser compatible con el diagnóstico que se haga respecto del último taxón descubierto en Sudáfrica: *A. sediba.*

La diferencia de las edades de *A. africanus* y *A. sediba* permitirían sostener que este último taxón no es sino una cronoespecie en la que se acentúan los cambios de *A. africanus* hacia rasgos semejantes a los de *Homo*. Si se mantiene que *A. sediba* es un australopiteco y, a la vez, que *Homo habilis* es un legítimo miembro de *Homo,* esos rasgos deben ser considerados como homoplasias en *A. sediba* y *H. habilis* porque *A. sediba* habría aparecido *después* del surgimiento del género *Homo*.

Como hemos visto en el capítulo anterior, tanto Lee Berger *et al.* (2010) como Robyn Pickering *et al.* (2011) desecharon que los ejemplares antiguos atribuidos a *Homo* (ya fuesen clasificados como *H. habilis* o como *H. rudolfensis*) pudieran pertenecer a ese taxón. O bien esos ejemplares no cuentan con las apomorfias de *Homo,* o su edad no es tan antigua como se ha propuesto. También Bernard Wood ha defendido en numerosas ocasiones, algunas de ellas mencionadas ya aquí, que tanto *H. habilis* como *H. rudolfensis* deberían ser retirados de *Homo*.

Si *A. sediba* cuenta con rasgos de *Homo* a título de apomorfias y no de homoplasias, siendo *H. erectus* el primer *Homo* auténtico, entonces *A. sediba* tiene el mismo rango que *H. habilis* —como taxón que incluye a *H. rudolfensis*—, es decir, todos ellos constituyen poblaciones que están evolucionando hacia *Homo*. Es esa la consideración filogenética que sostuvieron Berger *et al.* (2010) y Pickering *et al.* (2011).

La hipótesis de un conjunto de poblaciones que evolucionan hacia *Homo* hasta de-

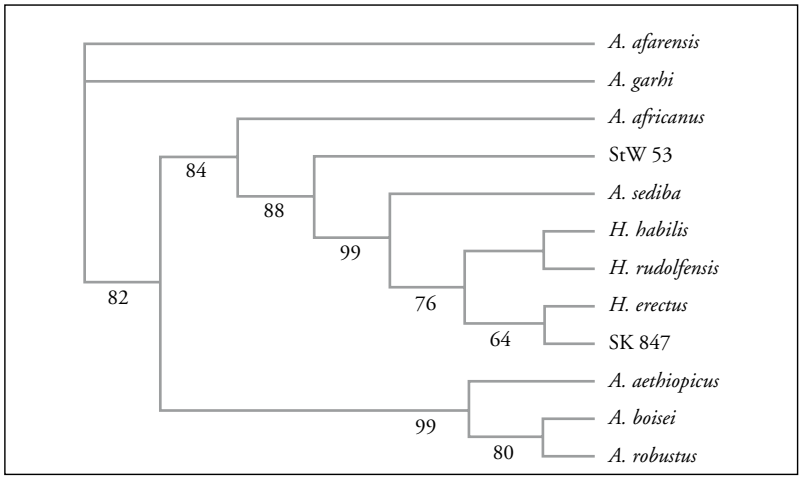


Figura 11.17 Cladograma de Lee Berger *et al.* (2010, Supporting Online Material) (el género *Australopithecus* está abreviado como *Au*). Las cifras de los clados indican el número de *boostraps* que soportan esa solución entre 10.000 alternativas.

sembocar en *Homo erectus* no es ni mucho menos desechable. Pero tampoco es la preferible por dos razones. La primera, que para descartar la existencia de una especie de *Homo* anterior e *H. erectus* es preciso objetar también la edad y/o la morfología de *H. georgicus*. La segunda, por lo que hace al caso de *A. sediba,* tiene que ver con la consideración geográfica. Es harto improbable que los ancestros de los *H. erectus* africanos más antiguos procedan de Sudáfrica. Al final de este capítulo volveremos sobre las dispersiones antiguas de homininos dentro del continente africano.

3.5 Relaciones filogenéticas entre las especies de *Paranthropus*

En buena medida, la historia de las posibles relaciones evolutivas existentes entre los australopitecinos robustos sigue las pautas de lo dicho ya respecto de *A. africanus* dada la identificación hecha en el primer tercio del siglo xx de los primeros homininos «robustos» en Sudáfrica. Los cambios en las interpretaciones filogenéticas a partir de los hallazgos de ejemplares procedentes de África del este también siguieron un camino paralelo. Pero la coherencia de la rama robusta de los australopitecinos, considerada monofilética por numerosos autores, supone una ventaja a la hora de las interpretaciones. La única duda —más allá de la cuestión geográfica, es decir, de las relaciones entre taxa sudafricanos y del Rift que dejaremos para el final de este capítulo— afecta al papel evolutivo de *P. aethiopicus* respecto de *P. robustus* y *P. boisei*.

William Kimbel, Tim White y Donald Johanson (1988) realizaron un reanálisis de los rasgos del KNM-WT 17000 indicados en el artículo original de Alan Walker y colaboradores sobre ese ejemplar (1986). Para ello, llevaron a cabo un estudio comparado de:

- Las apomorfias compartidas por KNM-WT 17000 con: 1) *A. africanus, P. robustus* y *P. boisei;* 2) *P. robustus* y *P. boisei;* 3) sólo *P. boisei.*
- Las plesiomorfias compartidas con: *A. afarensis* (W. H. Kimbel, White y Johanson, 1988).

De los 32 rasgos tratados, 12 resultaron ser, según Kimbel y colaboradores (1989), caracteres primitivos compartidos por KNM-WT 17000 y *A. afarensis*. Seis rasgos eran apomorfias comunes entre *A. africanus, P. robustus* y *P. boisei*. Doce rasgos eran apomorfias compartidas por KNM-WT 17000 con *P. robustus* y *P. boisei*. Y, por fin, los autores hallaron dos caracteres derivados compartidos exclusivamente con *P. boisei*. Kimbel y colaboradores (1988) entendieron que su estudio apoyaba la clasificación de KNM-WT 17000 como una especie aparte, *P. aethiopicus*.

La idea mantenida en este libro atribuye a *P. robustus* y *P. boisei* un aumento de la robustez que es creciente con el paso del tiempo, cosa que permitiría englobar en un mismo clado o linaje a esos dos taxa. Pero la presencia de un ejemplar hiperrobusto con casi dos millones y medio de antigüedad es un hecho que contradice la idea de la robustez como un rasgo tardío. Las crestas sagital y nucal de KNM-WT 17000 suponen rasgos

Caja 11.22 El género de KNM-WT 17000

El asunto de en qué género, y no sólo en qué especie, debe ser clasificado el cráneo negro (junto con KNM-WT 16005, KNM-WT 17400, y la mandíbula L7A-125 de Omo) no está resuelto. Algunos de sus rasgos se acercan a los de *A. afarensis.* Pero como recordó Rak (1988), resulta arriesgado tomar caracteres anatómicos y utilizarlos como elementos taxonómicos separados de su valor funcional. Rak indicó que el gran prognatismo compartido por el KNM-WT 17000 y el *A. afarensis* no es suficiente para colocar el primero más cerca del segundo, taxonómicamente hablando, que del ortognato *P. robustus.*

mucho más desarrollados que en *P. robustus* o *P. boisei*.

El hallazgo del cráneo negro implicó, pues, la necesidad de reinterpretar la historia evolutiva de los homininos robustos y por ende la de toda nuestra tribu. En la tabla 11.16 se muestran dos formas alternativas de hacerlo, según consideremos el taxón *P. aethiopicus* un ancestro de *P. robustus* y *P. boisei* o sólo de este último. Se trata de dos propuestas realizadas poco tiempo después de la aparición del ejemplar KNM-WT 17000. La primera fue defendida por Eric Delson (1986), y la segunda, por Roger Lewin (1986).

3.6 La cuestión geográfica; dispersiones antiguas de los homininos dentro de África

El Plioceno supone a los efectos de la evolución de los homininos unas tendencias de cambio morfológico que hemos ido repasando. Pero también está presente en esa

Tabla 11.6 Taxa de homininos del Plioceno con indicación del ejemplar más antiguo y la localización de cada especie. No se han incluido *H. rudolfensis* ni *H. gautengensis*

Taxón	*Ejemplar más antiguo*	*Edad*	*Presencia*
A. anamensis	ARA-VP-14/1 (White *et al.,* 2006)	4,2-4,1	Kenia (Allia Bay y Kanapoi)
A. afarensis	Laetoli (Deino, 2011)	3,85-3,63	Etiopía (Hadar, Woranso-Mille, Dikika, Maka) / Kenia (West Turkana, South Turkwell) / Tanzania (Laetoli)
A. bahrelghazali	Bahr El Ghazal (Brunet *et al.,* 1996)	*c.* 3,5	Chad (Bahr El Ghazal)
A. platyops	KNM-WT 4000 (M. G. Leakey *et al.,* 2001)	*c.* 3,5	Kenia (Lomekwi)
A. garhi	BOU-VP-12/130 (Asfaw *et al.,* 1999)	2,5	Etiopía (Bouri)
A. africanus	StW 573 (Clarke y Tobias, 1995)	2,2	Sudáfrica (Taung, Sterkfontein, Makapansgat)
A. sediba	MH 11/12 (Berger *et al.,* 2010)	1,98	Sudáfrica (Malapa)
P. aethiopicus	KNM-WT 17000 (Walker *et al.,* 1986)	*c.* 2,5	Kenia (West Turkana) / Tanzania (Laetoli) / ¿Etiopía? (Omo)
P. robustus	TM-1517 (Broom, 1938)	1,9	Sudáfrica (Kromdraai, Swartkrans)
P. boisei	L7A-125 (Arambourg, 1968) KNM-ER 3729 (Leakey y Walker, 1985)	2,2 1,9	Etiopía (Konso, Omo) / Kenia (Koobi Fora, West Turkana, Chesowanja, Chemeron) / Tanzania (Olduvai, Peninj) / Malawi (Malema)
H. habilis	UR 501 (Schrenk *et al.,* 1993)	2,5-2,33	Etiopía (Omo, Hadar) / Kenia (Koobi Fora, West Turkana) / Tanzania (Olduvai) / Malawi (Uraha)
H. georgicus	D2600 (Gabunia *et al.,* 2002)	1,85-1,78	Georgia (Dmanisi)

Edad un fenómeno cuya interpretación no podemos demorar más: el de las dispersiones a lo largo de un territorio que abarca en la práctica casi toda África. La tabla 11.6 sumariza las distintas especies, la edad del ejemplar más antiguo de cada una de ellas y las localidades en que se han hallado.

Una simple ojeada a esa tabla pone de manifiesto que, a la hora de interpretar el proceso evolutivo de los homininos del Plioceno, no sólo hay que tener en cuenta los géneros y especies nombrados y la edad de los ejemplares disponibles sino también su localización geográfica. El esquema de la figura 11.18 servirá para contextualizar las posibles hipótesis acerca del origen de esa diversidad de poblaciones.

Cruzando los rangos temporales, geográficos y taxonómicos, nos encontramos con la necesidad de interpretar las dispersiones necesarias para dar cuenta de las siguientes presencias:

- *Sahelanthropus* en Chad frente a *Orrorin* y *Ardipithecus (Ar. ramidus, Ar. kadabba)* en el Rift (episodio perteneciente al Mioceno).
- *Australopithecus* en el Rift (Etiopía, Kenia, Tanzania) / en Chad / y en Sudáfrica.
- *Paranthropus* en el Rift (incluido Malawi) / y en Sudáfrica.
- *Homo* en el Rift (incluido Malawi) / en Sudáfrica (Pleistoceno Inferior) / y en Georgia.

3.7 Dispersión *Ardipithecus-Australopithecus*

La existencia de ardipitecinos tanto en el Rift *(Ardipithecus, Orrorin)* como en Chad *(Sahelanthropus),* unida a la de *Australopithecus* también en ambas zonas, obliga a plantear al menos dos dispersiones en el tránsito del Mioceno al Plioceno. La fecha más antigua para los ardipitecinos es la de Chad; una dispersión inicial (D1) habría tenido lugar, pues,

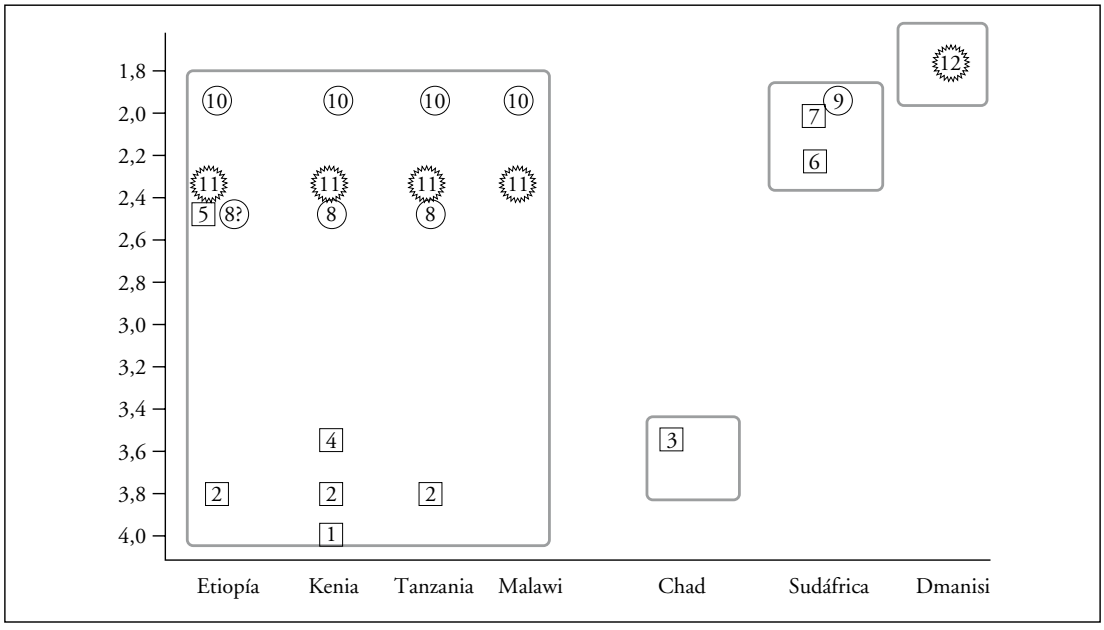


Figura 11.18 Distribución geográfica y temporal de los homininos del Plioceno. Escala temporal en millones de años (se han atribuido los ejemplares de las distintas especies a la edad del más antiguo de cada una de ellas). En cuadrado: *Australopithecus;* en redondo: *Paranthropus;* en estrellado: *Homo.* 1. *A. anamensis;* 2. *A. afarensis;* 3. *A. bahrelghazali;* 4. *A. platyops;* 5. *A. garhi;* 6. *A. africanus;* 7. *A. sediba;* 8. *P. aethiopicus;* 9. *P. robustus;* 10. *P. boisei;* 11. *H. habilis;* 12. *H. georgicus.* No se ha incluido *H. gautengensis.*

Caja 11.23 ¿Y si los australophitecus aparecieron en el África sahariana?

Si el origen de *Australopithecus* fuese Chad, como puede deducirse de las interpretaciones de Brunet *et al.* (1995; 2002) e incluso se postulase una evolución *Ar. tchadensis-A. bahrelghazali,* el esquema de migraciones no cambiaría gran cosa. Sería igualmente necesaria una dispersión D2 Chad-Rift (aunque en sentido contrario a la indicada en el texto) y una D3 Rift-Sudáfrica. La dispersión directa Chad-Sudáfrica no ha sido propuesta, que sepamos, por ningún autor.

desde Chad al Rift hace cerca de 6 m.a. A su vez, hemos dado por probable la evolución desde *Ar. ramidus* hacia *A. anamensis,* así que cabe sostener que la aparición de *Australopithecus* tuvo lugar en el Rift. Esa propuesta obliga a entender que, una vez ya en el Plioceno, se produjeron como poco dos dispersiones más: D2 desde el Rift a Chad, anterior o coincidente con la fecha de 3,5 m.a., y otra, D3, desde el Rift a Sudáfrica, en torno a 2,2 m.a.

Tras las dispersiones que sitúan a los homininos en Chad, Rift y Sudáfrica, cabe proponer diversas hipótesis acerca de la evolución posterior en las dos últimas zonas.

3.8 Dispersión *Australopithecus-Paranthropus*

El tránsito filogenético *Australopithecus-Paranthropus* o bien se realizó (I) de forma local, de tal suerte que en Sudáfrica *A. africanus* dio paso a *P. robustus* alrededor de 2 m.a. atrás y los australopitecinos del Rift del entorno de los 3-2,5 m.a. hicieron lo propio respecto de *P. aethiopicus*/*P. boisei*, o bien la evolución tuvo lugar (II) en una de las dos zonas, con una dispersión posterior hacia la otra. La hipótesis (I) impide considerar el conjunto de *Paranthropus* como un clado monofilético porque los dos linajes «robustos» habrían evolucionado por separado. Las homoplasias existentes entre formas tan semejantes como *P. robustus* y *P. boisei* tendrían que ser muy numerosas, por lo que parece más parsimonioso aceptar la hipótesis II. Implica tener que dar por buena la existencia de una nueva dispersión, que podría haber sido en cualquiera de los dos sentidos; sin embargo, la edad de *P. aethiopicus* favorece el sentido migratorio Rift-Sudáfrica. Eso quiere decir que *A. africanus* no puede ser ancestro de *P. robustus*.

Una hipótesis distinta acerca de las dispersiones en torno a los 2,2-2 m.a. supone que el flujo entre las poblaciones de Sudáfrica y el Rift fue continuo en ambos sentidos, DC en la figura 11.19b. De ser así, cabría aceptar la presencia de *A. africanus* en los yacimientos de África del este, y *A. sediba* podría entenderse como una especie más en ese tránsito poblacional.

3.9 La evolución hacia al *Homo erectus* africano

Las hipótesis acerca de la aparición de *H. erectus* pueden seguir el guion de las indicadas en el parágrafo anterior: «evoluciones en paralelo» *vs*. «evolución en una zona + dispersiones».

La evolución en paralelo de diferentes especies obliga a aceptar un número de homoplasias enorme y cabe descartarlas si se cuenta con una alternativa más parsimónica. Si planteamos la aparición en una zona concreta seguida de la dispersión o dispersiones hacia otras, dos son las posibilidades a considerar:

1. *Tránsito sudafricano*. De aceptarse la propuesta de la nueva especie *H. gautengensis* (Curnoe, 2010), los modelos interpretativos quedan obligados a plantear la posibilidad de que sea este taxón el ancestro de *Homo erectus*. En ese caso, una transición *A. sediba-H. gautengensis-H. erectus* o bien

A. africanus-H. gautengensis-H. erectus obliga a plantear la dispersión desde Sudáfrica hacia el Rift. No obstante, ese modelo es dudoso por varias razones. La primera, porque una dispersión de *Homo erectus* pone en duda el sentido de los demás *Homo* antiguos. Si desde Sudáfrica *H. habilis* (incluido *H. rudolfensis*) y *H. georgicus* deben considerarse cronoespecies en el tránsito desde *H. gautengensis* a *H. erectus,* entonces la dispersión debería haberla llevado a cabo el primer taxón, *H. gautengensis,* con un solapamiento temporal difícil de explicar. Aunque los ejemplares antiguos de *H. habilis* no dispongan de una asignación formal, deben ser tenidos en cuenta. Salvo que se consideren también parte de *H. gautengensis,* el esquema de las dispersiones se complica demasiado. Por añadidura, Darren Curnoe (2006) dio como muy dudosa la presencia de *H. erectus* en Sudáfrica. Esta posibilidad no está contemplada en la figura 11.19.

2. *Tránsito en África del este.* Se trata de la opción más extendida y la que da lugar a menos problemas, aunque obliga a considerar una cladogénesis *H. gautengensis*/*H. habilis* con el primer taxón como especie terminal que no guarda relación alguna con *H. erectus*.

Si el episodio evolutivo de aparición de *Homo* tuvo lugar en el Rift, con *Homo habilis*

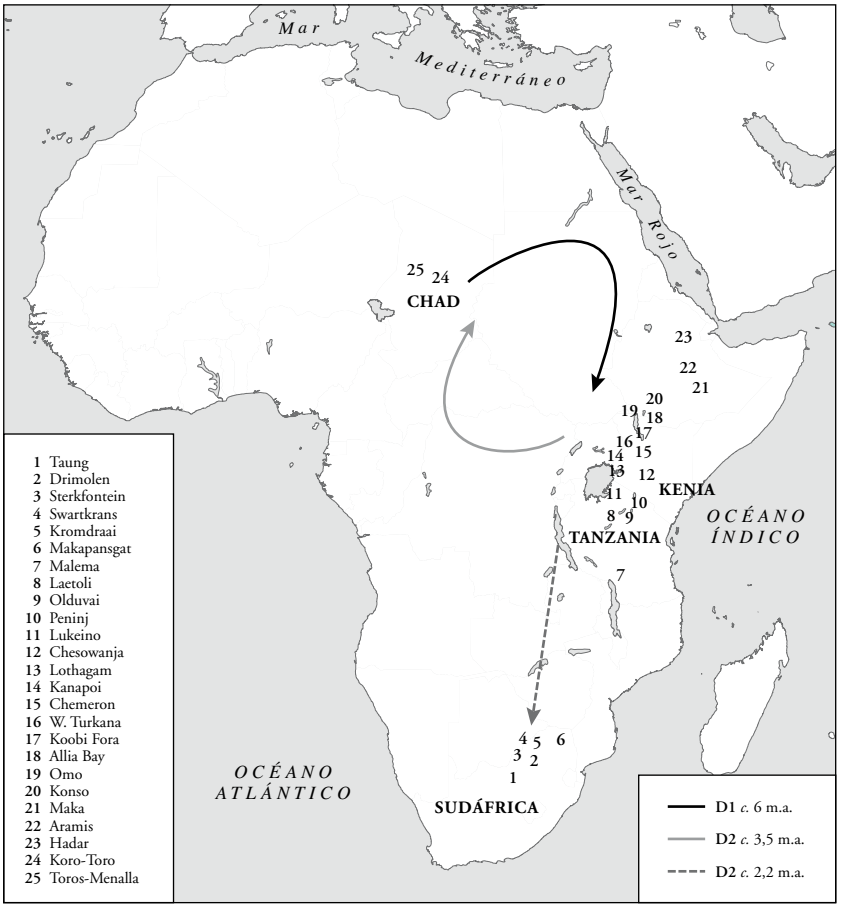


Figura 11.19a Dispersiones hipotéticas de homininos en el Plioceno (véase texto). El mapa de África, sin las dispersiones indicadas, ha sido tomado de Michel Brunet *et al.* (2002).

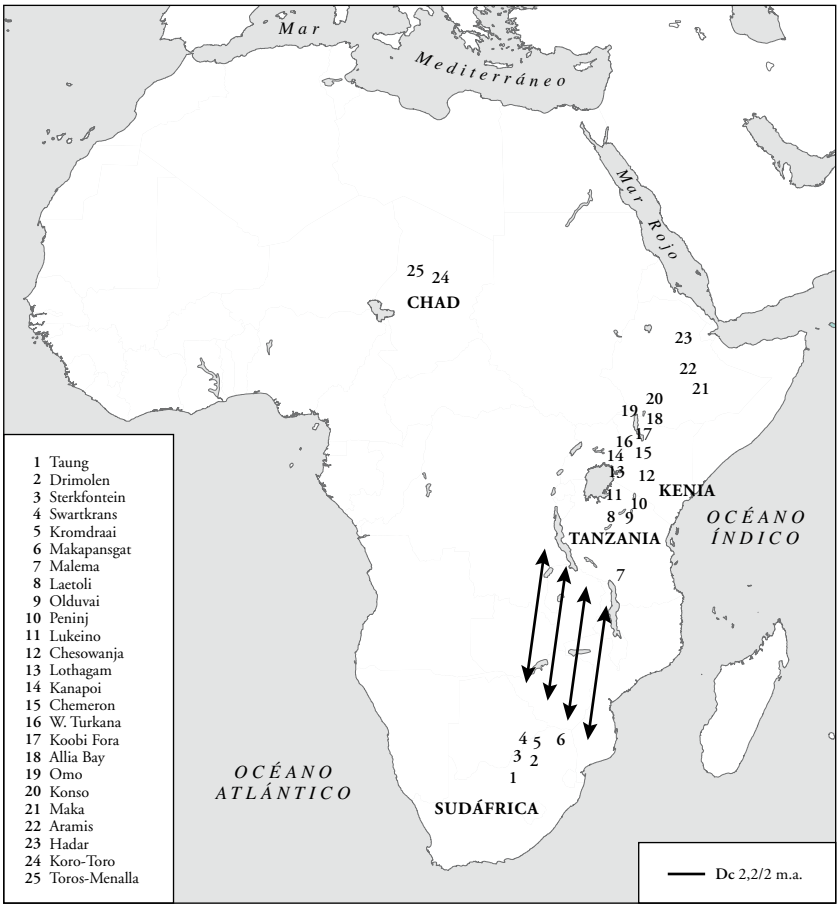


Figura 11.19b Dispersiones hipotéticas de homininos en el Plioceno.

como protagonista y tanto *H. georgicus* como los *H. erectus* africanos como cronoespecies posteriores, el esquema evolutivo es mucho más sencillo —aunque en el capítulo 13 habremos de aclararlo. En cualquier caso, se han de admitir dos nuevas dispersiones: D4 del *H. erectus* africano desde el Rift a Sudáfrica y D5 desde el Rift a Dmanisi con *H. georgicus* como protagonista (véase figura 11.19c).

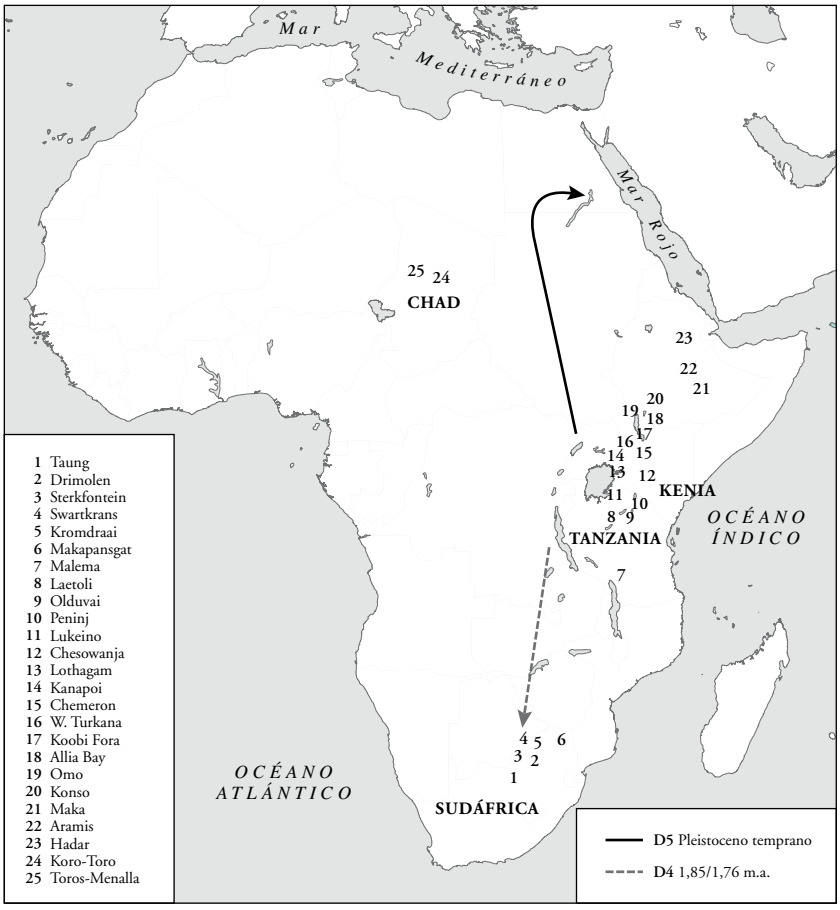


Figura 11.19c Dispersiones hipotéticas de homininos en el Plioceno.

12. Las tradiciones líticas

La separación cladística de los homininos del Plioceno que hemos visto asociada a *Paranthropus* y *Homo* reserva a este último género el papel de haber llevado a cabo una adaptación a los espacios abiertos de África a través de un incremento en la ingesta de carne. Esa afirmación descansa en las evidencias que proceden del registro arqueológico.

Es harto común relacionar las tareas de despiece de presas que son propias de la alimentación carnívora —cuando no la propia caza— con el uso de herramientas líticas. Hablar de su origen es lo mismo que sostener que, en el linaje de los homininos, aparecieron unos seres capaces de poner en marcha la primera tradición cultural. ¿Cuál es ésta? ¿Cuándo apareció? Y, en particular, ¿cuál es la especie a la que cabe atribuir ese salto adaptativo?

1. Usos preculturales de herramientas

Vaya por delante que, al hablar del uso de piedras u otros materiales que se usan para obtener alimento, es preciso distinguir entre dos operaciones muy diferentes. Una cosa es valerse de guijarros, bastones, huesos o cualquier objeto disponible para, por ejemplo, romper la cáscara de las nueces y acceder al fruto, y otra distinta el fabricar de manera deliberada útiles con la forma adecuada para llevar a cabo una función precisa. Aunque estemos hablando en términos especulativos, cabe imaginar que el uso espontáneo de objetos como herramientas antecedió a la talla de piedras.

Mediante el estudio comparado de las conductas de los simios africanos, los estudios etológicos han ofrecido pruebas convincentes acerca de la utilización por los chimpancés de piedras y bastones, a veces manipulados.

A partir de las primeras evidencias de tales conductas ofrecidas por Jane Goodall (1964) y Jordi Sabater Pi (1984), se acepta de forma general que el género *Pan* dispone de prácticas a las que cabe llamar culturales. Se ha documentado incluso la existencia de tradiciones diversas que incluyen hasta 39 pautas diferentes de conducta relacionada con el uso de herramientas por los chimpancés (Boesch y

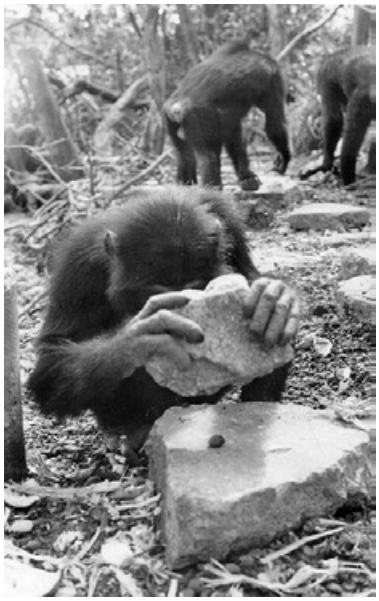


Figura 12.1 Chimpancé de Bassa Islands (Liberia) usando un percutor sobre una base de piedra para romper nueces. Ilustración de Davidson y McGrew (2005).

Tomasello, 1998; Vogel, 1999; Whiten *et al.,* 1999). Algunas de esas pautas incluyen el uso de distintos útiles en forma secuencial, como sucede con los chimpancés de Loango (Gabón) en tareas de recolección de miel (Boesch, Head y Robbins, 2009). Bien es cierto que la utilización de herramientas incluye pautas diferentes en el caso de los humanos, que llevan a cabo tareas de planificación funcional y, en particular, procesos de mejora técnica (Davidson y McGrew, 2005). Pero lo cierto es que los chimpancés también son capaces de tener en cuenta usos futuros de los útiles, cosa que implica una cierta planificación (Mulcahy y Call, 2006). Incluso se ha observado de forma experimental en esos simios la conformidad respecto de las normas culturales utilizadas por los individuos dominantes en el grupo; una actitud similar a la de los humanos (Whiten, Horner y De Waal, 2005).

Uno de los aspectos más interesantes de la conducta de los chimpancés de cara a poder entender la evolución de las tradiciones líticas es el de la producción, en principio no intencional, de lascas que recuerdan a las de las primeras culturas humanas.

La producción «espontánea» aparece cuando los chimpancés golpean accidentalmente la base de piedra en la que colocan las nueces para cascarlas; el resultado puede llevar a conjuntos de núcleos y lascas que recuerdan a los de los yacimientos más antiguos de homininos con presencia de útiles (Mercader *et al.,* 2007; Mercader, Panger y Boesch, 2002) (véase figura 12.2).

Es lógico pensar que los propios homininos usarían al menos tanto como los chimpancés las herramientas espontáneas disponibles. Y lo harían durante un tiempo considerable antes de que acertasen a producirlas de forma organizada. Esa idea fue expresada por John

Caja 12.1 Cultura en otros simios

Aunque el uso de herramientas suele relacionarse de forma exclusiva con los chimpancés, los gorilas también hacen uso —aunque en raras ocasiones— de útiles como palos de madera. Elizabeth Lonsdorf y colaboradores (2009) han estudiado de forma experimental la respuesta de gorilas y chimpancés a estímulos (premios en forma de comida) para reforzar el uso de herramientas en el acceso a nidos simulados de termitas, con resultados que indican una mayor implicación social de los chimpancés.

El alcance de las similitudes y diferencias en la capacidad para la cultura de chimpancés y humanos fue comprobado experimentalmente por Esther Herrmann y colaboradores mediante baterías de test cognitivos en una amplia muestra de sujetos —chimpancés, gorilas y niños humanos menores de dos años y medio sin educación escolar. El resultado obtenido indicó que si bien los chimpancés cuentan con capacidades semejantes a las de los niños para manejarse respecto del mundo físico, quedan muy por debajo de ellos cuando se trata de resolver cuestiones de implicación social (Hermann *et al.,* 2007).

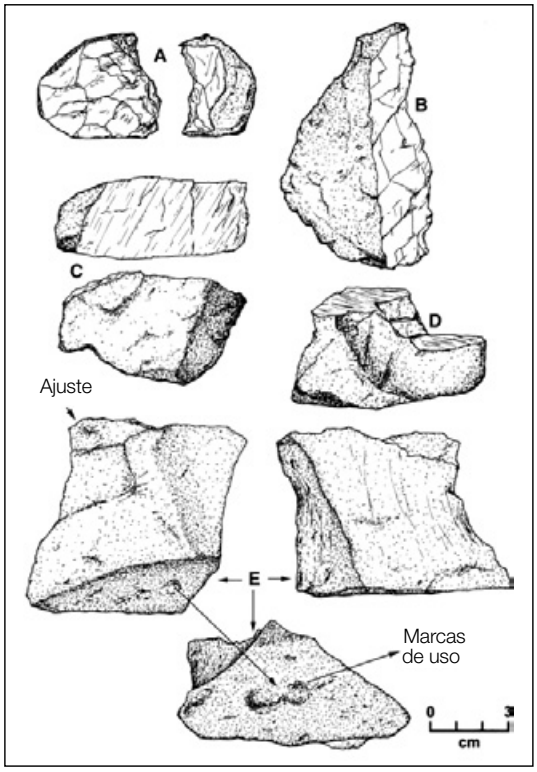


Figura 12.2 Piedras fracturadas procedentes de un yacimiento de chimpancés. A y B, fragmentos de martillos de laterita. C, fragmento de martillo de cuarzo. D, fragmento de martillo de granito. E, fragmento de martillo de diorita con múltiples fracturas y erosiones, reconstruido. Dibujo de Dennis Knepper incluido en Mercader *et al.* (2002).

Robinson (1962) cuando sostuvo que los australopitecos no produjeron las complejas tallas de piedra halladas en Sterkfontein pero, para dicho autor, eso no significa que careciesen de cultura. A la hora de obtener alimento podrían haber utilizado piedras, palos, huesos y cualquier otro instrumento que fuese útil para sus propósitos. Eudald Carbonell, Marina Mosquera y Xosé Pedro Rodríguez (2007) han denominado «estadio biofuncional» o «modo 0» a ese uso anterior a la producción de herramientas (véase caja 12.2).

La datación de los yacimientos sudafricanos era, en la época de Robinson, imprecisa pero las marcas de corte halladas en yacimientos de *Australopithecus* como Hata o

Caja 12.2 El nombre de las culturas

Las tradiciones culturales reciben el nombre del yacimiento en que primero se hallaron. Mencionadas por orden de antigüedad, antes de las técnicas propias de los humanos modernos —que no se incluyen en este libro; véase epílogo final— aparecieron las culturas olduvaiense (Olduvai, Tanzania), achelense (Saint Acheul, Francia) y musteriense (Le Moustier, Francia). Siguiendo una propuesta de J. Desmond Clark (1970) se utiliza también una numeración de modos que van de los más simples (y antiguos) a los más complejos (y modernos). El modo 1 (olduvaiense) corresponde a la industria de esquirlas y núcleos en la que la forma de éstos no se cambia; el modo 2 (achelense) da forma a los núcleos, con abundancia de bifaces; el modo 3 (musteriense) se caracteriza por la preparación cuidadosa de los núcleos que permite desprender de un solo golpe la herramienta final (técnica Levallois). Los modos 4, de tecnología de cuchillas, y el 5, de microlitos, son propios de las culturas de los humanos modernos (auriñaciense, gravetiense, solutrense y magdaleniense, en Europa). El modo 0 al que acabamos de referirnos sería la extrapolación hacia atrás, para nombrar las herramientas espontáneas de una etapa precultural. Los modos 1 al 3 mantienen una uniformidad espacial y geográfica —estasis— considerable que hace que, aun cuando se den ciertos progresos internos, cada modo tenga una identidad propia y separada de la del siguiente que suele interpretarse como reflejo de un determinado nivel cognitivo de los autores de las herramientas (Longa, 2009). De tal forma, la sustitución de un modo por otro es un proceso no gradual, aunque se den ciertas excepciones dentro de esa regla. Por ejemplo, la técnica Levallois aparece en África dentro del modo 2 pero de forma un tanto esporádica y primitiva; su forma completa y generalizada es propia del musteriense europeo. Autores como Fernando Díez Martín (2003) han advertido acerca del peligro que tiene utilizar un esquema tan simple como el de los modos de Clark cuando las tradiciones culturales son a menudo múltiples y su relación es difícil de explicar. En especial, el modo 2 y su evolución en Europa hacia el modo 3 siguen un guión complejo que tendremos que examinar con cierto detalle al hablar, en el capítulo 15, de la ocupación de ese continente.

Dikika (Etiopía) ponen de manifiesto el uso muy antiguo de herramientas, una conducta capaz de alcanzar cerca de 3,4 m.a. Las piedras talladas no aparecen hasta un millón de años más tarde: las de Gona (Etiopía) —el yacimiento más cercano al de Bouri, del que procede el *A. garhi*— tienen 2,6 m.a.

En adelante, al hablar de «cultura», reduciremos ese concepto al de la producción intencional de objetos, en principio de piedra, como la que dio lugar a la primera tradición de talla, la olduvaiense.

2. Los autores de las tallas

Vayamos con las tendencias culturales. Es cosa de encontrar argumentos que cuenten con alguna base empírica para poder sostener con ciertas garantías quién fue el autor de cada tradición de talla lítica. Pero ¿existen tales indicios? La suposición de que un determinado hominino es artífice de unas herramientas concretas se basa en dos argumentos complementarios:

1. Los especímenes de los homininos y los instrumentos líticos aparecen en el mismo nivel de un idéntico yacimiento.
2. Mediante interpretaciones morfológicas y tafonómicas, se atribuye a unos homininos en particular la capacidad para la talla.

El primer tipo de prueba es, por supuesto, circunstancial y puede conducir a interpretaciones torcidas, como veremos en breve al hablar de la cultura de Olduvai. Pero en los yacimientos se encuentran no sólo restos de homininos sino una fauna en general muy variada. Por lo tanto, la convicción de que nuestros antepasados son los responsables de la manipulación de los objetos de piedra y no otros primates o, ya en plan absurdo, los leopardos, procede del segundo tipo de argumentos. Sin embargo, la precisión acerca de quiénes son los autores de las tallas líticas es, como veremos con más detalle luego, una cuestión espinosa. Es dudoso en especial cuando se encuentran distintos taxa de hominino en los yacimientos en que existen útiles, o cuando no aparece asociado a tales instrumentos ningún espécimen al que se le supongan las capacidades necesarias para la talla.

Ya hemos dicho que el género *Homo* es considerado por la mayoría de los autores como el protagonista de la aparición de las tradiciones culturales. Pero, en honor a la verdad, hay que advertir que las sospechas acerca de la existencia de un cierto nivel cultural al alcance de los australopitecos aparecieron hace mucho tiempo ligadas a los indicios que procedían de Taung y Sterkfontein. La base fracturada del cráneo de los babuinos de Taung y otros lugares, por ejemplo, indicaba para Raymond Dart que fueron abiertos para

Caja 12.3 Argumentos circulares

Antes de entrar en una descripción que incluya el atribuir a ciertos homininos la autoría de los útiles, es imprescindible hacer una advertencia metodológica: debemos evitar los razonamientos circulares. Si relacionamos la manufactura de las herramientas con un determinado taxón sólo porque creemos que sus miembros fueron los primeros fabricantes de instrumentos de piedra, estaremos estableciendo una cuestión de principio, sin más. En especial se debe tomar todo tipo de cautelas a la hora de atribuir la manipulación de los útiles muy antiguos a homininos que forman especies simpátricas. Si nos encontramos con dos taxa, T1 y T2 presentes en el mismo yacimiento y horizonte estratigráfico, y sostenemos que los autores de las tallas pertenecen a uno de ellos, pongamos el T1, porque la explicación evolutiva de esos homininos se relaciona con el hecho de que fabricaban herramientas, estaremos cayendo en la argumentación circular. Al encontrar los útiles damos por supuesto que quienes los tallaron fueron esos seres a los que concedemos de antemano la posesión de la manufactura.

La circularidad puede romperse si los yacimientos en que aparece el supuesto autor de herramientas T1 cuentan también de manera bastante extendida con herramientas, mientras que eso no sucede con T2 ni con ningún otro taxón, presentes sólo de forma esporádica en la asociación con útiles. En ese caso, lo más razonable es dar a T1 por el autor de las manufacturas.

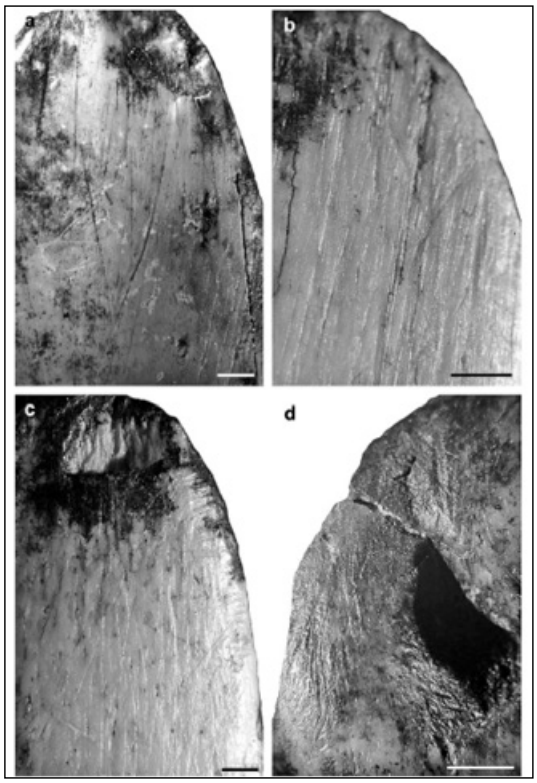


Figura 12.3 Puntas desgastadas de las herramientas de hueso de Swartkrans (a, b y c) y Drimolen (d). Los patrones de desgaste consisten en estrías que irradian desde la punta y se orientan en paralelo o subparalelo respecto del eje principal del hueso (escala: 1 mm) (d'Errico y Backwell, 2009).

consumir su interior. Dart (1957) sostuvo que los propios huesos habrían sido utilizados por los australopitecos como instrumentos para herir, machacar y cortar, dando lugar así a una tradición de uso de herramientas de origen «natural», la cultura osteodontoquerática, anterior a la de los útiles de piedra.

Pese a que la cultura osteodontoquerática fuese tenida por un error de interpretación, y los estudios tafonómicos tendiesen a sostener que los huesos identificados como herramientas no eran en realidad tales, estudios como el de Francesco d'Errico y Lucinda Backwell (2003) sobre el uso de huesos en Sterkfontein —Miembros 1-3, entre 1,8 y 1,0 m.a.— han puesto de manifiesto indicios en forma de marcas de desgate que apuntan hacia su uso en tareas de molienda.

En un trabajo posterior, d'Errico y Backwell (2009) estudiaron los distintos usos que habrían podido tener los huesos. Para las funciones atribuidas a los huesos como herramientas sirven como modelo, una vez más, la utilización de bastones por parte de los chimpancés en tareas como las de excavar, extraer termitas o separar la corteza de los árboles. El análisis mediante interferómetro óptico de las áreas terminales de huesos usados como herramientas en Swartkrans y Drimolen puso de manifiesto las diferentes pautas de desgaste (véase figura 12.3). D'Errico y Backwell (2009) concluyeron que las diferencias halladas indican distintos movimientos y unos contactos con partículas abrasivas de tamaño diverso que indican el uso en diferentes tareas no demasiado alejadas de las que se han advertido en los chimpancés.

El uso de huesos como herramientas llega hasta el Paleolítico Medio africano (MSA, *Middle Stone Age,* tradición cultural que trataremos en el capítulo 18), e incluso al Paleolítico Superior, aunque con finalidades ya muy distintas a las inferidas respecto de los útiles de los niveles inferiores de Swartkrans, como ponen de manifiesto, por ejemplo, las pequeñas puntas de marfil procedentes de Upper

Caja 12.4 Uso de los huesos en Drimolen

Backwell y d'Errico (2001) sostuvieron, como mencionamos en el capítulo 7, que los restos de Drimolen (Sudáfrica) permiten atribuir a *P. robustus* el uso de huesos en actividades de forrajeo. Los autores propusieron por añadidura una hipótesis dimórfica, al comparar los esquemas sociales de *P. robustus* con los de los gorilas actuales. El uso de la cultura osteodontoquerática de Drimolen podría corresponder a las hembras de los parántropos.

Semliki Valley, República Democrática del Congo (Brooks *et al.,* 1995; Yellen *et al.,* 1995).

Las marcas existentes en los huesos sirven también para identificar tareas de carnicería. Las presentes en las carcasas son, si se lleva a cabo un trabajo de tafonomía adecuado, una prueba fehaciente del uso en ellas de instrumentos de corte. Sin embargo, de acuerdo con Sherwood Washburn (1957), en ocasiones hay una explicación lógica alternativa para las marcas en los huesos: podrían ser el resultado de la actividad de animales carroñeros. La presencia abundante de mandíbulas y cráneos en los cubiles de predadores y carroñeros puede deberse a que se trata de las partes del esqueleto más difíciles de romper. Fueron las hienas ancestrales las que, con bastante probabilidad, acumularon los restos de sus presas que encontramos fosilizados ahora, presas entre las que se encontraban los australopitecos (Washburn, 1957).

Pero las piedras manipuladas no pueden deberse a los predadores. En el *Extension Site* de Sterkfontein aparecieron numerosos instrumentos de piedra —hachas de mano, núcleos, lascas, un esferoide— que suponen signos inequívocos de la manipulación del material lítico virgen para obtener herramientas destinadas a cortar y machacar (Robinson y Manson, 1957). ¿Quién fue su autor? Las dudas acerca de una correcta asociación entre esos útiles de piedra y los especímenes fósiles, abundan (véase caja 12.3). Los yacimientos con *A. africanus,* es decir, Sterkfontein, Makapansgat y Taung, no son los únicos que han proporcionado muestras de una cultura lítica antigua. En Swartkrans también existen herramientas de piedra (Brain, 1970) y los posibles artefactos líticos de Kromdraai son, por su parte, de dudosa interpretación (Brain, 1958). Pero incluso si nos ceñimos sólo a Sterkfontein, el *Extension Site* pertenece al Miembro 5, de alrededor de 1 m.a., mientras que el miembro que ha suministrado una gran cantidad de especímenes de *Australopithecus africanus* es el 4, más antiguo que el 5, y en él no se encuentra instrumento lítico alguno.

Si la acumulación de huesos del Miembro 4 de Sterkfontein se debió a los carroñeros, y los australopitecos fueron las presas, no los cazadores, queda por aclarar quiénes serían los primeros fabricantes de herramientas. La respuesta que se dé dependerá de una postura previa acerca de las capacidades cognitivas y las estrategias adaptativas de los homininos no sólo en Sudáfrica sino en cualquier localidad en que aparezcan indicios del uso de útiles. Llegados a este punto, cabe utilizar nuevos tipos de evidencias: el paleoclima al que estaban adaptados los distintos géneros y especies; la morfología de algunos elementos que se consideran claves para poder llevar a cabo la manipulación intencional de objetos, como son las manos y el cerebro; la dieta y, en particular, el estudio tafonómico de la asociación entre huesos y útiles en los yacimientos.

3. Indicios tafonómicos de la cultura

Como hemos visto con anterioridad, los miembros más antiguos de nuestra tribu vivieron probablemente en el suelo del bosque tropical. Esa constatación obra en contra de la hipótesis original de Raymond Dart que asociaba la bipedia, la extensión de las sabanas abiertas y la aparición de los primeros homininos. Éstos habrían surgido mucho antes de que las sabanas se extendiesen por África y de que se cuente con indicios de uso de herramientas líticas.

Caja 12.5 La víctima de Taung

Se ha sugerido que el propio Niño de Taung podría haber sido la víctima de un predador, quizá un águila (Berger y Clarke, 1996), aun cuando esa idea haya recibido, cómo no, sus críticas (Hedenström, 1995).

Caja 12.6 El hogar de los primeros homininos

Las conclusiones paleoclimáticas respecto de los yacimientos de los homininos más antiguos apuntan a la adaptación de éstos al bosque tropical. Así sucede con el *Ardipithecus ramidus* (Suwa, Kono *et al.,* 2009; Wolde Gabriel *et al.,* 1994), *Australopithecus anamensis* (M. G. Leakey *et al.,* 1995) y *Australopithecus africanus* (Rayner, Moon y Masters, 1993).

Pero en los años de Dart no se conocían homininos del Mioceno, así que era lógico que hablase de los «primeros humanos» refiriéndose a los que colonizaron, en el Plio-Pleistoceno, las sabanas. ¿Cuáles de ellos comenzaron a usar útiles de piedra?

De nuevo estamos ante la necesidad de asociar restos fósiles a los instrumentos líticos hallados en los yacimientos. Por lo que se refiere a Sudáfrica, la cuestión es incierta. Al Miembro 5 de Sterkfontein pertenece el cráneo StW 53 que se considera como perteneciente a *H. habilis* —aunque para otros autores se trata de un *Australopithecus;* véase capítulo 10— y fue tomado como ejemplar-tipo de *Homo gautengensis* por Darren Curnoe (2010). Swartkrans contiene también algunos ejemplares atribuidos a *H. habilis* y, por lo que respecta a Taung, la opinión más extendida sostiene que los útiles de piedra son mucho más modernos que el cráneo infantil y fueron construidos por homininos más evolucionados.

«Más evolucionados» esconde la trampa de circularidad acerca de la que hablábamos antes. La que hace que pensemos que, dado que la talla de útiles líticos implica capacidades cognitivas altas, la presencia de herramientas de ese estilo nos lleva a deducir que sus autores habían alcanzado un desarrollo cognitivo superior. Para dar por cierta tal cosa es necesario relacionar ese «salto cognitivo» con alguna prueba ajena a los útiles de piedra en sí mismos.

Son los estudios tafonómicos, que reconstruyen el proceso de acumulación de las evidencias fósiles disponibles en un yacimiento, los que han permitido avanzar más en la comprensión de la conducta de los homininos antiguos. Distintos yacimientos de África del este (Olduvai, Koobi Fora, Olorgesailie, Peninj) proporcionan indicios de lugares de habitación de los homininos con asociación directa entre restos fósiles de homininos y piedras manipuladas. Como resultado de tales estudios, a la idea de Raymond Dart de los homininos como cazadores en la sabana abierta le siguió la hipótesis de que los primeros fabricantes de utensilios líticos serían carroñeros que cooperaban en mayor o menor medida para la obtención de los alimentos. Varios autores se han distinguido en ese intento de caracterizar los primeros homininos fabricantes de herramientas, al margen de los prejuicios que haya que combatir acerca de que los cazadores han de ser, por necesidad, agresivos y sanguinarios (véase Isaac, 1978; Bunn, 1981; Binford, 1981; Blumenschine, 1987).

El papel de la cooperación y el tipo de actividad encaminada a disponer de carne son todavía objeto de controversia; existen autores que defienden la actividad cazadora, no carroñera, de los homininos asociados a los yacimientos con presencia cultural antigua (véase, por ejemplo, Domínguez-Rodrigo, Barba y Egeland, 2007). En realidad la polémica no es excluyente. Una vez más, resulta lógico pensar que los primeros *Homo* fuesen oportunistas que, en su conducta carnívora, aprovecharan las oportunidades disponibles tanto de carroñeo como de caza.

La actividad de carnicería incluye en ocasiones indicios de una conducta caníbal. Así, Travis Pickering y colaboradores (2000) analizaron las marcas de corte hechas por una herramienta lítica en un maxilar derecho procedente de la localidad StW 53 del Miembro 5 de Sterkfontein. Los autores indicaron que el ejemplar había sido desarticulado, cosa que puede sugerir que fue consumido a

Figura 12.4 Marcas de corte en el cigomático-maxilar del espécimen StW 53c. Las marcas se encuentran en la superficie (Pickering *et al.,* 2000).

continuación. La atribución del ejemplar a una especie en concreto es dudosa, como hemos dicho, pero se trata sin lugar a dudas de un hominino (véase figura 12.4).

4. La cultura olduvaiense (modo 1)

Los estudios tafonómicos son los que proporcionan motivos más sólidos para relacionar una determinada especie con la construcción de herramientas de piedra. Y el primer lugar en el que se realizó esa operación fue Olduvai. Se trata, como hemos apuntado, del yacimiento que dio nombre a la primera de las culturas líticas, la olduvaiense (véase figura 12.5).

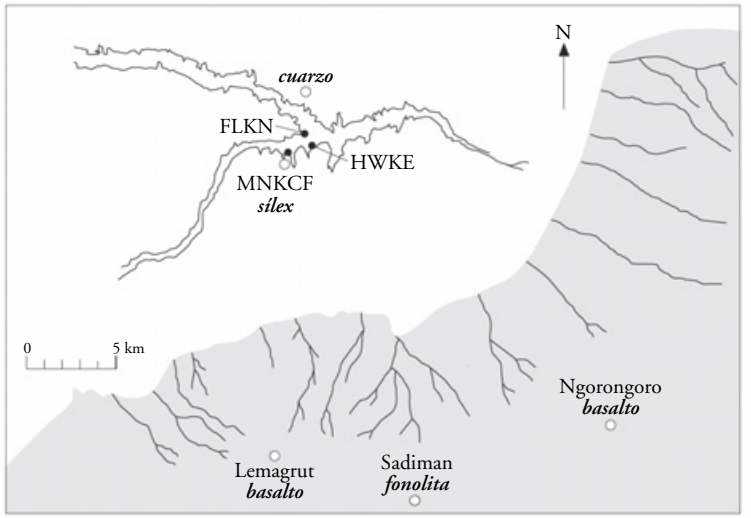
En el mismo Lecho I de Olduvai que dio lugar a la propuesta del *Homo habilis,* el supuesto autor de las tallas, se encuentran también homininos de otra especie, *P. boisei*. ¿Por qué razón no se le atribuye a éstos la fabricación de los útiles?

En realidad, el ejemplar OH 5, *P. boisei,* al aparecer en el mismo nivel estratigráfico en que existían útiles de piedra, fue el primer hominino al que se otorgó la condición de autor de los instrumentos. En el artículo en el que Louis Leakey, Phillip Tobias y John Napier propusieron la nueva especie *Homo habilis* se decía de forma textual:

> Cuando el cráneo de *Australopithecus (Zinjanthropus) boisei* fue hallado [...] no se conocía ningún otro tipo de hominino [homínido, en el original] de la parte más antigua de la secuencia de Olduvai. Parecía razonable, pues, sostener que ese cráneo representaba a los fabricantes de la cultura olduvaiense. El descubrimiento posterior de restos de *Homo habilis* en asociación con la cultura olduvaiense en otros tres yacimientos ha alterado considerablemente la situación. Es posible que *Zinjanthropus* y *Homo habilis* construyeran ambos herramientas de piedra, pero es probable que este último fuese el constructor de herramientas más avanzado y que el cráneo de *Zinjanthropus* represente un intruso (o una víctima) en un yacimiento de *Homo habilis*.
>
> Leakey, Tobias y Napier, 1964

Tenemos muy bien retratada aquí la secuencia de la argumentación: primero, el hallazgo de un cráneo de *P. boisei* y herramientas líticas asociadas en el yacimiento F.L.K. I de Olduvai. Después, el descubrimiento en el mismo lugar de seres de una capacidad craneal notablemente superior, que dan lugar a la propuesta de la especie nueva. Por fin, la atribución de los útiles de piedra al *H. habilis,* con morfología más avanzada respecto de sus capacidades de planificación. Recuérdese el significado en latín de *habilis:* «capaz, habilidoso, mentalmente desarrollado, vigoroso», condiciones precisas para desarrollar la cultura olduvaiense. La circularidad se rompe en este caso porque se considera que las capacidades cognitivas de *H. habilis* habrían sido superiores a las de *Zinjanthropus*.

El artículo de Leakey, Tobias y Napier (1964) contenía, sin embargo, una cautela. Aun cuando fuera menos probable, quizá el *Zinjanthropus* también fabricase instrumentos líticos. Al fin y al cabo, John Napier había publicado dos años antes un artículo sobre la evolución de la mano y en él se relacionaban los útiles de piedra con el descubrimiento por parte de Louis y Mary Leakey de quince huesos de la mano de un hominino procedentes del yacimiento en el que se habían



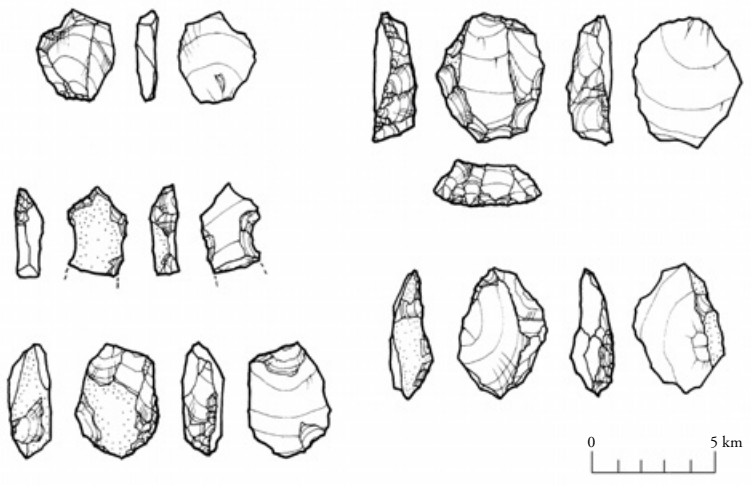


Figura 12.5 Arriba: principales localidades de Olduvai con herramientas del modo 1. Están indicadas las fuentes más próximas de materiales de talla. Abajo: artefactos olduvaienses de la localidad HWK Este. (Ilustraciones de Kimura, 1999).

Caja 12.7 Interpretando las evidencias de Olduvai

La interpretación de John Napier (1962) de los hallazgos realizados en Olduvai es una muestra más de los riesgos que acechan en la correlación de especímenes y herramientas. Napier unía en este caso los útiles, el cráneo del *Zinjanthropus* (OH 5) y la colección de fragmentos de manos y pies (con una clavícula) OH 8, hallados todos ellos por los Leakey en un mismo horizonte estratigráfico. Pero los fósiles reunidos bajo la etiqueta de OH 8 serían incluidos dos años más tarde por Leakey, Tobias y el propio Napier como paratipo de *Homo habilis*. De hecho, son inevitables las dudas acerca de cuál es la correlación correcta en algunos casos. Aquellos yacimientos en los que se encuentren herramientas y ejemplares fósiles tanto de australopitecinos como de *H. habilis* nos obligarán a elegir cuál es el ser que construyó las herramientas. Una elección similar es la que llevó a Leakey, Tobias y Napier (1964) a apostar por los *H. habilis* de Olduvai y no por el *Zinjanthropus*.

encontrado el *Zinjanthropus*. Decía Napier en ese artículo:

> Antes del descubrimiento del *Zinjanthropus,* los hombres-simios sudafricanos *(Australopitecos)* habían sido asociados al menos indirectamente con herramientas fabricadas. Sin embargo, los observadores se resistían a conceder a los hombres-simios la autoría de las herramientas basándose en que les faltaba una capacidad craneal adecuada. Ahora que las manos y los cráneos han sido hallados en el mismo yacimiento que herramientas indudables, se puede comenzar a correlacionar la evolución de la mano con el estadio de la cultura y el tamaño del cerebro.
>
> Napier, 1962

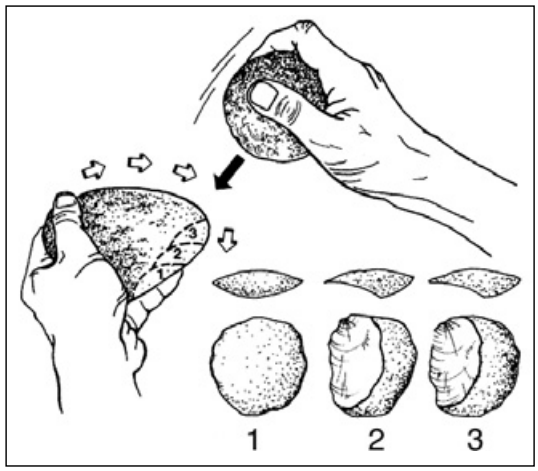


Figura 12.6 Técnica olduvaiense de obtención de lascas (Ambrose, 2001).

4.1 La función de las herramientas olduvaienses

Olduvai dio nombre a la industria lítica más antigua que se conoce. Pero no sólo eso. Las excelentes condiciones de los yacimientos de esa garganta brindaron a los paleontólogos y arqueólogos la oportunidad de llevar a cabo interpretaciones tafonómicas de reconstrucción de los hábitats de los homininos.

Se podría describir cualquier cultura lítica como un conjunto de diferentes piedras manipuladas por los homininos para obtener útiles destinados a cortar, raspar o golpear. Se trata de herramientas que se obtienen al golpear un canto de distintos materiales duros. Entre los materiales útiles para la talla se encuentran el sílex, el pedernal, el cuarzo, el granito y el basalto.

Por lo que hace a la cultura olduvaiense, el tamaño de los núcleos de formas redondeadas es variable pero puede darse por típico el que cabe cómodamente en la mano, es decir, un canto rodado de tamaño e incluso forma como los de una pelota de tenis. Dentro de esas características genéricas entrarían instrumentos líticos pertenecientes a diferentes tradiciones. Pero lo que identifica a la cultura olduvaiense en particular es que sus útiles se obtienen mediante muy pocos golpes: uno solo, en ocasiones (véase el epígrafe 4.2). El resultado es el de unas herramientas de aspecto burdo, pero con una tosquedad que engaña. Ni resulta fácil dar los golpes precisos para obtener los filos cortantes, ni se puede despreciar el filo de las lascas que se separan del núcleo cuando se domina la técnica de una forma aceptable (véase figura 12.6).

Las herramientas olduvaienses suelen clasificarse por sus formas, en el bien entendido de que las diferencias en el aspecto implican usos también distintos. Los útiles incluyen:

- Cantos rodados sin filo cortante, pero con señales obvias de haberse utilizado para golpear otras piedras, por lo que reciben el nombre bien lógico de martillos.
- Cantos en los que se ha obtenido, por percusión, un borde cortante, y sirven para romper superficies duras como son los huesos grandes (para llegar al tuétano, por ejemplo). Reciben el nombre de *choppers*.
- Esquirlas que resultan del golpe dado a un núcleo. Su filo es muy aguzado, tanto como el que puede tener una herramienta metálica, y su función es la de cortar la piel, la carne y los tendones de los animales que se quieren despiezar. Pueden estar retocadas o no.

- Raspadores, lascas retocadas con un filo que recuerda en cierto modo al de los cuchillos dentados, y cuya función podría haber sido la de raspar las pieles para curtirlas.
- Poliedros, esferoides y discoides. Núcleos manipulados de formas diversas, como si se hubiesen extraído lascas de todo su perímetro exterior. Su función es incierta; quizá no sean otra cosa que residuos sin ninguna utilidad concreta (véase caja 12.8).

Al margen de algunos supuestos evidentes, resulta difícil sacar conclusiones definitivas acerca del uso de los útiles olduvaienses. La idea que tenemos de su función depende de la propia manera como se interpreta la adaptación de los homininos que los usaron, dando lugar así a argumentaciones a menudo circulares una vez más. Se puede ver en los fabricantes de herramientas, como hizo Lewis Binford (1981), un último eslabón de los carroñeros para el que sólo los huesos grandes quedan disponibles. De ser así, los principales instrumentos serían las hachas de mano que permiten dar golpes fuertes para partir un cráneo o un fémur. Si, por el contrario, entendemos que los homininos antiguos descuartizaban animales prácticamente enteros, las lascas muy afiladas serán el útil esencial.

Como ya hemos mencionado, una prueba directa de la función de las herramientas se obtiene al examinar las marcas que pueden haber dejado en los huesos fósiles. Las interpretaciones tafonómicas de las marcas de corte llevan a suponer que los homininos descarnaron y partieron los huesos para obtener alimento. Esa función de carnicería relacionada con la ingesta de carne es la que mejor retrata a los primeros homininos como carroñeros capaces de aprovechar las carcasas de presas de los predadores de la sabana (Blumenschine, 1987).

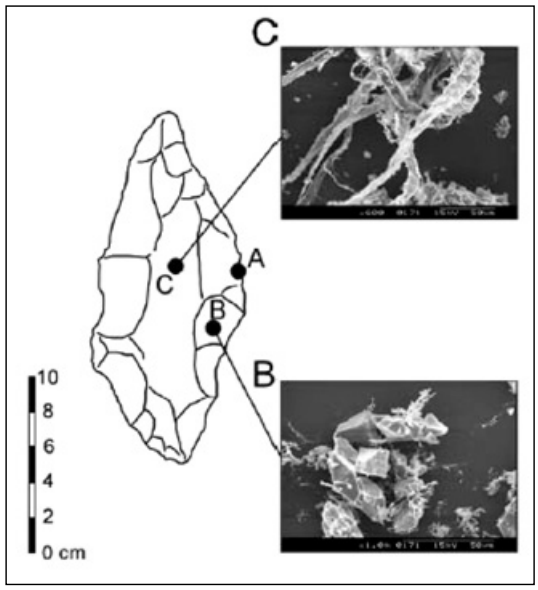


Figura 12.7 Secciones de los bifaces de Peninj en los que se obtuvieron muestras de fitolitos (Domínguez-Rodrigo *et al.,* 2001): (A) filo externo; (B) filo interno; (C) superficie interior ventral/dorsal. Fitolitos (fotografía B, abajo) y fibras mineralizadas (fotografía C, arriba) fueron encontrados en dos de las tres herramientas examinadas (Domínguez-Rodrigo *et al.,* 2001) (véase caja 12.9).

Tres tipos diferentes de indicios se han utilizado para decidir la cuestión de cómo obtuvieron proteínas animales los homininos antiguos. El análisis detallado de los útiles y de su posible funcionalidad es una fuente de conocimientos. Mediante el examen al microscopio del filo de un instrumento lítico, se puede deducir para qué se utilizó —si se empleó como raedera para curtir pieles, como

Caja 12.8 Distintas herramientas, distintas funciones

Es posible establecer una alternativa funcional entre las hachas de mano, que se manejan mediante agarres de fuerza, y las lascas, que exigen sujetarlas con la punta de los dedos en un agarre de precisión. Ir más allá es difícil, pero algunos autores como Nicholas Toth (1985a; 1985b) han llevado a cabo estudios funcionales más precisos. Toth sostuvo la gran importancia de las lascas, incluso las que no fueron retocadas, para las tareas de carnicería, mientras que dudó del valor funcional de algunos de los poliedros y esferoides.

Caja 12.9 Uso de útiles no manufacturados

Nicholas Toth (1985a, 1985b) no compartió la opinión de que los homininos fabricantes de herramientas dependieran por completo de ellas. Mediante el estudio de los yacimientos de Koobi Fora y la distribución en ellos de los útiles olduvaienses, Toth sostuvo que era muy posible que esos homininos utilizasen con frecuencia instrumentos no elaborados, como conchas rotas, cuernos, bastones de madera e incluso, citando a Brain (1982), huesos. Dicho de otro modo, la idea expresada veinte años antes por Robinson (1962) ha tenido una vigencia notable. Pero el oportunismo de los homininos no afecta sólo a la obtención de alimentos; es de sentido común sostener que, en caso necesario, será utilizado cualquier objeto con posibles usos como herramienta.

cuchillo para cortar carne o como hacha de mano para serrar madera—, introduciendo una perspectiva de explicación de la conducta que va más allá de las posibilidades de deducir la función de las herramientas por su forma.

Un uso especial de las herramientas líticas podría haber sido, en algunos casos, el de servir como instrumentos para tallar madera. Los indicios de uso de instrumentos de madera no son raros en el Pleistoceno Superior. Por lo que hace al Pleistoceno Medio, el análisis de restos microscópicos de plantas (fitolitos, fibras) en el filo de los bifaces achelenses de Peninj (Tanzania) (véase figura 12.7) es la prueba más antigua del procesamiento de madera mediante artefactos (Domínguez-Rodrigo *et al.,* 2001).

4.2 Manifestaciones culturales más antiguas

La cultura olduvaiense no procede sólo de Olduvai. En otros yacimientos más antiguos de Kenia y Etiopía se han encontrado también tallas, de estilos en ocasiones algo diferentes, que han extendido hacia atrás el rango temporal de la aparición de la industria lítica (véase tabla 12.1).

En 1997 aparecieron en el yacimiento de Lokalalei LA2C (West Turkana, Kenia) cerca de 3.000 artefactos. Se encontraron concentrados en una zona pequeña, de unos 10 m^2, y con gran abundancia de elementos pequeños (menores de un centímetro) (Roche *et al.,* 1999). Los útiles fueron hallados en asociación con algunos restos faunísticos pero no existe en éstos marca alguna de haber sido manipulados. Los yacimientos cercanos de LA2A, LA2B y LA2D, y el algo más apartado LA1 también han suministrado herramientas líticas; LA1 y LA2C, con una edad de 2,34 m.a., son los yacimientos con útiles más antiguos de Kenia (Tiercelin *et al.,* 2010).

La importancia de las herramientas de Lokalalei estriba sobre todo en la presencia de numerosos materiales de desecho que permiten establecer la cadena completa de construcción de los útiles llevada a cabo *in situ* (véase figura 12.8). Helene Roche y colaboradores (1999) sostuvieron que la técnica utilizada implicaba una preparación y utilización de los materiales muy cuidadosa, inimaginable con anterioridad para unos homininos tan

Tabla 12.1 Culturas más antiguas

Nombre	*Localidad*	*Edad (m.a.)*
Lokalalei	West Turkana	2,34
Shungura	Omo	2,2-2,0
Hadar	Hadar	2,33
Gona	Middle Awash	2,5-2,6

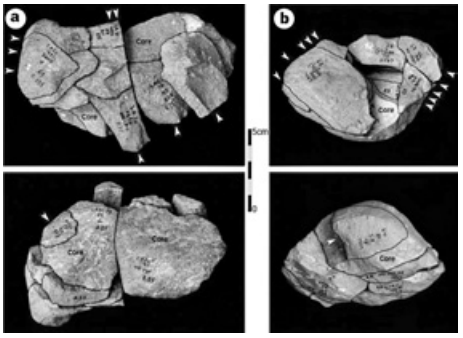


Figura 12.8 Conjuntos de artefactos de Lokalalei que indican el encaje complementario, a, recomposición R35 (2 núcleos y 11 esquirlas); b, recomposición R9 (1 núcleo y 14 esquirlas) (Roche *et al.,* 1999).

antiguos. Tal cosa obliga a sostener que las capacidades cognitivas de los productores de esas herramientas debían estar bastante más desarrolladas de lo que se suponía. Un núcleo era golpeado hasta veinte veces para extraer las esquirlas, y la elección cuidadosa de los materiales (lavas volcánicas como el basalto, en su mayor parte) implica que quienes los trabajaban conocían sus propiedades mecánicas.

Los hallazgos de Lokalalei indican que el control motor de las manos y, por ende, el desarrollo cerebral, tuvieron que ser en verdad altos hace casi dos millones y medio de años. La cuestión de qué especie sería la responsable de manipular esos artefactos es un asunto distinto como ya hemos repetido en diversas ocasiones. En su comentario acerca del modelo de Helene Roche y colaboradores (1999), James Steele (1999) rehusó dar una respuesta. Se limitó a sostener que todavía tenemos las mismas dudas que se plantearon los autores que, en 1964, relacionaron los útiles de Olduvai con la especie *Homo habilis*.

La región de Middle Awash contiene numerosos yacimientos en los que se han encontrado útiles olduvaienses y achelenses —la cultura que sustituyó a la olduvaiense con el paso del tiempo— descritos por primera vez por Maurice Taieb (1974) en su tesis doctoral. Más al norte, en Hadar (Etiopía), se halló como ya hemos mencionado en el capítulo 10 un maxilar de *Homo* (A.L. 666-1) asociado a herramientas olduvaienses. Los terrenos en los que se encontraron los materiales, de la parte superior del Miembro Kada Hadar, tienen una edad de 2,33 m.a. (Kimbel *et al.,* 1996). Como indicaron entonces William Kimbel y colaboradores (1996), se trataba de la asociación más antigua de industria lítica con restos de homininos. Los 34 instrumentos hallados en la campaña de 1974 (indicativos de una baja densidad de restos líticos) son los habituales de la cultura olduvaiense: choppers y lascas. En superficie, y con ciertas dificultades para asociar esos útiles con los de la excavación, aparecieron tres bifaces primitivos de los que se denominan *end-choppers*.

Los instrumentos más antiguos que se han hallado hasta el momento proceden del yacimiento de Gona (Etiopía), dentro del área de Middle Awash, y aparecieron en unos terrenos datados en 2,6-2,5 m.a. (Semaw *et al.,* 1997). La edad se obtuvo mediante correlación de las localidades arqueológicas con terrenos datados por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ y paleomagnetismo (véase figura 12.9). Son, pues, unos 200.000 años más antiguos que los útiles de Lokalalei.

Gona ha proporcionado una gran cantidad de herramientas, cerca de 3.000 piezas

Caja 12.10 Capacidades cognitivas de los autores de las tallas líticas

James Steele (1999) ha planteado la cuestión del nivel mental y los conocimientos que habrían podido tener los autores de los instrumentos de Lokalalei 2C. Steele (1999) reconoció, sin embargo, que, con las evidencias disponibles, no podemos ir más allá de una hipótesis semejante a la que atribuyó las herramientas de Olduvai a *Homo habilis* debido a su mayor capacidad craneal relativa respecto de *Paranthropus boisei*.

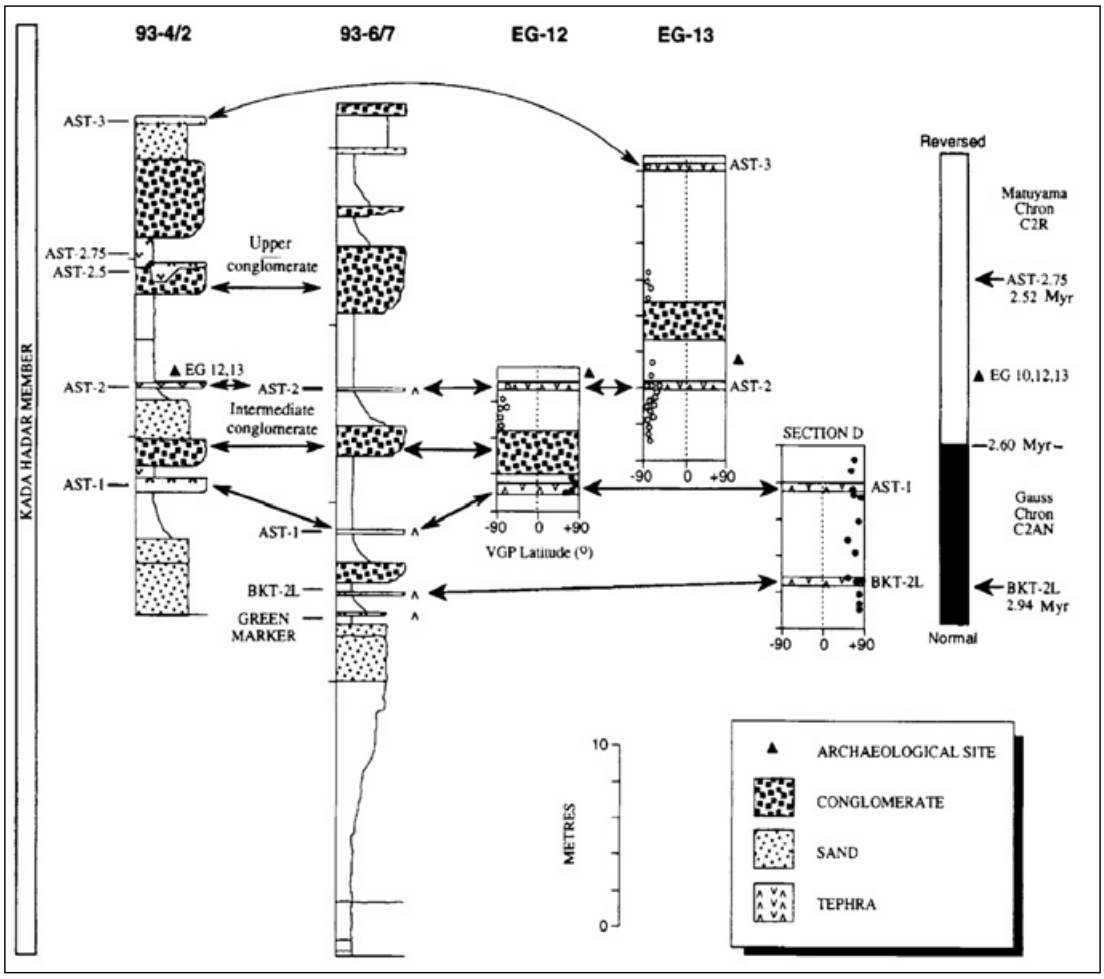


Figura 12.9 Columna estratigráfica de Gona (Etiopía) con las correlaciones relativas a la muestra de polaridad magnética (Semaw *et al.,* 1997). Se conservan las indicaciones originales del dibujo.

que incluyen núcleos, lascas y desechos. Muchos de los útiles fueron construidos *in situ.* No se han encontrado lascas retocadas, pero el aspecto de la industria es muy semejante a la antigua de Olduvai. Las diferencias, como el hecho de que los núcleos sean mayores en Gona, las atribuyeron Sileshi Semaw y colaboradores (1997) a la distancia del yacimiento respecto de los lugares de obtención del material en bruto (traquita), más próximos en Gona que en los otros casos. Como en el yacimiento no se han encontrado homininos, resulta difícil atribuir la talla de los útiles a un taxón en particular.

Semaw y colaboradores (1997) negaron, de acuerdo con las evidencias de Gona, la necesidad de proponer una industria «preolduvaiense». Así que el modo 1 alcanzaría una estasis (presencia sin cambios significativos) como cultura única de al menos un millón de años —el tiempo que va desde los hallazgos de Gona a la aparición de herramientas achelenses. Y lo preciso de las manufacturas de Gona llevó al equipo de Sileshi Semaw a suponer que los autores de esas herramientas no eran novicios, por lo que sería de esperar que apareciesen en el futuro útiles aún más antiguos.

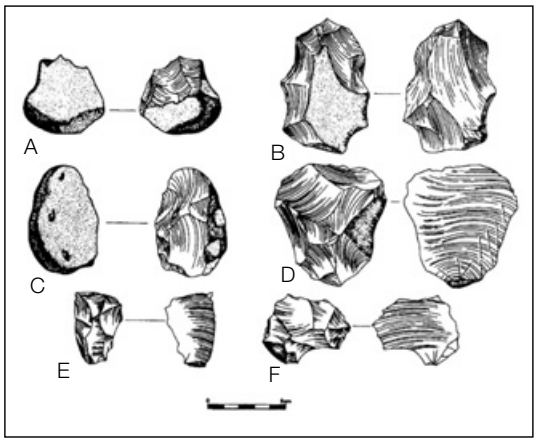


Figura 12.10 Conjunto de herramientas de las localidades EG12 y EG10 del yacimiento de Gona (Etiopía). A, chopper de una sola cara, EG12; B, discoide, EG10; C, chopper de una sola cara, EG10; D-F, lascas completas, EG10 (Semaw *et al.,* 1997).

Las comparaciones entre instrumentos procedentes de distintos yacimientos tienen sus límites. Como indicó Glynn Isaac (1969), en muchos casos las diferencias entre las técnicas olduvaienses halladas en diversos lugares de la misma edad pueden ser tan grandes al menos como las que se han utilizado para distinguir entre sucesivos estadios de la cultura olduvaiense, o más aún. Se tropieza aquí con el problema de que la complejidad de un instrumento lítico puede ser una función de su antigüedad, pero también de las necesidades de quien lo fabrica.

5. La cultura achelense (modo 2)

Por medio del estudio de las evidencias culturales de Olduvai, Mary Leakey (1975) constató que la tradición propia del modo 1 experimentó con el paso del tiempo ciertos progresos técnicos que llevaron a la autora a hablar de cultura olduvaiense «desarrollada». Pero dentro del Lecho II aparecieron, además de los útiles indicativos de ese progreso, otro tipo distinto de talla coincidente con la clase de instrumentos hallados con anterioridad en el Paleolítico Medio de Europa. Mary Leakey (1975) sostuvo que habría existido una transición gradual, constatable en Olduvai, desde unos útiles olduvaienses perfeccionados, aún del modo 1, a los de la cultura achelense (modo 2).

La cultura achelense, surgida en África del este hace más de 1,7 m.a., se extendió en mayor o menor medida por el resto del continente y alcanzó Europa, donde los instrumentos achelenses más antiguos reciben el nombre local de «industria abbeviliense». La vigencia del achelense llega en Europa hasta cerca de 50.000 años atrás, aunque desde los

Caja 12.11 ¿Fabricaron útiles de piedra los australopitecinos?

En su comentario a los hallazgos de Gona, Bernard Wood (1997) se planteó quiénes habrían podido ser los autores de las herramientas halladas en el yacimiento. La gran estasis de la cultura olduvaiense a la que apuntan los útiles supone un problema para la asignación habitual de la tradición olduvaiense a *Homo habilis*. Como los últimos útiles olduvaienses tienen cerca de 2,5 m.a., esa técnica cultural se extiende durante un período de cerca de un millón de años. Para Wood (1997), si hay que atribuir a una especie en particular de hominino la manufactura de útiles olduvaienses, nos encontramos con que la única que ha permanecido durante todo ese lapso temporal es la de *Paranthropus boisei*. Sería esa, pues, una prueba circunstancial en favor de la construcción de herramientas por parte de los australopitecinos robustos (Wood, 1997b). Pero hay hipótesis alternativas más sólidas de acuerdo con las evidencias disponibles como la de que *Homo erectus* contó, en sus principios, con útiles del modo 1 (véase más adelante). A lo largo de este libro serán varias las veces en las que se indicará el fenómeno del préstamo cultural, por lo que carece de sentido una identificación exclusiva entre especies de homininos y tradiciones líticas. En cualquier caso, Jean de Heinzelin y colaboradores (1999) atribuyeron los útiles de Gona a la especie *Australopithecus garhi,* cuyos especímenes fueron hallados en Bouri, 96 km al sur de donde proceden las herramientas.

0,3 m.a. se encuentran ya útiles más avanzados de otra tradición cultural, la musteriense o modo 3, de la que hablaremos en el capítulo 16. La tradición musteriense no ha sido hallada en África, donde los últimos útiles achelenses, es decir, los más recientes, proceden de la localidad de Kalambo Falls (Tanzania) asociados a materiales de madera y carbón. La edad de estos materiales pudo ser fijada por el método del ^{14}C en 60.000 años (Vogel y Waterbolk, 1967).

5.1 ¿Qué es una herramienta achelense?

La herramienta más característica del modo 2 es el hacha, a la que se llama a menudo «bifaz»: una piedra tallada que tiene forma de lágrima, biconvexa en sección transversal, con un contorno afilado y, por lo común, de tamaño grande (más de 10 cm) (Noll y Petraglia, 2003). Pero la palabra bifaz corresponde más a una forma de talla que a una herramienta. Los bifaces dieron lugar en realidad a distintos útiles como los que se muestran en la figura 12.11.

La primera documentación de una herramienta achelense corresponde a un hallazgo de Norfolk, Reino Unido, y se remonta nada menos que a finales del siglo XVIII (Frere, 1800). El nombre del «achelense» se debe al yacimiento de Saint Acheul (Francia). Fueron las piezas europeas, pues, las que fijaron la idea de lo que es un útil achelense. Pero su origen es africano y las mejores evidencias acerca de las características esenciales de lo que fue la técnica del modo 2 proceden de yacimientos de Tanzania (Olduvai, Isimila, Olorgesailie, Peninj).

Tanto Louis Leakey (1951) como Mary Leakey (1966) vieron en la técnica achelense una versión mejorada de la olduvaiense. El modelo de sucesión de secuencias culturales de Olduvai establecido por Mary Leakey interpretó que la coexistencia de ambas tradiciones en el yacimiento era prueba de un cambio gradual dentro de lo que se podría considerar una mejora de procedimientos similares. La cultura olduvaiense desarrollada fue relacionada por Mary Leakey (1966) con la presencia de hachas de piedra primitivas, unos protobifaces que anticiparon en cierto modo los bifaces achelenses.

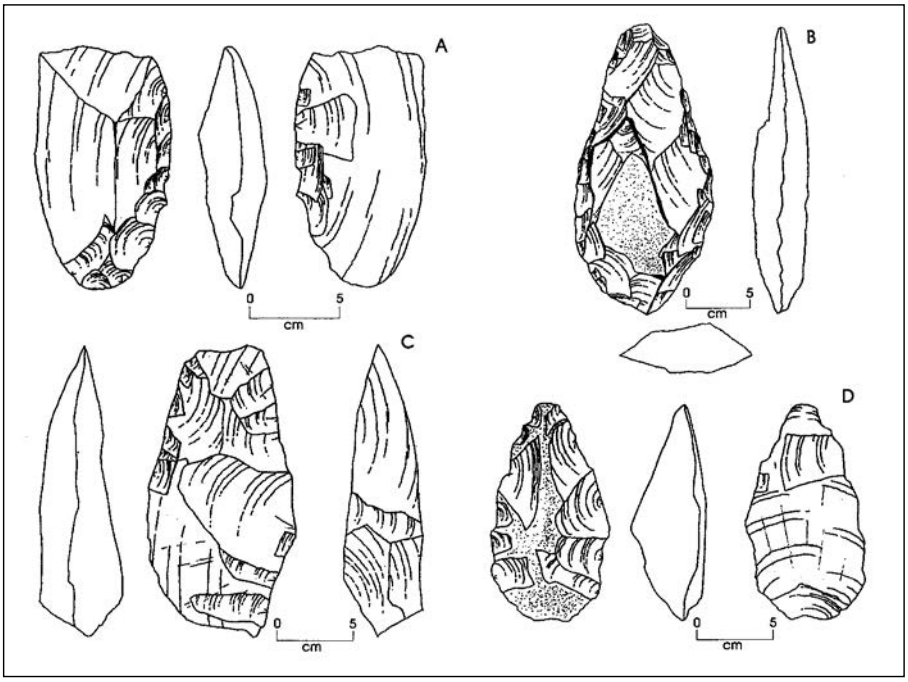


Figura 12.11
Bifaces destinados a diferentes usos. A, filo; B, hacha de mano; C, cuchillo; D, recogedor (Noll y Petraglia, 2003).

Caja 12.12 Paleontología del gesto

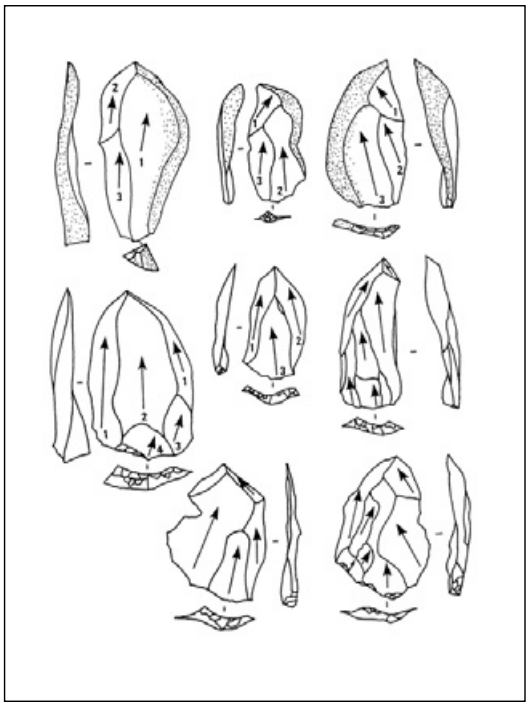


Figura 12.12 Productos obtenidos mediante la *châine opératoire* en el yacimiento musteriense de Kebara. Los números indican la secuencia de los golpes dados a los núcleos para obtener las esquirlas cortantes (Bar-Yosef *et al.,* 1992).

El etnólogo y prehistoriador francés André Leroi-Gourhan intentó a lo largo de toda su carrera añadir las interpretaciones mentales a las explicaciones técnicas usuales acerca del uso de las herramientas. De tal forma, Leroi-Gourhan dio lugar a lo que se ha llamado «paleontología del gesto» (véase, por ejemplo, Leroi-Gourhan, 1964). Siguiendo la tradición de Leroi-Gourhan, Nathan Schlanger (1994) planteó que la secuencia de operaciones en las herramientas refleja una intencionalidad y un nivel mental de cierta complejidad. Cabría distinguir, así, entre dos tipos de «conocimiento»:

- El conocimiento práctico a que obliga cualquier operación de talla. Es lo que los psicólogos llamarían «conocimiento procedimental», como el que se tiene para poder montar en bicicleta sin caerse.
- El conocimiento abstracto, o planteamiento de problemas y de la forma de resolverlos. Está más cerca del «conocimiento declarativo», como el del diseño de una ruta para ir en bicicleta por la ciudad de un lugar a otro con el menor riesgo.

Una manera fácil de distinguir entre ambos consiste en entender que el conocimiento declarativo se puede transmitir mediante una descripción hablada o escrita, mientras que el procedimental, no.

Sheila Mishra y colaboradores (2010) han dudado acerca de que el achelense implique modelos mentales precisos de la herramienta que se va a obtener. De hecho, han planteado la hipótesis de que no exista en realidad ninguna *châine opératoire* propia del achelense. La fabricación de accesorios para el transporte de objetos como las piedras sería la verdadera innovación del modo 2 dentro de esa hipótesis.

Pero los trabajos de Glynn Isaac (1969), por ejemplo) modificaron esa manera de ver las cosas. Isaac mostró que las técnicas necesarias para pasar de la tradición olduvaiense a la achelense no podrían haberse obtenido de una forma gradual. En un sentido semejante han argumentado Sileshi Semaw, Michael Rogers y Dietrich Stout (2009) al interpretar la secuencia de cambio cultural. En función del registro arqueológico de Gona (Etiopía) y otras localizaciones africanas, Semaw, Rogers y Stout (2009) concluyeron que el modo 2 debió surgir de forma bastante abrupta por medio de una transición rápida a partir de la técnica olduvaiense.

Para producir los bifaces es necesario llevar a cabo una manipulación específica de los núcleos de piedra ya desde el primer momento, encadenando sucesivas operaciones. La manipulación de un núcleo a través de varios pasos hasta obtener la herramienta deseada es una tarea que André Leroi-Gourhan (1964) denominó *châine opératoire* (véanse figura 12.12 y caja 12.12).

Pues bien, mientras que un chopper y un protobifaz responden a la misma *châine opératoire,* la obtención de bifaces achelenses es

Caja 12.13 ¿Qué indica el diseño de los bifaces?

La técnica olduvaiense buscaba la producción de un filo sin detenerse en su forma. El bifaz achelense tuvo, por el contrario desde los primeros momentos un dibujo muy preciso que muestra la presencia de un diseño. La existencia de un diseño previo ha dado pie a especular acerca de las intenciones que tendría quien realizaba la talla. Se ha apuntado incluso la presencia de un posible simbolismo asociado a los bifaces, asunto sobre el que no entraremos en este libro.

el resultado de un planteamiento del todo distinto a la hora de diseñar y producir una herramienta de piedra. La primera diferencia con la técnica olduvaiense está en la diversidad propia de los instrumentos achelenses. A veces resulta difícil asignar una función determinada a un útil de piedra —ya hemos visto que las lascas olduvaienses fueron tenidas en principio como simples desechos hasta entenderse luego que se trataba de herramientas muy valiosas. Sin embargo, las tallas achelenses contienen cuchillos, martillos, hachas y raspadores cuyo propósito funcional parece bastante claro. Los materiales utilizados para construir utensilios líticos son también más variados dentro de la nueva tradición. Pero la mayor diferencia asociada a la cultura achelense aparece con la *châine opératoire* necesaria para obtener el instrumento básico del que hablábamos antes: el hacha de mano.

5.2 *Large Cutting Tools*: las grandes hachas

Los trabajos de Glynn Isaac (1969; 1975; 1978a; 1984) en Olorgesailie y Peninj (Tanzania) pusieron de manifiesto el papel protagonista de las hachas en forma de grandes lascas (*Large Cutting Tools,* LTC, o *Large Flake Acheulian,* LFA), de más de 10 cm, en la producción de herramientas del Paleolítico Inferior africano. El estudio realizado por De la Torre y colaboradores (2008) sobre la cantidad de materia prima utilizada para la fabricación de los distintos útiles dentro de los dos conjuntos líticos hallados en Peninj, RHS-Mugulud y MHS-Bayasi, mostró de forma convincente que el propósito esencial de los homininos era obtener grandes instrumentos cortantes entre los que se encuentran los hendidores (de filo no retocado), las hachas y las lascas con uso como cuchillo. La técnica de talla utilizada siguió un patrón característico con una sucesión de pasos que no es privativa de las tallas de Peninj; constituye la clave de la tradición achelense:

1. La transformación de los materiales brutos hasta ser convertidos en instrumentos de corte supone, en primer lugar, la selección de piedras gigantescas aptas para ser talladas; la disponibilidad o no de canteras con tales materias primas puede dar lugar a diferencias importantes entre el contenido cultural de distintos yacimientos.
2. Una vez seleccionada la roca, se procede a reducirla haciendo saltar grandes escamas hasta obtener bloques de tamaño aún muy grande con la forma adecuada para emprender las labores de talla cuidadosa.
3. Los bloques se trabajan obteniéndose en la *châine opératoire* tres tipos distintos de lascas: lascas pequeñas, intermedias y grandes. Estas últimas, de un tamaño todavía considerable, constituyen el hacha con su forma básica a la que resta dar filo.
4. Las lascas más grandes, que contrastan con las intermedias por su tamaño, forma y peso, son sometidas a una talla de precisión utilizando un número importante de golpes sucesivos hasta lograr su filo y forma final: aparece así una LFA. El número y la precisión de los golpes contrastan con la manipulación mucho menor y menos organizada del protobifaz.

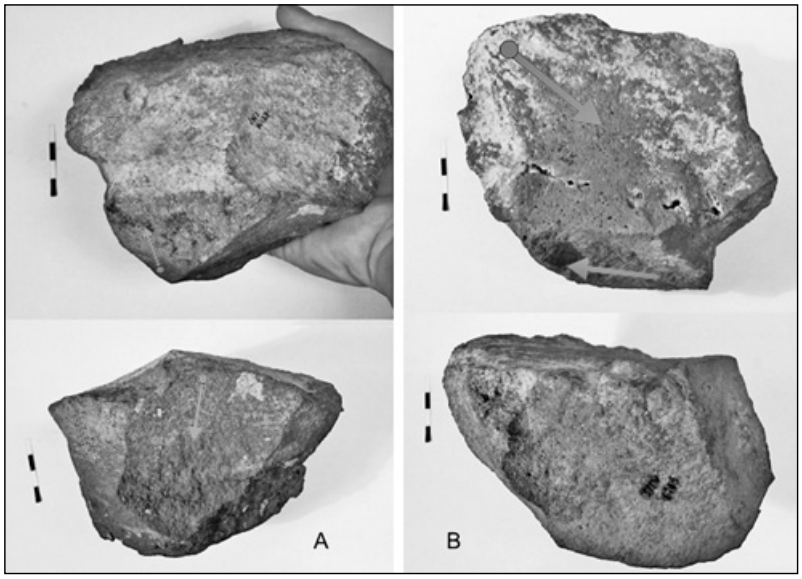


Figura 12.13 Dos núcleos, a y b, manipulados dentro de la técnica achelense, en un estadio previo al de la talla precisa. Ambos proceden del conjunto RHS-Mugulud (De la Torre, Mora y Martínez-Moreno, 2008). Un filo divide cada núcleo en dos superficies (de ahí el término «bifaz»). El plano horizontal es el resultado de la separación de grandes bloques, mientras que los planos transversal y sagital se tallaron con el fin de servir de plataformas de percusión.

Las hachas de mano de Peninj tienen, una vez acabadas, un peso de cerca de un kilo, así que los materiales de desecho que proceden de las grandes piedras iniciales son muy abundantes. En las etapas intermedias de la *châine opératoire* achelense se obtienen lascas de distintos tamaños que pueden constituir a su vez herramientas para el proceso ulterior de talla. Las lascas más pequeñas proceden, o bien de la preparación de los bloques o de la tarea de dar forma al hacha de mano. La producción de las LFA es compleja y en la mayor parte de las hachas existen muescas de 2-3 cm de largo que ponen de manifiesto el hecho de que saltaron astillas a las que se podría calificar como esquirlas —al estilo de las que se obtenían de forma intencional en la tradición olduvaiense— cuando son, en realidad, el resultado de la percusión de retoque. Lascas de tamaño intermedio procedentes de la talla de LFA aparecieron tanto en Olduvai como en Peninj, aunque son mayores en esta última localidad (De la Torre *et al.,* 2008). Se trata de láminas grandes pero muy finas, con lo que su volumen y su peso son modestos. Podrían haber servido para tareas ulteriores de talla o ser usadas como cuchillas tal y como nos han llegado.

La técnica achelense más avanzada, con bifaces muy simétricos y de filo labrado de manera cuidadosa, obligaría a utilizar la técnica del martillo blando *(soft-hammer)*. Consiste dicho procedimiento en golpear el núcleo de piedra obtenido en el paso 3 con un martillo de menor dureza, como pueden ser los de madera o hueso. Los golpes dados con una herramienta así permiten un control más preciso y obligan, desde luego, a un trabajo mucho más largo. Una descripción detallada del proceso la proporcionaron Schick y Toth (1993).

Caja 12.14 Achelense sin grandes hachas

Pese a que la LFA es el instrumento por excelencia del achelense, la característica esencial del modo 2 es su *châine opératoire* y no los grandes bifaces. En el achelense europeo —y en Asia occidental— están a menudo ausentes las LFA. Los bifaces son allí pequeños pero su talla es muy cuidadosa (Mishra *et al.,* 2010).

Caja 12.15 Tamaño de los núcleos y la técnica achelense

El manejo de grandes piedras (de basalto y cuarcita en su mayor parte) para la obtención de las hachas de mano parece haber sido el punto de inflexión para el desarrollo de la cultura achelense. De paso, habría supuesto también un riesgo de primer orden para quienes tuvieron que manipular piedras de ese tamaño (Schick y Toth, 1993).

En su libro sobre los útiles líticos, Kathy Schick y Nicholas Toth (1993) apuntaron que los bifaces también pueden tallarse, en ausencia de una materia prima lo bastante grande, a partir de núcleos más pequeños como los que sirvieron de punto de partida para la construcción de un *chopper* olduvaiense.

6. La transición del modo 1 al modo 2

Los instrumentos más antiguos de Olduvai, procedentes del Lecho I, se encuentran en un nivel datado con el método $^{40}K/^{40}Ar$ en 1,7-1,76 m.a. (Evernden y Curtiss, 1965). Los primeras herramientas achelenses son del Lecho II. Entre ambos lechos hay tobas volcánicas, pero el tramo que corresponde precisamente al momento de la transición entre las dos culturas no puede datarse de manera precisa (Isaac, 1969). Si añadimos que ambas tradiciones se solapan en Olduvai durante un tiempo considerable, con presencia simultánea de útiles tanto del modo 1 como del 2, las dificultades para indicar el momento preciso del cambio cultural aumentan.

Pese a ello, la idea de un paso gradual de la cultura olduvaiense a la achelense quedó reflejada en la secuencia establecida por Mary Leakey para los lechos de Olduvai de la forma que se indica en la tabla 12.2.

La secuencia cultural identificada en Olduvai por Mary Leakey (1975) plantea un proceso de cambio en tres etapas. En primer lugar, la evolución dentro de la cultura olduvaiense de distintas técnicas cada vez más sofisticadas. En segundo lugar, la coexistencia de útiles olduvaienses y achelenses.

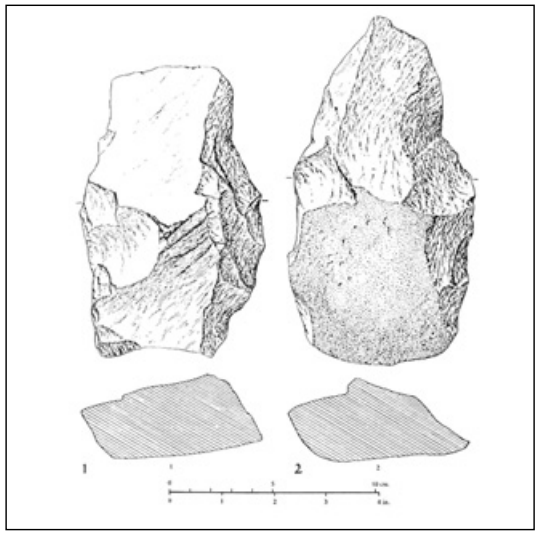


Figura 12.14 Tradición olduvaiense desarrollada de la parte superior del tramo medio del Lecho II, Olduvai Gorge. 1, filo; 2, hacha de mano (dibujos de M. Leakey, 1971).

Tabla 12.2 Secuencia cultural de Olduvai de Mary Leakey (1975), modificada en este libro

Lechos	*Edad en m.a.*	*N.º de pieza*	*Industrias*
Masek	0,2	187	Achelense
IV	> 0,2	686	Achelense
		979	Olduvaiense desarrollada C
Parte media	*c.* 0,7	99	Achelense
del III		—	Olduvaiense desarrollada B
Parte inferior-media	*c.* 1,5	682	Olduvaiense desarrollada A
del III y parte	1,7-15	537	Olduvaiense

Caja 12.16 Particularidades la técnica olduvaiense desarrollada

Para Semaw, Rogers y Stout (2009), los artefactos asignados a la técnica olduvaiense desarrollada no difieren de forma acusada, en términos tecnológicos, de los del modo 1; las diferencias pueden deberse en parte a la forma de las piedras brutas de que se parte para la talla. Marcel Otte (2003) sostuvo que las limitaciones naturales de tipo físico, como son las propias de las materias primas, fuerzan la creación de formas similares.

Por fin, la desaparición de los primeros, a la vez que se produce un desarrollo de las técnicas achelenses. Glynn Isaac (1969) defendió una secuencia en el Paleolítico Inferior de África del este de tradiciones que, desde la más antigua a la más moderna, serían las olduvaiense, olduvaiense desarrollada (ambas en el modo 1), achelense inferior y achelense superior (ambas en el modo 2).

Olduvai indicó la existencia de una transición olduvaiense-achelense pero eso no quiere decir que el cambio tuviese lugar precisamente allí. Otras localidades documentan también la evolución técnica desde un modo a otro. Así, la región de Middle Awash contiene numerosos yacimientos en los que se han encontrado útiles olduvaienses y achelenses (Taieb, 1974), con un panorama general de la cultura de la zona ofrecido por Jon Kalb y colaboradores (1982) y J. Desmond Clark y colaboradores (1984). Por lo general, los diversos autores que han estudiado la cultura presente en Middle Awash han confirmado la secuencia establecida en Olduvai: una industria antigua del modo 1 que se mantiene durante un largo período de tiempo y es sustituida después por los útiles achelenses (modo 2), no sin un solapamiento considerable.

El mismo tránsito del modo 1 al 2 se ha documentado en el yacimiento de Peninj de la Formación Humbu, al oeste del lago Natron (Tanzania). El área de Natron fue investigada, tras los descubrimientos de los Leakey y Glynn Isaac en 1967, tanto por esos autores como por Amini Mturi (1987) o Kathy Schick y Nicholas Toth (1993). Diversos yacimientos de Natron indican el cambio desde la cultura olduvaiense a la achelense en fechas de alrededor de millón y medio de años. Si se lleva a cabo la correlación con Olduvai, el lapso de la transición olduvaiense/achelense en Peninj puede identificarse con los estratos superiores del Lecho II de Olduvai. Pero ni Olduvai ni la zona oeste del lago Natron permiten apuntar con exactitud la edad del cambio.

Otro yacimiento excavado tras los trabajos de Olduvai y Peninj, el de Olorgesailie (Kenia), suministró fechas precisas para los útiles achelenses de los miembros 5 al 8 de esa formación —unas fechas obtenidas mediante

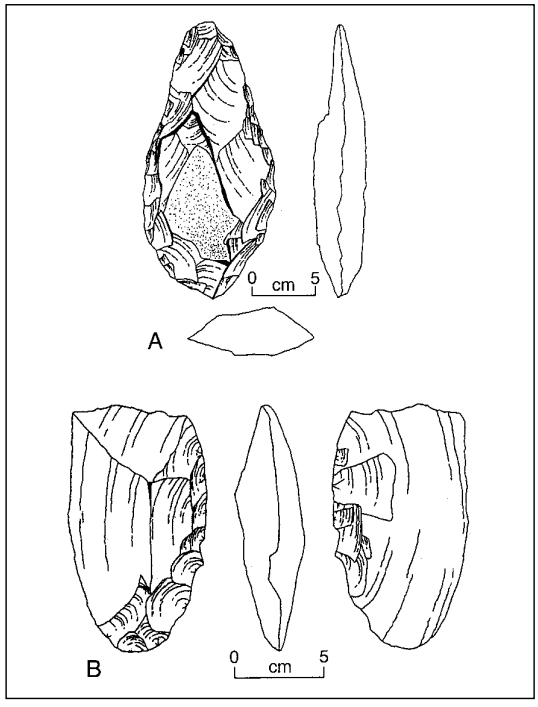


Figura 12.15 Herramientas de Olorgesailie (Kenia). A, hacha de mano; B, hendidor. (Dibujos procedentes de Ambrose, 2001).

Caja 12.17 Los autores de las tallas achelenses

Pese a las dificultades que existen a la hora de asignar útiles a taxa concretos, y los indicios acerca de la presencia de préstamos culturales entre distintos hominínos, la identificación de la cultura achelense con el *Homo erectus* africano es muy común. La fuerza del lazo achelense/*erectus* llevó a Louis Leakey a considerar la aparición de las herramientas achelenses en Olduvai como el resultado de una invasión de *Homo erectus* llegados de otras localidades (véase Isaac, 1969).

el método K/Ar—, pero se trata de terrenos más modernos, con una edad comprendida entre 0,70 y 0,75 m.a. (Bye *et al.,* 1987). El momento de la sustitución de la cultura olduvaiense por la achelense tampoco puede, pues, indicarse con precisión en esa localidad.

Un caso interesante de presencia simultánea de tradiciones de los modos 1 y 2 es el de Gadeb (Etiopía). Durante las campañas de 1975 y 1977 se halló en la localidad 8 del yacimiento una gran cantidad de útiles achelenses: 1.849 artefactos, con 251 hachas de mano y cuchillos en una excavación tan pequeña como la 8A; 20.267 artefactos en la 8E (Clark y Kurashina, 1979). Las distintas localidades con restos líticos de Gadeb pertenecen a los sedimentos fluviales de Mio Goro que abarcan entre 1,5 y 0,7 m.a. (véase capítulo 7). Las localidades indicadas contienen, además de los útiles achelenses, herramientas olduvaienses desarrolladas, cosa que llevó a Clark y Kurashina (1979) a concluir que en Gadeb se habrían alternado dos grupos de hominínos, cada uno con su propia tradición cultural. Pero resulta curioso que el examen de los huesos de Gadeb muestre que las actividades de carnicería se llevaron a cabo sobre todo con las hachas de mano más primitivas, las del olduvaiense desarrollado. Ese hecho plantea una interpretación alternativa a la de dos grupos distintos de hominínos con sus correspondientes tradiciones: que para las tareas de carnicería en las que no sean necesarios útiles obtenidos mediante técnicas avanzadas se utilizarán los más simples. Se trataría, como decíamos antes, de una conducta oportunista asociada a la economía de medios que lleva a tallar sólo los útiles necesarios.

Del yacimiento de Konso-Gardula (Etiopía), situado al sur del río Awash y al este del Omo, proceden instrumentos bien datados de herramientas achelenses. Desde su descubrimiento en 1991, Konso-Gardula ha suministrado una gran cantidad de útiles entre los que se encuentran bifaces groseramente trabajados, buriles en forma de triedro, núcleos y lascas, junto con dos especímenes de hominínos —un molar y una mandíbula izquierda casi completa (Asfaw *et al.,* 1992). Los terrenos fueron datados por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ en 1,38/1,34 m.a. (Asfaw *et al.,* 1992). Tras el examen de los especímenes de hominino de Konso-Gardula, Berhane Asfaw y colaboradores (1992) los relacionaron con los *H. ergaster* de Koobi Fora, en especial con KNM-ER 992.

La presencia más antigua de instrumentos achelenses que ha podido documentarse corresponde al yacimiento Kokiselei 4 de la Formación Nachukui, West Turkana (Kenia) (véase figura 12.16). Mediante radiometría de las tobas volcánicas próximas (método $^{40}Ar/^{39}Ar$), equivalencia estratigráfica con Koobi Fora y paleomagnetismo, Christopher Lere y colaboradores (Lepre *et al.,* 2011) otorgaron a los terrenos de Kokiselei 4 una edad de 1,76 m.a. El yacimiento cuenta con la ventaja añadida de que en él también aparecen útiles olduvaienses, cosa que abunda en la idea de que las tecnologías del modo 1 y modo 2 no fueron excluyentes entre sí. Lepre *et al.* (2011) sostuvieron como hipótesis alternativas para la presencia en Kokiselei 4 de herramientas achelenses que o bien fueron llevadas allí desde otra localidad —aún por identificar—, o las tallaron los mismos hominínos

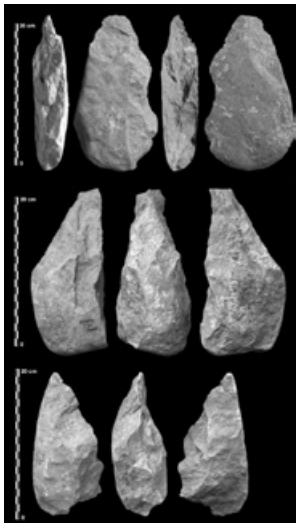


Figura 12.16 Útiles achelenses más antiguos conocidos hasta el momento, pertenecientes al yacimiento Kokiselei 4 de la Formación Nachukui, West Turkana (Kenia). Fotografía de P. J. Texier contenida en Lepre *et al.* (2011, Suppl. Inf.).

del yacimiento que produjeron las herramientas olduvaienses.

7. Cultura y dispersión

En el capítulo 7 ofrecimos un modelo para justificar las dispersiones de homininos que tomaban en cuenta distintos parámetros tanto endógenos —características propias de la población— como exógenos —desde las barreras geográficas al cambio climático. La presencia de soluciones culturales en la adaptación al ecosistema añade una variable más de gran importancia porque, como veremos, permite alejarse en cierto modo de las determinaciones geoclimáticas.

El cambio profundo de técnica que implica el paso del modo 1 al 2, sin que quepa hablar de una mejora gradual, proporciona un medio más para poder reconstruir las dispersiones humanas: el de relacionar grupos poblacionales con tradiciones líticas. Vaya por delante que la presencia de herramientas olduvaienses no es una prueba que indique un estadio cultural primitivo. Como ya hemos dicho, es posible encontrar tallas simples en épocas y lugares que corresponden a una industria mucho más avanzada. No hay ninguna razón que lleve a fabricar un bifaz por medio de un proceso largo y complejo si lo que se necesita en un determinado momento es una esquirla sencilla.

Pero el argumento no funciona en sentido contrario. La presencia del modo 2 indica a las claras el avance tecnológico. Y cabe repetir aquí los mismos razonamientos que hemos empleado al hablar de los rasgos anatómicos primitivos y derivados. Si extendemos esos conceptos a la fabricación de útiles líticos, cuando encontramos bifaces en yacimientos correspondientes a dos poblaciones separadas ya sea espacial o temporalmente, cabe considerarlos:

- O bien como propios de un mismo rasgo cultural compartido —una plesiomorfia, pues, aunque pueda haberse extendido por contacto cultural.
- O, de haberse desarrollado por separado, como una coincidencia casual —un paralelismo.

Distinguir entre uno y otro caso no es sencillo; por lo que hace a los logros culturales análogos, el estudio a fondo de dos técnicas culturales convergentes que son en apariencia iguales puede indicar que existen en realidad diferencias importantes entre ellas. Más adelante pondremos un ejemplo respecto de

Caja 12.18 Tallas simples en el siglo XVIII

Elena Roncal Los Arcos, Gabriel Martínez Fernández y Antonio Morgado Rodríguez (1996) estudiaron la producción en el sur de España de piedras de chispa de sílex, que tiene su época de auge en el siglo XVIII, indicando el riesgo que existe de clasificar instrumentos de ese tipo de pedernales simples recolectados en superficie como propios de culturas prehistóricas.

los «bifaces» de África y Asia. Pero si se trata del caso contrario, de que creemos que dos tipos de herramientas se encuentran relacionados de forma estrecha porque están presentes en poblaciones que han mantenido contactos culturales, entonces hay que explicar cómo se relacionan esas dos poblaciones entre sí, es decir, de qué manera ha tenido lugar su dispersión.

8. La salida de África

La salida «natural» del continente africano es la del llamado «corredor levantino», la franja de Oriente Próximo que conecta África con Asia. Al norte de ese corredor se encuentra el yacimiento que documenta mejor la salida de África de los homininos: Dmanisi (Georgia), cuna del *Homo georgicus* examinado en el capítulo 10. De Dmanisi proceden también artefactos de piedra y huesos de animales con marcas de corte y percusión. Pero no es el único yacimiento que proporciona indicios acerca de la migración fuera del continente africano.

En el yacimiento de Yiron, situado al norte de Israel, cerca del valle del río Jordán, fueron hallados en 1981 instrumentos líticos consistentes en esquirlas con aspecto muy primitivo (véase figura 12.17) que se añadieron a otras herramientas más modernas halladas con anterioridad. Los artefactos primitivos se encontraron en un horizonte estratigráfico situado por debajo de una intrusión volcánica de basalto datada por radiometría en 2,4 m.a., así que la edad de las herramientas de Yiron se fijó en esa misma cifra, equiparable a la de las culturas más antiguas del modo 1 que proceden del Rift (Ronen, 2006).

Al menos cuatro yacimientos más de Israel han proporcionado útiles líticos antiguos. Por orden de edad, sigue a Yiron la Formación Erk-el-Ahmar, en la que se han hallado núcleos y esquirlas de sílex (Tchernov, 1999) (Erk-el-Ahmar no aparece en la figura 12.17 pero se encuentra unos pocos kilómetros al sur de Ubeidiya, también en el valle del Jordán). Tras unos primeros intentos fallidos de datación mediante paleomagnetismo, la magnetoestratigrafía de la Formación Erk-el-Ahmar realizada por Hagai Ron y Shaul Levi (2001) correlacionó el evento normal de la zona con el subcrón Olduvai, atribuyéndole por tanto una edad de 1,96-1,78 m.a. Sin embargo, las herramientas aparecieron a 1,5 km de distancia de las muestras obtenidas. Ron y Levi (2001) dieron por buena una edad para los útiles de sílex de 1,7-2,0 m.a., fecha apoyada por los estudios faunísticos (Tchernov, 1987) y que, por cierto, coincide con la de Dmanisi.

Entre 1959 y 1999 se hallaron en Ubeidiya (Israel) numerosos instrumentos líticos que asemejan los de la transición olduvaiense-achelense del Lecho II de Olduvai y tienen una edad parecida, además de fragmentos craneales, un molar y un incisivo atribuidos a *Homo* sp. indet. (Tobias, 1966), o bien a *Homo* cfr. *erectus* (Tchernov, 1986). Un incisivo más fue descrito en 2002 (Belmaker *et al.,* 2002). Ubeidiya es una localidad situada entre Yiron y Erk-el-Ahmar. El horizonte con restos de homininos fue datado por comparación faunística y estudio estratigráfico en ≈1,4 m.a. En función de la edad de los depósitos y de las semejanzas en los dientes con KNM-ER 15000 y los ejemplares de Dmanisi, Miriam Belmaker y colaboradores (2002) sostuvieron que el último incisivo hallado en Ubeidiya,

Caja 12.19 Migración y dispersión

Se puede distinguir entre «migración» como término que se refiere a desplazamientos cíclicos, a menudo estacionales, de individuos de «dispersión», que sería la ocupación permanente de un nuevo territorio por parte de una especie (Van der Made y Mateos, 2010). Sin embargo, nosotros usaremos en este libro «migración» y «dispersión» como términos equivalentes.

Figura 12.17 Izquierda: localización del yacimiento de Yiron (Israel). Derecha: útiles muy antiguos de Yiron. (Ilustraciones de Ronen, 2006).

UB 335, podría identificarse tentativamente como *Homo ergaster*.

Los útiles procedentes de Gesher Benot Ya'aqov (GBV en la figura 12.18) tienen una edad de 0,8 m.a., obtenida por paleomagnetismo. Y, por fin, los hallados en Bizat Ruhama son de una fecha algo inferior a la de Gesher Benot Ya'aqov al pertenecer a la parte inferior del cron Matuyama (en ambos casos, la información procede de Ronen, 2006).

8.1 Un modelo extendido para las dispersiones humanas

8.1.1 Características poblacionales

En el capítulo 7, al hablar de las dispersiones de población, indicamos cómo los modelos ecomorfológicos han de tener en cuenta las características poblacionales, las barreras

geográficas y los parámetros climáticos para poder entender las razones de los procesos migratorios. Se trata ahora de aplicar todas esas pautas a los episodios de movimientos de población producidos entre África y Asia a finales del Plioceno con el fin de enmarcar el proceso que desemboca en la presencia de dos poblaciones separadas de homininos en uno y otro continente.

Susan Antón, William Leonard y Marcia Robertson (2002) ofrecieron un modelo acerca de la primera salida de los homininos de África mediante el cálculo de dos parámetros: tamaño del territorio ocupado (HR, *home range size*) y coeficiente o índice de calidad de la dieta (DQ, *diet quality*). Al ser inviable obtenerlos de manera directa del registro fósil, los autores los estimaron por comparación con otras especies fósiles de primates no humanos protagonistas de desplazamientos conocidos. Por lo que se refiere al HR, Antón, Leonard y Robertson (2002) llegaron a los resultados que aparecen en la tabla 12.3.

Pese a lo sensibles que son los cálculos del peso corporal respecto de las estimaciones acerca de la edad, desarrollo y envergadura de los ejemplares —veremos un ejemplo con KNM-WT 15000 más adelante—, la tabla indica una tendencia hacia el incremento del territorio ocupado que presenta un salto adelante precisamente con *Homo erectus,* la especie asociada al modo 2. Como también logró mejoras en la calidad de su dieta, lo mismo cabe decir a tal respecto.

El resultado obtenido por Antón, Leonard y Robertson (2002) implica una cierta paradoja porque la extensión de las sabanas abiertas, que es, como sabemos, el entorno en el que aparecieron los primeros homininos con tradiciones culturales, llevaría según Antón, Leonard y Robertson (2002) a una disminución de la productividad primaria —a causa de la aridez creciente—, dado que habría menos recursos vegetales a disposición de los herbívoros. Pero tanto *Homo habilis* como *Homo erectus* muestran un incremento en su masa, HR y DQ. La solución de esa paradoja está para los autores en el cambio en la dieta, con mayor aporte de carne, y una tendencia a ampliar el *home range* de cara a obtenerla. Seguir los movimientos migratorios de los herbívoros habría sido, pues, necesario para esos homininos en mayor medida que en épocas anteriores, cosa que lleva también a un aumento en la tendencia a la dispersión. La representación gráfica del modelo de Antón, Leonard y Robertson (2002) aparece en la figura 12.18.

8.1.2 Barreras geográficas

El alto potencial de dispersión poblacional indica la capacidad suficiente de los primeros miembros del género *Homo* para la ocupa-

Tabla 12.3 Peso corporal y HR estimados (Antón *et al.,* 2002)

Especies	*Peso macho (kg)*	*Peso hembra*	*Promedio*	*HR/Simio**	*HR/Humano***
A. afarensis	44,6	29,1	37,0	40	247
A. africanus	40,8	30,2	35,5	38	234
P. robustus	40,2	31,9	36,1	39	239
P. boisei	48,6	34,0	44,3	51	316
H. habilis	51,6	31,5	41,6	47	290
H. erectus	63,0	52,3	57,7	73	452
H. sapiens	65,0	54,0	59,5	76	471

* asumiendo una calidad de la dieta semejante a la de los simios actuales.

** asumiendo una calidad de la dieta semejante a la de los humanos actuales.

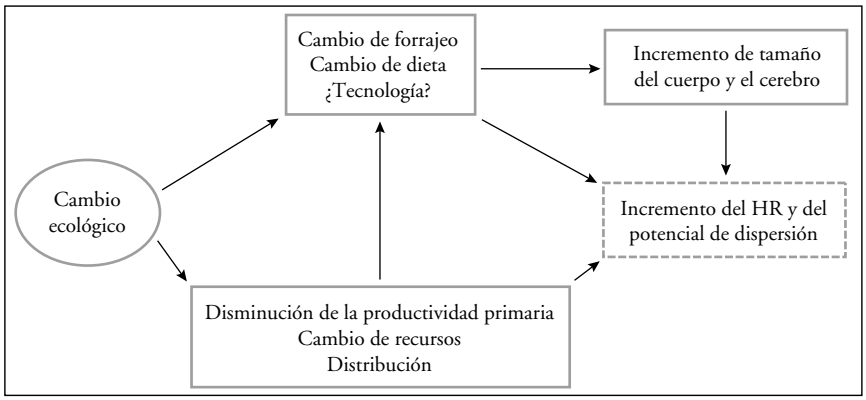


Figura 12.18 Modelo ecomorfológico de Antón, Leonard y Robertson (2002) que relaciona los factores implicados en la dispersión poblacional que llevó a la salida de África.

ción de nuevos territorios. Sin embargo, esas características poblacionales no incluyen la posibilidad de superar barreras geográficas importantes. Cadenas montañosas, áreas desérticas y extensiones de aguas profundas forman obstáculos con los que las poblaciones de homininos tuvieron que enfrentarse a la hora de llevar a cabo cualquier migración. Desde la parte septentrional, la correspondiente a la depresión de Afar del Rift de África del este, los posibles movimientos poblacionales tendrían que haber resuelto el problema de cruzar el Sahara para poder alcanzar Oriente Próximo y, desde allí, adentrarse por Asia. El desierto del Sahara supone una barrera infranqueable salvo en aquellas ocasiones esporádicas en que los cambios climáticos dieran paso a un episodio de gran humedad. ¿Serían éstos los responsables en última instancia de las dispersiones?

8.1.3 Ciclos climáticos

La cronología de las oscilaciones climáticas en África sigue las pautas indicadas en el capítulo 6, con tres intervalos en los que se producen cambios hacia hábitats más abiertos y variados: 2,9 a 2,4 m.a.; 1,8 a 1,6 y 1,2 a 0,8 (DeMenocal, 2004). En la figura 12.19 repetimos el gráfico incluido entonces, en el que se relacionan los ciclos de cambio climático, las tradiciones culturales, los procesos de especiación en los homininos, las transformaciones desde el bosque a la sabana abierta y los períodos glaciares e interglaciares.

El diagrama de la figura 12.19 proporciona un contexto para los procesos de evolución acompasada pero no muestra en qué medida se ajustan las migraciones humanas, en la salida de África, a los cambios climáticos. De acuerdo con Ofer Bar-Yosef y A. Belfer-Cohen (2001), las evidencias arqueológicas de que se dispone indican que en el intervalo entre 1,8 y 0,7 m.a. se produjeron al menos tres oleadas migratorias. La más antigua, con instrumentos del modo 1 en el entorno 1,7-1,6 m.a.; una segunda, que dispone de herramientas achelenses —modo 2—, con alrededor de 1,4 m.a. y la última, también del modo 2 y abundancia de hojas-esquirlas, con cerca de 0,8 m.a. Pues bien, esa sucesión de

Caja 12.20 La influencia de las glaciaciones en las vías de salida de África

En el capítulo 15 examinaremos la relación que existe entre el enfriamiento terrestre que dio lugar a glaciaciones cíclicas y la extensión del Sahara. También allí plantearemos las condiciones de paso entre África y Eurasia, ya sea mediante el cruce del Mediterráneo o a través de la península Arábiga, y las vías disponibles.

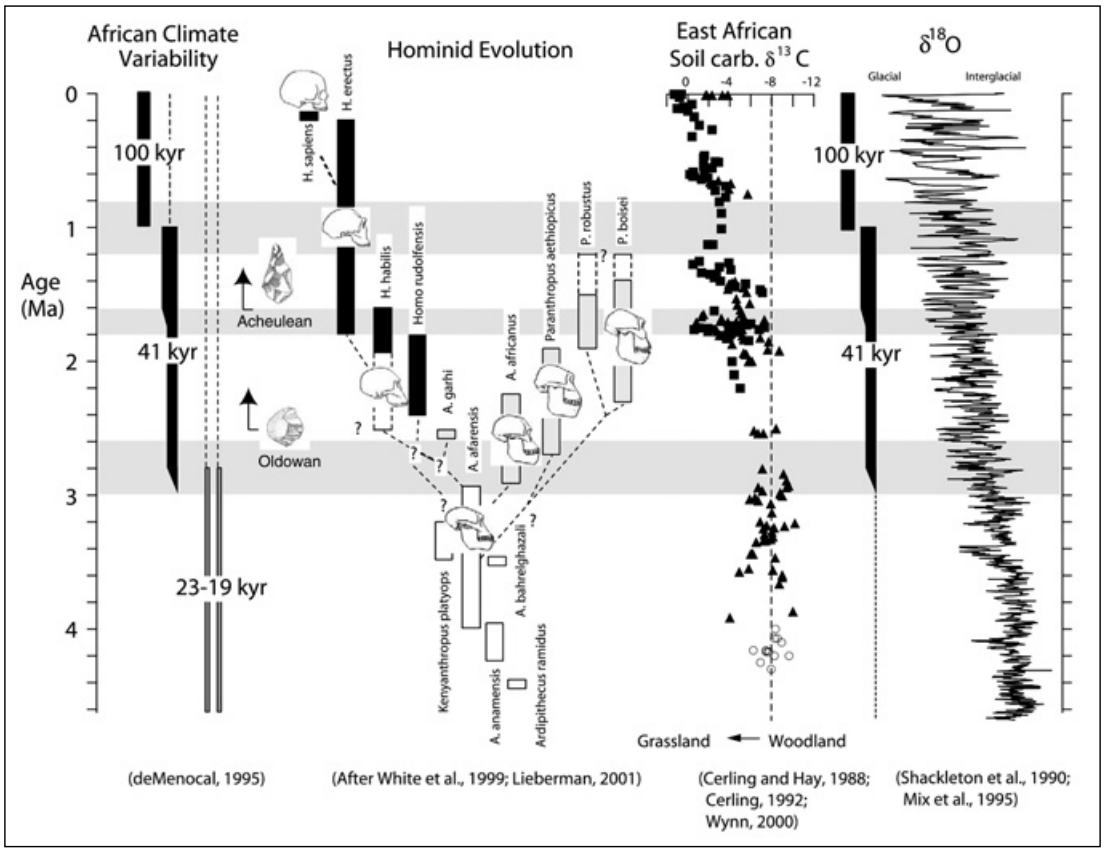


Figura 12.19 Diagrama de los acontecimientos climáticos y filogenéticos que acompañan la evolución de los homininos en los últimos 4,5 m.a. De izquierda a derecha, las columnas indican los lapsos temporales de las alternativas climáticas entre condición árida y húmeda, la secuencia cultural, los taxa de homininos, la transformación de los bosques cerrados en praderas abiertas y la sucesión de las condiciones glaciares/interglaciares (DeMenocal, 2004).

movimientos migratorios no parece guardar relación alguna con los ciclos climáticos. La tabla 12.4 contiene el lapso temporal de los ciclos las fechas de dispersiones detectadas hacia Asia y las herramientas líticas de que dispone la población que migra.

De la tabla 12.4 no puede deducirse ninguna pauta: ni el nivel cultural ni la condición climática parecen ser elementos determinantes de la migración hacia Asia de los homininos. Siendo así, ¿qué otros elementos podemos indicar como determinantes de los movimientos de población?

Distintos autores han coincidido últimamente en apuntar hacia condiciones intrínsecas de los homininos como el motor para la dispersión hacia Asia (Agustí y Lordkipanidze, 2011; Bar-Yosef y Belmaker, 2011; Carbonell *et al.,* 2010; Van der Made, 2011). Las características excepcionales de los homininos les apartarían de las pautas que pueden indicarse respecto de otros miembros de la fauna, permitiendo una cierta libertad de conducta y, desde luego, una mayor capacidad de adaptación, gracias a la cultura, a las condiciones cambiantes. Dentro de esa idea general se han apuntado muy diversas «causas» que favorecerían las migraciones:

- Mecánicas —relacionadas con la marcha eficaz y la resistencia para recorrer distancias largas (Bramble y Lieberman, 2004).

Tabla 12.4 Relaciones existentes entre ciclos climáticos y dispersiones de homininos hacia Asia

Ciclos (m.a.)	*Condición*	*Migraciones*	*Cultura*
1,2/0,8	árida-fría	0,8	modo 2
1,4/1,2	húmeda-cálida	1,4	modo 2
1,8/1,6	árida-fría	1,7	modo 1

- Biológicas —el incremento cerebral tanto volumétrico como cognitivo (Aiello y Wheeler, 1995).
- Culturales —la eficacia tecnológica (Carbonell *et al.,* 2011).
- Grupales —la conducta social (Kroll, 1994) con indicios incluso de cuidados altruistas (Lordkipanidze *et al.,* 2005).

8.2 La cultura de la primera salida de África

Como acabamos de ver, los artefactos del corredor levantino correspondientes a los yacimientos más antiguos son del modo 1. Pero el detalle de las condiciones de fabricación y uso de esas herramientas en la primera salida de África no puede estudiarse con arreglo a evidencias tan precarias como las que ofrecen las localidades del valle del Jordán. Es Dmanisi la fuente de información mejor respecto del modo de vida de los protagonistas de esa primera salida.

Dmanisi ocupa una llanura triangular, cercana al macizo volcánico del Cáucaso Menor, en la confluencia de los ríos Masavera y Pinasauri que abrieron sus cauces sobre deposiciones basálticas. Las erupciones que dieron lugar a los basaltos Masavera (1,85 m.a.) fueron seguidas al cabo de poco tiempo por la llegada de los homininos a la localidad (1,85-1,78; Ferring *et al.,* 2011).

Los análisis paleobotánicos han indicado dos estados climáticos sucesivos. En una primera fase, contemporánea al subcrón Olduvai, los fitolitos y los conjuntos de polen fósil indican un medio ambiente con una mezcla de bosques y ecosistemas abiertos en condiciones cálidas y húmedas (Messager *et al.,* 2010). Un cambio ecológico a finales del subcrón Olduvai supuso la presencia de condiciones más áridas, con una disminución importante de las lluvias coincidente con la llegada de los homininos a Dmanisi, que queda confirmada por los estudios faunísticos (Messager *et al.,* 2010). Los espacios abiertos incrementan su tamaño aunque se mantienen zonas boscosas locales. Ese esquema de hábitat en mosaico, con lavas basálticas y corrientes de agua, corresponde al modelo de los corredores para la migración fuera de África de los homininos (Bailey y King, 2011) que acabamos de detallar.

Más de 8.000 artefactos —algunos choppers y raspadores, y numerosas esquirlas— han sido hallados en las dos unidades estratigráficas, A y B, de Dmanisi (véanse figura 12.20 y tabla 12.5). Los cantos rodados y los bloques (44,6%) suponen la mitad de las piezas, pero la presencia de una gran cantidad de lascas (25,6%) y núcleos (4,9%) indica

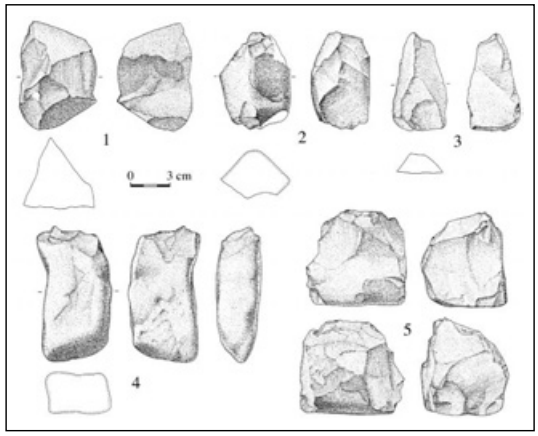


Figura 12.20 Herramientas de Dmanisi (Gabunia, Vekua *et al.,* 2000).

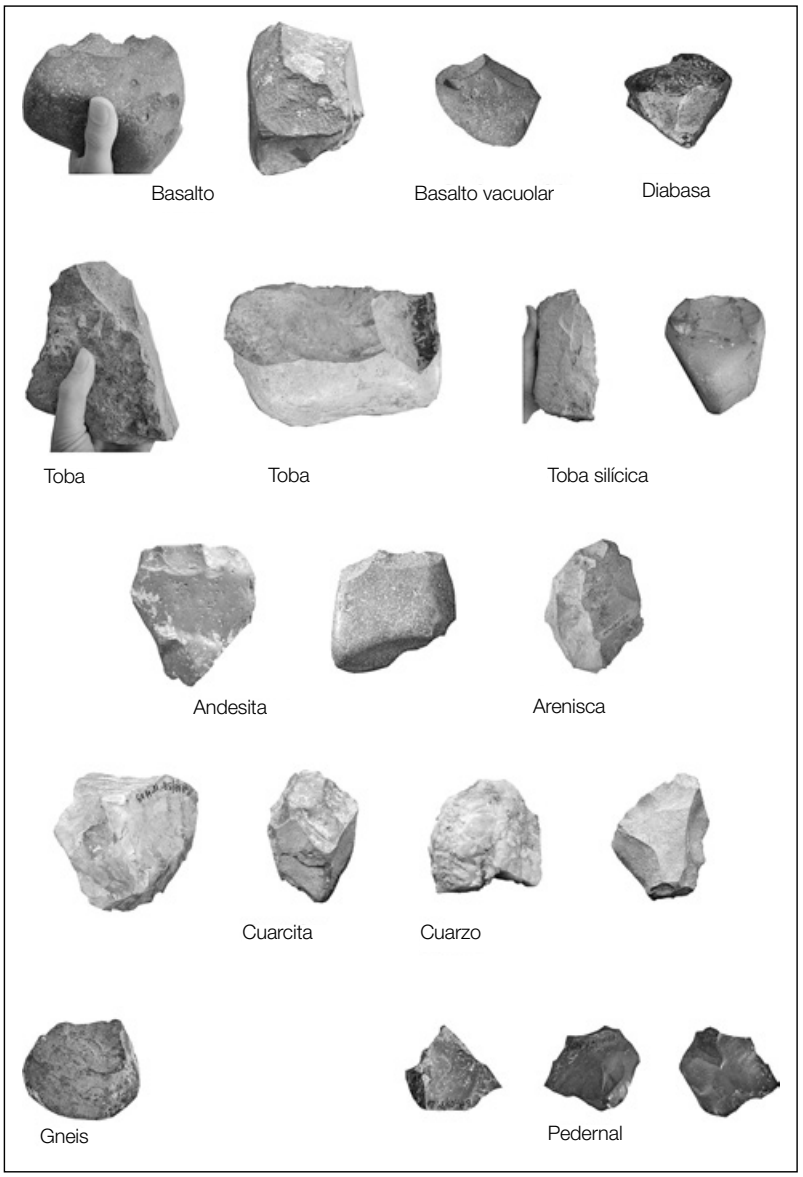


Figura 12.21 Diversos materiales utilizados en la industria lítica de Dmanisi (Mgeladze *et al.,* 2011).

procesos de talla *in situ* (Mgeladze *et al.,* 2010). Las piezas retocadas son, por el contrario, raras (0,2%) y tanto la falta de preparación de las superficies de talla como el trabajo sobre una sola superficie llevaron a Ana Mgeladze y colaboradores (2010) a sostener que la *châine opératoire* de Dmanisi corresponde a la tradición olduvaiense.

Un estudio posterior de la manufactura de útiles proporcionó más detalles de la cultura de los protagonistas de esa dispersión hacia Asia. Ana Mgeladze y colaboradores (2011) analizaron la totalidad de los artefactos de Dmanisi de acuerdo con su manipulación diferenciando manuportes (piezas desplazadas pero sin huellas de modificación) y piedras con marcas de talla. El trabajo puso de manifiesto ciertas pautas de ocupación de los homininos en los corredores que permitieron llevar a cabo las migraciones hacia Asia.

Tabla 12.5 Artefactos hallados en Dmanisi (Mgeladze, 2011, p. 572)

Artefactos	*Años 80 %*	*Edificio XI*	*Bloque 1*	*Bloque 2*	*Cuadrado Este*	*M1*	*M2*	*M5*	*M6*	*Indet.*	*Total núm.*	*Total %*
Piedras no modificadas	—	21,4	29,7	37,4	22,8	28,6	—	—	41,6	33,9	2.548	31,4
Piedras fracturadas	2,1*	11,8	14,7	11,2	13,1	21,4	—	12,5	14,9	20,8	1.074	13,2
Fragmentos de piedra	—	7,0	6,7	3,7	4,2	7,1	—	—	5,1	2,9	437	5,3
Fragmentos angulares	4,2	12,6	12,0	6,9	13,9	14,3	—	—	9,8	40,8	905	11,1
Piedras con marcas de percusión	—	0,1	0,3	0,8	0,3*	—	—	—	1,2	—	41	0,5
Piedras con cortes de una sola lasca	—	1,1	0,9	1,3	0,8	7,1	—	—	0,6	—	84	1,0
Total piezas sin talla											5.089	62,8
Núcleos y núcleos-chopper	20,8	4,2	3,3	7,4	3,3	7,1	—	25,0	5,3	—	399	4,9
Lascas	70,8	27,5	26,5	23,9	26,7	10,7	50,0*	31,3	16,9	0,8	1.995	24,6
Lascas rotas	—	14,1	5,5	7,2	14,8	3,6	50,0*	31,3	4,7	0,4*	595	7,3
Herramientas-lascas	2,1*	0,2	0,3	0,2	—	—	—	—	—	—	18	0,2
Piezas indeterminadas	—	0,1	—	0,0*	—	—	—	—	—	0,4*	3	0,0
Total piezas con talla											3.007	37,1
Total del yacimiento											8.099	100

* artefactos incluidos en más de una categoría.

Caja 12.21 Cambios culturales en Dmanisi

La evolución con el tiempo de la cultura presente en Dmanisi ha sido estudiada por Javier Baena y colaboradores (2010). Los autores indican cómo se produjeron progresos a través del uso de mejores materias primas que permitió expandir el rango de los materiales aprovechables.

La utilización de materiales líticos para obtener herramientas abarcó en Dmanisi muy distintos tipos de rocas tanto volcánicas como metamórficas y sedimentarias (véase figura 12.21).

Aunque más del 60% de esas rocas se utilizó sin modificación alguna (primera parte de la tabla 12.3), el hecho de haber sido recolectadas y transportadas indica una intencionalidad y planificación de uso. Pero el horizonte técnico de los homininos que llevaron a cabo la migración reflejada en Dmanisi se puede precisar mejor gracias a la *châine opératoire* utilizada en la fabricación de herramientas. La descripción llevada a cabo por Ana Mgeladze y colaboradores (2011) de la manufactura indica que en la talla son dominantes los golpes unipolares y adyacentes en bloques que muestran de forma natural plataformas de percusión. Ese uso de superficies planas y ángulos naturales llevó en ocasiones a abandonar la talla a causa de que la forma del bloque no resultaba ser la adecuada, cosa que muestra, para Mgeladze *et al.* (2011), una pobre labor de planificación.

Las marcas en los choppers, ya sean monofaciales o bifaciales —aunque éstos son más raros—, son comparables a las de Lokalalei 1 (West Turkana, Kenia) y menos complejas que las de Lokalalei 2C. Como conclusión, Mgeladze *et al.* (2011) sostuvieron que el conjunto lítico de Dmanisi indica, como hemos dicho, una técnica comparable a la del modo 1 de los yacimientos africanos.

9. La dispersión cultural

Aun cuando la salida inicial de África se llevase a cabo con útiles olduvaienses, las migraciones ulteriores trasladaron el modo 2 fuera del continente africano. La figura 12.22 muestra el rango geográfico de expansión del acheliense anterior a los 500.000 años, indicando en color negro la zona en la que aparecen las hachas LFA.

Como veremos en el capítulo 14, en torno a los 1,7-1,6 m.a. los homininos habían logrado ya la dispersión por Asia alcanzando el sureste —isla de Java (Indonesia)— y el Extremo Oriente (China). Eso quiere decir que zonas muy extensas del continente asiático se ocuparon en ausencia de útiles achelenses. El límite oriental de su alcance está en el subcontinente indio, con una presencia de útiles achelenses indicada en la figura 12.23.

9.1 India

Aunque existen herramientas del modo 1 dentro del Pleistoceno temprano de la región de Siwaliks (Pakistán) (Dennell, 2004), no se dispone de ninguna secuencia que indique transición hacia el modo 2 en Asia. Tampoco pueden relacionarse las herramientas antiguas con las posteriores de la técnica soaniense de la India, que carece de bifaces.

No es fácil entender un proceso así. La falta de continuidad entre los distintos modos ha sido interpretada como una prueba de la ocupación en oleadas del subcontinente indio, con una primera migración de homininos portadores del modo 1 que no se asentó y a la que, tras su desaparición, sucedió una segunda dispersión con útiles achelenses (Chauhan, 2009). Sin embargo, resulta complicado explicar qué papel evolutivo cabe asignar en ese caso a las tallas soanienses.

Figura 12.22 Alcance de expansión de la cultura achelense antes de 0,5 m.a. En negro, zona con presencia de hachas LFA *(Large Flake Acheulian)* (Sharon, 2010).

Tabla 12.6 Yacimientos del achelense temprano en el sur de Asia (Chauhan, 2009)

Yacimiento	*Edad (años)*	*Datación*
Adi Chadi Wao	69.000+3.800-3.600	Th/U
Kaldevanhalli	174.000 ± 35.000 166.000 + 15.000-13.000	Th/U Th/U
Umrethi	190.000 + 29.000-22.000	Th/U
Didwana	> 390.000	Th/U
Teggihalli	287.333 + 27.269-18.180 > 350.000	Th/U Th/U
Sadab	290.405 + 20.999-18.186	Th/U
Nevasa	> 350.000	Th/U
Yedurwadi	> 350.000	Th/U
Dina y Jalalpur	700 a 500.000	Paleomagnetismo
Bori	537.000 ± 47.000 670.000 ± 30.000	Th/U Ar/Ar
Isampur	> 1,2 m.a.	ESR

Lo que se puede dar por cierto sin muchas dudas es que, dentro de los útiles achelenses, hubo en la India diferentes fases caracterizadas por el tipo de herramienta más abundante. Del achelense temprano son las primeras hachas, poliedros y esferoides, con poca presencia de lascas y cuchillas. Se trata de una talla más primitiva. Esa industria antigua es sustituida más adelante por conjuntos con una alta proporción

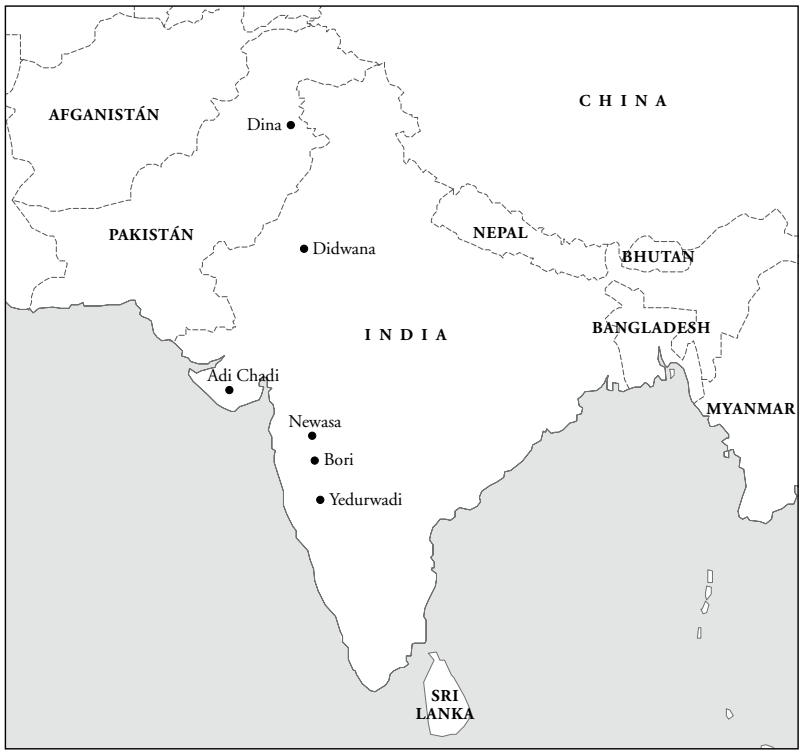


Figura 12.23 Yacimientos del achelense temprano en el sur de Asia (Chauhan, 2009).

Caja 12.22 Tradiciones culturales de la India

Respecto de las tradiciones culturales de la India es común distinguir entre la achelense, con bifaces, y la soaniense, sin ellos. Las de tipo soaniense son, de forma paradójica, muy posteriores en edad en la mayoría de los casos. En el Holoceno se encuentran de forma simultánea herramientas soanienses en la región de Potwar (Pakistán) y herramientas achelenses en las de Hoshiarpur, Nangal (Punjab, India) y Jandori (Himachal Pradesh, India) —con grandes lascas semejantes a los hendidores *(cleavers)* africanos (Soni y Soni, 2010).

de raspadores y LFA pero menor número de bifaces, ya con la técnica de martillo blando (Misra, 1987).

9.2 Java

El caso de la isla de Java, con un registro fósil de homininos que repasaremos en el capítulo 14, merece un comentario. Pese a que la ocupación de Java se remonta a cerca de 1,6 m.a., la escasez de herramientas planteaba una situación difícil de interpretar porque, a todas luces, la colonización de la isla se habría llevado a cabo con ayuda de los útiles propios de los homininos de esa edad. Gustav Heinrich von Koenigswald había hallado en 1934 numerosas lascas en Ngebung (Sangiran) que atribuyó al Pleistoceno Medio pero esa edad fue muy discutida y, en general, se dio por bueno el esquema de la ausencia de útiles de piedra en la isla hasta el Pleistoceno Superior.

El esclarecimiento de la cultura de Java dio un paso adelante gracias a los trabajos en las colinas Ngebung de François Sémah y co-

Caja 12.23 Herramientas sin indicios humanos

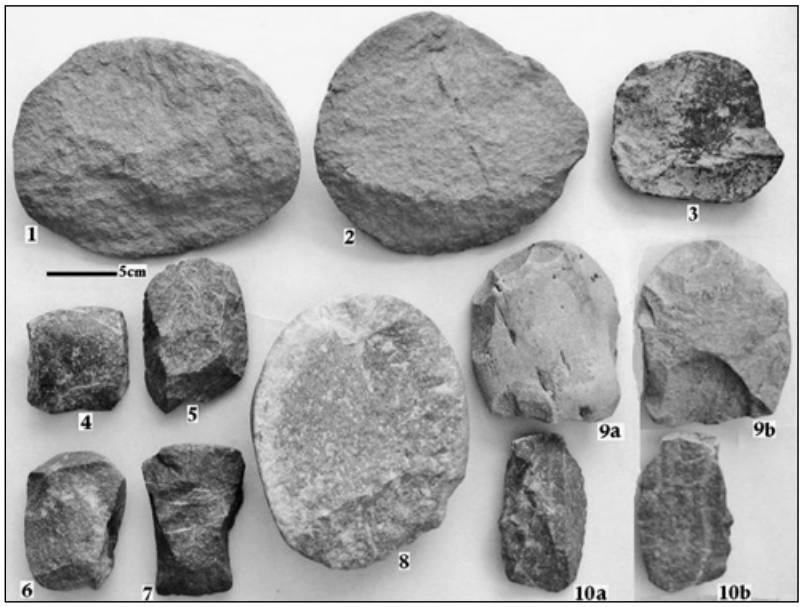


Figura 12.24 Hendidores de tamaño grande y medio de Nangal y Bika (India). Del 1 al 8, monofaciales con superficie dorsal plana; 9 y 10, bifaciales (Soni y Soni, 2010).

Contrasta la abundancia de útiles en India con la escasez de restos de homininos. En el yacimiento de Hathnora, en la cuenca de Narmada —India central— aparecieron en la década de 1980 una calota, dos clavículas y un fragmento de costilla con una edad superior a los 0,23 m.a. Han sido atribuidos tanto a *H. erectus* como a *H. sapiens* «arcaico» (véase capítulo 15), con la más prudente asignación como *Homo* sp. indet. (Patnaik *et al.,* 2009). Los útiles de Narmada incluyen piezas achelenses antiguas, con grandes hendidores poco trabajados.

laboradores (1992). A las piedras susceptibles de ser utilizadas como herramientas transportadas hasta allí, pero con pocos indicios de manipulación, se añadieron algunas piezas grandes de andesita claramente trabajadas (figura 12.25). El estudio estratigráfico de Sémah *et al.* (1992) dio a las piezas una edad tentativa de 0,75-0,25 m.a. Con posterioridad, los análisis radiométricos han ajustado el rango a 0,88-0,86 m.a. (Falguères y Yokoyama, 2001).

No se conocen, pues, herramientas anteriores a 1 m.a. en los yacimientos de Java. Alrededor de esa edad tienen las lascas aisladas procedentes de Sangiran (Grenzbank) y Miri (Kedung Cumpleng) pero Truman Simanjuntak, Françoise Sémah y Claire Gaillard (2010) han sostenido que, con cerca de 0,8 m.a., tuvo lugar en Java un cambio notable con la aparición de útiles clasificados como achelenses por los autores. Los hendidores de Ngebung son el indicio más antiguo que indi-

Caja 12.24 Talla de herramientas en Java

La interpretación de las herramientas en los yacimientos de Java se ve afectada por la falta de canteras cercanas a los lugares de habitación de homininos. Los útiles que aparecen han sido transportados, no tallados *in situ,* cosa que impide contar con ensamblajes de núcleos y lascas capaces de indicar el proceso de fabricación.

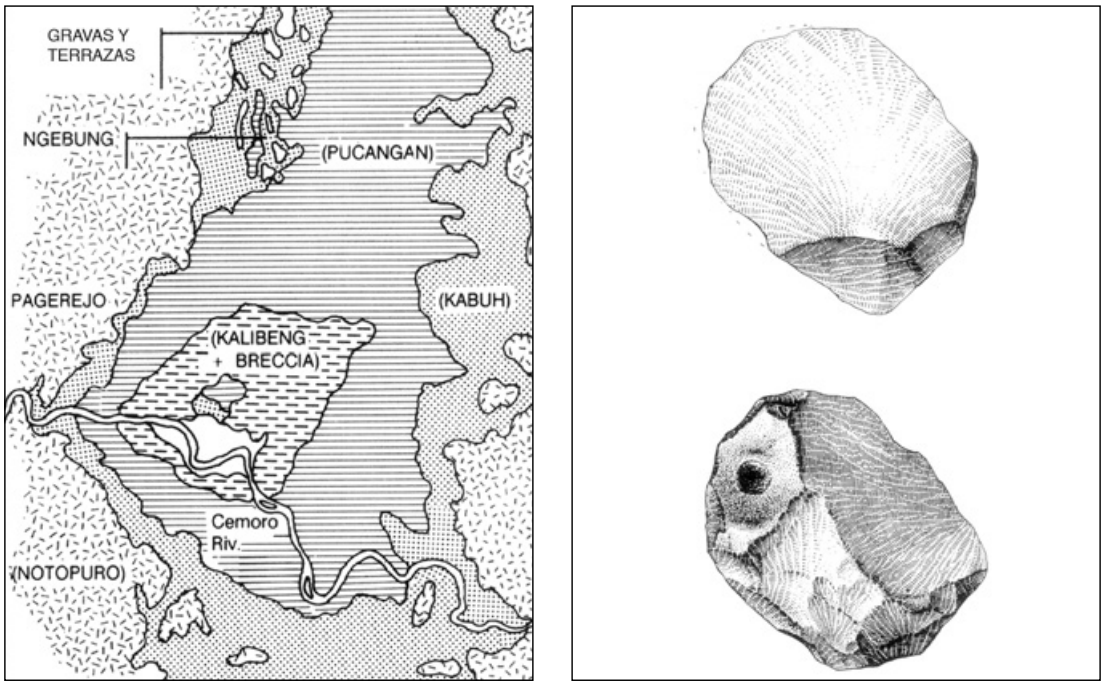


Figura 12.25 Izquierda: situación de Ngebung. Derecha: útiles de Ngebung (Sémah *et al.,* 1992).

caron Simanjuntak, Sémah y Gaillard (2010), seguido por la cueva Song Terus (Punung, Java oriental) con tres ocupaciones de las que el «período Terus», con 0,3 a *c.* 0,1 m.a. es el de mayor edad.

Otras localizaciones del Sudeste asiático que cuentan también con útiles líticos antiguos son la isla de Flores (yacimiento de Mata Menge, del que hablaremos con más detalle en el capítulo 19), con una edad de 0,88-0,8 m.a. obtenida por trazas de fisión (Morwood *et al.,* 1998), Bukit Bunuh (Malasia), Ogan (Sumatra), Sembiran (Bali), Nulbaki (Timor Occidental), Wallanae (Sulawesi) y Arubo (Luzón, Filipinas) (Simanjuntak, Sémah y Gaillard, 2010) como ejemplos suficientes de una dispersión del modo 2 (véase figura 12.26).

El panorama indicado por las distintas industrias del Sudeste asiático descritas llevó a Sheila Mishra y colaboradores (2010) a sacar varias conclusiones un tanto polémicas respecto de la dispersión cultural. En primer lugar, que el modo 2 alcanzó Java y otras zonas asiáticas. En segundo lugar, que no existe en realidad en la India una secuencia indicativa de un período inicial de carencia de grandes hachas; todas las ocupaciones del Sudeste asiático habrían contado con el conjunto *Homo erectus*/LFA como protagonista. En tercer lugar, y como hipótesis más arriesgada, que tal vez la India fuese tanto el origen del modo 2 e incluso de *Homo erectus,* como la fuente de procedencia de lo que luego serían sus contrapartidas africanas (*Homo ergaster* y técnica achelense) mediante una dispersión inversa desde Asia hacia África.

9.3 China continental

Los distintos yacimientos chinos con presencia humana antigua y los ejemplares procedentes de ellos serán descritos en el capítulo 14. Adelantaremos aquí sólo las tradiciones culturales halladas en China continental.

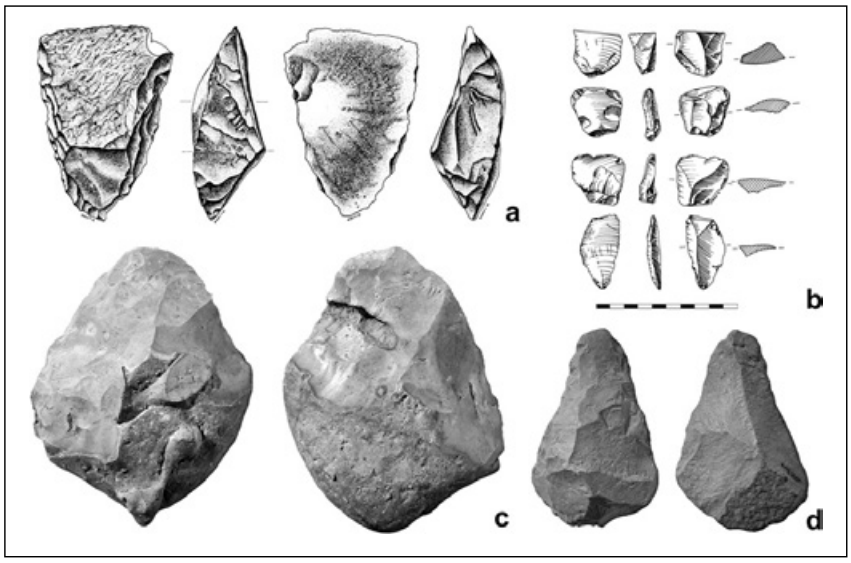


Figura 12.26 Industria de Java; (a) hendidor de Ngebung (Sangiran); (b) lascas del nivel Terus (Punung); (c) hacha de Koboran (Punung); (d) hacha de Baksoka (Punung) (Simanjuntak, Sémah y Gaillard, 2010).

Los útiles más antiguos son los de las depresiones de Yuanmou y Nihewan. Majuangou, en los márgenes orientales de la depresión de Nihewan, cuenta con cuatro horizontes estratigráficos en los que han aparecido útiles del modo. Son, desde el superior al inferior, los de Banshan, MJG-I, MJG-II y MJG-III (véase tabla 12.7).

De acuerdo con los estudios de paleomagnetismo, los cuatro lechos con herramientas de Majuangou están distribuidos a lo largo de 340.000 años entre los subcrones Olduvai y Cobb Mountain. Las conchas de moluscos y plantas acuáticas fósiles indican un ambiente lacustre. El lecho inferior alcanza 1,66 m.a. (Zhu *et al.,* 2004).

En el cauce del río Yangtzé, provincia de Sichuan, se encuentra el yacimiento de Longgupo con instrumentos del modo 1 cuya edad es un tanto incierta. Podría llegar a los 1,9-1,7 m.a. de acuerdo con el paleomagnetismo (Wanpo *et al.,* 1995), pero los análisis de resonancia de espín electrónico llevados a cabo en el esmalte dental de ejemplares de la cueva han dado una fecha mucho menor (véase capítulo 14).

Indicios culturales de una presencia humana muy antigua existen en Yuanmou, con cuatro miembros que son, desde el más

Figura 12.27 Algunos de los principales yacimientos con homininos y/o artefactos del Pleistoceno Inferior y Medio en China (Weiwen y Yamei, 1997).

Tabla 12.7 Horizontes estratigráficos con útiles líticos de Majuangou (Zhu *et al.,* 2004)

Lecho	*Situación*	*Área (m^2) × profundidad (cm) de la excavación*	*Año*	*Número de útiles*
Banshan	44,3-45 m	2 × 70	1990	95
MJG-I	65,0-65,5	20 × 50	1993	111
MJG-II	73,2-73.56	40 × 36	2001-2002	226
MJG-III	75,0-75,5	85 × 50	2001-2002	443

antiguo al más moderno, M1 (depósitos lacustres y fluviolacustres), M2 (fluviales), M3 (fluviales) y M4 (fluviales y aluviales) (Zhu *et al.,* 2008). El Miembro 4 en Niujiangbao ha proporcionado restos de homininos y cuatro herramientas de piedra halladas en 1973: un raspador, un núcleo bifacial pequeño y dos lascas del modo 1 con indicios de haber sido muy trabajadas (Yuan *et al.,* 1984).

Todos los útiles de los yacimientos chinos descritos pertenecen al modo 1 (olduvaiense). Sin embargo, se ha sostenido que las herramientas procedentes de localidades más modernas corresponden al modo 2. Así, Hou Yamei y colaboradores (2000) indicaron la presencia en distintos yacimientos de la cuenca Bose, provincia de Guanxi en China Meridional, de herramientas más avanzadas. Aunque las dos terceras partes de la cuenca contienen sólo útiles monofaciales, de la zona más occidental de Bose —en la que hay materia prima adecuada— proceden bifaces LCT con una edad de 803.000 ± 3.000 años descritos por Hou Yamei y colaboradores (2000) como «formas de tipo achelense [...] compatibles con el modo 2 de Eurasia occidental y África».

En la misma cuenca Bose, pero en su zona septentrional —yacimiento de Fengshudao—, se ha hallado un conjunto de industria con abundancia de hachas de mano, aunque de pequeño tamaño, de una edad de 0,8 m.a. obtenida por el método de $^{40}Ar/^{39}Ar$ (Zhang, Huang y Wang, 2010). Pu Zhang, Weiweng Huang y Wei Wang (2010) atribuyeron las características de la industria de Fengshudao y, en particular, la ausencia de henddores a la falta de materia prima adecuada (grandes bloques). En su opinión, las herramientas corresponden a la variabilidad del achelense aunque con algunas particu-

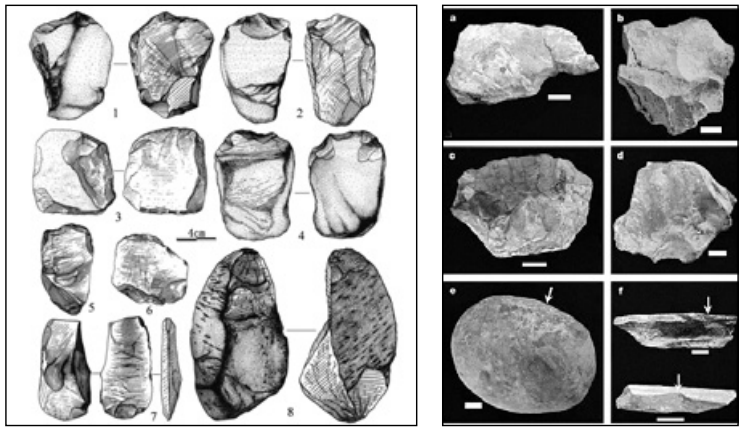


Figura 12.28 Izquierda: núcleos, raederas y lascas del modo 1 procedentes del yacimiento de Longgupo (Hou y Zhao, 2010). Derecha: herramientas de Majuangou; a, muesca hecha en una lasca; b, hacha; c. poliedro multiplataforma; d, raspador; e, martillo (la flecha indica la superficie de mayor percusión); f, dos fragmentos de hueso de mamíferos con muescas de impacto (indicadas por las flechas) típicas de los daños producidos por la percusión con herramientas. Procedencia: Lecho MJGIII; escalas: 1 cm (Zhu *et al.,* 2004).

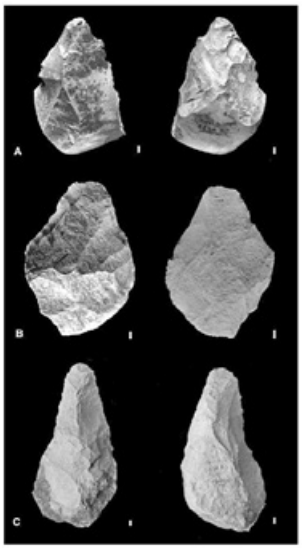


Figura 12.29 Bifaces LCT de la cuenca de Bose (China). A, Bogu 91001, tallado sobre un gran bloque; B, Hengshandao 94, tallado sobre una gran lasca con trabajo mínimo en la superficie ventral; C, Yangwu 91003, tallado sobre una gran lasca (Yamei *et al.,* 2000).

laridades propias, como la del tallado unidireccional.

9.4 La «línea de Movius»

Las hipótesis de dispersión cultural como la de Sheila Mishra y colaboradores (2010) que hemos indicado antes, y cualquier otra defensa de un modo 2 antiguo en el Extremo Oriente (Java y China) como la de Hou Yamei y colaboradores (2000), tropiezan de lleno con la idea acerca de la colonización de Asia, tenida de manera bastante común como más probable. Se fundamenta esta en el modelo de Hallam Movius (1948).

A través de una recopilación detallada de las evidencias disponibles en la época, Movius (1948) estableció dos zonas; una en África, Asia occidental y Europa occidental; la segunda, abarcando el Extremo Oriente y el Sudeste asiático (véase figura 12.30). Ambas disponen en el Pleistoceno Medio de industrias líticas pero correspondientes a niveles técnicos distintos: choppers —es decir, modo 1— en Oriente y bifaces —modo 2— en Occidente. Se conoce como «línea de Movius» la frontera virtual que separa esas dos amplias zonas. Por más que la idea de la línea de Movius haya sido muy debatida, y queden por explicar detalles como el de la ausencia de bifaces en Europa oriental, una primera aproximación pone de manifiesto los siguientes puntos indicados respecto del Paleolítico Medio por Ofer Bar-Yosef y Miriam Belmaker (2011):

- Ausencia de achelense en el Sudeste asiático.
- Presencia de numerosas localidades con el modo 2 en Asia occidental —Oriente Próximo— con decrecimiento de la abundancia de bifaces a medida que nos trasladamos hacia el este —Cáucaso y Anatolia.
- Discontinuidad entre las dos zonas de presencia notoria del modo 2, Levante e India.
- Ausencia del modo 2 en China, con la excepción de la cuenca Bose.

La mejor explicación para unas pautas de dispersión cultural de ese estilo exige que las migraciones desde y hacia Poniente fuesen discontinuas, en oleadas sucesivas. Una de esas oleadas podría haber alcanzado, en una época más tardía, los enclaves de Bose (véase, no obstante, la precisión de Otte, 2010, respecto del sentido de las tallas de Bose, que recogeremos de inmediato).

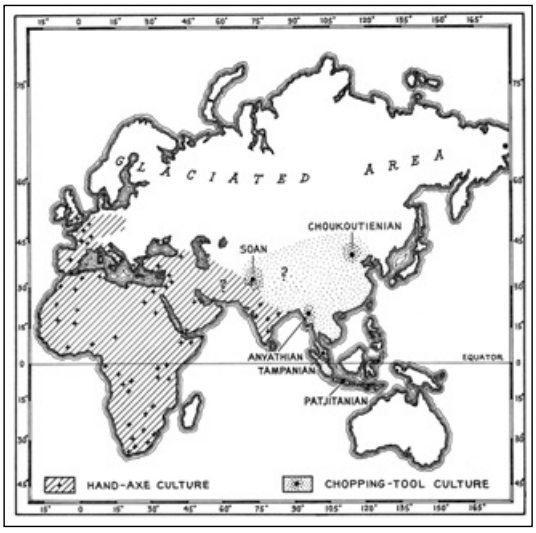


Figura 12.30 Mapa de Hallan Movius (1948) indicativo de la distribución geográfica de las dos distintas técnicas (*hand-axe,* modo 2, y *chopping-tool,* modo 1) del Pleistoceno Medio.

Caja 12.25 ¿Tiene sentido la línea de Movius?

En realidad la controversia entre la idea de una presencia antigua de LFA en Java y la del modelo de Movius es de mayor calado. Se refiere a que Mishra y colaboradores, tanto en el artículo de 2010 como en otros anteriores, niegan la presencia de diferentes *châines opératoires* capaces de caracterizar el modo 1 y el 2, lo que es tanto como negar la distinción entre esas dos técnicas. Si se trata de una misma industria con mayor o menor desarrollo que abarca todo el mundo antiguo, entonces la línea de Movius carece de sentido. Como hemos dicho, y pese a las limitaciones que tiene un esquema geográfico simple, la postura comúnmente aceptada se aproxima a la de Halam Movius (1948).

Las evidencias relativas a Java indicadas por Sheila Mishra y colaboradores (2010) no podrían justificarse de esa manera. Críticas como la de Parth Chauhan (2010) apuntan a que la estimación de las fechas es incorrecta a causa de los problemas de datación inherentes a la técnica de $^{230}Th/^{234}U$. Aun siendo posible que el achelense llegara al Sudeste asiático en edad tan temprana como la del límite Brunhes-Matuyama, es decir, 0,78 m.a., son necesarias las pruebas capaces de confirmarlo.

Como es natural, el problema de las dispersiones culturales no termina con la ausencia o la presencia del modo 2 en el Extremo Oriente. En realidad las particularidades locales conducen a la necesidad de hacer distinciones mucho más precisas para dar cuenta de lo que fue una evolución sujeta a grandes movimientos poblacionales. Como dijo Marcel Otte (2010), la línea de Movius aún existe pero, más que una frontera, es un velo que va moviéndose a medida que cambiamos de época de la mano de las tradiciones étnicas. Ni éstas deben ser confundidas con las técnicas de talla, ni cabe identificar «bifaz», o «hacha de mano», con «útil achelense». En un sentido estricto, el modo 2 se refiere a una determinada *châine opératoire* que nunca es la primera que se presenta en ningún yacimiento, ni tiene por qué convertirse en exclusiva porque puede coexistir con tallas más simples. Otte (2010) reconoció que, de forma excepcional, los bifaces están presentes en el Paleolítico Medio de China pero su testimonio al contemplar de cerca las hachas de Bose le llevó a sostener que no pueden considerarse herramientas del modo 2 en forma alguna. Serían el resultado de un *descubrimiento:* partiendo de núcleos cuya forma de origen es la adecuada se obtienen, con escasa manipulación, bifaces. El procedimiento es el opuesto de la técnica de Olorgesailie o Peninj en la que un bloque enorme es desescamado hasta obtener la LFA. En una expresión afortunada, Marcel Otte (2010) calificó el «achelense Chino» de «artefacto de investigación». En el mejor de los casos, podría considerarse como un paralelismo cultural.

10. Más allá de las piedras: el uso del fuego

La colonización muy antigua de China continental, indicada tanto por los ejemplares fósiles —que veremos en el capítulo 14— como por las evidencias culturales, pone de manifiesto que los homininos tuvieron que enfrentarse con las consecuencias de las glaciaciones. Aunque los territorios se ocupasen en una fase templada y las zonas más septentrionales con presencia de homininos, por encima del paralelo 40, no hayan estado nunca cubiertas por los hielos, el frío y la aridez en las épocas glaciares imponen unas condiciones ambientales muy apartadas del clima tropical de Java (Ciochon y Bettis III, 2009). La explicación más común que suele darse para explicar el éxito adaptativo de los homininos en ese entorno extremo es cultural: el uso del fuego.

Un esquema de interpretación similar había explicado la presencia posterior de homininos en latitudes altas europeas. A mediados del siglo xx se daba por supuesto que el control del fuego, documentado alrededor de

Caja 12.26 Actividad magnética de las cenizas

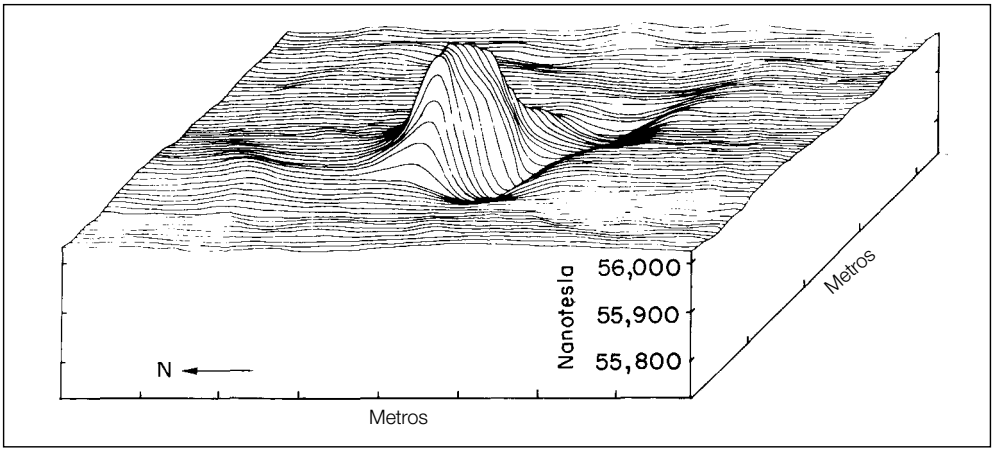


Figura 12.31 Anomalía magnética en un hogar experimental construido en sedimentos que contenían sílex, barro y alguna contribución de basaltos cercanos. El hogar cubría un área de 0,7 × 0,7 m y 0,2 m de profundidad. El fuego se mantuvo toda una noche y el agujero del hogar fue luego rellenado con los mismos materiales del suelo. (Ilustración de Barbetti, 1986).

Richard McClean y W. F. Kean (1993) han demostrado experimentalmente que las cenizas de la madera empleada como leña también cuentan con un cierto magnetismo que puede ser el causante de parte de las anomalías. La razón de esa actividad magnética de la ceniza podría estar en la fitoferritina que contienen las plantas.

los 500.000 años, habría sido un complemento del progreso cultural ligado a las tallas líticas (Oakley, 1956). Ese punto de vista se mantuvo firme durante bastantes años y cuadraba bien con la idea de una entrada tardía de los homininos en Europa.

Pero el clima extremo no se dio sólo en Asia y Europa. La colonización durante el Pleistoceno Inferior de zonas elevadas en África oriental como es la meseta de Gadeb (Etiopía), situada a unos 2.300 metros de altura, tuvo que plantear a los homininos parecidos problemas de adaptación. Así, se ha propuesto que, en el entorno de los 1,5 a 0,7 m.a., un uso experimental del fuego debió de ser la solución adaptativa en Gadeb (Clark y Kurashina, 1979). Se trata, no obstante, de una hipótesis basada en evidencias indirectas.

La detección de pruebas relativas del uso del fuego no es tarea fácil porque una hoguera esporádica realizada con unos pocos materiales combustibles apenas deja huellas y, por añadidura, los agentes meteorológicos pueden eliminarlas en muy poco tiempo. Las piedras calcinadas y las cenizas de los hogares habituales son indicios más sólidos, siempre que se conserven restos suficientes, y constituyen la mayoría de las evidencias que han sido aportadas por medio de interpretaciones tafonómicas. Una alternativa para la identificación de hogueras pequeñas y esporádicas es la de detectar de anomalías magnéticas. El campo magnético terrestre sufre una distorsión leve en el entorno próximo a un fuego al producir el calor de éste cambios en los minerales que contienen óxido de hierro. Algunas de las partículas alteradas que inducen esa alteración mínima conservan, tras enfriarse, un magnetismo remanente aún más débil pero cuyos efectos de alteración del campo terrestre pueden detectarse

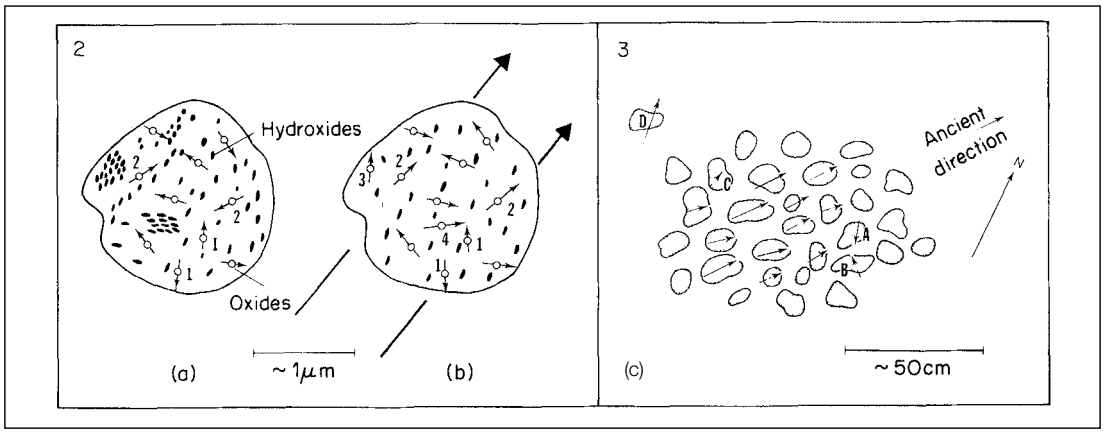


Figura 12.32 Alteraciones en el NRM producidas por el calentamiento antiguo (véase el texto). (Ilustración de Barbetti, 1986).

por medio de un magnetómetro portátil (Barbetti, 1986) (véase figura 12.31).

La actividad magnética podría deberse a causas naturales, como sucede siempre que se localizan crones en una columna paleomagnética. Mediante análisis precisos de paleomagnetismo es posible, no obstante, detectar indicios de fuego antrópico (Barbetti, 1986). Las partículas magnéticas, compuestas por óxidos o hidróxidos de hierro, se encuentran dispersas en pequeña cantidad en casi todos los sedimentos y rocas. La suma de todos los momentos magnéticos de las partículas contenidas en un ejemplar (una roca o una muestra de un sedimento) se denomina magnetismo natural remanente (NRM, *Natural Remanent Magnetism,* que es el que sirve para llevar a cabo la datación por medio de columnas de paleomagnetismo).

En el estado común, la dirección magnética de las partículas está «congelada» de manera bastante estable de acuerdo con una distribución que produce un NRM débil. En la figura 12.32 a, los pares 1 y 2 tienen momentos magnéticos opuestos y se anulan entre sí, contribuyendo poco al NRM. Pero si se produce un episodio de calentamiento con enfriamiento posterior, los momentos magnéticos quedan liberados y pueden reorientarse respecto del campo externo pudiendo dar lugar a un magnetismo termorremanente (TRM, *Thermoremanent Magnetism*) que es superior al NRM original. En la figura 12.32 b, el par 2 se ha realineado, contribuyendo más al nuevo TRM; los pares 3 y 4 son el resultado de partículas de hidróxido deshidratadas que, al formar óxidos, adquieren nuevos momentos.

Un calor intenso, por encima de 700 ºC, elimina los momentos magnéticos del NRM por completo y, al enfriarse, las partículas magnéticas tenderán a alinearse con respecto al campo magnético terrestre. Un calentamiento suave, de unos 400 ºC, lleva a que se produzca un episodio de TRM parcial que debe ser examinado en términos tafonómicos. En la figura 12.32 (derecha), las piedras A, B, C y D no siguen la dirección compartida por el resto y para explicar esa discordancia se puede entender que A y B han sido poco sometidas al calor del fuego, C ha sido movida algo y D es probable que haya rodado fuera del hogar en el proceso de erosión (Barbetti, 1986). Mediante análisis en laboratorio de desmagnetización y remagnetización, es posible estudiar mejor el carácter de TRM que puede tener el NRM de un ejemplar sobre el que existan sospechas de uso de fuego.

Los estudios de paleomagnetismo han permitido evaluar en algunos casos el calentamiento conducente a TRM. Michael Barbetti (1986) indicó los que siguen:

- Koobi Fora (Kenia). Yacimiento FxJj20 Este (1,5 m.a.). Se analizaron sedimentos decolorados de las áreas 130 y 131. Los del área 130 dieron escasos indicios TRM; los del área 131, algo mayores pero no concluyentes (Clark y Harris, 1985). Además del caso indicado por Barbetti, existen evidencias de alteración térmica en herramientas del modo 1 del yacimiento FxJj50 (1,6-1,5 m.a.). (Isaac, 1984), pero no se han llevado a cabo análisis de arqueomagnetismo.
- Gadeb (Etiopía). Yacimiento achelense Gadeb 8E. De diez ejemplares analizados (piedras con decoloración grisácea y rojiza como indicio de haber sido sometidas al fuego), seis indicaron anomalías magnéticas compatibles en el caso más notorio con temperaturas antiguas de cerca de 500 ºC (Barbetti *et al.,* 1980). El NMR de las piedras podría deberse a un origen volcánico pero, en ese caso, sería de esperar que la dirección de los campos magnéticos variase de una a otra piedra si se trata de una aglomeración de rocas. La constancia en la dirección de magnetización de Gadeb favorece la idea de un fuego cultural, aunque el peso de esas evidencias no es muy alto debido a las dificultades existentes para identificar la posición original de las piedras en el yacimiento (Barbetti, 1986). De acuerdo con Barbetti *et al.* (1980) y James *et al.* (1989), los análisis paleomagnéticos de Gadeb no son concluyentes porque la actividad volcánica reciente impide llevar a cabo estudios de desmagnetización y remagnetización.
- Chesowanja (Kenia). Yacimiento olduvaiense situado por debajo de una toba basáltica datada en 1,42 ± 0,07 m.a. Han sido hallados 51 clastos de arcillas rojizas con indicios de haber sido sometidas al fuego y asociadas tanto a artefactos del modo 1 como a huesos de animales, interpretándose el conjunto como los restos de un hogar ancestral (Clark y Harris, 1985). El análisis de paleomagnetismo ha identificado anomalías en una de las muestras de arcilla, atribuyendo temperaturas de 400 ºC al fuego antiguo, cuyo origen más probable es antrópico pero sólo a título hipotético ante la ausencia de pruebas firmes (James *et al.,* 1989).
- Middle Awash (Etiopía). Ejemplares procedentes de un yacimiento olduvaiense (Bodo-A4) y otro achelense (Har-A3 formación Dawaitoli) fueron analizados en laboratorio. Las pruebas de desmagnetización y remagnetización indicaron que, en ambas muestras, se trata de TRM procedente de una temperatura de 700 ºC. Sin embargo, la interpretación tafonómica de los materiales indicó que puede deberse a leña quemada en ausencia de estructuras identificables de un hogar, con lo que la acción antrópica es dudosa (Clark y Harris, 1985).

Una crítica de las evidencias acerca de fuegos muy antiguos y sus interpretaciones tafonómicas ha sido llevada a cabo por Steven James y colaboradores (1989). Sus argumentos se refieren a que, o bien los indicios pueden ser atribuidos a incendios naturales, como es el caso del Miembro 7 de Olorgesailie (Kenia), o faltan pruebas sólidas acerca de la asociación entre uso del fuego, piedras talladas y huesos quemados capaz de indicar que existió un hogar ancestral. La presencia de arcilla quemada junto a instrumentos líticos no es, para James *et al.* (1989), una prueba suficiente porque existen numerosos luga-

Caja 12.27 Conservando vivo el fuego

J. Desmond Clark y John Harris (1985) indicaron que la quema de tocones de árboles podría haber sido un medio para conservar el fuego latente similar al que se utiliza todavía hoy en la India. En la medida en que esos tocones estuviesen situados cerca de nidos de termitas, Clark y Harris entendieron que el barro cocido sería en ese caso el resultado de una asociación fortuita.

res de Middle Awash en los que aparece barro cocido, como resultado de incendios naturales, en ausencia de choppers y lascas; su presencia simultánea puede ser por tanto fortuita (véase caja 12.27).

El caso de Sudáfrica es distinto, con pruebas tangibles acerca del uso del fuego en Swartkrans, Kalambo Falls, Cave of Hearts y Montagu Cave (James *et al.,* 1989). Las evidencias más firmes proceden del primero de esos yacimientos.

En el Miembro 3 de Swartkrans (Sudáfrica) han aparecido abundantes restos fósiles de huesos con aspecto de haber sido quemados. Charles Brain y Andrew Sillen (1988) sacaron la conclusión, tras analizarlos, de que la temperatura a la que fueron sometidos tuvo que ser semejante a la de las hogueras. Aunque, como vimos en el capítulo 7, la datación de los miembros inferiores al 4 de Swartkrans es muy imprecisa, el 3 podría tener cerca de 1,6 m.a., lo que implicaría un uso muy antiguo del fuego. Los miembros 1 y 2 del yacimiento, de edad semejante, contienen numerosos restos de australopitecinos robustos y algunos de *Homo.* El Miembro 3 sólo ha suministrado nueve especímenes atribuidos a *P. robustus*. Brain y Sillen (1988) sostuvieron que la introducción del fuego debió de tener lugar en el breve intervalo temporal que separa el Miembro 2 del 3, mientras aún existían los *P. robustus*. Los autores consideraron insuficientes, sin embargo, los indicios disponibles para poder asignar el control del fuego a una especie u otra.

11. Dispersión cultural del fuego

La más antigua evidencia de fuego controlado fuera de África es la del yacimiento achelense de Gesher Benot Ya'aqov (Israel), donde han aparecido madera, semillas y pedernales quemados (Goren-Inbar *et al.,* 2004). La localidad se encuentra por encima del límite entre los crones Brunhes-Matuyama; Naama Goren-Inbar y colaboradores (2004) le atribuyeron una edad de cerca de 700.000 años.

Se ha indicado la presencia de fuego en seis localidades de China (Zhoukoudian, Xihoudu, Lantian, Yuanmou, Jinniushan y Huanglong) y una de Java (Trinil). A la mayor parte de esos indicios cabe aplicarles las dudas ya indicadas respecto de los yacimientos más antiguos de África: son necesarios análisis más precisos para poder confirmar el origen cultural. Sin embargo, la presencia conjunta de huesos quemados, cenizas, carbón, artefactos de piedra calcinados y lo que podrían ser hogares ha sido interpretada por numerosos arqueólogos como pruebas del uso *in situ* del fuego en Zhoukoudian (James *et al.,* 1989). Así, Davidson Black (1931), apoyándose en análisis químicos referidos a la Localidad 1 de Zhoukoudian, sostuvo que el *Sinanthropus* conocía el uso del fuego «más allá de toda duda razonable». Esa misma idea fue mantenida a menudo con posterioridad (Zhang, 1985) gracias a evidencias del uso del fuego procedentes, en especial, de los niveles 4 y 10 de la Localidad 1. Sin embargo, se han manifestado dudas acerca de la interpretación de tales muestras, como es el caso de la *burnt cave earth* recolectada por Breuil en 1931, a la que Steven James y colaboradores (1989), en su examen de las pruebas disponibles acerca del uso del fuego en el Pleistoceno Inferior y Medio, retiraron la condición de cenizas. Para James *et al.* (1989) se trata de sedimentos, huesos y otras materias orgánicas que incluyen trazas de madera carbonizada. La evaluación de las evidencias por parte de Steve Weiner y colaboradores (1998) concluyó que, dada la ausencia de cenizas o de

Caja 12.28 ¿Hubo fuego antrópico en Zhoukoudian?

La conclusión de Weiner *et al.* (1998) de falta de pruebas acerca del uso del fuego en Zhoukoudian fue discutida por Xinzhi Wu (1999) apoyándose en varias referencias históricas a partir de la inicial de Black (1931). Todas ellas interpretan los indicios de materiales quemados en la Localidad 1 como resultado de la acción antrópica.

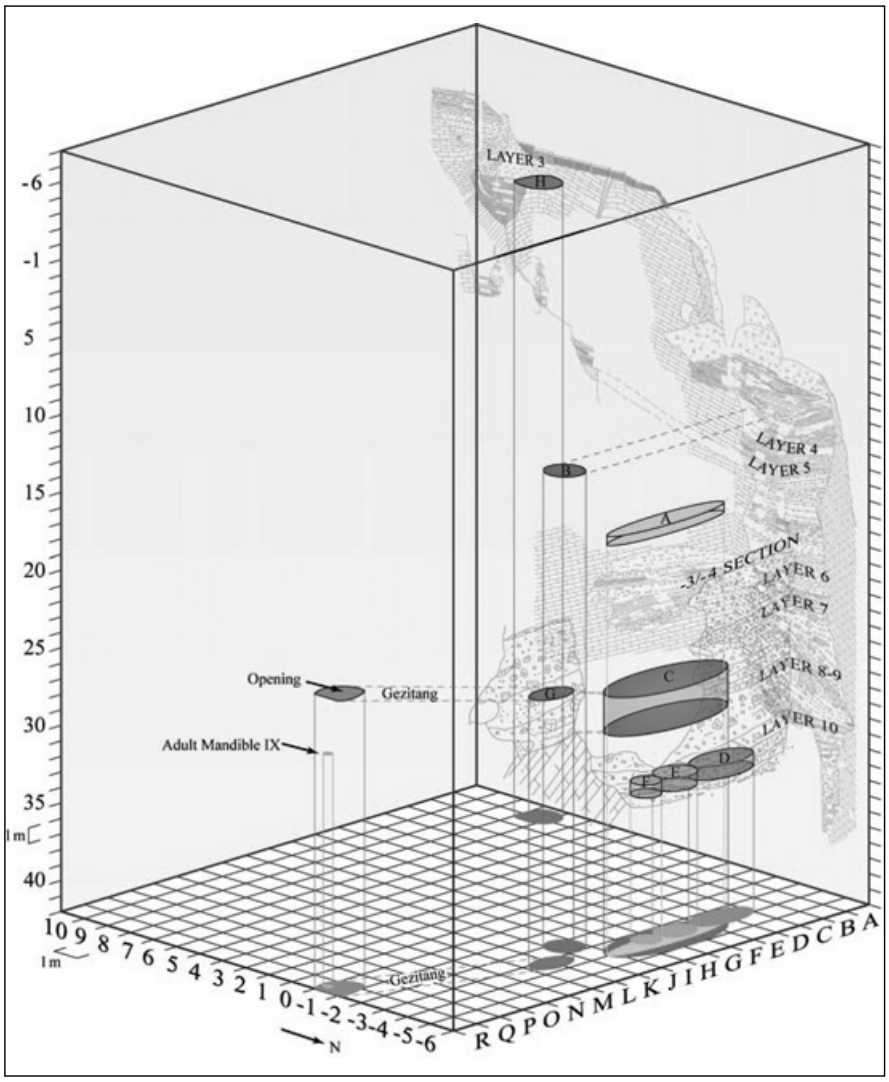


Figura 12.33 Mapa tridimensional de la Localidad 1 de Zhoukoudian con los loci A al G (Boaz *et al.,* 2004).

restos de ceniza (áridos silíceos) y teniendo en cuenta las características del supuesto hogar, no existen pruebas directas de una utilización del fuego *in situ* en Zhoukoudian.

La cuestión básica respecto a un posible uso del fuego se refiere a la asociación entre ejemplares de homininos, herramientas líticas y pruebas de la acción del fuego. Si éste es debido a la intervención humana, es de esperar que aparezca en los mismos loci en que se encuentran herramientas. Pero tal asociación no es fácil de llevar a cabo en la Localidad 1 por la complejidad de las interpretaciones tafonómicas de Zhoukoudian. El hecho de que los carroñeros hayan dispersado los restos de homininos es un buen ejemplo de las dificultades de la tarea.

Noel Boaz y colaboradores (2004) han aportado, mediante la reconstrucción tridimensional de la Localidad I, los mejores indicios para poder comprender la acción antrópica que muestran las secuencias sedimentarias de Zhoukoudian.

El locus G del nivel 7, identificado en 1931, fue el primero en ofrecer una asociación de especímenes de homininos y herra-

mientas (Black *et al.,* 1933). También se detectaron en el mismo locus G, o cerca de él, materiales relacionados con el fuego de origen antrópico (Wenzhong y Senshui, 1985). No obstante, Boaz y colaboradores (2004) sostuvieron a tal respecto lo siguiente:

> El carbón presente en todos los fósiles de *Homo erectus* del Locus G, un área circunscrita de 1 metro de diámetro, tomado antes por indicios de quema, cocina o canibalismo, se interpreta aquí como detritus depositado por el agua.

Las marcas en los huesos son quizá debidas, de acuerdo con Boaz *et al.* (2004) a la acción de las hienas. Sin embargo, los autores concluyeron que, pese a que los estudios geoquímicos y sedimentológicos han modificado las interpretaciones anteriores respecto del uso del fuego en la Localidad 1 de Zhoukoudian, tanto la distribución de las herramientas de piedra como los huesos frescos quemados indican una presencia transitoria de homininos que utilizaron el fuego en la cueva.

Tal vez la conclusión más prudente sea la de Wu Liu *et al.* (2009): si las evidencias de Zhoukoudian indican la capacidad de los humanos para controlar el fuego o sólo el resultado de un incendio natural es un asunto que se encuentra todavía por resolver.

13. Pleistoceno Inferior y Medio: la radiación de *Homo*

La evolución de la tribu Hominini alcanza en el Pleistoceno Inferior un episodio de gran trascendencia para la historia de nuestro linaje: tras la salida de África, los homininos ocupan casi de inmediato el continente asiático. Medio millón de años más tarde, harían lo propio con el europeo (véase tabla 13.1).

Son diversas las consecuencias implicadas en unas dispersiones de tanto calado, por lo que no es fácil interpretar cómo se relacionan los distintos acontecimientos del Pleistoceno. En este capítulo nos referiremos sólo a los primeros de ellos, los que implican el comienzo de la radiación de los homininos fuera de África. Para poder analizar ese proceso disponemos de distintas piezas referentes a la edad, diferencias morfológicas, localización y técnicas líticas de los ejemplares implicados. La suma de todas ellas forma un mosaico cuyas piezas tenemos que lograr que encajen (véase tabla 13.2).

Por más que la reconstrucción de cualquier proceso evolutivo resulte siempre complicada, el tránsito del Pleistoceno Inferior

Tabla 13.1 El Pleistoceno y sus principales acontecimientos evolutivos

Época geológica	*Fechas*	*Acontecimientos*
Pleistoceno Superior	126.000-11.800 a.	Llegada de *Homo sapiens* a Asia y Europa. Extinción de las demás especies de *Homo*
Pleistoceno Medio	781.000-126.000 a.	Ocupación de Europa (comenzó en el Pleistoceno temprano); presencia de *Homo erectus* sensu lato en todos los continentes (África y Eurasia)
Pleistoceno Inferior	1.806.000-781.000 a.	Salida de *Homo* de África y ocupación de Asia. Extinción de *Paranthropus*

Tabla 13.2 Especies de *Homo* del Plio-Pleistoceno, edad, localización y modo cultural. No se han incluido los ejemplares europeos

Especie	*Ejemplar más antiguo*	*Edad de aparición*	*Localización*	*Modo cultural*
H. habilis	UR 501 (Schrenk *et al.,* 1993)	2,5/2,33	Etiopía / Kenia / Tanzania / Malawi	1
H. georgicus	D2600 (Gabunia *et al.,* 2002)	1,85/1,78	Georgia	1
H. erectus africano	muestra de Koobi Fora	1,9	Java / China	2
H. erectus asiático	Mojokerto (Von Koenigswald, 1938)	1,8/1,5	Java / China	1

parecía ser, en el linaje humano, una excepción. Era común sostener a mediados del siglo xx que, frente a la diversidad de los taxa del Plioceno de la tribu Hominini —referida entonces a la familia Hominidae—, los humanos quedaron reducidos en el Pleistoceno Inferior a una sola especie, *Homo erectus,* que estaba presente no sólo en África, sino también en el continente asiático y, con ciertas salvedades, en Europa. El otro protagonista de la cladogénesis del Plioceno, *Paranthropus,* se había extinguido hace aproximadamente 1 m.a.

Pero los problemas de una interpretación tan sencilla aparecieron nada más plantearse el sentido que cabía dar a ese taxón típico del Pleistoceno Inferior y Medio. Comenzando por la cuestión de si constituye en realidad una especie, de acuerdo con los criterios que estamos manejando.

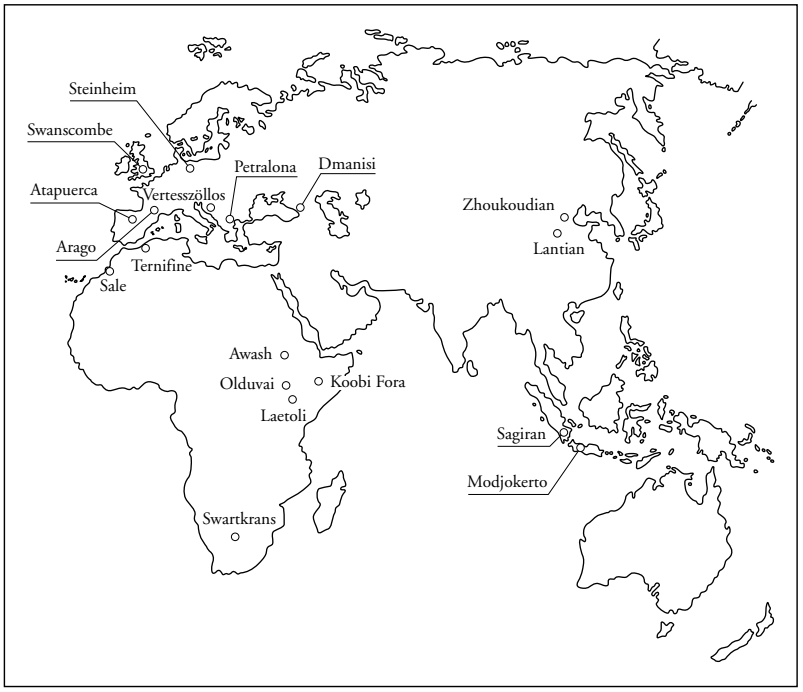


Figura 13.1 Distintos yacimientos con ejemplares de homininos en África y Eurasia durante el Pleistoceno Medio.

1. ¿Es *Homo erectus* una especie bien definida?

A la hora de delimitar el hipodigma propio del taxón *Homo erectus,* G. Philipp Rightmire (1990) recordó que el diagnóstico formal de una especie debe basarse en sus rasgos apomórficos —o derivados— y no en los plesiomórficos —o primitivos— heredados de anteriores taxa. Así que para caracterizar al *Homo erectus* de poco sirve el rasgo al que alude el nombre del primer ejemplar descubierto. La condición de «erecto» que otorgó Dubois (1894) al *Pithecanthropus* corresponde en realidad a un rasgo primitivo.

1.1 ¿Cuáles son las apomorfias que definen *Homo erectus*?

Cuando Dubois nombró por vez primera el taxón no estaban vigentes los métodos actuales que exigen describir de manera formal cualquier propuesta taxonómica. En realidad, *H. erectus* no se definió nunca de una manera adecuada, es decir, indicando sus apomorfias. Pero el enorme número de estudios posteriores fue indicando numerosos rasgos típicos de la especie. Gail Kennedy (1991) realizó un análisis de la polaridad de 12 caracteres tenidos de forma amplia como autapomorfias del taxón, es decir, rasgos propios de *H. erectus* que no están en ninguna otra especie, ni anterior ni posterior. Para ello, Kennedy comparó la distribución de esos caracteres dentro del género *Homo,* tomando como *outgroup* a los simios africanos *Pan troglodytes* —chimpancé común— y *Gorilla gorilla*. Como mencionó la autora, el método era adecuado porque la monofilia de los tres géneros, *Homo, Pan* y *Gorilla,* no es puesta en duda.

El resultado obtenido por Kennedy (1991) puso de manifiesto que ninguno de los 12 rasgos considerados era autapomórfico para *Homo erectus*. Ocho de los nueve no métricos (cualitativos) suponían simplesiomorfias, caracteres heredados que aparecieron en el ancestro común más reciente. El noveno, la presencia de un torus occipital, se encuentra también en otros homininos distintos al *Homo erectus,* incluyendo al humano moderno.

Los tres restantes rasgos estudiados por Kennedy (1991) son los siguientes: volumen endocraneal, grosor de la pared craneal y grosor de la placa timpánica, que resultan altos en todos los casos. Los tres son caracteres métricos, es decir, pueden expresarse mediante una cifra. Así que, de acuerdo con la interpretación estricta de las reglas de la cladística original, esa condición de rasgo medible de manera cuantitativa descalificaría la capacidad endocraneal como rasgo que pueda considerarse autapomórfico.

Respecto del segundo rasgo, además de tener el mismo inconveniente de poder expresarse de forma métrica, Gail Kennedy (1991) indicó que está formado en realidad por dos procesos; uno primitivo —expansión lateral de la parte inferior de la bóveda— y el otro

Caja 13.1 El fémur de Trinil

La aparición de los restos de Trinil atribuidos por Eugène Dubois a *Pithecanthropus erectus* llevó a considerar a *Homo erectus* como un ser con cráneo muy primitivo que, no obstante, tendría de la nuca abajo una anatomía semejante a la nuestra. Esa idea fue, sin embargo, puesta en duda tras el meticuloso estudio de Franz Weidenreich (1941) del fémur de Zhoukoudian (capítulo 14). Weidenreich indicó que *Homo erectus* cuenta con una combinación de rasgos anatómicos distinguible con claridad de la de *Homo sapiens,* atribuyendo el fémur de Trinil a un ejemplar de nuestra propia especie. Al margen de esas consideraciones, no puede sostenerse que la bipedia en sí misma, aludida por el término «erectus», tenga la condición de rasgo derivado en un hominino del Pleistoceno. Como sabemos, la locomoción bípeda es un rasgo aparecido en el Mioceno y constituye una sinapomorfia —apomorfia compartida— para todos los taxa del linaje humano.

Caja 13.2 Continuidad volumétrica del cráneo

Los valores que indican el volumen craneal se superponen entre los diferentes taxa, convirtiendo en imposible el hecho de fijar una frontera que indique cuándo un volumen «bajo» se convierte en «alto». Precisamente por esa continuidad ligada a los rasgos métricos la cladística original de Hennig (1966) los desechó como útiles para indicar apomorfias, aunque fueron recuperados más tarde por la cladística reformada (Platnick, 1979); véase capítulo 2.

derivado —grosor de la parte superior de la bóveda craneal. Este último resulta compartido por *Homo erectus* y los neandertales. Por fin, el tercer rasgo, el grosor de la placa timpánica, también es primitivo y, de nuevo, se comparte con los neandertales.

Kennedy (1991) concluyó que la ausencia de autapomorfias convertía *Homo erectus* en una especie mal definida y por tanto inválida; algo en lo que el autor coincidió con los análisis de Chris Stringer (1984) y Jean-Jacques Hublin (1986).

Decir que *Homo erectus* es una especie inválida implica que debe ser reducida a algún otro taxón preexistente porque no cuenta con una realidad propia y distintiva. Pero como Kennedy (1991) admitió el carácter derivado de *Homo erectus* respecto de *Australopithecus,* por esa parte la diferencia específica queda clara. Las apomorfias de *Homo erectus* respecto de *Australopithecus* indican que ha aparecido un nuevo tipo de hominino. Como recordaremos, Bernard Wood y Mark Collard (1999b) sostuvieron que *Homo erectus* es el primer taxón admisible del género.

1.2 ¿Cómo puede ser entonces que se trate de una especie no válida?

La nueva especie nombrada sería inválida si los ejemplares que suelen colocarse en *Homo erectus* pudieran ser acomodados en otro taxón definido con anterioridad, cosa que, de acuerdo con las reglas de la taxonomía, habría que seguir al pie de la letra. Las especies ya nombradas cuando Dubois propuso al *Pithecanthropus* eran *Homo neanderthalensis* y, claro está, *Homo sapiens*. De acuerdo con la carencia de rasgos propios distintos de los que también se encuentran en los humanos modernos, Hublin (1986) sostuvo que los ejemplares de *Homo erectus* deberían ser incluidos en *Homo sapiens*. Sin embargo, el trabajo de Kennedy (1991) rechazó la hipótesis de que el conjunto de los ejemplares de *Homo erectus* perteneciese a la misma especie que los humanos modernos. De hecho, la propuesta de Hublin (1986) es muy minoritaria; ni Kennedy ni Stringer, por referirnos sólo a los autores mencionados, propusieron retirar *H. erectus* de la lista de las especies de *Homo*. Hoy día es común entender ese taxón como un miembro de pleno derecho del linaje humano.

El problema de fondo de la ausencia de autapomorfias quedó indicado muy bien en el análisis de Gail Kennedy (1991); no tiene tanto que ver con la realidad biológica de *Homo erectus* como con su consideración taxonómica. Kennedy (1991) admitió la posibilidad de que la sistemática filogenética —la basada en los métodos cladísticos; algo que la autora no dice pero se sobreentiende— carezca de la discriminación suficiente para ser útil en niveles inferiores al del género. De ser así, en el caso de *Homo erectus* habría que conformarse con un análisis fenético o, todo lo más, con la descripción de su pauta morfológica total. Sin olvidar su historia evolutiva.

2. Poblaciones tras la primera salida de África

Cerramos el capítulo 11, dedicado a interpretar la evolución humana durante el Plioceno, aludiendo a las dispersiones de los homini-

Caja 13.3 *Homo erectus* sensu stricto y sensu lato

Un reflejo del alcance de las diferencias entre los homininos del Pleistoceno Inferior y Medio que forman las poblaciones africanas y asiáticas se tiene en la propuesta de separarlos en dos distintas especies, *Homo erectus* y *Homo ergaster* (capítulo siguiente). La renuencia a aceptar *Homo ergaster* lleva a que se recurra con cierta frecuencia al nombre de *Homo erectus* sensu lato para los ejemplares africanos. Como son numerosos autores los que se decantaron por esa fórmula y, al comunicar sus descubrimientos de ejemplares africanos, no usaron el taxón *Homo ergaster* sino *Homo erectus,* utilizaremos de manera profusa a lo largo de este capítulo y los siguientes el nombre de *Homo erectus* sensu stricto para los especímenes asiáticos y *Homo erectus* sensu lato para los africanos. El sentido que tiene una especie *Homo ergaster* distinta a la de *Homo erectus* será abordado en el capítulo siguiente.

nos por el continente africano con las distintas alternativas que les sitúan a las puertas de la salida de África y a punto de llevar a cabo la colonización asiática. Se trata ahora de entender el sentido de las evidencias fósiles de ese proceso de dispersión en el Pleistoceno Medio. Para ello deberemos emplazarlo en el contexto de sus pautas evolutivas.

A partir de la salida de los homininos de África, cabe contar con dos poblaciones distintas que, de ser el resultado de una migración excepcional y única, se relacionarían poco entre sí.

El yacimiento de Dmanisi, de acuerdo con la interpretación que hicimos al hablar de sus restos, desempeña un papel importante respecto de los distintos flujos migratorios realizados entre 1,85 y 1,78 m.a. (Ferring *et al.,* 2011). Pero, por otra parte, existen evidencias que indican que esa dispersión pudo muy bien no haber supuesto la primera salida de África. Como vimos en el capítulo 12, dedicado a las tradiciones culturales, en el yacimiento de Yiron (valle del río Jordán, Israel) han sido hallados artefactos líticos del modo 1 con una edad de cerca de 2,4 m.a. (Ronen, 2006) que indican una dispersión anterior.

En su conjunto, las herramientas aparecidas en la franja cercana al Jordán indican que entre 2,4 y 0,8 m.a. se dieron no menos de cinco salidas de África, antecediendo de forma notable la primera de ellas a la detectada en Dmanisi. Ese hecho plantea dudas acerca de qué grupo de homininos es el que podría haber dado lugar a las poblaciones de *Homo erectus* de Asia, toda vez que en los yacimientos del corredor de Israel no se han hallado fósiles lo bastante informativos acerca de los autores de las tallas líticas. Emiliano Aguirre (2000) acertó al considerar que resulta un tanto forzado sostener que *H. georgicus,* con rasgos de los *H. erectus* africanos ausentes en los ejemplares asiáticos, pueda considerarse ancestro de estos últimos, por lo que sería factible que los *H. erectus* asiáticos procediesen de una migración anterior. Un argumento similar ha sido utilizado por distintos autores en referencia al *Homo floresiensis,* taxón que examinaremos en un capítulo posterior y cuya morfología parece deri-

Caja 13.4 Corredores para la salida de África

Los enclaves de Dmanisi y del valle del Jordán no son los únicos corredores que han permitido las migraciones de homininos fuera de África. Dos yacimientos de Anatolia (Turquía), Dursunlu y Kaletepe Deresi 3 —el primero con una edad de 1,1-0,9 m.a. obtenida por paleomagnetismo y comparación faunística, y el segundo con una datación imprecisa que apuntaría en cualquier caso a menos de 1,1 m.a.—, indican otro camino de dispersión (Kuhn, 2010). La cercanía tanto de Dmanisi como de Ubeidiya respecto de Anatolia implica, sin embargo, que no se trata en realidad de una ruta alternativa.

var de un miembro muy antiguo del género *Homo* (Morwood *et al.,* 2009; Wood, 2011).

3. Variables de la dispersión poblacional

Sea cual fuese la fecha de la primera salida de África, resulta necesario interpretar las causas de unos movimientos poblacionales de semejante magnitud. En capítulos sucesivos examinaremos las posibles rutas de migración hacia Asia y Europa y las evidencias paleontológicas y arqueológicas que las sustentan; vayamos ahora con las características que otorgan a los homininos una capacidad migratoria tan amplia.

Ya nos hemos referido en el capítulo 12 a los parámetros que permiten analizar la capacidad de migración de una especie: tamaño del territorio ocupado (HR, *home range size*) y coeficiente o índice de calidad de la dieta (DQ, *diet quality*) (Antón, Leonard y Robertson, 2002). Vimos entonces que tanto *Homo habilis* como *Homo erectus* contaron con incrementos tanto en esos parámetros como en la masa corporal, unas medidas que Susan Antón, William Leonard y Marcia Robertson (2002) han relacionado con la ingesta de carne. Pero son numerosos los autores que sitúan en pautas exógenas —cambios medioambientales; coincidencia con las migraciones de otros mamíferos— la causa principal de los movimientos poblacionales humanos.

Jan Van der Made (2011) es quien ha proporcionado el modelo más amplio del origen e incidencias de los flujos migratorios entre África y Asia, por encima de los cambios climáticos y la disponibilidad de corredores con paisajes abiertos. Para su estudio, Van der Made (2011) comparó las secuencias de dispersión de distintos mamíferos considerando, a través del examen del registro fósil en las distintas localidades, lo siguiente:

1. La procedencia de la fauna, las áreas de paso y los lugares de ocupación final.
2. La presencia de nuevas especies ya sea por inmigración o por evolución local.
3. Los cambios climáticos y medioambientales.

De acuerdo con las pautas que hemos tenido en cuenta hasta aquí, la salida de los homininos de África tuvo lugar hacia 1,8 m.a. atrás, o en fechas algo anteriores. En ese rango temporal, el intercambio de fauna entre África y Eurasia quedó detenido durante un lapso considerable a causa, según parece, de un incremento en la aridez documentado en el norte de África y la península Arábiga (Van der Made, 2011). En la medida en que las poblaciones de *Homo* se encontraban en torno a los 2,5 m.a. establecidas en África del este, la cuestión a resolver es qué circunstancias conducirían a los homininos a llevar a cabo la migración hacia las puertas de Eurasia justo cuando el resto de la fauna encontraba dificultades para lograr ese tránsito. La respuesta que da el modelo de Van der Made (2011) es la de o bien una evolución biológica, o avances sociales y culturales, indicando que existen indicios de todos esos fenómenos: aparición y rápida dispersión de *Homo erectus* (Antón, 2002; 2003), por una parte; presencia, por otra, de conductas cooperativas de atención a los miembros impedidos del grupo indicadas por el cráneo edéntulo de Dmanisi (Lordkipanidze *et al.,* 2005).

El modelo de Jan Van der Made (2011) sostiene que la barrera árida que impedía el

Caja 13.5 Una limitación más derivada de lo precario del registro fósil

Van der Made (2011) advirtió acerca de las limitaciones que tiene cualquier estudio que quiera ser global, habida cuenta de lo parcial y discontinuo que es el registro fósil con zonas mejor estudiadas que otras. Esa cautela debe ser tenida en cuenta siempre que se aborde cualquier modelo interpretativo de los procesos de evolución.

Caja 13.6 El achelense y la dispersión humana

Conviene hacer una precisión respecto del esquema de la figura 13.2. Las evidencias arqueológicas, con la ausencia de herramientas achelenses al este de la línea de Movius (capítulo 12), indican que la separación de las poblaciones asiática y africana de *Homo erectus* tuvo que producirse antes del surgimiento del modo 2 africano y mantenerse durante un largo período de tiempo. Si se compara ese cambio tecnológico con los útiles de Ubeidiya, entonces la fecha de *c.* 1,4 m.a. marca la edad más tardía en que pudo tener lugar el aislamiento de las poblaciones asiáticas frente a las africanas. Como veremos más adelante, las edades de los distintos ejemplares de *H. erectus* del Extremo Oriente obligan a entender que las colonizaciones de Java y China tuvieron que realizarse gracias a las dispersiones pre-Ubeidiya.

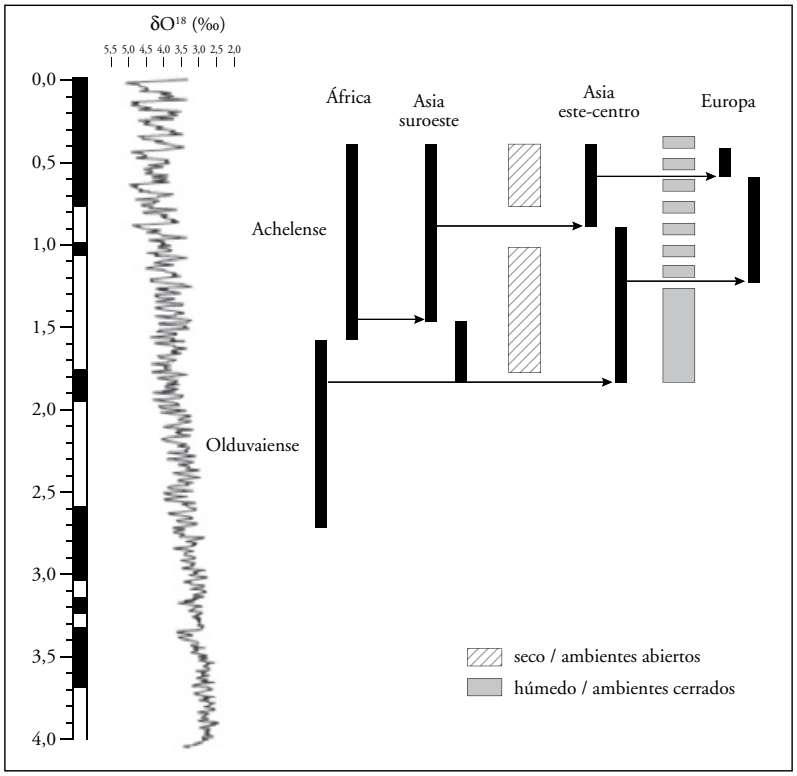


Figura 13.2 Distribución temporal del modo 1 (cultura olduvaiense) y modo 2 (achelense) en África, suroeste de Asia, este de Asia y Europa (Van der Made, 2011).

intercambio de faunas entre África y Eurasia desapareció hacia 1,2 m.a. atrás cuando los espacios abiertos comenzaron a expandirse en forma cíclica en Europa central. La llegada de los homininos a Europa que, como veremos, se produce en esas fechas, sí parece estar relacionada con la migración de la fauna de grandes herbívoros de hábitats abiertos. Aún más tardía debió de ser la expansión de las herramientas achelenses, aparecidas en África hace unos 1,6 m.a., cuya presencia puede cifrarse en *c.* 0,9 m.a. en el sudoeste asiático y en *c.* 0,6 m.a. en Europa (véase figura 13.2).

4. Apomorfias de *Homo erectus*

La descripción del proceso evolutivo relacionado con la radiación de los homininos por los distintos continentes nos llevará a describir en el capítulo próximo los ejemplares afri-

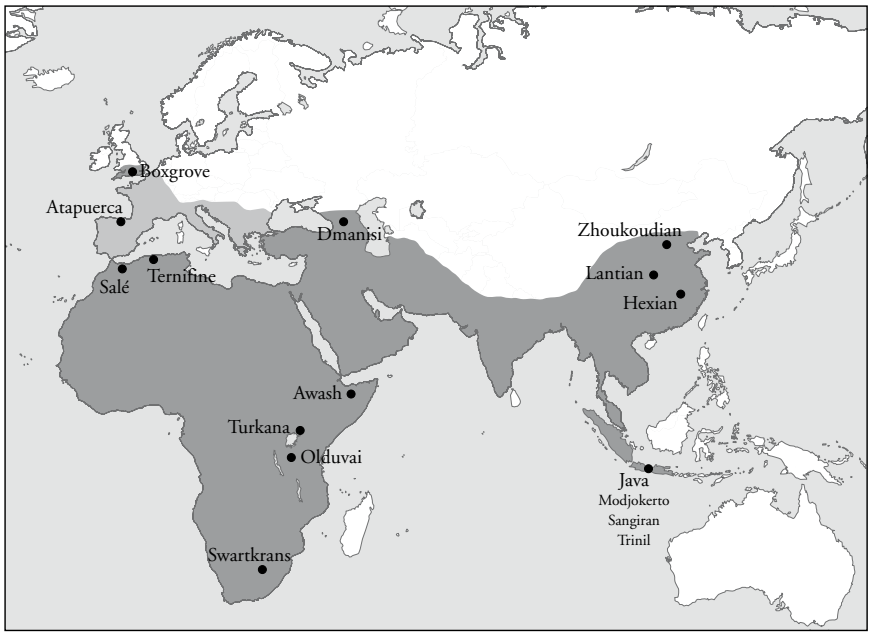


Figura 13.3 Rango de distribución de la muestra completa de *H. erectus*. En gris claro los ejemplares europeos que son de atribución dudosa.

canos y la colonización de Asia. La presencia de homininos antiguos en Europa será atendida en el capítulo 15. Esa secuencia se contradice en cierto modo con lo que fue el proceso del descubrimiento histórico de los homininos del Pleistoceno Medio. Los primeros ejemplares de *Homo erectus* que aparecieron fueron los asiáticos y la imagen del taxón se fijó de acuerdo con sus características. Las dudas aparecidas al comparar los especímenes de los distintos continentes fueron posteriores.

Antes de entrar en esa descripción de los distintos ejemplares, daremos una impresión general acerca de la morfología de *Homo erectus* considerado en su conjunto.

La lista de las apomorfias atribuidas a *Homo erectus* —los rasgos que aparecen en ese taxón, estén o no en los posteriores— sería prolija porque son muchos los autores que fueron añadiendo rasgos así, en particular en la década de 1980. Gail Kennedy (1991), en el estudio que hemos comentado al principio de este capítulo, realizó una primera labor de expurgo para llegar a las apomorfias craneales «rigurosas», es decir, a las elegidas siguiendo métodos.

De acuerdo con Kennedy (1991), cabe indicar las apomorfias siguientes (hemos eliminado las de más difícil apreciación):

Caja 13.7 La quilla ectocraneal

El rasgo de una quilla ectocraneal puede poner de manifiesto el problema de una caracterización cualitativa apta para definir *Homo erectus*. Como tal, está presente tanto en el grupo de control (simios africanos) como en todos los miembros de *Homo,* pero no con las mismas dimensiones. Y aunque los solapamientos de la muestra convierten en poco fiable un análisis métrico, el «aspecto global» del cráneo de *Homo erectus* resulta muy característico. Si un exceso de formalismo nos obligase a indicar diferencias objetivables y no sólo «aspectos globales», Kennedy (1991) indicó una particularidad de *Homo erectus* relacionada con la ontogénesis de la quilla ectocraneal. Sólo los ejemplares juveniles y las hembras de *H. erectus* cuentan con ese rasgo entre todos los taxa analizados por la autora.

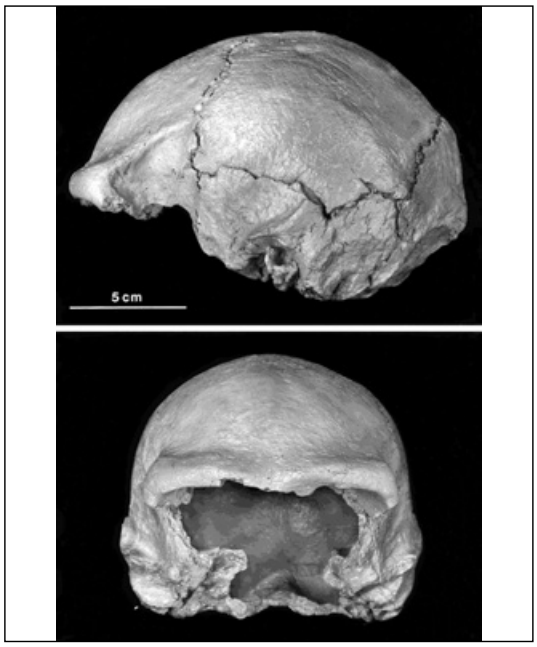


Figura 13.4 Calota Sambungmacan 3, que puede considerarse como representativa de *H. erectus* (Delson *et al.,* 2001).

- Una capacidad craneal superior, entre 700 y 1.250 cm^3.
- Forma alargada del cráneo (platicefalia).
- Engrosamiento (neumatización) de las paredes craneales.
- Torus glabelar y occipital.
- Placa timpánica gruesa.
- Quilla ectocraneal.
- Fisura mastoidea.

Homo erectus también conserva ciertos rasgos primitivos (plesiomorfias), como son el prognatismo facial, los caninos algo proyectados y los molares relativamente grandes, aunque menos que en el caso de los australopitecinos (hasta el punto de que Chris Stringer, 1987, tomó la reducción dental en *H. erectus* como un carácter derivado).

4.1 Talla y masa corporal de *Homo erectus*

La morfología craneal y mandibular de *Homo erectus* se pudo precisar en detalle mediante la comparación de los numerosos fósiles asiáticos y africanos pero las características postcraneales fueron más difíciles de establecer a causa de la escasez de restos. En un artículo dedicado a estudiar los postcraneales de *Homo erectus,* Michael Day (1984) mencionó el fémur de Trinil (Indonesia) descrito por Dubois, los fragmentos femorales de Zhoukoudian (China), el fémur OH 28 de Olduvai (Tanzania), el fémur KNM-ER 737 de Koobi Fora (Kenia), los fragmentos pélvicos KNM-ER 3228 (Koobi Fora) y un ejemplar europeo: Arago XLIV (Francia). La lista destaca por lo limitada y las dudas acerca de la presencia de *Homo erectus* en Europa la reducirían aún más.

En el mismo año de 1984, un cúbito, tres vértebras, una costilla y parte del hueso innominado, la mano y el pie de un *Homo erectus* fueron hallados en Yingkou (China) (Wei, 1984) aumentando las muestras de postcraneales disponibles. Pero hasta la aparición del ejemplar de Nariokotome —KNM-WT 15000 (Brown *et al.,* 1985), un esqueleto bastante completo al que nos referiremos en el próximo capítulo— no se dispuso de información suficiente. Al aparecer el ejemplar KNM-WT 15000, sus medidas supusieron una sorpresa. Por el grado de desarrollo dental se calculó que la edad del individuo al morir debía de ser de unos doce años. Pese a esa edad temprana, la longitud de los huesos largos del esqueleto era semejante a la de los adultos de etnia blanca de Norteamérica; eso quiere decir que la altura de KNM-WT 15000 —de cerca de 1,60 m, lo que implicaría haber alcanzado alrededor de 1,85 m al terminar su desarrollo—, superaría en mucho el promedio de los humanos actuales (Brown *et al.,* 1985). El estudio posterior de Alan Walker y Richard Leakey (1993) confirmó esas primeras impresiones.

La sorpresa que produjo el hallazgo de KNM-WT 15000 dio lugar a que se examinase bajo otro prisma la muestra existente de restos postcraneales del Pleistoceno Medio, muy escasa como ya hemos dicho. Así, Alan Walker (1993), en un estudio realizado a partir de seis *Homo erectus* africanos sobre los

Caja 13.8 El tamaño de KNM-WT 15000

James Ohman y colaboradores (2002) disintieron de las apreciaciones más comunes respecto del tamaño del ejemplar. Tomando en cuenta la desproporción axial/apendicular y una edad —con arreglo a la dentición— superior a la indicada en principio, estimaron en 1,47 metros la altura de KNM-WT 15000 dando como posible que fuese incluso algo menor. Los autores no indicaron la posible talla adulta, pero si la extrapolación hecha por Brown *et al.* (1985) es correcta, rondaría 1,70 m. A su vez, Ronda Graves y colaboradores (2010) estimaron que las pautas de desarrollo de KNM-WT 15000 indican que habría alcanzado la edad madura a los 12,3 años. La talla a esa edad correspondería, en el cálculo realizado por Graves *et al.* (2010), a 1,63 metros y no a 1,85.

que se pueden calcular las medidas correspondientes, sacó la conclusión de que el promedio de altura de la especie estaría en 1,70 metros (entre 158 y 185 cm) y el promedio de peso en 58 kilos (entre 51 y 68). *Homo erectus*, de tal forma, se encontraría dentro del 17% de los seres humanos actuales de mayor talla y peso.

El cálculo de Walker (1993) no obliga a considerar, sin embargo, que todos los miembros de un conjunto tan amplio y diverso como es *Homo erectus* compartiesen un mismo rango de alturas. Bernard Vandermeersch y María Dolores Garralda (1994) sostuvieron que la variabilidad sexual, individual y poblacional presente hoy se fijó ya con *H. erectus*. En consecuencia, y si nos fijamos en las condiciones de los humanos actuales, la altura de *Homo erectus* sería muy variable. Vandermeersch y Garralda (1994) la cifraron entre 1,50 y 1,80 metros, añadiendo que, en términos relativos, tanto *Homo habilis* como *Australopithecus afarensis* tendrían una variabilidad todavía mayor.

Un apoyo a la hipótesis de una gran variabilidad en *Homo erectus,* superior incluso a la calculada por Vandermeersch y Garralda (1994), apareció con la pelvis de Gona (Etiopía).

El ejemplar BSN49/P27 es una pelvis casi completa de una hembra adulta que incluye la última vértebra lumbar. El fósil fue hallado en el yacimiento de Gona, perteneciente a la Formación Busidima de la zona de Afar en Etiopía. La localidad BSN49 de Gona se encuentra situada entre la toba Silbo, con 0,751 ± 0,022 m.a. y la parte inferior del cron Matuyama, 1,778 m.a. (Simpson *et al.,* 2008).

La reconstrucción de la pelvis de Gona puso de manifiesto dos características interesantes. La primera, que se trata de un ejemplar de talla muy modesta: entre 1,26 y 1,46 m, de acuerdo con Scott Simpson *et al.* (2008), cosa que contrasta de forma notable con los datos de KNM-WT 15000 incluso si se tiene en cuenta el cálculo reducido de Ohman *et al.* (2002) (véase caja 13.8). En un estudio posterior, Christopher Ruff (2010) obtuvo para la hembra de Gona una masa corporal de 33,2 kg. Esa cifra se encuentra muy por debajo de la media de los ejemplares de *Homo* (Ruff obtuvo 70,5 kg de promedio, con un abanico entre 52-82 kg), y caen dentro de *Australopithecus* (34,1 y 24-51,5 kg, respectivamente). En consecuencia, Ruff (2010) sostuvo que el fósil de Gona incrementaba el rango de los dimorfismos sexuales en *Homo erectus* hasta el punto de ser más grande que el de cualquier otra especie viva de primate.

La segunda característica a resaltar en BSN49/P27 estriba en su forma. Con una anchura biilíaca de 288 mm, su amplitud es mayor que la pelvis de los humanos actuales. Unida a la altura del ejemplar de Gona, el resultado lleva a un tronco muy amplio y corto: sólo las pelvis de la Sima de los Huesos de Atapuerca (España), Jinniushan (China) y Kebara (Israel) son más amplias que la de Gona (Simpson *et al.,* 2008).

Scott Simpson y colaboradores (2008), tras el análisis del ejemplar, sostuvieron que la pelvis humana habría sufrido durante el Pleistoceno Medio cambios anatómicos que no se relacionan con las necesidades de la locomoción bípeda útil para recorrer largas distancias —ya fijados, para los autores, por

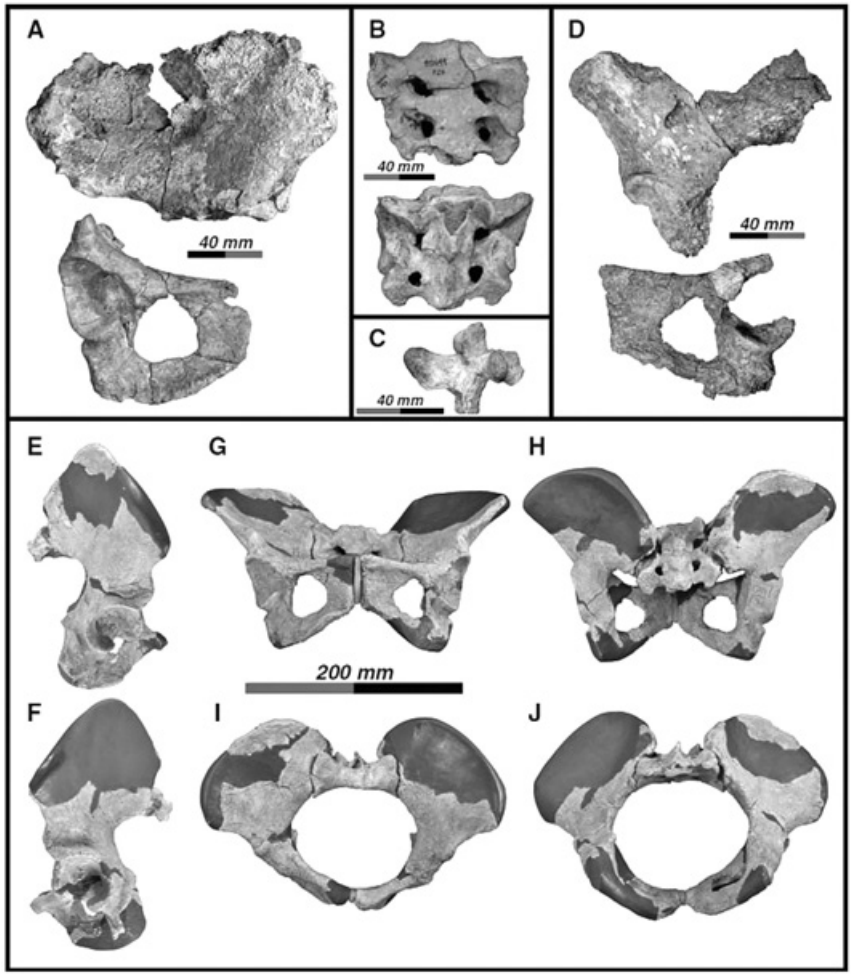


Figura 13.5 Pelvis BSNN49/P27 de Gona (Etiopía). A: coxis derecho con vista anterolateral del ilion y postlateral del fragmento isquiopúbico. B: vistas anterior y posterior del sacro. C: vista lateral derecha de la vértebra lumbar. D: vistas posterolateral del ilion y anterolateral del fragmento isquiopúbico. E-J: vistas de la pelvis reconstruida. Las zonas más oscuras de la parte inferior son áreas reconstruidas o restauradas. Escalas: A-D, 40 mm; E-J, 200 mm (Simpson *et al.,* 2008).

los *Homo* anteriores. ¿Con qué, entonces? La talla y el aspecto de tronco y pelvis son características que cuentan en los humanos actuales con una amplia variación ecogeográfica. Las poblaciones adaptadas al frío suelen mostrar una talla menor, tronco más ancho y pelvis amplia; las etnias de zonas tropicales muestran la pauta contraria: troncos altos y estrechos. Sin embargo, con la excepción de KNM-WT 15000 —cuya reconstrucción pusieron en duda Simpson *et al.* (2008)— todas las pelvis de *Homo erectus* son, en su aspecto lateral, semejantes a la de Gona. Se trata de una condición mantenida hasta los ejemplares de humanos modernos de Oriente Próximo de hace 100.000 años como los de Skhul (Israel). Pese a la diversidad de áreas de habitación, *Homo erectus* parece haber fijado una estructura corporal un tanto uniforme que se conservó en estasis durante un largo tiempo (Simpson *et al.,* 2008).

De ser así, ¿cuáles serían las razones adaptativas de un cambio tan importante mantenido? El estudio de Scott Simpson y colaboradores (2008) de la pelvis de Gona indicó una explicación de tipo obstétrico. Los autores calcularon un tamaño cerebral en el neonato de *Homo erectus* del Pleistoceno Inferior que supone el 34-36% del tamaño adulto; un valor intermedio entre el 40% del chimpancé y el 28% de los humanos modernos. Ese porcentaje corresponde, a partir de

Caja 13.9 Soluciones para el parto

Scott Simpson *et al.* (2008) indicaron que las dos teóricas soluciones anatómicas para permitir el nacimiento de crías con cerebros grandes son un cuerpo femenino de mayor tamaño que permita pelvis isométricamente más amplias o bien el desarrollo de pelvis anchas en las hembras, que implican un dimorfismo sexual importante. Es evidente que la pelvis de Gona es un indicio de esta segunda solución pero la primera puede ser objetada como verdadera alternativa. El mismo incremento isométrico que aumentaría el tamaño de la pelvis ligado al incremento de la altura del cuerpo llevaría también a un cráneo isométricamente más grande —sin tomar en consideración el aumento extraalométrico del tamaño cerebral en *Homo erectus*. Parece que las únicas soluciones anatómicas son o bien la que indica la pelvis de Gona, o un nacimiento con cerebro más inmaduro, como sucede con los humanos modernos.

los 600-1.067 cm^3 del volumen cerebral de *Homo erectus* adulto —880 cm^3 de promedio—, a un cerebro de 299-316 cm^3 para el recién nacido. La pelvis de Gona podría haber permitido nacer a crías de hasta 315 cm^3 de cráneo (Simpson *et al.,* 2008).

4.2 Las huellas de Koobi Fora

Más indicios acerca de la talla y masa corporal de *Homo erectus* proceden de dos rastros fósiles de huellas: el del área 103 de Koobi Fora, estudiado por Anna Behrensmeyer y Léo Laporte (1981), y el del yacimiento FwJj14E perteneciente al Miembro Okote en Ileret (Kenia), estudiado por Matthew Bennett y colaboradores (2009). A ambas series de huellas fósiles nos hemos referido en el capítulo 5.

La medida de las huellas de Koobi Fora corresponderían a un pie de alrededor de 26 cm de largo y 10 cm de ancho, que sitúa a los autores de las pisadas cerca del promedio de los humanos actuales de Norteamérica. La talla sería de 1,685 metros si se toma como grupo de referencia el de los norteamericanos de sexo masculino, tanto de origen europeo como africano, e incluso 1,80 metros si la comparación del pie se hace con los bosquimanos San. La longitud del paso es, por el contrario, más pequeña que la de los humanos modernos, pero esa circunstancia la interpretaron Behrensmeyer y Laporte (1981) como la con-

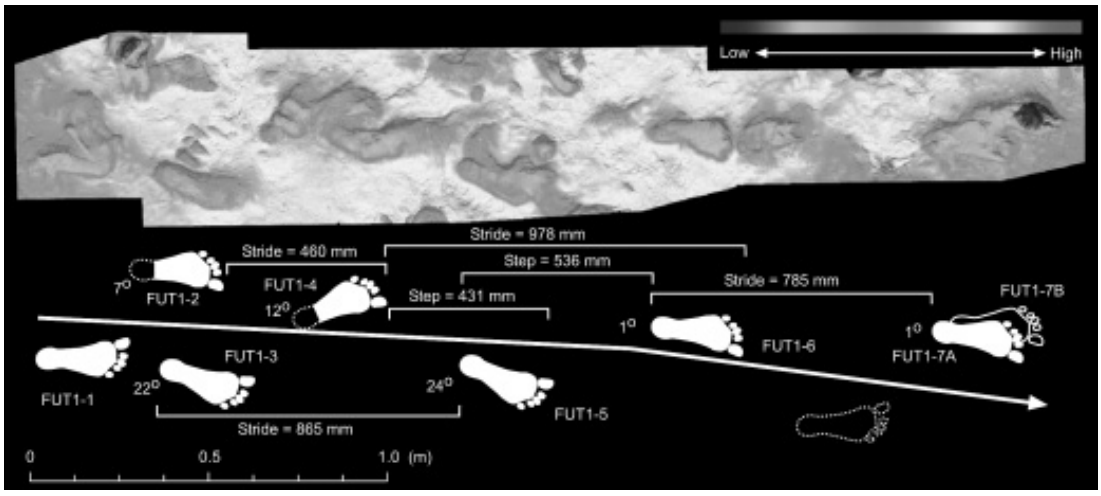


Figura 13.6 Huellas fósiles de Ileret (Kenia). Esquema de Mathew Bennett *et al.* (2009).

Caja 13.10 Consecuencias del cambio de dieta

Mark Cohen y George Armelagos (1984) han relacionado la pérdida de la masa corporal con el cambio de dieta, es decir, con el descenso de la dependencia de la carne que se produce de la mano de la aparición de la agricultura. Vincenzo Formicola y Monica Giannecchini (1999) también apuntaron a factores nutricionales para explicar los cambios de estatura pero sin descartar que las variaciones del flujo genético hubiesen tenido su papel.

secuencia de unos pasos vacilantes dados en un terreno resbaladizo.

El promedio de la altura de los autores de las pisadas de Ileret fue calculado en 1,75 ± 0,26 cm para los individuos que dejaron rastro en la superficie superior y 1,76 ± 0,26 cm para los de la inferior, excluyendo del cálculo de esta última serie un individuo tenido por subadulto cuyas huellas proporcionaron 0,92 ± 0,13 cm (Bennett *et al.,* 2009). Basándose en esos datos de peso y altura, Matthew Bennett y colaboradores (2009) atribuyeron las huellas a *Homo erectus*/*Homo ergaster*.

De aceptarse las cifras indicadas por las huellas de Koobi Fora, y por las de Ileret, la talla y el peso de los homininos debe haberse reducido en la última etapa del camino que lleva a los seres humanos modernos. Ésa es la conclusión de Christopher Ruff y colaboradores (1997) tras el estudio de las dimensiones de 163 esqueletos pertenecientes a un rango de edades que va desde los 10.000 años hasta 1,95 millones de años. En el estudio indicado, los especímenes del Pleistoceno resultan en promedio hasta 7,4 kilos más pesados que los humanos actuales (65,6 kg frente a 58,2), lo que supone un 12,7% de diferencia en masa corporal. Así que el cuerpo humano, en el género *Homo* al menos, debió de ser pequeño durante el Pleistoceno Inferior para alcanzar un máximo a comienzos del Pleistoceno Superior y decrecer después. El tamaño cerebral también sufrió, según Ruff *et al.* (1997), una merma desde principios del Paleolítico Superior, continuando el descenso en el Neolítico al menos en Europa (véase caja 13.10). La tendencia se invirtió en los últimos siglos en términos generales pero, hoy por hoy, una masa corporal grande equivalente a la de los ancestros de comienzos del Paleolítico Superior sólo se alcanza en las poblaciones de las latitudes altas del hemisferio norte.

La disminución de masa corporal ha sido interpretada por John Kappelman (1997) mediante una explicación distinta a la que se da por lo común acerca del éxito adaptativo humano. Éste suele ligarse a un crecimiento extraalométrico del cerebro, con aumentos superiores al del propio aumento del cuerpo. Pero la selección de cuerpos más pequeños, favorecida quizá por sistemas de cooperación y comunicación más eficaces, pudo haber llevado, según Kappelman (1997), a que el tamaño relativo del cerebro se incrementase por el simple hecho de que la masa corporal era menor.

14. Ejemplares africanos y asiáticos de *Homo erectus*

Si damos por cierto que *Homo habilis* condujo a un tipo de hominino más avanzado, *Homo erectus,* con la posible cronoespecie *H. georgicus* por medio, las mejores evidencias disponibles en favor de esa idea deberían encontrarse en África dado que el primero de esos dos taxa es sólo africano.

Han aparecido ejemplares de *Homo erectus* africanos en el valle del Rift, en Sudáfrica y en el Magreb. En términos históricos, no fueron los primeros fósiles descubiertos del taxón, como sabemos; ese honor le corresponde al *Pithecanthropus erectus* de Java. No obstante, tanto por el sentido de la evolución en el Pleistoceno Inferior como de acuerdo con el criterio seguido hasta ahora en este libro de abordar en primer lugar los ejemplares más antiguos, comenzaremos por los fósiles africanos.

1. *Homo erectus* africano

1.1 Olduvai

Al igual que en el caso del *P. boisei* y *H. habilis*, también fueron los hallazgos de Olduvai los que suministraron los primeros datos completos acerca de la morfología del *Homo erectus* africano y sus posibles relaciones filogenéticas.

A los especímenes del Lecho I y de la parte inferior del Lecho II de Olduvai, clasificados como *Homo habilis,* les suceden en términos estratigráficos otros ejemplares más modernos como el OH 9 que, situado en la parte superior del Lecho II, tiene una edad estimada en 1,25 m.a. (M. D. Leakey, 1971). El fósil OH 9 fue estudiado en profundidad por Rightmire (1979), quien revisó más tarde sus primeras conclusiones (Rightmire, 1990).

El OH 9 es un ejemplar parcial (véase figura 14.1) que incluye las estructuras supraorbitales y la base del cráneo y al que le falta la cara a partir de los huesos nasales. Su capacidad craneal fue estimada en 1.067 cm^3 (Holloway, 1973). El OH 12, por su parte, hallado por Mary Leakey en 1962 en superficie en terrenos que se atribuyen al Lecho IV (M. D. Leakey *et al.,* 1971), incluye la parte posterior de un cráneo pequeño, de unos 700-800 cm^3 (Holloway, 1973), a la que se añadieron posteriormente fragmentos de la cara estudiados

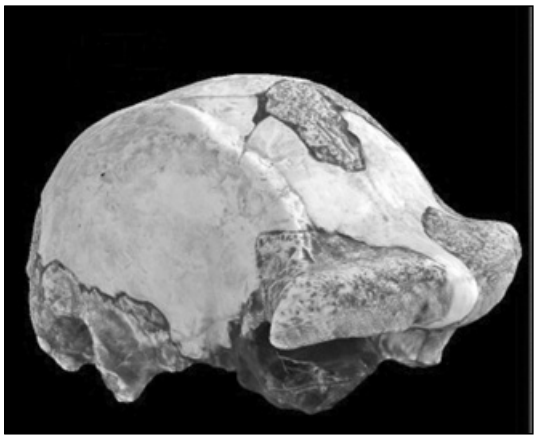


Figura 14.1 OH 9 (Leakey, 1971) en vista lateral. (Fotografía de http://tsjok45.files.wordpress.com/2012/09/oh9.png).

por Susan Antón (2004). En función de estos últimos, la autora consideró que OH 12 comparte rasgos, por una parte, con OH 9 y, por otra, con KNM-ER 3733 de Koobi Fora (Kenia).

El fósil OH 22 es una mandíbula derecha bastante bien conservada, con los premolares y los dos primeros molares, encontrada en terrenos que pueden ser del Lecho III o del IV y de una edad no inferior a los 0,62 m.a. (Rightmire, 1980). Existen también otros fragmentos mandibulares (OH 23, Masek Beds; OH 51, Lechos III-IV —M. D. Leakey, 1994—), y algunos restos postcraneales procedentes del Lecho IV, como un fémur izquierdo y un hueso innominado también izquierdo que forman el espécimen OH 28 (M. D. Leakey, 1971). Day (1971) clasificó el OH 28 como *Homo erectus*, sin más, habida cuenta de su similitud con los ejemplares de Pekín. Un cúbito casi completo, OH 36, es más antiguo, de morfología también más robusta y procede de la parte superior del Lecho II (Day, 1986).

Como a menudo sucede, las diferencias entre esos restos de Olduvai, que abarcan un rango de edades de 750.000 años, fueron interpretadas o bien como propias de dimorfismos sexuales (Rightmire, 1990), o bien como indicativas de diferentes especies (Holloway, 1973). Su relación con los ejemplares asiáticos ha sido también un motivo constante de controversia; más tarde abordaremos ese extremo.

1.2 Koobi Fora

Los yacimientos de una y otra orilla del lago Turkana ofrecen una muestra muy amplia de ejemplares de *Homo*, tanto los que ya hemos visto —incluido el ejemplar que dio paso a la propuesta de *H. rudolfensis*— como otros más modernos que entran en *H. erectus* sensu lato. Se incluyen entre estos últimos los cráneos mejor conservados y el esqueleto más completo disponible del taxón.

El ejemplar KNM-ER 3733 (véase figura 14.2) fue hallado *in situ* en el miembro superior de Koobi Fora y lo componen una calota completa con una buena parte de la cara —incluidos los huesos nasales y los cigomáticos— junto con los alvéolos de los dientes anteriores y algunos premolares y molares (R. E. F. Leakey, 1976; R. E .F. Leakey y Walker, 1976). En el estudio de Richard Leakey y Alan Walker (1976), los autores sacaron la conclusión de que la capacidad craneal del KNM-ER 3733 es de alrededor de 800-900 cm^3 y que, en todos sus rasgos, el cráneo resulta notablemente similar al *Homo erectus* de Pekín. No es de extrañar, pues, que Richard Leakey y Walker (1976) clasificasen el 3733 como *Homo erectus*. Ese hecho supuso, incidentalmente, una prueba muy sólida en contra de la «hipótesis de la especie única». El 3733, comparado con cráneos de Koobi Fora de parecida edad como el KNM-ER 406 —que pertenece a un parántropo (capítulo 9)—, indicaba que más de una especie de homininos había vivido en el mismo lugar y al mismo tiempo. Es ese propósito, el de oponerse a la «especie única», el inspirador del artículo de Richard Leakey y Walker (1976) en el que defendieron la condición de *H. erectus* del 3733.

Muchos autores han coincidido la identificación entre el KNM-ER 3733 y los ejempla-

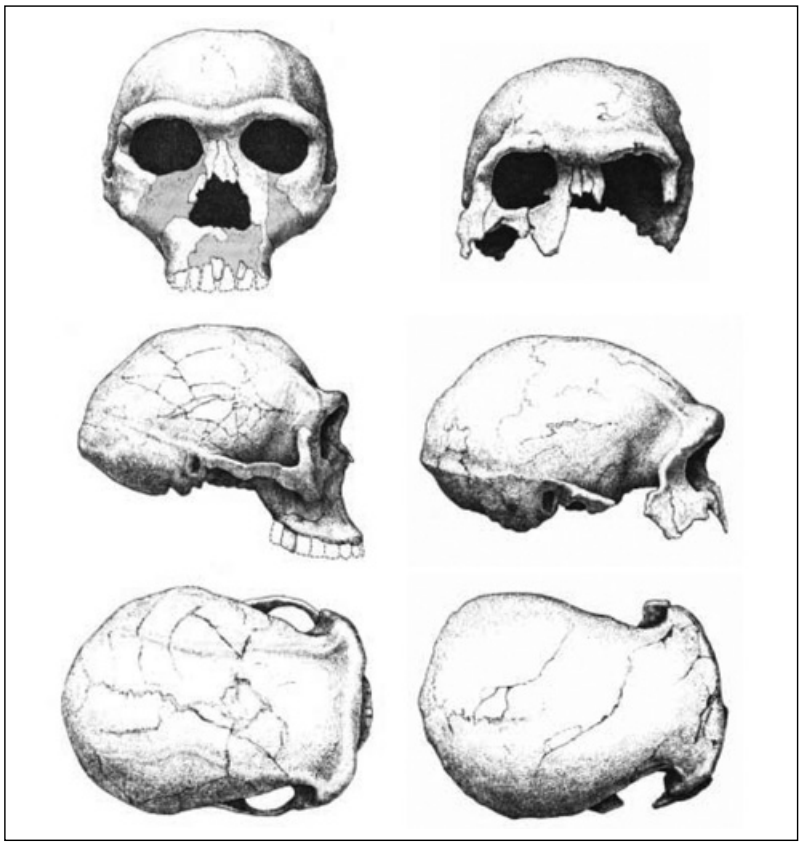


Figura 14.2 KNM-ER 3733 (izda.) y 3883 (dcha.), *Homo erectus* (Walter y Leakey, 1978).

res de Zhoukoudian (China) puesta de manifiesto por Richard Leakey y Alan Walker. Sin embargo, el análisis llevado a cabo por Colin Groves (1989) sobre los cladogramas que mejor resolverían las relaciones entre los diferentes ejemplares atribuidos a *Homo* de Turkana se alejó de esas conclusiones. Groves disintió de que las comparaciones morfométricas entre el 3733 y los ejemplares de Pekín apoyaran la idea de que son semejantes y, por tanto, deben clasificarse en la misma especie. Groves (1989) concluyó que el 3733 no posee los rasgos autapomórficos del *Homo erectus* y que, por tanto, tampoco puede ser clasificado como tal. Ese mismo diagnóstico estableció Bernard Wood (1984) al plantear la alternativa de tener que cambiar la definición de *Homo erectus* para que pudiera acoger a los cráneos 3733 y 3883 de Koobi Fora, o bien excluir estos últimos de los *Homo erectus* sensu stricto.

El KNM-ER 3883 es otro cráneo un poco más antiguo que el anterior y algo más robusto, cuyas diferencias con el 3733 las atribuyó Milford Wolpoff (1980) a dimorfismos sexuales. Así, el 3733 sería una hembra, y el 3883, un macho. En cualquier caso, y como indicó Groves (1989), la capacidad craneal de ambos queda por debajo del rango de variación de los cráneos de erectus de China. El volumen de 3883, supuestamente un macho, es incluso menor que el del ejemplar 3733, más grácil.

1.3 West Turkana

La otra orilla del lago Turkana, la oeste, ha proporcionado también ejemplares de *Homo erectus* sensu lato. Procedentes del Miembro Kaitio de la Formación Nachukui, con 1,9-1,65 m.a. de edad, son numerosos útiles

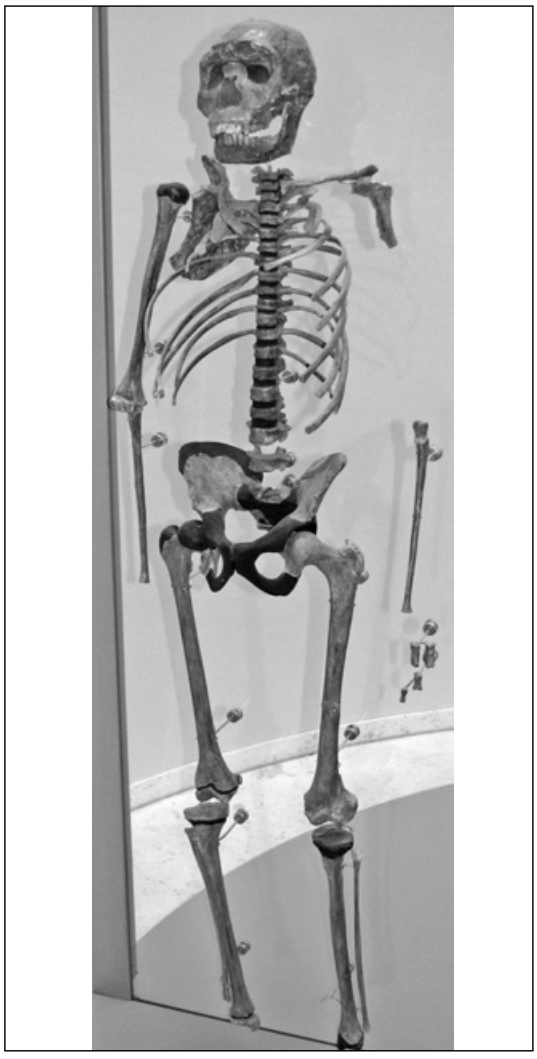


Figura 14.3 Esqueleto KNM-WT 15000 (Brown *et al.,* 1985). (Fotografía de: http://www.donsmaps.com/images10/turkanalMG_0688.jpg).

del modo 1 y cinco dientes de los que cuatro fueron atribuidos a *P. boisei* pero uno, tentativamente, a *Homo* sp. *aff. ergaster* (Prat *et al.,* 2003). Pero el ejemplar más informativo de West Turkana y, de hecho, de todo el hipodigma de los homininos del Pleistoceno Medio africano es el inmaduro de Nariokotome.

Como indicaron Francis Brown y colaboradores (1985), durante la temporada de 1984 Kamoya Kimeu encontró en la superficie del yacimiento de Nariokotome III, de la orilla oeste del lago Turkana, un pequeño fragmento de hueso frontal de un hominino. Tras los trabajos de limpieza del terreno y la excavación de un área de 5×6 m^2 de superficie, aparecieron otros muchos fragmentos de la cara, el cráneo, la mandíbula y numerosos huesos postcraneales, presumiblemente del mismo individuo. Los restos habían sido dispersados antes de su fosilización y mostraban signos tanto de transporte por el agua como de haber sido pisoteados por grandes mamíferos, aunque no existen indicios de acción de carroñeros en ellos. Una vez reconstruido, el espécimen recibió la identificación de KNM-WT 15000 y fue asignado a *Homo erectus* (Brown *et al.,* 1985). Resultaba ser uno de los ejemplares más completos de hominino antiguo de que se dispone (véase figura 14.3). El KNM-WT1 15000 apareció inmediatamente por encima de una toba volcánica identificada como correspondiente a la toba Okote de Koobi Fora, que tiene 1,65 m.a., así que la edad del espécimen fue fijada en cerca de 1,6 m.a. (Brown *et al.,* 1985).

Como hemos comentado en el capítulo anterior, la gran talla y peso calculado de KNM-WT 15000 llevaron a replantear las ideas anteriores acerca del tamaño de *Homo erectus*.

1.4 Otros ejemplares del Rift

La muestra de *Homo erectus* sensu lato no se reduce a los ejemplares de Olduvai y Turkana. Existen numerosos fósiles que han sido atribuidos a ese taxón; algunos de los últimos descubiertos, como los de los yacimientos de Daka y Olorgesailie y un cráneo, KNM-ER 42700, de Koobi Fora, los dejaremos para más adelante en la medida en que cuentan con características que han añadido aún más controversia acerca del sentido de *Homo erectus*. De los restantes, mencionaremos sólo los más informativos.

William Howells (1980) incluyó en *Homo erectus* restos de finales del Pleistoceno Medio

Tabla 14.1 Ejemplares de *Homo erectus* de la Formación Konso (Suwa *et al.,* 2007)

Espécimen	*Elemento*	*Estratigrafía*	*Edad estimada*	*Fecha*	*Descubridor*
KGA4-14	M3 superior derecho	justo debajo de TBT	1,45 m.a.	4, octubre, 1991	Yohannes Haile-Selassie
KGA7-395	Fragmento de occipital derecho	justo debajo de BOT	≈1,3 m.a.	17, agosto, 1997	Kampiro Kairante
KGA8-150	Fragmento de P4 inferior izquierdo	justo encima de BWT	≈1,3-1,4 m.a.	31, julio, 1994	Alemu Admassu
KGA10-1	Mandíbula izquierda con P4-M3	justo encima de LHT	1,42 m.a.	8, octubre, 1991	Gen Suwa
KGA10-620	Fragmento de parietal derecho	alrededor de LHT	1,42 m.a.	3, agosto, 1994	Ademu Admassu
KGA10-656	Fragmentos de parietal derecho y frontal	justo encima de LHT	1,42 m.a.	5, agosto, 1994	Yonas Beyene
KGA11-350	M1 superior izquierdo	justo encima de LHT	1,42 m.a.	22, agosto, 2000	Kebede Geleta
KGA12-970	dm^2 superior derecho	justo debajo de HGT	≈1,25 m.a.	25, agosto, 1996	Hideo Nakaya

como la mandíbula de los lechos Kapthurin, en Baringo (Kenia), y el cráneo de Ndutu (Tanzania). También hizo lo propio con otros especímenes algo más antiguos, de alrededor de 700.000 años, como el parietal de Melka Kounturé, yacimiento Gomboré, Awash (Etiopía), y un fragmento de húmero muy antiguo, de unos 1,5 m.a., el fósil Gomboré IB.

De los Miembros Kayle y Karat de la Formación Konso (Etiopía), cercana a la región de Omo, proceden los ejemplares que aparecen en la tabla 14.1 (Suwa, 2007). Las edades indicadas en la tabla proceden del estudio geológico de la formación hecho por Shigegirho Katoh y colaboradores (Katoh *et al.,* 2000) (véase capítulo 6).

Dentro de los ejemplares de Konso destaca la mandíbula KGA10-1, de cerca de 1,4 m.a. (véase figura 14.4). De gran robustez y tamaño, el ejemplar se encuentra en el grado más extremo de los homininos de la época, cosa que Suwa *et al.* (2007) atribuyen a la conservación de plesiomorfias. Pero también cuenta con apomorfias, como el desarrollo débil de la prominencia lateral o la reducción mayor de los postcaninos, cosa que llevó a Suwa *et al.* (2007) a atribuir el ejemplar a los *H. erectus* africanos. Los demás materiales dentales son compatibles, según los autores, con esa consideración.

De la formación Danakil, perteneciente a la región de Afar y situada cerca del pueblo de Buia (Eritrea), procede un cráneo muy completo con partes de la cara y las raíces de algunos molares y premolares (UA 31) (véase figura 14.5), junto con dos incisivos (UA 222 y 369) y dos fragmentos pélvicos (UA 173) (Abbate *et al.,* 1998).

Pese a la presencia de material volcánico en el yacimiento, el intento de datación por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ de los restos de Danakil fracasó debido a la contaminación de las cenizas. No obstante, mediante métodos paleomagnéticos y de comparación faunística se dio al horizonte en el que habían aparecido los restos de homininos, cercano a la parte superior del subcrón Jaramillo, una edad de alrededor de 1 m.a. (Abbate *et al.,* 1998). El estudio mediante huellas de fisión de una toba intercalada en el terreno sedimentario (Bigazzi *et al.,* 2004) y la comparación de faunas (Martínez-Navarro *et al.,* 2004) confirmaron esa fecha.

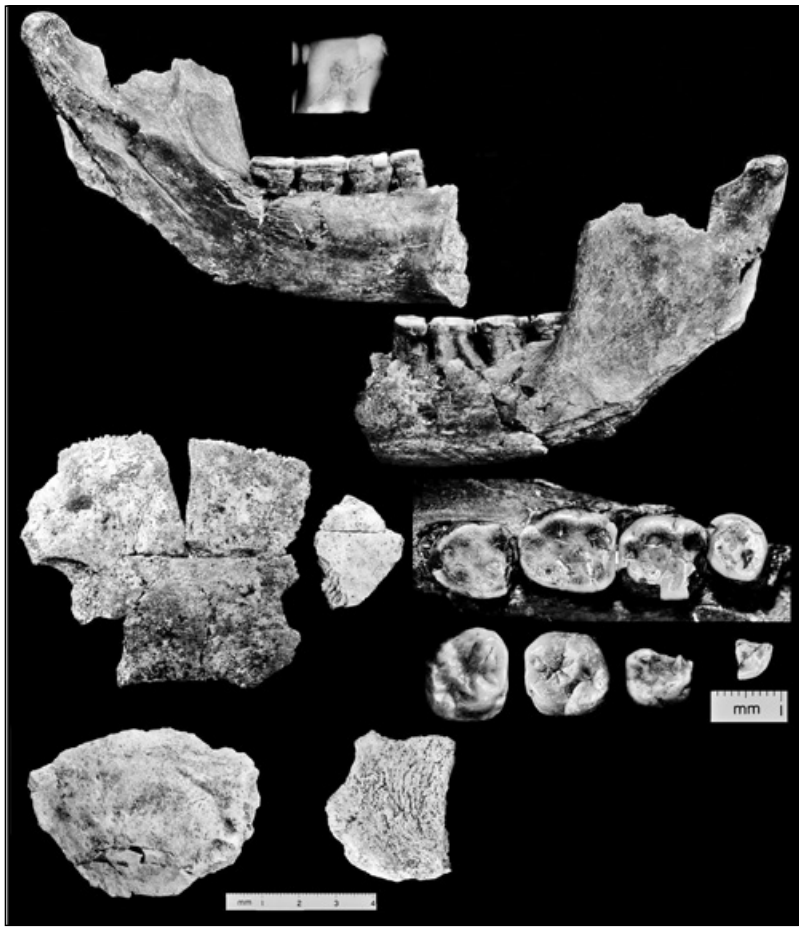


Figura 14.4 Ejemplares KGA10-1, mandíbula (arriba izquierda y derecha), KGA-10-1, vista oclusal de la dentición (en medio), y KGA-7-395, fragmento de occipital (abajo) (Suwa *et al.,* 2007).

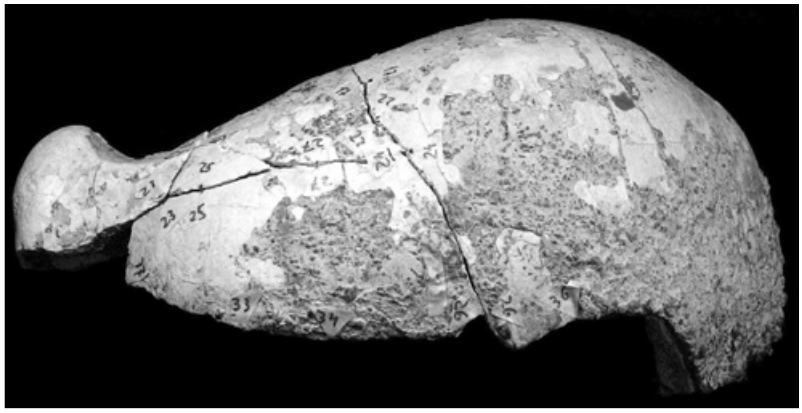


Figura 14.5 Calota de UA 31, Buia (Eritrea). (Fotografía de Macchiarelli *et al.,* 2004).

El cráneo UA 31 muestra una serie de caracteres propios de *H. erectus* como la forma alargada, el grueso torus supraorbital o la capacidad craneal de unos 750-800 cm^3, junto con algunos más derivados, propios de *Homo sapiens*, como la estrechez de su base y la verticalidad de la zona parietal. La presencia de rasgos en mosaico llevó a Abbate y colaboradores (1998) a indicar que se trata de un ejemplar en el que aparecían ya muestras de la transición hacia los seres humanos modernos. El estudio de Roberto Macchiarelli *et al.* (2004) se limitó a asignar el ejemplar a un tipo similar al *erectus*.

Esa misma característica de ejemplar de transición se había atribuido también al parietal de Bodo desde la primera propuesta en ese sentido de Asfaw (1983). Pero al tener el ejemplar de Buia 300.000 años más, se extendía bastante hacia atrás el inicio del proceso de transformación. En un comentario preliminar, realizado ante fotografías del espécimen, Wolpoff vio en el cráneo de Danakil una prueba más de la dificultad de establecer una frontera clara entre los seres del conjunto de *Homo erectus* y los *Homo sapiens* (véase Gibbons, 1998). Las propuestas acerca de los diferentes modelos de transición *Homo erectus*-humanos modernos se tratarán en los capítulos 16 a 20.

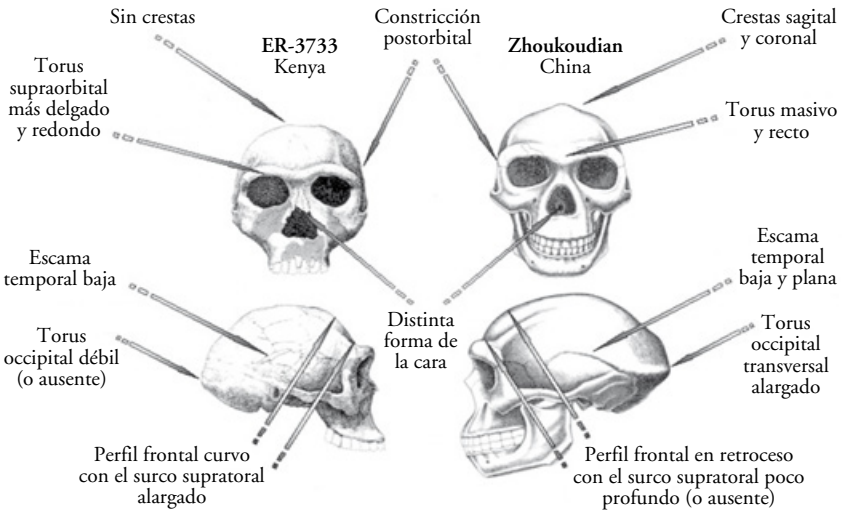
También han aparecido ejemplares de *H. erectus* sensu lato al norte del Sahara, en los yacimientos de Ternifine, o Tighenif (Argelia) y Sidi Abderrahman, Rabat y Salé (Marruecos). Los ejemplares de Ternifine incluyen tres mandíbulas, un parietal y algunos dientes aislados que, por la fauna presente, se atribuyeron al Pleistoceno Medio (Arambourg, 1955). Las mandíbulas son bastante robustas, sin mentón, y su semejanza con las de los *Homo erectus* de Pekín fueron mencionadas desde su descubrimiento (Arambourg, 1954), pero Camille Arambourg (1955) prefirió definir una nueva especie, *Atlanthropus mauritanicus*, que no ganó general aceptación. Como sostuvo Day (1986), los ejemplares de Ternifine se consideran por lo general pertenecientes a *Homo erectus*.

El espécimen de Salé consiste en un cráneo, al que le falta la cara, y un maxilar izquierdo, con algunos dientes, hallados en 1971 en una cantera abierta cerca de El Hamra, al norte de Salé (Marruecos) (Jaeger, 1975). Ya en la primera descripción, Jean-Jacques Jaeger indicó sus afinidades muy claras con *Homo erectus*, aun cuando la zona occipital es mucho más abultada y redondeada de lo que cabría esperar, dándole una apariencia más moderna. Esta anomalía ha querido ser explicada incluso por motivos patológicos, pero Jean-Jacques Hublin (1985) sostuvo que es más lógico considerarlo un *H. sapiens* primitivo con muchos rasgos aún propios de los *H. erectus*. En opinión de Hublin, los restos del Pleistoceno Medio norteafricanos muestran un mosaico de rasgos de una y otra especie, cosa que lleva a la necesidad de interpretar cuáles pudieron ser las relaciones evolutivas entre *H. erectus* y *H. sapiens*. En realidad, la polémica acerca del significado evolutivo de los erectus de Salé es, como Hublin (1985) reconoció con agudeza, la misma que puede plantearse respecto de los ejemplares de Ngandong, los de Zhoukoudian y todos los *Homo erectus* sensu lato. Fueron esas reflexiones las que llevaron a Hublin a rechazar, como vimos en el capítulo anterior, que la especie *Homo erectus* (incluyendo a los ejemplares tanto asiáticos como africanos) esté bien descrita.

1.5 *Homo ergaster* versus *Homo erectus*

La diversidad morfológica de los ejemplares de homininos del Pleistoceno Medio en Asia y África —el caso europeo lo dejaremos para más adelante— es, dentro de unas pautas generales compartidas, notable y ha llevado a que se hayan sostenido distintas interpretaciones acerca de cómo se debe llevar a cabo la clasificación de los miembros de *Homo* en el Pleistoceno Inferior y Medio. Reduciremos aquí las alternativas a las dos más comunes, que son excluyentes entre sí. La primera plantea que todos los ejemplares pertenecen a una misma especie, *Homo erectus*. La segunda exige distribuirlos en dos distintas;

Caja 14.1 Diferencias craneales de *H. ergaster* y *H. erectus*



La figura (procedente de Manzi, 2004) presenta un esquema de las diferencias morfológicas en el cráneo de *H. ergaster* vs. *H. erectus*. *Homo ergaster* fue ganando crédito con el paso de los años, pero no puede olvidarse que existen autores de indiscutible talla en el terreno de la taxonomía humana —con Tobias, Wolpoff, Rightmire, Conroy y Stringer entre ellos— contrarios a aceptar la existencia de un *Homo ergaster* al margen del *Homo erectus*. Groves (1989) —proponente del nuevo taxón— no asignó a la especie *H. ergaster* ni los cráneos 3733 y 3883 ni los ejemplares sudafricanos de Swartkrans, clasificados por Broom y Robinson como *Telanthropus*. Se limitó a invocar *Homo* sp. para albergarlos.

Homo ergaster para los especímenes africanos y *Homo erectus* para los asiáticos.

La especie *Homo ergaster* fue propuesta por Groves y Mazák (1975) en un estudio acerca de la taxonomía de los homininos gráciles villafranquienses que tomaba en cuenta de manera casi exclusiva la dentición. El examen de los ejemplares procedentes de los niveles superiores —entre 1,8 y 1,4 m.a. de edad— de la localidad de East Rudolf (lago Turkana, Kenia) llevó a los autores a definir la nueva especie, cuyo holotipo es KNM-ER 992: dos hemimandíbulas asociadas, con la dentición completa salvo por lo que se refiere a los primeros incisivos. Dichos ejemplares habían sido descritos por Richard Leakey y Bernard Wood (1973) y clasificadas como *Homo habilis* por el primero de ellos (R. E. F. Leakey, 1974). El hipodigma se completa con ejemplares como KNM-ER 730, 731, 803, 806, 807, 808, 809, 820 y 1480, todos ellos compuestos por dientes o fragmentos de mandíbulas, el fragmento de parietal KNM-ER 734 y el cráneo KNM-ER 1805. Según Groves y Mazák (1975), los premolares y, sobre todo, los molares más pequeños, la mandíbula gruesa y masiva y la mayor capacidad craneal separan el grupo de *Homo habilis* y justifican la propuesta de *Homo ergaster*.

¿Qué sentido tiene colocar los ejemplares africanos de *H. erectus* sensu lato en una especie distinta a la de los asiáticos? Como hemos advertido, ciertos rasgos de los ejemplares asiáticos al estilo del torus occipital pronunciado se encuentran ausentes en algunos de los fósiles africanos y presentes en otros. La necesidad de análisis precisos es, pues, perentoria.

Caja 14.2 El ejemplar BOU-VP-2/66

La calota (BOU-VP-2/66) fue descubierta *in situ* por W. Henry Gilbert en diciembre de 1997. Los postcraneales proceden de depósitos de Daka alejados de la calota. Apareció también en Daka una fauna abundante incrustada en depósitos aluviales, sobre todo playas lacustres o depósitos de aguas poco profundas. El medio ambiente es predominantemente de sabana. También fueron hallados numerosos artefactos de la tradición achelense temprana (Asfaw *et al.,* 2002).

El estudio comparativo de Gen Suwa y colaboradores (2007) de los ejemplares atribuidos a *Homo* en Omo, Konso y Turkana llevó a algunas consideraciones taxonómicas de interés. En primer lugar, los autores rechazaron la división en dos especies de *Homo habilis*/*Homo rudolfensis*. Además, consideraron que no se produce ningún solapamiento temporal entre los ejemplares de *Homo habilis*, incluso considerado de esa forma amplia, y los de *Homo erectus* de la zona. Por fin sostuvieron la conveniencia de agrupar en la misma especie todos los ejemplares de *Homo erectus* sensu lato, los asiáticos y los africanos.

Las reglas de la parsimonia favorecen una interpretación así. No obstante, en ciertos casos la agrupación resulta un tanto excesiva como vamos a ver a continuación.

Algunos especímenes de *H. ergaster* descubiertos recientemente —los de Daka y Olorgesailie— pertenecen al lapso de entre 0,5 y 1 m.a., del que se conocían pocos ejemplares africanos. Los ejemplares de Daka, una calota, tres fémures aislados y una tibia proximal, proceden del Miembro Dakanihylo —«Daka»— de la Formación Bouri en Middle Awash (Etiopía). La datación por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ de una unidad de piedra pómez (piedra pómez) en la base de ese miembro dio una edad de 1,042 ± 0,009 m.a. (De Heinzelin *et al.,* 2000). El estudio de paleomagnetismo asignó a Dakanihylo una polaridad invertida, con lo que es probable que sea anterior a 0,8 m.a.

El estado de conservación de BOU-VP-2/66 es bueno, aunque el ejemplar apareció algo distorsionado. La bóveda y los supraorbitales muestran daños de raspado perimórtem. El frontal y los parietales están marcados por unos grupos de estrías subparalelas, cada uno de ellos con estrías internas, atribuidos por los descubridores al hecho de haber sido roídos por los animales. La capacidad endocraneal es de 995 cm^3 (Asfaw *et al.,* 2002) (véase caja 14.2).

La interpretación sistemática que hicieron de BOU-VP-2/66 Berhane Asfaw *et al.* (2002) sostenía que las medidas del cráneo se superponen con los rangos de la muestra tanto asiática como africana y no permiten distinguir el fósil de Daka de forma consistente. Asfaw *et al.* (2002) sostuvieron que tanto en términos métricos como morfológicos, el cráneo Daka confirma las sugerencias previas de que la división geográfica de los primeros *Homo erectus* en especies separadas es engañosa, desde el punto de vista biológico, multiplicando de manera artificial la diversidad de especies del Pleistoceno temprano.

Figura 14.6 Cráneo BOU-VP-2/66. Vistas posterior, superior, frontal y lateral (Asfaw *et al.,* 2002).

Pese a tan contundente opinión, el sentido morfológico del cráneo de Daka no está claro. Asfaw *et al.* (2002) relacionaron los ejemplares de Daka y Buia (Etiopía) pero, como señaló Susan Antón (2003), esos dos ejemplares difieren en algunos puntos morfológicos importantes. Algo similar sostuvieron Abatte *et al.* (1998), por lo que respecta a la descripción del espécimen de Buia, al apuntar que exhibe un mosaico de caracteres de *Homo erectus* y *Homo sapiens*. Volviendo al hominino de Daka, Antón (2003) mencionó la falta en él de algunas apomorfias notables del *Homo erectus* asiático. La más conspicua es, a nuestro entender, el torus occipital inexistente en BOU-VP-2/66. Como indicaron los propios autores —Asfaw *et al.* (2002)—, la pared occipital se eleva verticalmente y se curva hacia delante. Visto por detrás, las paredes parietales no distorsionadas habrían sido verticales. El estudio morfológico de Giorgio Manzi, Emiliano Bruner y Pietro Passarello (2003) acercó el BOU-VP-2/66 a KNM-ER 3733 y 3883, considerando que todos ellos apoyan la pertinencia del *Homo ergaster*, mientras que OH 9, los ejemplares de Dmanisi y el *Homo erectus* de Ngandong (Java) serían ejemplares intermedios en la evolución hacia *H. sapiens*.

1.6 Ejemplares de pequeña talla

Por si las dificultades para entender los homininos africanos del Pleistoceno Medio fuesen pocas, el ejemplar de Olorgesailie (Kenia) añade aún más dudas. El espécimen lo constituyen los huesos frontal y temporal izquierdo y nueve fragmentos de la bóveda craneal, KNM-OL 45500 en su conjunto (véase figura 14.7). El hueso frontal fue hallado *in situ* por el equipo de investigación dirigido por Richard Potts en junio de 2003 dentro de un bloque sedimentario que fue excavado y extraído del yacimiento en agosto de 1999. Otras partes del cráneo fueron halladas cerca del lugar en el que apareció el frontal entre julio y agosto de 2003. El mismo nivel estratigráfico había suministrado con anterioridad una gran acumulación de artefactos achelenses y fósiles de mamíferos (Behrensmeyer *et al.,* 2004).

La edad de KNM-OL 45500 corresponde al límite entre los miembros 6/7 y 5 de la Formación Olorgesailie. La piedra pómez de la parte inferior del Miembro 5 fue datada con el método $^{40}Ar/^{39}Ar$, dando una edad de 974 ± 7.000 años (Deino y Potts, 1990). Cenizas de la parte superior del Miembro 8 dieron una edad de 747 ± 6.000 de años. Mediante

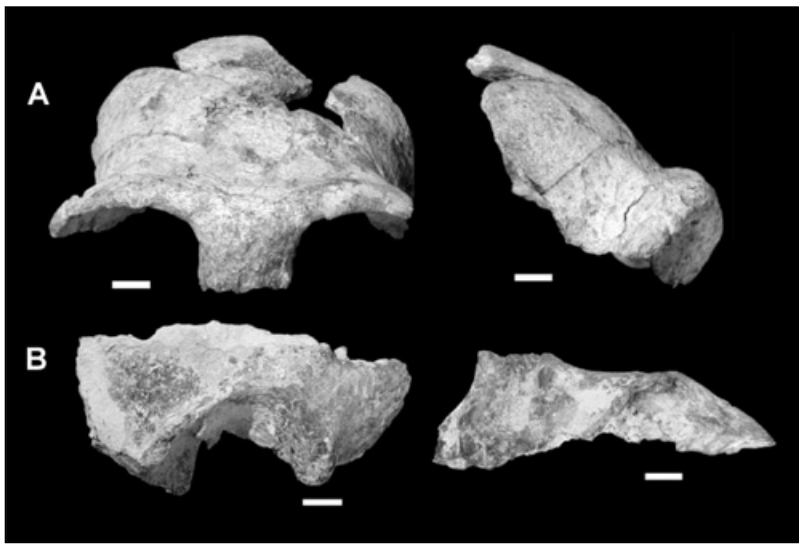
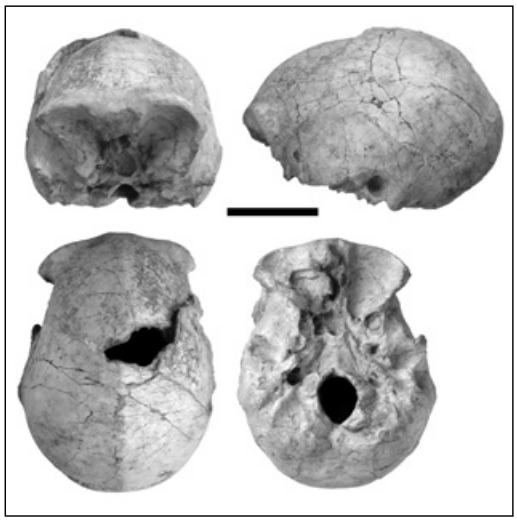


Figura 14.7 KNM-OL 45500, frontal (A) y temporal izquierdo (B), de Olorgesailie (Kenia) (Potts, 2004).

Caja 14.3 Fósiles incluidos en el estudio comparativo de KNM-OL 45500



Los ejemplares de *Homo erectus* comparados con KNM-OL 45500 en el estudio de Potts *et al.* (2004) eran KNM-ER 3733, ER 3883, WT 15000 de Turkana, Kenia; OH 9, OH 12 de Olduvai, Tanzania; Daka, Etiopía; Buia, Eritrea; Bodo, Etiopía; Ndutu, Tanzania; D 2280, D 2282 de Dmanisi, Georgia; Ceprano, Italia; Atapuerca, España; Zhoukoudian, China; Sangiran, Java y Ngandong, Java; además de Kabwe, Zambia y Saldanha, Sudáfrica.

Figura 14.8 KNM-ER 42700, Vistas: anterior, lateral, superior e inferior. Escala: 2 cm (Spoor *et al.,* 2007).

un estudio de paleomagnetismo, la transición Matuyama-Brunhes fue registrada cerca de la base del Miembro 8 (Tauxe *et al.,* 1992). Potts *et al.* (2004) estimaron en consecuencia la edad de la frontera de los Miembros 5/7 y el espécimen KNM-OL 45500 entre 970.000 y 900.000 años.

KNM-OL 45500 es un individuo pequeño pero de edad adulta o casi adulta. Distintos rasgos craneales corresponden a lo que cabe esperar de un erectus adulto o incluso están más desarrollados. (Potts *et al.,* 2004). Pese a ello, KNM-OL 45500 muestra las menores medidas de ancho del frontal, grosor y anchura del torus supraorbital y tamaño conjunto del temporal de todos los cráneos del Pleistoceno Inferior y Medio. Por añadidura, algunos rasgos craneales se separan de los *Homo erectus* anteriormente conocidos. Así, el torus supraorbital es más delgado en su dimensión vertical que el de un *Homo erectus* adulto. La fosa mandibular es la más pequeña de todos los homininos adultos del Pleistoceno Medio pese a su posición por debajo de la relativamente grande raíz del cigomático. La apófisis mastoidea es delgada y no queda asociada a la cresta supramastoidea típica de los grandes ejemplares adultos de *Homo* del Pleistoceno (Potts *et al.,* 2004). Todo ese conjunto de rasgos presta una condición de gracilidad extrema.

Por otra parte, pese a su volumen muy pequeño, el cráneo de Olorgesailie posee caracteres craneales indicados por Potts *et al.* (2004) que aparecen en los ejemplares más grandes de *Homo erectus*. Así sucede con el torus supraorbital en doble arco, más desarrollado en los ejemplares africanos, como KNM-ER 3733, Bodo, Daka o Kabwe, que en los erectus asiáticos. KNM-OL 45500 también carece de la profunda fosa mandibular típica del *H. erectus* de Asia.

El cráneo KNM-ER 42700 de Koobi Fora es otro cráneo aún más pequeño que el ejemplar de Olorgesailie —691 cm^3 estimados mediante tomografía CT—, cuya edad es superior a los ejemplares de Daka y Olorgesailie: 1,55 m.a. (Spoor *et al.,* 2007). Aunque su volumen craneal corresponde a la pauta de *Homo habilis*, la quilla frontoparietal, la estrechez de la junta temporomandibular y el perfil sagital medio llevó a que Fred Spoor y

Figura 14.9 Vistas frontal y lateral del espécimen SK 847 de Swartkrans, *Homo sapiens* (Clarke *et al.,* 1970).

colaboradores (2007) lo incluyesen en *Homo erectus*.

El análisis multivariante de las dimensiones del cráneo confirmaron la relación de KNM-ER 42700 con *Homo erectus* (Spoor *et al.,* 2007). Sin embargo, la bóveda craneal, el torus supraorbital de tamaño grueso y la angulación occipital acusada son características de *Homo erectus* que faltan en KNM-ER 42700. Una explicación de esa ausencia podría ser que se trata de rasgos alométricos dependientes del tamaño craneal y que, por tanto, se expresan poco en los ejemplares más pequeños.

De tal suerte, el ejemplar incrementa aún más la variabilidad de *Homo erectus*, cosa que parece suponer un argumento en favor de la consideración de Schwartz (2004) acerca del taxón *Homo erectus* como «accidente histórico» que no corresponde a ninguna realidad biológica. Sin embargo, KNM-ER 42700 no se sitúa en un extremo que propicie la multiplicación de las posibles especies presentes en el hipodigma de *Homo erectus* sino que, al contrario, sirve de nexo entre diferentes poblaciones. Así, sus características imponen una cierta continuidad en términos geográficos y temporales. Su tamaño y los rasgos alométricos respecto del volumen acercan el ejemplar a la muestra de Dmanisi. La quilla craneal y el proceso mastoideo son caracteres compartidos con los *Homo erectus* asiáticos. Y el arco glabelar dividido en dos se asemeja al de Sambungmacan 3, de edad mucho menor.

1.7 Sudáfrica

La primera identificación de fósiles de *Homo erectus* sensu lato en África tuvo lugar gracias a los fragmentos de mandíbulas, maxilares y demás huesos hallados en el yacimiento de Swartkrans, Sudáfrica, que fueron en un primer momento asignados por Robert Broom y John Robinson (1950) a un nuevo género, *Telanthropus*.

Esos ejemplares se consideran hoy pertenecientes a *Homo erectus* sensu lato, al igual que otros especímenes, como el SK 847, un cráneo parcial reconstituido mediante la agregación de distintos fragmentos que fue asignado por Clarke y colaboradores (1970) a *Homo* sp., sin más. El SK 847 corresponde mejor a los caracteres de *Homo ergaster* que a los de *H. habilis* y, en cualquier caso, es anatómicamente distinto de los australopitecinos. De la mandíbula SK 45, descubierta también por Broom y Robinson (1950), se puede decir algo parecido. Las dudas acerca de la clasificación en una u otra especie del género *Homo* son lógicas, tratándose de ejemplares tan antiguos y parciales. Al plantear las posibles relaciones filogenéticas entre los ejemplares afri-

Caja 14.4 Homininos asiáticos, más allá de Java y China

Han aparecido ejemplares asiáticos semejantes al *Homo erectus* fuera de Java y China, como es el caso del cráneo parcial de Narmada, Madhya Pradesh, India (M. A. de Lumley y Sonakia, 1985). Sin embargo, los estudios posteriores atribuyeron ese ejemplar a un sapiens «arcaico» (Kenned *et al.,* 1991). Hay otros indicios, como son los abundantes útiles líticos achelenses de la India, que extienden el ámbito asiático de ocupación. Sin olvidar al *Homo floresiensis*, del que se hablará más adelante. Pese a ello, al hablar del *Homo erectus* asiático nos referiremos sólo a los ejemplares de China y Java.

canos del Pleistoceno Inferior y Medio volveremos sobre ellos.

2. *Homo erectus* de Java

Los fósiles de Java (Indonesia) fueron los protagonistas, en términos históricos, de la propuesta del taxón *Homo erectus*. También son considerados por bastantes autores, como ya vimos, los verdaderos *Homo erectus* en un sentido estricto, condición que comparten con los especímenes de China.

A finales del siglo XIX, el médico holandés Eugène Dubois comenzó un trabajo de campo en la isla de Java —colonia holandesa entonces— con el propósito de encontrar los antecesores de los humanos descritos hipotéticamente por Charles Darwin y Ernst Haeckel. Los trabajos comenzaron en el cauce del río Solo junto a las Kending Hills en la zona denominada Trinil por Dubois: un área que contenía fauna similar a la de Siwaliks en Pakistán (véase figura 14.10).

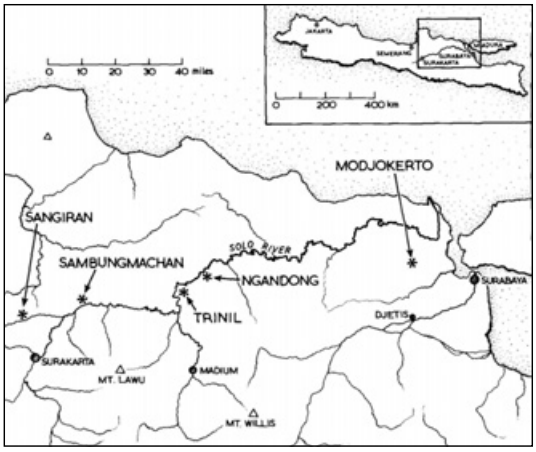


Figura 14.10 Yacimientos de *Homo erectus* en la isla de Java.

En 1891 apareció en Trinil una calota (hoy conocida como Trinil I) y al año siguiente un fémur (Trinil II) (véase figura 14.11). Ambos especímenes fueron atribuidos por Dubois al mismo individuo —aunque esa identificación ha sido puesta en duda a menudo. Se dio paso así al *Pithecanthropus erectus* (véase caja 14.5).

En el momento del hallazgo de Trinil, sólo los neandertales habían sido identificados como posibles antecesores de los humanos actuales. No es raro, pues, que un ser con las características del *Pithecanthropus* fuese tenido por un intermedio entre los chimpancés y los humanos. Sin embargo, la práctica identidad entre el fémur Trinil I y los de nuestra especie otorgó al fósil la condición de bípedo desde el primer momento. Fue la capacidad craneal baja —de poco más de 800 cm^3—, aunque doble a la del chimpancé, la que llevó a la consideración de un «hombre-simio».

Hoy no se considera en absoluto así ese fósil; el taxón *Pithecanthropus erectus* se denomina como ya sabemos *Homo erectus*. Sin embargo, son varias las dificultades que permanecen a la hora de entender el sentido evolutivo de esos ejemplares asiáticos. Los hallazgos iniciales fueron, por lo general, muy antiguos y las descripciones dadas en aquellas fechas carecían de la precisión necesaria para poder situar el lugar exacto en el que se llevó a cabo la recolección de los restos. Tampoco ayuda a aclarar las fechas el complejo

Caja 14.5 *Anthropopithecus*

El primer nombre que recibió el ejemplar de Trinil fue el de *Anthropopithecus erectus*, por su semejanza con un hominoideo encontrado en 1878 en Siwaliks (Pakistán). La idea de un intermedio entre simio y hombre venía claramente reflejada en ese nombre. Tres años más tarde Dubois (1894) cambió el género por el de *Pithecanthropus*, en recuerdo de la propuesta de Ernst Haeckel (1868) de un hipotético *Pithecanthropus alalus*. Los ejemplares de Java y otros erectus conocidos en la época —*Sinanthropus*, *Meganthropus*, *Telanthropus*— fueron recolocados en *Homo erectus* por Ernst Maaños (1944; 1950). La tendencia a la agrupación continuó al incluir Le Gros Clark (1964) el OH 9 de Olduvai y otros ejemplares africanos en *Homo erectus*.

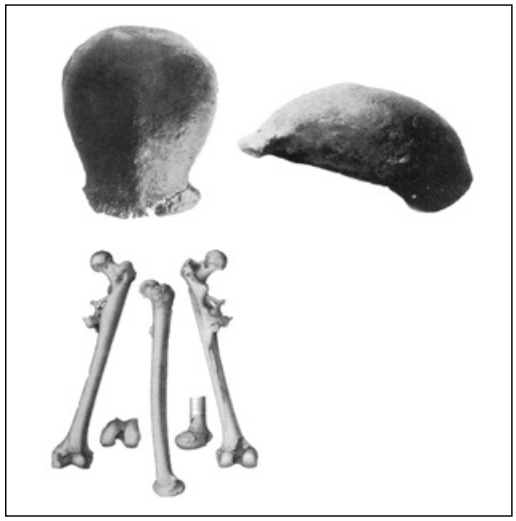


Figura 14.11 Ejemplares Trinil I (arriba) y Trinil II (abajo), *Pithecanthropus erectus* (Dubois, 1894, dibujo del autor).

proceso de depósito de los materiales volcánicos.

Un ejemplo de lo dudoso de las interpretaciones de que se dispone respecto de los ejemplares de Java lo indicaron O. Frank Huffman y colaboradores (2005) al describir la historia del descubrimiento del «Niño de Mojokerto». El 13 de febrero de 1936, Andoyo, un colaborador del geólogo Johan Duyfjes —pertenecientes ambos al *Java Mapping Program of Bureau of Mining of the Netherlands Indies*— realizó el hallazgo de una calota que fue descrita un mes y medio más tarde por Gustav Henry Ralph von Koenigswald (1936) atribuyéndola a *Pithecanthropus erectus*. Sin embargo, existe una incongruencia respecto del lugar del hallazgo: en superficie, de acuerdo con la descripción inicial de Von Koegniswald; un metro bajo tierra con arreglo a las interpretaciones posteriores del mismo autor y Duyfjes (véase Huffman *et al.,* 2005). La diferencia no es trivial porque un hallazgo en superficie no se puede relacionar con la estratigrafía del terreno y, como vamos a ver de inmediato, ese hecho afecta a la posible edad del fósil.

2.1 La colonización de Java

La elección de Trinil para los trabajos de campo tuvo que ver con la semejanza de sus fósiles con los de Siwaliks. Sin embargo, los depósitos fosilíferos de Trinil incluyen dos lechos sedimentarios diferentes y, así, la fauna no forma en realidad una unidad (Day, 1986), con lo que da pocos indicios acerca de sus fechas. Pero el problema de asignar edades a los fósiles de Java no se reduce tan sólo a Trinil. Tradicionalmente han sido reconocidas en la isla cuatro formaciones sedimentarias (Wolpoff *et al.,* 1988), cada una con su respectiva fauna: Kalibeng, Pucangan (llamada ahora Sangiran: mantendremos la denominación anterior para no confundir la formación con el yacimiento del mismo nombre), Bapang (antes Kabuh) y Notopuro. La mayoría de los fósiles de homininos de los distintos yacimientos de Java proceden de la Formación Bapang (Pleistoceno Medio) pero algunos de ellos —como Pithecanthropus VII— podrían pertenecer a la Formación Pucangan, más antigua, que llega a los 2 millones de años de antigüedad. En localidades como la de Sangiran, situada al pie

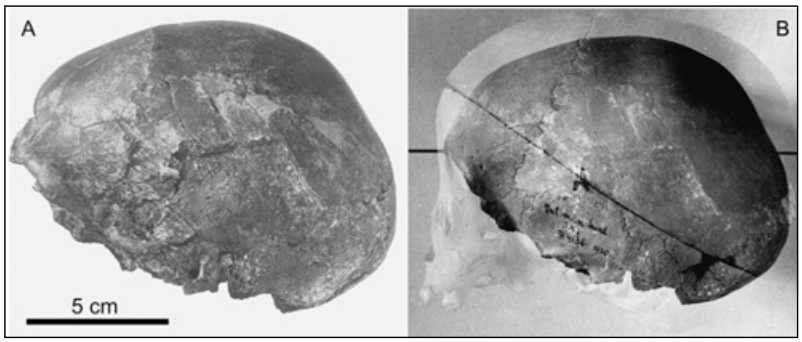


Figura 14.12 Cráneo infantil de Mojokerto. Izquierda: vista lateral. Derecha: vista lateral comparada con la del cráneo de un tamaño parecido de un niño actual de 11/12 años. (Fotografías de Von Koenigswald de 1936 y 1938 —reproducidas en Huffman *et al.,* 2005).

del volcán Lawu, esas formaciones están separadas por intrusiones de lavas y cenizas que permiten precisar las fechas de los sedimentos. En otros yacimientos más alejados, como el de Mojokerto (Perning), la fiabilidad de la datación —incluso si se dispone de lavas volcánicas—, depende de las posibilidades de estimar la relación temporal que existe entre las tobas y los materiales sedimentarios.

Tales dificultades afectan a la tarea de estimar la edad de la colonización de Java. ¿Se realizó ya en el Pleistoceno Inferior o en el Medio?

Comentábamos antes que el verdadero escollo está en la determinación del lugar concreto del que proceden los fósiles. Carl C. Swisher *et al.* (1994) localizaron la situación exacta del hallazgo del «Niño de Mojokerto» basándose tanto en las descripciones de Duyfjes como en la presencia en la bóveda craneal del fósil de restos de piedra pómez. Los autores localizaron a continuación el estrato de Mojokerto que contiene un material volcánico pomáceo semejante. Una vez identificado, el método $^{40}Ar/^{39}Ar$, dio a los terrenos de supuesta procedencia del fósil de Mojokerto una edad de promedio de 1,80 ± 0,07 m.a. (Swisher III *et al.,* 1994). El estudio paleomagnético, por su parte, atribuyó los sedimentos del ejemplar a un evento positivo. Swisher y colaboradores (1994) se inclinaron por asignar éste al subcrón Olduvai, de algo menos de 2,0 m.a. De ser así, el Niño de Mojokerto sería tan antiguo como el cráneo KNM-ER 3733 de Koobi Fora (Kenia), o aún más. De hecho, Swisher y colaboradores (1994) sostuvieron que *Homo erectus* evolucionó fuera de África, si bien es difícil saber, según dichos autores, a qué especie pertenecen los ejemplares de la Formación Pucangan.

La correspondencia a Mojokerto de unas fechas tan antiguas ha sido puesta en duda.

Tal como recordaron de Vos y Sondaar (1994), existe una contradicción entre la edad atribuida por Swisher *et al.* (1994) y la obtenida mediante la magnetoestratigrafía de Mojokerto, muy cuidadosamente analizada por Hyodo y colaboradores (1993). El trabajo de Hyodo *et al.* colocó los terrenos en los que se encuentra el fósil dentro del subcrón Jaramillo, con una edad de 0,97 m.a. y muy próximo en edad, pues, al cráneo de Trinil («Pithecanthropus I»). Pero la revisión hecha por O. Frank Huffman (2001) dio por buenas las fechas de Swisher *et al.* (1994), concluyendo que tanto el trabajo de campo reciente como la investigación documental apoyan de forma decidida la conclusión de que el *H. erectus* de Perning fue encontrado *in situ* en la parte superior de la Formación Pucangan, según lo definido por Duyfjes (1936). Huffman (2001) reconoció que el lugar de la excavación no había sido localizado y los materiales utilizados por Swisher *et al.* (1994) para datar radiométricamente el lugar corresponden a detritos; aun así, sostuvo que la evidencia litológica y paleogeográfica de Pucangan indicaba que el *Homo erectus* podría tener los 1,81 m.a. establecidos por Swisher *et al.* Pero incluso aceptando como correcta la localización del fósil, Morwood y colabo-

radores (2003) obtuvieron una edad menor, de 1,49-1,43 m.a., para los terrenos de procedencia del fósil con arreglo a otro procedimiento radiométrico, el análisis de huellas de fisión *(fission tracks)* de los circones embebidos en la piedra pómez.

Un estudio posterior de O. F. Huffman y colaboradores (2006) tuvo como objetivo precisar mejor el lugar del descubrimiento del cráneo de Mojokerto utilizando fotografías de la época y todo tipo de testimonio complementario disponible, con un replanteamiento de la posible procedencia de los guijarros de grano grueso que forman parte del relleno del ejemplar. En su trabajo, los autores se basaron en la buena conservación del ejemplar para establecer como hecho demostrado que se encontró bajo tierra, habida cuenta de que ninguno de los varios centenares de fósiles de vertebrados de similar tamaño y fragilidad hallados en superficie en Perning muestra semejante estado de preservación. Huffman *et al.* (2006) situaron el hallazgo en unos 20 metros por encima del horizonte al que Swisher *et al.* (1994) otorgaron los 1,81 m.a. de referencia; por consiguiente, el fósil ha de ser más joven. Pero Huffman *et al.* (2006) reconocieron que, ante las discrepancias existentes entre los diferentes estudios y las dificultades para establecer el origen de los distintas intrusiones volcánicas, resulta difícil precisar su edad.

2.2 Sangiran: una referencia para la colonización asiática

Sangiran es la localidad que permite reconstruir mejor la historia estratigráfica correspondiente a *Homo erectus* en Java. Una primera razón de que sea así obedece a que las intrusiones volcánicas son más abundantes, pero esa circunstancia no resuelve el problema de base de los yacimientos de Java: el de la dificultad de establecer cuál es el tiempo transcurrido entre la erupción y la deposición de los restos sedimentarios que se encuentran sobre ella (Huffman *et al.,* 2006). La ventaja a tal respecto de Sangiran es que se cuenta con una estratigrafía mucho más precisa y, en especial, cabe identificar la relación que existe entre el horizonte estratigráfico de cada ejemplar determinando, al menos, si corresponde a la Formación Pucangan o a la Bapang. Como se dispone por añadidura de numerosos especímenes, cerca de 80 *Homo erectus* de los que 50 tienen una buena localización (Larick *et al.,* 2001), Sangiran es la mejor referencia para poder entender no sólo el proceso de las dispersiones de *Homo erectus* hacia Java sino también la posible relación que existe entre las poblaciones locales y las de la otra zona asiática con abundancia de hominínos del Pleistoceno Medio: Zhoukoudian, en China.

Los ciclos sedimentarios de la Formación Bapang (Kabuh) propios de los terrenos de los que proceden los hominínos de Sangiran fueron establecidos por Roy Larick y colaboradores (2001).

La Formación Bapang cuenta, en las localidades fosilíferas de Sangiran, con cinco ciclos de deposición (indicados de C1 a C5, en el esquema), cada uno de los cuales se compone de dos facies (a y b; a es la más antigua en cada caso). El ciclo C1a de Bapang, correspondiente al lecho denominado «Grenzbank» de manera tradicional se encuentra situado inmediatamente por encima de la Formación Pucangan (Sangiran, en el esquema). Los hominínos más antiguos corresponden a C2a aunque, como veremos enseguida, se dispone de un ejemplar de C1a (Grenzbank). Los más modernos fueron hallados en terrenos que Larick *et al.* (2001) asignaron a C5a. Las plagioclasas y hornablendas de las intrusiones de piedra pómez presentes en las facies 1 permitieron obtener dataciones precisas por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ y, en algunos casos, los materiales volcánicos se hallaron en asociación estrecha con restos de hominínos. Aunque la edad de los más antiguos, procedentes de C1a, no puede apreciarse con gran exactitud, Sangiran indica una fecha de ≈1,5 m.a. para la colonización de Java.

Caja 14.6 Asociaciones de fósiles y herramientas en Java

En la localidad de Sendangbusik, dentro del horizonte C2a del yacimiento de Sangiran, se identificó piedra pómez (intrusión Sbk-1) de 1,24 ± 0,04 m.a. asociada a una calota, un incisivo y dos fragmentos occipital-parietal. En Pucung se encontró piedra pómez de 1,02 ± 0,13 m.a. asociada a la concentración de fósiles de hominínos de C3a (Larick *et al.,* 2001).

Aun rebajando la colonización de la isla desde los 1,8 m.a. establecidos por Swisher *et al.* (1998) a los 1,5 de Roy Larick *et al.* (2001) esta última fecha ha sido tenida todavía por demasiado antigua por Masayuki Hyodo y colaboradores (2002). Mediante un análisis de paleomagnetismo unido a consideraciones faunísticas, Hyodo *et al.* (2002) atribuyeron los fósiles de hominino más antiguos de Sangiran al subcrón Jaramillo, cosa que les otorgaría una edad de 1,1 m.a. Las fechas superiores obtenidas con anterioridad se deberían, según Hyodo *et al.,* a los errores cometidos tanto en la identificación de las tobas volcánicas como en la correlación que se hizo entre los materiales intrusivos y los sedimentos de procedencia de los ejemplares de *Homo erectus*. Sin embargo, parece improbable que las numerosas muestras de piedra pómez utilizadas por Larick *et al.* (2001) estén todas ellas sujetas a esos errores. Cabe sostener, por tanto, una presencia de *Homo erectus* en la isla que se remonta a *c.* 1,5 m.a. Es esa la referencia que utilizaron Yahdi Zaim y colaboradores (2011) en su descripción del maxilar Bpg 2001.04 de Sangiran, que es uno de los últimos análisis realizados.

Figura 14.13 Sangiran 17, «Pithecanthropus VIII» (Sartono, 1971). (Fotografía: *Athena Review* http://www.athenapub.com/13intro-he.htm).

Se dispone de ejemplares de Sangiran desde la década de 1930 cuando, gracias a la Dutch Geological Survey, G. H. Ralph von Koegniswald emprendió una investigación en el yacimiento. Destacaremos algunos de los especímenes. En primer lugar una calota, «Pithecanthropus II» (Von Koenigswald, 1938), cuya morfología recuerda mucho a la de «Pithecanthropus I» pero a la que le falta la base del cráneo. La parte posterior de un cráneo, con la porción inferior de ambos maxilares, constituye «Pithecanthropus IV» (Von Koenigswald y Weidenreich, 1939) de aspecto que lo relaciona tanto con los demás fósiles de Java como con los de África del este y permitió sostener en su momento la unidad de la especie.

Tres calotas, Bukuran, Hanoman 1 y Sangiran 38, proceden de la parte más oriental de la zona de Sangiran cerca de la ciudad de Sendangbusik. Todos ellos pertenecen a la parte inferior (C1a) de la Formación Bukang o incluso puede que a la parte superior de Pucangan (Indriati y Antón, 2010).

El cráneo «Pithecanthropus VIII» (Sangiran 17) (Sartono, 1971), descubierto por Sastrohamidjojo Sartono en 1969, es el más completo de los hallados en Java y el espécimen mejor conservado, con la sola ausencia de la región cigomática izquierda (véase figura 14.13). Los rasgos típicos de los erectus son notorios en él: un torus supraorbital y una cresta occipital muy marcados. Poste-

Figura 14.14 Ejemplar Bpg 2001.04 de Sangiran (Zaim *et al.,* 2011). Escala: 1 cm.

riormente aparecieron cuatro especímenes notables más: el cráneo Tjg-1993.05, la calota Gwn-1993.09, la calota Sbk-1996.02 y el hueso occipital Brn-1996.04 (Larick *et al.,* 2001).

La reconstrucción del cráneo Sangiran 9 (Tjg-1993.05) llevada a cabo por Yousuke Kaifu y colaboradores (2011) se planteó como objetivo eliminar las distorsiones en la morfología del ejemplar, muy fragmentado, permitiendo realizar nuevas comparaciones relativas al dimorfismo sexual y la variabilidad facial de *Homo erectus*. En la mayor parte de sus rasgos, el fósil reconstruido cae dentro de la muestra de la Formación Bapang aunque en su extremo inferior en cuanto al tamaño. Esa diferencia de tamaño, muy notable si se comparan Sangiran 17 y 9, podría explicarse bien si se tratase de ejemplares de sexo distinto. El frontal más plano de S 17 —macho— y más bombeado del cráneo 9 —hembra— se corresponderían con los dimorfismos actuales. No obstante, la variedad de la muestra de Java, con especímenes antiguos y modernos y diferencias locales, convierte en difícil establecer una norma dimórfica.

El último hallazgo realizado en Sangiran es, por el momento, el maxilar Bpg 2001.04, que procede de la base de la Formación Bapang (facies C1a —Grenzbank Zone, tradicionalmente) y fue descrito por Yahdi Zaim y colaboradores (2011). El horizonte estratigráfico del hallazgo corresponde a C1a y se encuentra dos metros por encima de una intrusión de hornablenda datada por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$ en 1,51 ± 0,08 m.a.

Como apuntaron Zaim *et al.* (2011), Sangiran es el único yacimiento del Sudeste asiático que cuenta con toda una población de ejemplares de *Homo erectus* capaz de indicar tendencias evolutivas dentro de un rango de edades que va de 1,51 a 0,9 m.a. La comparación de la muestra con los especímenes de Zhoukoudian (China), Dmanisi (Georgia) y África del este llevó a Zaim *et al.* (2011) a sostener que las mayores diferencias morfológicas se dan precisamente entre los prime-

ros fósiles de Sangiran —cercanos en la morfología dental a los de África— y los ejemplares de Zhoukoudian. Estos últimos muestran pautas de relación molares/premolares más derivadas (M1 y M2 superiores de tamaño menor). Como veremos en breve, los especímenes de Zhoukoudian tienen cerca de 0,8 m.a. menos que los más antiguos de Sangiran. Pero en la medida en que los fósiles de menor edad *Homo erectus* de Sangiran, procedentes de Bapang C5a cuentan con una morfología semejante a los de Zhoukoudian (Kaifu, 2006), resulta complicado establecer las relaciones evolutivas existentes entre las poblaciones de *Homo erectus* de Java y China. Yahdi Zaim y colaboradores (2011) atribuyeron el origen de *Homo erectus* de Sangiran y Zhoukoudian a distintas salidas de los homininos de África. En función de las pautas premolar-molar, un primer paleodeme se habría adentrado por la zona ecuatorial asiática, mientras que un segundo paleodeme posterior habría seguido una ruta más septentrional alcanzando China.

2.3 La variabilidad de *Homo erectus* en Java

Es probable que la variación muy grande de *Homo erectus* obedezca a distintos aspectos que siguen pautas tanto locales —geoecológicas— como temporales, pero también sexualmente dimórficas y hasta individuales.

Las diferencias morfológicas entre los ejemplares de mayor y menor edad de Sangiran apuntan, no obstante, hacia un proceso de evolución filética. Las dos cuestiones a aclarar a partir de ese hecho son: 1) si la unidad de especie se vería afectada por esa evolución hasta el punto de llevar a la presencia de dos cronoespecies distintas, por un lado, y 2) si los ejemplares tardíos de Java podrían considerarse, en ese caso, miembros del grado de sapiens «arcaicos» que marcan la transición *Homo erectus-Homo sapiens* (véase capítulo 16).

La propuesta de una cronoespecie diferente para los ejemplares más modernos de Java se realizó a partir de los especímenes procedentes del yacimiento de Ngandong, que se encuentran entre los más recientes de Java. En Ngandong fueron halladas 12 calotas clasificadas por Willem Oppennoorth (1932) como *Homo soloensis*. Se trata de una muestra de aspecto masivo pero gran capacidad craneal, con un promedio de 1.210 cm^3. Sin embargo, otros yacimientos de Java de edad más antigua y volumen craneal algo menor apoyan la idea de un solo taxón que va evolucionando sin perder la unidad. Sucede así con el ejemplar Sm 4 de Sambungmacan, una calota de tamaño considerable, de 1.006 cm^3, probablemente de un macho, descubierta en 2001, cuyo aspecto general es el típico del *H. erectus* de Java (Baba *et al.,* 2003). Muy bien conservado, el fósil permitió comprobar que la flexión de la base del cráneo es similar a la de los humanos modernos, una condición que había sido apuntada respecto de OH 9 de Olduvai pero con dudas por el peor estado de ese ejemplar. La conclusión que sacaron Hisao Baba y colaboradores (2003) tras el estudio de Sm 4 es la de su condición intermedia entre la muestra de Trinil/Sangiran y la de Ngandong. En contra de esa postura, Valery Zeitoun y colaboradores (2010) sostuvieron que los cambios evolutivos de *Homo erectus* en Java habrían llevado a la aparición de una nueva especie en la isla. Volveremos sobre ese extremo en el capítulo 19.

3. *Homo erectus* de China

En buena medida, los argumentos acerca de la dificultad de caracterizar de manera adecuada los ejemplares fósiles en Java podrían repetirse aquí. Una parte considerable de la muestra de *Homo erectus* en China fue descubierta en unos años en que ni la localización precisa de los hallazgos ni la antigüedad de los terrenos de procedencia eran objeto de grandes esfuerzos.

No obstante, al igual que en el caso de Java, se han realizado progresos importantes para poder precisar la edad de los yacimientos

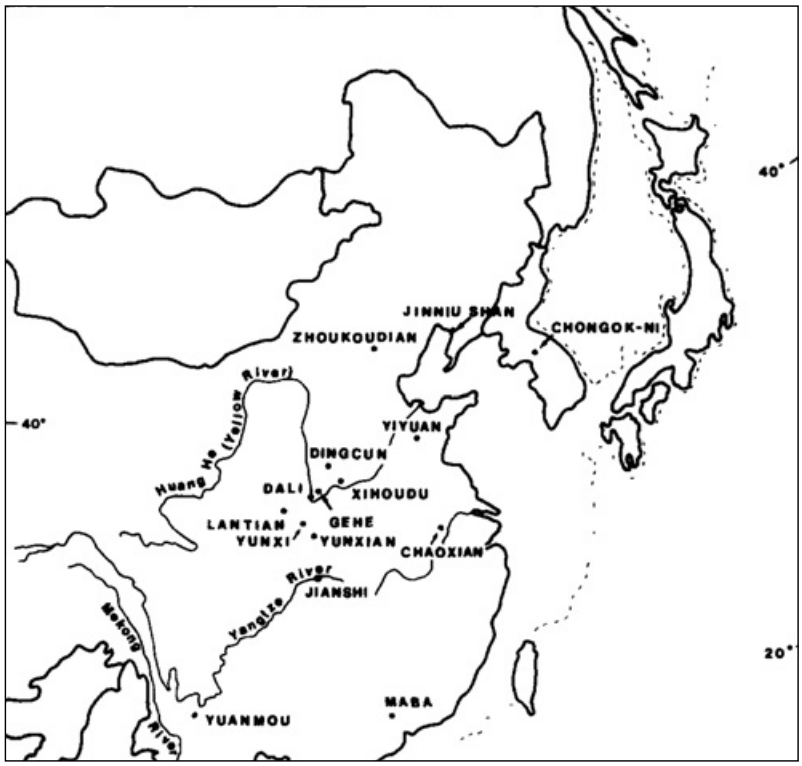


Figura 14.15 Yacimientos de China relacionados con *Homo erectus* (Pope, 1988).

Caja 14.7 Los nombres de los autores chinos

Una nota cautelar acerca de los nombres chinos. Se ha impuesto, en especial en los países anglosajones, la recomendación del gobierno chino de realizar la transcripción de los nombres escritos en su lengua a las occidentales de una forma distinta a la que se usaba tradicionalmente. Así «Pekin» —forma latina— o «Pekín» —usado por lo común en castellano— se transcribe ahora por Beijing. La Real Academia Española aconseja, no obstante, seguir con la grafía tradicional de «Pekín», criterio que hemos seguido en este libro. Por lo que se refiere al nombre y apellidos de los autores, el orden en China es el inverso al nuestro: primero el apellido y después el nombre. Por ejemplo, Wu Rukang, autor cuyo apellido es Wu. Esa fórmula lleva a confusiones por la discrepancia en el criterio de las revistas científicas en cuanto a mantener el criterio chino o cambiarlo por el occidental. Por poner un ejemplo, la revista *Nature* ha publicado artículos en los que el autor se cita como «Wu Rukang», mientras que *Science* publicó un comentario de un colega de Wu Rukang, «Xinzhi Wu», de esa forma. Ambos son incluidos como «Rukang Wu» y «Wu Xinzhi» en un mismo artículo de la revista *PaleoAnthropology.* Una pista disponible a menudo acerca de cuál es el nombre y cuál el apellido consiste en recordar que, por lo común, los nombres chinos tienen una sílaba y los apellidos, dos. En este libro hemos seguido el criterio de mantener el orden que utilizan los autores en sus publicaciones.

y, por ende, el proceso de colonización del Extremo Oriente. Con la particularidad de que, al contrario que en Java, la presencia de útiles de piedra es abundante y permite completar la información disponible.

3.1 La colonización de China

Zhoukoudian es, con mucho, el yacimiento chino más conocido pero su edad es, como veremos en breve, inferior a un millón de

Tabla 14.2 Yacimientos con presencia humana más antigua en China

Cuenca	*Yacimiento*	*Situación*	*Restos*	*m.a.*	*Referencia*
Río Amarillo	Donggutuo	150 km al este de Pekín	útiles modo 1	1,2/1,1	(Zhu *et al.,* 2001)
	Kungwangling	distrito de Lantian	cráneo	1,15	(An y Ho, 1989)
	Xiaochangling	150 km al este de Pekín	útiles modo 1	1,26	(Huamei *et al.,* 2008)
	Majuangou	150 km al este de Pekín	útiles modo 1	1,66	(Zhu *et al.,* 2004)
Río Yangtzé	Niujiangbao	Shangnabang, Yunnan	incisivos V1519 útiles modo 1	*c.* 1,7	(Zhu *et al.,* 2008)
	Longgupo	Chongqing, Wushan	mandíbula fragmentaria, incisivo útiles modo 1	1,9/1,8	(Huang *et al.,* 1995)

años. Son otros enclaves de China continental los que han proporcionado los indicios más antiguos de presencia de homininos. Las dos zonas con edad comparable o incluso superior a la de la ocupación de Java corresponden a las depresiones de Nihewan, en la cuenca del río Amarillo, y Yuanmou, en la del río Yangtzé. La tabla 14.2 ofrece una síntesis de los yacimientos y sus edades atribuidas.

Los primeros ejemplares que apuntaron hacia una ocupación antigua de China fueron hallados en Chenchiawo —con otra grafía posible, Chen-Chia (o Jia)-Wo, utilizada por Poirier (1987)— y Kungwangling —o Gongwangling. Se trata de yacimientos del distrito de Lantian (Lan-T'ien), provincia de Shaanxi. El primer espécimen hallado, una mandíbula (Lantian 1) bien conservada, fue descubierta en 1963 en Chenchiawo por Wu Rukang (1964). Al año siguiente se hallaron un diente, un cráneo y parte del esqueleto facial (Lantian 2) en la colina de Kungwangling (Wu, 1966). Ambos ejemplares fueron atribuidos a una nueva especie, *Sinanthropus lantianensis*, descrita por Wu Rukang como morfológicamente más primitiva que los ejemplares de Zhoukoudian e incluso que los de Trinil (Java). La capacidad craneal calculada de la calota Lantian 2 es baja, de unos 780 cm^3 (Day, 1986). No obstante, el propio Wu (véase, por ejemplo, Wu, Rukang 1980) consideró más tarde estos especímenes como *Homo erectus*.

El análisis morfológico de los restos de homininos y el estudio comparativo de la fauna indicaron para Lantian edades de *c.* 0,7 m.a. establecidos por bioestratigrafía (Aigner y Laughlin, 1973), bastante coincidentes con los trabajos posteriores de paleomagnetismo. Una investigación mediante paleomagnetismo y litoestratigrafía de An Zhisheng y Ho Chuan Kun (1989) llevó la edad de los ejemplares de Lantian hasta 1,15 m.a.

Una antigüedad mayor se dio a los ejemplares de Longgupo. La cueva de Longgupo, también conocida como yacimiento de Wushan, está situada a 20 km al sur del río Yangtzé en el extremo de levante de la provincia de Sichuan. De la zona media de la cueva (niveles 7-8 de excavación) proceden un fragmento de mandíbula, un incisivo superior y dos artefactos de piedra de la tradición olduvaiense (Wanpo *et al.,* 1995).

El estudio de los ejemplares de Longgupo hecho por Huang Wanpo y colaboradores (1995) vio afinidades con *Homo habilis* y *Homo ergaster* africanos; en consecuencia, esos autores consideraron que los especímenes no podían clasificarse como *Homo erectus* sensu stricto. Se trataría, de acuerdo con Huang Wanpo *et al.* (1995), de un pre-erectus de cerca de 1,9 m.a. que demostraría dos cosas: que el género *Homo* salió de África casi al mismo tiempo de su diversificación —hace unos dos millones de años— y que la evolución hacia *Homo erectus* se produjo *in situ* dentro del

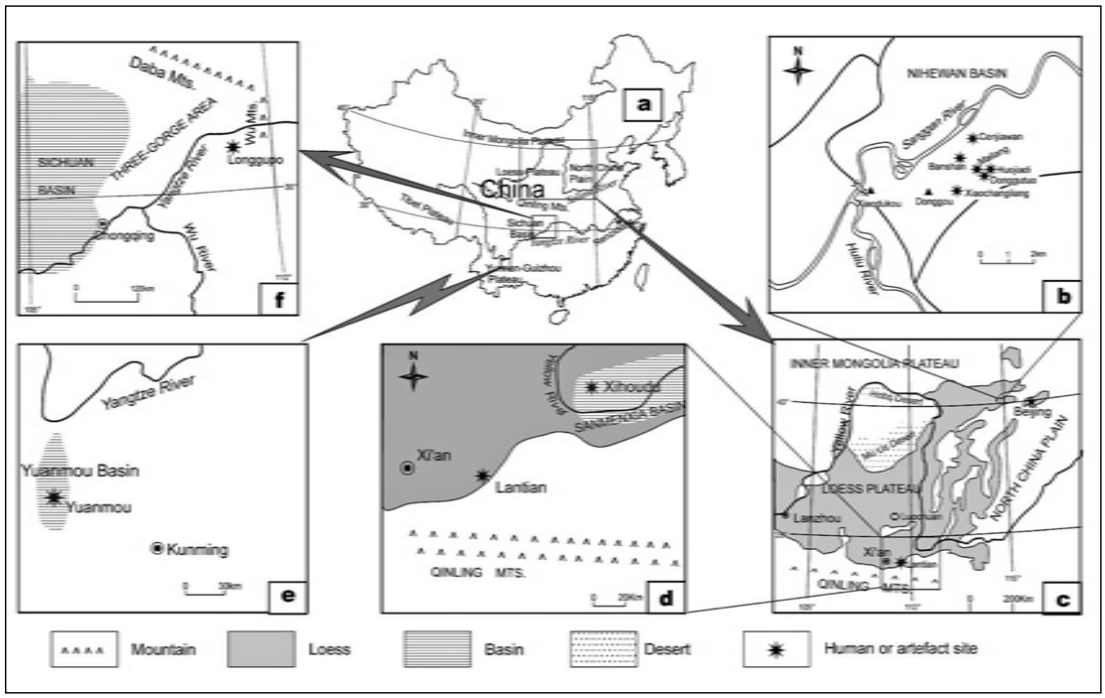


Figura 14.16 Situación de los yacimientos chinos con presencia humana muy antigua: Depresiones de Nihewan (b-e), en la cuenca del río Amarillo y Yuanmou (f), en la cuenca del río Yangtzé. (Ilustración Zhu *et al.,* 2003).

continente asiático. Hay que indicar, no obstante, que Schwartz y Tattersall (1996b) arrojaron sombras acerca de la condición de hominino del fragmento mandibular (sugiriendo que podría ser próximo al orangután) y dudaron acerca de la posibilidad de comparar el incisivo con ninguna especie humana en concreto. Denis Etler, Tracy Crummett y Milford Wolpoff (2001) sostuvieron que el fragmento mandibular de Longgupo no puede distinguirse de los pertenecientes a simios asiáticos, en particular *Lufengpithecus*, mientras que el incisivo es idéntico al de los humanos asiáticos actuales y se debe de forma probable a una intrusión en el depósito.

Las discrepancias acerca de las fechas de Longgupo son notables. La columna paleomagnética obtenida por Huang Wanpo *et al.* (1995) atribuyó a los niveles de la zona media que contienen los restos de homininos una edad

Caja 14.8 ¿Qué es el fósil de Longgupo?

Uno de los firmantes del artículo de Huang Wanpo y colaboradores (1995) sobre el ejemplar de Longgupo, Rusell Ciochon (2009), publicó una reinterpretación catorce años más tarde en los siguientes términos:

«A la luz de las nuevas pruebas procedentes de todo el Sudeste asiático y después de una década de mi propia investigación de campo en Java, he cambiado de idea (...). Estoy convencido ahora de que el fósil de Longgupo y otros similares no representan a un ser humano preerectus, sino más bien a uno o más de los misteriosos simios del bosque primario del Pleistoceno del sureste de Asia. En contraste, el *Homo erectus* llegó a Asia hace unos 1,6 millones de años, pero se mantuvo alejado de la selva en busca de las praderas. No existió ninguna especie de preerectus en el sureste de Asia, después de todo.»

Ciochon, 2009

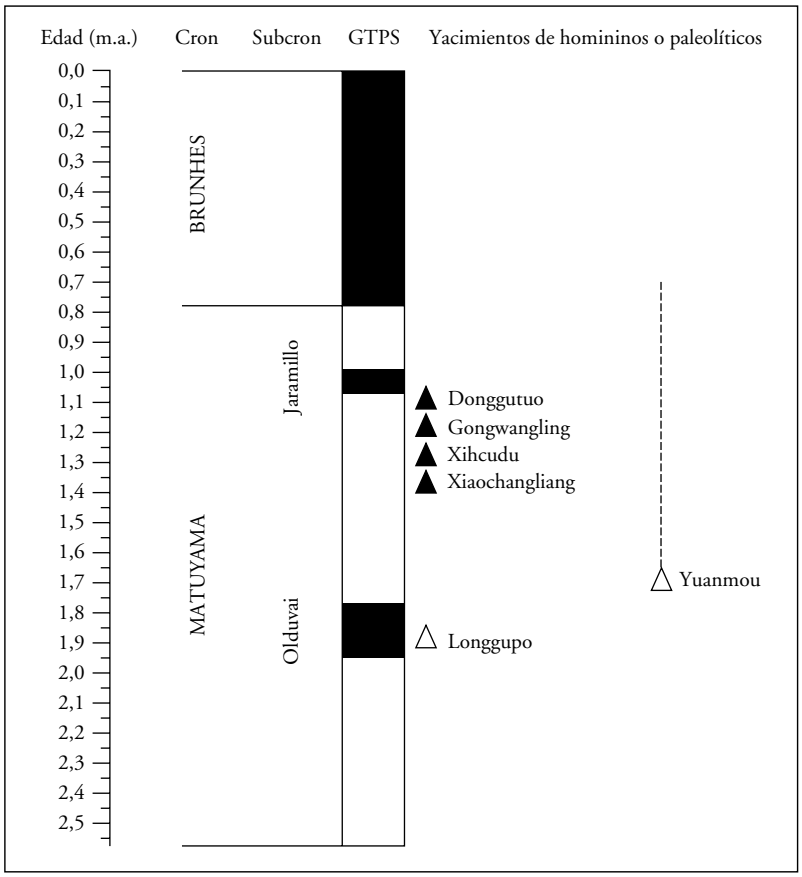


Figura 14.17 Edad obtenida por paleomagnetismo de los yacimientos con indicios más antiguos de homininos en China. Los triángulos negros indican fechas precisas. Los blancos, estimaciones más dudosas (Zhu *et al.,* 2003).

correspondiente al subcrón Olduvai (1,96 a 1,78 m.a.). Sin embargo, la resonancia de espín electrónico aplicada al esmalte dental dio una edad bastante más reciente (1,0 ± 0,1 m.a.) (Zhu *et al.,* 2003). Bernard Wood y Alan Turner (1995), en su comentario al hallazgo de Longgupo, sostuvieron que la fauna del yacimiento parece más antigua de lo que indica esta última fecha.

El yacimiento de Niujiangbao, en la depresión Yuanmou, ha proporcionado dos incisivos de hominino —V1519, conjuntamente— hallados en 1965 que fueron atribuidos a *Homo erectus yuanmouensis* (Hu, 1973). El horizonte estratigráfico de los incisivos y las herramientas asociadas a ellos —Miembro M4— obtuvo una datación, de acuerdo con los estudios de paleomagnetismo y la tasa de sedimentación calculada, de *c.* 1,7 m.a. (Zhu *et al.,* 2008).

Para Rixiang Zhu y colaboradores (2008), los incisivos V1519 son idénticos en numerosos rasgos a los de *Homo erectus* de Zhoukoudian y se asemejan en gran medida a ejemplares africanos como KNM-WT 15000, *H. ergaster* y KNM-ER 1590B, *H. habilis*. Los autores sostuvieron que los ejemplares de Yuanmou pueden atribuirse a un *Homo* sp. muy antiguo, siendo factible incluirlos en el hipodigma amplio de *Homo erectus* en espera de restos más informativos.

Si se toman en cuenta a la vez los hallazgos de las depresiones de Yuanmou y Nihewan —con la situación muy septentrional del yacimiento de Majuangou en esta última—, cabe inferir que la dispersión de los homininos por China continental se realizó en un tiempo muy breve gracias, probablemente, a una fase templada del clima que

permitiría también explicar la rapidez con la que se alcanzó el Extremo Oriente.

3.2 Ejemplares de Zhoukoudian

Entre todos los yacimientos de China con hominínos del Pleistoceno Medio destaca en particular el de Zhoukoudian, yacimiento situado cerca de la población del mismo nombre localizada a unos 50 km al sudoeste de Pekín.

En 1921 y 1923 comenzaron las excavaciones en la cueva de Zhoukoudian y allí encontró Otto Zdansky el primer fósil humano: un molar humano muy desgastado. Los «dientes de dragón» recibieron de tal forma un contexto paleontológico adecuado (caja 14.9).

En octubre de 1927, Birger Bohlin, colaborador de Davidson Black, halló en Zhoukoudian un premolar grande humano que no se parecía a ningún otro conocido entonces. Black (1927) describió a partir de él una nueva especie de hominino, *Sinanthropus pekinensis*, el «hombre de Pekín». Weidenreich (1940) incluyó los especímenes en la misma especie que los ejemplares del Pleistoceno Medio de Java, pero reservándoles la subespecie *Homo erectus pekinensis*.

Los fósiles humanos han sido hallados todos ellos en la denominada Localidad 1 de Zhoukoudian, una caverna de considerable tamaño derruida. El estudio realizado por Huang Wanpo (1960) de los depósitos de la localidad describió seis principales capas, asignando la primera de ellas (Layer I) al Pleistoceno Inferior, las II y III de principios al Pleistoceno Medio y las IV-VI a finales del Pleistoceno Medio. Liu Jinyi (1985), sin embargo, distinguió hasta 17 capas.

Siguiendo el mapa estratigráfico y las notas de excavación inéditas de Jia Lanpo, director de las excavaciones en la década de 1980, Noel Boaz y colaboradores (2004) realizaron una distribución tridimensional de los distintos loci (del locus A al locus O) con presencia de hominínos (véase figura 14.19).

A lo largo de la década de 1920, la Localidad 1 suministró una considerable cantidad de restos, algunos muy bien conservados. Se identificaron cerca de 40 individuos, con 14 cráneos, 11 mandíbulas, más de 100 dientes y unos pocos restos postcraneales. El primer cráneo —Zhoukoudian III— fue descubierto por Pei Wenzhong en la capa 11 del locus E, en 1929 (Pei Wenzhong, 1929) y su molde endocraneal fue reconstruido por Davidson Black. En 1930

Caja 14.9 Dientes de dragón

El descubrimiento de los primeros especímenes chinos constituye una excelente muestra de las aventuras que vivieron los paleoantropólogos de comienzos del siglo pasado. La historia la contó con un estilo literario vivo y elegante por G. H. Ralph von Koenigswald (1981). Lo que sigue está tomado de su obra. En las farmacias chinas de principios del siglo XX se vendían fósiles —anunciados como «dientes de dragón» (*lung tse*) y «huesos de dragón» (*lung ku*)— a los que se atribuían, entre otras virtudes, la de ser unos eficaces afrodisíacos. Como los dientes se suponían más efectivos que los simples huesos, las mandíbulas fósiles eran destrozadas siguiendo un criterio comercial comprensible. Los propios huesos se despedazaban y molían a su vez, ya que las dosis utilizadas eran mínimas y el precio alcanzado muy alto. Aun así, K. A. Haberer, un naturalista alemán que viajó al norte de China entre 1899 y 1901, logró hacerse con una considerable colección de tales huesos y dientes de dragón, descrita poco después por Max Schlosser (1903). Los ejemplares reunidos por Haberer pertenecían a una diversidad grande de especies. Uno de ellos, un molar superior comprado en una farmacia de Pekín, era sin embargo propio sin duda de un hominino que Schlosser situó tentativamente en el Plioceno y como «grad. et sp. indet» (véase Antón, 2002). A partir de las pistas levantadas por Haberer, Davidson Black intentó seguir la pista de los huesos de dragón siguiendo las indicaciones de la antigua farmacopea china, que se remonta hasta el período Wei (siglo VII antes de Cristo). Por su parte, la Academia Sueca envió también investigadores como Johan Gunnar Andersson a China con la intención de recolectar fósiles. Andersson y el paleontólogo austríaco Otto Zdansky identificaron la «Dragon Bone Hill» como un posible lugar de origen de los fósiles (véase Shapiro, 1976). En la ladera norte de dicha colina está situado el yacimiento de Zhoukoudian.

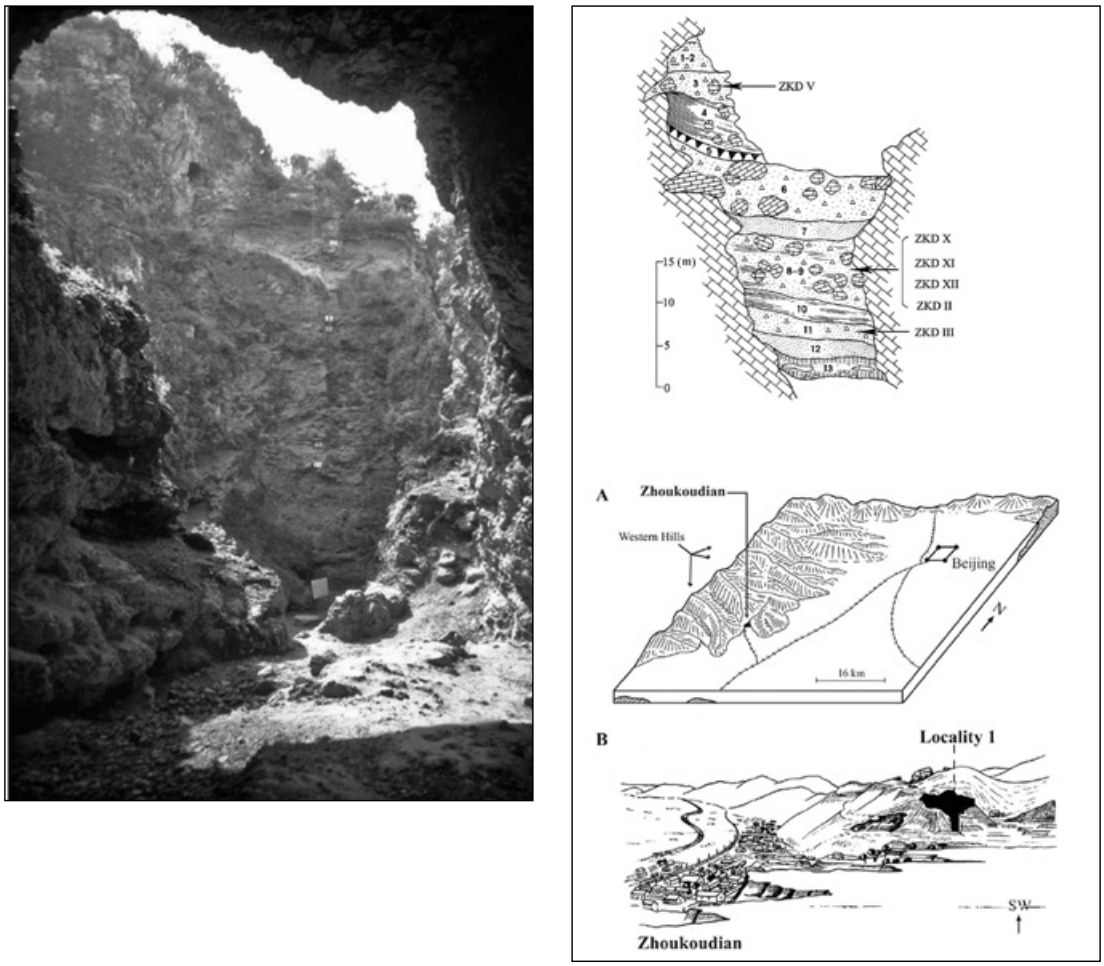


Figura 14.18 Izquierda, pared oeste de la excavación principal de Zhoukoudian, Localidad 1 (Ciochon y Bettis III, 2009); derecha, sección del perfil de la Localidad 1 con la posición estratigráfica de los ejemplares que han permitido obtener su endocráneo (Xiujie Wu, Schepartz y Norton, 2010); abajo: situación de la Localidad 1 (Boaz *et al.,* 2004).

varios fragmentos del locus D —capas 8-9— fueron reunidos para formar el cráneo Zhoukoudian II. Tres ejemplares craneales más (Zhoukoudian X, XI y XII) se recuperaron en 1936 en las mismas capas 8-9, pero del locus L (Grün *et al.,* 1997).

La colección de fósiles humanos de Zhoukoudian fue descrita por Davidson Black (un estudio muy detallado de un cráneo juvenil figura en Black, 1930) y, a partir de 1936, por Weidenreich (1936), quien también sacó varios moldes (véase figura 14.20). Es una suerte que Black y Weidenreich se tomasen semejante trabajo porque casi todos los restos antiguos de Zhoukoudian se perdieron durante la Segunda Guerra Mundial.

Cinco dientes y dos fragmentos de huesos de las extremidades fueron encontrados en 1949 y 1951, y una mandíbula, junto con otros restos dentales y postcraneales, fue hallada más tarde, en 1959 (Woo y Chao, 1959). Por fin, en 1966 miembros del Instituto de Paleontología de los vertebrados y Paleoantropología (Academia Sinica, Beijing) encontraron un frontal y un occipital (véase figura 14.21).

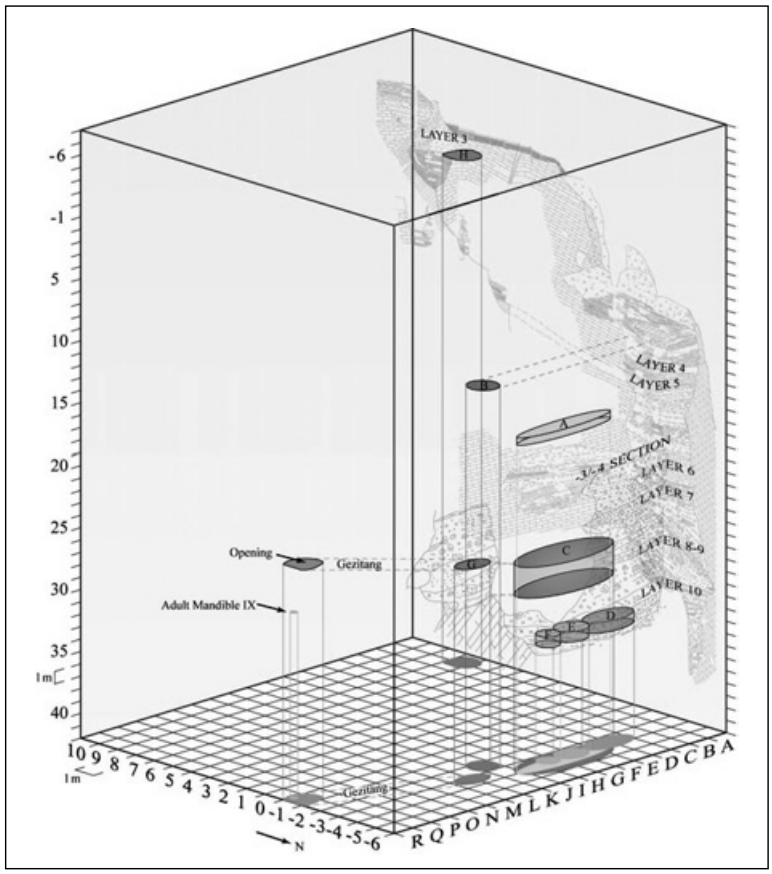


Figura 14.19 Representación tridimensional de los loci A al H de la Localidad 1 de Zhoukoudian (China) (Boaz *et al.,* 2004). Se trata de la misma figura 12.33 repetida aquí para facilitar la lectura.

Figura 14.20 *Sinanthropus pekinensis* (Black, 1927)*; Homo erectus*. Molde realizado a partir de una réplica de la colección del Institute of Anthropology and Human Genetics for Biologists, Wolfgang Goethe University, Frankfurt (Alemania). (Fotografía de www.3bscientific.com/Datenbank/PDF/VP750_1.pdf, 5 de diciembre de 2005).

Figura 14.21 «Hombre de Pekín» hueso frontal exhibido en el Zhoukoudian Peking Man Site Museum, Beijing http://www.21stcentury.com.cn/print.php?sid=10548

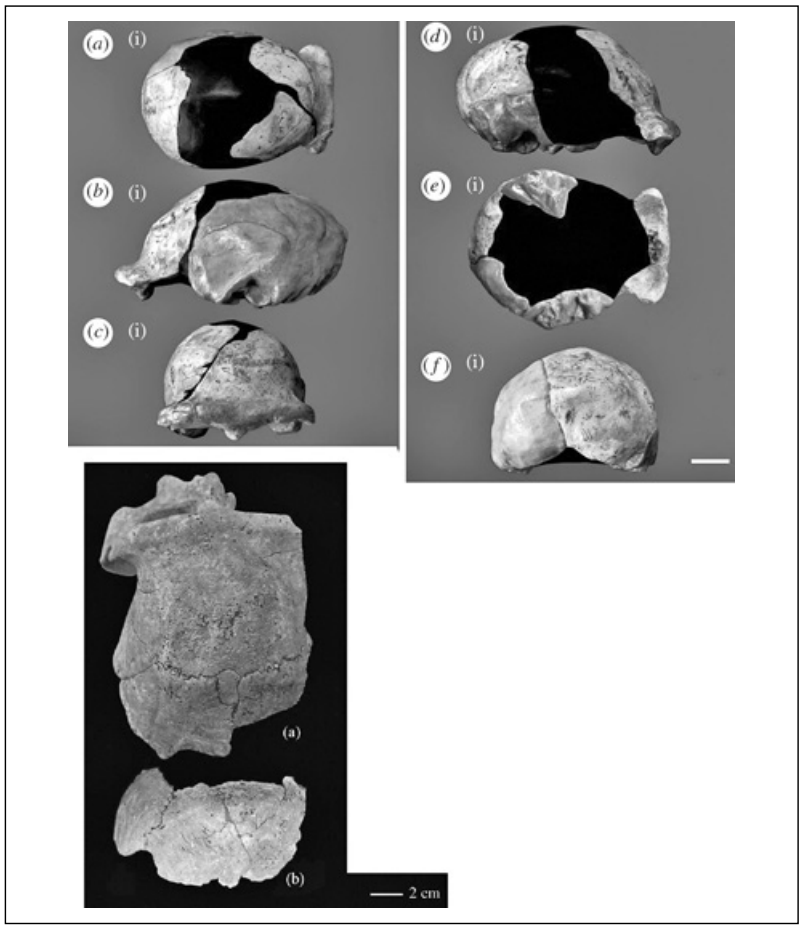


Figura 14.22 Arriba: reconstrucción del cráneo Zhoukoudian V en vistas (a) superior; (b) lateral izquierda; (c) anterior; (d) lateral derecha; (e) basal y (f) posterior. La barra de escala corresponde a 4 cm. (Ilustración de Xiujie Wu, Schepartz y Wum, 2010). Abajo: fragmentos de Nanjing 1; (a) parte anterior de la bóveda craneal; (b) parietal izquierdo con la escama occipital inferior. (Ilustración de Xiujie Wu *et al.,* 2011).

A partir de 1979, la Localidad 1 de Zhoukoudian fue excavada sistemática y regularmente. En el informe ofrecido en 1985 por Wu Rukang (1985) se dio cuenta de más de 5.000 artefactos líticos recuperados pero sin nuevos hallazgos de homininos. Uno de los últimos trabajos realizados es el de la reconstrucción del cráneo Zhoukoudian V llevada a cabo por Xiujie Wu y colaboradores (2010) a partir de los materiales de 1934 y 1966, con el resultado de la obtención de un nuevo molde endocraneal del cerebro de *Homo erectus*. Se añade a los endocráneos de los ejemplares de Zhoukoudian II, III, X, XI y XII, disponibles con anterioridad (véase Xiujie Wu, Schepartz y Norton, 2010) y nos referiremos a él en el capítulo 19. Otro ejemplar hallado en 1993 en la cueva de Hulu (Nanjing, provincia de Jiangsu, China meridional) por el *Tangshan Archaeological Excavation Team*, Nanjing 1, del que se dispone también del endocráneo, tiene una edad de entre 0,62 y 0,58 m.a., obtenida por ESR y series de uranio (Xiujie Wu *et al.,* 2011).

La síntesis de los hallazgos de Zhoukoudian convierten el yacimiento en un enclave excepcional: 50 homininos y 17.000 útiles líticos habían sido recuperados hasta 2009 (Ciochon y Bettis III, 2009).

La cronología de la Localidad 1 ha sido objeto de un debate considerable que las técnicas más recientes de datación no han conseguido resolver del todo. La posibilidad de precisar las fechas de la Localidad 1 dependió en un principio de la correlación de los terrenos con los de otros yacimientos y, de

Tabla 14.3 Edades absolutas de Zhoukoudian (según Rukang, 1985, modificado)

Lecho		*Método de datación*
1-3	230.000	Series de uranio (1, 2)
	256.000	
4	290.000	Termoluminiscencia (3)
6-7	350.000	Series de uranio (2)
7	370-400.000	Paleomagnetismo (4)
8-9	420.000	Series de uranio (1, 2)
	462.000	Huellas de fisión (5)
10	520-620.000	Termoluminiscencia (3)
12	>500.000	Series de uranio (2)
13-17	>730.000	Paleomagnetismo (4)

(1) Zhao *et al.* (1979); (2) Xia (1982); (3) Pei *et al.* (1979); (4) Quian *et al.* (1980), (5) Guo *et al.* (1980).

acuerdo con ese cálculo, Björn Kurtén (1959) sugirió que la segunda glaciación (Mindel, hacia 450.000 años) sería la época más apropiada para colocar los depósitos más antiguos con ejemplares de homininos. Liu (1985), por su parte, con arreglo al método de los isótopos del oxígeno, dio a las diecisiete capas del yacimiento unas edades que iban desde los 590.000 a los 128.000 años.

A partir de finales de la década de 1970 se intentaron aplicar nuevos métodos de datación a Zhoukoudian, obteniéndose una serie de fechas absolutas que fueron reunidas por Wu Rukang (1985) indicando las cifras que figuran en la tabla 14.3. Chen Tiemei y Yuan Sixun (1988), mediante el uso de series de uranio, concedieron más tarde a la Localidad 1 de Zhoukoudian una edad mucho más reciente: 0,29-0,22 m.a.

Las medidas paleomagnéticas indicaron que el límite Brunhes/Matuyama está situado entre las capas 13 y 14, lo que quiere decir que los restos humanos son posteriores a 0,78 m.a. Mediante resonancia de espín electrónico (ESR) aplicada a dientes de ciervos, Pei-Hua Huang y colaboradores (Huang *et al.,* 1993) establecieron un rango de 0,28 a 0,58 m.a. para las muestras obtenidas entre las capas 3 a la 12, con un lapso de ocupación humana en Zhoukoudian de cerca de 300.000 años; unas fechas confirmadas a través de la misma técnica por Rainer Grün *et al.* (1997). Xiujie Wu, Lynne Schepartz y Christopher Norton (2010), en un trabajo destinado a evaluar la variedad morfológica de los cráneos de la Localidad 1, resumieron los estudios de datación atribuyendo tentativamente una edad algo superior a los especímenes: entre 0,5 y 0,4 m.a. para el cráneo más moderno de Zhoukoudian (ZKD V) y hasta 0,8 m.a., o incluso algo más, para los más antiguos (ZKD III) (véase figura 14.21). Eso supone que la presencia humana en la cueva podría haberse prolongado hasta cerca de medio millón de años.

El último análisis disponible acerca de la edad de la Localidad 1 es el realizado por Guanjun Shen y colaboradores (2009) por el método $^{26}Al/^{10}Be$. Los niveles inferiores con útiles líticos —7 al 10— dieron un promedio de seis mediciones de 0,77 ± 0,08 m.a., es decir, unas fechas mucho más antiguas de las indicadas por las series de uranio (Chen Tiemei y Yuan Sixun, 1988) y dentro del rango obtenido con anterioridad por el propio Guanjun Shen (Guanjun Shen *et al.,* 2001).

Como indicaron Russell Ciochon y Arthur Bettis (2009) en un comentario acerca de esta última datación de la Localidad 1, si se toman en cuenta los yacimientos próximos al de Zhoukoudian cercanos a la latitud de 40° N aparece un notable panorama de presencia de homininos en el clima extremo del continente, alejado por completo del ambiente tropical de

Java. Los fósiles de las formaciones Nihewan y Yuanmou alargan de una forma considerable tanto el rango temporal como geográfico del *Homo erectus*. Sin embargo, los ejemplares chinos se parecen mucho a los de Java; tanto como para que la necesidad de agrupar todos esos especímenes en *Homo erectus* haya sido sostenida por numerosos autores, como Chris Stringer (1984), Bernard Wood (1984) y G. Philip Rightmire (1990), aun cuando también ha habido voces discrepantes (Aguirre y De Lumley, 1977; Aguirre *et al.,* 1980; Rosas y Bermúdez de Castro, 1998). La mayor capacidad craneal de los ejemplares de la Localidad 1 de Zhoukoudian y ciertas diferencias en la dentición y otros detalles del cráneo entre esos ejemplares chinos y los Java se interpretó por los agrupacionistas como una evolución lógica justificada por la mayor antigüedad de estos últimos. En cualquier caso, el conjunto de población que va desde las fechas de Zhoukoudian a las más antiguas de Nihewan, Yuanmou y Java muestra una proximidad morfológica que contrasta con los ejemplares más tardíos y semejantes a *Homo sapiens*.

3.3 Entorno y adaptación de *Homo erectus* en Asia

El tipo de medio ambiente que existió en el Pleistoceno Inferior y Medio en Java recuerda mucho al propio de los lugares de procedencia de los homininos: un mosaico de sabana abierta, praderas y bosque tropical. No es raro, pues, que los homininos contasen con ciertas facilidades de adaptación a la isla cuando tras su dispersión por Asia llegaron hasta allí. Pero el caso de China es diferente. Con un clima continental, sus localidades —en particular las más septentrionales— quedaron mucho más afectadas por un clima riguroso, en particular en el transcurso de las glaciaciones. Como veremos en el capítulo siguiente, durante el Pleistoceno se produjeron al menos cuatro ciclos de glaciares e interglaciares. Aunque es probable que la dispersión por el continente aprovechando un período interglaciar, la presencia de las alternativas climáticas posteriores llevan a pensar que la isla podría haber servido de «refugio» para la población de *Homo erectus* en las épocas más frías, una población que volvería a China en cuanto las condiciones mejorasen. Se trata del modelo *source and sink*, propuesto por Dennell y colaboradores (2010) respecto del Pleistoceno Medio europeo y utilizado por Julien Louys y Alan Turner (2011) para el caso asiático. Java actuaría como «fuente» y China como «sumidero» a través de un flujo bastante continuo de poblaciones. Los movimientos de población entre Asia central y el norte de China habrían sido más fáciles en el Pleistoceno Inferior, cuando los episodios fríos fueron menos severos y más cortos (Martinón-Torres, Dennell y Bermúdez de Castro, 2011). En cualquier caso, es importante indicar que localidades como Shanxi (China central), con una ocupación continua a lo largo de 10 ciclos glaciares/interglaciares, indican que no se trata de presencias ocasionales llevadas a cabo en épocas climáticas suaves sino de una ocupación permanente (Ciochon y Bettis III, 2009).

4. Un modelo para los homininos del Pleistoceno Inferior y Medio

Como resultado de los procesos de dispersión de los homininos, las poblaciones asiática y africana se adentraron por zonas geográficas muy distantes a partir de las fechas indicadas por la ocupación de Dmanisi, o incluso antes. ¿Llevó tal situación a un aislamiento capaz de hacer que los homininos del Pleistoceno Medio se dividieran o se mantuvo una unidad que sólo permite hablar de diferentes poblaciones?

Tal y como hemos visto hasta ahora, resulta difícil decidir si los homininos del Pleistoceno Inferior y Medio, protagonistas de la evolución a partir de *Homo habilis*, deben ser separados o no en dos especies distintas. Tal vez la mejor forma de aclarar esa duda consista en entender si, en realidad, estamos

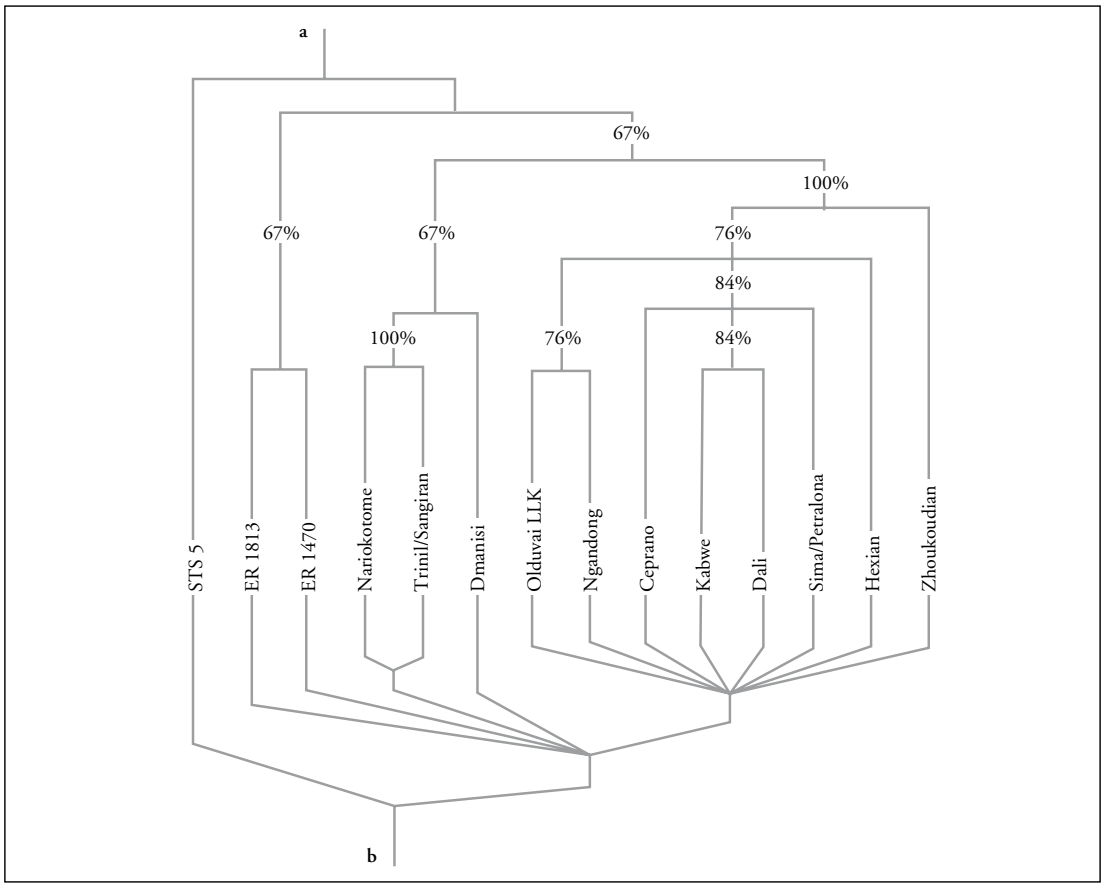


Figura 14.23 Cladogramas correspondientes a las 75 filogenias más parsimónicas generadas mediante los criterios de *majority rule* (a) y *strict consensus* (b) de acuerdo con Asfaw y colaboradores (2002). Los clados que aparecen en la ilustración corresponden a los siguientes ejemplares: STS 5 de Swartkrans, Sudáfrica ('STS 5'), KNM-ER 1813 'ER 1813') y KNM-ER 1470 ('ER 1470') de Koobi Fora, Kenia, todos ellos como *outgroup*. KNM-ER 3733 y 3833 de Koobi Fora (deme 'Nariokotome'); OH 9, Olduvai, Tanzania, BOU-VP-2/66 de Bouri, Etiopía, y UA 31 de Buia, Eritrea (deme 'Olduvai/LLK'); D2280 y 2282 de Dmanisi, Georgia (deme 'Dmanisi'); Zhoukoudian III, V, X, XI y XII de Zhoukoudian, China (deme 'Zhoukoudian'); Ceprano, Italia (deme 'Ceprano'); Kabwe, Zambia, Bodo, Etiopía, Ndutu, Tanzania, y Saldanha, Sudáfrica (deme 'Kabwe'); Dali, China (deme 'Dali'); Hexian, China (deme 'Hexian'); Trinil II y Sangiran 2, 4, 12 y 17, Java (deme Trinil/Sangiran'); SH 1, 2, 4, 5, 8 de Atapuerca, España, y Petralona, Grecia, (deme 'Sima/Petralona').

hablando de especies en el sentido estricto —especie biológica—, o si las evidencias apuntan hacia otros esquemas evolutivos.

Berhane Asfaw y colaboradores (2002), en la interpretación del ejemplar BOU-VP-2/66 de Bouri, Etiopía («Daka»), sostuvieron que el parecido entre Daka y sus contrapartidas asiáticas indica que los fósiles de homininos de África y Eurasia representan poblaciones dentro de una paleoespecie extendida. Esa conclusión la sacaron los autores tras realizar un análisis cladístico de los 22 caracteres más utilizados en los estudios similares dedicados con anterioridad a *Homo erectus*, dividiendo la muestra mediante unidades taxonómicas operativas obtenidas mediante palodemes (véanse capítulo 2 y figura 14.23).

La hipótesis de una cladogénesis que separaría *H. ergaster* y *H. erectus* africanos y asiáticos fue rechazada a través del análisis de

Caja 14.10 Cladogramas por debajo del género

W. Henry Gilbert, Tim White y Berhane Asfaw (2003) criticaron, como tantas veces hemos hecho ya nosotros a lo largo de este libro, la realización de cladogramas por debajo del nivel del género a causa de la variación geográfica, temporal e individual que pueden tomarse por variaciones morfológicas capaces de reflejar la divergencia evolutiva. El caso de *Homo* en el Pleistoceno Medio sería, para Gilbert *et al.* (2003), un ejemplo pertinente. Con el fin de evitar los razonamientos circulares, Asfaw *et al.* (2002) en el estudio comentado en el texto eligieron hacer el análisis en función de paleodemes definidos con anterioridad. Sin embargo, los paleodemes elegidos por Asfaw *et al.* (2002) fueron criticados por Manzi y colaboradores (2003) por el hecho de agrupar en un mismo grupo los ejemplares OH 9 y «Daka». El artículo de Gilbert, White y Asfaw (2003) defiende la utilidad superior de los paleodemes frente al uso de ejemplares individuales en los cladogramas.

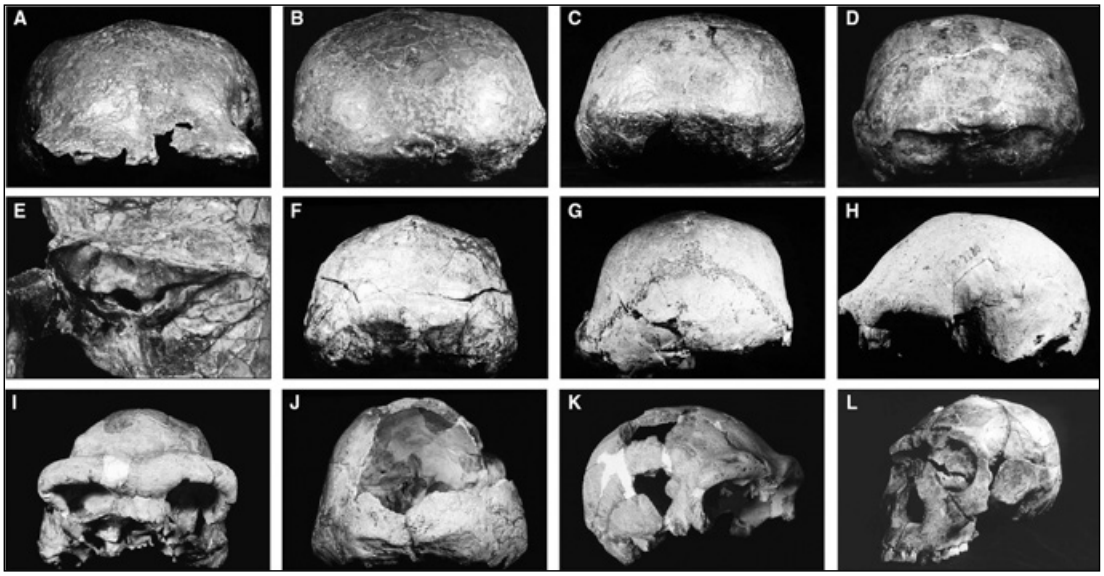


Figura 14.24 Diversos especímenes atribuidos *a Homo erectus*. A y B, cráneo de Trinil en vista frontal y posterior. C, Sangiran 2, vista posterior. D, Sangiran 12, vista posterior. E, Sangiran 4, vista interna del hueso petroso derecho. F, Sangiran 4, vista posterior. (Estos ejemplares establecen para Schwartz, 2004, el rango de la variación individual presente en *Homo erectus*). G, Dmanisi D2282, vista posterior. H, D2280. I y J, OH 9, vistas frontal y posterior. K, Ceprano, en vista de 3/4. L, KNM-WT 15000 en vista de 3/4. Las imágenes no están a escala. (Ilustración de Schwartz, 2004).

Asfaw *et al.* (2002). Ese rechazo se mantendría incluso si, como sostienen los autores, se eliminaran del análisis los últimos demes asiáticos, los más recientes.

Una opinión situada en el extremo contrario es la que indicó Jeffrey Schwartz (2004) tras el análisis del ejemplar KNM-OL 45500 de Olorgesailie, Kenia. Se trata (epígrafe 1.6 de este capítulo) de un ejemplar con rasgos de *Homo erectus*, o incluso más modernos, pero de tamaño muy pequeño. Richard Potts y colaboradores (2004), tras una comparación detallada de KNM-OL 45500 con otros cráneos de *Homo erectus/ergaster,* se limitaron a sostener que KNM-OL 45500 cuenta con rasgos indicativos de la amplia variación de los homininos entre 1,7 y 0,5 m.a. Pero en el comentario que acompañó a la descripción inicial del ejemplar, Jeffrey Schwartz (2004) sostuvo que la tarea de entender las relaciones que existen entre los diversos ejemplares de

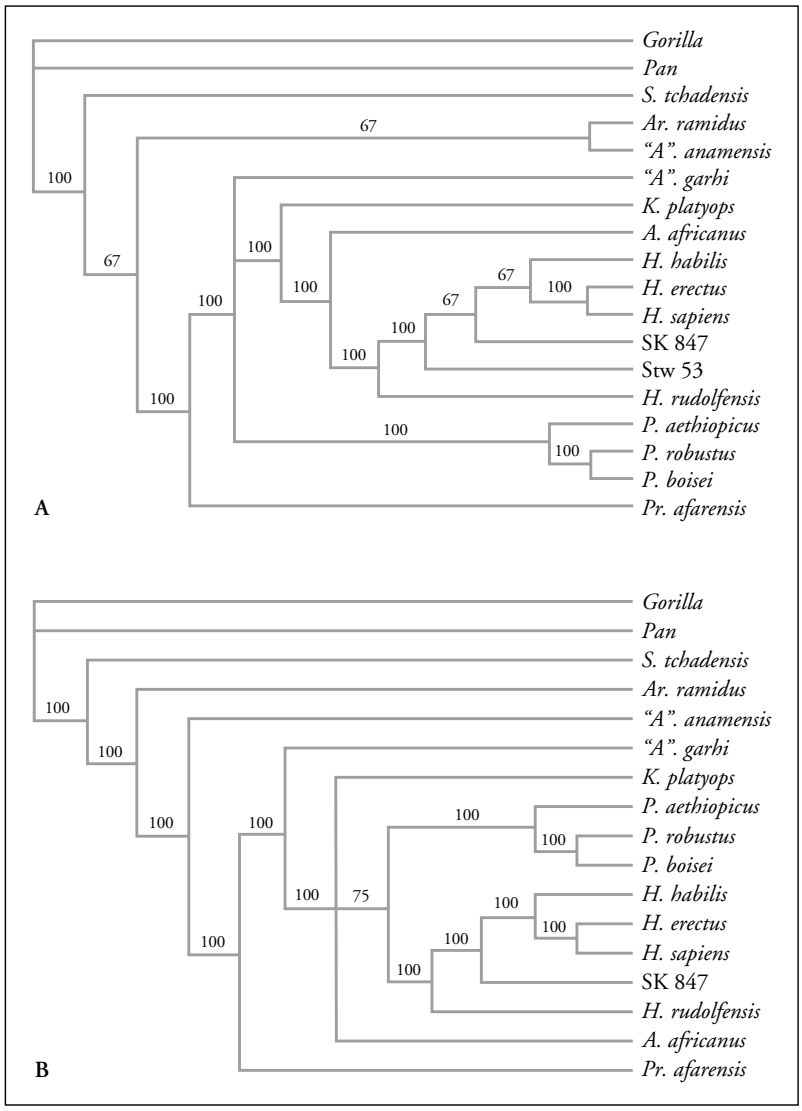


Figura 14.25 Cladogramas obtenidos por Smith y Grine (2008) mediante el criterio de *50% majority rule consensus* tomando: A) SK 847 y StW 53 como diferentes OTU. B) SK 847 y StW 53 como una única OTU (con el nombre del primero).

África, Asia y Europa se facilitaría reconociendo que *Homo erectus* puede ser más un accidente histórico que una realidad biológica. En opinión de Schwartz (2004), la morfología de los diferentes ejemplares atribuidos a *Homo erectus* excede los límites de la variación individual, tan bien documentada en la muestra de Trinil/Sangiran (véase figura 14.24). El KNM-OL 45500, muy pequeño y carente de algunos de los rasgos propios de *H. erectus,* sería para Schwartz un buen ejemplo.

Por lo que se refiere a los ejemplares sudafricanos, su consideración no es fácil. Heather Smith y Frederick Grine (2008) realizaron un análisis cladístico sobre 99 rasgos morfológicos detectables en los ejemplares SK 847 de Swartkrans —al que nos hemos referido en este capítulo— y StW 53 de Sterkfontein —ejemplar tipo de *Homo gautengensis* (capítulo 10) tomándolos alternativamente como una sola OTU *(Operational Taxonomic Unit)* o bien como dos separadas, frente a *H. habilis, H. rudolfensis* y *H. erectus*. En am-

bos casos, los análisis más parsimoniosos apuntaron hacia una identidad de las formas sudafricanas (ya sean en su conjunto o como dos OTU separadas) que se sitúan entre *H. rudolfensis* y el conjunto *H. habilis* + *H. erectus* + *H. sapiens*. Smith y Grine (2008) interpretaron ese hecho —advirtiendo, no obstante de la poca solidez de un análisis realizado con sólo dos ejemplares sudafricanos— de dos formas:

- La distribución cladística indica la presencia de un linaje sudafricano apartado de los demás *H. erectus* sensu lato.
- La falta de apomorfías compartidas entre los ejemplares sudafricanos y tanto *Homo habilis* como *Homo erectus* indica una morfología más general de los sudafricanos que sería la condición primitiva de todos los restantes miembros de *Homo*.

¿Qué opción tiene más sentido de cara a entender la filogénesis que da paso a los homininos del Pleistoceno Medio? Las alternativas posibles aparecen en la figura 14.26. La A corresponde al mantenimiento de una sola especie muy variable en el Pleistoceno Medio que englobaría a los ejemplares tanto africanos como asiáticos, con la cronoespecie intermedia *H. georgicus*. Al margen de aceptar o no que un grado de variación tan grande sea posible, esa primera hipótesis tropieza con el problema relativo a las evidencias culturales. Ya hemos comentado que el modo 2 con sus bifaces característicos, tan abundante en el Pleistoceno Medio de África, no aparece en Asia al este de la línea de Movius. Habida cuenta de la facilidad que existe para la difusión cultural, una ausencia del modo 2 en los yacimientos del *Homo erectus* asiático es difícil de entender si el flujo de poblaciones fue tan intenso como para mantener la unidad de la especie.

Las alternativas B y C se basan en la separación de especies para los ejemplares africanos y asiáticos. La opción B se fundamenta en las evidencias de Dmanisi. La C toma en cuenta, además, la dificultad de los rasgos derivados de *Homo georgicus* ausentes en *Homo erectus*.

La separación de especies bajo cualquiera de esas dos últimas opciones necesitaría de mecanismos de aislamiento genético capaces de explicar la presencia de rasgos morfológicos diversos, eliminando las dificultades de una variabilidad excesiva en el taxón. Las diferencias culturales serían también fáciles de justificar por esa vía. Sin embargo, topamos con un problema geográfico: algunos ejemplares de África muestran un parecido morfológico muy alto con *Homo erectus*, disponiendo de los rasgos que los propios defensores de *H. ergaster* atribuyen al taxón asiático. Eso sucede en particular con OH 9 (Groves, 1989) y el cráneo de Bouri, «Daka» (Asfaw *et al.,* 2002). Si esos ejemplares se asignan a *Homo erectus,* entonces hay que aceptar que esa especie en principio asiática está presente también en África.

4.1 La variabilidad de la muestra de *Homo erectus*

El primer escollo con el que tropieza la teoría de la unidad de especie en el Pleistoceno Medio es el de valorar el rango de variabilidad que se observa en un hipodigma tan amplio. La literatura a tal respecto es inmensa y sólo cabe aludir a algunos de los estudios.

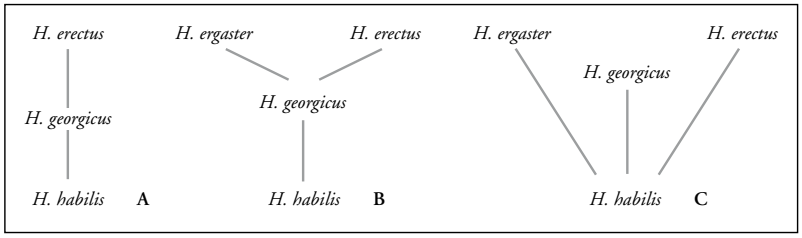


Figura 14.26 Hipótesis alternativas en el tránsito evolutivo desde *Homo habilis* a *Homo erectus*. Explicación en el texto.

Caja 14.11 Ejemplares incluidos en el estudio de Kidder y Durband (2004)

Los autores utilizaron en su estudio de la variación de *Homo erectus* los ejemplares siguientes: KNM-ER 3733; KNM-ER 3883; OH 9; Ngandong 1; Ngandong 6; Ngandong 7; Ngandong 11; Ngandong 12; Sangiran 2; Sangiran 17; Pithecanthropus Skull IX (Tjg-1993.05); Sambungmacan 1; Sambungmacan 3; Sambungmacan 4; Zhoukoudian III; Zhoukoudian V; Zhoukoudian X; Zhoukoudian XI y Hexian.

Como vimos al tratar la cuestión de los postcraneales de *Homo sapiens*, el método más objetivo que existe para entender el alcance de la distancia morfológica entre los diversos ejemplares es el de llevar a cabo un análisis estadístico capaz de compararlos. James Kidder y Arthur Durband (2004) realizaron un análisis multivariante —correlación canónica— para comparar veinte de los cráneos más completos del hipodigma de *Homo erectus*, incluyendo los ejemplares africanos, con el fin de determinar el grado de particularidad que poseen los ejemplares de Zhoukoudian (China) frente al resto. Las comparaciones se hicieron sobre ocho medidas del cráneo indicadas como básicas en dos estudios de W. W. Howells (Howells, 1973, 1989). El resultado que obtuvieron los autores confirmó la particularidad de Zhoukoudian, pero agrupó en un mismo conjunto los especímenes africanos, los de Java y el fósil de Hexian (China). La interpretación más lógica para las relaciones métricas obtenidas atribuye una particularidad propia a los cráneos de Zhoukoudian y, como sostuvieron Kidder y Durband (2004), la variación de la muestra la explican mejor unas diferencias locales debidas a adaptaciones ambientales o a la deriva genética que una hipótesis de múltiples especies. En consecuencia, los autores sostuvieron como mejor opción la unidad de especie para *Homo erectus*.

El trabajo de Brian Villmoare (2005) acometió, en primer lugar, un análisis estadístico de la muestra de *Homo erectus* asiático y africano basado en 23 caracteres métricos —la mayor parte de ellos de acuerdo con Howells (1989)— recreados en una muestra de 1.000 humanos modernos. El segundo análisis estableció la media euclidiana entre los ejemplares asiáticos y africanos comparada con la misma media de 1.000 muestras de humanos actuales también asiáticos y africanos, generada al azar. En un tercer análisis, Villmoare (2005) abordó 10 caracteres no métricos que abarcaban la totalidad de las diferencias morfológicas encontradas en la muestra fósil y en una muestra de 221 cráneos de humanos actuales.

La hipótesis de una única especie *Homo erectus* no fue falsada en ninguno de los dos primeros análisis de Villmoare (2005) (los métricos), aunque las diferencias halladas eran superiores a las que muestran los humanos modernos asiáticos y africanos. Por el contrario, el análisis realizado con caracteres no métricos indicó una diferencia sensible entre las muestras fósiles africana y asiática, con la cresta supramastoidea, el torus angular y la prominencia metópica como caracteres de mayor distancia entre ambas.

Caja 14.12 Ejemplares incluidos en el estudio de Villmoare (2005)

Los ejemplares de la muestra fósil de Villmoare (2005) fueron KNM-ER 3733; KNM-ER 3883; OH 9; OH 12; KNM-WT 15 000 ; Zhoukoudian 3, 10, 11 y 12; Sambungmacan; Sangiran 2; Sangiran 3; Sangiran 4; Sangiran 17 y Trinil II. Los caracteres no métricos examinados fueron los siguientes: quilla sagital, eminencia bregmática, fisura timpánico-mastoidea, huesos supernumerarios en lambda, torus occipital, prominencia metópica, torus angular y cresta supramastoidea.

Tabla 14.4a Muestra utilizada en el estudio de Terhune *et al.* (2007). Comparativa de cráneos actuales

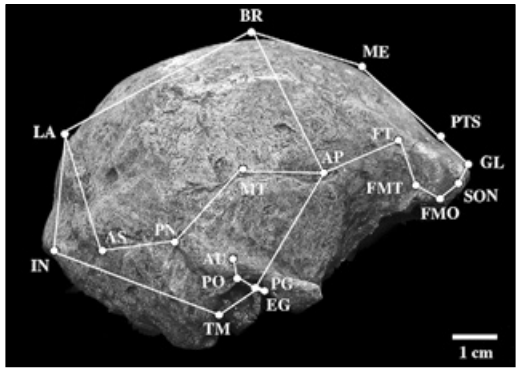
		Hembra	*Macho*	*Total*
H. sapiens	Nubio (Egipto)	21	22	43
	Nativo americano (UTA)	10	10	20
	Este de África (Tanzania)	11	8	19
	Sudeste de Asia (Singapur)	11	10	21
	Europa medieval (Hungría)	10	11	21
	Aborigen australiano	11	10	21
	Nativo Alaska	10	10	20
Pan troglodytes	*P. t. troglodytes*	39	38	77
	P. t. schweinfurthii	20	20	40
	P. t. verus	24	24	48
P. paniscus	Zaire	21	19	40
Gorilla gorilla	*G. g. beringei*	6	11	17
	G. g. gorilla	36	36	72
Pongo pygmaeus	*P. p. pygmaeus*	21	15	36
	P. p. abelli	5	5	10
Total		256	249	505

Tabla 14.4b Muestra utilizada en el estudio de Terhune *et al.* (2007). Ejemplares fósiles

Espécimen	*Abreviatura*	*Lugar*	*Edad (m.a.)*
África			
KNM-ER 3733	3733	Koobi Fora (Kenya)	1,78
KNM-ER 3883	3883	Koobi Fora (Kenia)	1,5-1,65
KNM-WT 15000	15000	West Turkana (Kenya)	1,51-1,56
OH 9	OH9	Olduvai Gorge (Tanzania)	1,47
Eurasia			
Dmanisi 2280	D2280	Dmanisi (Georgia)	1,7
Indonesia			
Sangiran 4	San4	Sangiran (Java)	>1,6
Sangiran 17	San17	Sangiran (Java)	1,3
Sambungmacan 1	SM1	Sambungmacan (Java)	0,1-0,05
Sambungmacan 3	SM3	Sambungmacan (Java)	0,1-0,05
Ngandong 6**	Ng6	Ngandong (Java)	0,1-0,05
Ngandong 7**	Ng7	Ngandong (Java)	0,1-0,05
Ngandong 12**	Ng12	Ngandong (Java)	0,1-0,05
Asia continental			
Zhoukoudian III	SinIII	Zhoukoudian (China)	0,58
Zhoukoudian XI	SinXI	Zhoukoudian (China)	0,42
Zhoukoudian XII	SinXII	Zhoukoudian (China)	0,42

Caja 14.13 Análisis Procusteano Generalizado

El Análisis Procusteano Generalizado (*Generalized Procustes Analysis*, GPA) toma su nombre de la historia mítica del Lecho de Procusto. Consiste en una transformación geométrica que permite estudiar la distribución estadística de diferentes formas. Para ello, mediante la identificación de puntos en la superficie de los objetos que quieren analizarse se obtienen las formas tridimensionales a comparar, se genera de manera arbitraria una de referencia y se superponen sobre ella, una a una, las distintas formas que quieran compararse para calcular la distancia procústea o procusteana: la que existe entre cada forma y la de referencia (Zelditch *et al.,* 2004). La figura muestra los puntos que se fijaron para obtener la forma tridimensional del cráneo Ngandong 12 en el análisis de Baab (2008).



La discrepancia existente entre los análisis métricos y el no métrico es interesante porque, como indicó Villmoare (2005), la mayoría de los autores que se han decantado por la hipótesis de las dos especies distintas *Homo erectus* y *Homo ergaster* utilizaron caracteres no métricos en los estudios morfológicos. En la medida en que los caracteres no métricos son asignados por medio de su estado (presente/ausente), se introduce un intervalo muy grande que desaparece en los estudios métricos.

Brian Villmoare (2005) indicó que sería interesante transformar los caracteres no métricos en métricos a través de la utilización de marcas tridimensionales capaces de definir formas curvas. El análisis por medio de cuantificación de los caracteres no métricos en el cráneo de *Homo erectus* ha sido realizado por Claire Terhune, William Kimbel y Charles Lockwood (2007) y por Karen Baab (2008).

Terhune y colaboradores (2007) estudiaron la morfología del hueso temporal utilizando 83 marcas tridimensionales en un total de 520 cráneos de especies tanto actuales como fósiles (véase tabla 14.4a y b).

Las distancias existentes en los humanos actuales fueron calculadas mediante un Análisis Procusteano Generalizado (GPA, véase caja 14.13) para obtener las variaciones interespecífica e interindividual dentro tanto de la especie como de sus distintos grupos. A continuación, Terhune *et al.* (2007) obtuvieron las distancias procusteanas entre los distintos especímenes de fósiles y entre grupos de éstos definidos *a priori* (África, Eurasia, Indonesia, Asia continental).

La comparación de las distancias halladas por Terhune *et al.* (2007) puso de manifiesto que la variación de formas en la muestra completa de *Homo erectus* es por lo general mayor que en las especies actuales, cosa que apoya la diferenciación en especies entre *Homo erectus* y *Homo ergaster*. Pero los autores tropezaron con el mismo obstáculo que aparece en los análisis cualitativos: OH 9 y D2280 diferían del *Homo ergaster* de Koobi Fora, acercándose a *Homo erectus* sensu stricto. La conclusión de Terhune y colaboradores (2007) fue un tanto enrevesada: *Homo erectus* se compondría de múltiples especies de diferenciación compleja de tal forma que las muestras disponibles no pueden ser agrupadas ni en términos geográficos ni temporales. Cosa no muy alejada de tener que admitir que no se puede proponer una taxonomía adecuada para *Homo erectus*. Es esa la constatación que ha llevado al uso de un concepto distinto al de especie para los homininos del Pleistoceno Medio, incluyendo todos ellos en un «grado erectus». Julian Huxley (1958)

Caja 14.14 Grados de hominización

En un estudio comparativo de las muestras asiática y africana de *Homo erectus*, Tobias y Von Koenigswald (1964) definieron una serie de «grados de hominización». Los australopitecinos constituían el «grado 1» y *H. habilis* el «grado 2». Los especímenes de Sangiran (Java), junto con algunos ejemplares (como OH 13) de Olduvai (Tanzania) correspondían al «grado 3». El «grado 4» estaba representado por OH 9 de Olduvai y los especímenes de Ternifini (Marruecos), Kabuh, (Java) y las muestras de Zhoukoudian (China). Una serie así de grados de hominización conduce a paradojas. Por ejemplo, OH 13, considerado por Leakey *et al.* (Leakey *et al.,* 1964) como paratipo de la especie *H. habilis*, se asigna ahora a otro grado. Pero, como decimos, el concepto de «grado» no intenta mantener la coherencia propia de una especie.

Buscando una correspondencia mayor entre «grados» y «clados», Bernard Wood y Nicholas Lonergan (2008) definieron seis grados de hominización: (1) homininos posibles y probables, *S. tchadensis, O. tugenensis, Ar. ramidus s.s., Ar. kadabba*; (2) homininos arcaicos, *A. anamensis, A. afarensis s.s., K. platyops, A. bahrelghazali, A. africanus, A. garhi*; (3) homininos arcaicos con megadontia, *P. aethiopicus, P. boisei s.s., P. robustus*; (4) homininos transicionales, *H. habilis, H. rudolfensis*; (5) *Homo* premoderno, *H. ergaster s.s., H. erectus, H. floresiensis*, *H. antecessor, H. heidelbergensis, H. neanderthalensis*; y (6) *Homo* anatómicamente moderno. Asignando la muestra completa de *Homo erectus* al grado «premoderno» se evitan los problemas que estamos examinando pero su agrupación con otras cuatro especies anteriores a *Homo sapiens* convierte el «grado» en un instrumento de muy poca utilidad. En una publicación anterior (Cela-Conde y Ayala, 2007), los autores de este libro siguieron el «grado erectus» definido por Collard y Wood (Collard y Wood, 1999; Wood y Collard, 1999b) para albergar los *Homo erectus* tanto asiáticos como africanos.

propuso el concepto de «grado» para expresar el alcance de un mismo estadio de la evolución que puede haberse logrado en diferentes taxa. Bernard Wood y Mark Collard (Collard y Wood, 1999; Wood y Collard, 1999a, 1999b) rescataron el grado de Huxley a causa, precisamente, de las dificultades que existen para abordar el género *Homo*.

La misma técnica del GPA fue utilizada por Karen Baab (2008) para cuantificar la variación general de la forma de los cráneos, yendo más allá del estudio de una determinada zona. La muestra analizada incluyó 15 ejemplares de *Homo erectus* asiáticos y africanos en los que esos puntos eran identificables (tabla 13.4), 392 humanos actuales de 11 regiones pertenecientes a África, Asia oriental/Oceanía/Norteamérica y Europa/Asia occidental, con el añadido de cráneos de humanos modernos fósiles: Skhul 6 y Qafzeh 6 de Oriente Próximo (capítulo 17), Abri Pataud de Francia y Fish Hoek de Sudáfrica. Se sumaron a la muestra primates no humanos de *Pan*, *Gorilla*, *Pongo*, *Papio, Macaca* y ejemplares fósiles de *Theropithecus*.

El estudio de Baab (2008) indicó que la variación en *Homo erectus* es comparable a la que existe en cada especie individual de los cercopitecoideos (babuinos) pero también a la propia del género *Pan*, que incluye dos especies de chimpancés. La autora se planteó, más que la identificación de especies, el establecimiento de pautas de variabilidad intraespecífica debidas a factores ecológico-geográficos y temporales. De acuerdo con esas pautas, Baab (2008) sostuvo que su trabajo favorece la consideración de una sola especie *Homo erectus*. Sin embargo, Baab planteó otras posibilidades que merece la pena comentar.

4.2 ¿De qué concepto de especie estamos hablando?

La polémica acerca de la presencia de una o dos especies en los *Homo erectus* asiáticos y africanos parece irresoluble si, como puso de manifiesto Villmoare (2005), los estudios de morfometría comparada obtienen resultados distintos dependiendo de que los análisis sean lineales o de caracteres discretos. Sin embargo, la diferencia que aparece entre el uso de caracteres métricos y no métricos

Tabla 14.5 Muestra de ejemplares utilizados en el estudio de la variación de la forma craneal en *Homo erectus* (Baab, 2008)

Espécimen y lugar	*Edad*	*Original/molde*
East Turkana		
KNM-ER 3733 y 3883	1,78-1,58	Original
Olduvai Gorge		
OH9	1,30	Original
Bouri		
Daka	1,00	Original
Dmanisi		
D2280	1,77	Molde
Sangiran		
S 17	1,30	Molde
Ngandong		
Ng 6, 10, 11, 12	0,10-0,03	Original
Sambungmacan		
Sm 3	1,00-0,03	Original
Zhoukoudian		
Zkd 3, 5, 11, 12	0,80-0,45	Molde

(incluyendo en estos últimos el cuantitativo de Terhune *et al.,* 2007) se puede interpretar de dos maneras. Una, entendiendo que se trata de diferentes especies que conservan un plano craneal semejante en muchos de sus aspectos, mientras que varían en la presencia/ausencia de ciertos caracteres —con lo que la posesión o no posesión de determinados rasgos obedece al aislamiento reproductivo. Sería sin duda así de tratarse de especies simpátricas. Pero si estamos hablando de poblaciones alejadas en el espacio o en el tiempo, existe una segunda explicación posible: la de una misma especie que muestra adaptaciones locales debidas a que el entorno ecológico no es el mismo. Es esa la conclusión a la que llegó Karen Baab (2007) en su tesis doctoral respecto de las variaciones craneales en *Homo erectus*.

Para derivar una taxonomía de las dos posibles explicaciones acerca de la distribución de los rasgos en el conjunto de *Homo erectus* es preciso elegir qué concepto de especie se va a utilizar. Una parte de la polémica acerca del número de especies necesario para explicar las evidencias fósiles de *Homo erectus* depende en realidad del concepto que se esté usando. Tras concluir que el análisis estadístico favorecía la unidad, Karen Baab (2008) aceptó que, bajo un concepto evolutivo de especie (ESC), sería posible distinguir entre dos taxa como son los que componen *Homo erectus* sensu lato y sensu stricto con estricta separación geográfica.

Vayamos con el segundo de los grandes problemas planteados por el registro fósil del Pleistoceno Medio. La distinción entre *Homo ergaster* y *Homo erectus* explicaría bien las distintas tradiciones culturales del Pleistoceno Medio en Asia y África pero obliga a enfrentarse una vez más con la aparición en los yacimientos africanos de ejemplares que se parecen mucho a los *Homo erectus*. Es el caso de OH 9 o el cráneo de Daka.

El estudio de Karen Baab (2008) indicó la existencia de una mayor afinidad morfológica

Caja 14.15 Alotaxa

Basándose en la distribución de Monos del Viejo Mundo como *Papio* y *Macaca*, Clifford Jolly (2001) definió los «alotaxa» para caracterizar a grupos morfológicamente distintos, aunque sin estar todavía reproductivamente aislados, que forman sin solaparse un mosaico geográfico. Bajo el punto de vista del ESC los alotaxa pueden ser considerados «especies» distintas, pero pertenecen a una misma en términos del BSC (Jolly, 2001). Los neandertales y otras poblaciones «premodernas» podrían considerarse alotaxa según Jolly (2001). Susan Antón (2003) ha sostenido que, respecto del conjunto general de *Homo erectus*, el concepto de «alotaxa» es preferible al de «especie» si se quiere evitar una discusión inacabable. Las «variedades geográfico-temporales» de Karen Baab (2007; 2008) respecto de *Homo erectus* corresponden a una idea muy parecida a la de los «alotaxa» y, de hecho, la autora utilizó como referencia los trabajos de Jolly sobre babuinos.

de OH 9 con la muestra africana, en contra de lo obtenido en distintos análisis morfológicos anteriores (Clarke, 2000; Wood, Li y Willoughby, 1991; Terhune *et al.,* 2007, llevado a cabo mediante GPA). Las razones que llevaron a la agrupación anterior de OH 9 con la muestra asiática obedecerían, según Baab (2008), a que el peso de la variación geográfica es más bajo en la muestra completa de *Homo erectus* que en las poblaciones actuales, con lo que las diferencias individuales quedan remarcadas. Puede ser, pues, que OH 9 comparta una forma general del cráneo con los otros ejemplares africanos (como indica el estudio de Baab, 2007), a la vez que algunos rasgos aislados lo acercan a la muestra asiática.

El sentido de una propuesta como la de Karen Baab de dos especies sujetas al ESC queda más claro si se abandona la perspectiva taxonómica para entrar en un intento de comprensión del proceso filogenético. Tras la salida de los homininos de África, las dos poblaciones africana y asiática permanecieron separadas en un grado muy alto. Es cierto que se produjeron distintas dispersiones hacia Asia durante el Plio-Pleistoceno pero aun siendo diversas pueden considerarse, en esencia, esporádicas (Bar-Yosef y Belfer-Cohen, 2001). En cualquier caso, las diferencias entre los utensilios líticos de África y Asia en el Pleistoceno Medio permiten dar por válido un esquema de separación de hecho entre las poblaciones asiática y africana de *Homo erectus* desde que aparece la cultura achelense. Un rango de separación espacial y temporal así es más que suficiente para que se produzcan variaciones geográficas, adaptaciones distintas y modos de vida que no se corresponden en uno y otro continente. De acuerdo con esa idea, la necesidad de identificar las «tendencias evolutivas y el destino histórico» (Wiley, 1978) de cada grupo lleva a la conveniencia de utilizar un concepto evolutivo de especie (ESC).

Distinguiremos en adelante, pues, entre las especies evolutivas *Homo erectus* (Asia) y *Homo ergaster* (África). De acuerdo con los análisis morfométricos, podría tratarse muy bien de una misma especie biológica pero la confirmación de esa hipótesis no se dará hasta que se puedan recuperar los genomas de todas las poblaciones implicadas, cosa que, como veremos en el capítulo 20, está de momento fuera del alcance de las técnicas disponibles. En cualquier caso, a la hora de llevar a cabo la reconstrucción de la filogénesis de los homininos del Pleistoceno Inferior y Medio no aparece ninguna diferencia si se consideran dos especies distintas o dos poblaciones que se mantienen separadas por completo.

4.3 Hacia una sistemática razonable

A lo largo de este capítulo hemos visto cómo el taxón *Homo erectus* puede ser visto de dos formas contrapuestas. La primera consiste en tomarlo como un ejemplo de variabilidad extrema cuyo sentido evolutivo puede entenderse agrupando los distintos ejemplares en

una sola especie. La segunda lleva a pensar que no corresponde a ninguna forma coherente de hominino que haya existido con un sentido biológico firme y, por tanto, el intento de reunir los diferentes fósiles en un mismo taxón hay que considerarlo como un «accidente histórico» (Schwartz, 2004). En el primer caso, estaríamos hablando de *Homo erectus*. En el segundo, lo más que podríamos considerar es un «grado erectus».

Sin embargo, la perspectiva evolutiva de dos poblaciones con historias locales de adaptación a un determinado entorno que puede llegar a estar muy alejado tanto en términos temporales como geográficos —defendida por Karen Baab (2007)— sostiene un esquema cuyo alcance permite resolver muchas de las dudas taxonómicas y sistemáticas planteadas en este libro.

Buena parte de las discrepancias que existen a la hora de considerar caracteres utilizados en los análisis tanto estadísticos como cladísticos procede de dificultades metodológicas como el uso de reconstrucciones inadecuadas, la asignación sesgada de ejemplares a taxa o la selección poco pertinente de rasgos. El trabajo de Rolando González-José y colaboradores (2008) sobre la integración modular en «mega rasgos» —la expresión es nuestra— con variaciones cuantitativas dentro de un espacio multivariante (capítulo 2) permite resolver algunas de esas dificultades. Sin embargo, otra fuente de problemas es la de presencia de ejemplares dentro de un rango geográfico y temporal estrecho que muestran diferencias notables, con el ejemplo más patente de los fósiles de Olorgesailie y Daka comentados en este capítulo. En ese caso, el recurso de diferencias locales entre poblaciones de la misma especie queda un tanto disminuido.

Pero si mantenemos, de momento al menos, la necesidad de considerar poblaciones locales que, por las razones que sean, permanecen integradas con poca dispersión, nos encontramos con que en tiempos geológicos modestos podrían acumular diferencias morfológicas sensibles. Ése puede ser el origen de algunos de los más notorios rasgos distintivos que llevan a determinados fósiles englobados en *Homo erectus* sensu lato hasta extremos enormes de diversidad.

¿Supondrían o no especies biológicas —BSC— separadas esas poblaciones locales, reducidas a menudo a lo que nos dice un solo ejemplar? Resulta imposible comprobarlo. ¿Merece la pena asignarles especies evolutivas —ESC— distintas? Hemos sostenido que en el caso de *Homo erectus* vs. *H. ergaster* la respuesta es afirmativa. Tal vez no lo sea tanto cuando nos referimos a Olorgesailie vs. Daka, y desde luego no lo hemos considerado necesario en *H. rudolfensis* vs. *H. habilis*.

Es probable que alguna de esas poblaciones locales pudiese haber derivado hacia una ESC nueva y, tal vez, incluso lo hayan hecho algunas de ellas. El caso de los ejemplares sudafricanos es notorio a tal respecto. *Homo gautengensis* puede tenerse por una ESC de pleno derecho sin forzar la interpretación filogenética general. Supongamos que SK 847 y SK 45 son un resultado de la evolución de *H. gautengensis*. Si se quiere incluir, además, esos dos ejemplares de Swartkrans en *Homo erectus*, hay que aceptar que todo el taxón procede de *H. gautengensis* y sus miembros se desplazan a los demás emplazamientos africanos. Pero esa hipótesis cuadra mal con las evidencias de Dmanisi, así que las alternativas serían considerar que SK 847 y SK 45 son ejemplares de *H. erectus* que no cuentan a *H. gautengensis* entre sus ancestros, o bien reducir este último taxón a *H. habilis*.

Un *H. gautengensis* como ejemplo de las poblaciones locales que evolucionan alcanzando, en ocasiones, una historia evolutiva que lleva a otorgarles el rango de ESC es una solución muy coherente. La gran cantidad de restos sudafricanos de homininos del Plioceno Superior y el Pleistoceno Inferior lleva a ella. Pero en ausencia de los ejemplares capaces de indicar cómo podrían haber tenido lugar los procesos filogenéticos locales, es preferible no multiplicar el número de taxa utilizados y considerar tales ejemplares «extremos» o «intermedios» como variaciones dentro de un taxón amplio.

Australopithecus es otro caso en el que los enfoques poblacionales puede resultar muy

útil aunque, por lo que respecta a ese taxón, también sería oportuno realizar los análisis cladísticos con arreglo a la fórmula de los «mega rasgos» de González-José y colaboradores (2008). A título de colofón de la historia evolutiva de los homininos hasta el Pleistoceno Medio, podríamos sugerir por tanto las siguientes pautas:

- La diversidad morfológica es notable.
- Se ve acentuada por adaptaciones específicas de las poblaciones locales.
- Las dispersiones fueron importantes pero es probable que reducidas a episodios temporalmente aislados, como resultado de presiones poblacionales esporádicas.
- Dentro de *Homo,* el grado cultural alcanzado es un indicio firme del aislamiento poblacional.
- La propuesta de ESC debería reducirse a los casos en los que ese recurso taxonómico es necesario para aclarar el proceso filogenético.
- El uso de cladogramas a nivel de especie puede resultar inviable salvo que se lleve a cabo una agrupación notable en unidades modulares de los rasgos a considerar.

15. La entrada de los homininos en Europa

1. «Cronología corta» *versus* ocupación antigua

Con una fecha tan temprana como la de cerca de 1,8 m.a. para la salida de los homininos de África, la pregunta acerca de si la dispersión casi inmediata por Asia podría haber tenido una contrapartida de colonización paralela de Europa fue objeto de debate en la última década del siglo XX.

Basándose en un examen de las evidencias arqueológicas y cronológicas disponibles, Wil Roebroeks y Thijs van Kolfschoten (1994) propusieron la «cronología corta» *(short chronology)* como hipótesis mejor acerca de la ocupación de los homininos de Europa. La cronología corta sitúa en el entorno de 0,5 m.a. la presencia incuestionable y continua de miembros de nuestro linaje en el continente europeo; las eventuales incursiones anteriores habrían sido episodios esporádicos sin continuidad. En apoyo de esa afirmación, los autores proporcionaron un esquema —reproducido aquí (véase tabla 15.1)— en el que se resumen las diferencias existentes entre los indicios anteriores y posteriores a la fecha de 500.000 años.

Tabla 15.1 Esquema de las diferencias existentes en el registro del Paleolítico de Europa entre el período anterior y posterior a *c.* 500.000 años (Roebroeks y Van Kolfschoten, 1994)

Antes de 500.000 años	*Después de 500.000 años*
Series pequeñas de piezas aisladas seleccionadas dentro de un entorno natural de guijarros.	Grandes colecciones procedentes de lugares de fabricación *in situ* con materiales de desecho de talla.
Contexto perturbado (matriz gruesa).	Yacimientos de contexto primario (matriz de grano fino).
Conjuntos «primitivos» discutidos. Sin restos humanos.	Industrias achelenses y no achelenses indiscutibles. Restos humanos comunes.

Tabla 15.2 Indicios de ocupación humana en Europa anterior a 0,5 m.a.

País	*Localidad*	*Edad*	*Indicios*	*Referencia*
Francia	St. Eble	c. 2,2	modo 1	Boivin *et al.* (2010)
Francia	Chilhac	c 2,1	modo 1	Boivin *et al.* (2010)
Italia	Valdarno	1,95	modo 1	Abbate (2011)
Bulgaria	Kozarnika	1,6/1,4	modo 1	Sirakov *et al.* (2010)
Francia	Lézignan-le-Cèbe	1,57	modo 1	Crochet *et al.* (2009)
Italia	Pirro Nord	c. 1,5	modo 1	Arzarello y Peretto, (2010)
Italia	Monferrato	1,0,/0,9	modo 1	Siori y Sala (2007)
Francia	Le Vallonet	1,2	modo 1	Abbate (2011)
España	Sima Elefante (Atapuerca)	1,2/1,1	fósil / modo1	Carbonell *et al.* (2008)
Francia	La Terre-des-Sablons	1,1/0,9	modo 1	Desprieé (2011)
Alemania	Untermassfeld	1,07	modo 1	Günter Landeck (2010)
España	Barranco León	c. 1	modo 1	Oms *et al.* (2000)
España	Fuente Nueva	c. 1	modo 1	Oms *et al.* (2000)
Francia	Crozant	c. 1	modo 1	Desprieé (2011)
Francia	Le Pont-de-Lavaud	c. 1	modo 1	Bahain *et al.* (2007)
Alemania	Kärlich	MIS* 23	modo 1	Haidle y Pawlik (2010)
Francia	Soleihac	1/0,9	modo 1	Abbate (2011)
Inglaterra	Happisburgh	0,99/0,78	modo 1	Parfitt *et al.* (2010)
Francia	Moncé	0,93	modo 1 (hachas)	Desprieé (2011)
España	Solana	0,9	modo 1	Abbate (2011)
Italia	Monte Poggiolo	MIS* 21	modo 1	Giovanni Muttoni *et al.* (2011)
España	Vallparadís	0,8	modo 1	Duval (2011)
España	Atapuerca (Gran Dolina)	>0,78	cráneo / modo 1	Bermúdez de Castro, Arsuaga *et al.* (1997)
Ucrania	Korolevo	>0,78	modo 1	Koulakovska, Usik y Haesaerts (2010)
Alemania	Dorn-Dürkheim	>0,78	modo 1	Haidle y Pawlik (2010)
Italia	Ceprano	c. 0,8	cráneo	Ascenzi *et al.* (1996)
Alemania	Sarstedt	c, 0,7	fósiles	Czarnetzki, Gaudzinski y Pusch (2001)
Francia	La Genetiere	0,7/0,6	modo 1 (hachas)	Desprieé (2011)
Francia	La Morandiére	0,7/0,6	modo 1 (hachas)	Desprieé (2011)
Francia	La Noira	0,7/0,6	modo 1 (hachas)	Desprieé (2011)
Francia	Le Pont-de-la-Hulauderie	0,7/0,6	modo1	Desprieé (2011)
Inglaterra	Pakefield	c 0,65	modo 1	Parfitt *et al.* (2005)
Italia	Isernia La Pineta	MIS* 15	modo1	Coltorti *et al.* (2005)
Grecia	Polemistra	Paleolítico Inferior (?)	modo 1	Harvati *et al.* (2008)
Grecia	Karpero	Paleolítico Inferior (?)	modo 1	Harvati *et al.* (2008)

* *Marine Isotope Stage,* véase epígrafe siguiente.

Caja 15.1 Dudas acerca de la ocupación temprana de Europa

Las sospechas que nos llevan a desechar algunos indicios de la ocupación temprana de Europa se refieren, en primer lugar, al posible carácter natural, debido a la actividad volcánica y, por tanto, ajeno a una manipulación antrópica, de los supuestos útiles de St. Eble y Chilhac (Muttoni, Scandia y Kent, 2010) y Dorn-Durkheim 3 (Haidle y Pawlik, 2010). También existen dudas acerca de la fecha otorgada por Ernesto Abbate y Mario Sagri (2011) a la presencia humana en Valdarno, que procede de una comunicación personal imposible de comprobar; Paul Peter Anthony Mazza y colaboradores (2006) situaron los útiles de Valdarno —muy modernos; achelense avanzado— por encima de la frontera Matuyama-Brunhes. Por último, Giovanni Muttoni, Giancarlo Scandia y Dennis Kent (2010) verificaron los errores analíticos potenciales de las mediciones radiométricas y paleomagnéticas de Le Vallon y Pirro Nord. Daremos por válidos estos últimos indicios, pero no se tomarán en cuenta las edades muy antiguas que se les atribuye en la tabla 15.2.

Ésa era la situación en 1994. Sólo dos años después, la propuesta de la cronología corta tuvo que ser matizada a causa del hallazgo en Atapuerca de evidencias —incluyendo restos humanos— de una ocupación anterior al medio millón de años (Dennell y Roebroeks, 1996). Desde entonces, el panorama se ha ido completando hasta indicar una notable presencia antigua en diversos enclaves europeos (véase tabla 15.2).

La mayor parte de las muestras de la presencia humana en Europa que aparecen en la tabla 15.2 son culturales y algunas de ellas están sujetas a distintas dudas (véase caja 15.1). Pero aun desechando los indicios más sospechosos, quedan suficientes pruebas de una presencia en Europa de *Homo* anterior a lo que la hipótesis de la «cronología corta» indica (Carbonell *et al.,* 1996).

Aun así, ¿de qué tipo serían las dispersiones antiguas hacia Europa? ¿En qué medida puede tildarse de «permanente» o «esporádica» una ocupación? Sólo una presencia continua en algún enclave del continente llevaría en realidad a tener que desechar la «cronología corta» propuesta por Roebroeks y Van Kolfschoten (1994).

Tanto si la verdadera colonización del continente europeo tuvo lugar en el entorno de 0,5 m.a. como si hay que doblar la fecha de presencia, los homininos tuvieron que enfrentarse —al igual que sucedió con las dispersiones hacia Asia continental— con unos cambios climáticos que llevarían a un frío extremo en las épocas glaciares. Dos son, pues, las preguntas respecto de la llegada de nuestro linaje a Europa: con qué sucesión de episodios glaciares/interglaciares se relaciona la presencia temprana de homininos en Europa y qué vías de migración podrían haber utilizado en su entrada en el continente bajo cualquiera de las dos condiciones (clima frío o templado). El examen de las alternativas para la dispersión humana relacionadas con esas variables nos servirán de modelo teórico acerca del posible carácter de las primeras ocupaciones europeas.

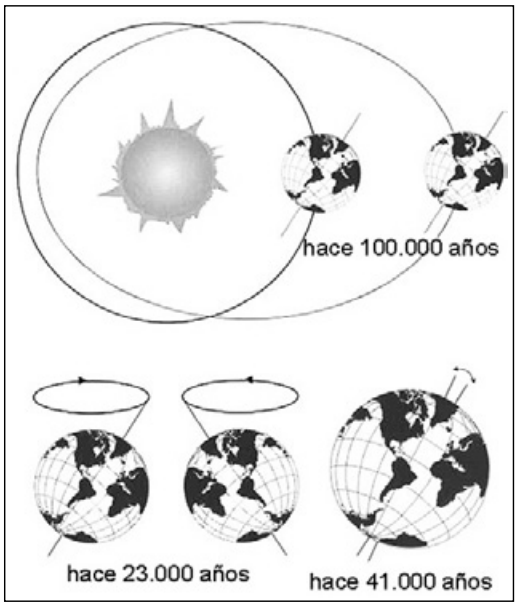
1.1 Los ciclos glaciares

Las alternativas climáticas que conocemos bajo el nombre de «glaciaciones» corresponden a ciclos en los que la temperatura del planeta desciende hasta el extremo de provocar la acumulación de grandes masas de hielo en los continentes, en especial los del hemisferio norte (véase más adelante, figura 15.4).

Los estudios pioneros realizados por Albrecht Penck y Eduard Bruckner (1909) en los Alpes identificaron cuatro grandes avances de los hielos a los que se dio los nombres de Günz, Mindel, Riss y Würm. Esa denominación corresponde a los valles de los afluentes del río Danubio en cuyas terrazas fluviales se encontraron indicios de glaciares en distintos momentos del Pleistoceno Medio, con una última glaciación que coincide con el inicio del Pleistoceno Superior.

Caja 15.2 El descubrimiento de las glaciaciones

En términos históricos, se debe al biólogo suizo Louis Agassiz —discípulo de Cuvier— la identificación de períodos de frío intenso en épocas remotas. Agassiz presentó su idea en la Sociedad Suiza de Historia Natural de Neuchâtel en 1937 y la publicó tres años más tarde (Agassiz, 1840) dando el nombre de «glaciar» a cada episodio frío. Las primeras explicaciones acerca del origen del cambio climático se deben a Joseph Adhémar y James Croll (véase Elias, 2007). Pero fue Milutin Milankovitch (1941), matemático serbio, quien desarrolló un modelo de las glaciaciones basado en la variación cíclica de la excentricidad (parte superior de la figura), precesión (abajo, izquierda) y oblicuidad (abajo, derecha) de la órbita terrestre. (Ilustraciones procedentes de http://www.portalciencia.net/enigmaglac.html).



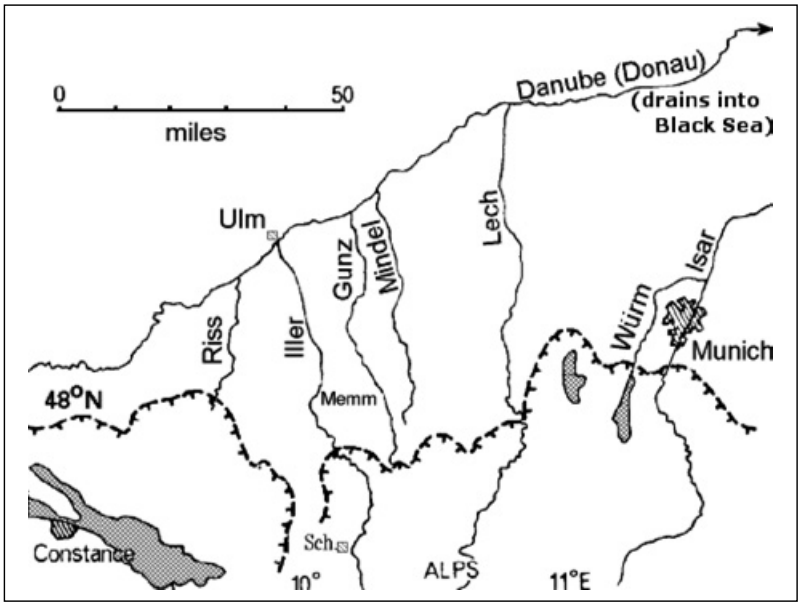


Figura 15.1 Situación de los valles del Danubio que dieron lugar a los nombres de las glaciaciones estudiadas por Penck y Bruckner (1909).

Sucesivos estudios en distintos continentes han puesto de manifiesto el alcance planetario de los ciclos glaciares, con nombres propios en cada episodio detectado y la necesidad, por tanto, de precisar en qué medida podría tratarse de una glaciación local o generalizada. La posibilidad de identificar con precisión las alternativas climáticas se pre-

Caja 15.3 Medida de las épocas glaciares mediante isótopos del oxígeno

El estudio de los episodios climáticos antiguos se lleva a cabo midiendo la relación entre dos isótopos del oxígeno —$^{18}O/^{16}O$— presentes en los microfósiles calcáreos de los mares tropicales. Cuando el clima se enfría, gran parte del ^{16}O, más ligero y por tanto abundante en las nubes de evaporación de las aguas oceánicas, se precipita como parte de la nieve acumulada en los glaciares. De esa forma, el contenido de ^{18}O pasa a ser mayor en los océanos, así que un incremento en la cantidad relativa de ^{18}O supone la presencia de un período frío, eventualmente de una glaciación. La situación que describieron Michael Prentice y George Denton (1988) con arreglo a ese método indica un cambio brusco del clima hace 14 millones de años, en el Mioceno Medio, Edad en la que las altas temperaturas anteriores tendieron hacia un enfriamiento paulatino y acusado en promedio, aunque con diversos altibajos (glaciaciones y períodos interglaciares). El proceso se acentuó en el Pleistoceno Medio dando lugar a la llamada «época de las glaciaciones».

sentó cuando, a partir de la década de 1950, comenzaron los trabajos de análisis del contenido de isótopos de oxígeno en los corales fósiles (véase caja 15.3). Gracias a ese método, Wallace Broeker y Jan Van Donk (1970) indicaron de forma detallada parte de las oscilaciones del clima del Pleistoceno.

La figura 15.2 muestra la International Stratigraphic Chart —limitada a los últimos 2,5 m.a.— con indicación de las correlaciones establecidas entre las edades geológicas, el registro de los isótopos marinos del oxígeno (MIS, *marine isotope stage*), los eventos paleomagnéticos, las secuencias de deposición de loes en China y las distintas sucesiones de episodios glaciares/interglaciares.

Como puede comprobarse, la columna de los isótopos marinos (MIS) de la figura 15.2 muestra que las alternativas climáticas fueron muchas más de las establecidas en la consideración «clásica» de cuatro glaciaciones durante el Pleistoceno Medio y Superior, indicando de manera precisa las últimas oscilaciones climáticas y sus correspondientes crones paleomagnéticos. La identificación de los MIS comienza por el interglaciar que vivimos ahora, MIS 1, y a partir de él sigue numerando hacia atrás la sucesión de períodos fríos y cálidos, de tal forma que MIS 2 corresponde a la última glaciación «clásica» (Würm). Las demás se identifican como MIS 6 (Riss), MIS 12 (Mindel) y MIS 16 (Günz), con 19 alternativas climáticas mayores desde que tuvo lugar, hace 1,78 m.a., el comienzo del Pleistoceno Medio.

Cada vez que se produce un episodio glaciar, una parte del agua de los océanos queda depositada en forma de hielo, como consecuencia del enfriamiento del planeta, en las zonas continentales de Europa, Asia y América. Hasta el 5,5% del agua existente en el planeta llegó a acumularse en terreno continental durante las glaciaciones, frente al 1,7% actual

Caja 15.4 Las glaciaciones «clásicas»

Pese a la sucesión de numerosos períodos glaciares e interglaciares que afectaron a Europa, vamos a mantener en la medida de lo posible la terminología de las cuatro glaciaciones —Günz, Mindel, Riss y Würm— como marco general para repasar los procesos de dispersión de los homininos por el continente. Para comodidad de la lectura, indicamos en la tabla 15.3 las fechas de comienzo y final de cada una de las glaciaciones «clásicas». No obstante, esa periodización es del todo insuficiente como referencia para las dispersiones humanas en Europa. Por ejemplo, el interglaciar Mindel-Riss, al que se otorga en la tabla una duración de 150.000 años, está compuesto en realidad de distintos ciclos que reducen la época templada. Cuando sea necesario, indicaremos el episodio MIS concreto al que nos estamos refiriendo.

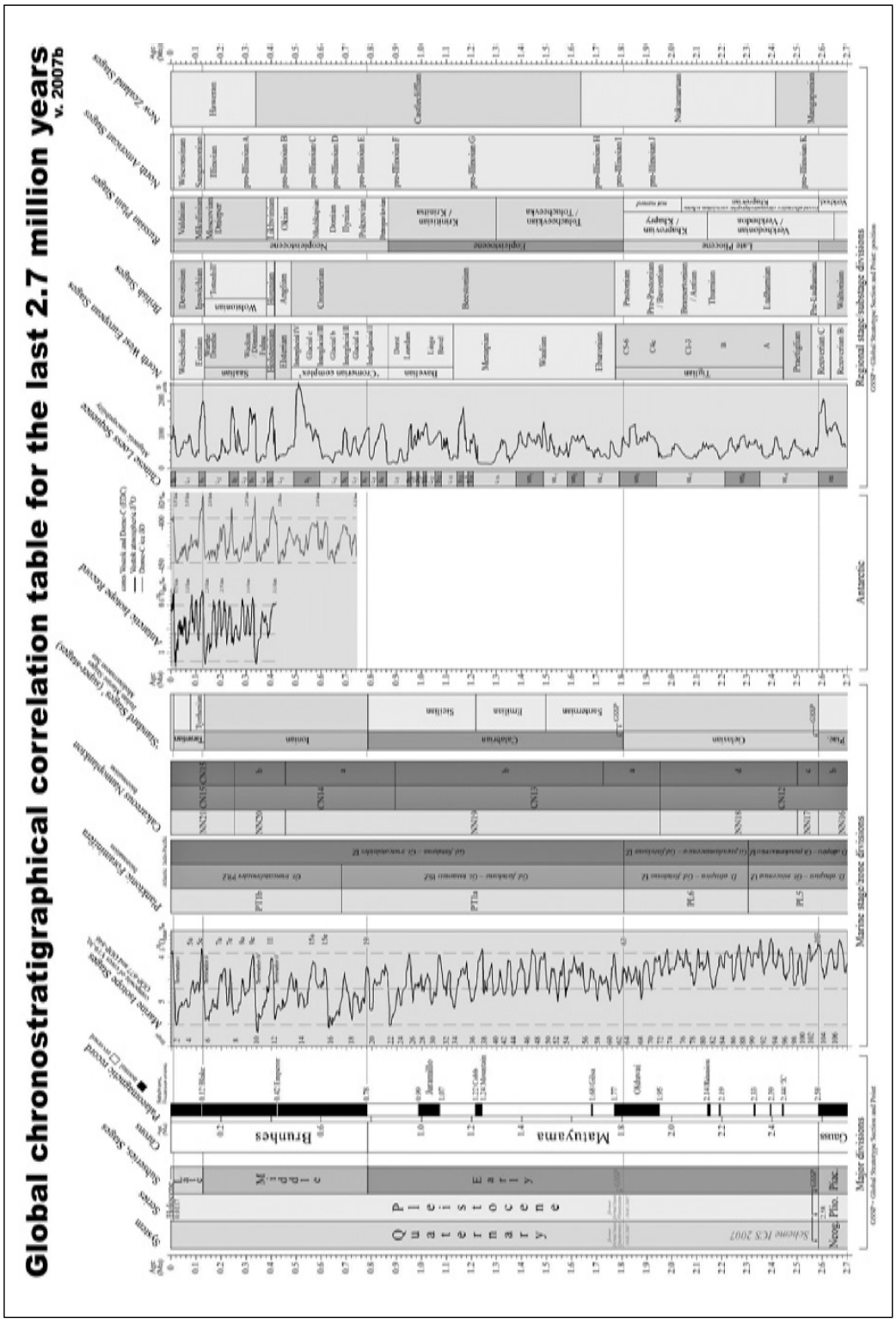


Figura 15.2 International Stratigraphic Chart, con la correlación existente entre distintos indicadores (ver texto). Gráfico de P. L. Gibbard y colaboradores, Quaternary Paleoenvironment Group, Godwin Institute for Quaternary Research, University of Cambridge (Reino Unido). (Ilustración de http://www.-qpg.geog.cam.ac.uk).

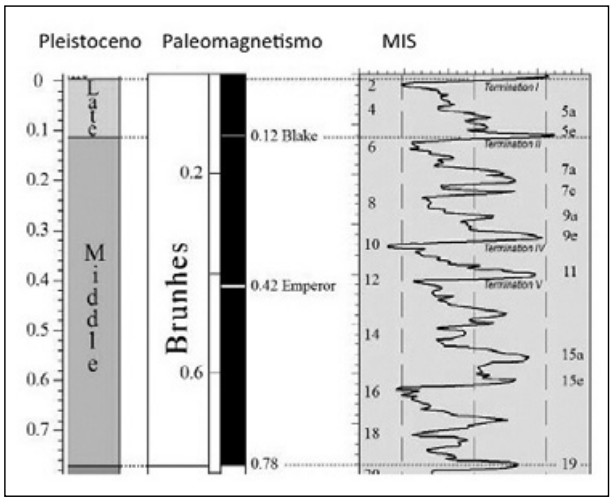


Figura 15.3 Detalle de los MIS propios del Pleistoceno Medio y Superior, con los estadios correspondientes al momento de máximo rigor de las cuatro glaciaciones «clásicas». Elaboración propia a partir de la International Stratigraphic Chart.

Tabla 15.3 Glaciaciones «clásicas» en Europa. Si no se toman en consideración los estadios fríos intermedios, los interglaciares parecen abarcar un rango temporal muy amplio pero no es en realidad así. Quedaron interrumpidos por los episodios glaciares MIS 14 en el interglaciar Günz-Mindel (conocido como Cromeriense), MIS 10 y 8 en el interglaciar Mindel/Riss (Hoxniense) y MIS 4 en el Riss-Würm (Ipswichiense). El interglaciar que estamos viviendo se denomina Flandriense. Aunque los episodios glaciares son de alcance planetario, su identificación en distintos lugares ha recibido nombres locales

Episodio	*Miles de años*	*Glaciar/Interglaciar*
final	11	Würm (MIS 2)
comienzo	120	
final	120	Riss/Würm (MIS 5 y 3)
comienzo	140	
final	140	Riss (MIS 6)
comienzo	300	
final	300	Mindel/Riss (MIS 11, 9 y 7)
comienzo	400	
final	400	Mindel (MIS 12)
comienzo	450	
final	450	Günz/Mindel (MIS 15 y 13)
comienzo	750	
final	750	Günz (MIS 16)
comienzo	1.100	

(Williams *et al.,* 1993). Una tercera parte de la tierra firme estuvo cubierta de glaciares en la época de mayor extensión de éstos, coincidiendo con la segunda gran glaciación (Mindel, MIS 12).

Las consecuencias ambientales del avance de los hielos suponen una cadena entrelazada de acontecimientos que tienen su mayor auge en plena época glacial:

- Desecación de los mares poco profundos (el nivel de los océanos baja hasta 150 metros).
- Apertura de zonas de contacto entre los continentes.
- Facilidad para las migraciones de los animales terrestres, los homininos entre ellos.
- Continentalización del clima y descenso del promedio de lluvias, con incremento de la aridez en las zonas templadas.

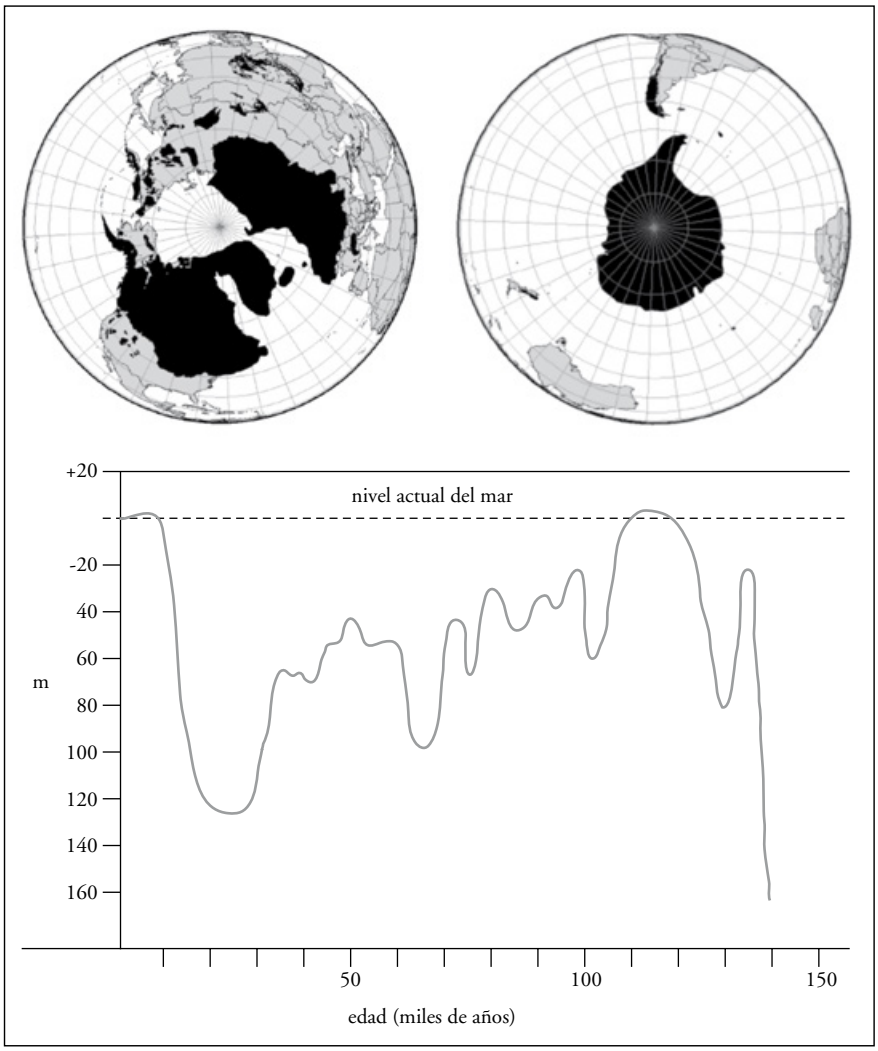


Figura 15.4 Arriba: máximo alcance de los hielos en los hemisferios terrestres. A causa de la distribución desigual de los continentes, los glaciares se concentran, en el hemisferio sur, en la Antártida (Ehlers y Gibbard, 2007). Abajo: variación en las isóbatas correspondientes al nivel del mar, con los descensos correspondientes a los períodos glaciares. (Ilustración de Flemming *et al.,* 2003, modificada).

- Cambios profundos en la fauna y la flora: grandes extensiones de bosques de coníferas, tundras abiertas y la fauna asociada de los grandes mamíferos herbívoros (alces, mamuts, rinocerontes lanudos) y sus predadores.

El promedio anual de temperaturas en la Europa del norte fue de alrededor de –2 °C durante las glaciaciones. Sólo se dispuso de unos 30 o 40 días sin heladas en todo el año en aquellas zonas que no estaban cubiertas sin más por los glaciares. Por lo que respecta al Mediterráneo, las condiciones fueron durante la última glaciación secas y áridas, sin más aporte de humedad que la de la fusión de las nieves en el verano; no obstante, es ese un panorama general en el que aparecen algunos episodios de interglaciares húmedos (Rosselló i Verger, 1970).

Es fácil entender cuáles fueron los problemas adaptativos a los que se enfrentarían en la Europa del Pleistoceno Medio y Superior los homininos, unos primates aparecidos en el bosque tropical y adaptados a ese clima cálido y húmedo. Pero, como es lógico, los cambios climáticos afectaron a la totalidad de la flora y la fauna, no sólo a los homininos. El

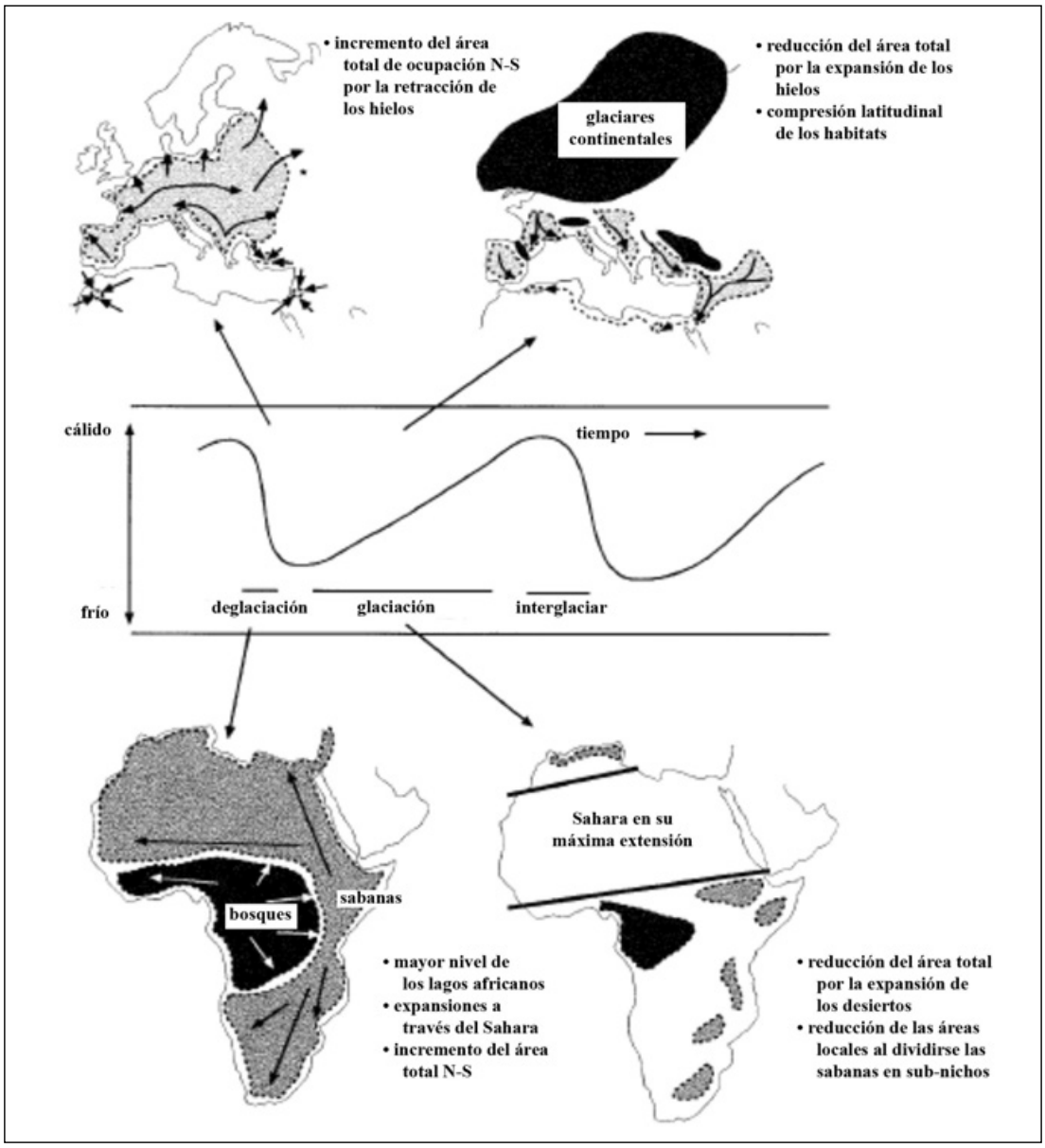


Figura 15.5 Efectos de un ciclo glaciar en África y Europa. (Ilustración de Mirazón Lahr y Foley, 1994, modificada).

estudio realizado por Marta Mirazón Lahr y Robert Foley (1994) indicó que la lenta acumulación de capas de hielo continental en las latitudes altas, seguida de un rápido deshielo que da paso a períodos cortos de condiciones interglaciares, habría llevado a la modificación de las barreras naturales existentes para la migración. Tanto en África como en Europa, la fauna de grandes mamíferos contó durante los interglaciares con amplias posibilidades de expansión. Pero en episodios glaciares sólo la fauna de Eurasia podría haber modificado su rango de ocupación; la africana estaría sometida a un aislamiento endémi-

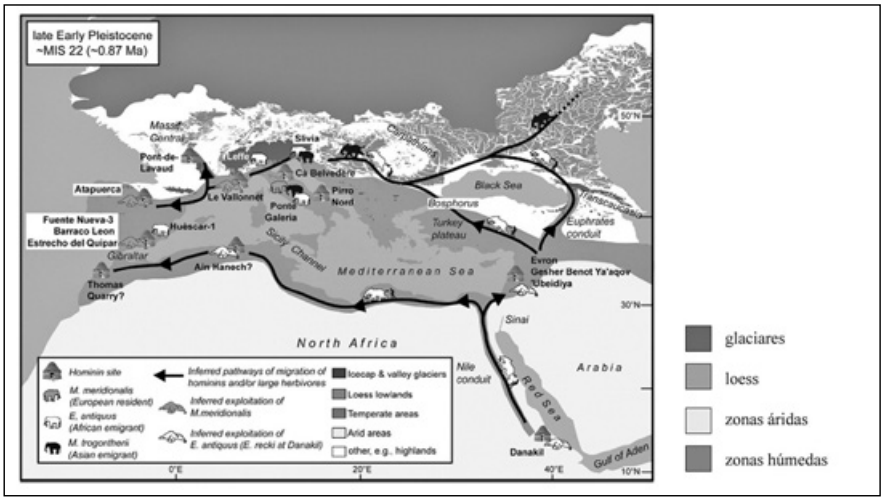


Figura 15.6 Rutas de migración en el Pleistoceno Inferior (M22, *c.* 0,87 m.a.) (Muttoni, Scardia y Kent, 2010). Durante MIS 22, las costas se encuentran en la isóbata de –120.

co a causa del cinturón árido que supone el Sahara (véase figura 15.5). Durante las glaciaciones, los animales de Europa se verían forzados a un desplazamiento hacia el sur a causa del permafrost presente en las zonas periglaciares; no obstante, el Sahara también supondría una barrera infranqueable para ellos. De ahí los movimientos migratorios en el sentido oeste-este hasta llegar al callejón sin salida de Oriente Medio. La distribución de la fauna actual refleja, de hecho, esas condiciones impuestas por los glaciares (Mirazón Lahr y Foley, 1994).

Una confirmación empírica del trabajo de Mirazón Lahr y Foley (1994) la proporcionaron Giovanni Muttoni, Giancarlo Scardia y Dennis Kent (2010) al indicar las posibles rutas de migración de grandes herbívoros (y homininos) en el entorno de la primera gran glaciación del Pleistoceno, MIS 22 (0,87 m.a.) (figura 15.6).

Mammuthus meridionalis es una especie europea que ha sido hallada, en el nivel TD6 de Gran Dolina, Fuente Nueva 3 y Barranco León (España) y Le Vallonnet (Francia). *M. trogontherii,* inmigrante desde Asia, aparece en Cúllar Baza 1 (España) y Soleilhac (Francia). *E. antiquus,* procedente de África, se ha encontrado en Soleilhac (Francia), Ceprano, Fontana Ranuccio y Notarchirico (Italia), Gesher Benot Ya'aqov y posiblemente también Evron (Israel) (Muttoni *et al.,* 2010). Se trata en todos los casos de yacimientos con indicios de presencia humana.

Como vemos, tanto el modelo de Mirazón Lahr y Foley (1994) como el estudio empírico de Muttoni, Scardia y Kent (2010) indican que las dispersiones entre los continentes africano y eurasiático quedaron limitadas a finales del Pleistoceno antiguo a pautas de migración en el sentido oeste-este. Aun así, el tránsito entre África y Europa cuenta con algunas alternativas que podrían haber sido aprovechadas por los homininos. Se trata de la segunda cuestión que planteábamos al principio de este capítulo: qué distintas vías de migración existieron de hecho de cara a una posible entrada en el continente.

1.2 Obstáculos para la migración hacia Europa

1.2.1 La barrera sahariana

El trabajo de Ernesto Abbate y Mario Sagri (2011) acerca de los determinantes geológicos, climáticos y ambientales que podrían haber influido en la dispersión del género *Homo* desde África hacia Eurasia durante el Pleistoceno Inferior planteó el carácter estra-

tégico de la depresión de Danakil (Rift de Afar, Etiopía) como punto de partida. A partir de ese enclave, las opciones alternativas de alcance de las costas mediterráneas siguen, de oeste a este, alguna de las siguientes rutas:

- Sáhara Occidental: cauces de los ríos Níger y Senegal, a partir del megalago Chad.
- Sáhara central: grandes lagos saharianos y/o cinturones fluviales, a partir del mismo origen: megalago Chad.
- Ruta septentrional a lo largo del valle del Nilo.
- Cruce de los estrechos de Bab el Mandeb utilizando una ruta oriental dentro de la península Arábiga (figura 15.7).

Veamos en detalle esas alternativas. Como indicó Marta Mirazón Lahr (2010), la colonización europea por parte de los homininos puede ser vista como un subproducto del proceso de dispersión anterior, y más difícil, que es el del abandono de África del este superando las barreras geográficas situadas dentro del continente africano; la del Sahara, en particular. Por lo que se refiere al rango temporal de finales del Plioceno y comienzos del Pleistoceno, Mirazón Lahr (2010) planteó que un hipotético «episodio húmedo» en el que el desierto del Sahara se hubiese comprimido latitudinalmente habría dado lugar a corredores o refugios potenciales que facilitarían la dispersión de los homininos.

A la hora de identificar tales corredores, un apoyo empírico importante es el de las evidencias disponibles sobre la ocupación humana de África del norte. La figura 15.8 pone de manifiesto distintos yacimientos con tallas líticas que indican esa presencia. En la cornisa norteafricana, la localidad más antigua con herramientas es Aïn Hanech, en el norte de Argelia, con útiles del modo 1 y una edad discutible que se sitúa entre los 1,95-1,78 y los 1,2 m.a. (Mirazón Lahr, 2010); como veremos, se trata de un rango temporal semejante al de las primeras ocupaciones del sur de Europa. Pero ¿cómo habrían alcanzado esos homininos la orilla africana del Mediterráneo?

La cuenca del megalago Chad es un punto estratégico para la dispersión desde África del este. Las herramientas de los modos 1 y 2 halladas en la zona no cuentan con una datación adecuada pero, como se recordará, de allí proceden los ejemplares de *Sahelanthropus tchadensis* y *Australopithecus bahrelgha-*

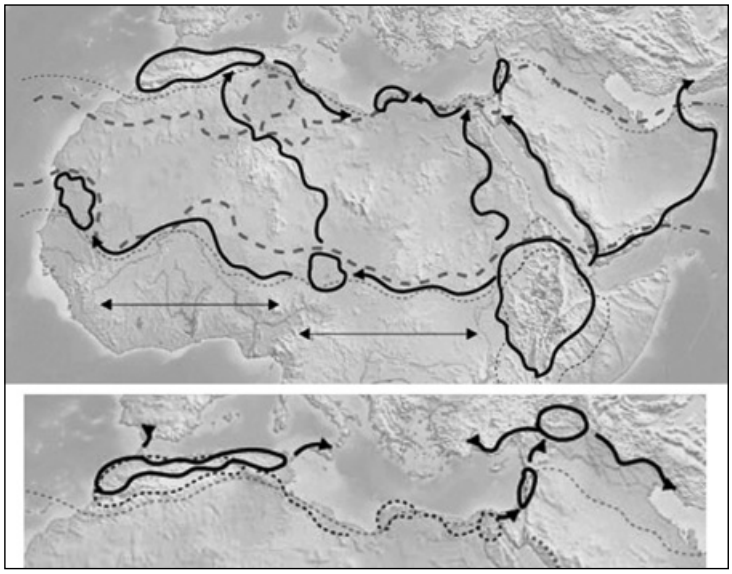


Figura 15.7 Posibles rutas de salida desde África a Europa. Arriba: cruce de las regiones áridas del Sahara, que se prolongaría en el caso más occidental hacia el norte a lo largo de las costas del Atlántico. Las líneas de rayas gruesas indican el hipotético estrechamiento del Sahara durante una fase húmeda de finales del Plioceno; compárese con la máxima extensión del desierto indicada por las líneas de rayas más finas. Abajo: cruce del Mediterráneo por Gibraltar, el canal de Sicilia o mediante el rodeo por el corredor levantino que permitiría también adentrarse en Asia (Mirazón Lahr, 2010).

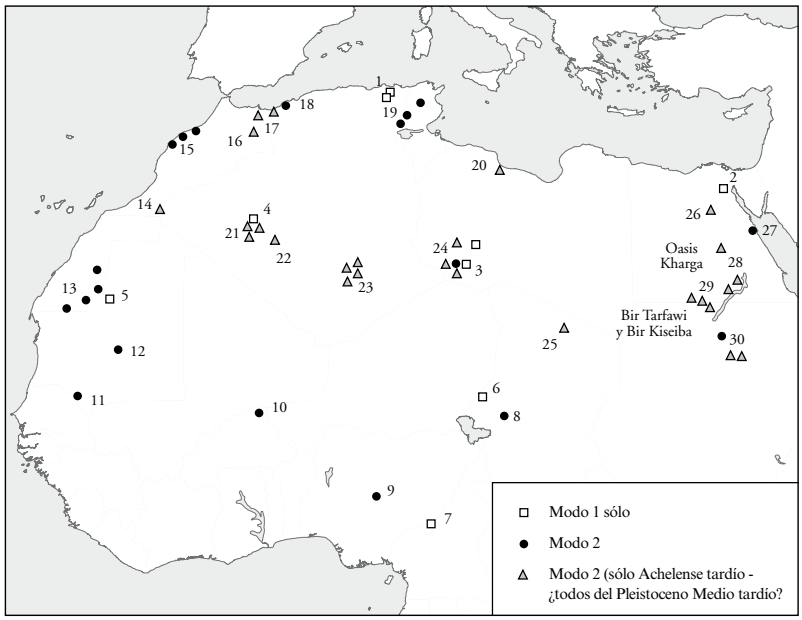


Figura 15.8 Principales yacimientos africanos con indicios de ocupación de homininos en los corredores de cruce del Sahara (Mirazón Lahr, 2010).

Caja 15.5 Reconstrucción paleoambiental

El modelo de Marta Mirazón Lahr está basado en la reconstrucción de los paleoambientes del Sahara durante la segunda parte del último ciclo glaciar pero en términos hipotéticos puede aplicarse a cualquier episodio de interglaciar húmedo, por lo que la escasa presencia en la figura 15.8 de herramientas del modo 1, que serían las correspondientes a la primera ocupación de Europa, no supone un gran obstáculo.

zali, con edades separadas por millones de años, cosa que indica la viabilidad —intermitente, al menos— de Chad como lugar de refugio. Desde el megalago, dos vías permitirían alcanzar el Mediterráneo durante episodios interglaciares húmedos (véase figura 15.7). La primera, que es la del Sáhara central a través de los megalagos y paleorríos asociados (Chad, Tibesti, Hoggar-Tassili, sur del Atlas), habría estado disponible sólo durante muy breves lapsos de tiempo durante los cambios en los ciclos glaciares en el Pleistoceno Medio y no se cuenta con evidencias de localidades con tallas líticas que la apoyen. Por el contrario, la segunda vía, la del Sáhara Occidental —por Senegal y Mauritania hasta alcanzar la costa atlántica y siguiendo luego por ella hacia el norte—, sí que proporcionaba facilidades de refugio, gracias a los cauces de los ríos Níger y Senegal, contando con yacimientos con herramientas, del modo 1 en particular (Mirazón Lahr, 2010).

Las evidencias geomorfológicas y paleontológicas indican que el río Nilo unió en el Pleistoceno Medio (*c.* 0,7 m.a.) las fuentes de agua de África del este con el Mediterráneo pero en el Plio-Pleistoceno no sucedió lo mismo a causa de la aridez climática (Mirazón Lahr, 2010). De tal forma, si las poblaciones de homininos de Dmanisi llegaron hasta el corredor levantino a través del continente africano, tendrían que haber usado las vías de Sáhara central o Sáhara Occidental.

Una forma distinta de alcanzar la ribera este del Mediterráneo sería la propuesta por Ernesto Abbate y Mario Sagri (2011): el paso directo desde la depresión de Afar, cruzando los estrechos de Bab el Mandeb, con la posibi-

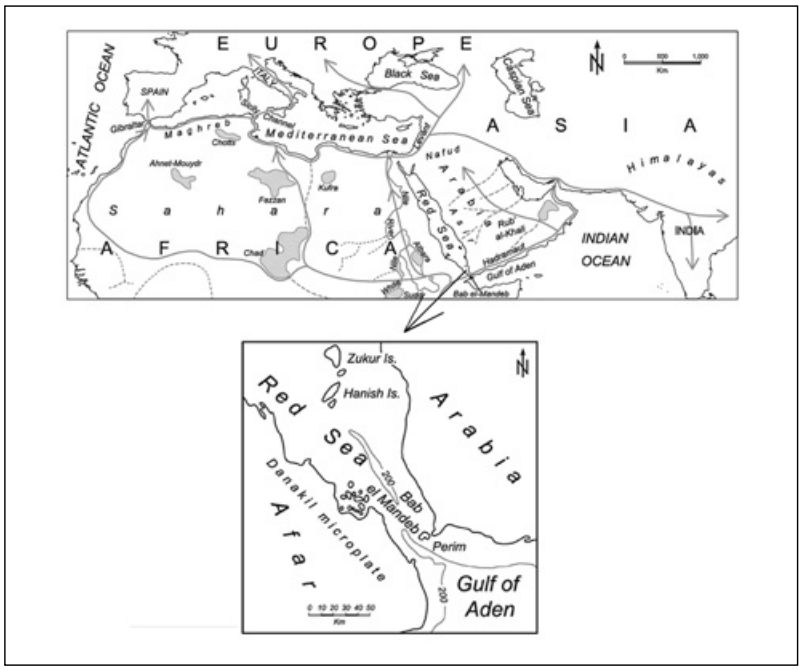


Figura 15.9 Salida de África a través de un cruce directo hasta la península Arábiga (Abbate y Sagri, 2011). Abajo, a la derecha, yacimientos achelenses en la península (Petraglia, 2003); aparece en gris la cadena montañosa Hejaz-Asir-Hadramaut.

lidad de recorrer la península Arábiga tanto por la zona oriental como por la occidental.

El mar Rojo se formó como consecuencia de la separación entre la microplaca tectónica Danakil y la placa arábiga. La distancia actual es de 29 km, con la isla de Perm (un volcán del Mioceno) facilitando el cruce. Si se acepta una tasa de separación de las placas de 3 a 5 mm/año, la anchura de los estrechos habría sido menor en el Pleistoceno Inferior —aunque nunca inferior a 4 km— facilitando el paso. Algo más al norte, las islas Hanish y Zukur suponen también una ayuda para cruzar las aguas. La abundancia de yacimientos con herramientas achelenses y, en menor medida, olduvaienses (los que llevan los números 2, 9 y 11 en la figura 15.9) pone de manifiesto la ocupación humana antigua de la península.

Geoffrey Bailey y Geoffrey King (2011) han estudiado en detalle la historia geológica de la cuenca mar Rojo como vía para las dispersiones de los homininos fuera de África. El mapa de la figura 15.10 indica cómo se distribuyen los terrenos más escarpados y las llanuras más accesibles alrededor de la meseta etiópica —con la depresión de Afar y la costa de Eritrea—, los flancos de oriente y occidente de la península Arábiga y el Sinaí.

En el mapa de esa figura se muestran los terrenos que disponen de los mayores flujos de lava basáltica, capaces de suministrar material bruto para la talla de herramientas de piedra. Por añadidura, tales extensiones de coladas de lava cuentan con sedimentos fluviales que indican una disponibilidad de agua mayor en el Pleistoceno que en la actualidad —cuyo clima es muy árido— proporcionando en suma unos corredores favorables para la ocupación humana.

Teniendo en cuenta todas esas variables, las dos vías más fáciles para la salida oriental de los homininos de África son la conexión directa zona de Afar-flancos de la cordillera de Arabia, por un lado, y el camino hacia el norte por tierras africanas hasta alcanzar el corredor levantino por otro. La distribución de los terrenos basálticos llevó a Bailey y King (2011) a considerar que es la primera, la del acceso a la península Arábiga desde la depresión de Afar, la trayectoria más viable. En la parte oriental de la cordillera arábiga exis-

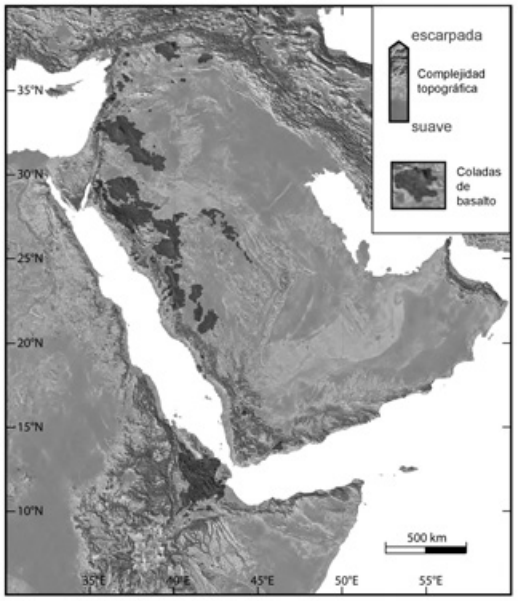


Figura 15.10 Mapa de zonas escarpadas y zonas de tránsito más fácil en el paso de África a Asia, con indicación de los terrenos basálticos (Bailey y King, 2011).

te un paso que alcanza el umbral europeo a través de Siria y Jordania —con el valle del Jordán como referencia importante— y tuerce luego hacia el este siguiendo las estribaciones meridionales de los montes Taurus, en Turquía, y Zagros, en Irak-Irán.

1.2.2 El cruce del Mediterráneo

Si tomamos en cuenta las posibles trayectorias para la migración hacia Europa una vez alcanzada la ribera afroasiática del mar Mediterráneo, se dispone de las siguientes zonas de paso:

- el corredor levantino,
- el canal de Sicilia,
- el estrecho de Gibraltar.

La levantina es la vía más fácil y suele ser aceptada como lugar probable de entrada en Europa de los homininos provenientes de África. Levante también es el acceso natural desde Asia, si fue una población con ese origen la colonizadora. Aun así, el paso por los estrechos que separan Italia y España de la costa norteafricana se han defendido como vías hipotéticas de cruce del Mediterráneo (por ejemplo, Blanc, 1940; Alimen, 1975; Flemming *et al.,* 2003; Derricourt, 2005), en particular a causa de la semejanza de los restos culturales a uno y otro lado de los estrechos. El trabajo de Ernesto Abbate y Mario Sagri (2011) ha precisado las condiciones geológicas de esos posibles pasos.

El canal de Sicilia une las cuencas oriental y occidental del Mediterráneo estableciendo un corte en el cinturón orogénico Apeninos-Magreb. En la actualidad tiene 140 km de anchura pero más de la mitad de ese recorrido pertenece a la plataforma continental de Sicilia que, en ese lugar, constituye una zona de profundidad escasa (inferior a 100 metros). Se trata del Banco Aventura (A.B. en la figura 15.11). La costa africana de Túnez también cuenta con una plataforma de aguas superficiales, por lo que la zona profunda del canal (superior a 200 me-

Caja 15.6 Vías de tránsito por la península Arábiga

Como apuntaron Bailey y King (2011), existe una estrecha asociación entre los terrenos basálticos de la península Arábiga y las localidades con herramientas líticas del Pleistoceno —véase figura 15.9— aunque, por desgracia, se trata en su mayor parte de yacimientos superficiales que no se han podido datar con precisión. La península Arábiga cuenta con enclaves locales que no aparecen en un mapa de poco detalle. Las vías indicadas son las principales, pues, pero no excluyen otros caminos esporádicos de paso que pueden haber tenido en ocasiones su importancia.

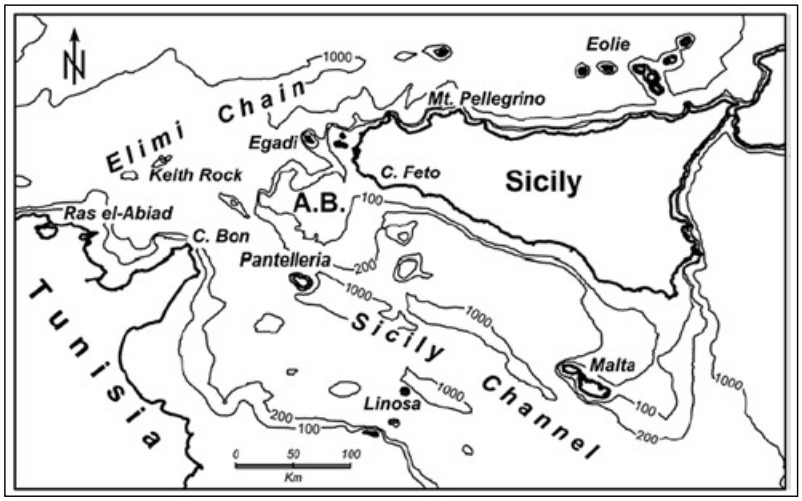


Figura 15.11 Canal de Sicilia (Abbate y Sagri, 2011).

tros) es de sólo 40 km. Por añadidura, una cadena siembra de islas y escollos la zona occidental del estrecho.

Durante el Plioceno y el Pleistoceno temprano los cambios geológicos podrían haber reducido aún más el canal de Sicilia. Con la bajada del nivel del mar, un ramillete de islotes cercanos y bancos emergentes permitirían el paso de isla en isla en la parte central donde Túnez y Sicilia se encuentran más cerca —en especial durante los períodos glaciares (Abbate y Sagri, 2011). Con el ascenso de las isóbatas, las posibles huellas de ese y otros caminos de cruce del Mediterráneo quedan hoy bajo las aguas pero se han identificado algunos yacimientos submarinos que suponen indicios en tal sentido (Flemming *et al.,* 2003).

Por lo que respecta a Gibraltar, el Estrecho que separa el sudoeste de Europa de la costa norte de África, tiene sólo 14 kilómetros de anchura pero con profundidades importantes, de cerca de 900 metros. Como el estrecho de Gibraltar se abrió en el Plioceno Inferior, hace 5,33 m.a., tras la crisis árida del Mesiniense, su carácter de barrera para el cruce de los homininos es considerable. Pero no faltan las hipótesis acerca de las posibilidades de paso, indicado por la fauna semejante en ambas orillas (por ejemplo, Arribas y Palmqvist, 1999). Ernesto Abbate y Mario Sagri (2011) mencionaron la presencia de

Caja 15.7 El puente hacia Sicilia

La posible existencia de un puente completamente emergido que permitiera el paso a pie desde el norte de África a Sicilia durante las glaciaciones ha dado lugar a controversias. Abbate y Sagri (2011) indicaron la presencia de un paso franco entre Sicilia y Túnez en el Pleistoceno que ha sido negada por Paola Villa (2001) y Mirazón Lahr (2010). Pero, como sostuvo Marcel Otte (2010), no tiene sentido discutir si el estrecho entre Sicilia y Túnez se cerró por completo o no. Podría bastar con que la otra orilla se hiciese visible desde algún altozano para que los homininos se animasen a cruzar las aguas. Cabría añadir que la columna de humo que levanta el fuego de un bosque puede ser un indicio de la existencia de tierra visible aún a más distancia al otro lado de un brazo de mar. Las fuertes corrientes de Gibraltar harían difícil el paso occidental (Straus, 2001) pero la ocupación de la isla de Flores por parte de *Homo erectus* pone de manifiesto la capacidad de los humanos antiguos para colonizar nuevas tierras superando estrechos con corrientes intensas.

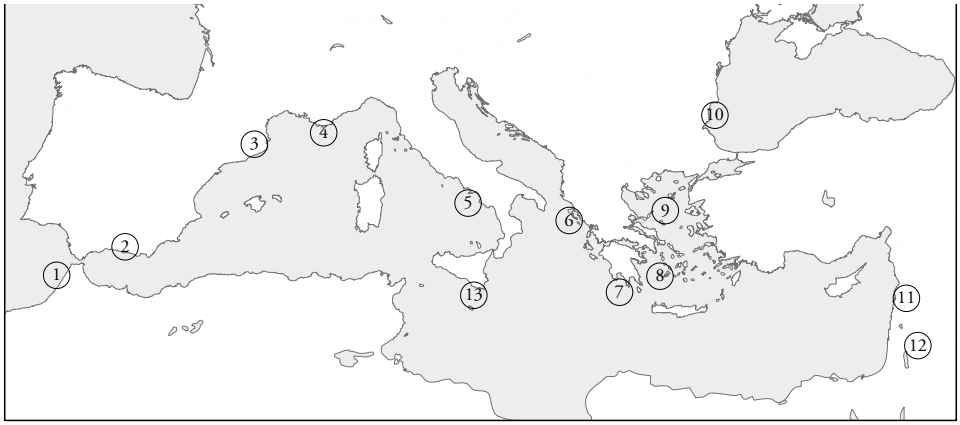


Figura 15.12 Yacimientos del Mediterráneo situados bajo las aguas; salvo indicación contraria, pertenecen todos ellos al Paleolítico. 1, Cueva de Hércules (Tánger). 2, Cueva de Gorham y Punta de Europa (Gibraltar). 3, Leucate (Neolítico; Francia). 4, Cosquer (Francia). 5, Palinuro (Italia). 6, Aghios Georghios (Corfú, Grecia). 7, Metoni (Edad del Bronce, Grecia). 8, Pavlo Petri (Edad del Bronce, Grecia). 9, Aghios Petros, Sporadhes y cueva Franchti (Neolítico, Grecia). 11, Atlit (Neolítico, Israel). 12, Hof Dado y Tel Harez (Neolítico, Israel). 13, cuevas de Malta (Flemming *et al.,* 2003).

una posible vía de cruce entre Punta Camarinal, al oeste de Algeciras, y Tánger. En esa zona (véase figura 15.13) las plataformas continentales son más amplias y están rodeadas por una serie de bancos y escollos que no exceden los 150 metros de profundidad —el Umbral batimétrico de Camarina. Tales fondos marinos se originaron a través de deslizamientos por gravedad de masas gigantescas procedentes de las plataformas continentales; unos flujos que obstruyeron en parte el Estrecho de Gibraltar en el Plioceno Inferior.

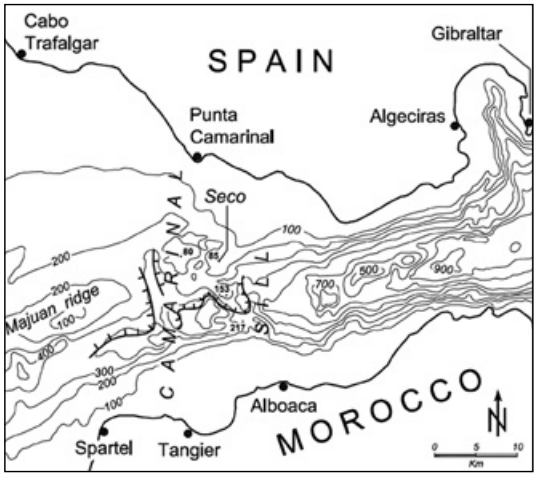


Figura 15.13 Umbral batimétrico de Camarinal, entre Algeciras y Tánger. (Abbate y Sagri, 2011).

2. Los primeros homininos europeos

Los estudios relativos a los posibles pasos desde África a Asia sólo indican vías hipotéticas de migración. Queda por aclarar cuándo tuvieron lugar las dispersiones que llevaron a los homininos a entrar en Europa y, en particular, qué especie habría sido la protagonista de la colonización.

De todos los indicios indicados en la tabla 15.2, sólo unos pocos permiten apreciar la morfología de los primeros pobladores humanos de Europa. Se trata de los ejemplares procedentes de la Gran Dolina y la Sima de los Huesos de Atapuerca (España), del cráneo de Ceprano (Italia) y de los fragmentos craneales de Sarstedt (Alemania). Veamos sus características.

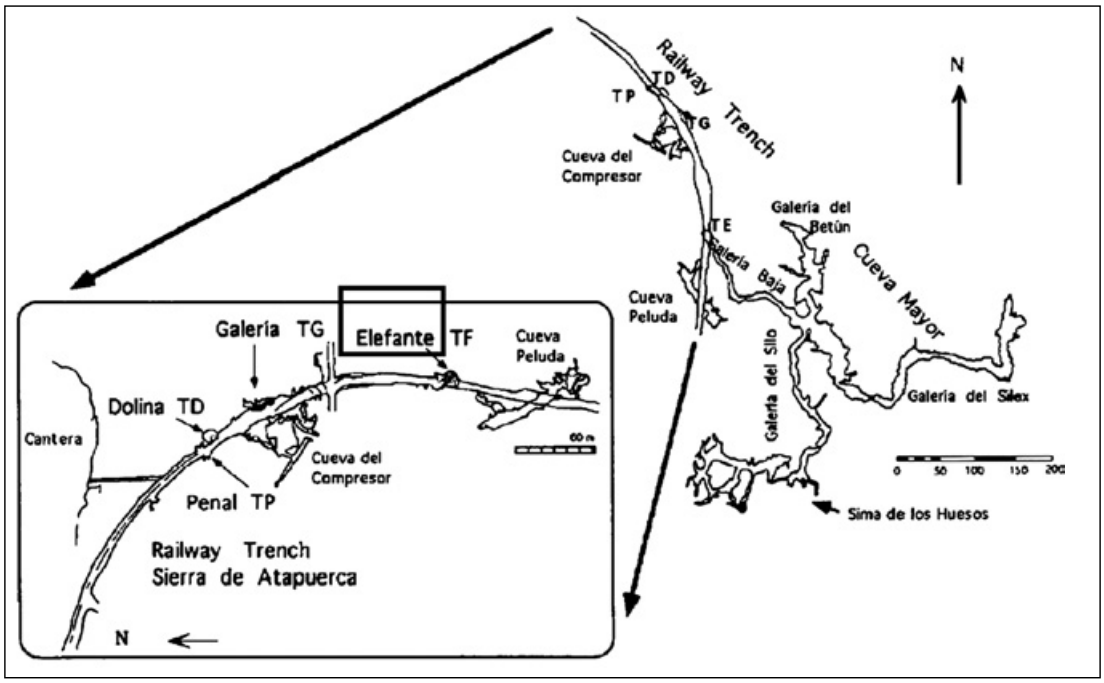


Figura 15.14 Esquema de los yacimientos de Atapuerca (Parés *et al.,* 2006); a lo largo de la Trinchera del Ferrocarril aparecen, en el recuadro ampliado, los de Dolina (Gran Dolina) y Elefante (Sima del Elefante) tratados en este capítulo. En el esquema grande aparece, en la parte inferior, la Sima de los Huesos.

2.1 Atapuerca

El área sedimentaria de Atapuerca —a unos 14 kilómetros al este de Burgos (España)— se extiende entre los términos municipales de Atapuerca e Ibeas de Juarros a lo largo de unas colinas de poca altura. En Atapuerca están catalogadas hasta 25 localidades, nueve de las cuales son cuevas con más de 20 metros de recorrido y, entre estas últimas, destacan la Cueva Mayor y la Cueva del Silo (Aguirre, 1995). Las investigaciones de Atapuerca fueron dirigidas por Emiliano Aguirre hasta 1991 y, a partir de esa fecha, por Juan Luis Arsuaga, José María Bermúdez de Castro y Eudald Carbonell.

A finales del siglo XIX, The Sierra Company Limited, empresa para la explotación del carbón y mineral de hierro de la zona, abrió en Atapuerca un paso destinado a tender una vía férrea.

Aunque el proyecto del tren fue abandonado, la excavación que se conoce como Trinchera del Ferrocarril permitió un acceso fácil a los yacimientos. Varios depósitos de relleno han sido excavados hasta hoy: Gran Dolina, Galería, Sima del Elefante y Penal, en Atapuerca, a los que se une —ya fuera de la Trinchera del Ferrocarril pero con gran importancia para la historia de los homininos europeos— la Sima de los Huesos. Los primeros fósiles humanos se encontraron en 1976 en este último yacimiento y se atribuyeron al Pleistoceno Medio. Dos décadas después tendría lugar el descubrimiento, en otra de las localidades de Atapuerca, la Gran Dolina, de homininos más antiguos asociados a instrumentos líticos de manufactura también primitiva. Y, por fin, en 2008 aparecieron en la Sima del Elefante los ejemplares que corresponden a los homininos de ma-

yor edad identificados hasta el momento en Europa.

2.1.1 Sima del Elefante

La Sima (o Trinchera) del Elefante cuenta con un espesor sedimentario de 25 metros que se prolonga por debajo del suelo de la trinchera ferroviaria (véase figura 15.15). Los niveles líticos, numerados a partir del inferior, llegan hasta el E21; los que más nos interesan son los situados por debajo de E16.

El estudio paleomagnético llevado a cabo por Josep M. Parés y colaboradores (2006) puso de manifiesto la existencia en la Sima del Elefante de un cambio en la polaridad magnética entre los niveles estratigráficos E16 (polaridad invertida) y E17 (polaridad normal). La comparación faunística permitió identificar el episodio inverso como parte del cron Matuyama. Pero el episodio normal podría corresponder tanto al cron Brunhes como al subcrón Jaramillo (véase figura 15.15, arriba, derecha). La primera opción otorgaría a los útiles de los niveles sedimentarios inferiores una edad > 0,78 m.a.; la segunda, una edad > 1,07 m.a. En ambos casos, la edad máxima del cron Matuyama hasta el evento del subcrón Olduvai es de 1,77 m.a.

La aplicación del método de nucleidos cosmogónicos (véase capítulo 2.1) sobre el contenido de ^{26}Al y ^{10}Be en muestras de cuarzo permitió afinar la edad propia del nivel E9 indicando 1,22 ± 0,16 m.a. (Carbonell *et al.,* 2008). Es una precisión importante porque, además de instrumentos líticos, ese nivel ha proporcionado fósiles humanos.

De los niveles sedimentarios E9 a E14 proceden útiles líticos del modo 1; del nivel E18 se recuperaron objetos del modo 2 y, del E19, del modo 3 (Parés *et al.,* 2006). Eudald Carbonell y colaboradores (2008) mencionaron, para los niveles inferiores (modo 1), un conjunto lítico con 32 objetos: cuatro lascas simples, cinco lascas de desecho (escombros) y 23 piezas indeterminadas de sílex (material de trabajo disponible en un radio de 2 km a partir del yacimiento). Los autores indicaron la presencia de indicios de talla *in situ* deducible de dos lascas de sílex asociadas a desechos que parecen pertenecer al mismo núcleo. Se trata, como decimos, de una técnica de talla del modo 1 (figura 15.16, arriba, izquierda).

Del mismo nivel E9 procede el espécimen ATE9-1, un fragmento mandibular con raíces de siete dientes y coronas fragmentarias de tres de ellos, además del premolar inferior 4 asociado (Carbonell *et al.,* 2008); se trata del ejemplar de hominino más antiguo aparecido, hasta el momento, en Europa (véase figura 15.16, derecha). Al final del capítulo indicaremos su adscripción taxonómica y sus posibles afinidades filogenéticas.

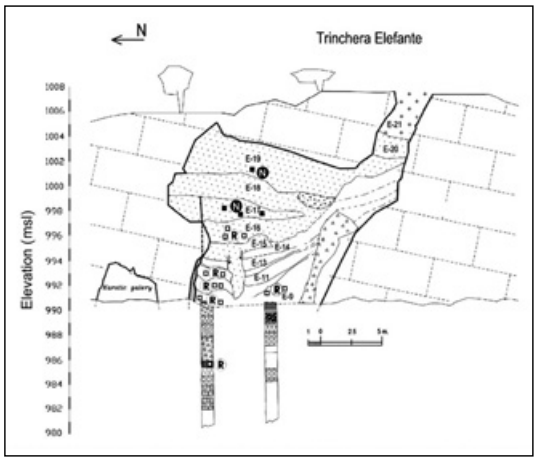
2.1.2 La Gran Dolina

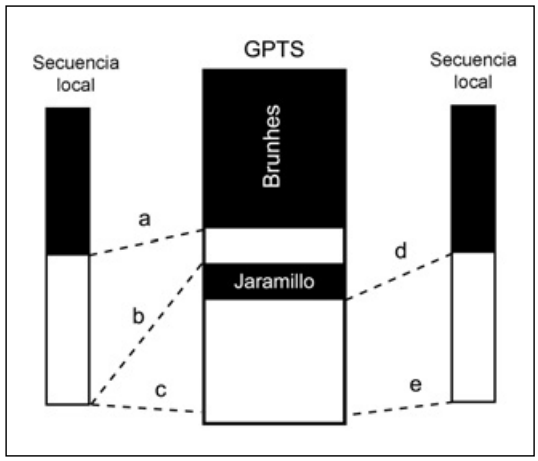
La Gran Dolina —yacimiento cercano al de la Sima del Elefante y excavado con anterioridad a éste; véase figura 15.14— es un depósito cárstico de una potencia sedimentaria de 18 metros con 11 niveles líticos numerados desde el inferior al superior. Los niveles TD3-4, 5, 6, 7 10 y 11 contienen abundantes herramientas líticas (Carbonell *et al.,* 1995).

La edad de los niveles de la Gran Dolina fue obtenida mediante paleomagnetismo por Jo-

Caja 15.8 Discrepancia de E7 y E9 entre fauna y edad

Muestras correspondientes al nivel E7 de la Sima del Elefante, con una microfauna similar a la de E9, dieron una edad por medio del estudio de nucleidos cosmogónicos de 1,13 ± 0,18 m.a. (Carbonell *et al.,* 2008). Esa cifra difiere de la que los autores dieron para el nivel E9 en cerca de 100.000 años.





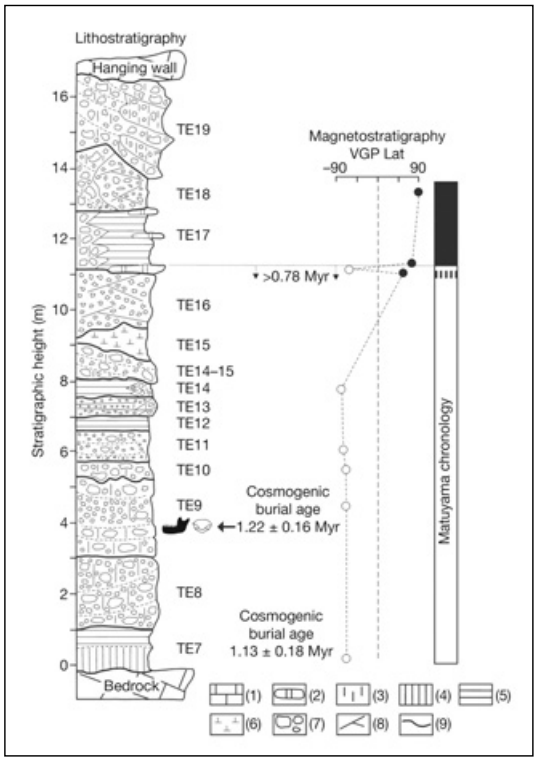


Figura 15.15 Arriba, izquierda: registro sedimentario de la Sima del Elefante; los círculos con las letras R y N indican, respectivamente, polaridad magnética invertida y normal indicadas en 2006 (ilustración de Parés *et al.,* 2006). Arriba, derecha: posibilidades de interpretación de las secuencias detectadas de polaridad invertida y normal (ilustración de Parés *et al.,* 2006); la secuencia local se compara con la de la Global Polarity Time Scale (GPTS), con la alternativa que asigna la polaridad «normal» o bien a Brunhes, o a Jaramillo. Abajo: litoestratigrafía y cronología; los símbolos corresponden a (1) caliza del Mesozoico, (2) espeleotemas, (3) lutita, arcilla, (4) guano de murciélago, (5) arcilla y limos arenosos laminados, (6) margas, (7) gravas y cantos rodados, (8) laminación cruzada, (9) discontinuidad estratigráfica principal. Se indican la latitud del polo geomagnético virtual (VGP) y las edades obtenidas mediante nucleidos cosmogónicos; la flecha señala el nivel E9 con fósiles y herramientas (ilustración de Carbonell *et al.,* 2008).

sep M. Parés y Alfredo Pérez-González (1995) (véase figura 15.17). El nivel TD6, al que nos referiremos de inmediato, fue localizado por esos autores dentro del cron inverso Matuyama, un metro por debajo de la frontera de éste con el de polaridad normal Brunhes, por lo que es anterior a los 780.000 años. Una edad superior a la de 730.000 años fue propuesta para los niveles inferiores de TD (3, 4, 5 y 6) por Carmen Sesé y Enrique Gil (1987) mediante el estudio de la microfauna local.

Dentro del nivel TD6, en el estrato Aurora, se recuperó en 1994 hasta un centenar de objetos líticos de piedra caliza, arenisca, cuarcita y dos variedades de sílex (Carbonell *et al.,* 1995). Un 10% del conjunto estaba

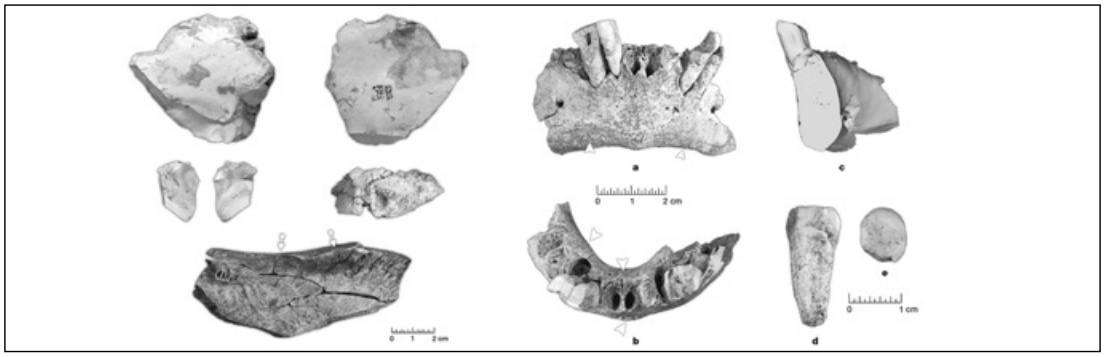


Figura 15.16 Izquierda: instrumentos líticos del modo 1 procedentes del nivel E9 de la Sima del Elefante (Carbonell *et al.,* 2008). Derecha: ejemplar ATE9-1. (a) Vista frontal. (b) Vista superior. (c) Reconstrucción tridimensional realizada mediante tomografía computacional de la sínfisis. (d) Vista distal del premolar inferior LP4 de ATEP-1. (e) Vista oclusal de LP4 (Carbonell *et al.,* 2008).

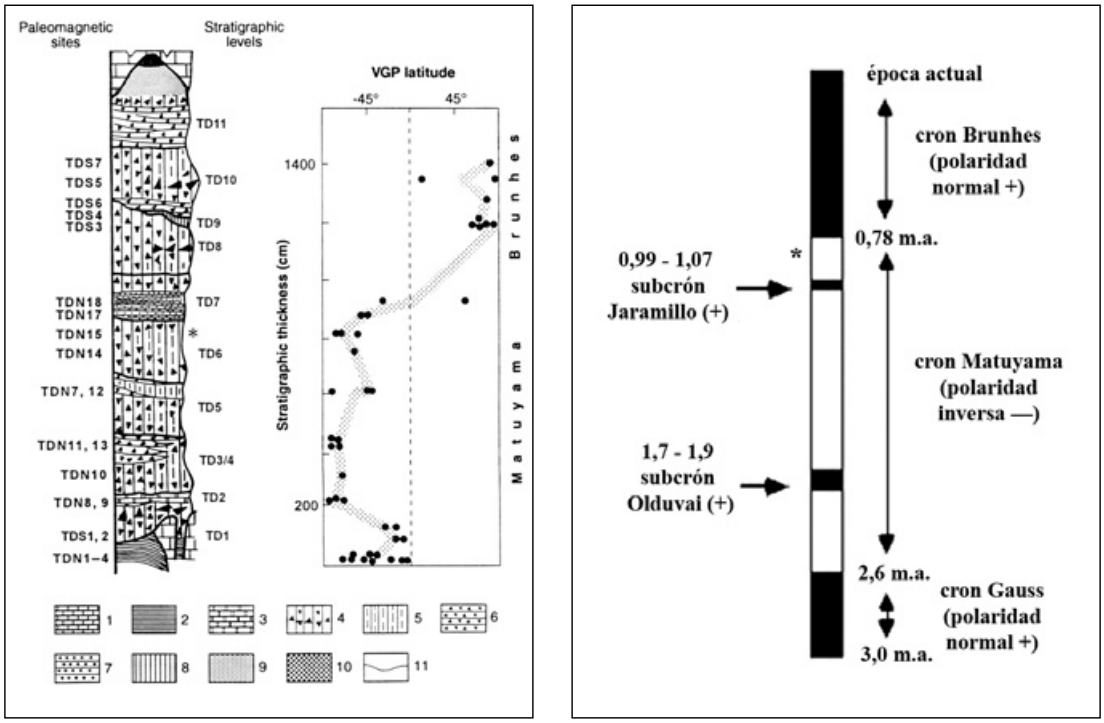


Figura 15.17 Izquierda: estratigrafía y polos paleomagnéticos correspondientes en la Gran Dolina. El asterisco indica la posición del estrato Aurora —llamado así en honor de una veterana componente del equipo de investigación de Atapuerca. Se indica la latitud VGP de cada muestra paleomagnética. (1) piedra caliza y dolomita; (2) limo muy fino de arcilla laminada; (3) espeleotemas; (4) brechas de clastos angulares de fango arenoso; (5) limolitas; (6) clastos de gravas de grano fino; (7) capas oblicuas de calcarenitas; (8) guano de murciélago; (9) arcilla limosa; (10) terra rossa; (11) discontinuidades estratigráficas principales (Parés y Pérez-González, 1995). Derecha: esquema de los eventos paleomagnéticos de los últimos 2,6 m.a., con la situación del estrato Aurora indicada por un asterisco. Los polos identificados en la Gran Dolina corresponden al cron Brunhes (niveles TD11-TD8) y al cron Matuyama (niveles TD7-TD1) anterior al subcrón Jaramillo (véase caja 15.9).

Caja 15.9 Edad de TD6

Un estudio del paleomagnetismo de TD6 llevado a cabo con posterioridad por Parés y Pérez-González (1999) confirmó las apreciaciones de 1995. Las únicas novedades significativas del nuevo estudio, a los efectos del contenido de este capítulo son (i) un detallado examen de las razones que llevan a atribuir el cambio de polaridad en la parte superior de TD7 a la frontera Matuyama-Brunhes y (ii) la identificación de un paleopolo positivo en TD1. Los autores atribuyeron el paleopolo de TD1 al subcrón Jaramillo o bien a uno anterior muy breve —al que no hemos hecho referencia en el esquema de la figura 15.17—: el subcrón Kamikatsura (no sin aceptar que dicho paleopolo podría ser en realidad un artefacto, es decir, el resultado de un error instrumental). En el primer caso —el paleopolo de TD1 corresponde a Jaramillo— el estrato Aurora tendría por necesidad que tener entre 0,78 m.a. (transición Matuyama-Brunhes) y 0,98 (comienzo de Jaramillo). En el segundo —el paleopolo corresponde a Kamikatsura—, la edad máxima de Aurora sería de 0,85 m.a.

El subcrón Kamikatsura ha sido identificado en distintos lugares del planeta. Como indicaron Robert Coe y colaboradores (2004), Kamikatsura es un marcador paleomagnético bien identificado y de alta resolución que permite precisar los cambios de eventos presentes en el último tramo del cron Matuyama. Su edad fue establecida en 900,4 ± 4,6 miles de años a través de una datación mediante radiometría $^{39}Ar/^{40}Ar$ en la caldera Haleakala, Maui (Hawai, Estados Unidos) (Coe *et al.,* 2004).

constituido por núcleos y martillos (véase figura 15.18).

Al estrato Aurora corresponden también más de 30 ejemplares fósiles craneales, mandibulares y dentales de homininos pertenecientes al menos a cuatro individuos que fueron hallados en 1994. El más completo de ellos es una pieza grande del frontal, ATD6-15, con partes de la glabela y del torus supraorbital derecho, perteneciente quizá a un adolescente (Carbonell *et al.,* 1995) (véase figura 15.18). En 1996 se disponía ya de hasta 80 especímenes correspondientes a seis individuos.

En el estudio morfológico llevado a cabo por Eudald Carbonell y colaboradores (1995) se indicó que el fragmento ATD6-15 correspondía a un hueso frontal de tamaño muy superior a los propios de los *Homo erectus* tanto africanos —ER-3733 y 3883 de Turkana— y asiáticos —Sangiran 2 y Trinil, de Java— todos ellos cráneos de más de 1.000 cm^3 de capacidad. Así, el volumen craneal supuesto de ATD6-15 sería similar al de Sangiran 17, al de los ejemplares de Sambungmacan (Java) y a los más pequeños de Ngandong (Java). Por otra parte, el torus supraorbital, de doble arco, es claramente distinguible del típico de los erectus, tanto asiáticos como africanos (OH 9). Los dientes también separan a los ejemplares de TD6 de *Homo habilis* sensu stricto e indican una continuidad con los restos europeos, más tardíos, del Pleistoceno Medio. Por su parte, la industria lítica es preachelense, con ausencia de hachas de mano. La primera conclusión que sacaron Carbonell y colaboradores (1995) no fue más allá de dar por cierta la presencia de *Homo* en Europa en el Pleistoceno Inferior.

Nuevos ejemplares hallados en 1995 permitieron establecer la morfología facial de los homininos del nivel TD6 (Bermúdez de Castro, Arsuaga *et al.,* 1997). Así, un espécimen juvenil parcial con la cara, parte del cráneo y algunos dientes, ATD6-69 fue descrito como completamente moderno en su topografía mediofacial (véase figura 15.19). Según José María Bermúdez de Castro *et al.* (1997), ningún otro ejemplar anterior a los especímenes del Pleistoceno Superior de Djebel Irhoud 1, Skhul o Qafzeh (Israel) que, como veremos en un próximo capítulo, son humanos modernos, cuenta con esas características.

Otro ejemplar, ATD6-58, esta vez atribuido a un adulto, retiene de acuerdo con los autores rasgos juveniles que no se encuentran presentes en *Homo ergaster* (KNM-WT 15000) y tampoco en los neandertales posteriores.

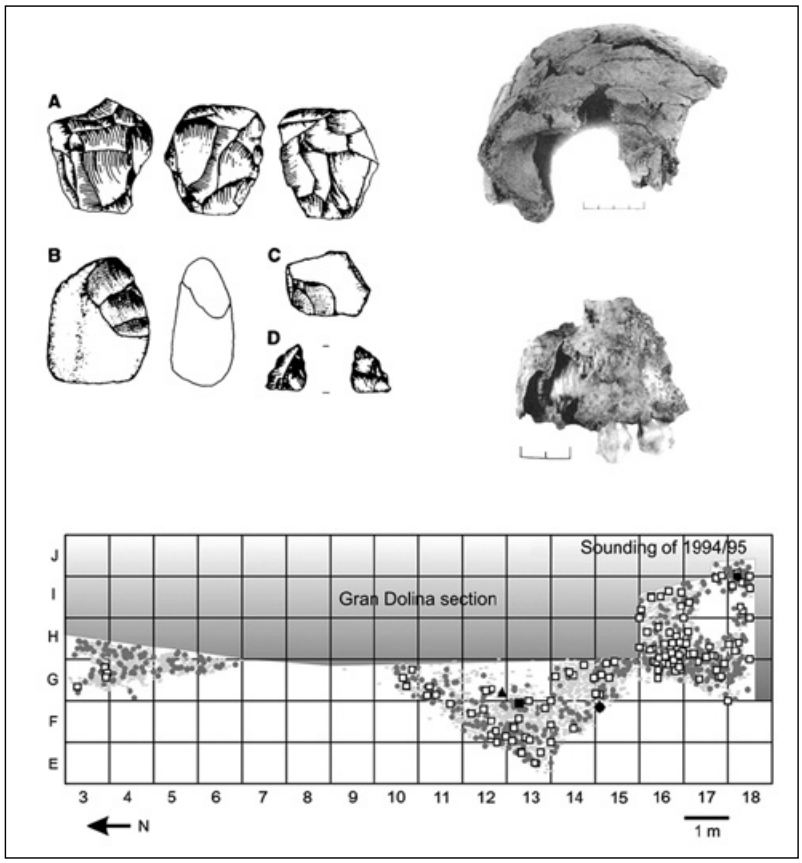


Figura 15.18 Arriba, izquierda: objetos líticos del nivel TD6 de Gran Dolina (Atapuerca). (A) Núcleo de pedernal con rotaciones respecto de los ejes preferentes. (B) Martillo monofacial de piedra caliza. (C) Lasca de cuarcita. (D) Denticulados de pedernal. Barra de escala, 3 cm. (Carbonell *et al.,* 1995). Arriba, derecha: fragmento del hueso frontal ATD6-15 (barra de escala, 2 cm), y fragmento izquierdo del maxilar ATD6-14 (barra de escala, 1 cm) (Carbonell *et al.,* 1995). Abajo: plano esquemático del nivel TD6, con indicación de los distintos objetos líticos y fósiles hallados hasta 2008. A la derecha del año gráfico inferior aparecen los primeros sondeos, de 1994-1995 (Bermúdez de Castro *et al.,* 2008).

Estos últimos carecen de esos rasgos faciales incluso en los ejemplares juveniles (Bermúdez de Castro *et al.,* 1997). De tal suerte, los ejemplares de TD6 parecían contar con rasgos derivados que los apartaban tanto de *H. erectus* (incluido el *H. ergaster*) como de los neandertales (la tabla 15.4 contiene una lista de tales apomorfias). Bermúdez de Castro y colaboradores (1997) propusieron en consecuencia una nueva especie, *Homo antecessor,* con el ejemplar ATD6-5 (fragmento del cuerpo mandibular derecho con tres molares hallado en julio de 1994) y un conjunto de dientes asociados propios del mismo individuo como holotipo. En el paratipo de la nueva especie se incluyeron distintos ejemplares, hasta 38, procedentes todos del nivel TD6. El sentido filogenético de *Homo antecessor* lo abordaremos al final de este capítulo.

Un espécimen hallado en 2003 en la parte inferior de ASS —*Aurora Stratigraphic Set,* que correlaciona con el estrato Aurora de la zona meridional de la Gran Dolina (Bermúdez

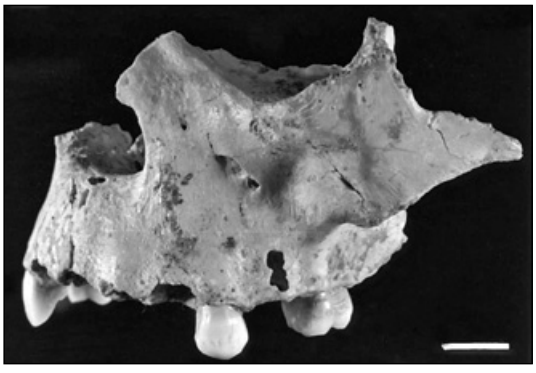


Figura 15.19 ATD6-96. Holotipo de *Homo antecessor* (Bermúdez de Castro, Arsuaga *et al.,* 1997). Barra de escala: 1 cm.

Tabla 15.4 Apomorfias de *Homo antecessor* (Bermúdez de Castro *et al.,* 1997)

Rasgos craneales
1. La topografía del tercio medio facial muestra un patrón totalmente moderno: la superficie infraorbital se orienta respecto de las coronas hacia abajo y hacia atrás (verdadera fosa canina), con un borde inferior horizontal y altamente enraizado.
2. Torus supraorbital en doble arco en la vista frontal.
3. Borde superior de la pared del temporal convexo (arqueado).
4. Presencia de la apófisis estiloidea.
5. Capacidad craneal superior a 1.000 cm^3.
Rasgos mandibulares
6. El surco milohioideo se extiende casi en horizontal hacia delante y se adentra en el cuerpo mandibular hasta el nivel de M2/M3.
7. El espesor del cuerpo mandibular es claramente menor que el de *H. ergaster,* el *Homo habilis,* sensu stricto, los especímenes de Baringo y Java y OH 22.
8. Falta de prominencia alveolar al nivel de M1.
9. Surco extramolar estrecho.
10. La prominencia lateral es suave y limitada al nivel de M2.
11. El diseño de la cara interna del corpus está definido por una fosa subalveolar poco profunda pero bien desarrollada y una clara línea oblicua interna, similar a la de fósiles del Pleistoceno Medio europeo.
Rasgos dentales
12. Los incisivos inferiores se expanden en el sentido bucolingual respecto a *H. habilis* sensu stricto, Zhoukoudian, y especímenes como KNM-ER 992 y Dmanisi, aunque en menor grado que en el *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis.*
13. Los postcaninos son más pequeños que sensu stricto, y quedan dentro del rango de *H. ergaster*, *H. erectus y H. heidelbergensis.*
14. Los incisivos superiores tienen forma de pala.
15. El canino inferior es corto en el sentido mesiodistal.
16. Las caras vestibulares de los premolares inferiores muestran crestas marginales y surcos mesial y distal que se conectan con el cíngulo en forma de concha.
17. La forma de la corona del P3 mandibular es fuertemente asimétrica.
18. El P3 mandibular presenta un talónido notable.
19. La secuencia del tamaño del área de la corona P3-P4, en los premolares superiores e inferiores.
20. Los premolares superiores e inferiores son amplios en el sentido bucolingual.
21. El molar M1 mandibular M1 es más grande en sentido bucolingual que en *H. ergaster.*
22. La secuencia del tamaño del área de la corona molar superior e inferior en la serie M1-M2.
23. El M3 mandibular se reduce notablemente con respecto a M1.
24. Los M1 y M2 mandibulares muestran una pauta-Y en los surcos bucales y linguales que separa las cinco cúspides principales.
25. Los premolares superiores muestran dos raíces, bucal y lingual, bien separadas.
26. Los P3 y P4 mandibulares presentan un sistema de raíces complejas formado por una raíz MB de forma plana con dos canales pulpares y una raíz DL con un solo canal.
27. Las raíces de los molares superiores e inferiores están bien separadas y son divergentes. Estos dientes presentan un taurodontismo moderado.
28. El sistema radicular de los dientes es corto respecto de las dimensiones de la corona.
29. El esmalte de la superficie oclusal de los postcaninos es de moderado a muy ondulado.

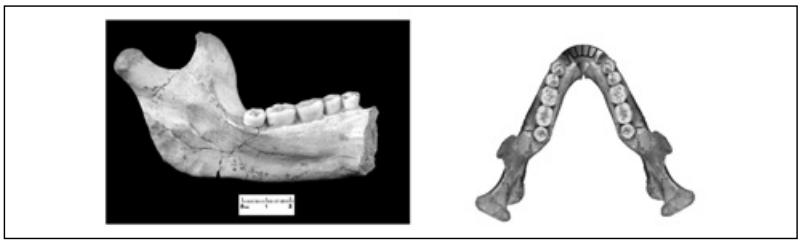


Figura 15.20 Ejemplar ATD6-96. Izquierda: vista medial. Derecha: dibujo sobre una restauración fotográfica. Las ilustraciones no están a la misma escala (Carbonell *et al.,* 2005).

de Castro *et al.,* 2008)— permitió ampliar el hipodigma de *Homo antecessor* aunque a costa de arrojar dudas acerca de sus relaciones evolutivas. Se trata de ATD6-96, la mitad izquierda de una mandíbula muy grácil atribuida en principio a una hembra (Carbonell *et al.,* 2005) (véase figura 15.20).

Otros ejemplares significativos procedentes de TD6 son un fragmento mandibular de un individuo infantil, ATD6-112, hallado en 2006 en la parte superior del nivel, y un fragmento mandibular izquierdo de un adulto con los molares M2 y M3, ATD6-113, que se encontró 30 cm más abajo, dentro de Aurora. El corte estratigráfico con la situación de los distintos ejemplares ATD6-96, 112 y 113 aparece en la figura 15.21.

La presencia de las mandíbulas TD6, ATD6-5 (individuo infantil), ATD6-96 (hembra) y ATD6-113 (macho) permitió realizar comparaciones que pusieron de manifiesto que el tamaño atribuido al ejemplar infantil, una vez alcanzada la edad adulta, sería semejante al del ejemplar masculino y superior al del ejemplar femenino. Por su parte, la variabilidad métrica que pone de manifiesto esa

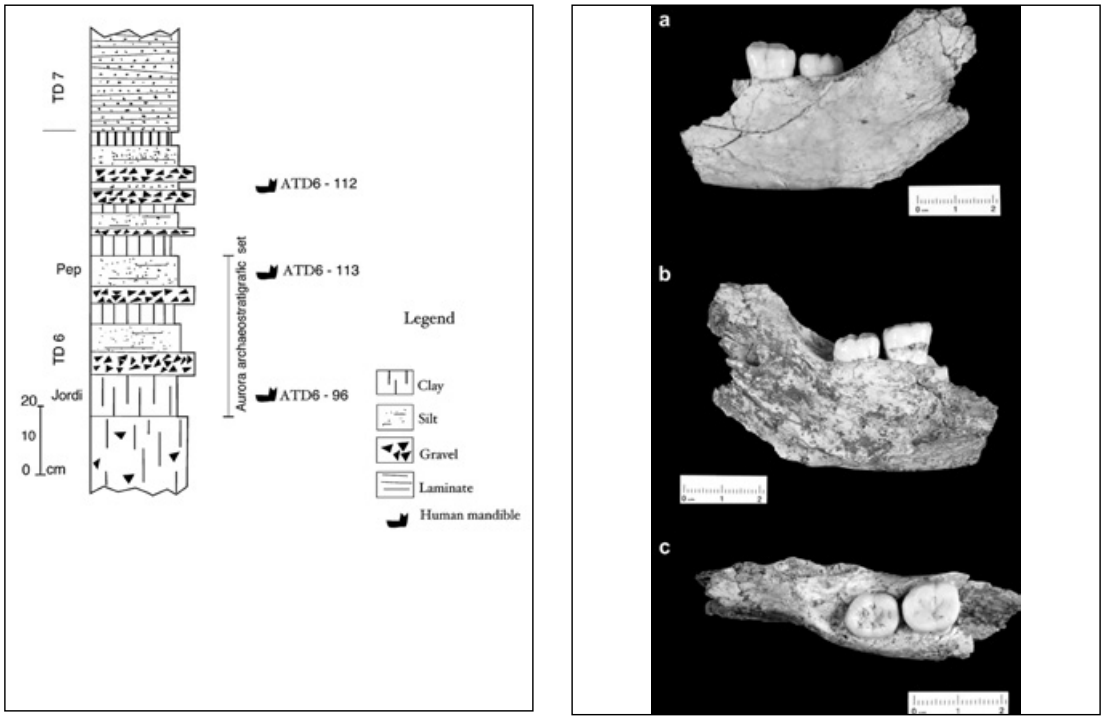


Figura 15.21 Izquierda: estratigrafía del nivel TD6 con la situación de los ejemplares ATD6-96, 112 y 113. Derecha: mandíbula ATD6-113 (Bermúdez de Castro *et al.,* 2008).

muestra no es demasiado grande. La semejanza entre ATD6-113 y ATD-6 96 llevó a los autores a sostener que se trata de individuos de la misma población biológica (Bermúdez de Castro *et al.,* 2008), con lo que todos los ejemplares mandibulares de TD6 quedan incluidos dentro del hipodigma de *Homo antecessor.*

Los últimos ejemplares procedentes de la Gran Dolina hasta el momento corresponden a nueve costillas de al menos a tres individuos, atribuidos a *Homo antecesor,* que fueron halladas en el nivel TD6 (Gómez-Olivencia *et al.,* 2010).

2.2 Yacimiento de Ceprano

Las depresiones de Anagni y Ceprano se encuentran situadas en el valle Latina, a 90 km al sudeste de Roma (Italia), en el cauce del río Sacco. A Anagni pertenecen los yacimientos de Fontana Ranuccio 1 y 2, con herramientas achelenses a las que se ha otorgado una edad de 458 ± 5,7 miles de años; a la segunda depresión, Ceprano, los yacimientos 1 y 2 del mismo nombre. En Ceprano 1 se encontró un ejemplar de hominino dado como representante de las primeras poblaciones que ocuparon Europa (Manzi, Mallegni y Ascenzi, 2001).

La edad del espécimen de Ceprano resulta difícil de determinar. Los primeros fragmentos aparecieron casualmente en marzo de 1994, aflorados y a la vez destrozados por una máquina excavadora (Ascenzi *et al.,* 1996). Italo Biddittu fue quien identificó que se trataba de un fósil humano. Tras reunir los fragmentos que han podido ser recuperados, se realizó la reconstrucción del ejemplar a partir de las piezas que podían emplazarse —las más dañadas, de menor tamaño y atribuibles a la zona facial, no pudieron ser situadas de manera aceptable— con lo que se obtuvo una calota fragmentaria clasificada inicialmente como *Homo erectus* a la que se otorgó una edad aproximada de más de 0,7 m.a., dando como más probable la de 0,8 m.a. (Ascenzi *et al.,* 1996) (véase figura 15.23). Al tratar la cuestión del modelo de dispersiones de los homininos hacia Europa y las afinidades filogenéticas de los primeros pobladores volveremos sobre las fechas que corresponden más probablemente al fósil de Ceprano.

La interpretación del ejemplar hecha por Antonio Ascenzi y colaboradores (1996) indicó que podía haber padecido algunas deformaciones de carácter patológico (surco oblicuo en el torus supraorbital derecho); aun así, rasgos como la bóveda craneal baja, su espesor óseo, la forma de las paredes laterales o el arco supraciliar masivo y prominente que se continúa formando un torus glabelar único coinciden con los rasgos propios del *Homo erectus* asiático. La capacidad craneal calculada fue alta, de 1.185 cm^3—superior, pues, al promedio de *H. erectus*— y el fósil muestra rasgos modernos, como la falta de una quilla sagital, el desarrollo de los senos frontales o la reducción relativa de la masividad de los huesos craneales de la bóveda con respecto a los de la base. Los autores atribuyeron a un macho la calota, habida cuenta de su aspecto masivo, y de acuerdo con las suturas craneales le dieron una edad de entre 20 y 40 años.

Una reconstrucción del cráneo de Ceprano llevada a cabo por Ron Clarke (2000) (véase figura 15.24) eliminó tanto las distorsiones supuestamente patológicas como ciertos errores —según Clarke— del primer trabajo de restauración.

Tras su trabajo, Ron Clarke (2000) confirmó la presencia en la calota de Ceprano de apomorfias típicas de los *Homo erectus* sensu stricto:

- La cresta occipital prominente.
- El torus supraorbital continuo y muy marcado.
- Un gran espesor de las paredes de la base del cráneo.

Sucesivas consideraciones respecto de la reconstrucción de la calota llevadas a cabo por Marie-Antoinette de Lumley y Francesco Mallegni hicieron que el equipo de Ascenzi (Ascenzi *et al.,* 2000) sostuviese la necesidad de ampliar el hipodigma del *Homo erectus* sensu stricto si la

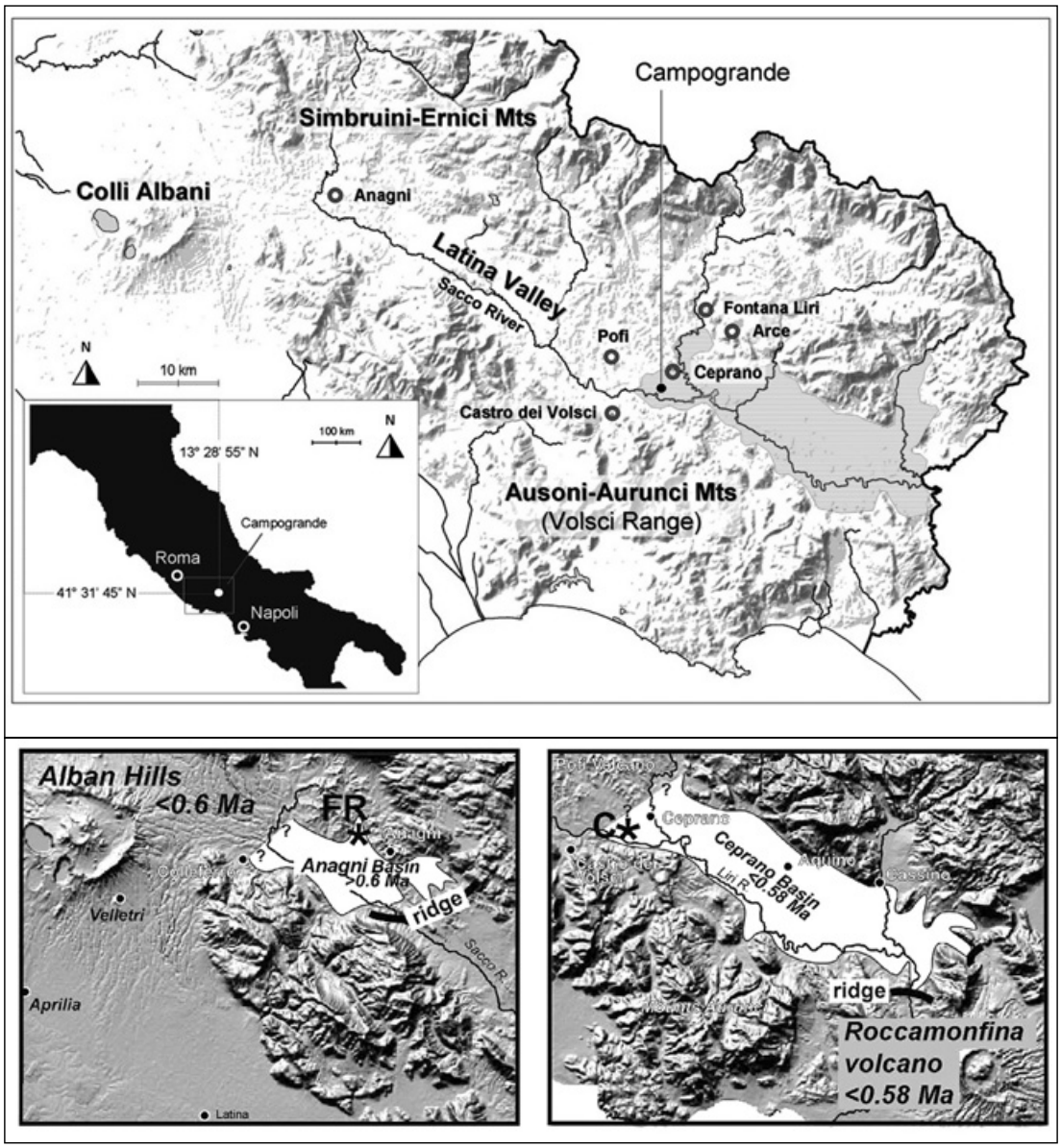


Figura 15.22 Arriba: situación del área de Campogrande, de donde procede el fósil de Ceprano (Manzi *et al.,* 2010). Abajo: se indican, ampliadas, las cuencas de Anagni, con los yacimientos de Fontana Ranuccio 1 y 2 (FR, indicados por un asterisco), y Ceprano, con los de Ceprano 1 y 2 (C, indicados por un asterisco) (Muttoni *et al.,* 2009)

calota de Ceprano debía colocarse en esa especie. El cráneo de *H. erectus* sensu stricto es más alargado que el de Ceprano, mientras que éste muestra una parte frontal muy ancha por encima del torus supraorbital, superior a la de OH 9. La expansión mediolateral del espécimen de Ceprano queda también fuera de las medidas del *H. erectus* sensu stricto. No obstante, Ascenzi y colaboradores (2000) mantuvieron el ejemplar de Ceprano en *Homo erectus*. Como veremos más adelante, no es esa la última propuesta taxonómica respecto del fósil.

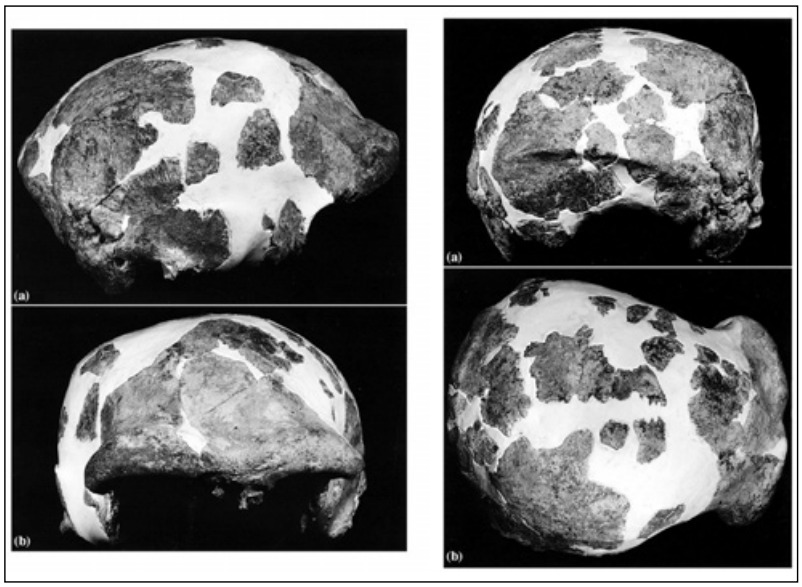


Figura 15.23 Calota de Ceprano, tras la reconstrucción inicial (Ascenzi *et al.,* 1996). Izquierda: (a) vista lateral; (b) vista frontal. Derecha: (a) vista occipital; (b) vista sagital.

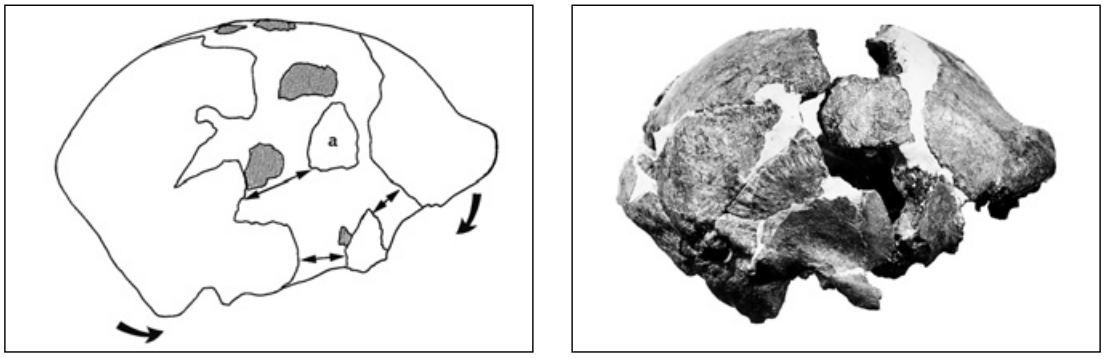


Figura 15.24 Izquierda: esquema en vista lateral de la reconstrucción original del cráneo de Ceprano con las modificaciones introducidas por Ron Clarke. Las piezas sombreadas fueron eliminadas. La pieza (a) es un fragmento parietal que contacta con el hueso frontal. Las flechas indican los huesos que Clarke unió; las flechas curvas indican las rotaciones que introdujo en el cráneo (Clarke, 2000). Derecha: aspecto final de la nueva reconstrucción (Clarke, 2000). Las imágenes no están a la misma escala.

2.3 Yacimiento de Sarstedt

Alfred Czarnetzki, Sabine Gaudzinski y Carsten Pusch (2001) indicaron el hallazgo de tres fragmentos craneales de homininos antiguos en el cauce del río Leine cerca de Sarstedt (Hildesheilm, Alemania). Se trata de un hueso temporal bastante completo (Sst I) atribuido a una hembra, un fragmento occipital (Sst II) y un fragmento del parietal izquierdo (Sst III). El primero y el último fueron recuperados por una draga de succión en una cantera perteneciente a la empresa de construcción Kies und Bau Union en 1999, mientras que el segundo procede de una gravera distinta, la de la empresa Steinhäuser, y fue obtenido en 1997 (Czarnetzki *et al.,* 2001). Nueve útiles líticos fueron hallados en la misma localidad por arqueólogos aficionados (Otrud y Karl-Werner Fragenberg, de cuya colección proceden también los fósiles). El estudio morfológico de los ejemplares llevó a Czarnetzki, Gaudzinski y Pusch (2001) a atribuirlos a *Homo*

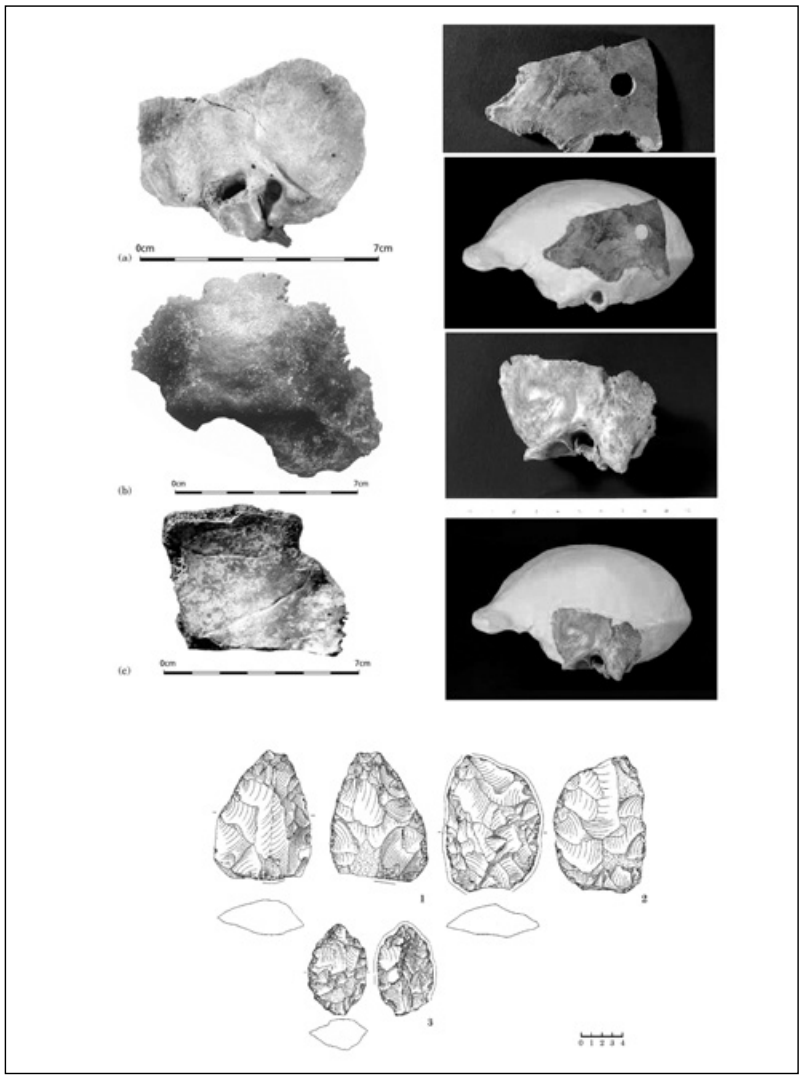


Figura 15.25 Ejemplares de Sarstedt (Alemania). Parte superior, izquierda: fragmento de temporal Sst I en vista lateral (arriba); vista posterior del fragmento de occipital Sst II (centro); cara interior del fragmento de parietal Sst III (abajo) (Czarnetzki *et al.,* 2001). Parte superior, derecha: fragmento de parietal Sst IV (arriba) y de temporal Sst V (abajo); se indica el lugar que ocuparía cada fragmento en una hipotética reconstrucción del cráneo (Czarnetzki, Frangenberg y Pusch, 2007). Parte inferior: artefactos de pedernal de Sarstedt. 1: hacha; 2: raspador trabajado bifacialmente; 3: hacha oval (Czarnetzki *et al.,* 2001).

neanderthalensis, dando la industria lítica como típica del Pleistoceno Medio.

3. Colonización y extinción: las evidencias climáticas

Los ejemplares fósiles procedentes de Atapuerca, Ceprano y Sarstedt, apuntan, de acuerdo con la edad atribuida en las primeras descripciones de los fósiles, a una ocupación muy anterior a la indicada por la «cronología corta». Pero son a todas luces insuficientes para poder sustentar un modelo acerca de cómo se dio el proceso de colonización del continente. Las evidencias a tal respecto hay que buscarlas en el registro arqueológico.

En el análisis que cierra el número doble dedicado por la revista *Journal of Human Evolution* en 1999 al nivel TD6 de la Gran Dolina, José María Bermúdez de Castro, Eudald Carbonell y colaboradores (1999) examinaron la cuestión de la llegada a Europa de *H. antecessor* bajo las siguientes premisas:

- Hace 1 m.a., o antes, una población humana procedente del Rift migró a Europa alcanzando la península Ibérica hacia 0,8 m.a.
- Esa población migradora llevó consigo herramientas del modo 1 (olduvaienses) similares a las que se han hallado en TD6.
- Sin embargo, los útiles del modo 2 (achelenses) existían en el Rift desde hace 1,4 m.a.

La explicación acerca de la entrada en Europa con un modo cultural más primitivo que el existente ya en África en esas fechas no es nada sencilla. Cabría aplicar a Europa la posibilidad planteada por Hallam Movius de que las poblaciones que salieron de África lo hicieran con un nivel cultural del modo 2 que se perdió más tarde, degenerando en una talla que recuerda al modo 1. Pero se trata de una especulación poco plausible mientras se carezca de pruebas acerca de ese proceso de marcha atrás. El razonamiento de que la técnica achelense es compleja y difícil y, por tanto, vulnerable a mostrar discontinuidades en el espacio y en el tiempo (Schick, 1994) podría servir para explicar una reversión que se haya detectado en el registro arqueológico. Pero en ausencia de ésta, la hipótesis de que los homininos salieron de África con las mismas herramientas que se encuentran en los yacimientos europeos más antiguos y, ya que estamos, en Dmanisi, es mucho más firme.

Bermúdez de Castro, Carbonell *et al.* (1999) desecharon una «vuelta al pasado» cultural, proponiendo otra explicación para las herramientas primitivas de Atapuerca. Parte del hecho de que las técnicas achelense y olduvaiense coexistieron en África, dando lugar a sistemas distintos de supervivencia. La competencia entre poblaciones con culturas diferentes llevarían a que las del modo 1 se viesen obligadas a la larga a emigrar.

La hipótesis de la «competencia desigual» que expulsa a los más débiles es bastante más sólida que la de la «vuelta al pasado». Resulta muy común que la presión migradora se acentúe en las poblaciones periféricas, en particular si se encuentran en situación de inferioridad. Pero la fuerza que tiene una difusión tecnológica y cultural que, como veremos en capítulos próximos, supera incluso la barrera de especie, debilita esta segunda hipótesis.

La hipótesis más convincente es la más simple también: que la ocupación de Europa se realizase a partir de poblaciones asiáticas con cultura olduvaiense. Si la llegada de los homininos a Europa se realizó de esa forma, la explicación acerca de por qué disponían del modo 1 no deja cabos sueltos.

3.1 Episodios de ocupación

Los útiles del modo 2 son abundantes en Europa hace aproximadamente 0,5 m.a. ¿Cuál habría sido su origen? La interpretación de Bermúdez de Castro, Carbonell *et al.* (1999) plantea que el achelense europeo —presente hace unos 0,5 m.a., o incluso algo antes— no procede de una evolución *in situ* del modo 1 sino de una nueva oleada migratoria llegada desde África. Siendo así, tendríamos como modelo menos arriesgado el de dos sucesivas ocupaciones de Europa. Una primera estaría reflejada en TD6 (Gran Dolina, Atapuerca, España), con posible origen asiático, y dispondría de útiles del modo 1. La segunda quedaría indicada por los numerosos yacimientos europeos del Pleistoceno Medio, de probable origen africano, con útiles del modo 2.

Pero ¿cabe limitar a dos las migraciones que suponen aporte poblacional antiguo a Europa? El estudio de Mark White y Daniel Schreve (2001) acerca de la paleogeografía y ocupación de Inglaterra en el Paleolítico Inferior estableció una sucesión de fases que contarían en cada episodio glaciar/interglaciar con distintas posibilidades:

I. Episodio glaciar, que supone la desaparición de las barreras geográficas —Inglaterra se convierte en una península de Europa— pero con un clima demasiado extremo como para permitir la ocupación.

Caja 15.10 ¿Qué significa «extinción»?

Por «extinción», Dennell *et al.* (2011) entienden tanto la desaparición de hecho en Gran Bretaña de los grupos de homininos (caso más probable, para los autores) como su posible migración hacia latitudes más templadas.

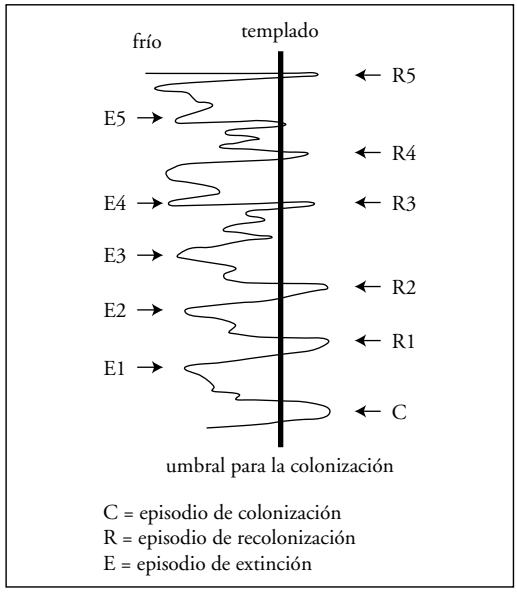


Figura 15.26 Gráfico de las colonizaciones sucesivas del norte de Europa (Dennell, Martinón-Torres y Bermúdez de Castro, 2011).

II. Finales del glaciar y comienzos del interglaciar siguiente, dando paso a unas condiciones que convierten en viable la presencia humana.
III. Interglaciar; con el aislamiento al que quedan sometidas las poblaciones presentes a causa de la condición isleña recuperada.

A través de la sucesión cíclica de esas etapas, la presencia humana sería intermitente. A una primera colonización llevada a cabo en época cálida le seguiría la extinción (o fuga) de ese grupo poblacional al llegar el período frío, y más tarde una recolonización en la siguiente fase cálida. Distintas etapas de colonización/extinción/recolonización habrían tenido por tanto lugar desde la primera ocupación del sur de Gran Bretaña realizada durante el período Cromeriense (interglaciar Günz-Mindel). Pero ¿cuántas veces se habría dado ese proceso? Robin Dennell, María Martinón-Torres y José María Bermúdez de Castro (2011) han esquematizado la colonización, extinción y recolonización de las latitudes europeas septentrionales (Inglaterra, en particular) a través de cinco episodios que aparecen en la figura 15.26.

Las sucesivas fases que aparecen en el gráfico de Dennell, Martinón-Torres y Bermúdez de Castro (2011) pueden relacionarse, gracias a los trabajos de Mark White y Daniel Schreve (2001) y Mark White *et al.* (2006), con los indicios disponibles acerca de la ocupación de Inglaterra que resumimos en la tabla 15.5.

La presencia intermitente se acentúa dentro del período que va del MIS 11 al MIS 7, correspondiente a un largo interglaciar de cerca de 100.000 años separado en varios tramos (interglaciares Hoxniense, Purfleet y Avery) por dos etapas de frío intenso, una de ellas de poca duración (MIS 10) y otra más extensa (MIS 8). Un momento de especial importancia es el que va del MIS 9 al MIS 7. Se trata, según Mark White, Beccy Scott y Nick Ashton (2006), de un tramo crítico para la ocupación de Europa porque coincide con el cambio tecnológico que se produce desde

Tabla 15.5 Períodos glaciares e interglaciares con indicios de presencia humana en Inglaterra. Las fechas están dadas en miles de años. De izquierda a derecha: período MIS, edad aproximada de comienzo, episodios de colonización (C), extinción (E) y recolonización (R) correspondientes a los indicados en la figura 15.26, carácter insular o peninsular para cada tramo temporal e indicios de ocupación humana. Elaboración propia a partir de White y Schreve (2001) y White, Scott y Ashton (2006)

MIS	*Fechas*		*Carácter*	*Estatus geográfico*	*Indicios de ocupación*
MIS 6	140-200		Glaciar (Riss)		Abandono
MIS 7	≈ 210	R5	Interglaciar Aveley (Mindel-Riss)	Isleño, excepto un corto período de tiempo a mitades del período (fauna)	Levallois
MIS 8	≈ 300	E5	Glaciar	Peninsular (inferido)	Levallois a finales Abandono en el máximo glaciar Achelense a comienzos
MIS 9	≈ 340	R4	Interglaciar Purfleet (Mindel-Riss)	Península, con una presencia marina intermedia	Achelense a finales Conjuntos sin hachas a comienzos
MIS 10	≈ 350	E4	Glaciar	Peninsular (inferido)	Conjuntos sin hachas a finales Abandono en el máximo glaciar Achelense a comienzos
MIS 11	≈ 400	R3	Interglaciar Hoxniense Superior (Mindel-Riss)	Isleño con transgresiones marinas que comienzan en el norte en Hox-IIc (dudoso) Isleño en IIb	Sólo achelense
		R2	Interglaciar Hoxniense Medio (Mindel-Riss)	Peninsular desde Hox-IIb hasta III Inferior (polen)	Sólo clactoniense hasta Hox-IIb. Luego achelense desde IIc (dudoso)
		R1	Interglaciar Hoxniense Inferior (Mindel-Riss)	Estatus impreciso, con situación peninsular inicial	Sólo clactoniense
MIS 12	400-450	E1	Glaciación Anglianense (Mindel)	Peninsular	Conjuntos sin hachas a finales Abandono en el máximo glaciar
MIS 13-15	450-620	C	Interglaciar Cromeriense (Günz-Mindel)	Insular/peninsular sucesivamente	Achelense

las hachas achelenses a la *châine opératoire* Levallois de reducción de núcleos.

3.2 Colonización y extinción: las evidencias culturales

En el trabajo que analizaba las condiciones de la ocupación humana durante el interglaciar hoxniense (MIS 11), Nick Ashton y colaboradores (2006) advirtieron que el modelo establecido para el sur de Inglaterra no es de obligada aplicación al contexto general europeo. Cabría añadir que no lo es en particular cuando nos referimos a las localidades más meridionales de Italia y España que pueden servir de refugio en los períodos de frío extremo.

Las primeras secuencias colonizadoras del continente se pueden intentar establecer de forma más precisa con arreglo a la presencia de útiles del modo 1 en Europa meridional y central. Los yacimientos que consideraremos son los que aparecen en la figura 15.27.

La cueva de Kozarnika supone un enclave que ofrece indicios interesantes acerca de la entrada en Europa. Se encuentra situada en la parte noroccidental de los Balcanes, cerca del valle del Danubio, a unos 3 km de la ciudad de Oreshets, distrito de Belogradchik (Bulgaria). Aunque conocida desde 1931, fueron las excavaciones realizadas a partir de 1994 las que pusieron de manifiesto una ocupación humana desde los niveles más antiguos, 13-11, a los más modernos, 4-3a (Sirakov *et al.,* 2010).

Los trabajos de paleomagnetismo de Kozarnika no han dado resultados útiles. Pero la biocronología ha permitido establecer un rango de ocupación humana continua entre 1,6-1,4 m.a. y 0,5 m.a. (Sirakov *et al.,* 2010).

Los niveles inferiores de la cueva (13-11) han proporcionado cerca de 10.000 objetos líticos compuestos en su mayor parte por pequeñas lascas de desecho. No se encuentran allí ni bifaces ni hachas más primitivas *(pebble-tools);* una ausencia que Nikolay Sirakov y colaboradores (2010) no atribuyeron a las

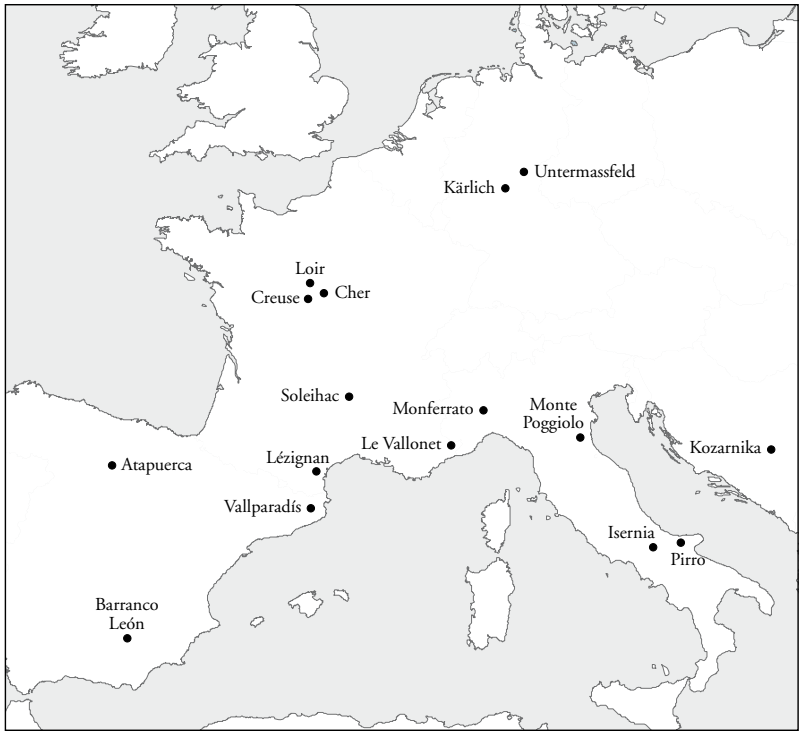


Figura 15.27 Yacimientos europeos con útiles del modo 1 anteriores a *c.* 0,5 m.a. No se han incluido los de Inglaterra ni los de Europa del Este. Tampoco se han tomado en cuenta los yacimientos de Ceprano, sin objetos líticos, Sarstedt, de edad muy dudosa, y Chilhac, Val d'Arno y St. Eble, cuyas evidencias de ocupación humana han sido objeto de debate (véase Muttoni *et al.,* 2010). Respecto del sur de España, sólo se indica el yacimiento de Barranco León.

Caja 15.11 Choppers y lascas

Sirakov *et al.* (2010) indican que la ausencia de choppers en los niveles inferiores de Kozarnika obliga a considerar que la industria núcleo-chopper y la núcleo-lasca no forman parte de la misma tradición, en contra de lo que suele sostenerse, y que la distinción entre modos culturales (1, 2, etc.) es inadecuada para precisar el tipo de *châine opératoire*. Aun así consideran que si hay que usar esa terminología, a la industria antigua de Kozarnika le corresponde el modo 1.

dificultades de obtención de materias primas sino a la falta de una tradición adecuada de talla. Los niveles 10a-9a de Kozarnika contienen industria musteriense. En el 5b, con cenizas volcánicas datadas en 31.237 ± 389 y 26.490 ± 270 años, aparece industria moderna de hojas sometidas a la cocción.

Kozarnika pone de manifiesto que en la zona oriental de Europa se dio una ocupación continua y permanente a largo plazo. Los utensilios líticos indican también una evolución muy lenta de industria basada en la obtención de lascas a partir de núcleos en la que no aparecen ni choppers ni tallas achelenses. Los Balcanes muestran, pues, la presencia de una población estable que no cuadra con la idea de oleadas migratorias diferentes y sucesivas separadas por períodos de extinción.

Se trata, no obstante, de un caso único y particular.

Kozarnika puede considerarse como un refugio del que se derivan las dispersiones que llevan hacia el interior de Europa. Giovanni Muttoni y colaboradores (2010; 2011) han proporcionado una interpretación acerca de cómo podría haberse producido ese tránsito. En el lapso posterior a 1 m.a. (0,98-0,87), las glaciaciones M24 y M22 provocaron un enfriamiento prolongado que condujo a la extensión de la aridez en el norte de África y el este de Europa. La glaciación MIS 22 fue la primera de gran magnitud del Pleistoceno, dando lugar a una «revolución climática» (Berger *et al.,* 1993) que afectó en especial al continente europeo y sus aledaños. Esas circunstancias habrían sido las que impulsaron la

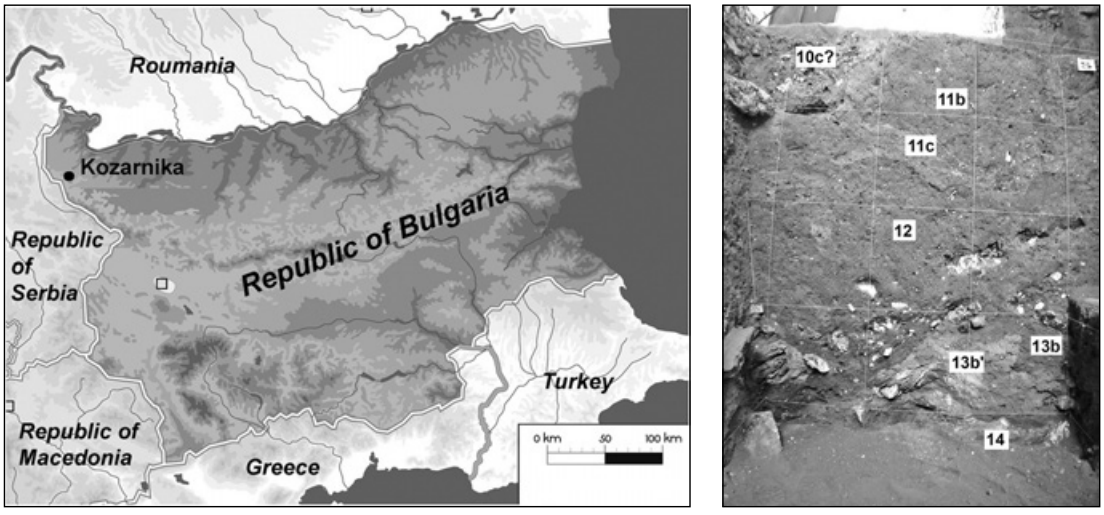


Figura 15.28 Izquierda: situación de la cueva de Kozarnika. Derecha: niveles inferiores del Sector II. Ambas ilustraciones proceden de Sirakov *et al.* (2010).

migración de la fauna hacia los refugios del sur de Europa.

En el camino en busca de los refugios meridionales, el valle del Po ocupa un lugar estratégico como corredor que permite el paso entre la cadena montañosa de los Alpes y el mar Mediterráneo. El valle habría estado sumergido en la mayor parte del Pleistoceno Inferior para emerger gracias al episodio MIS 22 permitiendo un tránsito fácil tanto a los grandes mamíferos como a los humanos (Muttoni *et al.,* 2011). El cambio faunístico europeo del Pleistoceno Inferior (Azanza, Alberdi y Prado, 2000) sería la consecuencia de esa combinación de presiones migratorias y oportunidades para el desplazamiento este-oeste.

El yacimiento de Monte Poggiolo, situado precisamente en el corredor Alpes-Mediterráneo, proporciona pruebas de presencia humana en el interglaciar MIS 21, que siguen a la gran presión migratoria del MIS 22. De acuerdo con Giovanni Muttoni *et al.* (2011), buena parte de los yacimientos más antiguos de Europa meridional se ajustaría a esas mismas pautas. Así sucede con Vallparadís, Gran Dolina (Atapuerca) y las localidades francesas de Soleihac o valle Loir. Con las cautelas que cabe tener a la hora de datar yacimientos para los que no se cuenta con la posibilidad de la radiometría, todos ellos se encuentran algo por debajo del límite Brunhes-Matuyama (0,78 m.a.).

Sin embargo, como indicábamos a principios de este capítulo, existen en Europa yacimientos con indicios de presencia humana anterior al gran cambio climático de MIS 22. Tanto en Italia (Pirro Nord, Monferrato) como en Francia (Lézignan-le-Cèbe, Soleihac, Le Vallonet, valles de Creuse y Cher) y España (Sima Elefante, Atapuerca; Barranco León y Fuentenueva, Orce), e incluso en lugares tan septentrionales como algunos de Alemania (Untermassfeld, Kärlich) existen huellas de una ocupación más antigua (véase figura 15.27). Ese panorama pone en evidencia que debieron darse incursiones poblacionales anteriores a la gran corriente migratoria indicada por Muttoni *et al.* (2010; 2011). De acuerdo con los indicios de Lézignan (Crochet *et al.,* 2009), las dispersiones previas pueden estar relacionadas con faunas tan antiguas como las correspondientes a la MNQ 18-19 (véase caja 15.12).

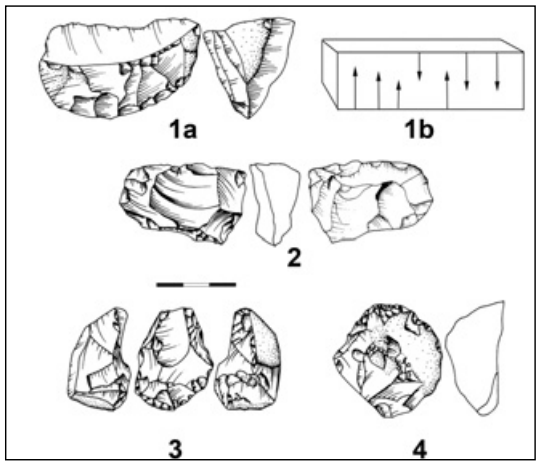


Figura 15.29 Técnica de talla en Kozarnika. 1a y 1b: *Débitage* bipolar simple en el eje corto de una superficie alargada (niveles inferior y medio del Paleolítico Inferior). 2, 3 y 4: Núcleos con preparación y *débitage* que apuntan hacia el concepto Levallois. Escala en cm.

Como es natural, la ocupación de las zonas más septentrionales (como son los yacimientos de Untermassfeld y Kärlich) sólo podría haber tenido lugar siguiendo un modelo de colonización-extinción-recolonización como el indicado para Inglaterra por Dennell, Martinón-Torres y Bermúdez de Castro (2011). Las secuencias MIS atribuidas a los indicios de presencia humana en esas localidades son MIS 31 para Untermassfeld (Landeck, 2008) y MIS 23 para Kärlich (Haidle y Pawlik, 2010). La fauna es, por supuesto, la propia de entornos templados o cálidos pero al tratarse de episodios interglaciares muy separados en el tiempo cabe dar como hipótesis más razonable la de una extinción (en el sentido de Dennell *et al.,* 2011) de las poblaciones humanas en Alemania durante los glaciares, con posterior recolonización.

Por su parte, los yacimientos de Lézignan (Crochet *et al.,* 2009), Pirro Nord (Arzarello *et al.,* 2007) y Monferrato (Siori y Sala, 2007)

Caja 15.12 *Mammal Zones*

La identificación biocronológica suele referirse en Europa a las *Mammal Neogene Units* (MN) y a las *Mammifères Néogènes et Quaternaires Biozones* (MNQ) (Guérin, 1982) propuestas por Pierre Mein (1975). MNQ 23, 24 y 25 se encuentran por encima del límite Matuyama-Brunhes; MNQ 22 coincide con la frontera entre los crones; MNQ 21 está por encima y MNQ 20 por debajo del subcrón Jaramillo.

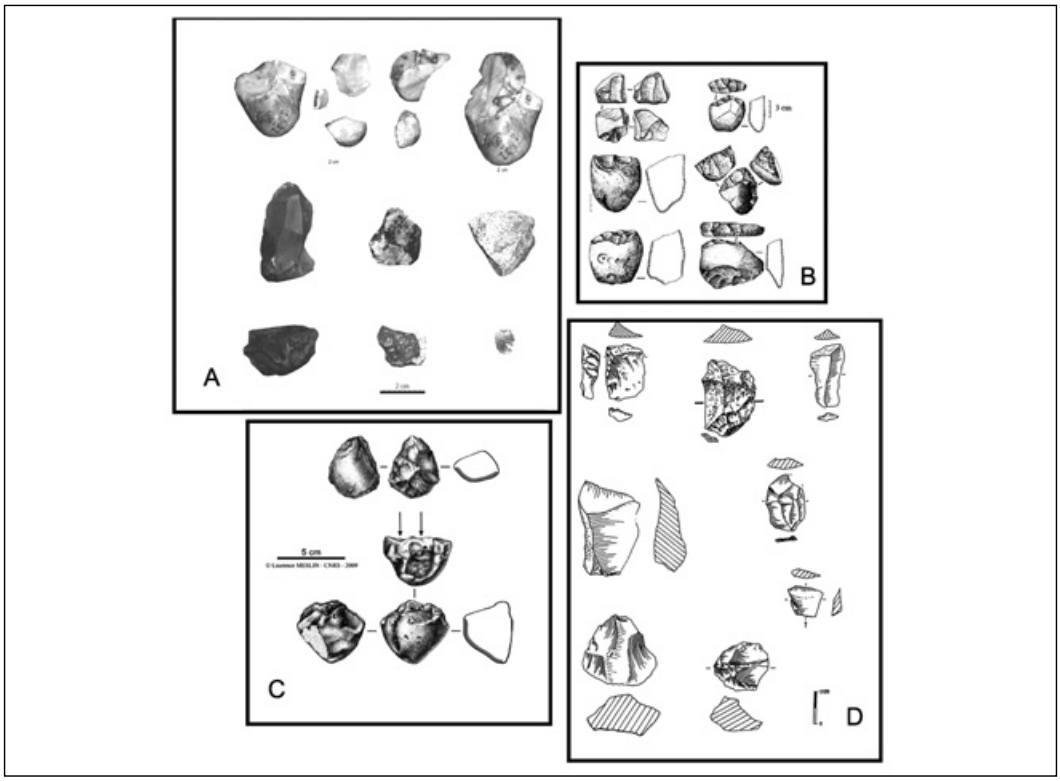


Figura 15.30 Tallas líticas de: A) Cà Belvedere (Monte Poggiolo) —arriba— y Pirro Nord —abajo— (Arzarello y Peretto, 2010). B) Lézignan-le-Cèbe (Crochet *et al.,* 2009). C) Crozant (valle de Creuse) (Despriée *et al.,* 2010). D) Orce (Barranco León y Fuente Nueva 3) (Oms *et al.,* 2000).

indican un clima árido con áreas de mayor humedad durante los momentos de ocupación humana, condiciones que corresponderían a las de comienzos y finales de una época glaciar. En su conjunto, el modelo de dispersión al que apuntan todas esas diversas circunstancias se corresponde bien con el de:

- Una zona de origen, ya sea en Europa del Este o en el norte de África con ocupación humana permanente a partir de unas fechas que coinciden con las de la población de Dmanisi.
- Migraciones diversas hacia el occidente e incluso el norte de Europa, que se mantienen de forma esporádica.
- Una presencia humana distribuye por la Europa meridional (Italia, Francia y España) durante los episodios de frío intenso y que alcanza Europa central en algunas ocasiones durante los intervalos de clima templado.

El modelo de colonización intermitente obliga a entender que no cabe hablar de la llegada de los homininos a Europa como si se tratase de un proceso migratorio a partir del cual cabe hablar de un deme humano europeo por contraposición al africano y al asiático. Aunque los árboles filogenéticos den esa sensación, los homininos «europeos» no forman una población que aparece con la llegada temprana al continente y evoluciona *in situ* para dar paso a las sucesivas especies del Pleistoceno Medio y Superior cuyo detalle queda pendiente de examen. Por el contrario, las evidencias obtenidas tanto del análisis más detallado de la colonización de Inglaterra como del mucho menos informativo de Europa meridional ponen de manifiesto que se producen distintas oleadas migratorias. Aunque la procedencia más comúnmente admitida es la de Europa del Este, los datos disponibles no permiten descartar ni las tierras sicilianas ni el estrecho de Gibraltar como corredores utilizados por los homininos.

4. Relaciones filogenéticas de los primeros homininos europeos

Si indicar cómo se produjo el proceso de colonización de Europa es un asunto difícil, sujeto a numerosas incertidumbres, precisar qué especies de hominino habrían sido las protagonistas de la entrada en Europa es todavía más complicado. La esperanza de poder explicar en términos filogenéticos el sentido de una entrada de los homininos en Europa muy anterior al que establece la «cronología corta» queda, después del examen de las evidencias disponibles, un tanto disminuida. Se trata de un análisis que tiene que ajustarse a los indicios fósiles disponibles que, por lo que respecta a los ejemplares que han sido propuestos como muy antiguos, se reduce a los de Sarstedt (Alemania), Ceprano (Italia) y Atapuerca (España). Con las dudas que cabe mantener acerca de la datación de los especímenes en los dos primeros casos.

4.1 Sarstedt

El hallazgo casual de los fósiles de Sarstedt, recuperados durante los trabajos de obtención de gravas, supone una dificultad importante para poder relacionarlos con un determinado nivel estratigráfico y, por tanto, estimar su edad. Czarnetzki *et al.* (2001) indicaron que los terrenos de procedencia podrían pertenecer a un interglaciar anterior a la glaciación Saale (MIS 6).

Ninguna de las circunstancias indicadas llevaría a sostener que los ejemplares de Sarstedt pudiesen ser considerados como de edad superior a 0,5 m.a., es decir, anteriores a la «cronología corta». Sin embargo, el estudio morfológico de los nuevos fragmentos temporales hallados con posterioridad (Sst IV y V) llevaron a Czarnetzki y colaboradores (2007) a relacionarlos con Trinil I (Java) y Dmanisi 3444 (Georgia), clasificando Sst IV y V como *Pithecanthropus erectus europaeus*. Tanto de acuerdo con la comparación morfológica como mediante consideraciones generales de la geología de Sarstedt, Czarnetzki *et al.* (2007) dieron como posible una edad de hasta 1,5-1,3 m.a. para esos ejemplares. Miriam Noël Haidle y Alfred F. Pawlik (2010), siguiendo a Czarnetzki *et al.* (2007), indicaron que su edad había sido estimada en 700.000 años o incluso más.

Tales hipótesis parecen exageradas. La industria lítica de Sarstedt fue descrita como propia del complejo Keilmesser (Czarnetzki *et al.,* 2002). Se trata de una variedad de la tradición micoquiense, técnica de talla que corresponde al MIS 3. El estudio de Martin Street, Thomas Terberger y Jörg Orschiedt (2006) dio como mejor estimación de edad para los ejemplares de Sarstedt un abanico entre 117.000 y 25.000 años. Aunque el diagnóstico se hiciese antes del descubrimiento de Sst IV y V, atribuir una edad superior exige pruebas que, en unos especímenes de localización tan imprecisa, de momento no existen.

Como se recordará, los ejemplares Sst I, II y III fueron relacionados por sus descubridores, tras el correspondiente estudio morfológico, con *Homo neanderthalensis;* siendo así,

Caja 15.13 ¿De qué terrenos procede el fósil de Crprano?

Antonio Ascenzi y colaboradores (1996), tras admitir que los análisis de K/Ar disponibles no se pueden relacionar con los terrenos de procedencia del cráneo de Ceprano, y que la unidad sedimentaria en que fue encontrado el fósil no alcanza los *c.* 0,7 m.a. atribuidos, habían sostenido que el cráneo podría proceder de una secuencia sedimentaria más antigua que la de la unidad 1 habiendo sido trasladado por reprocesamiento (*reworking*) a esta última. Giovanni Muttoni *et al.* (2009) consideraron esa hipótesis pero la rechazaron porque, en su opinión, no se sustenta en ningún análisis tafonómico plausible.

no podrían ser anteriores a la «cronología corta». En la revisión hecha del registro fósil de los homininos del Paleolítico alemán, Street, Terberger y Orschiedt (2006) se limitaron a indicar que las circunstancias del descubrimiento de esos especímenes proporcionan una información insuficiente del contexto geológico o arqueológico necesario para poder precisar su edad.

4.2 Ceprano

Tras la reconstrucción del ejemplar (Clarke, 2000), Giorgio Manzi, Francesco Mallegni y Antonio Ascenzi (2001) indicaron que el cráneo de Ceprano supone un puente morfológico entre *Homo ergaster/erectus* y los especímenes del Pleistoceno Medio *(H. heidelbergensis/rhodesiensis)*. Los autores desecharon su adscripción a *Homo antecessor* a causa de la ausencia de materiales contrastables en los ejemplares de la Gran Dolina, y reclamaron para el ejemplar de Ceprano la condición de LCA de neandertales y humanos modernos. Tras una comparación morfométrica y un análisis cladístico, Francesco Mallegni y colaboradores (2003) nombraron dos años después la nueva especie *Homo cepranensis*.

La viabilidad de Ceprano como ancestro común de neandertales y humanos modernos depende no sólo de su morfología sino también de su edad y, a ese respecto, existen ciertas dudas acerca de que se le puedan conceder unas fechas tan antiguas como las apreciadas por Ascenzi *et al.* (1996).

El análisis paleomagnético llevado a cabo por Giovanni Muttoni y colaboradores (2009) puso de manifiesto que las distintas unidades estratigráficas de la unidad 1 de Ceprano pertenecen a un intervalo de polaridad normal, detectándose la primera posible —aunque dudosa— reversión 45 metros por debajo, ya en la unidad 2.

Los autores asumieron que la unidad 2 corresponde a un episodio lacustre, mientras que el carácter lítico de la unidad 1 indica un intervalo más árido y seco. Como la secuencia sedimentaria lacustre del Valle Latina había dado por el método K/Ar una edad comprendida entre 0,354 ± 0,007 y 0,583 ± 0,0010 m.a. (Carrara, Frezzotti y Giraudi, 1995), Muttoni *et al.* (2009) atribuyeron al cráneo de Ceprano *c.* 0,45 m.a.; una estimación coincidente con la del nivel arqueológico de Fontana Rannucio.

Giorgio Manzi y colaboradores (2010) evaluaron los datos paleomagnéticos de Muttoni *et al.* (2009) tomando en consideración distintas evidencias geológicas y paleobiológicas obtenidas en las excavaciones posteriores del yacimiento. Las características de la paleovegetación llevaron a los autores a sostener que el ejemplar de Ceprano corresponde al interglaciar MIS 11, con una edad comprendida entre 430 y 380 miles de años.

La última estimación de las fechas del fósil ha rebajado aún más esa cifra. Sébastien Nomade y colaboradores (2011) han obtenido una datación directa de los terrenos de la unidad 1 de Ceprano por el método $^{40}Ar/^{39}Ar$, a partir de los feldespatos K contenidos en ella. La edad obtenida fue de 353 ± 4 miles de años y la procedencia de los materiales volcánicos se atribuyó a una erupción del Pofi, con importante actividad volcánica entre 0,41

y 0,345 m.a. Esa fecha sitúa el fósil de Ceprano en el MIS 10. Siendo así, su sentido filogenético parece corresponder al proceso que examinaremos en el capítulo siguiente.

4.3 Atapuerca: el tránsito a los neandertales

La especie *Homo antecessor* fue propuesta en 1997, como hemos visto al hablar del yacimiento de la Gran Dolina, a partir de los ejemplares descubiertos en el nivel TD6 (Bermúdez de Castro, Arsuaga *et al.,* 1997). Cuatro años después, José María Bermúdez de Castro y Juan Luis Arsuaga identificaron en la muestra hasta seis individuos a través del examen comparativo de los materiales dentales (José María Bermúdez de Castro y Arsuaga, 2000-2001) (véase tabla 15.6).

La colección completa de la Gran Dolina incluía en ese momento más de 85 especímenes, abarcando, por lo que respecta a los materiales craneales, los huesos frontal, parietal, temporal, occipital, maxilar, cigomático, esfenoides y mandibular (véase Arsuaga *et al.,* 1999). Respecto de los postcraneales, hasta 2001 habían aparecido 43 restos de clavícula, radio, fémur, vértebras, costillas, rótulas, metacarpo, metatarso y falanges de pies y manos (véase Carretero, Lorenzo y Arsuaga, 1999; Lorenzo, Arsuaga y Carretero, 1999). Dicho de otro modo, se trata de una colección diversa y abundante que permitió identificar rasgos primitivos y derivados en comparación con los ejemplares de *Homo* de una edad cercana, por arriba o por abajo, a la de la Gran Dolina.

Fue la constatación de que los homininos de la Gran Dolina contaban con un mosaico de plesiomorfias y apomorfias el que llevó a definir la especie *Homo antecessor*. En particular, la posesión de una morfología mandibular intermedia entre los primeros *Homo* y las especies propias del Pleistoceno Superior —*H. neanderthalensis* y *H. sapiens*— unida al macizo facial del ejemplar H3 (véase tabla 15.7), que cuenta con rasgos de *H. sapiens* (Bermúdez de Castro y Arsuaga, 2001).

La consideración de *H. antecessor* como una especie de largo trayecto temporal recibió apoyos al asignarle los ejemplares de la Sima del Elefante, de mayor edad (Bermúdez de Castro, Martinón-Torres, Robles *et al.,* 2010; Carbonell *et al.,* 2008). Si el ejemplar de Ceprano, más joven, se añade también al hipodigma (algo factible, como sostuvieron Bermúdez de Castro y Arsuaga, 2000-2001), *Homo antecessor* pasa a ocupar un lugar clave en la evolución humana. En términos filogenéticos, y de acuerdo con las apomorfias

Tabla 15.6 Individuos de *Homo antecessor* identificados hasta 2001 gracias a los materiales dentales (Bermúdez de Castro y Arsuaga, 2000-2001). Con posterioridad han aparecido otros ejemplares como la mandíbula ATD6-96 (Carbonell *et al.,* 2005). Se atribuyó ésta a un adolescente, de entre 15 y 16 años de edad

Ejemplar	*Restos*	*Edad de muerte (años)*
H1	Fragmento mandibular derecho con M1-M3 *in situ* Fragmento de maxilar (C-P3 *in situ*) Dientes mandibulares, izquierdos: C, I2 derechos: C, P3, P4 Dientes maxilares, izquierdos: P4, MI derechos: P3, P4, M1, M2	13-15
H2	Fragmento de maxilar del lado izquierdo con dc y dml *in situ*	3-4
H3	Maxilar + cigomático del lado izquierdo con P3, M I, M2 y M3 izquierdos y I2-M1 derechos	10-12
H4	I2 mandibular izquierdo	
H5	I2 mandibular izquierdo	
H6	Germen de 12 maxilar izquierdo	3-4

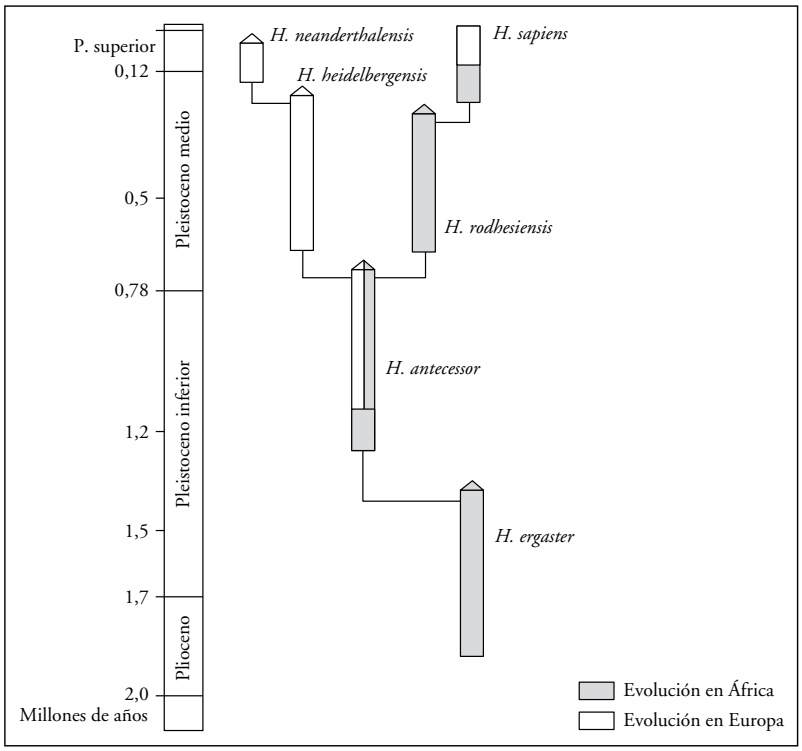


Figura 15.31 Papel filogenético de *Homo antecessor* de acuerdo con la hipótesis preferida por Bermúdez de Castro y Arsuaga (2000-2001).

identificadas, Bermúdez de Castro *et al.* (1997) sostuvieron que sus afinidades con *Homo ergaster* son estrechas, sugiriendo que *H. antecessor* podría ser el último ancestro común (LCA) de los neandertales y los humanos modernos además del protagonista más antiguo de la ocupación de Europa. Tal idea ha sido sostenida de forma continua desde entonces por los componentes del equipo de Atapuerca.

Un problema considerable a la hora de evaluar las relaciones filogenéticas de *Homo antecessor* es el del carácter inmaduro de buena parte del hipodigma de la especie, cosa que pone muy bien de manifiesto la tabla 15.7. Bermúdez de Castro y Arsuaga (2000-2001) citaron el trabajo de Giorgio Manzi, Francesco Mallegni y Antonio Ascenzi (2001) en el que se describe el ejemplar de Ceprano en favor de la consideración de éste como perteneciente a *H. antecessor*. Pero Manzi, Mallegni y Ascenzi (2001) habían indicado en su artículo que el espécimen no puede compararse con ninguno de los ejemplares de la Gran Dolina por la falta de elementos anatómicos comunes, y el frontal TD6-15 tampoco sirve a los efectos comparativos a causa de ser un individuo juvenil.

Existen algunas dificultades inherentes a la consideración del *H. antecessor* como LCA de

Caja 15.14 Cronoespecies en el paso al Pleistoceno Superior

En el diagrama de la figura 15.33 aparecen intercaladas entre *H. antecessor* y sus descendientes *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* otras dos especies: *H. heidelbergensis* y *H. rhodesiensis* cuyo sentido examinaremos en el capítulo siguiente. En la consideración de los proponentes del *H. antecessor*, se trata de cronoespecies que no descalifican el carácter de éste como LCA.

neandertales y humanos modernos. La primera, la afinidad de *Homo antecessor* respecto de *Homo erectus* sensu stricto. Emiliano Aguirre (2000) sostuvo la presencia de rasgos tanto en la morfología dental como en la facial que relacionan la muestra de la Gran Dolina con los ejemplares asiáticos de *Homo erectus*. En el mismo sentido, la gracilidad de la mandíbula ATD6-96, amén de la reinterpretación de los rasgos mediofaciales del ejemplar completo, son argumentos que llevaron a Eudald Carbonell y colaboradores (2005) a relacionar los homininos del nivel TD6 de la Gran Dolina con el *Homo erectus* sensu stricto de China —como el ejemplar Nanjing 1, de la Hulu Cave (Tangshan Hill, China central oriental)—. Siendo así, el origen de *H. antecessor* sería asiático. En la medida en que *Homo sapiens* apareció en África (véase más adelante, capítulo 18) para que *H. antecessor* pudiera ser su ancestro deberían existir también ejemplares africanos de ese taxón. De momento, no se conocen.

Pese a las evidencias que hemos mencionado acerca de un posible origen asiático, la hipótesis de que la oleada migratoria que dio lugar a los homininos en la Gran Dolina procediese de África no es descabellada. Si se confirmara el origen africano, la población de procedencia podría ser también protagonista de la evolución posterior hacia *Homo sapiens* y, de aparecer sus especímenes, deberían ser incluidos en *H. antecessor* a causa de las reglas de preferencia taxonómica. De tal suerte se habría producido (1) una transición *H. antecessor* africano-*H. sapiens* y (2) una transición *H. antecessor* europeo-*H. neanderthalensis* (véase figura 15.31). Ese modelo evolutivo concuerda con el de José María Bermúdez de Castro y Juan Luis Arsuaga (2000-2001).

4.4 El tránsito a *H. neanderthalensis*

Considerar que *H. antecessor* es un ancestro directo de *H. neanderthalensis* obliga a sostener una continuidad evolutiva cuyo mejor indicio estaría en una eventual transición *in situ* Gran Dolina-Sima de los Huesos-neandertales. Pero una evolución así no se deduce necesariamente de la proximidad geográfica entre uno y otro yacimiento. La continuidad o discontinuidad Sima de los Huesos-neandertales la veremos en el capítulo siguiente. Por lo que se refiere a la manera como pudieron relacionarse la población de la Gran Dolina (GD) y la de la Sima de los Huesos (SH), las tres principales alternativas son las siguientes:

I. Continuidad simple: GD da lugar a SH *in situ.*
II. Incorporación: SH sustituye a una GD pero, en el proceso, se produce algún episodio de hibridación que hace que una parte del genoma de GD se incorpore a SH.
III. Reemplazamiento: SH sustituye a una GD extinguida.

Sólo las dos primeras interpretaciones son compatibles con la hipótesis de *Homo antecessor* como ancestro de los neandertales, pero ¿cómo cabe evaluar su grado de confianza? Los estudios de las alternativas paleoclimáticas nos han permitido precisar hasta cierto punto los episodios migratorios de ocupación de Europa. ¿Cabe aplicar la misma técnica a Atapuerca para establecer cuál es la relación GD-SH más probable?

La edad atribuida a los fósiles de la Trinchera de Atapuerca se encuentra dentro del cron inverso de Matuyama: por encima del subcrón Jaramillo por lo que se refiere a la Gran Dolina; entre Jaramillo y Cobb en el caso de la Sima del Elefante. Eso significa que los ejemplares de TD6 estarían relacionados de forma probable con el interglaciar MIS 21 que, como hemos visto, supuso un momento de gran importancia para la ocupación de Europa (véase Muttoni *et al.,* 2011). Por su parte, el nivel E9 de la Sima del Elefante —con el ejemplar ATE9-1— corresponde a finales del glaciar MIS 36 o principios del interglaciar MIS 35. Ambas poblaciones están separadas, por tanto, por siete episodios glaciares y sus correspondientes interglaciares.

Aunque la latitud meridional de Atapuerca supone un argumento en favor de considerar esa localidad como refugio en condicio-

nes glaciares, esos ciclos son suficientes para dar por probable un modelo colonización-extinción-recolonización que implique la desaparición de los pobladores en los episodios antiguos de frío extremo. De hecho, Robin Dennell, María Martinón-Torres y José M. Bermúdez de Castro (2011) sostuvieron que las pruebas que muestran que la ocupación de Orce y Atapuerca se realizó en períodos de clima templado podría indicar que la península Ibérica se abandonó en las épocas frías.

Los estudios morfológicos apoyan la hipótesis del abandono. La mandíbula ATE9-1 fue colocada provisionalmente como parte del hipodigma de *Homo antecessor* en la descripción inicial del ejemplar (Carbonell *et al.,* 2008). Un diagnóstico taxonómico así habla en favor de la continuidad de la población entre la Sima del Elefante y la Gran Dolina, y se mantuvo tras un primer estudio del ejemplar (Bermúdez de Castro, Martinón-Torres, Prado *et al.,* 2010). Sin embargo, el examen comparativo posterior de ATE9-1 (Bermúdez de Castro *et al.,* 2011) llevó a retirar la consideración de *H. antecessor* del fósil, dejándolo como perteneciente a *Homo* sp.; una decisión que permite considerar los ejemplares de Sima del Elefante y de Gran Dolina como miembros de dos procesos migratorios distintos.

El mismo argumento del modelo colonización-extinción-recolonización se aplica en favor de la discontinuidad entre la población de Gran Dolina (GD) y la de la Sima de los Huesos (SH).

Una relación ancestro-descendiente entre GD y SH fue sugerida al proponer el taxón *H. antecessor* (Bermúdez de Castro, Rosas *et al.,* 1997). Se mantuvo también como la hipótesis preferible en sucesivos estudios de los investigadores de Atapuerca (Arsuaga *et al.,* 1999; Bermúdez de Castro, Rosas y Nicolás, 1999; Carretero *et al.,* 1999; Lorenzo *et al.,* 1999; Bermú-

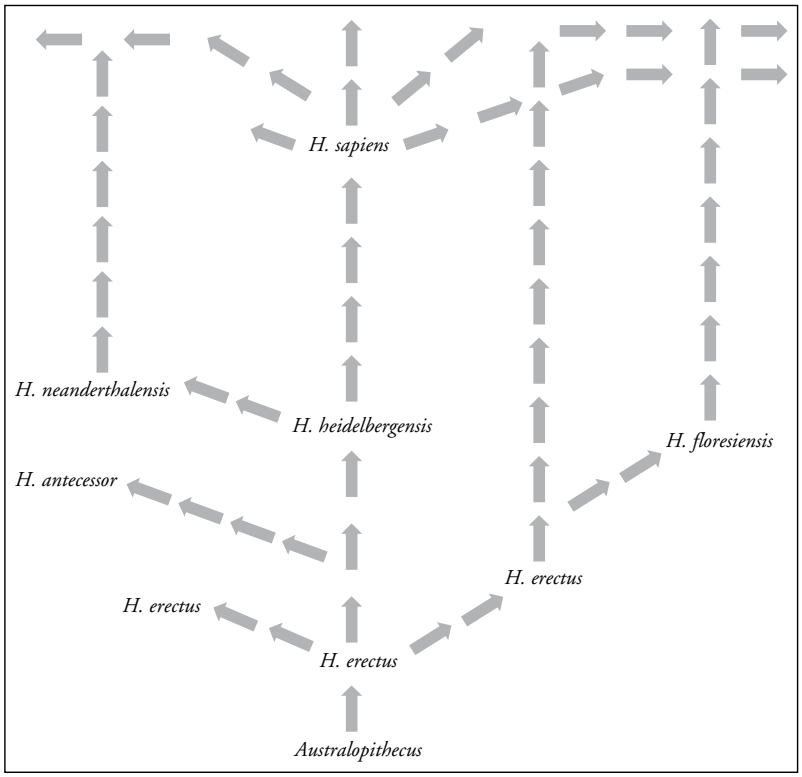


Figura 15.32 *Homo antecessor* como linaje terminal en la ocupación de Europa (Finlayson, 2005).

dez de Castro y Arsuaga, 2000-2001). No obstante, el análisis comparativo de los materiales dentales de la Gran Dolina y Sima de los Huesos llevado a cabo por José María Bermúdez de Castro y colaboradores (2003) sugirió que los homininos de esas dos muestras de Atapuerca pertenecen a dos diferentes paleoespecies. Los autores indicaron como más probable un origen africano de los ejemplares de la Sima de los Huesos que se daría a través de una nueva oleada migratoria. Se trataría, pues, de un episodio más dentro de la dispersión que dio lugar a los homininos europeos del entorno de *c.* 0,5 m.a. Siendo así, la hipótesis de la «cronología corta» no es desechable.

Aunque Bermúdez de Castro *et al.* (2003) plantearon como posible algún contacto genético con los pobladores anteriores de Europa —de acuerdo con la hipótesis de la incorporación (II) indicada antes—, lo cierto es que el análisis de esos autores respecto de la dentición comparada de GD y SH ha sido tomado por un argumento en contra de la relación ancestro-descendiente entre los homininos de la Gran Dolina y la Sima de los Huesos (Finlayson, 2005; Mounier, Marchal y Condemi, 2009).

En opinión de Giorgio Manzi (2011), la gran glaciación MIS 16 (Günz) que dejó bajo el hielo los territorios de Europa del Este por encima de los 50° de latitud fue el episodio que llevó a la desaparición de los primeros pobladores del continente. Una nueva oleada, con herramientas del modo 2, les habría sustituido. En realidad, la idea de la absorción genética parcial sostenida tanto por Bermúdez de Castro *et al.* (2003) como por Carbonell *et al.* (2005) también concede el papel filogenético protagonista a los homininos de esa nueva oleada migratoria, dejando a los ejemplares de la Gran Dolina como miembros de un linaje terminal en el *cul-de-sac* de la península Ibérica.

No obstante, *Homo antecessor* aún podría conservar el papel de LCA de neandertales y humanos modernos si la nueva oleada migratoria aparecida tras el final de MIS 16 —*c.* 620.000 años—, en el interglaciar Günz-Mindel, perteneciese a ese taxón. No se cuenta de momento con ejemplares que apoyen tal hipótesis.

16. La transición al Pleistoceno Superior

A lo largo del Pleistoceno Medio, los hominínos existentes en Europa, África y Asia evolucionaron a partir de las distintas poblaciones de *Homo erectus* sensu lato hacia las especies propias del Paleolítico Superior. Se trata de un hecho admitido de manera unánime entre los especialistas aunque con posturas divergentes por lo que se refiere a la interpretación tanto del tipo de proceso que se produce como de su resultado final.

Las divergencias comienzan por el número de especies admitidas. Ya hemos visto que el taxón *Homo erectus* se entiende formado o bien por una sola especie o como la suma de *Homo erectus* sensu stricto y *Homo ergaster*. También nos hemos referido a las dudas acerca de si *H. erectus* tuvo presencia real en Europa, o si la ocupación se realizó por medio de otros grupos que justifican una nueva especie al estilo de *H. antecessor*. Se añaden ahora las distintas consideraciones acerca de los humanos del Pleistoceno Superior, ya sea como dos especies, *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens,* o sólo una en la que los neandertales supondrían la subespecie *H. sapiens neanderthalensis* y los humanos modernos la *H. sapiens sapiens*. Se trata de una discusión relacionada con la del paso en cada continente a las formas propias del Pleistoceno Superior.

1. Hipótesis Multirregional e Hipótesis del Reemplazamiento

Existen al menos dos interpretaciones contrapuestas para explicar la génesis de la especie *Homo sapiens*. La primera se conoce como Hipótesis de la Evolución Multirregional o de la hibridación (a la que llamaremos en adelante Hipótesis Multirregional o HM) (véase figura 16.1). Está inspirada en la obra de Franz Weidenreich (1943) y entiende que, a partir de *Homo erectus,* se produjeron evoluciones múltiples muy conectadas entre sí en distintos lugares del mundo antiguo, con un contacto importante entre las diversas poblaciones. Como sostuvieron Milford Wolpoff, John Hawks y Rachel Caspari (2000), la suposición subyacente a la HM es la de la existencia de una red de intercambio genético entre las po-

Caja 16.1 Una aclaración acerca de la Hipótesis Multirregional

De cara a entender el significado de la HM, es bueno recordar que Wolpoff, Hawks y Caspari (2000) aclararon que «multirregional» no quiere decir ni múltiples orígenes independientes, ni divergencia antigua de las poblaciones de humanos modernos, ni aparición simultánea de caracteres adaptativos en diferentes regiones, ni evolución paralela.

blaciones humanas en evolución en África, Asia y Europa que se relacionan continuamente.

La formación de una red de intercambios genéticos implica que el paso a los humanos modernos habría sido gradual y homogéneo, pudiendo detectarse casi en cualquier lugar del mundo antiguo. Como consecuencia obligada, las poblaciones arcaicas tanto europeas como africanas y asiáticas mantuvieron en todo momento, de acuerdo con la HM, la unidad de especie y contribuyeron todas ellas a la génesis de *Homo sapiens*. El estudio de Weidenreich (1943) se centró en particular en los ejemplares de Zhoukoudian y su posible evolución hacia *Homo sapiens,* pero la evidencia más sólida en favor del modelo multirregional es la de los rasgos comunes que pueden detectarse entre los últimos *Homo erectus* de Java, como los de Ngandong, y los primeros humanos modernos de Australia (Antón, Carter-Menn y DeLeon, 2011).

Una manera alternativa de ver las cosas es la llamada Hipótesis del Reemplazamiento (HR, en adelante) o «Desde África» *(Out of Africa),* basada en principio en estudios moleculares (Cann, Stoneking y Wilson, 1987; Vigilant *et al.,* 1991). La HR sostiene que el paso de *Homo erectus* —o si se quiere *H. ergaster*— hasta *H. sapiens* tuvo lugar mediante una evolución muy localizada, en el este africano, a partir de una población reducida de la que surgen los primeros seres humanos modernos. De ser así, ni los homininos asiáticos ni los europeos habrían contribuido con sus genes a la aparición de *Homo sapiens.* Por lo común, quienes apoyan la HR también suelen sostener

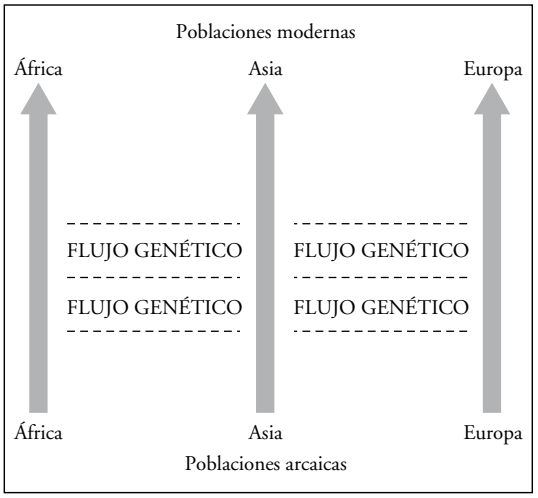


Figura 16.1 Esquema de la Hipótesis Multirregional, con una transición erectus-sapiens paralela en los diversos continentes. Se produjeron hibridaciones continuas que mantuvieron la unidad de la especie.

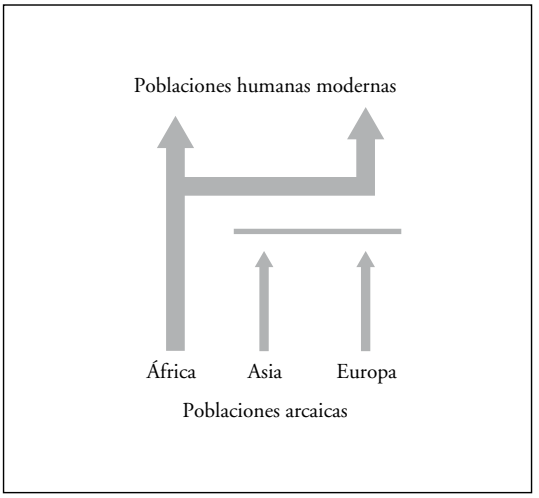


Figura 16.2 Esquema de la Hipótesis del Reemplazamiento. La transición se produjo en África a partir de una población reducida. Las poblaciones de los demás continentes serían a la larga sustituidas sin hibridación alguna.

Caja 16.2 Defensores de la HM y la HR

Emiliano Aguirre, Eric Trinkaus y Milford Wolpoff son, entre otros, autores que sostienen la Hipótesis Multirregional. Christopher Stringer, Ian Tattersall y Bernard Wood, por ejemplo, son partidarios del modelo «Desde África». No hay un consenso amplio acerca de cuál de las dos alternativas describe mejor la transición desde los homininos del Pleistoceno Medio a nuestra especie. En el capítulo 20 examinaremos las evidencias moleculares en favor de una y otra hipótesis.

que en Asia y en Europa el proceso evolutivo fue no sólo distinto al africano sino, además, peculiar para cada continente. El *Homo erectus* sensu stricto asiático se habría mantenido, mediante una larga estasis con pocos cambios (si exceptuamos *Homo floresiensis*) hasta que, o bien fue expulsado por los humanos modernos, o éstos ocuparon su territorio tras la desaparición de los últimos *H. erectus*. Por lo que respecta a Europa, *Homo neanderthalensis,* que apareció en el continente europeo extendiéndose hasta Oriente Próximo, también sería a la larga desplazado, o sustituido, por los humanos modernos (véase figura 16.2).

Las discusiones acerca de la validez de esos dos modelos alternativos abarcan una cantidad ingente de trabajos. Nos referiremos a ellos sólo en la medida en que contribuyan a aclarar alguno de los aspectos de interpretación que se sumarizan en este libro partiendo, ya de entrada, de la necesidad de plantear cómo se realizó la transición dentro de cada continente. Lo que haremos en este capítulo y los sucesivos.

2. La mandíbula de Mauer

El 21 de octubre de 1907, Daniel Hartmann, trabajador de la cantera de areniscas Grafenrain de la ciudad de Mauer, situada a 16 km. al sudeste de Heidelberg (Alemania), hizo un descubrimiento que pasaría a la historia cuando, en el transcurso de los trabajos de excavación, su pala tropezó con una mandíbula fósil que Hartmann reconoció como humana (véase caja 16.3).

La cantera de Grafenrain forma parte de las «arenas de Mauer», unos terrenos sedimentarios fluviales abundantes en areniscas y gravas con dos horizontes estratigráficos, «arenas superiores» *(upper sands)* y «arenas inferiores» *(lower sands)*. Una fotografía de la época indica el lugar en el que se encontró el fósil (véase figura 16.3), dentro de las «arenas inferiores», a una profundidad de cerca de 25 metros respecto de la superficie y 4,65 metros por debajo del nivel estratigráfico de los depósitos arcillosos Lettenbanck (Wagner *et al.,* 2011).

Caja 16.3 En busca de los ancestros

El hallazgo de Mauer es paralelo a los intentos de hallar ancestros humanos llevados a cabo a finales del siglo XIX y comienzos del XX por parte de los seguidores de la obra de Darwin. Así, un trabajo en ese sentido había sido iniciado en los mismos años por Otto Schoetensack, paleontólogo de Heidelberg (Alemania), quien había dirigido su atención hacia la cantera Grafenrain tras el hallazgo allí en 1887 de fósiles de *Elephas antiquus*. La coexistencia entre los humanos primitivos y *E. antiquus* —conocida gracias a los hallazgos de Weimar-Taubach—, llevó a Schoetensack a enseñar a los obreros de Grafenrain huesos de humanos y simios para que aprendiesen a identificar los posibles fósiles de homininos (Wagner *et al.* 2011). La cantera Grafenrain había proporcionado una numerosa fauna fósil de vertebrados descrita por Heinrich Georg Bronn (1830). En la monografía relativa al hallazgo de Mauer, Schoetensack (1908) indicó que la presencia de *Elephas* en Granfenrain había sido sostenida por Achilles Andreae (1884), aunque manifestando dudas acerca de esa identificación. Unos años antes del trabajo de Schoetensack, Hugo Möller (1900) había publicado un artículo acerca de la aparición de los humanos en Europa, relacionándola con la caza «antediluviana» de elefantes y rinocerontes.

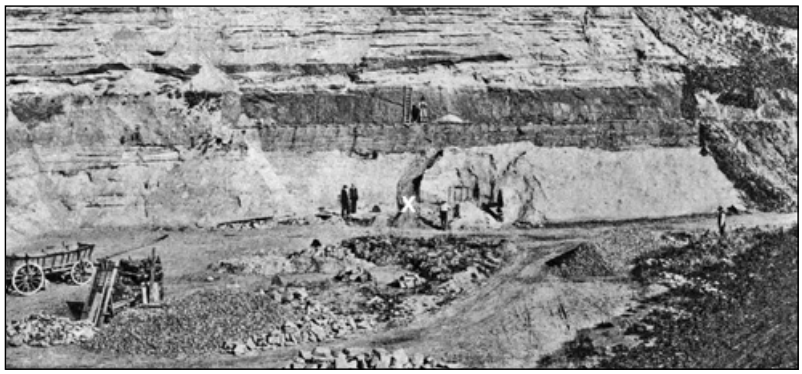


Figura 16.3 Estrato de Granfenrain en el que apareció la mandíbula fósil. El lugar exacto del hallazgo está indicado por una cruz (Fotografía recogida en Harvati, 2007).

De acuerdo con las instrucciones recibidas, Hartmann comunicó de inmediato el hallazgo del fósil humano a Otto Schoetensack (véase caja 16.3). Michael Day (1986) ha manifestado sus dudas acerca de que éste llegase a ver el fósil *in situ* pero, en cualquier caso, Schoetensack se presentó al día siguiente en Mauer. Un año más tarde apareció la monografía en la que se describió y clasificó el ejemplar (Schoetensack, 1908).

La mandíbula de Mauer apareció fragmentada en dos pedazos por la sínfisis y embutida en una matriz calcárea. Tras su limpieza y reconstrucción, Schoetensack llevó a cabo un trabajo de análisis comparativo riguroso que incluyó el estudio bajo rayos X para poder apreciar las raíces de los molares. Varios rasgos llamaron la atención del autor: la ausencia de barbilla, la gran robustez y, en particular, la anchura en el sentido anteroposterior del ramus; unos caracteres que indicaban el primitivismo del ejemplar, contrastando con el aspecto moderno de los molares y el tamaño reducido de los caninos.

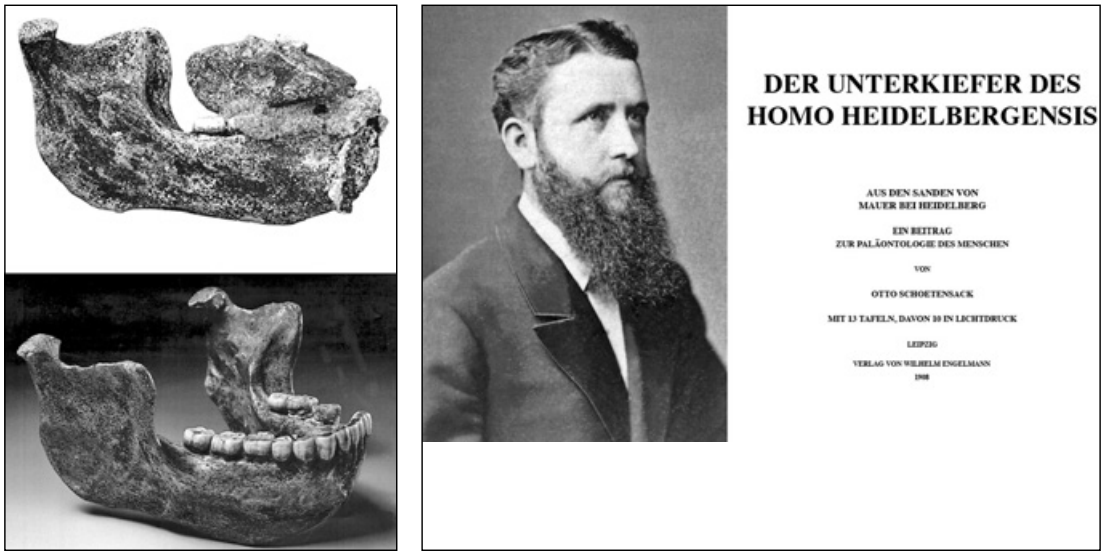


Figura 16.4 Izquierda, arriba: mandíbula de Mauer al poco de ser descubierta, con la matriz calcárea cubriendo los premolares. Ilustración original de Schoetensack (1908), recogida en Wagner *et al.* (2011). Izquierda, abajo: el ejemplar una vez acondicionado (Harvati, 2007) (las ilustraciones no están a la misma escala), dos premolares izquierdos se perdieron en la década de 1940. Derecha: Otto Schoetensack hacia 1882 (fotografía recogida en Harvati, 2007) y portada de su monografía.

Desde el primer momento, Schoetensack atribuyó el fósil al género *Homo* y lo consideró más primitivo que los recién descubiertos neandertales: un «preneandertaloide». De acuerdo con esa consideración, lo atribuyó a la nueva especie *Homo heidelbergensis*.

La edad de la mandíbula de Mauer ha sido calculada numerosas veces a lo largo de décadas; la mayor parte de ellas tomando como guía la fauna contenida en las «arenas inferiores» de acuerdo con las consideraciones tafonómicas acerca del yacimiento. El origen de los sedimentos se atribuye al río Neckar, alejado hoy de Mauer pero con meandros antiguos que alcanzarían la localidad. Una corriente tranquila habría llevado a cabo los depósitos en unas condiciones ideales para la fosilización y de ahí el excelente estado de la fauna en ambos horizontes estratigráficos.

La fauna fósil de las Arenas de Mauer está compuesta por un 78% de grandes herbívoros *(Elephas, Rhinoceros, Bison, Alces, Equus)* y un 2-3% de osos *(Ursus),* castores *(Castor, Trogontherium)* y algunos félidos *(Leo, Homotherium),* a los que se añaden una especie de lobo *(Canis mosbachensis)*, otra de hiena *(Hyaena arvernensis),* animales de hábitat acuático como *Hippopothamus* y microfauna. El conjunto indica un biotopo boscoso correspondiente a un clima interglaciar (Howell, 1960), como es lógico; la cuestión estriba en situar ese intervalo cálido.

Wolfgang Soergel (1933) indicó que las Arenas de Mauer son anteriores a la glaciación Mindel, dando como más probable pertenencia la del interglaciar Günz-Mindel. Sin embargo, también se ha propuesto que los depósitos correspondan a un período breve cálido dentro de Mindel (Zeuner, 1945). Ante las dificultades existentes para relacionar en términos geológicos la secuencia glaciar alpina con los sedimentos de Mauer, F. Clark Howell (1960) sostuvo que la mejor opción es la de considerar si la fauna de Mauer pertenece al estadio Cromeriense —que coincide con el interglaciar alpino Günz-Mindel— o es posterior. La consideración de las distintas deposiciones de loes situadas por encima de las Arenas de Mauer llevaron a Howell (1960) a dar como probable que la fauna sea anterior a la glaciación Saale (equivalente a la alpina Riss). Eso supone que tendría una edad superior a los 350.000 años. Respecto de la edad máxima que cabe atribuir a las Arenas de Mauer, los estudios paleomagnéticos sitúan los dos lechos y los depósitos que los culminan dentro de un episodio magnético normal, lo que indica que se trata de terrenos correspondientes al cron Brunhes y, por tanto, anteriores a la frontera con Matuyama (Wagner *et al.,* 1997). Esa consideración implica una edad máxima de 780.000 años.

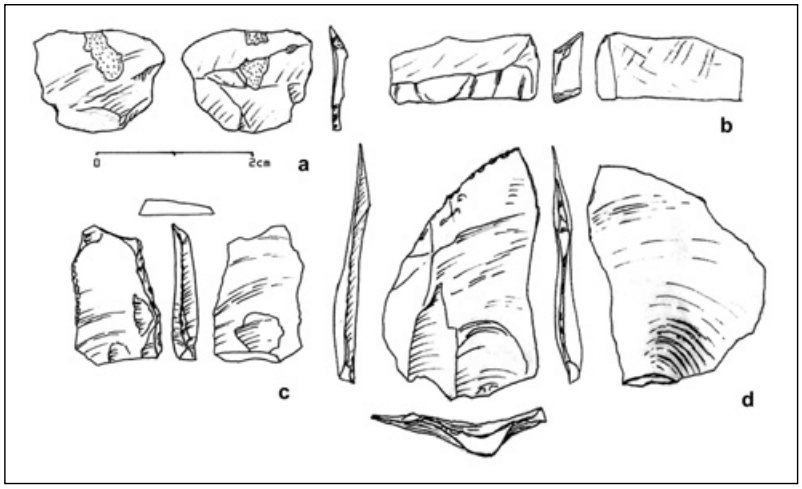


Figura 16.5 Dibujo de los útiles líticos hallados en el pozo Grafenrain con posterioridad pero dentro del mismo horizonte estratigráfico que la mandíbula fósil (Wagner *et al.,* 2011).

La datación más precisa del fósil ha sido proporcionada por Günther Wagner *et al.* (2010). De acuerdo con esos autores, la fauna de las «arenas inferiores» de Mauer, y en particular la de los grandes herbívoros, es semejante a la de Isernia La Pineta (Italia), que ha sido situada en el MIS 15 —621.000/563.000 años— por medio de la técnica $^{40}Ar/^{39}Ar$ (Coltorti *et al.,* 2005). Pero el conjunto faunístico puede corresponder también al Cromeriense III, propio del MIS 13 —533.000/478.000 años. Combinando dos distintos métodos radiométricos, series de uranio y resonancia electrónica de espín, Wagner *et al.* (2010) obtuvieron una fecha de 609.000 ± 40.000 años, es decir, dentro de MIS 15.

Se dispone de un total de 36 artefactos relacionados con el emplazamiento de la mandíbula de Mauer. Si bien su origen antrópico fue puesto en duda durante décadas a causa, en particular, de su pequeño tamaño, Manfred Löscher y colaboradores (2007) han defendido que se trata de verdaderas herramientas. Algunos de los útiles conservan un filo muy aguzado que lleva a desechar el que fuesen transportados por la corriente fluvial; debieron ser fabricados o utilizados en la barra de arena de la que proceden los fósiles.

3. Los sapiens «arcaicos»

Al llegar a los 600.000 años, la mandíbula de Mauer se convierte en una referencia muy antigua de la ocupación permanente de Europa por parte de los homininos; de edad algo superior a lo establecido por la «cronología corta» (Roebroeks y Van Kolfschoten, 1994). Se trata de unas cifras que encajan bien con el modelo de Giorgio Manzi (2011) de la gran oleada migratoria que tuvo lugar tras el episodio glaciar MIS 16, responsable de la colonización del continente europeo, de la que el fósil de Mauer sería un ejemplo. La tabla 16.1 indica cuáles son los fósiles disponibles para ilustrar ese proceso.

A los fósiles europeos se les unen, en el entorno temporal que comienza con el interglaciar MIS 15, otros homininos procedentes tanto de África como de Asia que comparten con la mandíbula de Mauer una morfología intermedia entre *Homo erectus* y las especies de homininos del Pleistoceno Superior. De

Tabla 16.1 Ejemplares de homininos europeos entre MIS 15 y MIS 7

País	*Localidad*	*Edad*	*Ejemplares*	*Referencia*
Alemania	Mauer	0,61	mandíbula	Wagner *et al.* (2010)
España	Sima de los Huesos (Atapuerca)	0,6	fósiles	Bischoff *et al.* (2007)
Italia	Ceprano	0,45	cráneo	Muttoni *et al.* (2010)
Italia	Castel di Guido	*c.* 0,43	esqueleto parcial	Mallegni *et al.* (1983)
Inglaterra	Swanscombe	0,4	cráneo	Abbate (2011)
Alemania	Bilzingsleben	0,4	fragmentos craneales	Abbate y Sagri (2011)
Francia	Caune de l'Arago	MIS 14, 13 y 12	fósiles	Barsky y De Lumley (2010)
Italia	Notarchirico	MIS 13/10	fragmento femoral	Manzi (2011)
Hungría	Vértesszöllös	*c.* 0,35 MIS 11/9	fragmento occipital	Despriée *et al.* (2011)
Alemania	Bad Canstatt	MIS 11/7	corona canino	Haidle y Pawlik (2010)
Grecia	Petralona	>0,35	cráneo	Stringer (1983)
Alemania	Steinheim	0,3/0,25	cráneo	Haidle y Pawlik (2010)
Alemania	Dorn-Dürkheim 3	0,295/0,17	corona molar	Haidle y Pawlik (2010)
Alemania	Reiningen	0,25/0,115	3 fragmentos craneales	Haidle y Pawlik (2010)
Inglaterra	Boxgrove	0,24	tibia	Abbate (2011)

Caja 16.4 Dispersión taxonómica

Ni que decir tiene que han sido muchas las propuestas taxonómicas para unos ejemplares tan dispersos temporal y geográficamente como los que se mencionan en este apartado. Como especies propias de las formas de transición se han nombrado, por ejemplo, *Homo heidelbergensis* (Schoetensack, 1908), *Homo erectus petraloniensis* (Murrill, 1975), *Homo steinheimensis* (Berckhemer, 1936) y *Homo swanscombensis* (Kennard, 1942) en Europa; *Homo cepranensis* (Mallegni *et al.,* 2003) entraría también en ese cajón de sastre. En África, son de la misma época los ejemplares «de transición» *Homo rhodesiensis* (Woodward, 1921) y *Homo helmei* (Dreyer, 1935). En Asia, cabe mencionar tanto el *Homo (Javanthropus) soloensis* (Oppennoorth, 1932) como el *Homo sapiens daliensis* (Xinzhi, 1981).

una manera muy general, cabe sostener que, en comparación con *Homo erectus,* todos ellos cuentan con:

- una capacidad craneal en general superior,
- una caja craneal más alta,
- una expansión de la región parietal,
- una reducción en el prognatismo —la proyección frontal de la cara.

Todos esos fósiles suponen formas de transición hacia los homininos del Pleistoceno Superior. Pero entre los diversos ejemplares de transición se dan diferencias morfológicas notables dentro de la línea general indicada. Además, muchos de los restos fueron encontrados hace bastante tiempo, en lugares difíciles de datar con las técnicas de la época, con lo que se plantearon no pocas dudas acerca de su edad. Tales circunstancias justifican el que en el momento de su aparición se apostase por asignar los ejemplares a especies distintas. Pero a medida que se fue haciendo patente que compartían algunas características comunes, surgieron soluciones más parsimoniosas. La primera de ellas, históricamente hablando, fue la de colocar esas formas de transición en *Homo erectus* al entender que, en cada caso, se trataría de un hominino evolucionado pero no tanto como para justificar una nueva especie.

Autores como Chris Stringer (Stringer, 1985; Stringer, Hublin y Vandermeersch, 1984) se opusieron a la idea de que existiesen verdaderos *Homo erectus* en Europa. Desde ese punto de vista, los distintos ejemplares de transición, y en especial los del interglaciar Mindel-Riss, fueron considerados como predecesores de los *Homo sapiens* sin entrar en mayores detalles taxonómicos. A falta de tales precisiones, se designaron de manera informal como *Homo sapiens* «arcaicos» (Stringer, 1985; Bräuer, 1989, por ejemplo).

Veamos algunos de esos ejemplares «arcaicos» europeos.

3.1 Steinheim

En julio de 1933 apareció en la gravera Sigrist de Steinheim (Alemania; a 20 km al norte de Stuttgart) un cráneo fósil. El descubridor,

Caja 16.5 El grado «sapiens arcaicos»

Como decimos, la denominación de «sapiens arcaicos» no pretende ser una propuesta taxonómica formal; se está indicando sólo la coincidencia en un grado (McBrearty y Brooks, 2000). Resultó útil hacerlo así mientras no pudieron proponerse taxa específicos planteando sus posibles relaciones filogenéticas. Sin embargo, Günther Bräuer (1989) distinguió entre «*Early archaic* Homo sapiens», con los especímenes hasta entonces atribuidos a un *Homo erectus* desarrollado (Bodo, Hopefield, Broken Hill) y «*Late archaic* Homo sapiens», con ejemplares como Laetoli H 18, Omo II, Florisbad y ES-11693 de West Turkana (Kenia). Todos ellos serían, según Bräuer (1989), anteriores a los seres humanos modernos.

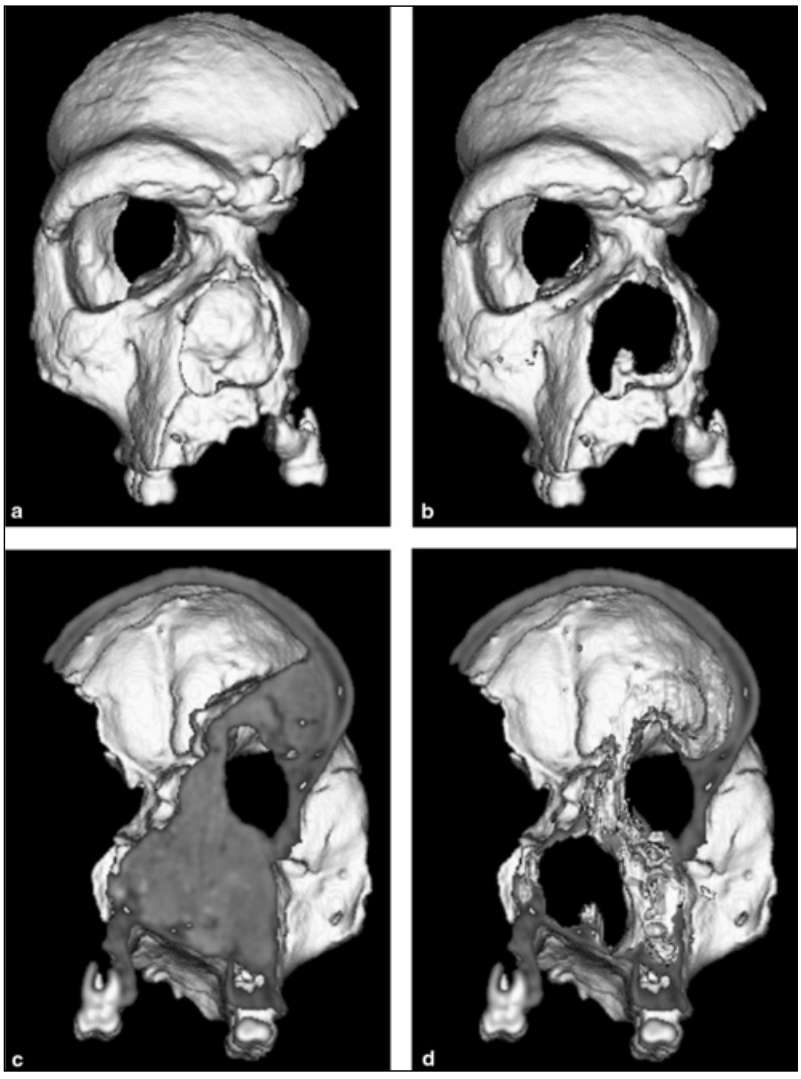


Figura 16.6 Arriba: vista frontal externa del cráneo de Steinheim: (a) con las incrustaciones originales; (b) después de la retirada virtual de las incrustaciones. Abajo: vista interior (c) con las incrustaciones originales; (d) tras la limpieza virtual (Prossinger *et al.,* 2003).

Karl Sigrist, dejó el ejemplar en su emplazamiento original, del que fue extraído por Fritz Berckhemer, profesor del Württembergischen Naturaliensammlung de Stuttgart y especialista a quien se debe la primera descripción del ejemplar.

Los depósitos de Sigrist proceden del río Murr —afluente del Neckar— y cuentan con numerosa fauna fósil. En 1910 había aparecido un esqueleto casi completo de *Elephas primigenius*. Otros grandes herbívoros —rinoceronte, uro, ciervo, búfalo— y sus predadores —león, tigre de dientes de sable— indican una fauna boscosa de clima templado. Berckhemer (1938) identificó la edad de los depósitos de Sigrist como propia de finales del glaciar Saale (correspondiente al Riss alpino). Raymond Vaufrey (1931) los consideró más jóvenes, del interglaciar Saale-Weichsel (Riss-Würm). F. Clark Howell (1960) sostuvo que se trata del interglaciar Holstein (Elster-Saale, es decir, Mindel-Riss), coetáneo en Europa central del Hoxniense y relacionado en el capítulo anterior con los episodios de ocupación de Inglaterra. Se trata, como vimos entonces, del MIS 11 y le corres-

ponde una edad de *c.* 400.000 años, bastante mayor que los 250.000 atribuidos cuando al interglaciar Mindel-Riss y sus correlatos de Europa central y septentrional se les otorgaba esa fecha.

El cráneo de Steinheim conserva la mayor parte de la cara, los molares superiores y un premolar pero con un deterioro importante en la parte izquierda y la zona basal. Esas fracturas han sido atribuidas en ocasiones a prácticas de canibalismo (Adam, 1988) aunque es probable que las distorsiones sean el resultado del proceso de sedimentación —que añadió también numerosas intrusiones minerales (Haidle y Pawlik, 2010)—. Hermann Prossinger y colaboradores (2003) realizaron una limpieza virtual, mediante escáner, de las incrustaciones del interior del cráneo sacando la conclusión de que los primeros trabajos de Berckhemer deformaron tanto la órbita ocular como la cavidad nasal. La descripción del cráneo de Steinheim hecha por Hans Weinert (1936) pudo haberse visto afectada, pues, por esas circunstancias.

Las semejanzas del espécimen de Steinheim se reparten entre las que remiten a *Homo erectus,* como la baja capacidad craneal, y las que lo acercan a los neandertales, como el muy marcado torus supraorbital y la nariz ancha. Weinert (1936) describió el cráneo como estrecho, alargado y grácil, atribuyéndolo a una hembra. Sin embargo, Prossinger *et al.* (2003) discreparon de esas apreciaciones sosteniendo que, al hacer desaparecer las distorsiones, el cráneo muestra un aspecto ancho y masivo, con una cara amplia. Por lo que se refiere a su capacidad craneal, fue calculada en 1.070 cm^3 por Weinert (1936). F. Clark Howell (1960) estimó que una cifra entre 1.150 y 1.175 cm^3 sería más correcta. La reconstrucción virtual de Prossinger *et al.* (2003) dio 1.140 cm^3 como promedio más probable entre los dos valores límites de 1.200/1.100 cm^3.

Para el espécimen de Steinheim fue propuesta por Fritz Berckhemer (1936) una nueva especie, *Homo steinheimensis*. Bernard Campbell (1964), en su reordenación taxonómica de los homininos, redujo la consideración del ejemplar al rango de subespecie —*H. sapiens steinheimensis*.

3.2 Swanscombe

El cráneo de Swanscombe fue hallado en sucesivas etapas. En junio de 1935, Alvan Marston —dentista de profesión y paleontólogo aficionado— descubrió en la gravera

Caja 16.6 Justificando los descubrimientos

Las precauciones tomadas por Marston tras su hallazgo en Swanscombe son interesantes como ilustración de los problemas que se les podían presentar a los descubrimientos realizados antes de que se contase con equipos de especialistas. Marston (1937) encontró el primer fragmento en una ladera del pozo, *in situ* y sin trazas de haber sido manipulado, con lo que se le presentó un problema narrado por él mismo. Se trataba de un sábado, sin obreros en faena, así que Marston no tenía a nadie que pudiese dar testimonio de su hallazgo. Pero dejar el fósil medio desenterrado en la pared de una ladera inestable, con riesgo de colapso, no era una buena solución. Marston sacó el fósil, marcó el lugar con una piedra envuelta en un pañuelo y se fue en busca de un testigo, encontrando a Frank Austen, ingeniero de la gravera, quien le acompañó para tomar nota de la localización del descubrimiento. De vuelta a la ladera, Marston hizo un esbozo de los lechos de grava, midió la profundidad del lugar del hallazgo, la altura desde el suelo, la distancia a un punto de referencia situado al oeste de la sección y, en la superficie, colocó una hilera de piedras para facilitar la vuelta al lugar. Antes de irse dejó a Austen una nota destinada a advertir a los canteros cuando volviesen al pozo. Esa misma noche, Marston escribió a Henry Dewey, del Geological Survey, comunicándole el descubrimiento y, al día siguiente, volvió para tomar fotografías.

Las preocupaciones de Marston parecen justificadas. Como ha comentado Tom Turrittin (2004), sólo unos meses antes del descubrimiento de Swanscombe el geólogo Percy Boswell había criticado a Louis Leakey por no documentar de forma adecuada de dónde procedían los restos humanos que había descubierto en África, y la reputación de Leakey quedó en entredicho a causa de ese olvido.

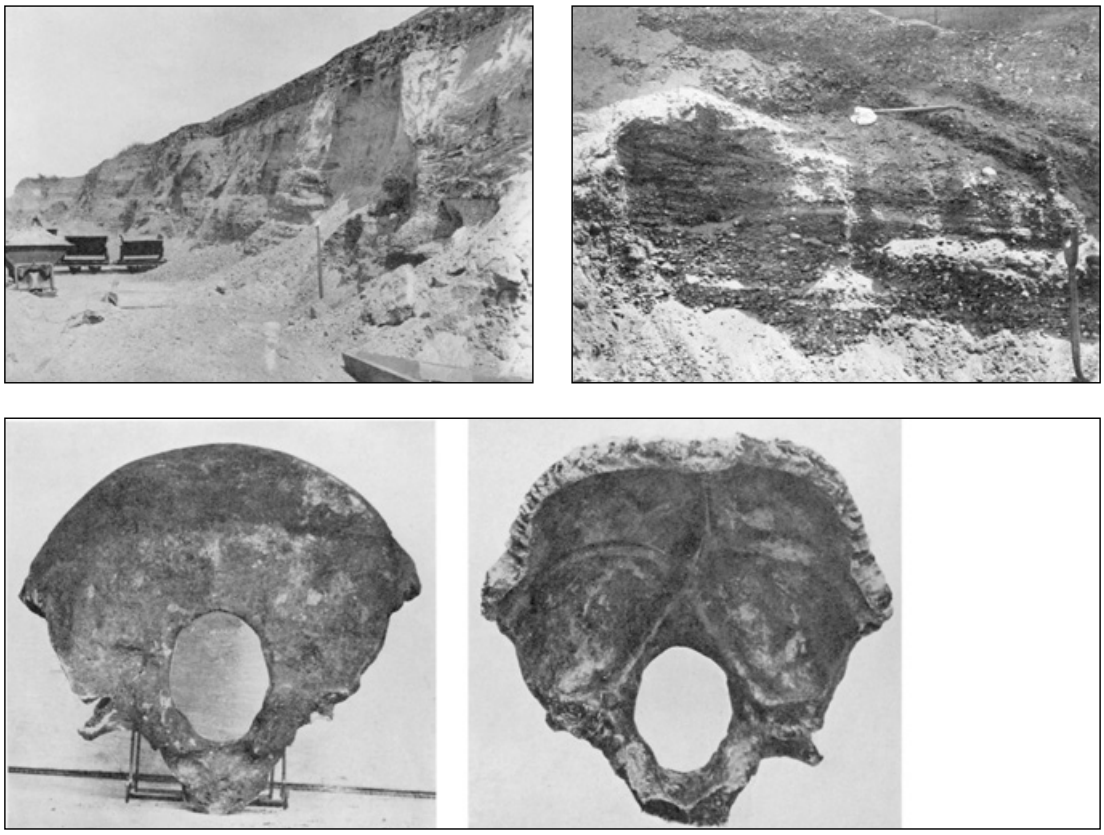


Figura 16.7 Arriba: pozo de Barnfield, con indicación del lugar de procedencia del cráneo fósil (detalle a la derecha). Abajo: exterior (izquierda) e interior del hueso occipital. Fotografías originales de Alvan Marston (1937).

Barnfield de la región de Swanscombe, dentro del valle del Támesis (Kent, Reino Unido), un occipital completo. En marzo del año siguiente, el propio Marston halló en la misma localidad un parietal izquierdo y, por improbable que parezca, veinte años más tarde John Wymer (1955) encontró a menos de 30 metros el parietal derecho del mismo individuo.

Los depósitos fluviales de la gravera Barnfield pertenecen a la parte superior de la Boyn Hill Terrace y han suministrado, además del cráneo, numerosas herramientas —hachas de mano, esquirlas y materiales de desecho, pero pocos núcleos— propias de la industria achelense (modo 2) (Howell, 1960). Wymer (1958) ha identificado, en el mismo lugar de procedencia del cráneo, indicios del uso del fuego como pedernales enrojecidos y craquelados y pedazos de madera carbonizada.

La fauna de Barnfield —*Elephas, Rhinoceros, Hippopothamus, Cervus, Equus, Trogontherium*— es propia de un ambiente boscoso y templado, es decir, corresponde a un interglaciar cuya más probable identificación es la del Hoxniense (Mindel-Riss) (Howell, 1960). Se trata, pues, del MIS 11, al igual que en el caso del fósil de Steinheim. De hecho, existe una gran semejanza entre los cráneos de Steinheim y el de Swanscombe que ha sido indicada numerosas veces. Los dientes pequeños, la posición alta de la anchura máxima del cráneo y la forma y espesor de la bóveda craneal son los rasgos que más relacionan, para Michael Day (1986), ambos ejemplares.

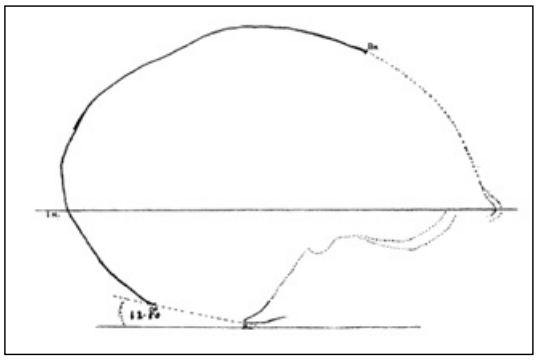


Figura 16.8 Contorno sagital del cráneo de Swanscombe. Diagrama original de Alvan Marston (1937).

La mayor diferencia es la del tamaño de uno y otro fósil. En el estudio comparativo hecho por Milford Wolpoff (1980) se indicó que en todas las medidas tomadas el cráneo de Steinheim es menor, en especial por lo que se refiere al occipital y ambos parietales. En la estimación volumétrica, Wolpoff calculó en un 40% la diferencia a favor del cráneo de Swanscombe.

3.3 Petralona

Pocos hallazgos relacionados con los humanos «arcaicos» han llevado a más dudas y controversias que el del cráneo Petralona. Para comenzar, las propias circunstancias del hallazgo de la cueva y del ejemplar aparecido en ella han sido narradas de forma contradictoria (véase caja 16.7).

La cueva de Petralona se encuentra situada en el extremo noroccidental de la península de Chalkidiki, al sur de Thessaloniki

Caja 16.7 Historia del hallazgo de Petralona

Figura 16.9 Cráneo de Petralona: vistas frontal y lateral izquierda (Harvati, Panagopoulou y Runnels, 2009).

La historia del fósil de Petralona se narra en la página web de la *Anthropological Association of Greece* (http://www.petralona-cave.gr/). Un guía local, Christos Sariannidis, que acompañaba con regularidad a los visitantes interesados en la cueva —repleta de estalagmitas y estalactitas— encontró en septiembre de 1960 un cráneo fósil de oso. Días después, el 15 de septiembre, acompañó a una expedición formada por Ioannis Malkotsis, jefe del departamento de agricultura de Chalkidiki, Ioannis Stathis, topógrafo del Ministerio de Agricultura griego, el maestro local Ioannis Malkotsis y otros dos vecinos de Petralona para mostrarles el fósil. Al no encontrarlo, Sariannidis se adentró por la cueva topándose con una cortina de estalactitas que ocultaba un espacio estrecho —el recinto que Poulianos denominó más tarde «el mausoleo». Tras romper la cortina, Sariannidis descubrió el cráneo.

(Grecia). De acuerdo con Aris Poulianos (1981), fue descubierta en 1959 por campesinos que buscaban una fuente en las laderas de la montaña y al año siguiente se produjo el descubrimiento del ejemplar, un cráneo bastante completo y muy bien preservado al que sólo faltan los incisivos, el arco cigomático derecho y probablemente el proceso mastoideo (Stringer, Howell y Melentis, 1979).

Aunque pueda parecer que existe una buena identificación del emplazamiento preciso del cráneo de Petralona, los distintos autores que han estudiado el hallazgo discrepan a tal respecto. Para Milford Wolpoff:

> Las circunstancias que rodean el descubrimiento no son claras (existen varias versiones divergentes) y lo que fue descubierto es ambiguo [...]. La procedencia del ejemplar es también incierta o al menos está sujeta a diferentes interpretaciones dado que el ejemplar podía estar enterrado, yacer sobre una losa de piedra o embebido en una matriz.
>
> Wolpoff, 1980

La interpretación de la *Anthropological Association of Greece* del hallazgo del fósil (véase caja 16.7) es la siguiente:

> El cráneo descansaba sobre su lado derecho, a cerca de 25 cm del suelo del «mausoleo» y unido por su occipital (parte trasera) a la pared caliza del Norte por una concreción estalagmítica que tenía la forma de una columna horizontal pequeña (*c*. 10-15 cm de largo y *c*. 2-3 cm de grosor).

La primera descripción del fósil se realizó el mismo año de su hallazgo (Kokkoros y Kanellis, 1960). La excavación sistemática de la cueva comenzó en 1968 y, gracias a ella, Aris Poulianos (1981) identificó cerca de 27 niveles estratigráficos dentro de una potencia sedimentaria de 15 metros con indicios de ocupación humana, según el autor, en todos ellos. En opinión de Poulianos, lo que falta del ejemplar fue destruido durante los trabajos anteriores que se realizaron en busca de la mandíbula y el resto del esqueleto.

La edad que cabe atribuir al fósil de Petralona es también objeto de debate. Se han utilizado todo tipo de técnicas de datación salvo radiometría: comparación faunística, resonancia de espín (ESR), termoluminiscencia y paleomagnetismo pero con resultados imprecisos. Para una crítica de los métodos de radiación directa empleados en la cueva, véase A. G. Wintle y J. A. Jacobs (1982).

Los estudios más utilizados para datar el fósil de Petralona se refieren a la fauna. Miklós Kretzoi (1977), en un trabajo dedicado en particular a la microfauna de Petralona, indicó que su composición es inusual; no se trata ni de la típica del Pleistoceno Medio, ni de la del Superior, con lo que advirtió acerca de la necesidad de tomar cautelas a la hora de asignarle una edad. Como pautas a tomar en cuenta indicó la ausencia de grandes masas de agua, un entorno boscoso templado y clima más húmedo que el actual. La conclusión de Kretzoi (1977) fue la de la pertenencia de la fauna de Petralona a un interglaciar de la parte central del Pleistoceno Medio —fases Vértesszöllös (con *c.* 475.000 años) o Templomhegy (*c.* 670.000 años)— dando como improbable que se tratase de un interestadio cálido dentro de una época glaciar. El trabajo de Björn Kurtén (1983) sobre los carnívoros de Petralona indicó que se trata de la fauna Creniana, sobre la que no cabe dar con certeza una fecha firme

Caja 16.8 La edad del fósil de Petralona

Aris Poulianos (1981) indicó que su estimación inicial de la edad del cráneo fue de alrededor de 70.000 años, pero en ese mismo artículo el autor mencionó la fecha de 670.000 obtenida por ESR para la capa 11 en la que situó el ejemplar. El reanálisis mediante ESR de Rainer Grün (1996) de los espeleotemas (depósitos minerales secundarios) que se asocian al cráneo dio una edad de 250.000/150.000 años.

Figura 16.10 Cráneo Apidima 2 (Grecia) embebido en la matriz (Harvati *et al.,* 2009).

siendo posible la de *c.* 0,8 m.a. Dado que esa fauna antecede a la Holsteiniense/Hoxniense, su edad debe ser superior a 400.000 años pero, como han indicado diversos autores (Grün, 1996; Stringer *et al.,* 1979; Tourloukis, 2010; Wintle y Jacobs, 1982), el cráneo de Petralona debe ser considerado un hallazgo en superficie imposible de relacionar con ningún horizonte estratigráfico ni, por tanto, conjunto faunístico. En cualquier caso, como indicaron Christopher Stringer, F. Clark Howell y John Melentis (1979), es improbable que el cráneo sea más joven que la última fauna que ocupó la cueva, por lo que la edad mínima que cabe atribuirle es de *c.* 300.000 años.

Otros ejemplares de homininos antiguos procedentes de Grecia son los de Apidima, península de Mani (extremo sur del Peloponeso). Dos cráneos parciales, Apidima 1 y 2, fueron hallados en 1978 embebidos en la brecha sedimentaria de la cueva A (una de las cuatro que forman el yacimiento). Katerina Harvati, Eleni Panagopoulou y Curtis Runnels (2009) les atribuyeron una edad propia del Pleistoceno Medio dado su aspecto arcaico. Tras la realización de un estudio multivariante, Katerina Harvati, Christopher Stringer y Panagiotis Karkanas (2011) concluyeron que Apidima 2 muestra más afinidades con *Homo neanderthalensis* que con *H. heidelbergensis,* indicando una edad probable, en función de su morfología de entre 400.000 y 150.000 años.

4. La permanencia en Europa

Los ejemplares de Mauer, Steinheim, Swanscombe y Petralona forman el conjunto «clásico» que permitió sostener la permanencia en Europa de los homininos, cifrada, de acuerdo con la hipótesis de la «cronología corta» en el entorno de los 500.000 años. Con posterioridad fueron añadiéndose otros fósiles más fragmentarios pero capaces de añadir ciertos indicios acerca de la presencia humana en el continente. Veamos algunos de ellos.

4.1 Bilzingsleben

La localidad Steinrine, situada a un kilometro al sur de Bilzingsleben, distrito de Artern —la región de Halle/Saale de lo que en tiempos fue la República Democrática Alemana— ha proporcionado restos de homininos desde que comenzaron en 1969 los trabajos de investigación a cargo del Landesmuseum für Vorgeschichte Halle/Saale bajo la supervisión de Dietrich Mania. Bilzingsleben pertenece a la cuenca de Thüringen y el yacimiento con restos humanos forma parte de

Caja 16.9 La importancia de Bilzingsleben

Bilzingsleben es un yacimiento mencionado en particular a causa de los grabados en hueso que han sido encontrados en él, interpretados numerosas veces como indicios del origen del simbolismo humano.

un complejo de calizas travertinas en las terrazas del río Wipper.

En 1974 se comunicó el hallazgo de restos de homininos que incluían un occipital, fragmentos de los huesos parietal y frontal y un molar atribuidos a un mismo individuo, junto con numerosos artefactos líticos y una extensa fauna y flora que incluye moluscos (Grimm, Mania y Toepfer, 1974; Mania y Grimm, 1974). La morfología de los fósiles de hominino fue descrita y comparada con ejemplares asiáticos —Zhoukoudian III, identificado como *Sinanthropus* III, Sangiran 17—, africanos —OH 9—y europeos —Mauer, Ehringsdorf, Arago, Swanscombe, Steinheim, Petralona, Vértesszöllös— por Emanuel Vlcek (Vlcek, 1978; Vlcek y Mania, 1977), quien nombró el nuevo taxón *Homo erectus bilzingslebenensis*. La fauna de macromamíferos de Bilzingsleben incluye *Palaeoloxodon, Parelephas, Dicerorhinus, Equus, Bos, Bison, Cervus, Capreolus, Sus, Ursus, Felis, Castor* y *Trogontherium,* indicando un período interglaciar identificado como el Holstein (Mindel-Riss) (Vlcek, 1978).

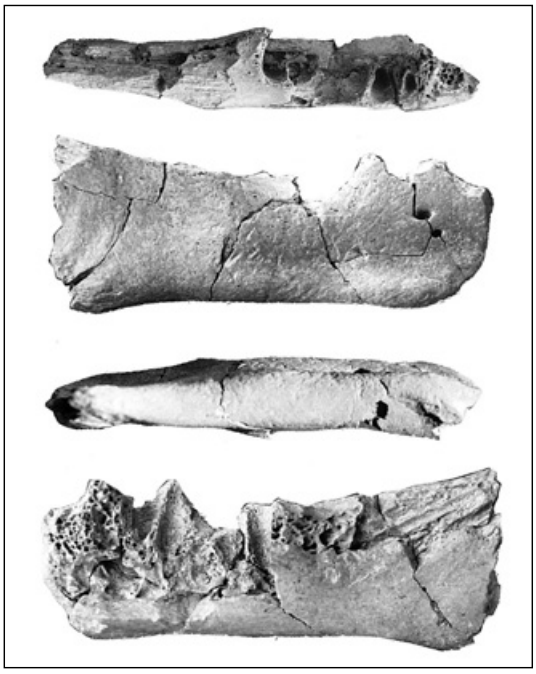


Figura 16.11 Mandíbula derecha Bilzingsleben E7 (Vlcek, Mania y Mania, 2000).

En noviembre de 1999 se descubrió un fragmento derecho de mandíbula, Bilzingsleben E7, que elevaba a 28 los ejemplares craneales hallados. Los estudios geológicos y radiométricos concluyeron que Bilzingsleben pertenece al episodio MIS 11 (400.000/350.000 años) (Vlcek, Mania y Mania, 2000). Con los fósiles disponibles, Vlcek reconstruyó dos cráneos, Bilzingsleben I y II, cuyo parecido con OH 9, Zhoukoudian III (identificado como *Sinanthropus* III por los autores) y *Pithecanthropus* VII fue calificado por Emanuel Vlcek, Dieter Mania y Ursula Mania (2000) como «llamativo». La asignación taxonómica que hicieron Vlcek, Mania y Mania (2000) fue la de *Homo erectus*.

4.2 Vértesszöllös

Henry-Victor Vallois (1965) comunicó el hallazgo de restos del cráneo de un hominino antiguo, de la glaciación Mindel, en la localidad húngara de Vértesszöllös (50 km al oeste de Budapest). Los ejemplares fueron descritos por Andor Thoma (1966), calculando una capacidad craneal para Vsz. II de 1.350 cm^3 (es decir, semejante al promedio de los occipitales de los humanos modernos). Thoma asignó Vsz. I y II a *Homo (erectus* seu *sapiens) paleohungaricus* como subespecie ya sea de *Homo erectus* o de *H. sapiens*.

El estudio realizado por Milford Wolpoff de Vsz. II (1977) rebajó su volumen craneal, en función de las medidas tomadas en los

Caja 16.10 Industria clactoniense

La técnica clactoniense es un desarrollo cultural del modo 2 llevado a cabo en Europa. Véase más adelante, en este mismo capítulo, el cambio cultural que se produce tras la ocupación continua del continente.

ejemplares Sangiran 2, 4, 12 y 17 y Peking 3, 11 y 12, situándolo algo por encima del extremo superior de la variabilidad de *Homo erectus*. Vsz. II se encontraría dentro de un abanico entre 1.115-1.437 cm^3, dependiendo de la medida que se utilice para la extrapolación.

La edad de los ejemplares de Vértesszöllös fue calculada por Miklós Kretzoi y László Vertés (1965) a través del estudio de la fauna asociada. Los macromamíferos indican un entorno boscoso-estepario propio de un episodio templado que sufre un episodio de enfriamiento en el complejo de loes de los estratos superiores. Los autores atribuyen la ocupación humana de Vértesszöllös a un interestadio cálido dentro de la glaciación Mindel, es decir, de alrededor de 400.000 años. La industria lítica asociada, con más de 500 artefactos, abunda en choppers, esquirlas y raspadores de cuarzo y pedernal de técnica clactoniense (Kretzoi y Vertés, 1965).

Los ejemplares del interglaciar Mindel-Riss descritos hasta ahora proporcionan pruebas firmes acerca de la ocupación de Europa por parte de los homininos. Sin embargo, para poder interpretar el carácter de la colonización definitiva y las relaciones de los homininos del Pleistoceno Medio europeo con los del Superior los mejores indicios disponibles proceden de las localidades de L'Arago (Francia) y Sima de los Huesos (España).

4.3 La Caune de l'Arago

El denominado «Hombre de Tautavel» corresponde a la serie de hallazgos que tuvieron lugar en la Caune (cueva) de l'Arago, cerca del pueblo de Tautavel, a 19 kilómetros al noreste de Perpiñán (Francia). La cueva cuenta con tres complejos estratigráficos (superior, medio e inferior), acotados entre los pisos superior e inferior de estalagmitas (Falguères *et al.,* 2004). Dentro del complejo estratigráfico medio existen las unidades I, II, III, IV y V, cada una de ellas con distintos niveles que van, en total, del A al Q (véase figura 16.12). Mediante el estudio de la fauna asociada (micromamíferos), Henry y Marie-Antoinette de Lumley (1973) asignaron los estratos inferiores de la Caune de l'Arago al inicio de la glaciación Riss. Posteriormente Henry de Lumley (1979) apuntó que su época sería más antigua, quizá de la glaciación Mindel con alrededor de 400.000 años. De Lumley y colaboradores (1984) llevaron los niveles M-Q hasta unos 600.000 años (MIS 14), con 450.000 para el nivel G del que proceden los fósiles de homininos. El estudio de Fei Han (2008) de ESR y series de uranio realizado sobre seis dientes del nivel G confirmó la edad de cerca de 450.000 años, aunque algunas muestras dieron fechas hasta 100.000 años menores.

El equipo dirigido por Henry de Lumley encontró en 1969 en el nivel G de la unidad III (complejo estratigráfico medio) una mandíbula con cinco dientes perteneciente a un hominino, Arago II, a la que se añadió más tarde otra mandíbula semejante, Arago XIII. En 1971 Henry de Lumley y colaboradores (1971) descubrieron un cráneo parcialmente deformado (Arago XXI) con la cara y los huesos cigomático y maxilar y, en 1980, un parietal derecho incompleto (Arago XLVII) que encajaba con el cráneo. La unión de esos dos ejemplares constituye el ejemplar denominado (de manera informal) «Hombre de Tautavel» y su reconstrucción primera la llevaron a cabo Marie-Antoinette y Henry de Lumley en 1981 utilizando moldes de los ejemplares de Swanscombe para el occipital y Sangiran 17 para el temporal (H. de

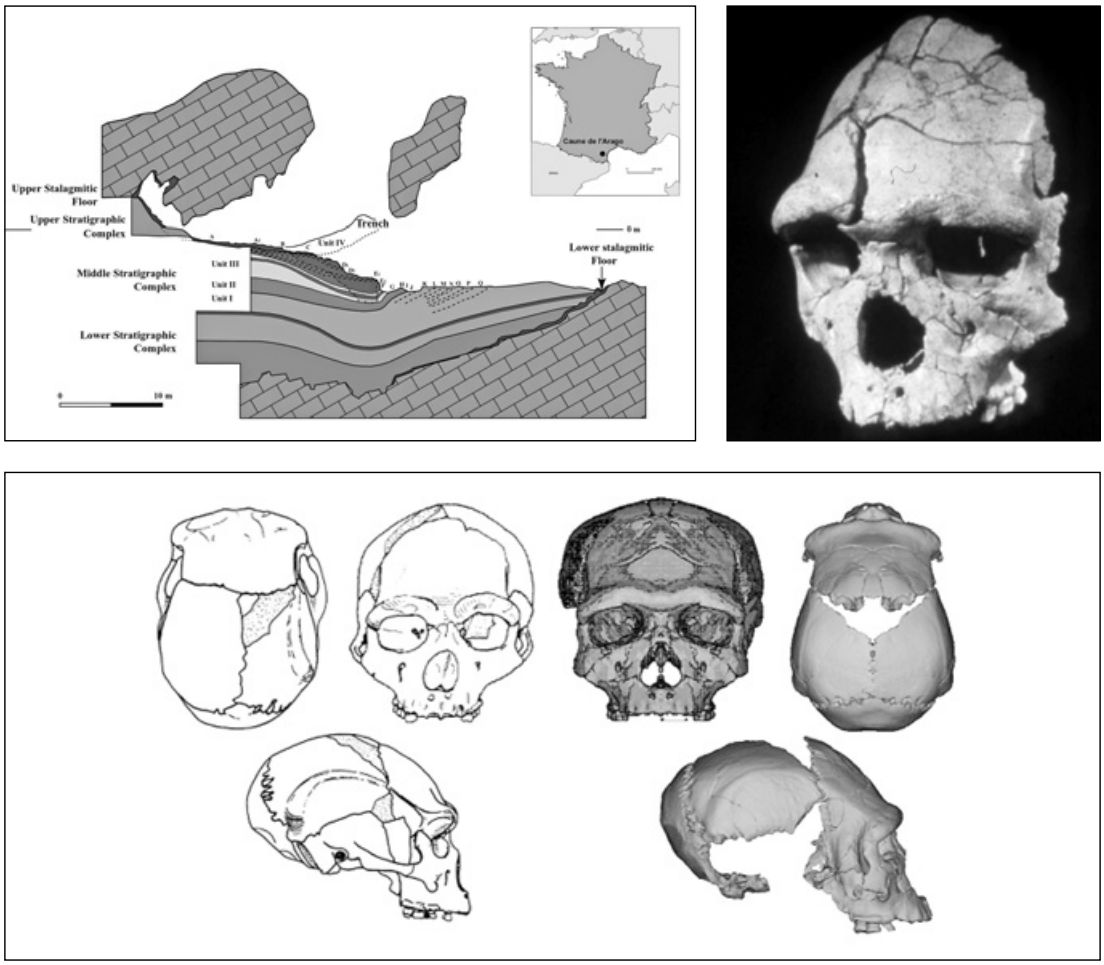


Figura 16.12 Arriba, izquierda: estratigrafía de la Caune de l'Arago. Arriba, derecha: Arago XXI «Hombre de Tautavel» (ilustraciones de Falguères *et al.,* 2004). Abajo, izquierda: reconstrucción del «Hombre de Tautavel» por Marie-Antoinette y Henry de Lumley en 1980. Abajo, derecha: reconstrucción digital con ayuda de imágenes obtenidas mediante rayos X (ilustraciones de Guipert *et al.,* 2004).

Lumley, M. A. de Lumley y David, 1982). Una nueva reconstrucción llevada a cabo mediante técnicas digitales fue realizada por Gaspart Guipert y colaboradores (2004).

En los diferentes niveles estratigráficos de Tautavel se han hallado numerosas herramientas líticas que cubren un lapso considerable de tiempo, de 690.000 a 90.000 años, cosa que permite estudiar tanto la ocupación de la cueva como la evolución de las técnicas de talla y el uso de los útiles a lo largo de los estadios MIS 14-4 (Henry de Lumley y Barsky, 2004). Una síntesis del estudio realizado por Henry de Lumley y Deborah Barsky (2004) aparece en la tabla 16.2 que contiene los distintos artefactos hallados en cada unidad.

Los niveles P de la unidad estratigráfica I, a los que se atribuye ocupación durante una fase fría y seca de MIS 14, contienen numerosos fósiles de grandes herbívoros con mayor frecuencia de caballos, renos y bisontes. Las herramientas utilizadas para cazarlos indican una selección cuidadosa de las materias primas y un proceso de talla de alto nivel tec-

Tabla 16.2 Inventario de material lítico de la Caune de l'Arago (De Lumley y Barsky, 2004)

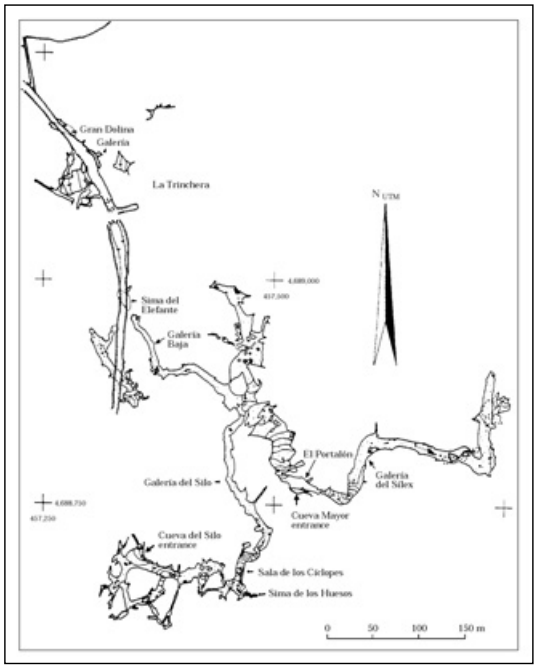
Inventario del material lítico de la cueva de Arago	*Unidades arqueoestratigráficas*												
	A a C	*D*	*E*	*F*	*FG*	*G*	*H 1, 2, 3*	*I 1, 2*	*J*	*K*	*L*	*M a Q*	*Totales*
Canto entero	22	54	65	161	34	534	94	13	122	28	57	43	**1.227**
	2,3	1,8	3,8	2,6	2,2	2,6	5,4	1,7	2,3	3,8	4,4	5,4	**2,7**
Canto fracturado	23	87	143	507	105	1.958	167	66	239	13	41	29	**3.378**
	2,4	2,9	8,4	8,1	6,9	9,5	9,6	8,6	4,6	1,7	3,2	3,7	**7,6**
Canto con extracciones		3	15	12	4	153	8	2	24	2	2	1	**226**
aisladas convexas		0,1	0,9	0,2	0,3	0,7	0,5	0,3	0,5	0,3	0,2	0,1	**0,5**
Canto con extracciones	1	5	6	16	3	138	7	1	21	3	5	2	**208**
aisladas cóncavas	0,1	0,2	0,4	0,3	0,2	0,7	0,4	0,1	0,4	0,4	0,4	0,3	**0,5**
Canto trabajado	3	20	25	40	14	369	32	18	30	4	10	9	**574**
	0,2	0,7	1,5	0,6	0,9	1,8	1,8	2,3	0,6	0,5	0,8	1,1	**1,3**
Bifaz y cuchillo	1	13	5	3		14			1		1	6	**44**
	0,1	0,4	0,3	0,05		0,1			0,02		0,1	0,8	**0,1**
Poliedro		5	2			11	1						**19**
		0,2	0,1			0,1	0,1						**0,04**
Núcleo	152	161	91	198	38	632	50	11	59	15	26	42	**1.475**
	16,1	5,3	5,3	3,2	2,5	3,1	2,9	1,4	1,1	2,0	2,0	5,3	**3,3**
Lasca	223	937	491	1.960	482	6.442	570	234	1.127	142	273	61	**12.942**
	23,5	30,9	28,7	31,2	31,8	31,2	32,8	30,6	21,5	19,1	21,1	7,7	**28,9**
Lámina	7	17	7	25	6	79	6	2	9	3	2	1	**164**
	0,7	0,6	0,4	0,4	0,4	0,4	0,3	0,3	0,2	0,4	0,2	0,1	**0,4**
Lasca pequeña	119	863	395	2.052	629	6.711	437	220	2.767	513	774	446	**15.926**
	12,6	28,6	23,2	32,6	41,4	32,5	25,2	28,8	52,8	69,0	59,9	56,2	**35,6**
Útil pequeño	397	854	458	1.311	203	3.619	365	198	839	21	101	153	**8.519**
	41,9	28,3	26,9	20,9	13,4	17,5	21,0	25,9	16,0	2,8	7,8	19,3	**19,1**
Totales	**948**	**3.019**	**1,703**	**6.285**	**1.518**	**20.656**	**1.737**	**765**	**5.238**	**744**	**1.292**	**793**	**44.702**
%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	**100%**
% del material recogido en función de las unidades	**2,1**	**6,7**	**3,8**	**14,1**	**3,4**	**46,2**	**3,9**	**1,7**	**11,7**	**1,7**	**2,9**	**1,8**	**100%**

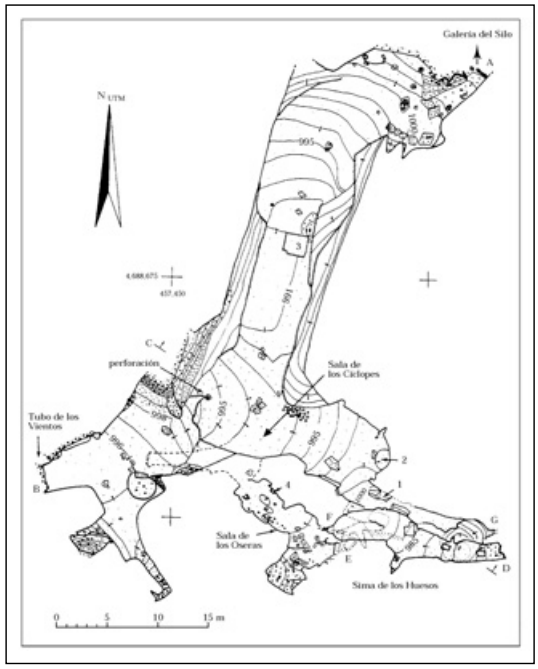
nológico dentro del modo 2 (Barsky y Henry de Lumley, 2010).

La morfología de los especímenes de Tautavel es, una vez más, intermedia, con rasgos de neandertales y erectus (H. de Lumley y M. A. de Lumley, 1973). Su parecido respecto del cráneo de Steinheim es notorio, aunque con una capacidad más grande (1.100-1.200 cm^3). Por el contrario, el aspecto de la bóveda es más alargado y bajo, como en el caso de los erectus asiáticos. Los fragmentos femorales (Arago XLVIII, LI y LIII) y de la cadera izquierda (Arago XLIV) recuerdan a OH 28 de Olduvai (Day, 1982). No es extraño, pues, que Michael Day (1986) sostuviese que se trataba de una forma europea de transición entre *Homo erectus* y *Homo sapiens*.

4.4 La Sima de los Huesos

La Sima de los Huesos es un yacimiento que forma parte de la sierra de Atapuerca (España), cercano a los de la Gran Dolina y Sima del Elefante ya comentados en el capítulo anterior (véase figura 16.13). Se trata de un pozo profundo al que cabe acceder por la Cueva Mayor (a 500 metros de distancia) o por la Cueva del Silo. Un complejo sistema de pasadizos y cavernas, con distintos indicios de ocupación humana procedentes, en su mayor parte, de la Edad del Bronce, permite llegar a una chimenea vertical de 13 metros de profundidad en el interior de la Cueva Mayor de difícil acceso, a la que sigue un túnel en pendiente de otros 15 metros.





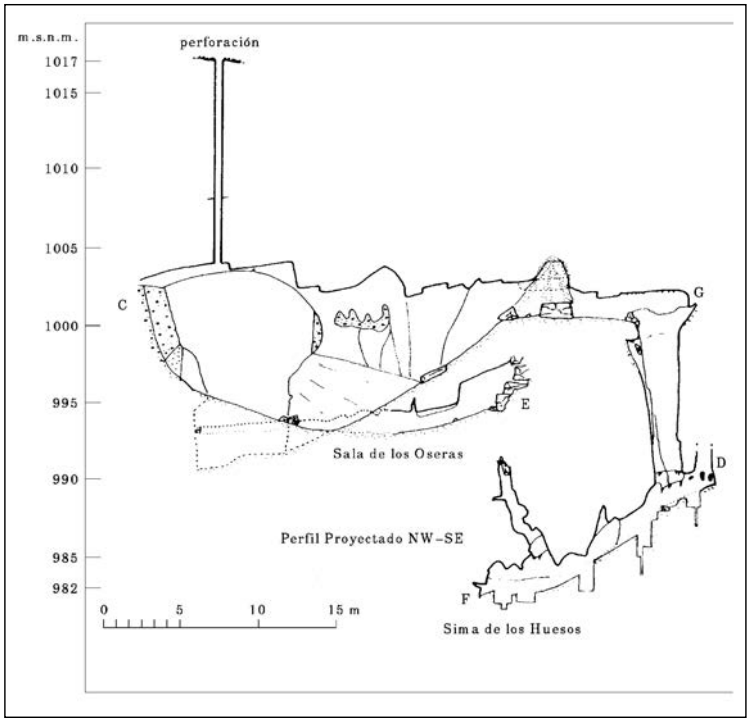


Figura 16.13 Arriba, izquierda: mapa general de los yacimientos de la sierra de Atapuerca. Arriba, derecha: plano de detalle del acceso a la Sima de los Huesos a través de la Sala de los Cíclopes, dentro de la Cueva Mayor. El número 1 indica los escombros acumulados por Trinidad Torres en sus excavaciones de 1976. Los números 2, 3 y 4 corresponden a catas realizadas. El plano de la Sima de los Huesos ha sido situado al nivel de los de la Sala de los Cíclopes y Sala de las Oseras, aunque el yacimiento se encuentra en realidad por debajo de esas cámaras, como se ve en el esquema de la parte inferior. En éste se aprecia la perforación realizada desde la superficie para facilitar la retirada de ejemplares y escombros (dibujos de G. E. Edelweiss recogidos en Arsuaga, Martínez, Gracia, Carretero, Lorenzo *et al.,* 1997).

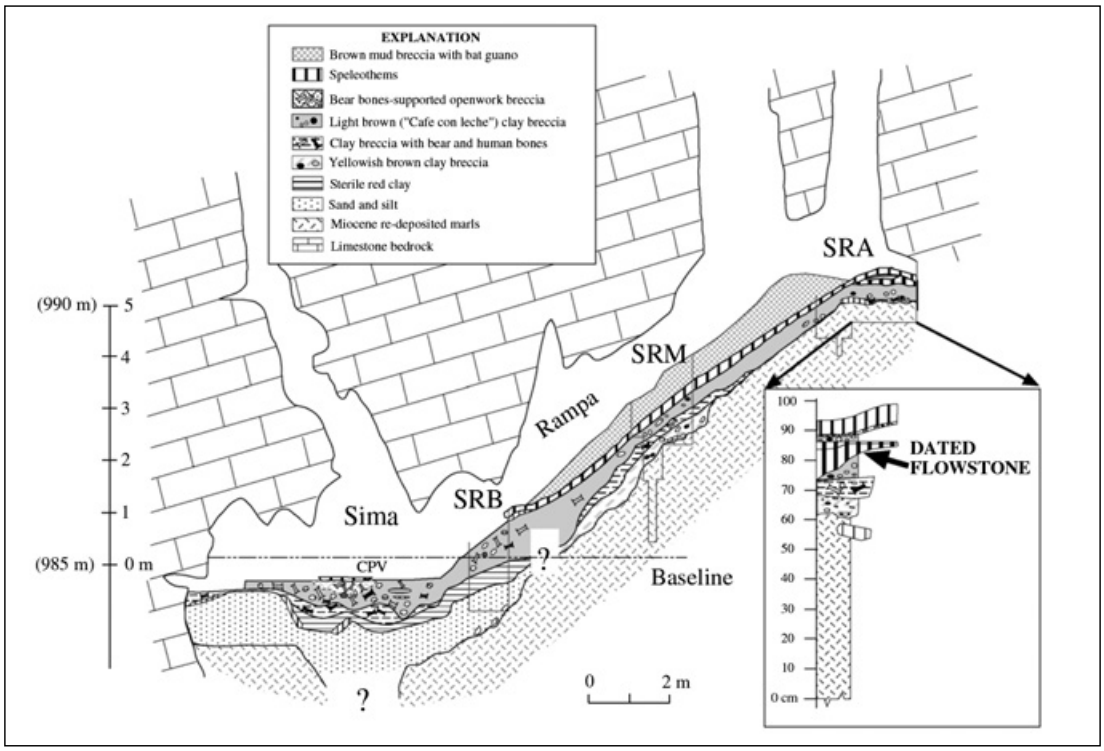


Figura 16.14 Situación del espeleotema SRA de la unidad 3 de la Sima de los Huesos (Bischoff *et al.,* 2007).

Una gran cantidad de restos fósiles de homininos y otros mamíferos ha aparecido en la Sima de los Huesos desde que, a finales del mes de agosto de 1976, Trinidad Torres encontró allí una serie de especímenes de humanos del Pleistoceno Medio. La muestra incluía una mandíbula sin los ramus, dos fragmentos de otra mandíbula, trece dientes y dos fragmentos de parietal (Aguirre y Torres, 1976). La recolección de los ejemplares supone en la Sima un trabajo muy duro habida cuenta de las dificultades del acceso, que obligan a utilizar técnicas de espeleología. Aun así, los trabajos del equipo, dirigido por Emiliano Aguirre primero y por José Luis Arsuaga, José María Bermúdez de Castro y Eudald Carbonell tras la jubilación de Aguirre en 1990, retiraron más de una tonelada y media de masa arcillosa rojiza, sin planos de estratificación definidos, en la que se encontraban restos de homininos —revueltos, en ocasiones, por los excursionistas que habían logrado acceder a la Sima. Después del trabajo de criba y selección aparecieron fósiles de al menos 27 individuos distintos, unos ejemplares que representan todas las partes del esqueleto humano (Aguirre, 1995; Arsuaga, 1994). En 1997 eran ya más de 32 los individuos identificados (Arsuaga, Martínez, Gracia, Carretero, Lorenzo *et al.,* 1997).

La datación de una de las mandíbulas de la Sima de los Huesos, mediante el recuento de rayos gamma en los isótopos de uranio, dio 300.000 años de antigüedad (Aguirre, 1995). La comparación de la fauna de grandes mamíferos concedió, por su parte, una edad entre 525.000 y 340.000 años (Aguirre, 1995). El espeleotema SRA-3 que subyace a los huesos humanos fue datado por James Bischoff y colaboradores (2003) en más de 350.000 años mediante la técnica de espectrometría de masas (TIMS, véase caja 16.11). El reanálisis de seis muestras de SRA-3 mediante una técnica más precisa (MC ICP-MS,

Caja 16.11 Espectrometría de masas

La espectrometría de masas con ionización térmica (*Thermal-ionization mass-spectroscopy,* TIMS) es una mejora de la técnica de datación de series de uranio que logra el análisis directo, con una gran fiabilidad, de los isótopos en muestras tan pequeñas como unos pocos centigramos. Un paso más se ha dado gracias a la técnica MC ICP-MS (*Multi-collector inductively-coupled plasma mass-spectrometry*), que permite el uso de una fuente de ionización a presión atmosférica estándar: el plasma de argón o xenón.

véase caja 16.11) elevó esa cifra hasta *c.* 600.000 años, con 530.000 como límite más conservador que busca la minimización de los posibles errores (Bischoff *et al.,* 2007).

De la Sima de los Huesos procede una cantidad ingente de especímenes de hominínos. Los restos postcraneales hallados allí constituyen el 70% de los pertenecientes al Pleistoceno Medio en el mundo entero (Arsuaga, 1994). Además, como se trata de seres con una unidad geográfica, temporal y, posiblemente, hasta familiar, se ha podido llevar a cabo un estudio paleodemográfico capaz de indicar la distribución de tamaños, dimorfismos sexuales y polimorfismos existentes en una única población (Bermúdez de Castro, 1995). Un ejemplo del tipo de estudio que permite la población de la Sima de los Huesos es el del análisis comparativo de los dos segmentos de la arcada dental, el anterior (incisivos y caninos) y el posterior (premolares y molares). Gracias a sus resultados, José María Bermúdez de Castro y María Elena Nicolás (1996) sostuvieron que la muestra asiática de *H. erectus* es fácilmente distinguible de la europea del Pleistoceno Medio, mientras que ésta y la africana tienden a agruparse.

En julio de 1992 se encontraron en la Sima de los Huesos tres cráneos: una calota (cráneo 4), un cráneo virtualmente completo (cráneo 5; figura 16.15) y otro más fragmentario de un individuo infantil (cráneo 6) (Arsuaga *et al.,* 1993). Todos esos ejemplares tienen una capacidad craneal alta, aunque no en la misma medida: 1.390 cm^3 para el cráneo 4 y 1.125 cm^3 para el 5.

Un nuevo fósil de la Sima descrito en 2009, cráneo 14 (véase figura 16.16), ha sido atribuido a una hembra inmadura, menor de 18 años, «Benjamina» (Gracia *et al.,* 2009; 2010). Tras la reconstrucción, el cráneo 14 mostró unas deformaciones craneales que son indicio firme de haber padecido una patología severa, craneosinostosis simple, consistente en un cierre prematuro de la sutura lamboidal (Gracia *et al.,* 2009; 2010). Ana Gracia y colaboradores (2009; 2010) analizaron los factores etiológicos implicados en ese descubrimiento planteando una hipótesis acerca del tipo de vida propio de los homininos del entorno temporal cercano a los 500.000 años.

El hallazgo reciente en la Sima de los Huesos de una columna lumbar (Bonmatí *et al.,* 2010) atribuida al mismo individuo del que procede la pelvis masculina completa SH 1 (Arsuaga *et al.,* 1999) ha permitido reconstruir un conjunto lumbo-pélvico excepcional y muy informativo dentro del registro fósil de los

Caja 16.12 Edad de muerte en la muestra de la Sima de los Huesos

Todos los restos de la Sima de los Huesos son de individuos adultos tirando a jóvenes, es decir, pertenecientes al tramo de población en el que menos mortandad cabría esperar. La explicación de la presencia en un lugar tan inaccesible de tantos restos de homininos es del todo tentativa. Se aventuró en una primera interpretación tafonómica que pudieron ser arrastrados por las riadas, pero con posterioridad algunos de los miembros del equipo investigador de Atapuerca han apuntado que podría tratarse de una especie de enterramiento intencional (http://www.pagina12.com.ar/2001/suple/Futuro/01—04/01—04—28/nota_a.htm).

Figura 16.15 Izquierda: cuadrículas U-16 y T-16 (área B) en la excavación de la Sima de los Huesos en la campaña de julio de 1992; todos los fósiles que aparecen son humanos excepto un fragmento de costilla de oso situado en la parte superior central (Arsuaga, Martínez, Gracia, Carretero, Lorenzo *et al.,* 1997). Derecha: cráneo 5 de la Sima de los Huesos, Atapuerca. Fotos: Javier Trueba/Madrid Scientific Films.

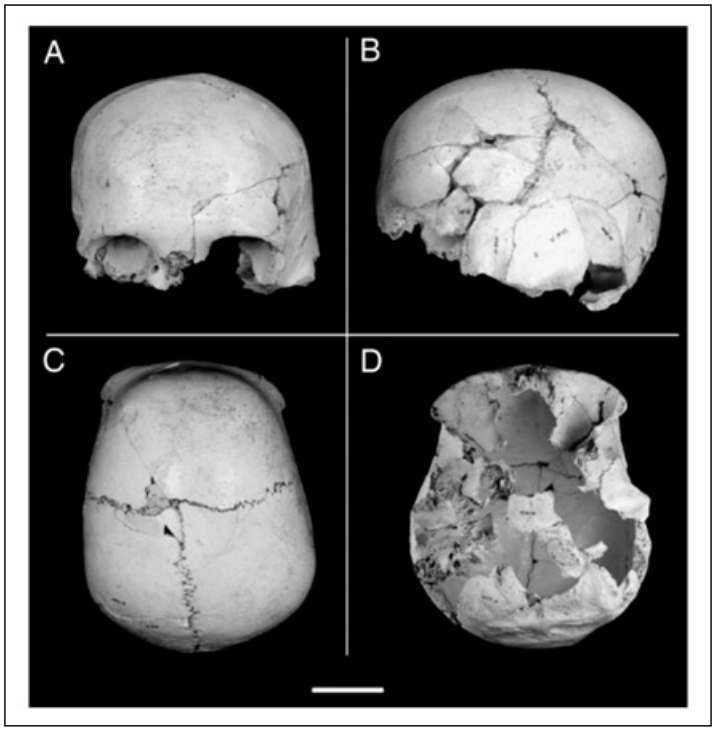


Figura 16.16 Cráneo 14 de la Sima de los Huesos, vistas frontal (A), lateral (B), superior (C) e inferior (D). Barra de escala: 5 cm. Foto: Javier Trueba/ Madrid Scientific Films.

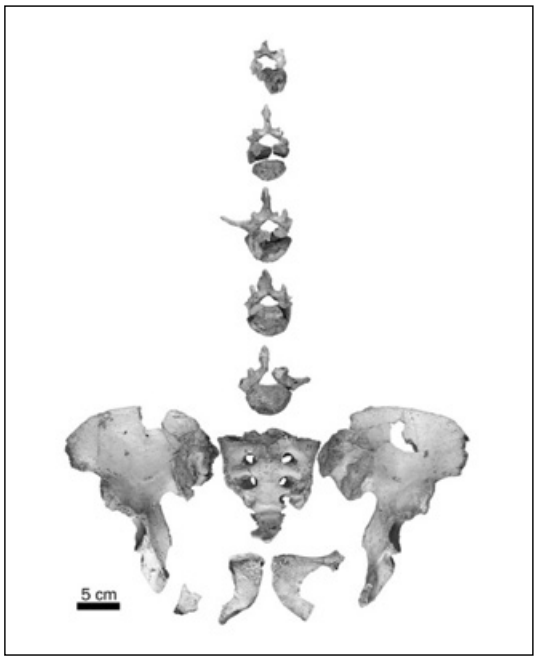


Figura 16.17 Pelvis SH 1, tras su reconstrucción con el añadido de la espina lumbar (Bonmatí *et al.,* 2010).

homininos del Pleistoceno Medio. A través del análisis del conjunto, Alejandro Bonmatí y colaboradores (2010) dedujeron la presencia en *Homo heidelbergensis* —a esa especie se atribuyen los ejemplares de la Sima de los Huesos— de la pauta primitiva de la pelvis en el género *Homo,* con un dimorfismo sexual en el canal pélvico que conduciría a partos difíciles.

El conjunto lumbo-pélvico de SH 1 indica la presencia de distintas patologías degenerativas relacionadas con la edad avanzada de muerte del individuo (por encima de 45 años). Se trata de otro indicio que se une al ya mencionado del cráneo 14 y apunta hacia prácticas sociales de asistencia que serían propias de *H. heidelbergensis*.

5. Estadios en la evolución europea

Atapuerca ha proporcionado pistas muy firmes acerca de cómo habría tenido lugar la transición de los homininos del Pleistoceno Medio a las especies propias del Superior. Desde el primer momento se excluyó que los especímenes de la Sima de los Huesos pudiesen clasificarse dentro de *Homo erectus* (Aguirre y M. A. de Lumley, 1977; Aguirre *et al.,* 1980) porque se trataba de ejemplares más evolucionados. La alternativa taxonómica disponible para los especímenes europeos de esa edad sería, entonces, la especie *Homo heidelbergensis*. Sin embargo, la abundancia de los restos de la Sima permite proponer otro esquema.

5.1 El modelo de acumulación

Hemos considerado los ejemplares europeos del Pleistoceno Medio como humanos «arcaicos», con el taxón *Homo heidelbergensis* como referencia taxonómica más común. Para numerosos autores, *Homo heidelbergensis* no sólo sería el ancestro inmediato de los neandertales sino que constituiría de hecho el LCA de neandertales y humanos modernos (Rightmire, 1997; Ward y Stringer, 1997). Existe, sin embargo, otra posibilidad de cara a interpretar el proceso de transición hacia los neandertales. Se trata del «modelo de acumulación» *(accretion model)* de David Dean, Jean-Jacques Hublin y Ralph Holloway (1998), que propuso distinguir entre cuatro diferentes etapas en ese proceso evolutivo (tabla 16.3). Con arreglo a las evidencias disponibles, ésta parece la mejor interpretación del proceso: los ejemplares que hemos llamado de transición corresponderían a las dos primeras de esas etapas, es decir, al período de tiempo que transcurre entre el MIS 15 y el MIS 7.

De acuerdo con Christopher Stringer (1993), un esquema así permite de hecho eliminar el taxón *Homo heidelbergensis* dentro de la cadena evolutiva por ser innecesario. Los humanos «arcaicos» europeos serían, de acuerdo con esa idea, unos neandertales incipientes que no justifican la asignación de una especie distinta. De tal forma, el modelo de acumulación de Dean, Hublin y Holloway (1998) establecería diferentes grados dentro de lo que es una sola especie, *Homo neanderthalensis,* con un rango temporal de existencia que

Tabla 16.3 Estadios dentro de la evolución anagenética de los neandertales (según Dean *et al.,* 1998, modificado)

Estadio	*Ejemplares*
Neandertal 1 (preneandertales tempranos)	Arago Mauer Petralona
Neandertal 2 (preneandertales)	Bilzingsleben (similar en parte a los del estadio 1) Vértesszöllös (similar en parte a los del estadio 1) Atapuerca (Sima de los Huesos) Swanscombe Steinheim Reilingen
Neandertal 3 (neandertales tempranos)	Ehringsdorf Biache (1) La Chaise Suard Lazaret La Chaise Bourgeois-Delaunay Saccopastore Krapina (la mayoría) (no del todo claro) Shanidar (en parte) (no del todo claro)
Neandertal 4 (neandertales clásicos)	Neander Spay Monte Circeo (el resto) Gibraltar cantera Forbes (no del todo claro) La-Chapelle-aux-Saints La Quina La Ferrassie Le Moustier Shanidar Amud

comienza en los fósiles del estadio de *preneandertales tempranos,* Arago, Mauer y Petralona, al que cabe añadir la Sima de los Huesos tanto por razones de análisis morfológico de sus ejemplares como a causa de la datación última del yacimiento.

Si *Homo heidelbergensis* no es un taxón necesario para documentar la evolución de los homininos europeos hacia los neandertales, otra cosa distinta sucede con el tránsito desde *Homo erectus*. Al hablar en el capítulo anterior de los primeros colonizadores europeos

Caja 16.13 El modelo de acumulación

Como indicaron Aurélien Mounier, François Marchal y Silvana Condemi (2009), el modelo de acumulación sigue un patrón definido por Jean Piveteau (1970) y desarrollado luego por Bernard Vandermeersch y sus discípulos (Vandermeersch, 1978; Condemi, 1989). En este marco, *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis* se consideran cronoespecie, de un linaje exclusivamente europeo.

hemos planteado la hipótesis de un reemplazamiento posterior a través de nuevas poblaciones procedentes de África (que podrían haberse hibridado en parte con los primeros pobladores de Europa). ¿Qué homininos serían esos diversos colonizadores? ¿Un mismo *Homo erectus* migra a Europa y, en paralelo, evoluciona en África o es preciso considerar distintos taxa?

Cabe recordar que los autores que han presentado y analizado los materiales de Atapuerca (Bermúdez de Castro, Arsuaga *et al.,* 1997; Carbonell *et al.,* 2005) se han opuesto de forma expresa a una secuencia evolutiva que incluya a *H. antecessor* en el linaje que conduce a los neandertales, teniéndolo por el LCA de éstos y de *Homo sapiens*. Para discutir en qué medida es o no así, el modelo de evolución hacia las especies del Pleistoceno Superior debe tener en cuenta también el proceso filogenético que se desarrolla en el continente africano. Lo haremos en breve, tras la consideración de los indicios que proporciona el registro arqueológico.

5.2 Evolución cultural en la transición europea

La colonización permanente de Europa se inició por medio de la oleada migratoria de pobladores que hemos ido analizando hasta aquí. En varios de los yacimientos comentados han aparecido artefactos del modo 2, que contrastan con los útiles del modo 1 asociados a los indicios de ocupación más antigua del continente y proporcionan un argumento en favor de la hipótesis de la «cronología corta». Numerosos yacimientos europeos contienen, a partir del MIS 14 y, en especial, del MIS 11, esas herramientas más avanzadas que los choppers, lascas y núcleos simples similares a los de la cultura Olduvaiense. La tabla 16.4 contiene los casos más notorios.

A partir del nivel cultural propio del modo 2, los homininos europeos desarrollaron técnicas más avanzadas que pueden esquematizarse a través de la secuencia achelense-levallois-musteriense, siendo esta última tradición cultural propia ya de los neandertales. Sin embargo, el proceso de cambio es, como cabe imaginar, más complejo. Son varias las técnicas de talla lítica que, en distintas localizaciones europeas, indican o bien una evolución del modo 2 o una alternativa a las herramientas achelenses más características.

La figura 16.18 muestra un diagrama de la diversidad cultural existente en Europa en el Paleolítico Medio. El esquema combina tanto una perspectiva temporal de evolución (indicada, de abajo arriba, por el desarrollo tecnológico) como una diversidad geográfica (con el proceso de Europa oriental situado en la parte derecha de la figura).

Pero incluso un diagrama como el de la figura 16.18 puede ser considerado demasiado sencillo. François Bordes (1953) indicó la existencia de hasta cinco facies culturales distintas en la industria musteriense (musteriense típico; de tradición achelense —tipos A y B—; Quina-Ferrassie; denticulado y vasconiense). Cabe considerar también como variable el sistema técnico dominante en cada industria. Tomándolo en cuenta, el análisis de Emmanuelle Vieillevigne y colaboradores (2008) de la secuencia temporal de cambio de

Caja 16.14 Industrias de transición

David Brose y Milford Wolpoff (1971) calificaron de «industrias de transición» las que, a juicio de los autores, indican una evolución gradual del nivel tecnológico desde el Paleolítico Medio al Paleolítico Superior. Sin embargo, aquí estamos considerando otro tipo de transición anterior: el que se da en el continente europeo hasta llegar a la industria musteriense, que constituye el punto de partida de las «industrias de transición» de Brose y Wolpoff (1971). Forman parte de éstas la tradición chatelperroniense, que es una evolución de la cultura musteriense, y la auriñaciense, que es una de las técnicas del Paleolítico Superior propias de los humanos modernos.

Tabla 16.4 Principales yacimientos europeos con industria lítica posteriores a MIS 15 y anteriores a MIS 7

País	*Yacimiento*	*Edad*	*Tradición cultural*	*Referencia*
Francia	Caune de l'Arago	MIS 14, 13 y 12	modo 2	Barsky y de Lumley (2010)
Hungría	Vértesszöllös	*c.* 0,35 MIS 11/9	modo 2	Despriée *et al.* (2011)
Alemania	Bilzingsleben	MIS 7 o MIS 11	modo 2	Haidle y Pawlik (2010)
España	Cuesta de la Bajada	MIS 11	modo 2	Santonja y Pérez-González (2010)
Francia	Arago G	0,50/,45	modo 2	Falguères *et al.* (2010)
Italia	Visogliano	0,48/0,44	modo 2	Falguères *et al.* (2010)
Francia	La Celle	MIS 11	modo 2	Limondin-Lozouet *et al.* (2010)
Italia	Fontana	0,46	modo 2	Abbate (2011)
Italia	Ceprano	0,45	modo 2	Giovanni Muttoni *et al.* (2010)
Italia	Castel di Guido	*c.* 0,43	modo 2	Francesco Mallegni *et al.* (1983)
Alemania	Bilzingsleben	0,4	modo 2	Ernesto Abbate y Sagri (2011)
Francia (Valle Loir)	Grouais-de-Chicheray	0,4	modo 2	Desprieé (2011)
Francia	Arago	*c.* 0,4	modo 2	Abbate (2011)
Francia	St. Acheul	0,4	modo 2	Abbate (2011)
Inglaterra	Swanscombe	0,4	modo 2	Abbate (2011)
Italia	Terra Amata	0,4	modo 2	Abbate (2011)
España	Torralba	0,4	modo 2	Falguères *et al.* (2006)
España	Ambrona	0,4/0,3	modo 2	Falguères *et al.* (2010)
Francia	La Micoque	0,4/0,3	modo 2	Falguères *et al.* (2010)
Francia (Valle Cher)	La Morandiére	0,37	*levallois*	Desprieé (2011)
Francia	Orgnac	0,35	modo 2	Falguères *et al.* (2010)
Inglaterra	Hoxne	0,3	modo 2	Abbate (2011)
Italia	Torre in Pietra	*c.* 0,3	modo 2	Desprieé (2011)
Italia	Valdarno	0,3	modo 2	Abbate (2011)
Francia (Valle Creuse)	Champs-de-Chaume	0,3/0,2	*levallois*	Desprieé (2011)
Francia (Valle Loir)	Villeprovert	0,24	*levallois*	Desprieé (2011)

las industrias líticas en el sudoeste de Francia entre los estadios MIS 10 y MIS 3 cruzó las facies culturales definidas por Bordes (1953), añadiendo tres más (Paleolítico Medio antiguo, chatelperroniense y auriñaciense antiguo), con los sistemas técnicos *levallois,* discoide, Quina, laminar y *façonnage*.

Del estudio de Vieillevigne *et al.* (2008) se desprende, ya sólo para el sudoeste francés, la existencia de un proceso de diversidad tecnológica notable. Ni que decir tiene que la consideración del conjunto del continente eleva hasta extremos casi inabarcables la nómina de las distintas industrias descritas. Pero el propósito que nos lleva a detenernos en los diversos modos culturales no es arqueológico sino antropológico; se trata, por tanto, de entender en qué medida cabe rastrear, dentro de la diversidad cultural, una evolución compartida de las técnicas de talla que ponga de manifiesto la posible sustitución de poblaciones.

La explicación evolutiva de un proceso de solapamiento, diversidad y cambio cultural a

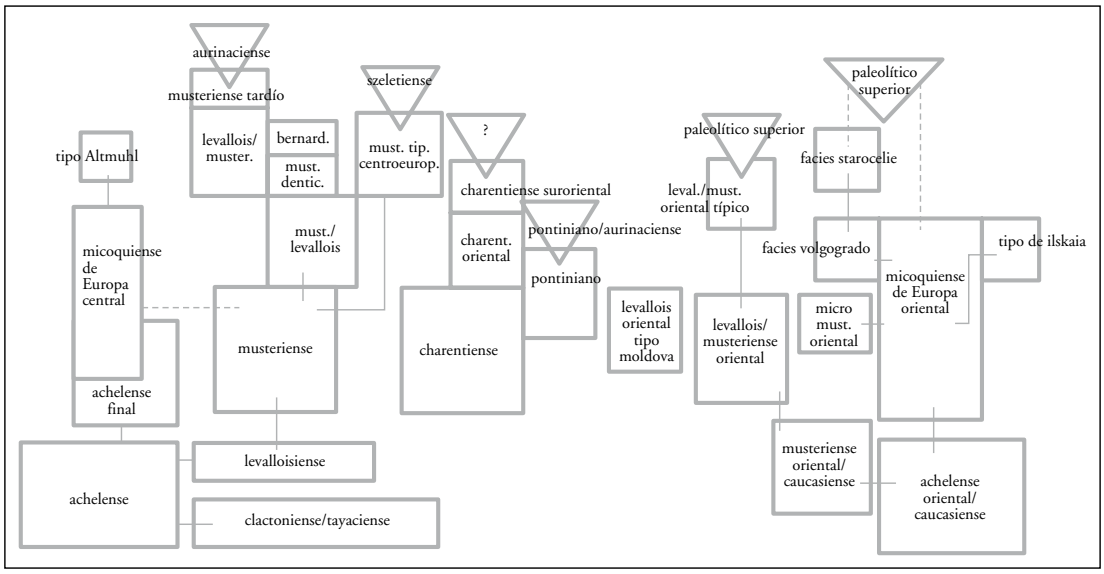


Figura 16.18 Fases regionales de la cultura lítica del Paleolítico europeo a partir de la industria achelense. Esquema de José Luis Díez Martín (2003) basado en Otte (1996).

la larga como el que muestran los estudios de la transición europea es un tanto comprometida. Siguiendo la línea de tantos otros autores que han interpretado el sentido que tiene la cultura para la evolución humana, entendemos las industrias líticas como medios —socialmente compartidos, utilizados y transmitidos— que sirven en primer lugar para obtener recursos de supervivencia pero no pueden desligarse de otros aspectos funcionales derivados de la propia organización de cada grupo. Siendo así, la diversidad cultural dependerá no sólo de unas pautas generales diseminadas en amplios territorios durante lapsos considerables de tiempo sino, también, de una multitud de factores que siguen de manera estrecha presiones ecológicas con componentes temporales y geográficos locales. Las alternativas climáticas, la disponibilidad de materias primas, las necesidades de uso en un preciso enclave y momento, las tradiciones regionales de talla, la sujeción a las normas sociales y las contingencias históricas —que incluyen las relaciones entre cada grupo y los próximos—, son variables a tener en cuenta de cara a valorar el sentido de la sucesión de modos culturales y el papel, dentro de ese sentido general, de las posibles desviaciones presentes en cada localidad.

Cabe añadir que el uso funcional de los útiles líticos puede llevar a una confluencia en los tamaños y formas a medida que las necesidades así lo exijan. El ejemplo dado por Marcel Otte (2010) respecto de los bifaces es muy ilustrativo. Si, siguiendo una práctica muy común, identificamos «bifaz» con la herramienta típica de la tradición achelense, entonces —sostiene Otte— no se puede denominar así a los útiles Micoquienses abundantes en la Europa central: unas hachas asimétricas talladas mediante retoques alternativos en cada una de las dos caras que poco tienen que ver ni con la *châine opératoire* achelense ni con la forma de los verdaderos bifaces. De igual manera, los artesanos neandertales, duchos en la técnica musteriense, conseguían hojas muy trabajadas, de gran simetría y filo muy aguzado, siguiendo una *châine opératoire* que, en sus primeros estadios, partía de núcleos dotados ya de forma. Si un artefacto así se dejaba abandonado sin continuar el proceso de talla, puede ser tomado erróneamente por un «bifaz» (Otte, 2010).

La cuestión estriba, pues, en la necesidad de tener en cuenta el proceso de evolución tecnológica esquematizado en la figura 16.18 dejando de lado lo que puedan ser particularidades locales y centrándonos en las tradiciones más generales que nos puedan indicar la continuidad o la sustitución de las poblaciones. Dentro de ese apartado general, la industria clactoniense es una técnica de talla alternativa a la achelense en la transición tecnológica europea desde el modo 1. La diferencia más notoria que existe entre una y otra es la ausencia de bifaces en la industria clactoniense. Pues bien, como recordó Fernando Díez Martín (2003), el clactoniense se interpretó durante años como un estadio anterior al achelense y preparatorio de éste, mientras que ahora se considera como una respuesta particular, cronológicamente paralela a la de los útiles achelenses, que obedece a la ausencia de materias primas adecuadas. Siendo así, el clactoniense debe tenerse por perteneciente al modo 2 y, por tanto, propio de las poblaciones que contribuyen al asentamiento permanente en Europa. La continuidad de los pobladores de la «cronología corta» no se ve comprometida, pues, por la presencia de una diversidad cultural notable.

5.3 La evolución fuera de Europa

Los procesos de transformación de los hominidos del Pleistoceno Medio no sólo tuvieron lugar en Europa. Los autores afines a la Hipótesis Multirregional a la que nos referíamos a principios de este capítulo indican, de hecho, la presencia de fósiles indicativos de unos cambios parecidos tanto en África como en Asia. Sin embargo, y como vamos a ir viendo en adelante, no se trata del mismo tipo de evolución. Si la propia de Europa dio lugar a la aparición de *Homo neanderthalensis* —con la duda aún pendiente de cuáles podrían haber sido las relaciones de ese taxón con *Homo sapiens*—, una gran mayoría de autores acepta hoy que el origen de los humanos modernos tuvo lugar en el continente africano, por lo que el proceso de cambio implica el paso *in situ* desde *Homo erectus* a *Homo sapiens*. Por lo que se refiere a Asia, la postura más generalmente admitida era la de una estasis de *Homo erectus* que se prolonga hasta que, alrededor de 70.000 años atrás, es sustituido —o asimilado— por los humanos modernos. Pero los estudios más recientes ponen en cuestión un modelo tan simple.

Las evidencias genéticas que vamos a examinar en los capítulos próximos permiten sostener el esquema siguiente:

- La evolución de los homininos hacia las formas propias del Pleistoceno Superior se realizó de forma distinta en Europa, África y Asia.
- *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* son dos especies diferentes.
- En el Pleistoceno Medio y Superior tuvieron lugar varios flujos migratorios desde el continente africano hacia Asia y Europa.
- La aparición de los humanos modernos se dio en África, extendiéndose luego hacia Asia y Europa.
- En ese proceso de extensión se produjeron distintos episodios limitados de hibridación entre las poblaciones de *H. sapiens* y las locales.

Ninguno de los dos modelos, la Hipótesis Multirregional y la Hipótesis del Reemplazamiento, retrata a la perfección un proceso de cambio evolutivo así. Aunque las evidencias disponibles hoy apoyan la idea de una especie de humanos modernos que surge en África y ocupa después los demás continentes, la manera como se produce esa dispersión incluye ciertas hibridaciones que el modelo original *Out of Africa* daba por inexistentes. Ha sido la recuperación del DNA humano fósil y su comparación con el de las poblaciones actuales lo que ha permitido indicar las relaciones que existen entre los diversos taxa humanos en el Pleistoceno Superior. Volveremos sobre esos procesos en el capítulo 20.

17. Neandertales

Pocos homininos han recibido tanta atención, ya sea científica o popular, como los neandertales. Por ese mismo motivo, también pocos de ellos han sido tratados de manera tan confusa, diversa y hasta opuesta.

La historia de los neandertales comienza, tal y como la han narrado Eric Trinkaus y Pat Shipman (1993), en el valle de Neander, cerca de Düsseldorf (Alemania). Los trabajos llevados a cabo por canteros en las cuevas calizas de Feldhofer, a unos 20 metros por encima del río Düssel en Renania del Norte-Westfalia (Alemania), condujeron a un hallazgo de gran importancia. En el mes de agosto de 1856 se procedió a volar la entrada de las cuevas con el fin de obtener materiales de construcción. Al limpiar los escombros producidos por la voladura, aparecieron unos huesos fósiles entre los que se encontraban una calota, huesos de la cadera, costillas y parte del brazo de un ser más robusto que los humanos actuales (véase figura 17.1). El capataz de las obras creyó que se trataba de los restos de un oso cavernario e hizo apartar los huesos para el maestro de la escuela de Elberfeld. Éste, Johann Fuhlrott, los identificó de inmediato como propios de un ser humano muy primitivo y robusto.

En la reunión de 1863 de la British Association for the Advancement of Science, William King, profesor del Queen's College en Galway (Irlanda), propuso (en una nota a pie de página; King, 1864) la clasificación de los restos de Neandertal como *Homo neanderthalensis*. King sostuvo que las diferencias con los seres humanos eran tan grandes que debían alcanzar no sólo a la especie sino al género aunque no extremó tanto su propuesta. De hecho, King vio en los ejemplares de Neander una semejanza mayor con los chimpancés que con los humanos actuales.

Lo cierto es que, pese a sus reluctancias, William King ha pasado a la historia como quien nombró al *Homo neanderthalensis*. Desde esa primera solución taxonómica los neandertales se han colocado en hasta 34 especies y seis géneros distintos (Heim, 1997). Las únicas alternativas consideradas hoy de forma amplia suponen aceptar el *Homo neanderthalensis* o bien incluir a los neandertales en la subespecie *Homo sapiens neanderthalensis* (Campbell, 1964).

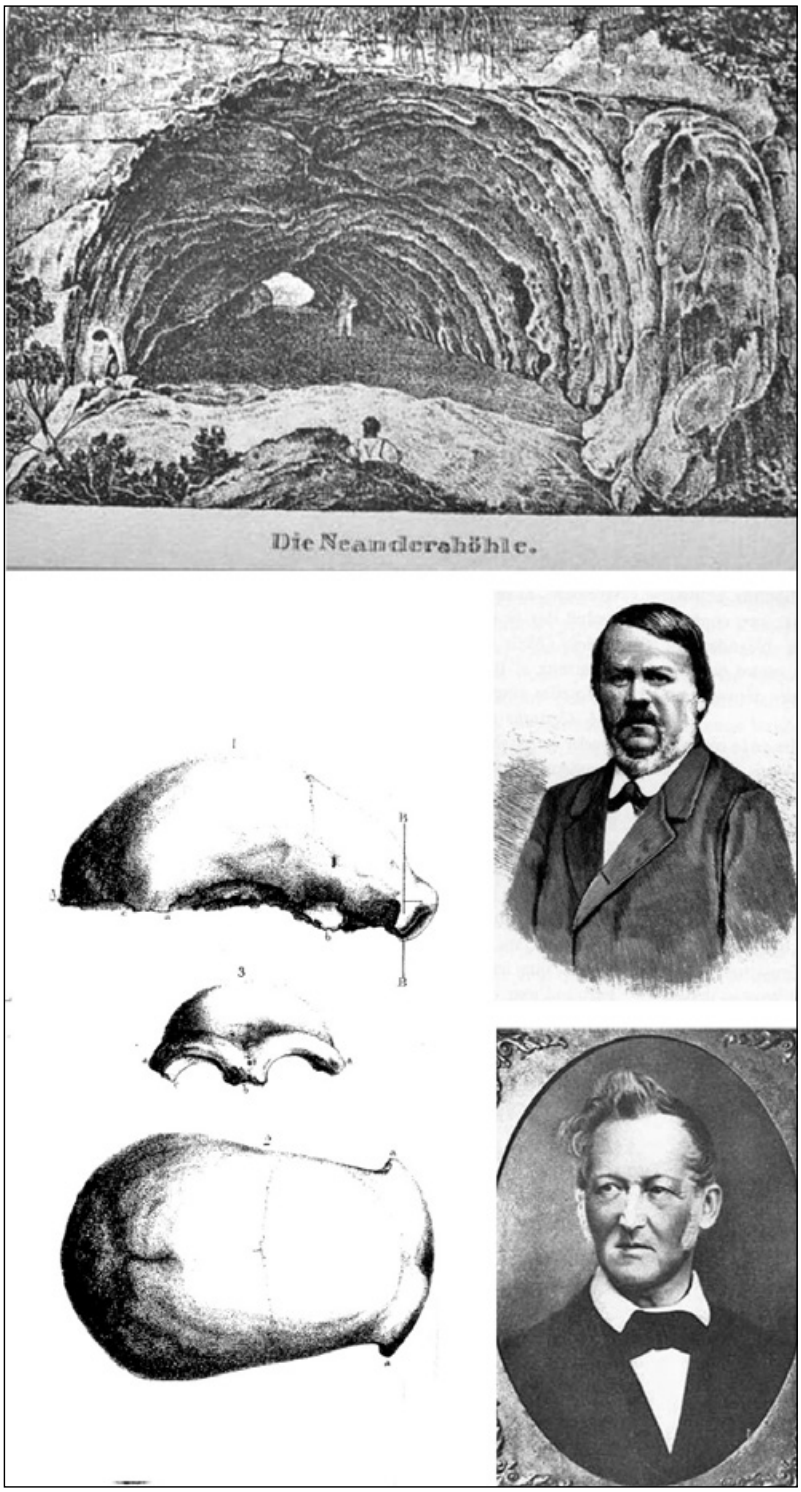


Figura 17.1 Arriba, cueva de Feldhofer en un grabado de la época (Bongard, 1835. Ilustración de http://www.slideshine.de/10519). Abajo, izquierda: dibujos de la calota de Neander incluidos en el artículo en el que William King (1864) propuso el taxón *H. neanderthalensis*. Abajo, derecha: Hermann Schaaffhausen y Johann Fuhlrott. (Ilustración de http://www.slideshine.de/10519).

Caja 17.1 Las circunstancias del hallazgo de Neander

El hallazgo del valle de Neander precedió en tres años a la publicación del *Origin of Species* de Charles Darwin. No es raro que se intentase explicar la morfología de los ejemplares de formas que hoy consideramos peregrinas. Entonces no existía la aproximación evolucionista de que disponemos nosotros.

Hermann Schaaffhausen, profesor de anatomía de la Universidad vecina de Bonn, presentó de forma preliminar el conjunto de fósiles el día 4 febrero de 1857 ante la Sociedad Médica y de Historia Natural del Bajo Rhin (Bonn). El 2 de junio de ese mismo año, Fuhlrott primero y Schaaffhausen a continuación realizaron una descripción detallada de los especímenes de Neander ante la Sociedad de Historia Natural de Prusia, Rhinlandia y Westfalia (Trinkaus y Shipman, 1993). La interpretación anatómica llevada a cabo por Schaaffhausen fue rigurosa si la comparamos con las que habrían de llegar después. Atribuyó el aspecto del cráneo, deforme si lo comparamos con los de los seres humanos modernos, a una condición natural, aunque desconocida hasta «en las más bárbaras razas», por utilizar sus mismas palabras. Con ello Schaaffhausen, dos años antes de que se publicase el *Origin of Species* de Darwin, planteaba la posible existencia, en un período «en el que los últimos animales del diluvio aún existían», de seres anteriores a los germanos y los celtas. Schaaffhausen no habló, por supuesto, de ninguna especie distinta a *Homo sapiens*. Él creyó que los huesos pertenecían a alguna tribu salvaje del noroeste de Europa desplazada luego por los germanos. Pero también negó que las deformaciones, tanto las traumáticas (el radio descubierto mostraba una fractura mal curada) como las anatómicas se debiesen a patologías como el raquitismo.

La idea de que los huesos de Neander pertenecían a algún ser deforme por motivos patológicos, pese a las advertencias contrarias de Schaaffhausen, tuvo su fortuna en los años que siguieron al hallazgo. Así, C. Carter Blake (1862), tras el examen de una réplica del cráneo, concluyó que se trataba de un «pobre idiota o ermitaño» con malformaciones patológicas que indicaban un desarrollo anómalo y que habría muerto en la caverna en la que se había refugiado. Trinkaus y Shipman (1993) hacen hincapié en la extraña afirmación de Blake de que los restos de Neander no podían atribuirse a un ser de una especie diferente a la de *Homo sapiens*, toda vez que hasta entonces nadie había sugerido algo así.

Caja 17.2 Oscuridad moral

La forma como interpretó William King la morfología del cráneo de Neander, teñida del lenguaje enfático de la época, ha sido relacionada por Trinkaus y Shipman (1993) con las influencias de la frenología por aquel entonces en boga. En especial lo que respecta a la conclusión de King sobre la «oscuridad moral» del ser cuyos restos estaba interpretando. Pero no debe olvidarse que el propio Darwin, en su *Descent of Man* publicado años más tarde, haría suya la idea de la «inferioridad moral» de las tribus salvajes.

1. Los primeros neandertales

Aun cuando los fósiles del valle de Neander fueron los primeros en ser clasificados, tres décadas antes habían aparecido ya ejemplares que, en su momento, no fueron entendidos así pero pertenecen al taxón nombrado más tarde. En el año 1829, Phillip Charles Schmerling, un médico y anatomista belga, halló tres cráneos en la cueva de Engis (Bélgica). El primero de ellos sufrió un deterioro considerable que impide identificarlo y el segundo pertenece a un ser humano moderno pero el tercero de ellos es de un niño neandertal de una edad de dos o tres años (Conroy, 1997). Se trata todavía del cráneo mejor conservado de un neandertal infantil de que se dispone (véase figura 17.2).

Otro ejemplar muy completo de cráneo de neandertal que no fue identificado en su momento es el descubierto en 1848 en la Forbes Quarry durante los trabajos de fortificación de Gibraltar (*Homo calpicus,* Keith, 1911). A partir del hallazgo de Feldhofer, otros neandertales europeos fueron apareciendo en Moravia, Croacia, Francia, Alemania, Italia y España hasta completar un panorama de ocupación del continente que sólo deja fuera

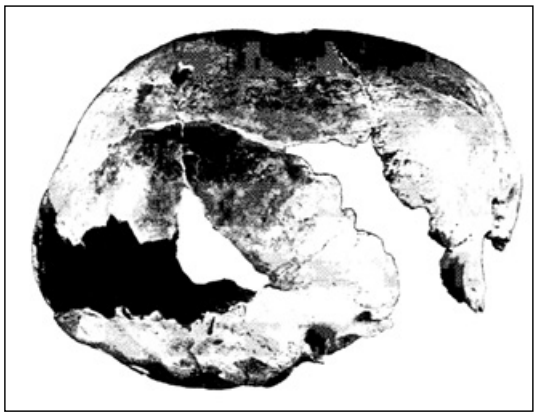


Figura 17.2 Cráneo infantil de Engis (Bélgica), *Homo neanderthalensis.* (Ilustración de Williams *et al.,* 2002).

del alcance de los neandertales a los países más septentrionales. Como cabría esperar, las especies atribuidas fueron varias: *Homo primigenius* (Schaaffhausen, 1880); *Homo transprimigenius* (Forrer, 1908); *Homo breladensis* (Marett, 1911)... Los neandertales de Oriente Próximo se descubrieron a partir de la primera campaña dirigida por Dorothy Garrod en 1929 (véase más adelante). El yacimiento neandertal de Shanidar (Irak) fue excavado por Ralph Solecki y colaboradores a partir de 1951.

En términos no ya históricos, sino cronológicos, los ejemplares más antiguos que son atribuidos de forma general a los neandertales —si no consideramos como tales a los de la Sima de los Huesos— proceden del yacimiento de Ehringsdorf, a poca distancia de Weimar (Alemania). Entre 1908 y 1927 aparecieron en Ehringsdorf especímenes que incluyen un cráneo, una mandíbula y algunos fragmentos postcraneales de diferentes individuos, de los que al menos uno es infantil (Weidenreich, 1927). El cráneo restaurado por Franz Weidenreich muestra muchas características comunes con los neandertales de la glaciación Würm pero dispone de una frente alta y vertical que, para Gail Kennedy (1980), puede ser el resultado de una restauración incorrecta. Tras análisis mediante los métodos de resonancia de espín electrónico y series de uranio, a los fósiles de Ehringsdorf se les dio una edad de 230.000 años (Cook *et al.,* 1982; Grün y Stringer, 1991). Esa misma fecha es la que Christopher Stringer y Clive Gamble (1993) consideraron como apropiada para la separación de los linajes neandertal y humano moderno.

Incluir una relación completa de los especímenes y yacimientos neandertales es imposible por motivos de espacio: los restos del interglaciar Riss-Würm y de la glaciación Würm son abundantísimos en Europa meridional, occidental, central y oriental y el Oriente Próximo y Medio, con posible extensión hacia Siberia (véase figura 17.3). Un rango tan extenso ha llevado a plantear si, dentro del taxón neandertal, cabrían en realidad dos morfologías diferentes sujetas a variaciones geográficas: la «clásica» y la «progresiva».

2. Neandertales «clásicos» *versus* «progresivos»

A partir de una propuesta de Earnest Hooton (1946), fue corriente distinguir entre los neandertales «clásicos», es decir, los de Europa

Caja 17.3 El alcance de los neandertales

No pocos autores, como Colin Groves (1989), incluyen los especímenes de Ehringsdorf en el taxón de los neandertales, pero no todos están de acuerdo con esa propuesta. Glenn Conroy (1997), por poner un ejemplo, situó a los fósiles de Ehringsdorf entre los *Homo sapiens* «arcaicos». Como vimos en el capítulo anterior, el tránsito europeo hacia el Pleistoceno Superior ha sido explicado a través de interpretaciones muy diversas, entre las que el modelo de acumulación de David Dean, Jean-Jacques Hublin y Ralph Holloway (1998) parece, con arreglo a las evidencias disponibles, la mejor.

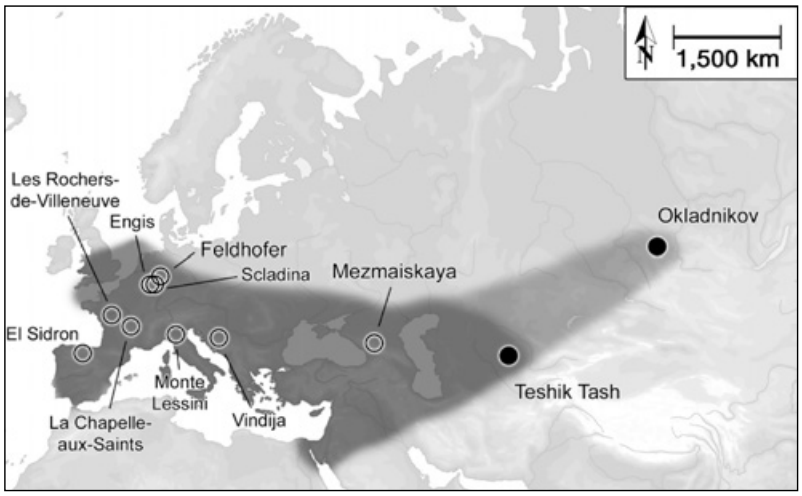


Figura 17.3 Extensión geográfica de los yacimientos con especímenes de neandertales. La zona en gris oscuro corresponde a los indicios concluyentes. La gris clara incluye el yacimiento, con un ejemplar de dudosa identificación, de Okladnikov (Rusia) al que nos referiremos en el capítulo 20. (Ilustración de Krause *et al.,* 2007).

occidental y meridional de la glaciación Würm, y los neandertales «progresivos», correspondientes a algunos ejemplares que proceden de yacimientos del Oriente Próximo y recuerdan a los seres humanos modernos. Esa forma de ver las cosas, un tanto general en las décadas de 1930, 1940 y 1950 (véase, por ejemplo, L. S. B. Leakey, 1935; Paterson, 1940; Weckler, 1954), refleja la idea de que los neandertales serían un linaje anterior al de nuestra especie que contribuyó con el aporte de material genético —por medio de hibridaciones— a la aparición de *Homo sapiens*. Los «progresivos» serían así una especie de estadio intermedio generado por el cruce genético en Oriente Próximo de neandertales y humanos modernos ancestrales. Más adelante abordaremos el alcance de la distinción entre esos dos tipos de especímenes; entremos antes en la descripción de los ejemplares de tipo «clásico».

Se dispone de ejemplares que corresponden a los neandertales de morfología clásica procedentes de muchas localidades: Francia, con diversos yacimientos de los que hablaremos en algunos casos, Italia (Guattari), Croacia (Krapina y Vindija), Checoslovaquia (Ochoz, Sipka, Sala) y Hungría (Subalyuk), además de los ejemplares ya mencionados de Engis (Bélgica), Forbes (Gibraltar) y Neander (Alemania) y sin olvidar los especímenes tardíos de la península Ibérica. La lista ofrecida es un tanto parcial; en cualquier caso, de todo el hipodigma neandertal los fósiles más completos e informativos son los del sudoeste francés. Nos detendremos en uno de ellos, el procedente de la cueva de La Chapelle-aux-Saints, como ejemplo de lo que supuso su descubrimiento e interpretación.

A principios del siglo xx aparecieron en Francia restos muy completos de neandertales en cuatro yacimientos, Le Moustier (1908) La Chapelle-aux-Saints (1908), La Ferrassie (1909) y La Quina (1911). El que llamó más la atención de inmediato fue el de la cueva de

Caja 17.4 Neandertales «clásicos» *versus* «progresivos»

Joseph Weckler (1954) contrapuso a la idea de los neandertales «progresivos» como resultado del cruce entre neandertales y humanos modernos ancestrales —que él apoyaba— una hipótesis alternativa que vería en los «progresivos» un taxón anterior a los neandertales «clásicos» y a los humanos modernos actuales. Los «progresivos» serían, así, el ancestro común. Weckler mencionó como seguidores de esa hipótesis a McCown y Keith (1939) y Clark Howell (1951).

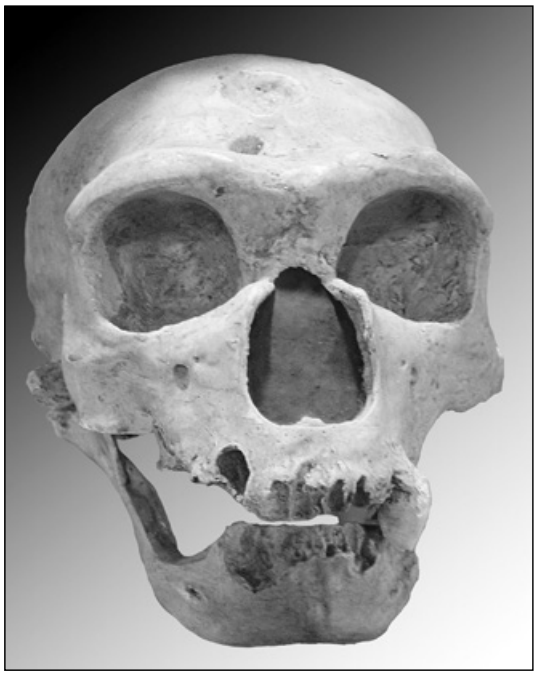


Figura 17.4 El «viejo» de La Chapelle-aux-Saints (Francia), *Homo neanderthalensis*. (Fotografía de: http://www.halloweenfiles.com/wiki.php?title=File:Homo_sapiens_neanderthalensis.jpg).

La Chapelle-aux-Saints (Corrèze, Francia), donde, enterrado en el suelo, los abates J. Bouyssonie y L. Bardon encontraron el 3 de agosto de 1908 un esqueleto casi completo que fue puesto en manos de Pierre Marcellin Boule, profesor del Museo de Histoire Naturelle de París, para su estudio. Boule llevó a cabo la reconstrucción y descripción del ejemplar levantando de inmediato un eco tan amplio que otros ejemplares de parecido valor, como el de La Ferrassie —encomendado también a Boule— y La Quina —cuyo hallazgo coincidió con la publicación de los materiales de La Chapelle—, tuvieron que esperar su turno (Brace, 1964). Así que, como sostuvo Loring Brace (1964), el ejemplar de La Chapelle impuso por razones un tanto azarosas la imagen de lo que era un neandertal.

Dicha imagen se ajustó al resultado de los estudios iniciales de Marcellin Boule (1908; 1911-1913). Conocido de manera coloquial como el «viejo» de La Chapelle-aux-Saints a causa de carecer de casi todos sus dientes, la descripción original sigue las pautas «simiescas» que fueron ya indicadas respecto del ejemplar de Neander con el que Boule de inmediato lo relacionó: un ser con los dedos de los pies grandes y divergentes que le obligarían a andar de manera casi simiesca; incapaz de extender por completo las rodillas; con la columna vertebral tan curvada que apenas habría podido mantenerse erguido; de cara proyectada hacia delante por un cuello grueso y corto y con un cerebro cualitativamente inferior al humano. Una interpretación tan alejada de los humanos modernos debió sin duda influir en la elección taxonómica realizada por Boule (1911-1913) para clasificar el fósil de La Chapelle y los demás neandertales: se trata de una especie diferente a la nuestra, es decir, la ya nombrada por King como *Homo neanderthalensis*.

Casi todas las atribuciones contenidas en la interpretación primera de Boule (1911-1913) fueron negadas a través de los estudios pos-

Caja17.5 Los neandertales, según Boule

En el examen de las características neandertales publicado en 1911-1913, Boule tuvo en cuenta también los ejemplares de Neander, Forbes' Quarry, La Naulette, Spy, Krapina, Le Moustier y La Ferrassie. Todos ellos los agrupó junto con el *Pithecanthropus* como un conjunto de forma antigua frente a la modernidad de los humanos actuales. Pero, al margen de los prejuicios, Boule ofreció dos argumentos en defensa de la idea de una separación absoluta entre la especie del neandertal y la humana. El primero, que ya existían humanos modernos en la época en que vivieron los neandertales. El segundo, que la cultura musteriense —propia del neandertal, y cuyas particularidades examinaremos más adelante— fue reemplazada de forma súbita por las tradiciones del Paleolítico Superior al entrar en Europa.

Figura 17.5 Ejemplar de La Ferrassie I (Francia), *Homo neanderthalensis*. (Fotografía de: http://www.commons.wilimedia.org/wiki/File:Ferrassie_skull.jpg).

teriores del ejemplar (véase Brace, 1964). De tal suerte, a la vez que se iba abriendo paso una descripción más objetiva de los caracteres de los neandertales se imponía también —como postura opuesta a la de Boule— la idea de una cercanía tan grande entre humanos modernos y neandertales que su rango taxonómico tendió a ser considerado como el de una subespecie de *Homo sapiens*.

Paralelo al hallazgo del esqueleto de La Chapelle fue, como decíamos, el de los restos de La Ferrassie (Dordogne, Francia). Se trata de dos esqueletos casi completos de seres adultos (un macho, La Ferrassie I, y una hembra, La Ferrassie II) y varios ejemplares fragmentarios de al menos media docena de seres infantiles hallados entre 1909 y 1973 en un refugio rocoso. Boule (1911-1913) los relacionó con el neandertal de La Chapelle, aunque Michael Day (1986) sostuvo mucho más tarde que la mandíbula del número I es quizá más moderna dado que presenta una ligera barbilla. El desgaste de los dientes, muy importante, ha sido entendido a menudo como consecuencia de la utilización de la dentadura a guisa de herramienta, ayudando a las manos a la hora de trabajar. El posible uso de los dientes como medio de trabajo es una hipótesis muy debatida respecto de la que no es posible sacar conclusiones definitivas (véase, por ejemplo, Brace, Ryan y Smith, 1981; Wallace, 1975), habiendo sido a menudo objeto de interpretaciones tanto conductuales como anatómicas.

La postura más común hacia finales de la década de 1970 admitía que los neandertales fueron la especie humana presente en Europa desde la glaciación Würm y hasta su extinción en el entorno de unos 30.000 años atrás, coincidiendo con la entrada de los humanos modernos en el continente. En St. Césaire (Charente-Maritime, Francia), durante el transcurso de unas obras para la ampliación de una carretera, aparecieron en 1979 la parte derecha de un cráneo y de una mandíbula junto con algunos restos postcraneales (Lévêque y Vandermeersch, 1980). Sus rasgos son claramente neandertales (Day, 1986) pero los útiles hallados en el mismo lugar son más modernos, de la tradición chatelperroniense (véase caja 16.14). Destacable es en este espécimen su edad; la datación mediante radiocarbono da al yacimiento una fecha entre 34.000 y 31.000 años (Ap-Simon, 1980). Si la de 30.000 años fuese la cifra correcta, el de St. Césaire sería uno de los últimos neandertales.

Caja 17.6 El desgaste dental

Bernard Vandermeersch y María Dolores Garralda (1994) apuntaron, en relación con el uso de la dentadura en los neandertales, que no todos los especímenes cuentan con el desgaste de los incisivos. Vandermeersch y Garralda se preguntaron, además, por qué los ejemplares de Qafzeh y Skhul, Oriente Próximo —humanos modernos—, no presentan ese desgaste cuando vivían en las mismas condiciones medioambientales y utilizaban los mismos objetos que los neandertales.

Caja 17.7 Entorno de los últimos neandertales

El estudio paleoclimático de P. T. Tzedakis y colaboradores (2007) se planteó la tarea de precisar cuál habría sido el entorno en el que habrían sobrevivido los últimos neandertales, fijando como hipótesis las tres cifras de 33.000, 38.000 y 24.000 años atribuidas de forma alternativa a la cueva Gorham. Dependiendo de cuál se tome, el papel del clima habría cambiado como posible variable a tomar en cuenta para explicar la extinción. Las dos primeras cifras corresponden a intervalos de inestabilidad climática, con altibajos en las condiciones. Pero la fecha de 24.000 años coincidiría con un cambio en el clima que llevó a un máximo de los hielos acumulados en el continente y un descenso de 20-30 metros en el nivel del mar (Tzedakis *et al.,* 2007). Esas transformaciones habrían hecho del Mediterráneo occidental un área de temperaturas relativamente altas. Para Tzedakis y colaboradores, existe la posibilidad de que la migración y la disputa por las tierras cálidas entre los homininos funcionase como un factor a tener en cuenta de cara a explicar los porqués de la desaparición de los neandertales.

Sin embargo, Clive Finlayson y colaboradores (2006) disintieron respecto de los límites dados por buenos acerca de la vida del taxón. Lo hicieron a través del análisis de la cueva Gorham de Gibraltar, de cuyo nivel III proceden varios centenares de instrumentos musterienses. Ese nivel había sido datado con anterioridad en 32,28 ± 0,42 miles de años (Barton, 2000). La reinterpretación de la estratigrafía de los niveles III y IV, incluyendo distintas mediciones de la edad de los terrenos por medio de la espectrometría de masas (AMS), llevó a obtener tres fechas que proporcionan una secuencia estratigráfica entre 24.010 ± 320 y 30.560 ± 720 años atrás. Tomando en cuenta esos datos, los autores sacaron la conclusión de que los neandertales ocuparon la cueva en fechas cercanas a los 28.000 años, y quizá incluso en una tan reciente como 24.000 años. En un comentario al artículo de Finlayson *et al.* (2006), Eric Delson y Katerina Harvati (2006) indicaron

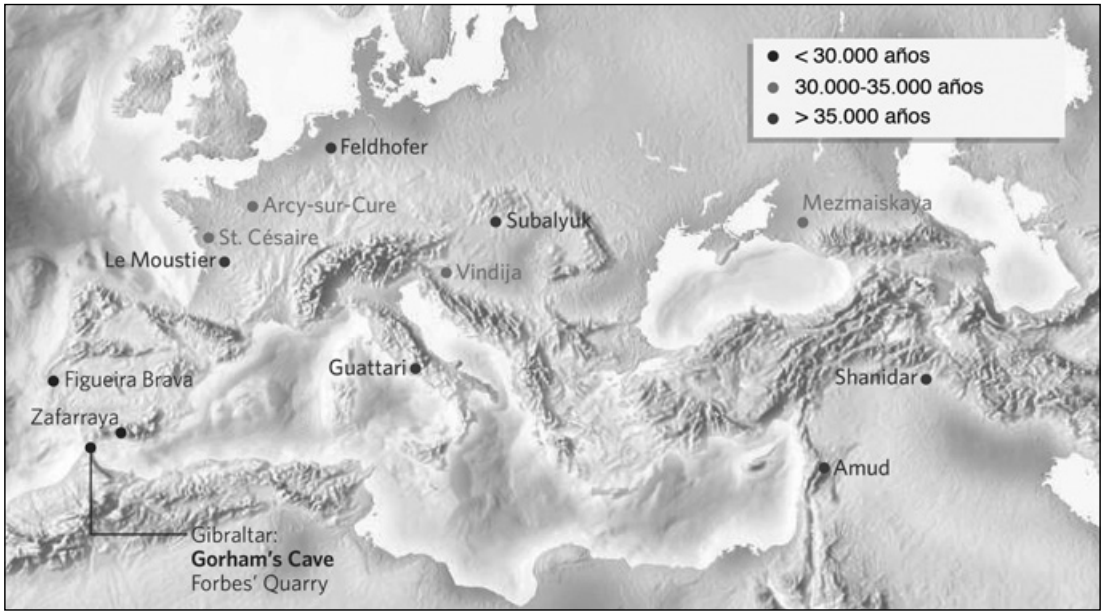


Figura 17.6 Yacimientos en los que aparecen ejemplares neandertales o herramientas musterienses en el entorno de los 30.000 años (Delson y Harvati, 2006).

distintos lugares en los que los neandertales habrían podido permanecer en fechas posteriores a la de los 30.000 años dada antes por el momento de su desaparición.

Eric Delson y Katerina Harvati (2006) plantearon la circunstancia, de gran valor si se quiere entender en sus justos términos el papel respectivo de los linajes neandertal y humano moderno, derivada del hecho de fijar una fecha tardía para la extinción de los neandertales. Supone que *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* habrían coexistido en Europa durante un tiempo considerable, entre 8.000 y 10.000 años, que se alarga aún más si consideramos una posible entrada anterior de los humanos modernos.

3. La morfología neandertal

Hemos dado un repaso a algunos de los principales fósiles de los europeos antes de entrar en la descripción morfológica general de la especie con el fin de ilustrar cómo fueron influyendo las interpretaciones históricas a la hora de considerar lo que es un neandertal.

Para la caracterización de los rasgos morfológicos típicos de los neandertales vamos a partir de lo indicado a tal respecto por F. Clark Howell (1952), no sin recordar que el autor advirtió que esas características, propias de los ejemplares «clásicos», serían las correspondientes a los últimos neandertales supervivientes de una población más extendida en el tiempo. De ser así, tendría poco sentido aplicar la denominación de clásicos a unos ejemplares que se encuentran en la etapa final de la especie. De ahí que Clark Howell utilizara las comillas al hablar de los «clásicos», una práctica que hemos continuado aquí. Lo haremos sobre todo para contrastarlos con los neandertales «progresivos».

Los neandertales «clásicos», siguiendo la caracterización de Clark Howell (1952), cuentan entre otros rasgos distintivos con los siguientes (véase figura 17.7):

- Bóveda craneal larga, baja y amplia, que supone el mantenimiento hasta cierto punto de la platicefalia típica de los seres del grado erectus, aunque disminuida.
- Esqueleto facial ancho, con un cigomático prominente y nariz de gran tamaño, gruesos arcos supraorbitales semicirculares y separados que no se extienden lateralmente y disponen de senos frontales interiores que aligeran esa estructura en apariencia tan masiva.
- Ausencia de barbilla.
- Mandíbula potente, con un diastema retromolar entre el M3 y el ramus de la mandíbula.
- Grandes capacidades craneales, superiores en promedio a las del *Homo sapiens*.
- Columna vertebral corta y masiva.
- Extremidades robustas y cortas en relación con la altura.

A esos rasgos dados por típicos en los neandertales cabría añadir una proyección facial considerable y un orificio nasal muy ancho.

¿Podemos considerar esa morfología expuesta por Clark Howell como el resultado de autapomorfias, rasgos derivados de los neandertales que se encuentran sólo en ese taxón?

El estudio de Eric Trinkaus (1998) abordó la condición de los caracteres que por lo

Figura 17.7 Neandertal «clásico» (ejemplar de la Forbes Quarry, Gibraltar). (Fotografía de: http://www.upload.wilimedia.org/wikipedia/commons/f/ff/Neanderthal_skull_from_Forbes%27_Quarry.jpg).

Caja 17.8 Morfología típica de los neandertales

Los rasgos mencionados por F. Clark Howell (1962) se utilizan muy a menudo para caracterizar la morfología neandertal. Pero conviene advertir que no están presentes en todos los especímenes. En la muestra neandertal existe un rango muy amplio de variedad, atribuida en gran medida por Milford Wolpoff (1980) a dimorfismos sexuales. Los problemas para identificar el sexo en los ejemplares de neandertales fueron abordados por Fred Smith (1980). Como es natural, la forma de la pelvis es un indicio suficiente pero en muchos casos no se dispone de ella. A partir del examen de la muestra de Krapina y de los fósiles de cuya pelvis se dispone, Smith (1980) indicó tres rasgos morfológicos craneales indicativos del sexo: la apófisis mastoidea, la forma del toro supraorbital en la glabela y la rugosidad del plano nucal. En su estudio, Smith concluyó que el dimorfismo sexual sería mayor en el cráneo de los neandertales que en los humanos recientes.

común se atribuyen a los neandertales para concluir si se trataba o no de verdaderas apomorfias. Las características relativas a la mandíbula y la dentición, por ejemplo, con los notorios rasgos del diastema retromolar y la ausencia de barbilla, los consideró Trinkaus (1988) como el resultado de la combinación de dos factores. El primero, el mantenimiento del prognatismo facial propio de los homininos del grado erectus. El segundo, un movimiento hacia atrás de la región masticatoria muscular. El primer factor es una plesiomorfia —la persistencia de un carácter ancestral— mientras que el segundo sería una sinapomorfia compartida con los seres humanos modernos. En ningún caso, pues, se trataría de autapomorfias, es decir, de rasgos derivados exclusivos del clado neandertal, aunque su combinación sí pueda considerarse una característica del linaje (Trinkaus, 1988).

Las extremidades cortas, por su parte, fueron vistas por Trinkaus (1988) como un rasgo derivado respecto de los homininos del Pleistoceno Medio. Sin embargo, el autor consideró que ese rasgo entra dentro del rango de variabilidad de los humanos actuales, por lo que tampoco cabría considerarlo como autapomórfico de los neandertales.

En consonancia con la consideración de los numerosos caracteres compartidos con los humanos modernos, Eric Trinkaus (1984) sólo aceptó como verdaderas autapomorfias de los neandertales unos pocos rasgos relativos a las regiones temporales y occipito-mastoideas del cráneo. Esa convicción no es ajena, a nuestro entender, a la idea de Trinkaus de los neandertales como una variedad de nuestra propia especie, *Homo sapiens*. De ser así, no resultaría extraño que neandertales y humanos modernos compartiesen numerosas sinapomorfias. Pero el análisis del proceso de desarrollo ontogenético de los dos linajes ofrece argumentos en favor de la presencia de autapomorfias. ¿Propias de *H. neanderthalensis* o de *H. sapiens*?

Caja 17.9 Posibles orígenes del mentón humano

David Lieberman y Robert McCarthy (1999) interpretaron la falta de proyección facial o la barbilla saliente de los seres humanos modernos como resultado de la reducción ontogenética temprana del tamaño del hueso esfenoides. Para los autores, se trata de un argumento en favor de la clasificación de neandertales y humanos modernos como dos especies separadas. J. C. N. Ahern (2006) llevó a cabo un análisis, en comparación con la muestra humana actual, de rasgos no métricos mandibulares y craneales de los neandertales —considerados como autapomorfias de éstos por autores como Yoel Rak, Christopher Stringer y Albert Santa Luca. Los resultados indicaron que, en todos los casos menos uno, los rasgos neandertales entran dentro del rango variación de los humanos actuales (Ahern, 2006).

4. El desarrollo ontogenético de los neandertales

La gran encefalización y la forma de la parte occipital del cráneo de los neandertales fueron consideradas por Trinkaus (1984) como el resultado que corresponde a un cuerpo en general más robusto y pesado. Y ese rasgo lo atribuyó de forma tentativa a un período de gestación más extenso. Sin embargo, la hipotética gestación extendida no parece continuarse en los neandertales —si nos basamos en el desarrollo dental— a través de una maduración postnatal más lenta y, por tanto, más prolongada.

Los estudios acerca del crecimiento de la dentadura han establecido un modelo de interpretación, aceptado de manera bastante amplia, que indica que la ontogenia fue más rápida durante el Plioceno y el Pleistoceno Inferior que en los ejemplares posteriores (Bromage y Dean, 1985; Dean *et al.,* 2001; Lacruz y Ramirez Rozzi, 2010). La adquisición de la pauta moderna —infancia prolongada— se llevó hasta un momento cercano al de la aparición de *Homo sapiens* gracias al trabajo de Tanya Smith y colaboradores (2007) realizado por medio de microtomografía sobre un *Homo sapiens* juvenil de Djebel Irhoud (Marruecos) de 160.000 años, cuyo patrón de desarrollo (grado de erupción, estado de desarrollo y tiempo de formación de la corona) está más cerca de los humanos actuales que de los primeros miembros de *Homo*. El estudio mediante microtomografía de la mandíbula inmadura H5 del nivel TD6 de la Gran Dolina (Atapuerca) hecho por José María Bermúdez de Castro y colaboradores (2010) situó más atrás la aparición del desarrollo dental moderno que supone una ralentización en el crecimiento de los molares frente al de la dentición anterior. Comparando los datos obtenidos con los tiempos de formación del esmalte y las tasas de extensión de las raíces en chimpancés, homininos antiguos y humanos modernos, Bermúdez de Castro, Martinón-Torres, Prado *et al.* (2010) calcularon que el tiempo de formación del primer molar superior e inferior —surgidos justo antes de la muerte de H5— habría sido de entre 5,3 y 6,6 años, es decir, dentro del rango de variación de las poblaciones de humanos modernos. Los autores indicaron que, como el momento de erupción de M1 es un indicador sólido de la historia de la vida, cabe sostener como hipótesis de trabajo al menos que los homininos de la Gran Dolina, con algo menos de un millón de años de antigüedad, tenían una infancia dentro ya de las pautas propias de los humanos modernos. La hipótesis implica que la aparición en el género *Homo* de ese importante rasgo de desarrollo biológico y el incremento consiguiente, asociado a una larga infancia, del tamaño cerebral habrían precedido al desarrollo de las áreas neocorticales que conduce a las capacidades cognitivas consideradas exclusivas de *Homo sapiens*.

El caso neandertal es un tanto complejo. Jennifer Thompson y Andrew Nelson (2000)

Caja 17.10 Fósiles inmaduros

El proceso de ontogenia de los ejemplares fósiles se suele deducir de la pauta de desarrollo de los dientes, con la sustitución de los dientes de leche y la aparición del tercer molar como rasgos más conspicuos. La maduración dental puede estudiarse con precisión llevando a cabo análisis respecto del crecimiento microscópico que tiene lugar día a día durante la infancia y la adolescencia y, por otra parte, Markus Bastir y Antonio Rosas (2004), por medio de un estudio comparativo de diferentes edades dentales entre chimpancés y humanos actuales, han indicado cómo para cada edad el tamaño promedio (que indica el crecimiento) y la forma media (que indica el grado de maduración) pueden plantear la paradoja de niveles altos de madurez unidos a tasas inferiores de crecimiento. La mayoría de las identificaciones como «inmaduros» de los ejemplares fósiles proceden de los estudios del desarrollo dental, ya sea en términos de crecimiento o madurez, aunque existen otros indicios —sin salir de la morfología del cráneo— como el estado de osificación de las suturas craneales.

consideraron que, comparados con los humanos actuales, los neandertales o bien tenían un crecimiento más lento o, con una ontogenia de igual rango temporal, el desarrollo de sus dientes era más rápido. El trabajo de Fernando Ramírez Rozzi y José María Bermúdez de Castro (2004) concluyó que tanto *H. antecessor* como *H. heidelbergensis,* e incluso *H. neanderthalensis,* tuvieron un desarrollo dental más rápido que el de los humanos modernos. Sin embargo, un punto de vista opuesto fue defendido por Roberto Macchiarelli y colaboradores (2006) a través del estudio mediante tomografía computacional de dos molares del yacimiento de La Chaise-de-Vouthon (Charente, Francia). Los resultados obtenidos indicaron una edad de aparición de M1 y una pauta de desarrollo dental similares a las de los humanos modernos (Roberto Macchiarelli *et al.,* 2006).

La discusión acerca las pautas de desarrollo dental de neandertales y humanos modernos ganó nuevas perspectivas gracias al trabajo de Tanya Smith y colaboradores (2010) con técnicas de histología virtual mediante sincrotrón. Su estudio confirmó que, en la mayor parte de los casos, las coronas dentales de los neandertales crecieron más deprisa, produciendo una maduración más rápida de la dentadura. Si esa ontogenia acelerada pudo afectar a otros rasgos aparte de los dentales, se abren cuestiones de tanto interés como la del crecimiento y desarrollo del cerebro.

Las distintas pautas de desarrollo del cerebro de los neandertales y los humanos modernos fueron estudiadas por Phillipp Gunz y colaboradores (2010) mediante la comparación virtual por tomografía (CT) de 58 cráneos de humanos modernos y nueve de neandertales, confirmando la idea de un tamaño similar del cerebro en una y otra especie en el momento del nacimiento. Por el contrario, el tipo de desarrollo difiere. La «fase de globularización» que en los humanos —por comparación con los chimpancés— conduce al cráneo y cerebro con aspecto globular no existe en el caso del neandertal (Gunz *et al.,* 2010). El trabajo de Gunz *et al.* (2010) estableció que es la pauta de desarrollo de los humanos mo-

Figura 17.8 Histología virtual de la dentición superior del neandertal de 3 años de edad. Imagen tomada mediante sincrotrón micro-TC. En la parte superior, incisivos centrales, incisivos laterales, caninos y premolares terceros (escala: 10 mm). Los dientes de leche aparecen en la parte inferior, en tono más oscuro (Smith *et al.,* 2010).

Caja 17.11 Recreando el parto

Gunz y colaboradores (2010) realizaron una simulación mediante computadora de lo que sería la cabeza de un humano moderno si, a partir de su forma en el momento del parto, siguiese las pautas de desarrollo neandertales. El resultado sería el de un aspecto con «sorprendente parecido», como dicen Gunz *et al.,* a un neandertal adulto. Así que sería el proceso de la ontogénesis, y no el punto de partida del neonato, el que produce en gran medida la forma final.

Fernando Ramírez Rozzi y José María Bermúdez de Castro (2004) habían concluido que, dado que el aumento de la capacidad craneal correlaciona con un período más largo de desarrollo de los dientes durante la evolución de los homininos, el hecho de que los neandertales acelerasen su ritmo de crecimiento dental a la vez que contaban con un cerebro muy grande es una reversión autapomórfica que apunta de manera firme hacia su estatus de especie distinta a la de los humanos modernos.

dernos la derivada, y que los cambios hacia la globularización se dan sobre todo en el frontal y parietal al poco tiempo de nacer, cuando los huesos craneales son finos y se encuentran no del todo osificados (véase caja 17.11).

Las consecuencias de un tamaño similar de cerebro en el nacimiento y pautas de desarrollo diversas entre neandertales y humanos han sido estudiadas por Marcia Ponce de León y colaboradores (2008).

Gracias a las reconstrucciones virtuales de un recién nacido neandertal de la cueva de Mezmaiskaya (Rusia) y de dos esqueletos infantiles de Dederiyeh (Siria), Ponce de León *et al.* (2008) llegaron a la conclusión de que el tamaño del cerebro de los neandertales al nacer era similar al de los humanos modernos. Como el período total de la ontogénesis es el mismo para neandertales y humanos modernos, el ritmo de crecimiento más alto de los neandertales no implica una maduración más temprana; conduce a que, a partir de la igualdad inicial de tamaño, se alcancen tamaños cerebrales mayores.

Siguiendo a Leigh y Blomquist (2007), Ponce de León *et al.* (2008) sostuvieron la hipótesis de que la alta demanda energética que implica el crecimiento postnatal del cerebro de los neandertales habría llevado a un tipo peculiar de historia de vida en el que los costes de la maduración del cerebro tendrían que haber sido asumidos por las madres. Se trata de uno de los pocos indicios con base empírica que pueden darse acerca de la vida social de los neandertales. Otra característica, relativa a la pauta patrilocal de apareamiento —la pareja permanece en el grupo correspondiente al varón—, fue deducida por Carlos Lalueza-Fox y colaboradores (2010) por medio del estudio genético de 12 ejemplares de neandertales de El Sidrón (España).

5. El origen de las apomorfias neandertales

Si la comparación entre los dos tipos de hominino del Pleistoceno Superior, neandertales y humanos modernos, muestra caracteres diversos, puede ser por una de estas tres razones distintas:

A. Porque *Homo sapiens* haya desarrollado autapomorfias que no están presentes en *Homo neanderthalensis*. Los neandertales mantendrían, en ese rasgo, el carácter primitivo.
B. El caso inverso: autapomorfias de *Homo neanderthalensis,* con rasgos primitivos en los humanos modernos.
C. Ambos desarrollan apomorfias pero diferentes en cada linaje, por lo que se trata de autapomorfias diferentes entre sí.

Las descripciones iniciales (Boule, 1911-1912, etc.) otorgaban a *H. neanderthalensis* una condición similar a la del *Pithecanthropus,* que es lo mismo que optar por la hipótesis A, pero ya hemos visto que tales afirmaciones se hicieron sin el apoyo de una base empírica demasiado firme. Las descripciones posteriores que fueron reivindicando el carácter moderno de los neandertales tendieron a indicar que la morfología general de los «clásicos» responde a sus propias autapomorfias, aunque no retiraron el carácter derivado de los humanos. Nos encontraríamos, pues, en la hipótesis C de las alternativas indicadas.

El estudio de la parte superior del ramus mandibular (el proceso coronoideo, el proceso condilar y la hendidura existente entre ambos) llevó a Yoel Rak, Avishag Ginzburg y Eli Geffen (2002) a concluir que los neandertales tanto europeos como de Oriente Medio difieren más de los especímenes tempranos de *Homo sapiens* —como, por ejemplo, Tabun II, Skhul y Qafzeh— y también de las poblaciones contemporáneas distantes —como las de Alaska y Australia— de lo que estos últimos, los primeros humanos modernos y los que pertenecen a poblaciones alejadas de Europa, se diferencian en conjunto del *Homo erectus*. Dicho de otro modo, la gran especialización adaptativa neandertal habría conducido a fijar unas considerables autapomorfias distintivas del taxón mientras que, al menos en ese rasgo, los humanos modernos habrían

mantenido la condición primitiva. Se trataría, pues, de la alternativa B.

Si las tres opciones respecto a las apomorfias de neandertales y humanos modernos pueden ser defendidas, ¿cuál resulta más plausible? En ausencia de un análisis de las polaridades de los rasgos de ambas especies es difícil establecer qué taxón cuenta con la condición derivada. Así que un nuevo estudio llevado a cabo por Eric Trinkaus (2006) se planteó determinar ese extremo para aclarar el sentido general de la evolución que separa a neandertales y humanos modernos.

Trinkaus (2006) realizó una comparación detallada en la que indicaba las polaridades de los rasgos neurocraneales, faciales, dentales, axiales y propios de las extremidades superiores e inferiores de ambos taxa, neandertales y humanos modernos, distinguiendo en este último caso entre ejemplares tempranos y tardíos.

Tras descartar que algunos rasgos dados por característicos de los neandertales sean verdaderas apomorfias, como es el caso del arco supraciliar o de la robustez corporal —que, para el autor, o bien entran en el rango de la variabilidad humana moderna o son una consecuencia secundaria del tamaño del cuerpo—, Trinkaus (2006) concluyó que sería nuestra especie la peculiar, la que desarrolla sus autapomorfias propias. Se trata de una vuelta a la hipótesis A, aunque ahora con evidencias empíricas derivadas del análisis de las polaridades. En favor de esa misma idea de las autapomorfias de los humanos modernos hablan los resultados de Gunz *et al.* (2010) que hemos visto ya respecto del desarrollo cerebral durante la ontogénesis.

El análisis del ejemplar Kebara 2 (véase más adelante) llevado a cabo por Asier Gómez-Olivencia y colaboradores (2009) concluyó, a título hipotético, que el tórax muy grande de los neandertales no supondría una autapomorfia sino, por el contrario, la pauta primitiva relacionada con una gran masa corporal. Un tórax amplio, indicativo de gran capacidad pulmonar, también indicaría en opinión de los autores la necesidad de un gran consumo de oxígeno derivado de la mayor demanda energética de un cuerpo de gran tamaño. Ni que decir tiene que se han planteado hipótesis adaptativas acerca de esos rasgos relacionados con la ocupación de territorios fríos.

6. ¿Una adaptación a climas rigurosos?

La morfología de los neandertales se ha considerado de manera bastante extendida como el reflejo de la adaptación climática (Brose y Wolpoff, 1971).

Se trataría de la respuesta a unas condiciones que, con motivo de las glaciaciones, habrían llegado a ser de frío extremo. Como es natural, cabe pensar en que un hominino tan avanzado como *Homo neanderthalensis* habría contado con medios culturales capaces de permitirles la vida bajo condiciones muy exigentes. Aun así, la ausencia de restos de neandertales por encima de la latitud de 55° N podría explicarse, para Ian Gilligan (2007) mediante la hipótesis de que la vestimenta obtenida en el nivel musteriense no habría podido ofrecer un aislamiento sufi-

Caja 17.12 Rasgos adaptados al frío

La hipótesis de que los neandertales cuentan con una anatomía adaptada a condiciones climáticas rigurosas fue ya expresada, con abundante apoyo paleoclimatológico, por F. Clark Howell (1952). Clark Howell sostuvo que las condiciones de las áreas periglaciares tuvieron un efecto marcado tanto en la morfología de los neandertales como en su distribución. Pero la presencia de neandertales «clásicos» en Oriente Próximo y África cuestiona para Gómez-Olivencia *et al.* (2009) la hipótesis que ve en esa morfología una adaptación de los neandertales a climas fríos.

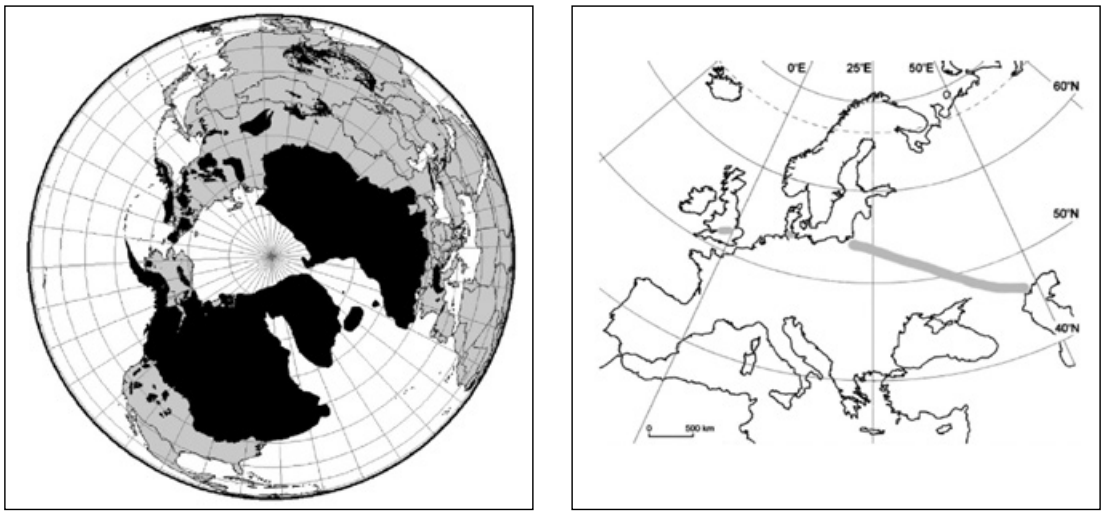


Figura 17.9 Izquierda: máxima extensión de los hielos en el hemisferio norte durante el Pleistoceno (Ehlers y Gibbard, 2007). Derecha: la línea gris indica el límite septentrional de ocupación de neandertales (Gilligan, 2007).

ciente respecto del frío riguroso. El fósil de Okladnikov (del que hablaremos más adelante), si pertenece a un neandertal, supone un argumento en contra de esa idea. En cualquier caso, Simon Parfitt y colaboradores (2010) han indicado la presencia de herramientas líticas del Pleistoceno Inferior, con más de 780.000 años de edad, en la localidad de Happisburgh (Norfolk, Reino Unido) situada en los 52° 49' N de latitud. El análisis, llevado a cabo gracias al estudio de la fauna y la flora, de las condiciones climáticas de la Happisburgh durante la ocupación pone de manifiesto que la temperatura media en verano (entre 16° y 18°) sería igual que la del sur de la Gran Bretaña de hoy o incluso algo más templada. La media del invierno (entre 0° y –3°) sería, no obstante, menor que en la actualidad. Se trata de un panorama análogo al que existe en la península Escandinava de hoy, cerca de la frontera entre el clima templado y las zonas boreales de vegetación (Parfitt *et al.,* 2010).

Eric Trinkaus (1981), por su parte, había aceptado que la forma de los huesos de las extremidades inferiores de los neandertales puede expresar una adaptación a un clima frío. Sin embargo, Trinkaus (1981) sostuvo una hipótesis complementaria: que quepa interpretar ese rasgo también por motivos biomecánicos, es decir, como una tendencia a incrementar la fuerza a expensas de la velocidad en la carrera.

El rasgo de la estructura del orificio nasal (muy ancho), considerado por Jeffrey Schwartz e Ian Tattersall (1996) como significativo para poder distinguir a los neandertales de los seres humanos modernos, ha sido interpretado por esos y otros autores como una acomodación anatómica a las condiciones ambientales de temperaturas bajas y poca humedad. Una mucosa ciliar adecuada y una cavidad sinusal muy voluminosa servirían según Schwartz y Tattersall (1996) para calentar y humedecer el aire frío y seco (véase figura 17.10).

Jean-Louis Heim (1997) disintió de la apreciación de Schwartz y Tattersall (1996), señalando que existen neandertales en lugares de clima cálido y húmedo como es el caso del Oriente Próximo.

En contra de la explicación de las apomorfias neandertales relacionadas con la cara como una respuesta a los climas fríos habla el estudio de Todd Rae, Thomas Koppe y Christopher Stringer (2011). Los autores plantearon que la relación que se establece entre los rasgos

faciales neandertales y el clima frío se basa en dos supuestos: 1, que el aumento de la neumatización craneofacial es el resultado de una adaptación a temperaturas ambientales bajas, y 2, que los neandertales tienen senos grandes, extensos e incluso hiperneumatizados. Rae, Koppe y Stringer (2011) recogieron evidencias empíricas que indicaban lo contrario: los senos frontales y maxilares de humanos árticos y macacos japoneses son de menor tamaño. Esa reducción se da también en roedores sometidos a condiciones experimentales de frío extremo. Y respecto de los senos de los neandertales, Rae, Koppe y Stringer (2011) sostuvieron que la afirmación de que su tamaño es superior al que corresponde al propio del cuerpo (extraalométrico) no se basa en estudio volumétrico alguno. Al llevarlo a cabo, los autores obtuvieron valores para las dimensiones bi y tridimensionales de los senos de los neandertales que entran en el rango de los humanos modernos tanto para neandertales procedentes de lugares fríos (Europa) como de los más templados (Oriente) (véase caja 17.13).

Si no se trata de una adaptación a climas fríos, la forma peculiar de la cara de los neandertales debe ser explicada en otros términos. Rae, Koppe y Stringer (2011) propusieron a tal respecto una hipótesis biomecánica: el uso de la dentición anterior como herramienta

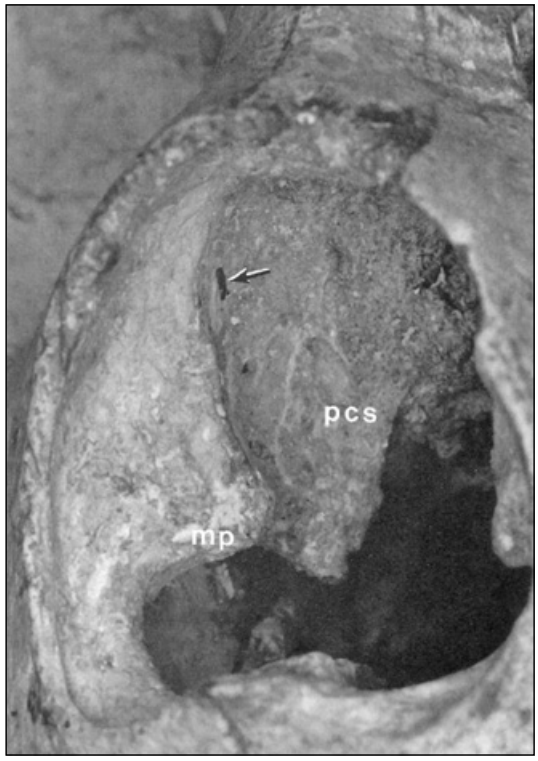


Figura 17.10 Vista frontal de la cavidad nasal del cráneo Gibraltar I, *H. neanderthalensis*. Cráneo, en el que se ilustra el margen interno con una gran proyección (mp) detrás de la que se emplaza un gran resalte dentro de la cavidad nasal. La flecha indica el orificio en la pared del resalte, que pone de manifiesto el seno maxilar ampliado (Schwartz y Tattersall, 1996a).

Figura 17.11 Senos nasales y frontales (en gris más oscuro) de Forbes Quarry 1 (neandertal) y un humano reciente. Aunque no se encuentran a la misma escala, el tamaño de las áreas neumatizadas es equivalente en uno y otro ejemplar (Rae, Koppe y Stringer, 2011).

Caja 17.13 La nariz del neandertal

Nathan Holton y Robert Franciscus (2008) se opusieron a la idea de que una adaptación a climas fríos pudiese ser la causa de la gran cavidad nasal de los neandertales, habida cuenta de que en las poblaciones de humanos modernos sucede lo contrario. Se trata de una paradoja que se ha intentado resolver estableciendo una relación entre la distancia que existe entre los caninos y la anchura de la cavidad nasal. El rasgo primitivo del prognatismo de los neandertales —que correlaciona tanto con la dimensión del paladar como con la de la fosa nasal— podría ser otra explicación. El trabajo de Holton y Franciscus (2008) descarta la correlación fuerte entre distancia intercaninos y tamaño de la cavidad nasal. La conclusión de los autores sostiene que la proyección facial correlaciona mejor ese tamaño que la distancia entre caninos, pero advierte también que, por sí solo, el prognatismo no puede explicar la paradoja.

Rae *et al.* (2011) apuntaron como hipótesis alternativa a la adaptativa y a la biomecánica que la forma de la cara de los neandertales fuese la consecuencia de una deriva genética. Siguieron a tal respecto a Susan Antón (1994), para quien muchas de las diferencias craneales que se dan entre *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* siguen patrones similares a los esperados si interviniera la deriva genética.

de trabajo, indicado por varios autores (Rak, 1986; Trinkaus, 1987), y compartido con poblaciones humanas actuales septentrionales como son los inuit (Spencer y Demes, 1993).

En busca de un modelo interpretativo, Steven Churchill construyó un molde de los conductos nasales humanos para estudiar el flujo aerodinámico que producen al circular por ellos un fluido. De tal forma Churchill planteó que la nariz muy ancha de los neandertales podría ser una mejora adaptativa para lograr flujos de aire muy importantes que contasen con menores turbulencias. La necesidad de una gran cantidad de oxígeno la relacionó Churchill con el metabolismo de los neandertales, que impondría unas necesidades energéticas del orden del doble de las nuestras (véase Holden, 1999).

Un metabolismo alto y una gran masa corporal apuntan a necesidades de ingesta con una dieta de alta calidad como pueda ser la obtenida mediante la caza.

Los restos de neandertales de comienzos de la glaciación Würm se encuentran en lugares abrigados, en cuevas cercanas a corrientes de agua en los valles del sur de Francia y las penínsulas italiana y española (Howell, 1952). Eso no quiere decir que los neandertales no abandonasen esos lugares protegidos. Lo harían, según Howell, sobre todo durante los meses de verano, en expediciones de caza hacia lugares más septentrionales, pero siempre en períodos de duración limitada.

Una migración apuntada por Clark Howell (1952) es la que, aprovechando épocas de descenso del nivel del mar, habría llevado desde Italia, por el norte del Adriático,

Caja 17.14 La dieta neandertal

Las actividades de caza de los neandertales y su posible dieta han sido objeto, como casi cualquier otra circunstancia relacionada con nuestro grupo hermano, de especulaciones en las que intervienen en gran medida los prejuicios. El trabajo de Elspeth Ready (2010) sobre el impacto de la influencia del momento histórico en la percepción de la subsistencia neandertal ilustra las diferentes hipótesis, en ocasiones descabelladas, que se han propuesto. Los estudios empíricos, no obstante, abundan, con una proliferación de análisis de los isótopos radiactivos capaces de indicar la dieta de origen. Un ejemplo es el del análisis de Michael Richards y colaboradores (2000) de la presencia de los isótopos ^{13}C y ^{15}N en el colágeno de los huesos de dos ejemplares de neandertales y otros fósiles de la fauna de Vindija (Croacia) que sostuvo que los neandertales obtenían la mayor parte de sus proteínas de fuente animal a través de actividades de caza, no de carroñeo.

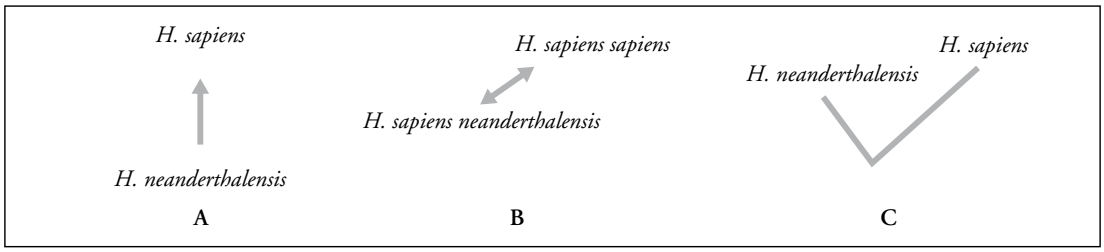


Figura 17.12 Modelos de relación entre neandertales y humanos modernos. A) Los neandertales son una especie que da lugar, por anagénesis, a los humanos modernos. B) Neandertales y humanos modernos son dos subespecies que intercambian genes. C) Neandertales y humanos son grupos hermanos, especies aparecidas en una cladogénesis (aunque con cronoespecies anteriores, tal vez, en ambos casos).

hacia el corredor de Europa central. La fauna aislada en el centro de Europa por los Alpes subglaciares supondría una reserva de caza que los neandertales pudieron explotar pero la subida posterior de las aguas habría retirado de nuestro alcance los terrenos en los que cabe encontrar pruebas de ese movimiento de población (véase el estudio de Tzedakis *et al.,* 2007 mencionado con anterioridad).

7. La «cuestión neandertal»

Los estudios acerca de los neandertales suelen incluir la discusión de las relaciones filogenéticas existentes entre éstos y los seres humanos modernos. Dentro de las muchas matizaciones que pueden hacerse a tal respecto cabe distinguir tres posturas encontradas. La primera sostiene que *Homo neanderthalensis* es una especie ancestral respecto de *Homo sapiens,* de tal suerte que los humanos modernos proceden, por evolución anagenética, de los neandertales. La idea es muy antigua, de principios del siglo xx (véase Day, 1986), pero reapareció con las tesis de Charles Loring Brace (1964) (véase figura 17.12 A). Milford Wolpoff (1980, por ejemplo) se adhirió en cierto modo a esta hipótesis aunque tendiendo a considerar que neandertales y humanos modernos forman una única especie —la hipótesis siguiente.

La segunda manera de entender los neandertales ve en ellos una subespecie de *Homo sapiens, Homo sapiens neanderthalensis,* que contribuyó con su acervo genético a la aparición de los *Homo sapiens sapiens*. Ese modelo evolutivo es aceptado por algunos de los más notorios especialistas en neandertales, como es el caso de Eric Trinkaus (Trinkaus y Smith, 1985, por ejemplo). Para quienes sostienen esta hipótesis, el intercambio genético no sólo sería teóricamente posible sino que, de acuerdo con las evidencias fósiles, tuvo de hecho lugar (véase figura 17.12 B).

La tercera hipótesis acerca de las relaciones evolutivas que existen entre neandertales y humanos modernos plantea que estamos ante dos especies diferentes, dos grupos hermanos en un cladograma acerca de cuyo origen existen distintas explicaciones (véase figura 17.12 C). Detallaremos algunas de ellas

Caja 17.15 ¿Subespecie o población?

La cuestión de si los neandertales constituyen una subespecie es más bien formal y apenas puede distinguirse de la hipótesis que defiende que se trata de una variedad poblacional. Así, Trinkaus y Howells (1980) sostuvieron, al examinar las diferentes explicaciones de la desaparición de los neandertales, que el término de «subespecie» está de más. De acuerdo con dichos autores, es mejor hablar de evolución de poblaciones locales.

Caja 17.16 HM y HR, de nuevo

Como se recordará, la Hipótesis Multirregional defiende que tuvo lugar una transición gradual de las poblaciones arcaicas hacia las modernas, realizado en numerosas localidades, mediante un proceso en el que los neandertales contribuirían con su acervo genético al de los humanos modernos. La Hipótesis del Reemplazamiento plantea que se produjo una sustitución brusca de las poblaciones anteriores de *Homo neanderthalensis* por las de *Homo sapiens*, sin que se produjesen cruzamientos. Por razones de distancia genética que se harán patentes en el capítulo 20, el criterio que hemos seguido nosotros es el de aceptar el taxón *Homo neanderthalensis*, aunque mantiene este unas relaciones con *Homo sapiens* que, como veremos, se alejan de la interpretación radical de la Hipótesis del Reemplazamiento.

en los capítulos siguientes. Los neandertales serían, pues, una rama lateral que no guarda relaciones de ancestro-sucesor con *Homo sapiens*. De hecho, esta última especie podría ser incluso más antigua. Es la postura de Christopher Stringer y Clive Gamble (1993), por ejemplo.

La presencia de restos de neandertales clásicos en época tardía, como sucede en el sur de Francia y en la península Ibérica, es un argumento en contra de la primera de las hipótesis —la existencia de una «fase neandertal» anterior a la de los humanos modernos y predecesora de nuestra especie. Podría aducirse, no obstante, que ese salto evolutivo se realizó de forma local —en el Oriente Próximo, por ejemplo— mientras que en otras partes se mantenía aún la especie neandertal anterior. Sin embargo, la presencia de ejemplares de humanos modernos como los de Cro-Magnon, contemporáneos si no anteriores a los de neandertales de St. Nazaire (Francia), resta fuerza al argumento.

La polémica se reduce, pues, a la de si los neandertales y los humanos modernos forman una o dos especies. En cualquiera de los dos casos, y en la medida en que se trata de poblaciones contemporáneas durante el tiempo suficiente como para haber intercambiado material genético siempre que se diese un cruzamiento, la cuestión de fondo implica si hubo o no hibridación neandertal-humano moderno. Esa alternativa tiene mucho que ver con los dos guiones evolutivos que vimos en el capítulo anterior —la Hipótesis Multirregional y la Hipótesis desde África o del Reemplazamiento—; tanto como para que se trate en realidad de una misma forma de plantear la evolución hacia los homininos del Pleistoceno Superior.

7.1 El contacto oriental

Un buen test para la posible hibridación es el estudio en detalle de aquellas localidades en las que aparecen tanto ejemplares de neandertales como de humanos modernos. Es el caso, en particular, de Oriente Próximo y Medio.

La franja que va desde Israel hasta Irak constituye el extremo oriental del territorio que fue ocupado en su momento por los neandertales (véase figura 17.13). Pero no sólo cabe encontrar allí ejemplares «clásicos», los típicamente europeos. En yacimientos muy próximos, en ocasiones de la misma localidad, ha aparecido otro tipo distinto de especímenes. Así que contamos, por un lado, con ejemplares fósiles como los de Tabun y Kebara (Monte Carmelo, Israel), Shanidar (Irak) o Amud (Israel), semejantes a los neandertales «clásicos». Y por otro, con un tipo distinto de especímenes procedentes de yacimientos como Skhul (Monte Carmelo, Israel), Qafzeh (cerca de Nazaret) y Ksar Akil (Líbano) que se parecen más desde el punto de vista anatómico a los *Homo sapiens*. De forma inevitable se plantea la pregunta acerca de si se trata de miembros muy variables de una única especie (neandertales «clásicos» frente a «progresivos») o de dos especies *(H. neanderthalensis* y *H. sapiens)*. En este segundo caso, también hay que aclarar cuál habría sido la relación evolutiva entre una y otra especie.

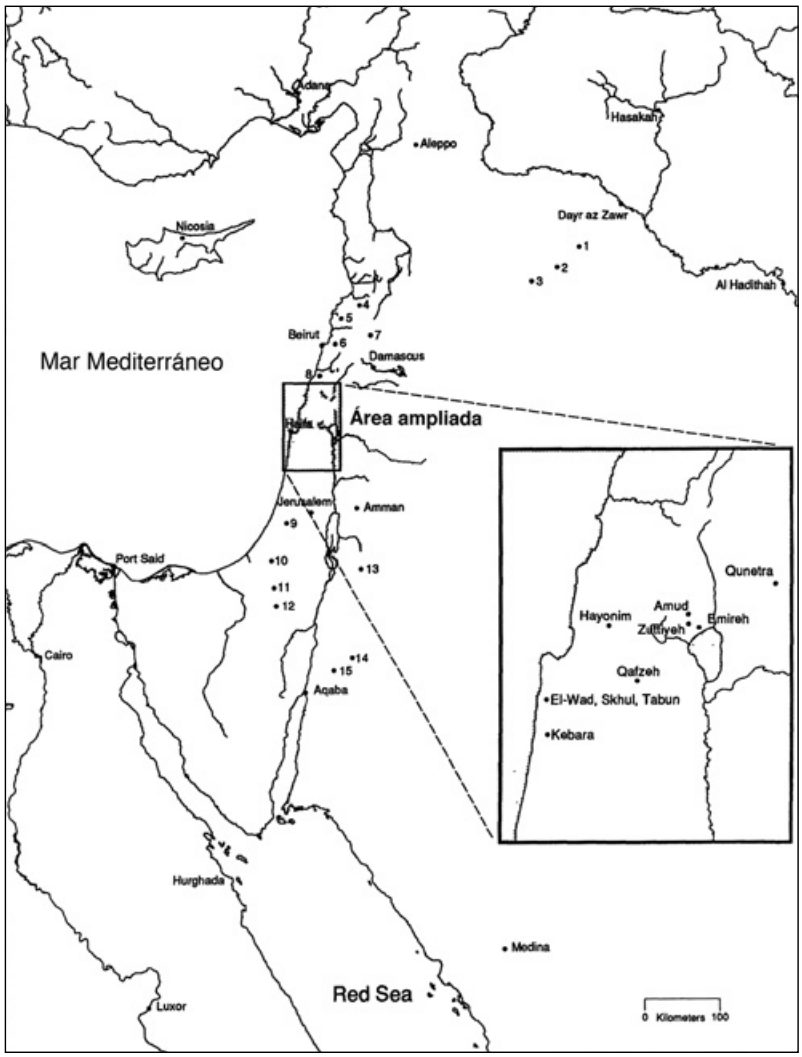
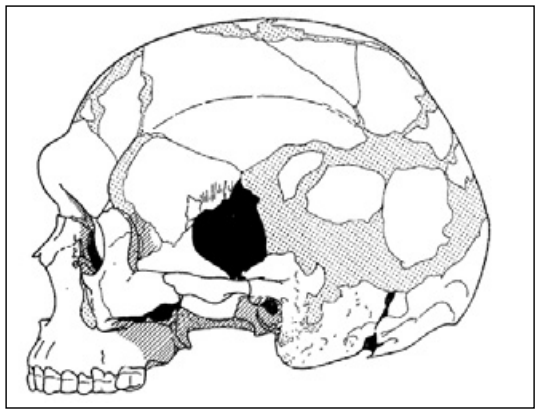


Figura 17.13 Localidades de Oriente Próximo y Medio con los yacimientos en que aparecen ejemplares de neandertales «clásicos» y «progresivos». La numeración corresponde a las localidades, no consideradas aquí, de: 1, El Kowm; 2, Douara; 3, Jerf Ajla; 4, Keoue; 5, Nahr Ibrahim; 6, Ksar Akil; 7, Yabrud; 8, Adlun; 9, Shukbah; 10, Fara II; 11, Rosh Ein Mor; 12, Ain Aqev; 13, Ain Difla; 14, Tor Faraj; 15, Tor Sabiha (Bar-Yosef *et al.,* 1992).

Para establecer el sentido de cualquier hipótesis acerca de cómo tuvo lugar la evolución de los especímenes en el Oriente Próximo y Medio es necesario aclarar dos aspectos. En primer lugar, hay que determinar las relaciones morfológicas que existen entre los distintos ejemplares, cosa que cabe hacer mediante estudios comparativos. En segundo lugar, se debe establecer una correlación de las secuencias sedimentarias, procediendo a la datación de los yacimientos en los que se encuentran los indicios de una y otra forma local. Abordaremos en primer lugar la morfología y distribución de los distintos tipos de homínido del Pleistoceno Superior hallados en Oriente Próximo y Medio.

Entre 1929 y 1934, la expedición conjunta de la British School of Archaeology de Jerusalén y la American School of Prehistoric Research, dirigida por Dorothy Garrod, llevó a cabo un plan de excavación de las cuevas de Skhul, Tabun y El-Wad, en las laderas del Monte Carmelo cerca del Wadi el-Mugharah (valle de las Cuevas). Se trata de terrenos empinados de rocas calizas, con numerosas cuevas de las que dos, la gran cueva de Tabun



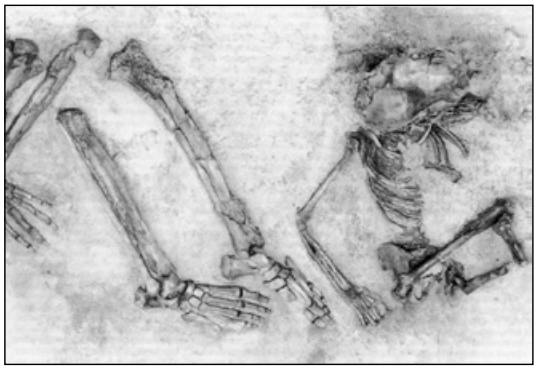


Figura 17.14 Izquierda: cráneo Skhul 5. (Fotografía de http://www.msu.edu/~heslipst/contents/ANP440/neanderthalensis.htm).
Derecha: cráneo Homo VI de Qafzeh (Vallois y Vandermeersch, 1975) (los cráneos no se reproducen a la misma escala). Abajo: enterramiento doble de Qafzeh. (Ilustración de Bar-Yosef y Vandermeersch, 1993).

(Mugharet el-Tabun, «cueva del horno») y la cercana pero más pequeña de Skhul (Mugharet es-Skhul, «cueva de los niños») proporcionaron ejemplares de homininos y herramientas achelenses y musterienses.

En la cueva de Tabun apareció durante las campañas mencionadas un esqueleto casi completo de una hembra adulta (Tabun I), una mandíbula (Tabun II) y algunos otros restos postcraneales (Garrod y Bate, 1937). La cueva de Skhul, deteriorada y reducida a un refugio rocoso, contenía una colección muy amplia de restos humanos con la apariencia de haber sido enterrados deliberadamente. Se encontraron seis esqueletos de adultos (Skhul 2-7) (uno de ellos parcial), otro esqueleto de un niño (Skhul 1), restos de extremidades inferiores (Skhul 3 y 8) y una mandíbula junto a un fragmento de fémur, infantiles ambos (Skhul 10) (McCown y Keith, 1939).

Cerca de Nazaret está situada la cueva de Qafzeh. Las primeras excavaciones llevadas a cabo allí entre 1933 y 1935 por René Neuville, del Instituto de Paleontología Humana de París y a la sazón cónsul francés en Jerusalén, y Moshe Stekelis, de la Universidad Hebrea, dieron como fruto el hallazgo en la entrada de la cueva de varios homininos, con herramientas del modo 3, musterienses, cuya descripción no llegó a publicarse en su momento. En el estudio preliminar del cráneo Homo VI, Vallois y Vandermeersch (1975) sostuvieron que muchos de sus rasgos coinciden con los de los humanos modernos. Se trata del cráneo de un joven adulto con aspecto masculino, procedente del nivel L, que cuenta con un volumen craneal muy alto (1.568 cm^3).

A partir de 1966, el equipo de Bernard Vandermeersch dio con restos de unos catorce individuos de los que al menos tres parecen enterrados de forma expresa. En algunos casos, como el del ejemplar infantil Qafzeh 11, aparecen acompañados en la misma tumba de lo que podría interpretarse como objetos

con un sentido ritual —un cráneo de ciervo en Qafzeh 11 (Vandermeersch, 1981).

En el Wadi Amud, al norte de Tiberías y unos 50 kilómetros al nordeste de Haifa, la cueva de Amud fue excavada a partir de 1959 por la Tokio University Scientific Expedition to Western Asia, bajo la dirección de Hishasi Suzuki. Amud contiene dos niveles estratigráficos, el A y el B, y en el segundo de ellos apareció en 1969 un ejemplar, Amud I, compuesto por un cráneo incompleto, una mandíbula en excelente estado de conservación y algunos restos postcraneales (fémur y tibia) (Suzuki y Takai, 1970).

La cueva de Mugharet el-Kebara, en la ladera occidental del Monte Carmelo, fue excavada a partir de 1982, dentro del proceso de reinterpretación de los yacimientos del Paleolítico Medio de Oriente Próximo, por Ofer Bar-Yosef y Bernard Vandermeersch (Arensburg *et al.,* 1985; Bar-Yosef y Vandermeersch, 1991, 1993; véase el sumario de los trabajos entre 1982 y 1990 en Bar-Yosef *et al.,* 1992). La unidad XII de Kebara, con cerca de 60.000 años de acuerdo con los estudios de termoluminiscencia (Bar-Yosef *et al.,* 1992) proporcionó en 1983 uno de los ejemplares más completos de neandertal de que se dispone: Kebara 2, un varón adulto al que le falta el cráneo pero no la mandíbula (Arensburg *et al.,* 1985). Su excelente conservación —se hallaba enterrado— ha permitido revisar teorías como, por ejemplo, la de la capacidad que en función del hueso hioides del espécimen, podrían haber tenido los neandertales para un habla semejante a la humana actual.

La falta del cráneo ha sido atribuida tentativamente por algunos autores (Bar-Yosef y Vandermeersch, 1993; Conroy, 1997, por ejemplo) a prácticas funerarias.

El valle de Shanidar, en las montañas Zagros del norte de Irak, contiene indicios de la presencia más oriental alcanzada por los neandertales si dejamos de lado el yacimiento de Teshik-Tash (Uzbekistán). La cueva de Shanidar también ha suministrado la mayor cantidad de restos de neandertales de todo Oriente. Entre 1951 y 1960 el equipo dirigido por Ralph Solecki (1953) localizó allí hasta 28 enterramientos con restos de nueve individuos (véase figura 17.16).

Figura 17.15 Esqueleto de Kebara, Monte Carmelo (para su interpretación, véase texto). (Fotografía de Bar-Yosef y Vandermeersch, 1993).

Figura 17.16 Enterramiento 4 de Shanidar (Solecki, 1971). Cada tramo de la barra de escala es de 5 cm.

El yacimiento y su contenido fueron descritos por Ralph Solecki (1953), T. Dale Stewart (1958) y, de forma más extensa, Eric Trinkaus (1983). De acuerdo con Trinkaus

Caja 17.17 ¿Ofrendas fúnebres en Shanidar?

Algunas circunstancias de los especímenes de Shanidar, como los posibles enterramientos deliberados e incluso la presencia de ofrendas de flores asociadas, llevaron a proponer la existencia de prácticas funerarias en el yacimiento. La evolución del simbolismo no forma parte de este libro; esa cuestión queda, por tanto, pendiente.

(1983), los fósiles Shanidar I al VI corresponden a adultos, el VII a un joven y el VIII y el llamado «niño» a ejemplares infantiles de menos de un año. Shanidar I, un esqueleto, incluye el cráneo mejor preservado de la muestra.

7.2 ¿Una o dos especies en Oriente Próximo?

El examen morfológico del Paleolítico Superior de Oriente Próximo puso de manifiesto muy pronto la existencia de diferencias notables entre los ejemplares procedentes de yacimientos muy cercanos. El estudio llevado a cabo por Theodore McCown y Arthur Keith (1939) indicó que la hembra Tabun I era semejante a los neandertales europeos, con arcos supraorbitales separados y voluminosos, rostro y nariz de gran tamaño y mentón huidizo. Sin embargo, el espécimen tenía un tamaño muy pequeño y, por tanto, una capacidad craneal de las más bajas entre los neandertales (1.270 cm^3). La mandíbula Tabun II, en contraste con el fósil anterior mostraba un indicio de barbilla.

Por su parte, los ejemplares de Skhul diferían no poco de los de Tabun. Skhul 5, el cráneo mejor conservado, tiene una bóveda alta y corta con las paredes laterales verticales (véase figura 17.14). El espécimen muestra arcos supraorbitales, en contraste con Skhul 4 que carece de ellos, pero aun así de forma distinta a la típica neandertal (Stringer y Gamble, 1993). Los ejemplares de Skhul cuentan en mayor o menor medida, además, con un mentón —que en Skhul 5 es incipiente— y carecen de proyección mediofacial. En general, el aspecto de los ejemplares de Skhul es más moderno que el de los de Tabun. Aun así, en el informe morfológico detallado de los restos de Oriente Próximo McCown y Keith (1939) consideraron que todos ellos eran miembros muy variables de la misma población. Con la particularidad de que los autores vieron indicios de una cierta tendencia evolutiva gradual que sería la responsable de las diferencias anatómicas.

A la idea de una única especie en Tabun y Skhul contribuyó sin duda la tesis imperante entonces de que se trataba de cuevas contemporáneas. Siendo lugares tan próximos, y coetáneos, es difícil defender la presencia en ellos de dos especies o incluso subespecies diferentes. Pero al concederse a Tabun una antigüedad mayor (Higgs, 1961), las diferencias entre los ejemplares de una y otra cueva pasaron a ser interpretadas de otra manera. Los ejemplares de Skhul, comparados con los de Tabun, eran así más modernos tanto de aspecto como de edad. Se contaba, pues, en apariencia con una excelente muestra de evolución gradual desde las formas neandertales hacia las de los humanos modernos.

Los demás yacimientos de Oriente pueden ser distribuidos según la dualidad de poblaciones aparecida en Skhul y Tabun, es decir, bajo el modelo de los neandertales «clásicos» frente a los «progresivos». Los ejemplares de Qafzeh son semejantes, por lo que se refiere a la morfología, a los de Skhul. En la muestra de Qafzeh se encuentran, al igual que en Skhul, cráneos con arco supraorbital pequeño (Qafzeh 9, correspondiente a un adulto) o más abultado pero distinto al de los neandertales clásicos (Qafzeh 6, de un adulto también). Qafzeh 9 muestra rasgos modernos, como la bóveda elevada y el arco supraorbital, junto con otros más antiguos: prognatismo y dientes grandes —su tercer molar es de tamaño incluso mayor que el de los neandertales. Eso no impide, sin embargo, que los ejemplares

Figura 17.17 Las dos formas fósiles en el Pleistoceno Superior de Oriente Próximo y Medio, atribuidos inicialmente a neandertales «clásicos» (izquierda) y «progresivos» (derecha). Ilustración de Bar-Yosef y Vandermeersch (1993); véase texto para la interpretación de los cráneos.

de Qafzeh sean agrupados por lo común con los de Skhul como parte de un mismo taxón.

Frente a los fósiles de aspecto más moderno de Skhul y Qafzeh, el espécimen de Amud es semejante a los de Tabun y Shanidar. De hecho, en la reconstrucción del cráneo de Amud se utilizó material procedente de esos otros yacimientos para completar las partes que faltaban. También muestra algunos rasgos más modernos, como un mentón incipiente o un arco supraorbital de poco espesor, pero tanto Hisashi Suzuki y Fuyuji Takai (1970) como William Howells (1974) incluyeron Amud I y los demás materiales del yacimiento en la población de neandertales de Oriente Próximo que aparece en Tabun y Shanidar. Es esa una idea que se ha mantenido de forma extendida.

Tampoco puede dudarse, desde luego, de las afinidades que indica el ejemplar de Kebara. Pese a la ausencia del cráneo, sus rasgos restantes lo relacionan con los neandertales de Tabun (Bar-Yosef y Vandermeersch, 1991). En su estudio del ejemplar, Baruch Arensburg (1989) prefirió evitar el término «neandertal» refiriéndose a él como «musteriense» para no asignarle una etiqueta taxonómica precisa. Pero Arensburg (1989) relacionó algunos de los rasgos del ejemplar de Kebara, como la pelvis, con los de los neandertales europeos y los de Shanidar.

En cuanto a este último yacimiento, Shanidar, existe una muy generalizada tendencia a incluir sus ejemplares en el apartado de los neandertales de aspecto clásico de Oriente Próximo. El cráneo de Shanidar I, con rasgos como la bóveda baja y alargada, torus supraorbital muy marcado, prognatismo facial, torus occipital, etc., constituye un ejemplo bien típico de neandertal. La mandíbula, completa, también muestra los rasgos típicos de los neandertales: robusta y sin mentón.

Como hemos mencionado ya en diversas ocasiones, la Hipótesis Multirregional sostiene que los neandertales forman todo lo más una subespecie de *Homo sapiens —Homo sapiens neanderthalensis—* y, como tal, pudie-

Caja 17.18 Poblaciones de Oriente Próximo

La tendencia general respecto de los ejemplares de Oriente en la interpretación del primer tercio del siglo XX fue la de decantarse por la presencia de dos poblaciones. No se puede dejar en el olvido que autores como Milford Wolpoff (1991) siguieron sosteniendo la idea primera de McCown y Keith (1939) de que todos los restos humanos de Oriente Próximo constituyen una única población muy variable. Pese a ello, la división entre las muestras de Tabun, Kebara, Amud y Shanidar frente a las de Skhul y Qafzeh es patente.

ron contribuir con su material genético a la aparición de los *Homo sapiens sapiens* (nuestra propia especie). Si aceptamos esa perspectiva, el paso de los neandertales «clásicos» (Tabun, etc.) a los «progresivos» (Skhul, etc.) constituiría una excelente prueba de la evolución gradual que llevó de los neandertales a los seres humanos modernos. Un modelo así exige que las edades de las cuevas coincidan con la secuencia de evolución, es decir, que los restos más parecidos a los de los neandertales sean también anteriores en edad a los ejemplares de aspecto más moderno. Resulta imprescindible, pues, abordar el asunto de la secuencia cronológica de los yacimientos de Oriente Próximo.

7.3 Las edades de las cuevas de Oriente Próximo

Llamaremos «edades iniciales» a las obtenidas en los primeros estudios de las cuevas y hasta antes de la aplicación de métodos como la resonancia de espín electrónico (ESR) o la termoluminiscencia (TL).

Tabun contiene una serie de niveles sedimentarios identificados con las letras que van de la A a la G. Existe industria en los niveles Tabun B y Tabun C, mientras que los restos humanos corresponden a los sedimentos 1 y 2 del nivel C. Por lo que se refiere a su edad inicial, Dorothy Garrod y Dorothy Bate (1937) asignaron los niveles C y D al tercer interglaciar Riss-Würm (entre 275.000 y 125.000 años). Con posterioridad, Garrod consideró que el nivel C debía ser más moderno, de hacia la segunda mitad de la glaciación Würm (menos de 100.000 años) (Garrod, 1962). Los estudios de radiocarbono dieron a Tabun una edad de 51.000 años, considerada como mínima (Farrand, 1979), pero estamos hablando de fechas demasiado antiguas para que el método de los isótopos del carbono sea del todo fiable.

Respecto de Skhul, Theodore McCown, miembro del equipo dirigido por Garrod, indicó tres niveles estratigráficos: A, B y C (McCown, 1937; McCown y Keith, 1939). Los especímenes aparecieron enterrados en el nivel B mientras que, por encima de él, el A contenía útiles de piedra. Tanto la fauna como las herramientas de Skhul se correspondían bien con el nivel C de Tabun, por lo que Garrod y Bate (1937) le asignaron la misma edad inicial: interglaciar Riss-Würm. Sin embargo, los estudios macrofaunísticos llevaron a sostener más tarde que Skhul era al menos 10.000 años posterior a Tabun C (Higgs, 1961), cosa que permitía establecer una secuencia evolutiva para los ejemplares hallados en una y otra cueva. Si Skhul es posterior a Tabun, el esquema de evolución clásico-progresivo de los especímenes de una y otra cueva cuadra. Por su parte, la otra cueva con restos de aspecto moderno, Qafzeh, también parecía ser de menor edad que Tabun. Qafzeh tiene hasta 24 niveles sedimentarios, con los restos humanos —difíciles de relacionar estratigráficamente en algunos casos— a partir del nivel XVII. El estudio de racemización de aminoácidos para ese nivel dio una edad de 32.000-39.000 años (Farrand, 1979), elevada más tarde, siguiendo la misma técnica, hasta 39.000-78.000 (Masters, 1982).

El panorama cronológico otorgaba, pues, al grupo de Tabun, Amud y Kebara una edad anterior al de Skhul y Qafzeh. Es decir, los yacimientos con restos semejantes a los de los neandertales clásicos recibieron una edad inicial mayor que los de ejemplares de aspecto más moderno. La hipótesis de la evolución gradual de Theodore McCown y Arthur Keith (1939) se veía apoyada por una cronología así.

Esa forma de ver las cosas resultó más difícil de sostener, sin embargo, tras el replanteamiento realizado por Ofer Bar-Yosef y Bernard Vandermeersch con la colaboración de Eitan Tchernov. Dichos autores llevaron a cabo, a partir de principios de la década de 1980, un estudio comparativo de las relaciones estratigráficas, los datos paleoclimatológicos y las secuencias microfaunísticas y culturales de las diversas cuevas. Entre los resultados que se obtuvieron se cuentan los de obtener una estratigrafía y datación

más ajustadas y un trabajo tafonómico de gran nivel que permitió interpretar con mayor precisión las pautas de conducta. Respecto de la edad de las cuevas, Bar-Yosef y Vandermeersch (1981) llegaron a la conclusión de que Qafzeh tenía una edad similar a la de Tabun D, es decir, unos 100.000 años. De ser así, la evolución de «clásicos» hacia «progresivos» quedaba en entredicho al menos en este punto.

La aplicación de técnicas modernas y más precisas de datación —ESR, TL— permitió a finales de la década de 1980 confirmar la hipótesis de Bar-Yosef y Vandermeersch. El estudio mediante TL de veinte pedernales quemados de Qafzeh dio un promedio de fechas de 92.000 ± 5.000 años, con un rango de variación entre 85 y 105 (Valladas *et al.,* 1988). Por lo que se refiere a Skhul, el uso del método de ESR aplicado a los dientes de mamíferos de Skhul arrojó también unas fechas para el yacimiento mucho más antiguas de las edades iniciales: entre 80.000 y 100.000 años (Stringer *et al.,* 1989). La técnica TL otorgó al nivel A de Skhul, el que se suponía más moderno, una edad incluso superior, de unos 120.000 años (Mercier *et al.,* 1993). Como, por otra parte, uno de los yacimientos con restos de neandertales «clásicos», el de Kebara, obtuvo mediante TL cerca de 60.000 años de edad (Valladas *et al.,* 1987), resultaba claro que la secuencia cronológica con los yacimientos de «neandertales clásicos» más antiguos y «neandertales progresivos» más modernos no se sostenía en pie. Tabun, que cuenta con una secuencia sedimentaria más amplia, obtuvo poco después una prueba directa de su edad mediante ESR, siendo datados sus distintos niveles desde los 200.000 años del más antiguo a los 90.000 del más moderno Grün. La hembra de Tabun I, del nivel C, dio en el trabajo de Grün y colaboradores (1991) una edad muy parecida a la de los ejemplares de Skhul: entre 102.000 ± 17.000 y 119.000 ± 11.000 años.

No hace falta siquiera mencionar que esas fechas, capaces de trastocar por completo la idea de las secuencias arqueológicas del Monte Carmelo, fueron criticadas por numerosos autores. No obstante, el estudio mediante la técnica muy precisa de espectrometría de masas de las series de uranio aplicada a muestras de dientes de bóvidos de Tabun, Skhul y Qafzeh (McDermott *et al.,* 1993) confirmó en lo esencial el nuevo panorama. Se concedió una edad de alrededor de 100.000 años para el nivel C de Tabun (tres muestras dieron 97,8 ± 0,4; 191,7 ± 1,4 y 105,4 ± 2,6 miles de años, respectivamente) (McDermott *et al.,* 1993). Los ejemplares de Skhul resultan ser, a la luz de esta misma técnica, un tanto difíciles de datar por la confirmación de las sospechas anteriores acerca de la presencia de dos faunas distintas en el nivel B. Frank McDermott y colaboradores (1993) sostuvieron que es probable que los ejemplares humanos estén entre ambas, pero también plantearon la necesidad de estudios más precisos para poder asegurarlo. Sea como fuere, la coincidencia de los distintos sistemas de datación (ESR, TL, series de uranio), al atribuir una edad más antigua y bastante próxima tanto para Tabun como para Skhul, parece terminante, convierte en difícil de sostener el modelo de evolución que conduce de los ejemplares semejantes a los neandertales a los de aspecto más moderno. En lo esencial,

Caja 17.19 Técnicas de datación

Pese a las fechas otorgadas a los ejemplares de Tabun, la industria tipo «Tabun C2» podría ser más antigua. Mediante termoluminiscencia, las herramientas de ese tipo han sido datadas en Tabun C y Hayonim E en 150.000-170,000 años (véase Bar-Yosef, 2000). Otra cosa distinta es saber, a falta de los ejemplares fósiles, quiénes realizaron las tallas. La cuestión de la cultura compartida en Oriente Próximo y Medio por neandertales y humanos modernos se tratará más adelante.

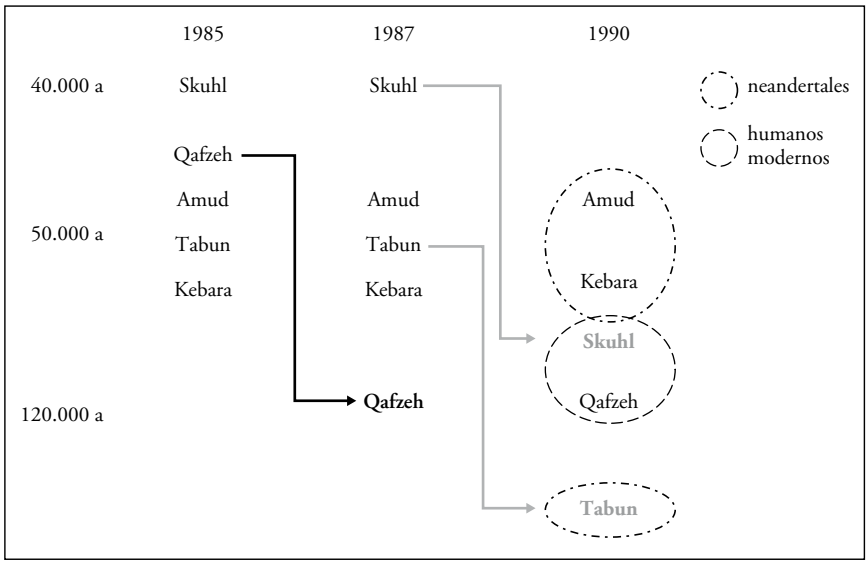


Figura 17.18 Cambios en la interpretación de las secuencias cronológicas de los yacimientos de Oriente Próximo en el Pleistoceno Superior, según Stringer y Gamble (1993).

Caja 17.20 Edad de Skhul

Nuevos análisis con los métodos de ESR y series de uranio llevados a cabo por Rainer Grün y colaboradores (2005) otorgaron a Skhul un abanico entre 135.000 y 100.000 años, congruente con los datos de termoluminiscencia, 119.000 ± 18.000 años (Mercier *et al.,* 1993). Para Grün *et al.* (2005), Tabun, Skhul y Qafzeh pueden considerarse contemporáneos.

las edades de los especímenes de Tabun y Skhul resultan muy parecidas.

Chris Stringer y Clive Gamble (1993) han proporcionado un resumen ilustrativo de cómo cambió la secuencia cronológica de los yacimientos de Oriente Próximo con la aplicación de métodos modernos de datación. Las edades de las localizaciones se alternan: Tabun es el yacimiento más antiguo, con unos 120.000 años, después vienen Qafzeh y

Caja 17.21 Cohabitación

Bernard Vandermeersch (1996) consideró que las prácticas culturales compartidas por las dos poblaciones presentes en el Oriente Próximo a partir del interglaciar Riss-Würm excluyen la hipótesis de que existiera una ocupación alternativa de la zona. Si ambas poblaciones estuvieron presentes al mismo tiempo, entonces la cohabitación puede ser entendida de una de estas dos formas:

- Como propia de dos especies separadas, sin posibilidades de hibridación.
- Como el contacto entre variedades de una misma especie, cosa que permitiría un intercambio genético.

Vandermeersch (1996) indicó que, de acuerdo con los datos disponibles (en esa fecha, por supuesto), no se podía desechar el que tal intercambio existiese, aunque debía ser tomado con prudencia por las grandes dificultades presentes a la hora de demostrarlo. Una forma tentativa de hacerlo sería la de identificar ejemplares morfológicamente intermedios entre las dos poblaciones existentes en la zona. Sin embargo, ese tipo de evidencias son siempre controvertidas a causa del amplio rango de variabilidad que existe en los neandertales, y no digamos ya en nuestra propia especie.

Caja 17.22 ¿Coexistencia o sucesión?

La discusión acerca de la coexistencia o sucesión de los neandertales y los seres humanos modernos en Oriente Próximo ha llevado a precisar bien la secuencia de los niveles en que se encuentran restos humanos (Bar-Yosef, 2000). Pero la idea acerca de las alternativas de ocupación en la zona levantina puede cambiar no poco si los restos hallados resultan pertenecer a niveles diferentes de los supuestos. En ese sentido argumentaron Henry Schwarcz, John Simpson y Christopher Stringer (1998) al llevar a cabo la reinterpretación de Tabun C1, el esqueleto casi completo de una hembra hallado por Dorothy Garrod y Dorothea Bate (1937). Schwarcz y colaboradores describieron la situación del ejemplar como tan cercana a la superficie del nivel C que quizá pudiese corresponder en realidad al nivel B. Al haber sido sepultado, quedaría artificialmente incluido en el nivel estratigráfico inferior (algo que sospechó ya Dorothy Garrod, véase Bar-Yosef, 2000). Mediante el uso de la técnica de espectrometría de rayos gamma, Schwarcz, Simpson y Stringer (1998) atribuyeron 34.000 ± 5.000 años al espécimen Tabun C1, lo que indicaría que las últimas fechas de existencia del taxón neandertal, en contra de lo que se suele creer, son semejantes tanto en Oriente Próximo como en Europa. Sin embargo, Ofer Bar-Yosef (2000) desechó la consideración de los resultados obtenidos mediante espectrometría de rayos gamma por sus resultados no fiables.

Skhul y, ya en el entorno de los 50.000 años, Kebara y Amud.

Una secuencia como la de la columna derecha de la figura 17.18 lleva a suponer que los seres semejantes a los «clásicos» y los que se entendieron en un principio como «progresivos» fueron ocupando sucesivamente los lugares de esos yacimientos, alternándose y sin coincidir en ellos nunca a la vez.

7.4 Humanos modernos en Oriente Próximo

La forma más convincente de explicar una presencia en la que los seres de aspecto similar a los neandertales clásicos anteceden primero y luego siguen a los que se parecen a los seres humanos modernos es, a nuestro entender, la que planteó F. Clark Howell en 1959: los ejemplares «progresivos» de Oriente Próximo pertenecen a nuestra especie. Clark Howell (1959) los denominó «Proto-Cro-Magnon». Esa idea implicaba, tal y como apuntó Vandermeersch (1989), que en la primera parte de la glaciación Würm existieron dos poblaciones diferentes en la zona. Stringer y Gamble (1993) encabezaron la postura en favor de la presencia de las dos especies en Oriente Próximo: *Homo neanderthalensis,* a la que pertenecerían los ejemplares que guardan semejanza con los ejemplares de La Ferrassie, y *Homo sapiens,* para los de aspecto moderno.

Cabría decir, a título de síntesis, que el desarrollo de la polémica acerca de la presencia de uno o dos taxa en los ejemplares de Oriente Próximo es demasiado amplio como para reflejarlo con más detalle del ya indicado aquí. Sigue de cerca, por otra parte, la idea previa que se tenga acerca de si neandertales y humanos modernos pertenecen a la misma especie. Se trata de una cuestión que, por fortuna, puede ser evaluada de una forma más precisa gracias a la recuperación del genoma neandertal que veremos en detalle en el capítulo 20.

18. La transición africana

Un problema espinoso a la hora de analizar el proceso de transición hacia nuestra especie consiste en saber cómo se caracteriza un «humano moderno», con el fin de situar o no dentro de ese taxón los especímenes fósiles dudosos con los que podamos toparnos.

Las autapomorfias de *Homo sapiens* son los rasgos derivados que están sólo en nuestra propia especie. Pueden deducirse utilizando tres tipos distintos de indicios: genéticos, culturales y morfológicos. En el capítulo 20 abordaremos las semejanzas y diferencias de los genomas de neandertales y humanos modernos, indicando incluso algunos genes de selección positiva en nuestra especie, y en el capítulo 21 detallaremos los principales rasgos poblacionales de *Homo sapiens*. Por lo que respecta a las evidencias culturales y morfológicas, ya hemos mencionado las que se refieren a la comparación entre neandertales y humanos modernos en Europa. Ahora vamos a entrar en el proceso de transición africano desde el momento en que *Homo erectus* abandona su larga estasis y evoluciona hacia las características de los humanos modernos.

1. La «Edad de Piedra Media»

Igual que sucede en los demás continentes, algunas de las evidencias más esclarecedoras del proceso de transición que estamos considerando son arqueológicas, es decir, culturales. África también muestra una evolución cultural de diversidad notable a partir de los artefactos achelenses. Con la particularidad de que, si en Europa el modo 3 corresponde a la cultura musteriense, en África la evolución cultural es más diversa. De acuerdo con Richard Klein y colaboradores (2004), los artefactos mediterráneos de Europa occidental y el norte de África propios del intervalo que va desde 250/200 a 40/35 miles de años son considerados también «musterienses», mientras que los útiles que aparecen en ese mismo rango de edad en África del sur —en la zona subsahariana del continente, en general— se asignan a la Edad Media de Piedra africana (MSA).

Klein y colaboradores (2008) advirtieron acerca de lo que puede confundir una clasificación tecnológica así, toda vez que la variabilidad interna tanto de los artefactos musterienses como de los de la MSA es mayor que

Caja 18.1 Musteriense = cultura neandertal

La cultura musteriense puede relacionarse de manera bastante firme con las poblaciones neandertales. Si bien se cuenta con indicios de préstamos culturales de bastante alcance entre neandertales y humanos modernos, es preferible reservar el término «musteriense» para las tallas europeas típicas de *Homo neanderthalensis* y englobar dentro de la MSA toda la evolución cultural africana a partir del modo 2. Así lo haremos.

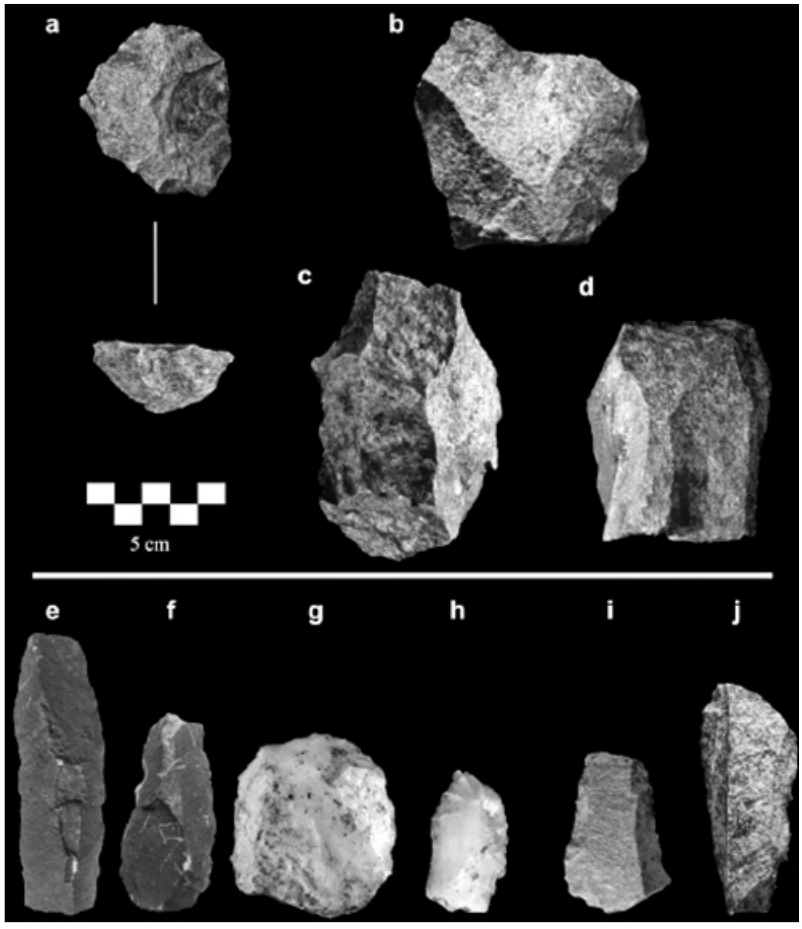


Figura 18.1 Útiles de la MSA africana procedentes del Miembro 4 de Swartkrans (Sudáfrica): (a) núcleo levallois; (b) núcleo de esquirla; (c y d) núcleos de hoja; (e y f) hojas denticuladas; (g y h) raspadores; (i y j) esquirlas denticuladas (Sutton *et al.,* 2009).

las diferencias que separan uno y otro tipo de tecnología (véase caja 18.1). La cuestión esencial no es el distinto modo cultural presente en el norte y sur de África, sino cómo uno y otro dan paso a la Edad de Piedra Superior africana (LSA, *Late Stone Age)* propia de los humanos modernos que entran en Europa. De acuerdo con Klein *et al.* (2008), los modos anteriores a la LSA carecen de:

- objetos inequívocamente artísticos,
- artefactos de hueso, marfil, concha o cuerno tallados con esmero,
- tumbas con evidencias irrefutables de ceremonias o rituales fúnebres.

Todos esos elementos «avanzados» se refieren al desarrollo de un simbolismo como proceso cuyo alcance y detalles no podemos

pormenorizar en este libro por razones de espacio. Vayamos ahora con las particularidades del proceso de transición africano más allá de los cambios culturales que puedan acercarse a los europeos o separarse de ellos.

2. Grados en la transición africana

Michael Day (1973) propuso separar los ejemplares africanos del Pleistoceno Medio y Superior, es decir, los que ilustran el paso desde *Homo erectus* a *Homo sapiens,* en tres distintos conjuntos: «temprano», «intermedio» y «moderno». Siguiendo el criterio de Day (1973), Sally McBrearty y Alison Brooks (2000) llevaron a cabo una exhaustiva asignación de fósiles a cada uno de esos grupos (véase figura 18.2), no sin advertir acerca de los problemas que supone realizar una clasificación así, mediante el uso de grados, y sosteniendo que su propuesta no puede tomarse como un apoyo a los esquemas anagenéticos.

Hay que aclarar algunas particularidades de un modelo como el de McBrearty y Brooks (2000). En primer lugar, las especies implicadas en la transición van más allá de las que suponen el punto de partida —*Homo erectus*— y de llegada —*Homo sapiens*—. Parte de la diversidad taxonómica se debe a la costumbre de ir nombrando nuevos taxa a medida que aparecen ejemplares diferentes a los antes conocidos. Pero la cuestión de fondo no se refiere a esa tendencia diseminadora; tiene que ver con el modelo propuesto para la aparición de *Homo sapiens*. ¿Cuántas son las especies necesarias para poder explicar ese proceso?

La pregunta vuelve sobre las mismas dudas que planteábamos al hablar de la apari-

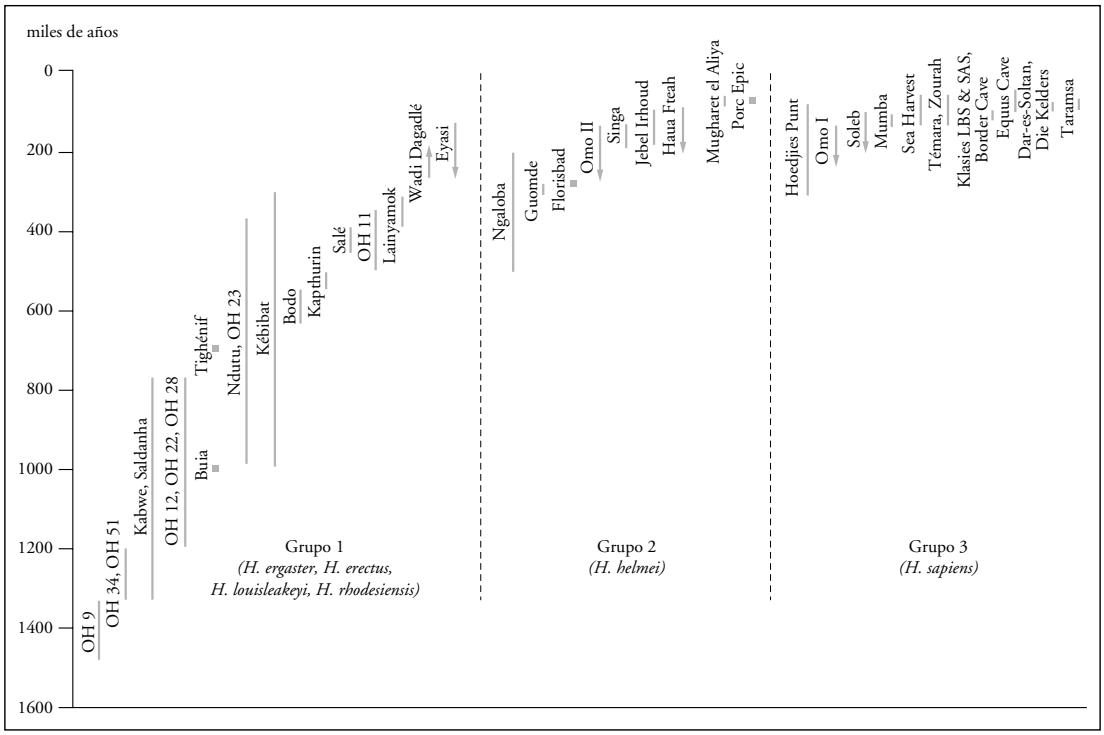


Figura 18.2 Grados temprano, intermedio y moderno en la evolución de los homininos africanos (McBrearty y Brooks, 2000).

ción de los neandertales en Europa, con las diferencias que conlleva el cambio de taxa implicados y de continente en el que se lleva a cabo la transición. Al igual que vimos en el caso europeo, existe un recurso de compromiso que consiste en abandonar la identificación de especies y optar por el uso de un grado. Ésa es la fórmula que se utiliza en el esquema de Day (1973) y McBrearty y Brooks (2000).

Siguiendo el mismo criterio utilizado por Chris Stringer para clasificar los ejemplares europeos de transición, Günther Bräuer (1984) incluyó en el grado «sapiens arcaicos» distintos especímenes africanos como los de Ndutu, Broken Hill, Bodo, Hopefield, Eyasi, Cave of Hearths, Rabat y, con algunas dudas, Salé, Sidi Abderrahman y Thomas. Si en el caso europeo el nombre de «sapiens arcaicos» resulta poco pertinente dado que se produjo un tránsito hacia los neandertales, ahora que hablamos de los ejemplares africanos tiene mejor acomodo —siempre y cuando consideremos que tales fósiles «arcaicos» tienen poco que ver, en términos filogenéticos, con los europeos. Pero ni que decir tiene que la consideración de «sapiens arcaicos» tampoco fue aceptada de forma general en su versión africana. Por ejemplo, el fósil de Ndutu fue clasificado como subespecie de *Homo erectus* por Ron Clarke (1976) tras llevar a cabo su reconstrucción. Posteriormente, Clarke (1990) le asignó la especie *Homo leakeyi,* sosteniendo que *Homo erectus* se originó en Asia y quedó confinado allí, por lo que no intervino en la evolución hacia *Homo sapiens*.

¿En qué medida es necesario definir ya sea un grado intermedio o alguna especie de transición para el caso africano? G. Philip Rightmire (2009) ha resumido muy bien la situación: con una edad de hace alrededor de 0,7 m.a., los *H. erectus* africanos muestran transformaciones indicativas del tránsito hacia *Homo sapiens*. Los cambios más conspicuos tienen lugar en la cara y el cráneo y, así, ejemplares como el de Bodo (Etiopía), al que nos referiremos en breve, sirven de referencia para documentar la evolución hacia:

- Contorno del arco temporal, proporciones de la escama frontal y base del cráneo —en parte, al menos— semejantes a los rasgos de los humanos modernos.
- Capacidad craneal intermedia entre la de *H. erectus* y *H. sapiens,* cercana a 1.250 cm^3.
- Arco supraciliar dividido en los segmentos lateral y medial.
- Perfil de la nariz vertical y el canal incisivo se abre en la parte delantera del paladar.

Todos esos rasgos son propios de *H. sapiens*. Pero a la vez los ejemplares «arcaicos» africanos retienen plesiomorfias propias de *Homo erectus* como:

- Esqueleto facial masivo.
- Frente proyectada.
- Frontal bajo con una quilla medial.
- Torus parietal angular.

El análisis de Rightmire (2009) incluyó, como mejor ejemplo de los ejemplares «de transición», además del fósil de Bodo, otros especímenes africanos —Elandsfontein, al que nos referiremos con el nombre de Saldanha (Sudáfrica), Broken Hill (Zambia), Salé (Marruecos)— que muestran rasgos semejantes aunque, como es lógico, con ciertas divergencias entre sí. En cualquier caso, contrastan con los que se acercan más a la morfología de los humanos modernos: Florisbad (Sudáfrica), Laetoli (Tanzania), Omo I y II, Herto y Aduma (Etiopía), Djebel Irhoud (Marruecos). Un paso último se da con los ejemplares de Skhul y Qafzeh (Israel) y Klasies River (Sudáfrica), esencialmente modernos.

Del trabajo de Rightmire (2009) se deduce, pues, la presencia de varios grupos de hominínos que ilustran el paso evolutivo en África desde *H. erectus* a los ejemplares que se considerarían ya *Homo sapiens*. Con el fin de no prejuzgar sus consideraciones taxonómicas y relaciones filogenéticas, nos limitaremos a separarlos, sin más, en los siguientes conjuntos:

Grado I. Bodo, Elandsfontein. Broken Hill, Salé, Eyasi.

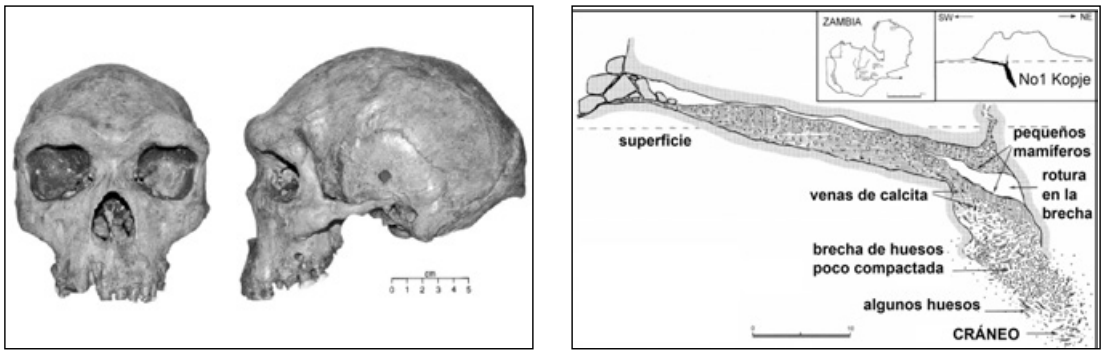


Figura 18.3 Derecha: depósitos de No1 Kopje con indicación del lugar probable de procedencia del cráneo de Broken Hill (Barham, Pinto Llona y Stringer, 2002). Izquierda: cráneo Broken Hill 1, Kabwe (Zambia) (Rightmire, 1998).

Grado II. Florisbad, Laetoli, Omo, Herto, Aduma, Djebel Irhoud.

Grado III. Skhul, Qafzeh, Klasies River.

Examinaremos a continuación sus características.

2.1 Grado I

La localidad de Broken Hill fue descubierta en 1906, en el transcurso de trabajos de minería para la obtención de cinc realizados en un afloramiento dolomítico, No1 Kopje, cerca de la ciudad de Kabwe (Zambia) (véase figura 18.3). El yacimiento fue destruido en la década de 1930 al convertirse los depósitos en una cantera a cielo abierto pasando a llenarse el pozo de agua (Barham *et al.,* 2002). El 17 de junio de 1921, los mineros accedieron en la parte inferior de No1 Kopje a una cueva profunda en la que Tom Zwigelaar y un asistente descubrieron un cráneo humano. Otros especímenes, incluyendo un parietal, un maxilar y varios restos postcraneales que, con el cráneo, podrían corresponder a tres o cuatro individuos, aparecieron en la misma época (Clark, 1959; Clark *et al.,* 1968). De la mina proceden, además de abundante fauna, herramientas que pertenecen a la tradición de láminas de la Edad Media de Piedra africana (MSA) denominada de Still Bay.

El cráneo de Broken Hill, uno de los ejemplares mejor preservados de homininos del Pleistoceno Medio, fue examinado y descrito en primer lugar por Arthur Smith Woodward —especialista en paleoictiología, pero conocido por su interpretación del fósil de Piltdown, véase capítulo 5. Woodward (1921) consideró el ejemplar como muy moderno, perteneciente, en términos evolutivos, a un grado más avanzado que el de los neandertales, y le asignó el taxón *Homo rhodesiensis*.

El ejemplar E691 de Kabwe es la única tibia completa disponible del Pleistoceno Medio. Fue descubierta junto con el cráneo Broken Hill 1 en 1921 y Ales Hrdlika (1930),

Caja 18.2 El nombre de Broken Hill

La localidad denominada Broken Hill en la época de la colonización británica recibe hoy el nombre de Kabwe, ciudad próxima al yacimiento. Igual sucede con el país; Rhodesia bajo la corona británica, Zambia tras la independencia. El taxón *H. rhodesiensis* hace referencia al nombre de la colonia en la época en que fue descubierto el fósil. Como dijo Philip Rightmire (2001), los detalles del descubrimiento del cráneo de Broken Hill son confusos y hasta contradictorios. Rightmire sostuvo que lo más probable es que el fósil se hallase aislado, sin que quede clara su relación con los demás huesos y artefactos líticos del yacimiento.

Figura 18.4 Ejemplar E691, tibia izquierda, de Broken Hill (Kabwe, Zambia). Vistas A: anterior, P: posterior, M: medial y L: lateral (Trinkaus, 2009).

en su pormenorizado estudio, consideró que ambos especímenes pertenecen al mismo individuo. Erik Trinkaus (2009) realizó un análisis comparativo del ejemplar con los fósiles equiparables del Pleistoceno Inferior y Superior, concluyendo que el hominino de Kabwe se encontraría entre los de talla superior, superado sólo por el KNM-WT 15000, *Homo erectus,* de Nariokotome (Kenia).

La edad atribuida en principio a los fósiles de Kabwe fue de unos 40.000 años, es decir, del Pleistoceno Superior, aunque fueron considerados más tarde como propios del Pleistoceno Medio de acuerdo con la fauna y las herramientas líticas del yacimiento (Klein, 1973). Michael Day (1986) sostuvo que pertenecen al tramo final del Pleistoceno Medio. Sally MacBrearty y Alison Brooks (2000) les otorgaron de 0,78 a 1,33 m.a., siguiendo estudios de comparación de la fauna del yacimiento de Kabwe con la del Lecho IV de Olduvai. Por su parte, Eric Trinkaus (2009) consideró adecuada una edad al menos de 300.000 años.

A este mismo grado I pertenecen los ejemplares procedentes de Bodo d'ar, en la orilla este del río Awash (región de Afar, Etiopía). En octubre de 1976 Alemayehu Asfaw halló el primer fragmento de lo que a la postre sería la mayor parte de un cráneo, asociado a numerosos artefactos achelenses. Aunque recolectados en superficie, los restos se atribuyeron a la unidad superior (Upper Bodo Sand Unit, UBSU) del Miembro Bodo de la Formación Wehaietu (Middle Awash, Etiopía) (Kalb *et al.,* 1980). El cráneo se reconstruyó a partir de 26 fragmentos iniciales a los que se añadieron otros con posterioridad. La numerosa fauna indica un ambiente lacustre o fluvial permanente, dada la presencia de *Hippopothamus* y *Crocodylus,* con grandes herbívoros como *Elephas, Giraffa, Onotragus, Homoioceras, Kobus* y *Equus* (Kalb *et al.,* 1980). La comparación de la fauna relacionó UBSU con la Formación Olorgesailie —de una edad de 0,7-0,5 m.a.— y con el Lecho IV de Olduvai (Kalb *et al.,* 1982), es decir, unos terrenos del Pleistoceno Medio. John Desmond Clark y colaboradores (Clark *et al.,* 1984) atribuyeron a los ejemplares de hominino una edad de 0,6 m.a. El conjunto de los estudios faunísticos, evidencias arqueológicas y análisis de radiometría llevó a G. Philip Rightmire a confirmar esa fecha como la más probable (Rightmire, 1996).

Un parietal izquierdo situado a 400 metros de distancia del primero y perteneciente probablemente a otro individuo y un fragmento de húmero distal proceden del mismo horizonte estratigráfico (Asfaw, 1983).

El cráneo de Bodo fue descrito en primer lugar por Glenn Conroy y colaboradores (1978). G. Philip Rightmire (1996), tras un detallado análisis, concluyó que los restos de Bodo coinciden con los *H. erectus* asiáticos en muchos de sus rasgos tanto métricos como no métricos: bóveda craneal aplastada y de gran espesor óseo en el cráneo y en el parietal; torus supraorbital robusto y proyectado; perfil frontal estrecho y plano; quilla craneal media y eminencia bregmática. Algunos rasgos facia-

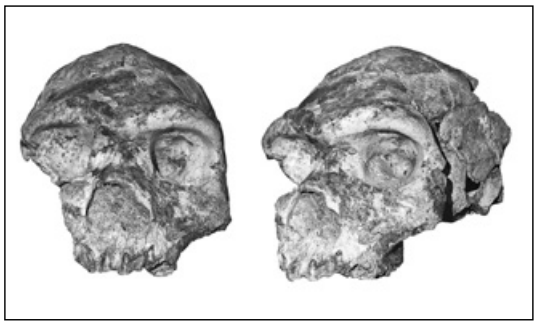


Figura 18.5 Cráneo de Bodo (Etiopía) (Rightmire, 1996).

Figura 18.6 Calota de Saldanha, Elandsfontein (Sudáfrica). Imagen del Australian Museum. (Fotografía de Carl Bento).

les, como la anchura de la región cigomática, acercan en particular el ejemplar de Bodo a Sangiran 17 (Java, Indonesia). Pero Rightmire (1996) indicó que esa cercanía respecto de *H. erectus* puede ser engañosa porque corresponde en gran parte a rasgos primitivos, por lo que, basándose en particular en el aspecto robusto, el volumen craneal —estimado incluso en cifras superiores a los 1.500 cm^3 por algunos autores, pero reducido a 1.300 por Rightmire (1996)— y la arquitectura de las paredes parietales, Rightmire (1996) anticipó la misma conclusión que mantendría más tarde en su revisión de 2009 del panorama del Pleistoceno Medio: se trata de un ejemplar de transición.

El espécimen de Salé consiste en un cráneo al que le falta la cara y un maxilar izquierdo con algunos dientes. Los ejemplares fueron hallados en 1971 en una cantera abierta cerca de El Hamra, al norte de Salé (Marruecos) (Jaeger, 1975). Ya en la primera descripción, Jean-Jacques Jaeger (1975) indicó sus afinidades muy claras con *Homo erectus,* aun cuando la zona occipital, mucho más abultada y redondeada de lo que cabría esperar, le da una apariencia más moderna. Esta particularidad ha sido atribuida a una patología, tortícolis congénita (Antón, 2003; Bruner, 2004; Gracia *et al.,* 2009; Howell, 1999), pero Jean-Jacques Hublin (1985) sostuvo que es más lógico considerar la forma del cráneo de Salé como la correspondiente a un *H. sapiens* primitivo con muchos rasgos aún propios de los *H. erectus*.

La edad del fósil de Salé resulta difícil de precisar. Jean-Jacques Hublin (1995) atribuyó al yacimiento una edad contemporánea a la trasgresión marina (inundación debida a un aumento del nivel de las aguas) Anfatiana. Andrew Millard (2008) ha indicado que, dada la discrepancia que existe entre las diferentes correlaciones de dicho episodio con los estadios de los isótopos marinos del oxígeno (MIS) —la trasgresión Anfatiana ha sido atribuida a los estadios 7, 9, 11 y 13—, cabe asignarle un abanico de edad que va desde 525.000 a 190.000 años.

En la finca de Elandsfontein, situada a 10 millas de la ciudad de Hopfield (Sudáfrica) dentro de la bahía de Saldanha, Keith Jolly y Ronald Singer descubrieron en 1953 una calota y un fragmento mandibular asociados a herramientas achelenses (véase Straus, 1957). En la descripción del ejemplar, Singer (1954) lo relacionó con el fósil de Broken Hill tanto en su aspecto como en sus medidas, aunque M. R. («Maxie») Drennan (1953) calificó la mandíbula de «neandertaloide», indicando que no cuadraría en una asociación con el maxilar de Broken Hill —que carece de mandíbula. Posteriormente, Drennan (1954) nombró la especie *Homo saldanensis,* cosa que William Straus (1957) deploró sosteniendo que tanto el ejemplar de Broken Hill como el de Saldanha deberían ser clasificados como *Homo sapiens rhodesiensis*. En la comparación entre ambos fósiles, Günther Bräuer (2008) calculó en 1.225 cm^3 el volumen craneal de

Saldanha y, siguiendo a Haile-Selassie, Asfaw y White (2004), puso de manifiesto que la curvatura del arco parietal lo acercaría aún más a humanos modernos como el de Qafzeh. La edad del ejemplar de Saldanha sería menor que la del de Broken Hill, es decir, algo por debajo de 600.000 años (Bräuer, 2008).

Tres ejemplares craneales de hominino, uno de ellos, Eyasi I, casi completo, fueron hallados por las expediciones de Kohl Larsen a principios del siglo XX en el Lago Eyasi (Tanzania). Aunque lo impreciso de la localización impidió asignarles una edad fiable, Michael Mehlman (1987) les atribuyó más de 130.000 años. Un nuevo frontal, EH 06, asociado a herramientas de la MSA temprana, fue descrito por Manuel Domínguez-Rodrígo y colaboradores (2008). La datación del nivel estratigráfico —*Gray Sands*— correspondiente a este último fósil fue establecida por los autores, a partir del contenido en torio de dientes del mismo horizonte, como propia del MIS 5, es decir, con un máximo de 140.000 años.

2.2 Grado II

El grado II en los ejemplares africanos de transición a partir de *Homo erectus* deducibles del análisis de G. Philip Rightmire (2009) lo forman fósiles como los de Florisbad, Laetoli, Omo, Herto, Aduma y Djebel Irhoud. Se trata de un conjunto que, aun siendo considerado intermedio, ha acentuado los rasgos de *Homo sapiens* hasta el punto de que no pocos autores consideran algunos de esos especímenes como humanos modernos.

El ejemplar Laetoli Hominid 18, hallado *in situ* en 1976 por Mary Leakey y sus colaboradores en los depósitos fluviales de Ngaloba Beds, Laetoli (Tanzania) (Magori y Day, 1983), es un cráneo casi completo reconstruido a partir de 21 fragmentos. Cuenta con los dos temporales, parte del hueso esfenoides, la mayoría de la base y parte del hueso cigomático y de la dentición superior (véase figura 18.7). La edad de los lechos Ngaloba no pudo ser determinada por radiometría ni racemización de aminoácidos pero, mediante la correlación con los lechos Ndutu de Olduvai (Tanzania), se le otorgó una fecha de 120.000 ± 30.000 años que coincide con la calculada a través del análisis faunístico y arqueológico (comunicación personal de Mary Leakey a Cassian Magori y Michael Day, 1983). Las herramientas de Ngaloba y Ndutu, muy similares, pertenecen a la MSA africana.

Los rasgos indicados por Cassian Magori y Michael Day (1983) respecto del ejemplar de Laetoli indican la persistencia de numerosas plesiomorfias propias de *Homo erectus* como son la bóveda craneal baja, la quila medial en el plano sagital del hueso frontal o el torus occipital prominente. Sin embargo, tanto la capacidad craneal —de unos 1.200 cm^3, en el cálculo de Magori y Day (1983)— como el desarrollo de apomorfias modernas en la cara, al estilo de la presencia de dos arcos orbitales separados, y el moderado desarrollo glabelar, ponen de ma-

Figura 18.7 Laetoli Hominid 18. Vista frontal (izquierda) y lateral (derecha) (Magori y Day, 1983).

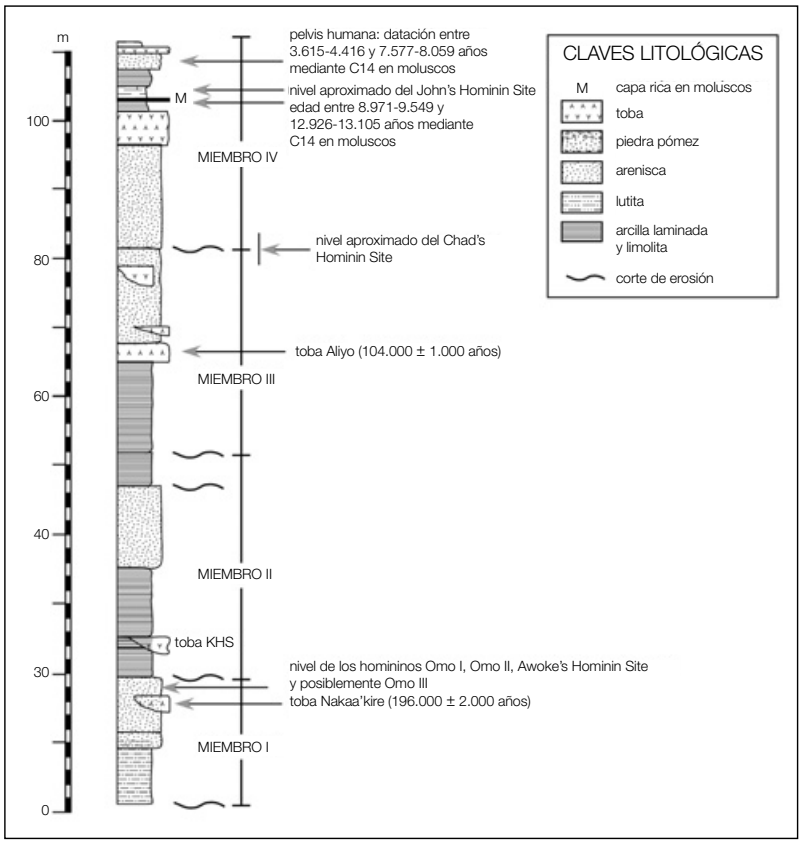


Figura 18.8 Estratigrafía de la Formación Kibish (región de Omo, Etiopía) (Brown y Fuller, 2008).

nifiesto el carácter más avanzado del ejemplar. Cassian Magori y Michael Day (1983) reconocieron las diferencias existentes entre L. H. 18 y los primeros *Homo sapiens* pero, tras un análisis comparativo, asignaron el fósil a esta última especie. Cabe precisar que, en el trabajo de comparación, Magori y Day (1983) tuvieron a los ejemplares de Kabwe, Eyasi I, Omo I, Omo II, Saldanha, Iwo Eleru, Florisbad y Singa como humanos modernos, considerando las diferencias existentes entre todos ellos como el resultado de un proceso de evolución en mosaico.

En el yacimiento de Omo (Formación Kibish, Etiopía), el equipo keniata de la International Paleontological Research Expedition encontró en el año 1967 un esqueleto parcial que incluye una calota fragmentada, parte de la mandíbula, parte de la columna vertebral y las extremidades (Omo I), asociado a algunas herramientas de la MSA (Fleagle *et al.,* 2008). En el mismo año Paul Abell

Caja18.3 Ejemplares de Kibish

Nuevos ejemplares de la Formación Kibish, entre ellos una tibia parcial izquierda y un fragmento de peroné del yacimiento AHS, del Miembro I de la Formación Kibish —atribuidos al mismo individuo Omo I—, y un hueso occipital parcial de un ejemplar juvenil del yacimiento CHS situado en los Miembros III o IV —es decir, de menor edad—, han sido descritos por Osbjorn Pearson y colaboradores (Pearson, Fleagle, Grine y Royer, 2008; Pearson, Royer, Grine y Fleagle, 2008).

Caja 18.4 Sapropel

Sapropel: «material de color negro muy rico en materia orgánica formado sobre sedimentos de lagos que están sujetos a condiciones reductoras o anóxicas (falta de oxígeno) durante gran parte del año». (Juan José Ibáñez, http://www.madrimasd.org/blogs/universo/2008/10/19/104063).

halló en superficie un segundo cráneo casi completo (Omo II). Un tercer hominino, Omo III, corresponde a unos fragmentos de la bóveda craneal y la cara poco informativos.

Los depósitos de la Formación Kibish, de origen lacustrino, se dividen en cuatro miembros que abarcan desde cerca del año 3100 antes de Cristo alrededor de *c.* 130.000 años (Butzer, 1971) (véase figura 18.10). Los fósiles Omo I y Omo II proceden del Miembro I, situado por debajo de la toba volcánica KHS (Kamoya's Hominid Site). Mediante la correlación de los Miembros I, III y IV de Kibish con los sapropeles del Mediterráneo oriental y el uso de diferentes análisis radiométricos de las intrusiones volcánicas, Francis Brown y Chad Fuller (2008) otorgaron *c.* 195.000 años a Omo I y Omo II.

El ejemplar Omo I muestra una bóveda craneal redondeada y un aspecto por lo general similar a los de los seres humanos modernos, aunque la dentición asociada un tanto robusta. Su talla, deducida del tamaño del húmero izquierdo, sería considerable —1,82-1,78 m— aunque el primer metatarsiano indica una estatura menor —1,73-1,62 m— (Pearson, Royer *et al.,* 2008). El fósil fue clasificado por Day (1969, 1971b) como *Homo sapiens* aunque quizá de un tipo algo arcaico. Esa misma fue la consideración dada a Omo II, si bien cuenta con rasgos más antiguos. Después de la reconstrucción de los restos llevada a cabo por Day y Stringer (1982), estos autores optaron por mantener la clasificación de *Homo sapiens* para Omo I y asignar Omo II a *Homo erectus*. Sin embargo, tras la consideración de las distintas evidencias acerca de la localización de los fósiles —como los diagramas y fotografías originales— Brown y Fuller (2008) dieron por probable la pertenencia de Omo II al Miembro I de la Formación Kibish, con lo que ambos fósiles tendrían la misma edad. Persisten, pues, las dudas acerca del sentido de las diferencias que mantienen uno y otro cráneo. John Fleagle *et al.* (2008), tras dar como cierto que Omo I es un humano moderno —con lo que debería sacarse de este grupo II «de transición»—, plantearon como hipótesis alternativas o bien que la población del Miembro I de Kibish fuese muy variable, o que en esa localidad coexistiesen por un tiempo las especies *Homo erectus* y *Homo sapiens*.

La Formación Bouri (Middle Awash, Etiopía), de cerca de 80 metros de potencia, está

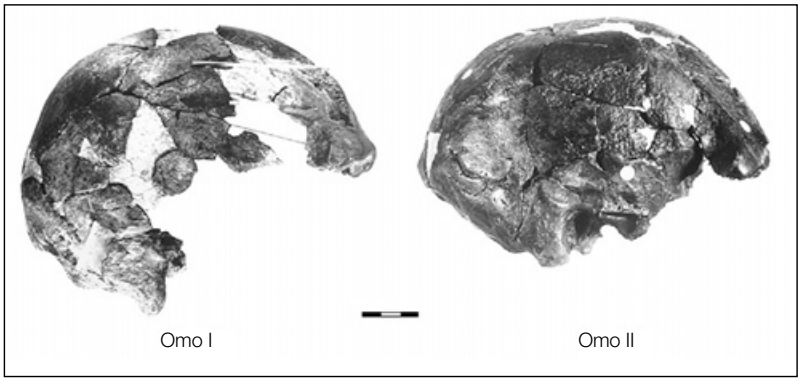


Figura 18.9 Cráneos de Omo, barra de escala en centímetros (Fleagle *et al.,* 2008; fotografía original de Michael Day).

Figura 18.10 Ejemplar BOU-VP-16/1, cráneo adulto de Herto; la barra blanca de escala corresponde a 1 cm (White *et al.,* 2003).

dividida en tres miembros: Hata, Daka y Herto (De Heinzelin *et al.,* 1999), de los que el último pertenece a finales del Pleistoceno Medio. Restos craneales de un individuo inmaduro y dos adultos aparecieron en 1997 en el Miembro Herto asociados a un complejo de artefactos que incluye tanto herramientas achelenses como propias de la MSA (White *et al.,* 2003).

El cráneo mejor conservado de Herto es el adulto BOU-VP-16/1 hallado en la localidad 16 de la Bouri Vertebrate Paleontology (véase figura 18.10) (White *et al.,* 2003). Pese a mostrar un arco supraciliar de cierto grosor, Tim White y colaboradores (2003) descartaron que el conjunto de los caracteres morfológicos correspondiesen a *H. neanderthalensis,* considerando que los tres ejemplares supondrían un estadio evolutivo inmediatamente anterior a la aparición de los seres humanos modernos. En consecuencia, los atribuyeron a la subespecie *H. sapiens idaltu,* ancestral respecto de *H. sapiens*.

La edad de los ejemplares de Herto, obtenida por la relación de los sedimentos con tobas volcánicas datadas mediante el método $^{40}Ar/^{39}Ar$, se sitúa dentro del abanico de 160.000-154.000 años (Clark *et al.,* 2003). Una cuestión interesante apuntada por J. Desmond Clark y colaboradores (2003) es que los especímenes de Herto presentan indicios de prácticas mortuorias.

En el mismo artículo que comunicó el hallazgo de BOU-VP-16/1, White *et al.* (2003) llevaron a cabo un análisis multivariante de comparación entre diferentes cráneos: los de ese fósil, Omo II y Kabwe (sapiens «arcaicos» africanos); KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, Sangiran, Ngandong y Zhoukoudian *(Homo erectus);* Amud, Atapuerca, Gibraltar, La Ferrassie, La Chapelle, La Quina, Monte Circeo, Petralona, Saccopastore, Shanidar, Steinheim y Tabun (neandertales sensu lato); Qafzeh 6, 9, Skhul 5, Cro-Magnon y Predmostí 3 (humanos modernos ancestrales) y 28 muestras de varones humanos modernos actuales. El resultado se indica en el diagrama de la figura 18.11.

El análisis fenético multivariante llevado a cabo por White *et al.* (2003) pone de manifiesto

Caja 18.5 El análisis craneal realizado por White y colaboradores (2003)

En el análisis correspondiente a la figura 18.11, la media de las 28 muestras de varones humanos modernos se tomó de Howells (1989). En el análisis de componentes principales se incluyeron sólo medidas de la bóveda craneal, por lo que, como advierten White *et al.* (2003), el gráfico ilustra las afinidades fenéticas reflejadas por esa parte de la anatomía. Los datos comparativos son de Arsuaga *et al.* (1997) y Howells (1989).

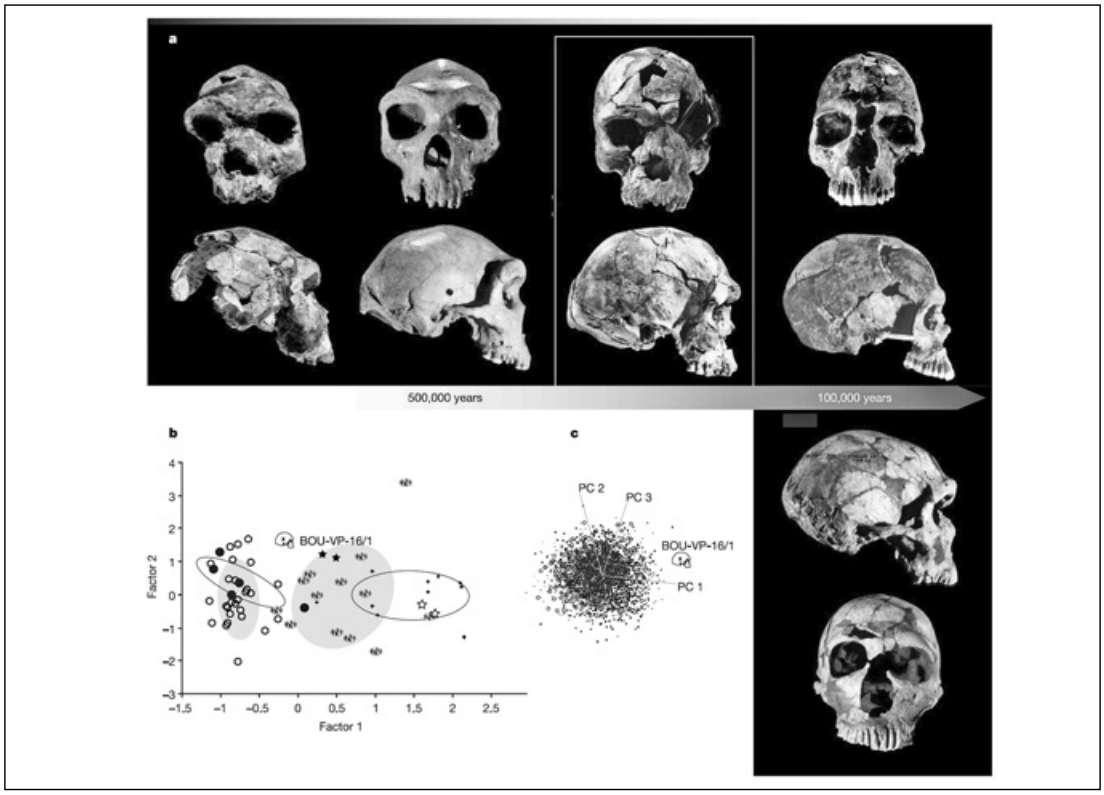


Figura 18.11 a), vistas anterior y lateral de los cráneos de Bodo, Kabwe, Herto (en recuadro), Qafzeh 9 y, debajo, neandertal de La Ferrassie. b), diagrama resultante del Análisis de Componentes Principales (PCA) de los ejemplares utilizados por White *et al.* (2003) (véase texto). Estrella blanca: BOU-VP-16/1. Estrellas negras: Omo II y Kabwe +, *Homo erectus*. N en un círculo: neandertales; círculos negros: humanos modernos ancestrales; círculos blancos: humanos actuales. Los óvalos de la izquierda representan las áreas de dispersión de las muestras de humanos modernos fósiles (línea) y actuales (sombra). Los de la derecha corresponden a las áreas de dispersión de *H. erectus* sensu stricto (línea) y neandertales (sombra). c), diagrama de los tres primeros componentes principales (PC1, PC2 y PC3) del conjunto completo de datos de 3.024 humanos modernos de Howells (1989) junto a Herto BOU-VP-16 /1 (marcado con una «x»). (Ilustraciones de White *et al.,* 2003).

de forma gráfica la relación que se da entre los seres humanos ancestrales (Oriente Próximo) y los humanos actuales, por un lado, y los ejemplares de *Homo erectus* africanos y asiáticos, por otro. Los neandertales se sitúan, de acuerdo con las consideraciones fenéticas, en medio. El análisis de White y colaboradores (2003) indicó que BOU-VP-16/1 se muestra más cerca de los humanos modernos que los «arcaicos» de Kabwe y Bodo, por lo que los ejemplares de Herto corresponderían a un grado intermedio como es el II de Rightmire (2009).

Un nuevo parietal derecho del nivel Herto de la Formación Bouri, junto con cuatro ejemplares de la localidad próxima de Aduma, fueron descritos al año siguiente por Yohannes Haile-Selassie, Berhane Asfaw y Tim White (2004). Los hallazgos se realizaron en superficie excepto el más completo, ADU-VP-1/3, que se recolectó *in situ.* ADU-VP-1/3 es un cráneo parcial del que la parte mejor conservada es el occipital. Las Ardu Beds de la región de Aduma habían suministrado con anterioridad artefactos líticos típicos de la MSA muy semejantes a los que proceden de

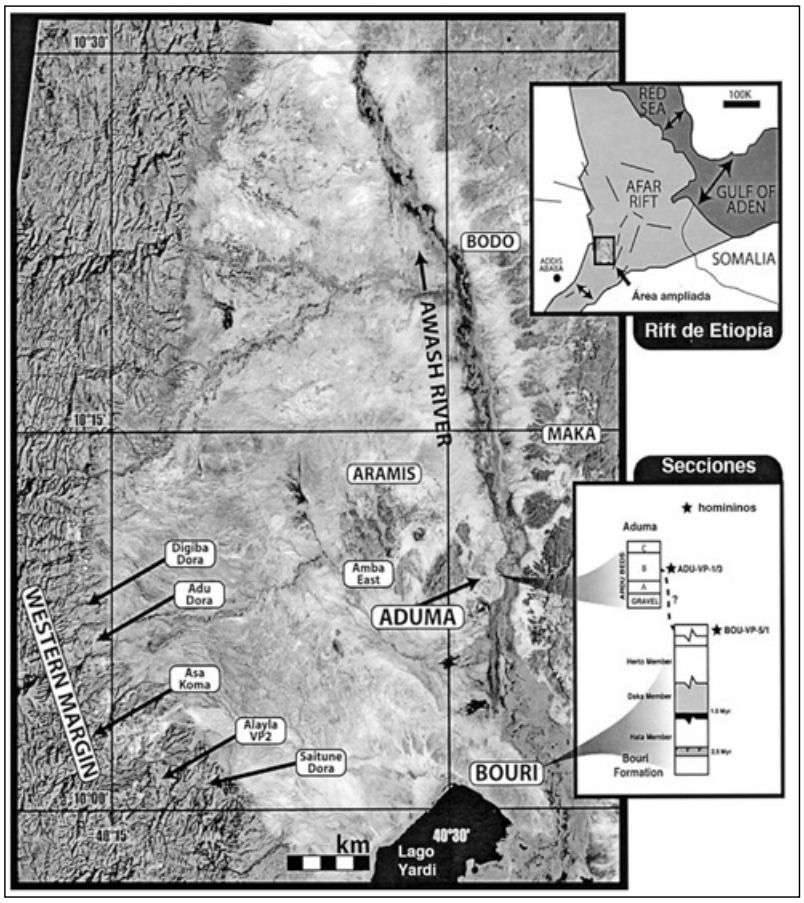


Figura 18.12 Situación de las localidades de Aduma y Bouri en la región de Middle Awash (Etiopía). Las columnas estratigráficas indican el emplazamiento de los homininos hallados. En el mapa aparecen también otros yacimientos, como Bodo, Maka, Alayla, Asa Koma y Adu Dora, citados en este libro. Mapa de Haile-Selassie, Asfaw y White (2004); escala en kilómetros.

Herto (Haile-Selassie, Asfaw y White, 2004), siendo descritas por los autores como propias de la última parte del MSA. La edad de los sedimentos de Aduma ha sido estudiada por medio de radiometría $^{40}Ar/^{39}Ar$, series de uranio, termoluminiscencia y radiocarbono con ciertas inconsistencias; Haile-Selassie, Asfaw y White (2004) dieron por buenas unas fechas de 105.000-79.000 años, cosa que sitúa a los fósiles de Aduma en fechas posteriores a las de Herto. También se muestran más avanzados en términos morfológicos.

Haile-Selassie, Asfaw y White (2004) llevaron a cabo un análisis métrico y morfológico comparativo del ejemplar ADU-VP-1/3 con otros fósiles de finales del Pleistoceno Medio y principios del Superior (véase caja 18.6). Los resultados obtenidos indicaron que el fósil de Aduma es semejante a muchos de los humanos modernos del Pleistoceno Superior de África y Oriente Medio en rasgos como son su tamaño general, la bóveda alta, el perfil redondeado del occipital y los parietales bien curvados, mientras que se aparta de los caracteres propios de los neandertales y conserva algunas plesiomorfias compartidas con ejemplares más antiguos, como L. H.-18 (Haile-Selassie, Asfaw y White, 2004). La conclusión que sacaron los autores apoyó el incluir tanto los fósiles de Aduma como los de Herto dentro ya de la especie de *Homo sapiens*. Siendo así, esos ejemplares deberían ser situados en el grado III.

La cueva de Djebel Irhoud se encuentra emplazada a 55 km al sudeste de la ciudad de Safi (Marruecos). En el transcurso de trabajos de minería para la obtención de baritina,

Caja 18.6 El análisis de Haile-Selassie *et al.* (2004)

En la comparación métrica y morfológica de ADU-VP-1/3 Haile-Selassie, Asfaw y White (2004) utilizaron los originales de Omo I, Omo II, Bodo, los moldes de Ngaloba (L. H.-18), Eliye Springs (ES-11693), Kabwe, Saldanha, Florisbad, Border Cave, Singa, Djebel Irhoud, Skhul 5, y los datos de neandertales y sus precursores procedentes de Arsuaga (Martínez *et al.* 1997).

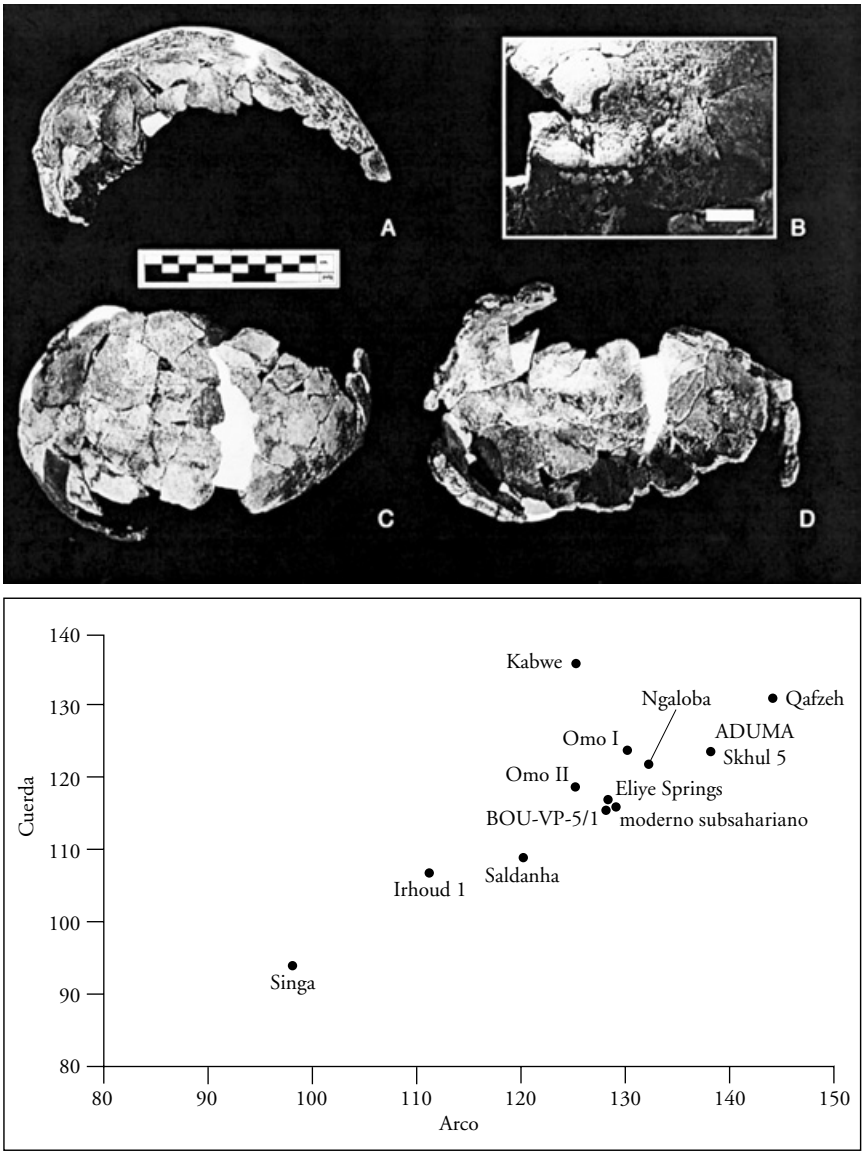


Figura 18.13 Arriba: ejemplar ADU-VP-1/3, en vista (A) lateral, (B) posterior, (C) superior y (D) inferior. La escala indica 1 cm (en el caso de B, se indica su propia escala, también de 1 cm). Abajo: gráfico del análisis bivariante de ejemplares del Pleistoceno Medio y Superior basado en la cuerda y el arco bregma-lambda (Haile-Selassie, Asfaw y White, 2004).

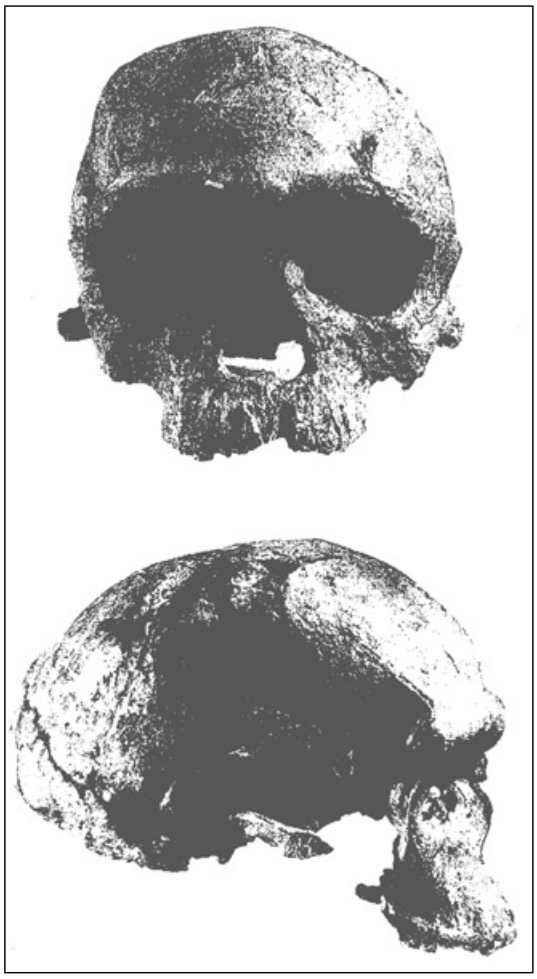


Figura 18.14 Cráneo Irhoud I en vista frontal (arriba) y lateral (abajo) (Hublin, 1985).

apareció un cráneo (Irhoud 1) en 1961. Un segundo fósil, la calota Irhoud 2, fue obtenido tras la realización de excavaciones bajo la dirección de Émile Ennouchi (1963). Otros fósiles posteriores, incluyendo una mandíbula juvenil (Irhoud 3) y algunos postcraneales, completan la muestra (Hublin, 1985; Hublin y Tillier, 1981). La fauna existente en el yacimiento —con *Gerbillus grandis* y *Alcelaphine*— indica condiciones áridas que pueden corresponder tanto a la máxima extensión del Sahara durante MIS 5 como a algún episodio seco del MIS 6 (Hublin, 1985). Mediante la técnica ESR se indicó que los sedimentos de Djebel Irhoud tendrían una larga historia de deposición a través de ambos estadios, MIS 5 y 6, con mayor probabilidad para la edad de los homininos de MIS 6 —190.000 a 140.000 años— (Grün y Stringer, 1991).

Desde su descubrimiento, los homininos de Djebel Irhoud fueron relacionados con los neandertales que, de haber estado presentes en el norte africano, dejarían de ser un taxón exclusivamente europeo con extensión, todo lo más, hacia Oriente Medio. Sin embargo, otros autores, entre los que se encuentra Jean-Jacques Hublin —uno de los mayores especialistas en los homininos del Pleistoceno Superior y, de forma particular, en la paleoantropología del Magreb—, han negado esa presencia africana. La reevaluación hecha por Hublin y colaboradores (2007) indicó que los ejemplares de Djebel Irhoud carecen de los rasgos derivados del clado eurasiático occidental de los neandertales, con el que comparten algunas retenciones primitivas, como la de una robustez general. La convexidad débil del parietal, el temporal alargado y la forma baja de la escama del occipital pueden, para los autores, relacionarse con un cierto grado de platicefalia. Esos y otros rasgos paralelos relacionarían los fósiles de Djebel Irhoud con los primeros humanos modernos de África oriental y Oriente Próximo de acuerdo con Hublin *et al.* (2007).

Florisbad es una localidad con distintas fuentes de aguas termales salobres situada cerca del lago Sautpan, a 25 millas al norte de Bloemfontein, provincia del Estado Libre (antiguo Estado de Orange), Sudáfrica. Se trata de un yacimiento de fauna fósil conocido desde 1912 y que ha proporcionado desde entonces más de 30 taxa.

En una de las fuentes cegadas de Florisbad, Thomas Dreyer desenterró en 1932 un cráneo descrito por el autor como «una forma muy primitiva relacionada con *Homo sapiens*» (Dreyer, 1935). Dreyer (1935) lo clasificó como *Homo helmei* aunque posteriormente (Dreyer, 1936) consideró que sería un miembro muy antiguo de los actuales bos-

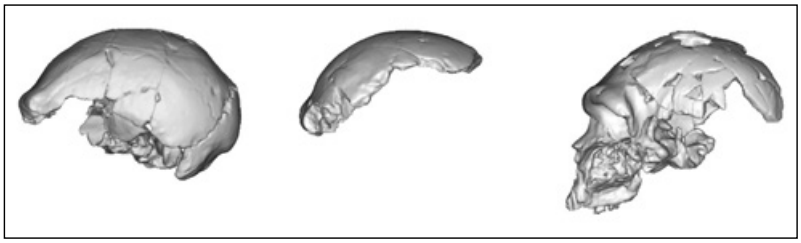


Figura 18.15 Imágenes obtenidas mediante escáner de tomografía CT de los cráneos de sapiens «arcaicos» de Laetoli (izquierda), Florisbad (centro) y Bodo (derecha) (Curnoe, 2011).

quimanos sudafricanos. Las campañas del National Museum de Bloemfontein iniciadas en 1981 proporcionaron una gran cantidad de herramientas de la MSA que han sido estudiadas por Kathleen Kuman, Moshe Inbar y Ron Clarke (1999). También existen indicios de ocupación en la unidad F, como uso del fuego y actividades de carnicería (Douglas, 2009).

El yacimiento de procedencia del cráneo de Florisbad, cuya edad ha sido difícil de establecer, tiene una potencia de 7 metros. Los intentos de datación por termoluminiscencia y series de uranio llevados a cabo en 1989 y 1990 resultaron infructuosos (Kuman, Inbar y Clarke, 1999). Mediante resonancia de espín electrónico y luminiscencia de estimulación óptica (ESR-OSL) se concedió a un diente asociado al cráneo una edad de 259.000 ± 35.000 años, cifra a la que Kuman, Inbar y Clarke (1999) otorgaron poca confianza porque casa mal con la secuencia cultural de Florisbad, establecida por los autores en tres horizontes con una MSA temprana de alrededor de 279.000 años en la unidad basal, una forma muy retocada de MSA de en torno a 157.000 años y otra de alrededor de 121.000 años con pocos retoques.

2.3 Grado III

El grado III considerado por Rightmire (2009) lo constituyen los ejemplares que pueden tenerse ya por humanos modernos en el sentido estricto como los de Klasies River (Sudáfrica) y los que en Skhul y Qafzeh (Israel) indican una salida del continente africano. Nos referiremos a ellos en el capítulo 21.

3. ¿Es necesaria una especie de transición entre *Homo erectus* y *Homo sapiens*?

Las transformaciones desde los «sapiens arcaicos» hasta los humanos modernos engloban, como hemos visto, distintos fósiles que ilustran el proceso de evolución hasta *Homo sapiens* referido de manera informal a los grados I, II y III de acuerdo con las pautas indicadas por G. Philip Rightmire (2009). La conveniencia de utilizar el recurso de los grados en vez de entrar de forma directa en la cuestión de las especies tiene que ver con la retención en casi todos los casos indicados de plesiomorfias dentro de un proceso que su-

Caja 18.7 Dificultades para la datación de Florisbad

La tesis doctoral de Rodney Douglas (2009) sometió a prueba la hipótesis de que los acontecimientos geológicos relacionados con las fuentes termales de Florisbad llevaron a que se hayan interpretado mal los procesos de sedimentación y fosilización, dando lugar a las discrepancias que aparecen a la hora de obtener la edad de los niveles estratigráficos. Douglas realizó transformaciones logarítmicas de los datos publicados y obtuvo como mejor opción la de una edad de 127.000 años para el nivel F de ocupación humana y 420.000-250.000 para los niveles inferiores a partir de la unidad basal. Los análisis del contenido en sales minerales de los fósiles y su posible procedencia fueron publicados por Douglas y sus directores de tesis un año después (Douglas *et al.,* 2010).

Caja 18.8 El alcance del taxón *Homo sapiens*

Ya hemos visto que no todos los autores coinciden en que *Homo sapiens* deba aplicarse sólo a los humanos modernos. Hay autores que rechazan *Homo neanderthalensis,* e incluso *Homo erectus* y *Homo habilis,* como taxa válidos separados de *Homo sapiens,* Milford Wolpoff es quizá la figura más representativa de una postura reduccionista respecto del número de especies que caben en *Homo* (y en otros taxa del linaje humano) (véase, por ejemplo, M. H. Wolpoff *et al.,* 1994). Milford Wolpoff (1999) apoyó como medida que clarifica la sistemática de *Homo* la exclusión de *H. habilis* del género. Esa propuesta, realizada como vimos ya en su momento por Bernard Wood y Mark Collard (Wood y Collard, 1999b), fue reiterada por Wolpoff y Caspari (Wolpoff y Caspari, 2000). Pese a coincidir en la necesidad de situar *H. habilis* en *Australopithecus,* Wolpoff, y Wood y Collard disintieron por completo en cuanto al número de especies que forman parte de *Homo* (véase Wood y Collard, 1999c).

Reducir las especies del género *Homo* —o de cualquier otro género— es obligado si no se admiten las cronoespecies. Un linaje monofilético cabe ser considerado como una única especie. Pero si, además, rechazamos el que en el linaje correspondiente al género *Homo* haya habido ninguna cladogénesis, entonces todos los ejemplares de *Homo* deberían ser incluidos en *Homo sapiens,* que es el primer taxón definido. Nosotros no hemos seguido ese criterio tan restrictivo en este libro.

pone una evolución en mosaico. Sin embargo, abundan los trabajos de paleoantropología que han propuesto diferentes especies para nombrar los ejemplares «de transición», que no caben de forma fácil ni en *Homo erectus* ni en *Homo sapiens* (capítulo 16), comenzando por la especie europea *Homo heidelbergensis*. Los taxa equivalentes a ésta serían, en África, *H. rhodesiensis* y *H. helmei*. Pero ¿en qué medida son necesarias esas especies para describir el tránsito filogenético hacia los humanos modernos?

La respuesta depende del modelo de evolución que se acepte. Dentro de la Hipótesis Multirregional, *Homo heidelbergensis* bastaría para incluir a los ejemplares «de transición» aunque, tratándose de una cronoespecie, ni siquiera sería imprescindible tomarla en cuenta. De hecho, Milford Wolpoff, notorio defensor del modelo HM, ha indicado en algunas ocasiones (Wolpoff, 1999; Wolpoff *et al.,* 1994) que, de forma estricta, la taxonomía del género *Homo* puede albergar un único taxón, *Homo sapiens,* teniendo la consideración de cronoespecies todas las demás. Por el contrario, la Hipótesis del Reemplazamiento exigiría añadir otro taxa.

Günther Bräuer ha resumido de forma muy clara la viabilidad de posibles especies intermedias, ilustrando la cuestión con el esquema que aparece en la figura 18.16.

El esquema de Bräuer (2008) sugiere que el taxón *Homo sapiens* aparece en África dando lugar luego en Europa a los neandertales, y *Homo erectus* se mantiene en Asia hasta ser reemplazado por los humanos modernos. En ningún caso se plantea la necesidad de proponer especies intermedias. Pero, si se admiten, las distintas opciones taxonómicas (mencionadas también por Bräuer, 2008) incluirían:

- La aceptación de una única especie «de transición», *Homo heidelbergensis,* presente tanto en Europa como en África.
- La separación entre una especie *Homo heidelbergensis* europea y otra *H. rhodesiensis* africana (que es considerada por algunos autores como *H. helmei*).
- Aunque no considerado por Bräuer (2008), el taxón *Homo heidelbergensis* podría mantenerse para incluir los ejemplares «de transición» asiáticos, o bien conceder a estos una o más especies intermedias distintas —como *Homo soloensis* (Oppennoorth, 1932) o, en la categoría de subespecie, *Homo sapiens daliniensis* (Xinzhi Wu, 1981).

La oportunidad de la fórmula elegida depende, como decíamos, del modelo de especiación por el que se apueste y de la variación y flexibilidad que se otorgue al concepto de especie.

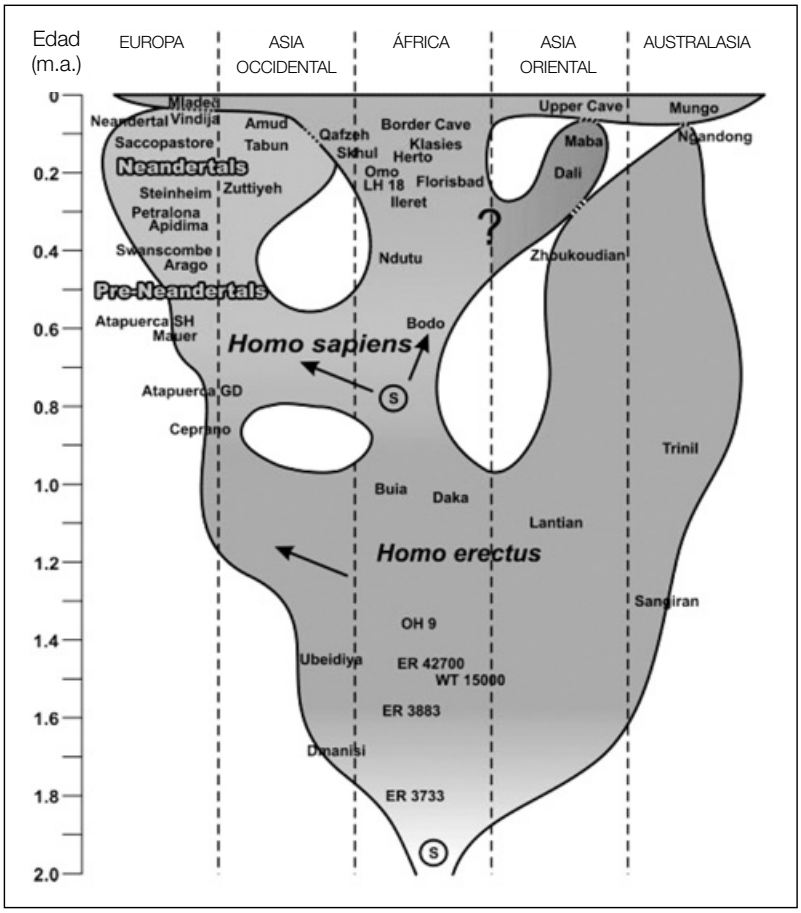


Figura 18.16 Guion de la evolución desde *Homo erectus* a *Homo sapiens* indicado por Günther Bräuer (2008).

19. La transición asiática

El paso de los homininos del Pleistoceno Medio al Superior en el continente asiático también ha sido explicado dentro de la literatura técnica con arreglo a los dos esquemas contrapuestos que vimos en el capítulo 16. De acuerdo con la Hipótesis Multirregional, los *Homo erectus* asiáticos habrían dado lugar a *Homo sapìens* a través de un proceso de evolución en el que las poblaciones de las distintas localidades intercambiaron genes manteniendo en todo momento la unidad de especie. Por el contrario, la Hipótesis del Reemplazamiento sostiene que los humanos modernos, al llegar a Asia, desplazaron a las poblaciones de *Homo erectus* que se habían mantenido allí a través de un largo proceso de estasis, sin que se diera intercambio genético.

Tal y como dijimos en su momento, la Hipótesis Multirregional surgió de la interpretación clásica de los ejemplares de China (Weidenreich, 1943) y tiene su mejor justificación morfológica en la comparación de los rasgos de los últimos *Homo erectus* de Java con los de los primeros humanos modernos de Australia (Antón *et al.,* 2011). Por su parte, la Hipótesis del Reemplazamiento fue propuesta con arreglo a estudios genéticos (Cann *et al.,* 1987; Vigilant *et al.,* 1991). ¿En qué medida pueden contrastarse dos hipótesis que se sostienen en pruebas empíricas diferentes? A lo largo de este capítulo intentaremos responder a esa pregunta. Para ello, consideraremos diferentes datos que pueden arrojar cierta luz acerca de cómo fue la sustitución en Asia de *Homo erectus* por los humanos modernos:

I. Ejemplares que indican la permanencia de *Homo erectus* en el Pleistoceno Superior asiático.
II. Distancia morfológica existente entre esos especímenes persistentes de *Homo erectus* asiáticos y los ejemplares más antiguos de *Homo sapiens* del mismo continente.
III. Modelo de la evolución de *Homo erectus* en el continente asiático.
IV. Posibles rutas de expansión al alcance de los humanos modernos en su entrada en Asia.
V. Relaciones genéticas que se dan entre las distintas poblaciones implicadas.

Frente a lo sucedido en África, los primeros humanos modernos de Asia no evolucionaron *in situ* a partir de *Homo erectus;* ocuparon el continente mediante una o varias migraciones desde sus lugares africanos de procedencia. Ese acontecimiento se asemeja más, pues, al que se dio en Europa pero con la diferencia que implica una estasis de *Homo erectus* en Asia frente a la evolución de los neandertales, que tuvo lugar en paralelo respecto de la transición africana hacia los humanos modernos.

Los tres primeros puntos de ese esquema interpretativo general —permanencia de *H. erectus,* distancia morfológica con *H. sapiens* y evolución de *H. erectus*— serán examinados en este capítulo de forma separada respecto de Java y China. El cuarto de ellos y el quinto, con los posibles episodios limitados de hibridación que pudieron darse en Oriente Próximo y Asia entre los nuevos inmigrantes y las poblaciones locales, lo dejaremos para el capítulo siguiente.

1. Java

1.1 Permanencia de *Homo erectus*

El yacimiento de Ngandong, en el valle del río Solo, proporcionó a principios de la década de 1930 doce restos craneales (Ngandong 1-8 y 11-14, con Ngandong 7 como ejemplar más completo) y dos tibias (Ngandong 9 y 10) procedentes de una terraza sedimentaria situada a 20 metros por encima del cauce actual del río (la «terraza 20»). Dichos ejemplares fueron atribuidos por Willem Oppennoorth (1932) a la especie *Homo (Javanthropus) soloensis* y se conocen en términos coloquiales como el «Hombre de Solo». Entre 1960 y 1980, Teuku Jacob (1961) realizó nuevas excavaciones en Ngandong y otros yacimientos de Java describiendo dos nuevos especímenes, Ngandong 15 (fragmentos craneales) y Ngandong 16 (calota). Entre 1976 y 1979, el equipo internacional Indonesia-Japan Cooperation Survey llevó a cabo excavaciones en Ngandong que proporcionaron estudios de la fauna y dataciones de los terrenos (Watanabe y Kadar, 1985).

La edad atribuida a los ejemplares de Ngandong ha sido objeto de controversia continua. La fauna y la geomorfología de los supuestos niveles de procedencia corresponden al Pleistoceno Superior pero tanto la comparación morfológica con otros especímenes semejantes como la sospecha acerca de que los fósiles pudiesen haber sido desplazados de su estrato original condujo a situarlos en principio dentro del Pleistoceno Medio (Santa Luca, 1980). Teuku Jacob (1975) estimó que tendrían una edad comprendida entre 400.000 y 200.000 años.

Mediante el uso de técnicas de resonancia de espín electrónico y espectrometría de masas de series de uranio (ESR/U) sobre dientes de bóvidos fósiles procedentes de los mismos niveles que cuentan con ejemplares de hominínos, Carl Swisher III y colaboradores (1996) obtuvieron unas edades de 53,3 ± 4 a 27 ± 2 miles de años para Ngandong y Sambungmacan. Esas cifras rebajaban los 70.000-30.000 años obtenidos en estudios anteriores con las mismas técnicas (Bartstra, Soegondho y Van der Wijk, 1988; Van der Plicht, Van der Wijk y Bartstra, 1989), aunque sin suponer una discrepancia seria. No obstante, Rainer Grün y Alan Thorne (1997) criticaron el trabajo de Swisher *et al.* (1996) indicando dos posibles errores. El primero, que los autores habrían realizado un uso incorrecto de las técnicas de ESR. El segundo, que no procede aplicar a los ejemplares humanos la fecha obtenida en dientes de bóvidos porque los terrenos superiores del río Solo —como la «terraza 20»— son una mezcla de materiales procedentes de distintos emplazamientos y edades. Al no coincidir el color de los huesos de hominínos con el de la fauna fósil, Grün y Thorne (1997) sostuvieron que unos y otros tienen edades diferentes. Sin embargo, en la respuesta a esas críticas Swisher *et al.* (Swisher, Rink, Schwarcz y Antón, 1997), además de defender sus procedimientos técnicos, se remitieron a las interpretaciones continuas —indicadas por Gert-Jan

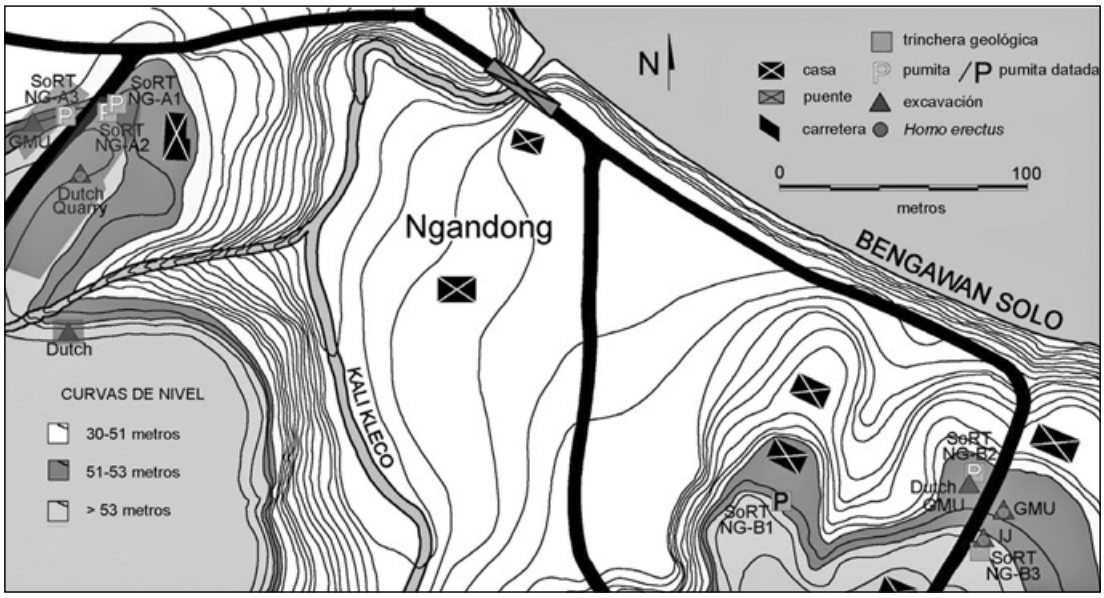


Figura 19.1 Mapa de Ngandong con indicación de las localidades en que fueron obtenidos los fósiles en los trabajos iniciales de Oppennoorth (Dutch), Jacob (Gadjah Mada University, GMU) y la expedición Indonesia-Japan (IJ). Los cuadrados con una P (extremo superior izda.) identifican el lugar de las muestras tomadas en el trabajo de datación de los terrenos (Indriati *et al.,* 2011).

Bartstra *et al.* (1988)— que otorgan una misma edad para los hominínos y el resto de la fauna fósil de Ngandong.

La primera estimación directa de la edad de Ngandong, aplicando radiometría —método $^{40}Ar/^{39}Ar$—, fue lograda por Etty Indriati y colaboradores (2011).

La edad obtenida fue, en promedio, de 546 ± 12 miles de años, cosa que sitúa a los ejemplares como posteriores sin duda a los primeros *Homo erectus* de la isla —los de Sangiran— pero en unas fechas mucho más antiguas que las propuestas por Swisher *et al.* (1996).

Las controversias respecto de la datación, añadidas a la dificultad que existe para comparar la fauna de Java —sometida al aislamiento que impone una isla— con la de otras

Caja 19.1 La edad de la «terraza 20 metros»

Indriati y colaboradores (2011) realizaron también estudios de series de ESR/U sobre dientes de la fauna procedente de la misma «terraza 20 metros», alcanzando unas cifras de 143.000 a 73.000 años. Como indicaron Indriati *et al.* (2011), la discrepancia entre los datos obtenidos mediante una y otra técnica se agrava al considerar que los resultados son consistentes dentro de cada una de ellas. Indriati y colaboradores (2011) sostuvieron que existen dos posibles explicaciones para esas dataciones contradictorias: (a) todas las pumitas utilizadas para los estudios radiométricos han sido desplazadas a terrenos más modernos, por lo que su edad no se corresponde con la de los hominínos fósiles; (b) los estudios de ESR/U dan la edad de unos ejemplares que, a causa de la actividad hidrológica, aparecen en la misma situación que otros de antigüedad diferente, con lo que los diferentes fósiles del mismo horizonte estratigráfico pueden corresponder a fechas distintas. Tanto Carl Swisher como Rainer Grün y Susan Antón (es decir, los principales protagonistas del debate actual sobre la edad del yacimiento) figuran entre los firmantes del trabajo de Indriati *et al.* (2011).

Figura 19.2 Ejemplar Ngandong 6. Arriba: vista lateral. Abajo: vista frontal. (Fotografías procedentes de http://www.mnh.si.edu/anthro/humanorigins/ha/erec.html).

localidades continentales, desaparecen si las muestras que se analizan son las de los propios restos fósiles de los homininos cuya edad queremos determinar. Utilizando la técnica de espectroscopia de rayos gamma, Yuji Yokoyama y colaboradores (2008) obtuvieron una edad para los fósiles de Ngandong situada entre 70.000 y 40.000 años, más cercana a la estimada por Swisher *et al.* (1996) que a la de Indriati y colaboradores (2011). Sin dejar de lado las dudas acerca de los terrenos de procedencia de los ejemplares, Susan Antón (Antón, 2003) hizo notar en su estudio acerca de la historia natural de *Homo erectus* que los datos disponibles apoyan una edad de finales del Pleistoceno tanto para los homininos de Ngandong como para el resto de la fauna. Es esa la conclusión que daremos por buena.

Además de la edad de los especímenes, la cuestión básica para poder interpretar el sentido evolutivo de los ejemplares tardíos de Java estriba en su morfología, en particular si se compara con el resto de la muestra de la isla. La descripción que hizo Susan Antón (2003) de los ejemplares de Ngandong y Sambungmacan indica como rasgo más sobresaliente —aparte del gran volumen— la forma del cráneo, con una constricción supraorbital moderada pero manteniendo hacia atrás la zona más ancha de expansión —una característica compartida con los ejemplares antiguos de la isla. En vista lateral, la bóveda craneal es alargada y moderadamente baja (véase figura 19.2). La parte posterior muestra un torus continuo. El torus glabelar es continuo y de tamaño grande o moderado. En su conjunto, esos rasgos indican que los ejemplares de Java mantienen una estructura general que permanece con pocos cambios excepto por lo que se refiere al tamaño del cráneo, mayor en los fósiles más modernos.

1.2 Proximidad morfológica *Homo erectus-Homo sapiens* en Java

El estudio más detallado acerca de las relaciones morfológicas existentes entre los últimos *Homo erectus* de Java y los ejemplares más antiguos de *Homo sapiens* se ha centrado en el espécimen Sm 3.

La calota de Sambungmacan, Sm 3, es un ejemplar bastante completo al que le falta la cara. Hallado en 1977, formó parte del inventario de una tienda de antigüedades de Yakarta hasta que se sacó de Indonesia en 1998 de forma clandestina, apareciendo al año siguiente en un establecimiento de artículos y curiosidades de historia natural de Nueva York. Su procedencia exacta es desconocida, aunque Samuel Márquez y colaboradores indican la certeza casi total de que fue hallada cerca de Ngadirejo, entre Chemeng y Poloyo (Márquez *et al.,* 2001).

El estudio comparativo de Sm 3 llevado a cabo por Eric Delson y colaboradores (2001) utilizó técnicas de morfometría —marcas pro-

Caja 19.2 ¿Un *Homo erectus* de Nueva York?

Jeffrey Laitman e Ian Tattersall (2001), en su introducción a los primeros estudios realizados sobre Sm 3, denominaron el ejemplar *Homo erectus newyorkensis* como reconocimiento, imaginamos que irónico, de la presencia del ejemplar en Manhattan. Ya sea un sarcasmo o no, nos tememos que la propuesta debe ser tenida por formal desde el punto de vista de los criterios del organismo que vela por el uso de una taxonomía correcta, la International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN).

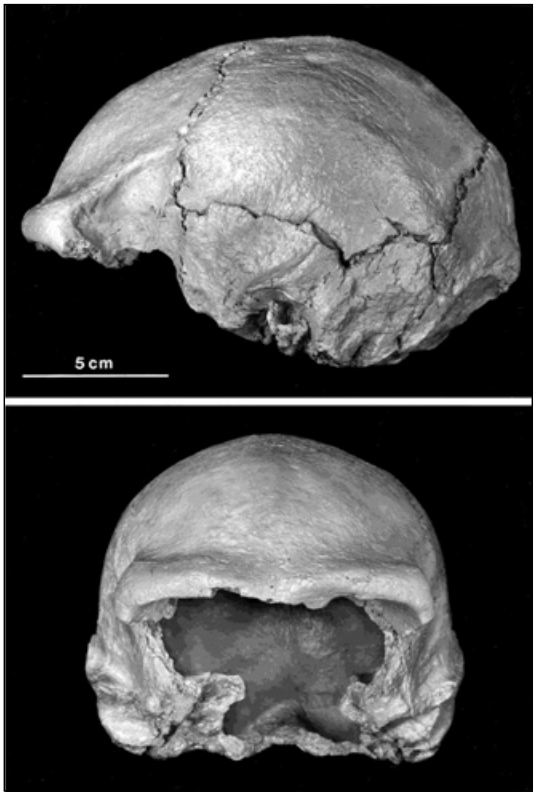


Figura 19.3 Calota Sm 3 de Sambungmacan (Delson *et al.,* 2001).

custeanas— aplicadas a la situación de los puntos correspondientes a glabela, bregma, lambda, inion y opistion en una muestra de *Homo erectus* de Indonesia, China y Kenia, sapiens «arcaicos» de Kabwe y Petralona y 10 cráneos de humanos modernos. Los análisis estadísticos (componente principal y discriminación canónica) pusieron de manifiesto que, en todos los casos, Sm 3 se encuentra en una posición intermedia entre el resto de los grupos fósiles y los ejemplares actuales. La comparación morfológica acercó Sm 3 a otros especímenes de Sambungmacan (Sm 1; Jacob, 1975) y Ngandong. Las diferencias con otros *Homo erectus* afectan en particular a la glabela menos proyectada en el sentido anterior, el plano supratoral más vertical y el torus occipital menos angulado (Delson *et al.,* 2001). La gracilidad del ejemplar apunta, no obstante, a que puede tratarse de una hembra, con lo que esas diferencias podrían corresponder en parte a los dimorfismos sexuales.

Gracias al excelente estado de conservación de la calota, Douglas Broadfield y colaboradores (2001) llevaron a cabo un estudio del endocráneo de Sm 3 añadiendo a los métodos tradicionales la tomografía computacional (CT). Se puso de manifiesto así que, aunque en sus rasgos esenciales el ejemplar comparte la estructura neurológica de otros *Homo erectus* de Java y China, algunos caracteres indican una modernidad sorprendente. Se trata del grado de asimetría entre los hemisferios, con petalias en el occipital izquierdo y frontal derecho. El lóbulo frontal es más redondeado y corto en contraste con el plano y alargado de otros *Homo erectus* de Java, como Sangiran 17. De acuerdo con Broadfield *et al.* (2001), el endocráneo de Sm 3 muestra una morfología distinta a las conocidas en el registro fósil de los homininos, llevando aún más lejos la gran variabilidad morfológica del *Homo erectus* de Indonesia.

Otro ejemplar notable es el cráneo Ngawi I, descubierto en agosto de 1987 por campesinos en un banco del río Solo cerca de la ciudad de Selopuro (Ngawi, Java, Indonesia)

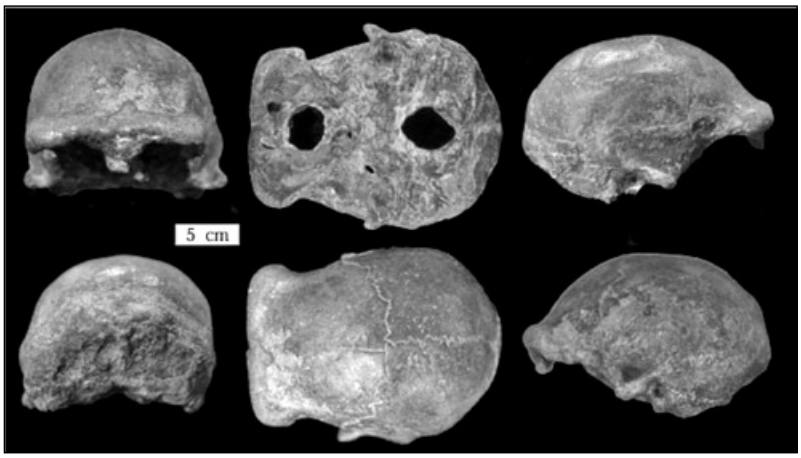
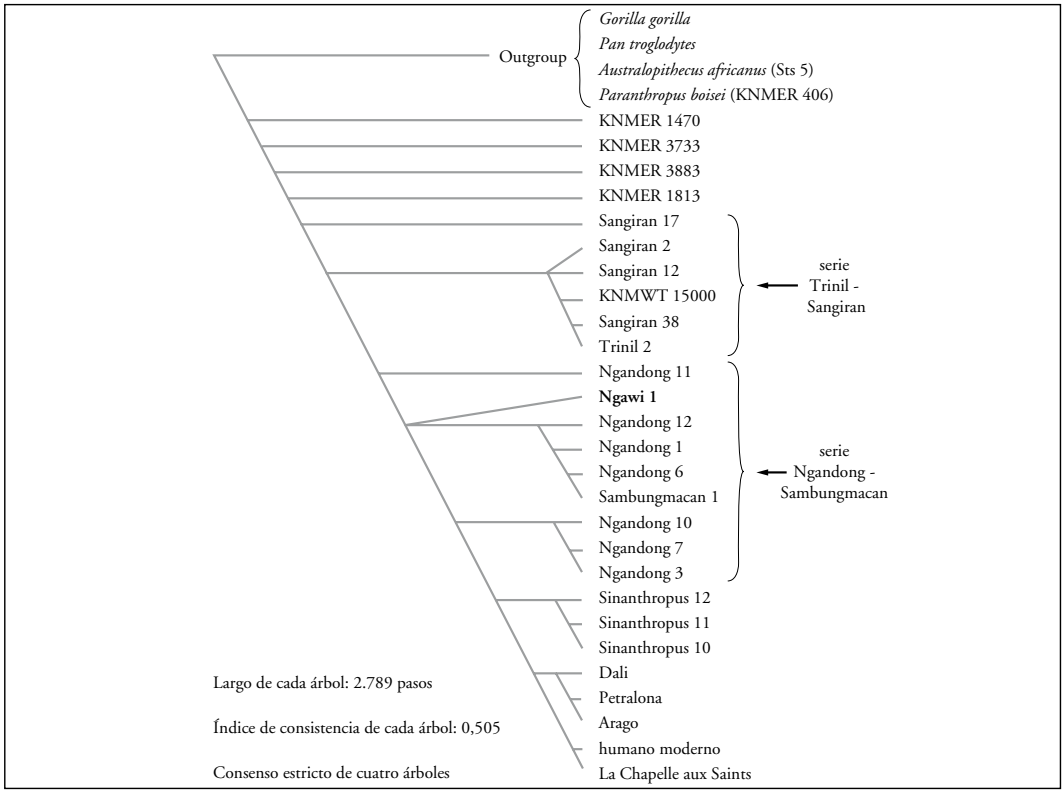


Figura 19.4 Ejemplar Ngawi I (Widianto y Zeitoun, 2003).

Caja 19.3 Relación cladística de Ngawi I



El análisis cladístico de consenso estricto sobre cuatro árboles de la figura, llevado a cabo a partir de 123 rasgos morfológicos y 345 métricos, condujo a Widianto y Zeitoun (2003) a situar a Ngawi I en el mismo clado que Ngandong + Sambungmacan, los *Homo erectus* chinos, sapiens «arcaicos», neandertales y humanos modernos, con Trinil + Sangiran como grupo hermano.

(Widianto y Zeitoun, 2003). Aunque su procedencia se atribuyó a las terrazas de Pitu (Watualang, al oeste de Ngawi), las circunstancias del hallazgo convierten en inviable una localización y datación adecuadas.

Ngawi I es un cráneo casi completo aunque algo erosionado, con parte de la cara pero sin maxilar ni mandíbula. En la descripción e interpretación primera del fósil, Harry Widianto y Valery Zeitoun (2003) lo separaron del grupo formado por Trinil-Sangiran considerándolo comparable al de Ngandong-Sambungmacan. Los autores discreparon entre ellos sobre la mejor consideración taxonómica. Widianto consideró que forma parte de un grado avanzado de *Homo erectus,* mientras que Zeitoun prefirió o bien rehabilitar el nombre de *Homo soloensis* o atribuir al fósil una subespecie de *Homo sapiens*. Sin embargo, ambos sostuvieron la pertinencia de dar a Ngawi I la misma consideración que a los ejemplares de Ngandong-Sambungmacan. En un estudio posterior, Valery Zeitoun y colaboradores (Widianto entre ellos) (2010) mantuvieron abierta la posibilidad de tener que dividir los ejemplares de *Homo erectus* de Java en dos especies diferentes.

El análisis multivariante realizado por Arthur Durband (2006) a partir de una completa muestra de especímenes de *Homo erectus* de África, Indonesia y China dio como resultado que Ngawi I comparte de forma estrecha semejanzas morfológicas con los ejemplares de Ngandong y Sambungmacan, tal y como habían concluido Widianto y Zeitoun (2003) (véase caja 19.3). Pero si se amplía el rango de las comparaciones, Ngawi I se muestra muy cerca de los *Homo erectus* africanos y los demás ejemplares de Java —desde los más antiguos de Sangiran—, mientras que se separa de los de Zhoukoudian. Para Durband (2006), ese hecho implica que en Java se mantuvo una población característica que desarrolló y mantuvo sus propios rasgos derivados distinguiéndose así de la mayor parte de los *H. erectus* chinos (con algunas excepciones como el ejemplar de Hexian).

1.3 Sentido evolutivo de los ejemplares avanzados de *Homo erectus* de Java

Las características un tanto avanzadas de los ejemplares de Ngandong, Sambungmacan y Ngawi han llevado a considerar si puede mantenerse la idea de un taxón *Homo erectus* presente durante un tiempo muy largo en Java que permanece como tal hasta la llegada de *Homo sapiens* o si, por el contrario, hay que plantear otro modelo evolutivo.

La alta capacidad craneal de algunos de los especímenes de Ngandong permite sostener que podría tratarse de ejemplares de transición *Homo erectus*/*Homo sapiens*. No obstante, y al igual que en los demás casos de ejemplares «arcaicos», son varios los puntos de vista contrapuestos. Así, a la idea inicial de que se trataba de una especie nueva le siguió la atribución de los especímenes tardíos de la localidad a una variedad de neandertal (Vallois, 1935; Von Koenigswald, 1949). El examen de Franz Weidenreich (1933) negó una interpretación así, acercando los fósiles de Solo a los de *Homo erectus* aunque sin proponer ninguna clasificación para ellos. A. P. Santa Luca (1980), tras un estudio detallado, sostuvo que los especímenes de Ngandong son semejantes a los de Trinil y Sangiran y deben ser clasificados todos ellos como *Homo erectus*. Las diferencias en tamaño y capacidades se deberían a dimorfismos sexuales (Ngandong 6, considerablemente grande, pertenecería a un macho, y Ngandong 7, más pequeño, a una hembra).

Con el fin de evaluar las posibles relaciones que existen entre los *Homo erectus* de Sangiran, los ejemplares más avanzados de Ngandong y los actuales aborígenes australianos —unas relaciones tenidas como indicio de la continuidad evolutiva por los partidarios de la Hipótesis Multirregional—, Arthur Durband (2007) llevó a cabo un análisis comparativo de rasgos de la base del cráneo como son la morfología del foramen magnum, la situación de la fisura escamotimpánica en la fosa temporomandibular y la expresión extrema de las tuberosidades postcondiloideas, caracteres todos ellos mencionados por auto-

Caja 19.4 Alternativas taxonómicas de la muestra de Sambungmacan

Márquez y colaboradores (2001) plantearon distintas consideraciones taxonómicas alternativas que son compatibles con la morfología de la muestra de Sambungmacan:

1. Extiende el grado de variación conocido de *Homo erectus* de Indonesia y China.
2. Indica una evolución dentro de la especie de *Homo erectus*.
3. Apoya la presencia de dos especies en el Pleistoceno Medio de Java.

res como Franz Weidenreich y Teuku Jacob. El estudio de Durband (2007) concluyó que esos rasgos, presentes en la población de Ngandong, no se encuentran en apariencia fuera de ella y apoyan, por tanto, una discontinuidad en ese tramo de la evolución humana en Australasia.

A su vez, la modernidad de las áreas frontales y parietales de Sm 3 podría interpretarse como un indicio de relación ancestral respecto de *Homo sapiens*. Un resultado en esa línea arrojó el estudio mediante microtomografía CT del ejemplar de Sambungmacan Sm 4 llevado a cabo por Hisao Baba y colaboradores (2003). La flexión basicraneal —con ausencia de un torus occipital marcado— y la bóveda baja indican, para los autores, una evolución por separado de las zonas parietal y occipital. Pero ni Broadfield *et al.* (2001) ni Baba *et al.* (2003) vieron en la condición intermedia de los ejemplares de Sambungmacan una prueba acerca del nexo filogenético *Homo erectus-Homo sapiens*. Por el contrario, la morfología de los ejemplares tardíos de Java indicaría, para esos autores, que se trata de poblaciones sustancialmente aisladas. Cabe recordar, a tal respecto, que la separación del torus glabelar en dos arcos estaba ya presente en el ejemplar KNM-ER 42700 de Koobi Fora.

Es probable que la variación muy grande de *Homo erectus* en Java obedezca a distintos aspectos que siguen pautas tanto locales —geo-ecológicas— como temporales, pero también sexualmente dimórficas y hasta individuales. En cualquier caso, no parece ser muy factible que se diese una gran variabilidad intraespecífica dentro de una misma y única población —la opción 1 de Márquez *et al.* (2001), véase caja 19.4. El trabajo de síntesis de las aproximaciones biométricas, morfométricas y cladísticas hecho por Valery Zeitoun y colaboradores (Zeitoun *et al.,* 2010) concluyó que los ejemplares tardíos de Java pueden considerarse una especie distinta a *Homo erectus* (postura que corresponde a la número 2 de Márquez *et al.,* 2001), correspondiendo su nombre al del primer taxón propuesto, *Homo soloensis*. Sin embargo, Susan Antón (2003) ha hecho notar que las principales diferencias que se dan entre las formas antiguas y modernas de los *H. erectus* de Java se relacionan con el aumento del tamaño craneal en estos últimos, afectando a la altura de la bóveda y al decrecimiento en la constricción postorbital. Para Antón (2003), muchos de los rasgos que se indican como distintos entre los ejemplares de Ngandong respecto de *Homo erectus* en general —la morfología del torus supraorbital, del occipital, y del mastoideo y supramastoideo— son en realidad diferencias existentes entre la muestra de Java en su conjunto y la de China. De acuerdo con esa idea, si dejamos de lado el aumento del tamaño del cráneo de los ejemplares tardíos, nos encontramos con que la población de Java asociada en un sentido amplio con *Homo erectus* forma un grupo morfológicamente próximo que contrasta con el de los *Homo erectus* del continente asiático.

En cualquier caso, el hecho del incremento craneal pone de manifiesto que la idea muy extendida de una estasis sin cambios evolutivos de ese taxón en Asia es incorrecta. Algo que ya había sido sostenido por Milford Wol-

Caja 19.5 La coexistencia en Java

La posibilidad de coexistencia en Java de los *Homo erectus* locales con *Homo sapiens* ha sido propuesta por Swisher *et al.* (1996) a través del cálculo hecho por esos autores de la edad de los ejemplares tardíos del primer taxón en la isla. De tal suerte, *H. erectus* se solaparía en el Sudeste asiático con los seres de nuestra especie de una manera parecida a como lo hicieron neandertales y humanos modernos en Europa. Swisher *et al.* (1996) sugirieron que *H. erectus* y *H. sapiens* podrían incluso haber intercambiado genes.

poff (1984) mediante el análisis comparativo de los rasgos craneales, mandibulares y dentales de una muestra de 92 ejemplares. Aun cuando no se produjese en la isla una transición hacia *Homo sapiens,* sí que es probable que tuviera lugar una evolución de las poblaciones primeras de *Homo erectus* hacia formas cuyo tamaño craneal fue en aumento, igual que sucedió en Europa con los neandertales y en África con los humanos modernos. Se trataría de un caso más de paralelismo (véase capítulo 2). De todas formas, y con el fin de indicar las diferencias que existen entre el proceso de transición asiático frente a los de Europa y África, seguiremos hablando de una estasis de *H. erectus* en Asia.

2. China

2.1 Permanencia de *Homo erectus* en China

Distintos yacimientos chinos proporcionan evidencias acerca de los ejemplares tardíos de *Homo erectus*. Vamos a repasar de forma muy sintética su edad y principales características.

2.1.1 Yunxian

De Yunxian, en la provincia de Hubei, China central —un yacimiento formado por depósitos de la terraza del río Han— proceden dos cráneos, EV 9001 y EV 9002. Fueron descubiertos *in situ* en dicho yacimiento, encastrados en una matriz calcárea. Se trata de fósiles del Pleistoceno Medio con una capacidad craneal grande, superior a los 1.000 cm^3, adultos y posiblemente machos (Tianyuan y Etler, 1992). Su datación, imprecisa, podría alcanzar 400.000 años (Schwartz y Tattersall, 2002).

2.1.2 Jinniushan

El espécimen hallado en Jinniushan, cerca de la ciudad de Yinkou (provincia de Liaoning, en el nordeste de China), se compone de un cráneo con la mayoría de la dentición superior, seis vértebras, dos costillas, una rótula, un cúbito completo de un aspecto muy moderno, una parte del hueso coxal, varios huesos articulados de ambas manos y los dos pies (Rosenberg, Zuné y Ruff, 2006). La ausencia de duplicaciones indica que se trata de un solo individuo, probablemente hembra.

Caja 19.6 Expansión cerebral a partir de *H. erectus*

Las distintas pautas de expansión cerebral en *H. erectus, H. neanderthalensis* y *H. sapiens* indicadas por Emiliano Bruner (Bruner, 2004; Bruner, Manzi y Arsuaga, 2003) ponen en evidencia que el «aumento del cráneo» es un rasgo desarrollado por separado en cada linaje. Es esa la diferencia esencial que existe entre una homoplasia —en su versión de paralelismo— y una homología. Es lógico que una tendencia de ese tipo se distinga con dificultad de las homologías obtenidas a través de una evolución en común; puede que sea un caso a considerar respecto de algunas de las propuestas de la Hipótesis Multirregional de la evolución humana.

Figura 19.5 Cráneo, coxal y cúbito del ejemplar de Jinniushan (Rosenberg, Zuné y Ruff, 2006). Los distintos elementos no se encuentran a la misma escala.

El ejemplar fue descubierto por investigadores del departamento de arqueología de la Universidad de Pekín en 1984, pero su antigüedad, cifrada en cerca de 260.000 años, fue establecida más tarde mediante el método de resonancia de espín electrónico (Chen Tiemei, Yang Quan y Wu En, 1994). Esa edad concuerda con la de la fauna del yacimiento y, pese a estudios posteriores que otorgaron fechas más recientes promediando distintos niveles estratigráficos, Karen Rosenberg, Lü Zuné y Christopher Ruff (2006) la dieron por correcta.

2.1.3 Dali

El cráneo de Dali es un espécimen al que le falta la parte inferior de la cara. Fue hallado en un estrato aluvial de la gravera Tianshuigou, cercana a la ciudad de Jiefang (provincia de Shaanxi, China) (Wang *et al.,* 1979). El ejemplar, adulto y de sexo masculino, muestra marcados arcos supraorbitales que no forman —como en el caso de *Homo erectus* sensu stricto— una línea continua. La datación por series de uranio hecha por Chen Tiemei, Yuan Sixun y Gao Shijun (1984) dio una edad para Dali de 209 ± 23 miles de años. Por medio de paleomagnetismo y cronología estratigráfica, Yin Gongming y colaboradores (2002) establecieron un rango entre 300.000 y 260.000 años para el estrato que contenía el cráneo.

2.1.4 Hexian

El yacimiento de Hexian, en la zona meridional de China, está situado en la ladera norte de la colina Wangjiashan, dentro de la comuna Taodian del condado de Hexian, al norte del río Yangtzé (Rukang y Xingren, 1982).

Figura 19.6 Ejemplar de Dali (China) (Johanson y Edgar, 1996).

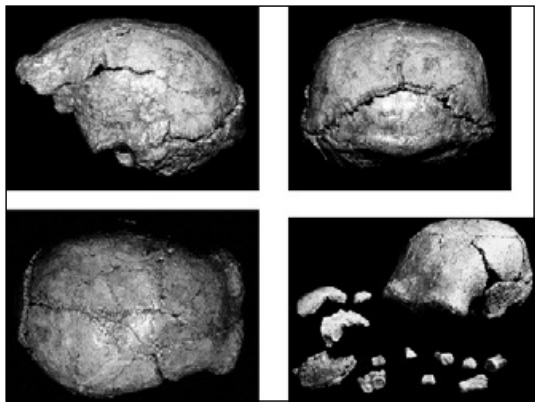


Figura 19.7 Cráneo de Hexian. Arriba: izquierda, vista lateral; derecha, vista posterior. Abajo: izquierda, vista superior; derecha, vista frontal. (Fotografías de Peter Brown http://www-personal.une.edu.au/~pbrown3/Images/).

La construcción de un canal en 1973 puso de manifiesto abundantes restos fósiles de animales y, en las campañas de 1980 y 1981 bajo la dirección de Huang Wanpo, científicos del Instituto de Paleontología de los Vertebrados y Paleoantropología de Pekín junto con colegas locales desenterraron una calota casi completa, dos fragmentos craneales de otro individuo, un fragmento mandibular con dos molares y nueve dientes aislados. Las evidencias bioestratigráficas situaron los terrenos arcillosos en el Pleistoceno Medio.

El cráneo de Hexian (véase figura 19.7) fue descrito inicialmente por Wu Rukang y Dong Xingren (1982) como perteneciente a un macho juvenil con muchos rasgos morfológicos semejantes a los del Hombre de Pekín (el taxón de Zhoukoudian clasificado en principio como *Sinanthropus pekinensis*). En consecuencia, se asignó a *Homo erectus*. No obstante, algunos rasgos avanzados como son los de una constricción postorbital poco marcada y una capacidad craneal considerable, de unos 1.025 cm^3, lo acercaron a ejemplares más modernos como el número V de Zhoukoudian (Chen Tiemei y Zhang Yinyun, 1991) al que nos referiremos más adelante.

La edad de Hexian podría ser semejante a la de los niveles más tardíos de Zhoukoudian (Wu Rukang, 1985). Xu Qinqi y You Yuzhu, tanto mediante análisis faunísticos como por comparación con las evidencias obtenidas de los depósitos coralinos fósiles, adjudicaron al cráneo de Hexian una edad 240.000-280.000 años (Xu y You, 1984). Tiemi y Yinyun (1991), por medio de series de uranio, le atribuyeron una fecha incluso más avanzada, 190.000-150.000 años.

2.1.5 Nanjing

El ejemplar Nanjing 1 se compone de tres piezas craneales descubiertas en 1993 en la cueva Hulu, situada cerca de la ciudad de Tangshan (Nanjing, China Meridional) (Tangshan Archaeological Team y Archaeology Department of Peking University, 1996). La reconstrucción del ejemplar llevada a cabo por Wu Liu, Zhang Yinyun y Wu Xinzhi (2005) indicó una capacidad craneal de alrededor de 876 cm^3, con posición baja de la bóveda en la zona de su máxima amplitud, un espesor acusado de los huesos y un desarrollo de los tori supraorbital, angular y occipital.

Lo fragmentario del fósil no habría permitido ir mucho más lejos. Pero tanto en este caso como en el de Zhoukoudian 5, la obten-

Caja 19.7 La lesión de Nanjing 1

Hong Shang y Erik Trinkaus (2008) indicaron que el ejemplar Nanjing 1 muestra una lesión ectocraneal que se extiende por el neurocráneo anterior entre las líneas temporales y desde el sulcus supratórico al parietal anterior. Los autores sostuvieron que ese daño no puede atribuirse a patologías neoplásicas, dieta deficiente o infecciones dado que el endocráneo es de aspecto normal; tuvo que ser causado o bien por un golpe, o por la acción del fuego.

ción del endocráneo llevó a poder realizar otras comparaciones. Así, mediante el contraste con los endocráneos de 20 ejemplares de *Homo erectus,* 6 neandertales y 38 humanos modernos, cuyos datos métricos fueron obtenidos mediante reconstrucción virtual en 3D por láser, y realizando un análisis de los componentes principales, Wu Liu, Zhang Yinyun y Wu Xinzhi concluyeron que Nanjing 1 debe ser clasificado como *Homo erectus*. No obstante, algunos rasgos únicos como son las amplias convoluciones del frontal superior y la falta de proyección posterior de los lóbulos occipitales contribuyen a aumentar la variación dentro de la especie.

Pese a una edad establecida inicialmente en unos 350.000 años, Xiujie Wu y colaboradores (2011) consideraron que Nanjing 1 puede llegar a 0,62-0,58 m.a. Al estar asociado el fósil a una fauna de clima frío, Hong Shang y Erik Trinkaus (2008) dieron por buena su adscripción a MIS 16, lo que supondría una edad de *c.* 620.000 años.

2.1.6 Zhoukoudian V

El ejemplar Zhoukoudian V (ZKD V) es un cráneo parcial del que hemos hablado ya en el capítulo 14. Está compuesto por cuatro fragmentos aparecidos en el locus H III, localidad I, del yacimiento; dos de ellos en 1934 y los dos restantes en 1966 (Wu, Schepartz y Liu, 2010). El cráneo y el molde endocraneal —casi completo— fueron reconstruidos en 1973 (véase figura 19.8). Una nueva reconstrucción del endocráneo se realizó en 2010 (Wu, Schepartz y Liu, 2010).

Zhoukoudian V es el ejemplar más reciente de toda la serie de cráneos de Zhoukoudian. El nivel estratigráfico del que procede fue datado en 230.000 años mediante series de uranio sobre fósiles de mamíferos pero una remedición posterior, junto con el uso de la técnica de radiometría $^{26}Al/^{10}Be$, lo situaron en la franja de 500.000-400.000 años (Xiujie Wu, Schepartz y Wu Liu, 2010).

La morfología de los cráneos de Zhoukoudian, incluidas las partes del ejemplar V conocidas en su momento, fue analizada por Franz Weidenreich (1943) sosteniendo que en sus caracteres fundamentales se mantuvo igual a lo largo del cerca de medio millón de años que abarca la serie. Weidenreich atribuyó todos los ejemplares a *Sinanthropus pekinensis,* taxón dado hoy por equivalente a *Homo erectus*.

2.2 Proximidad morfológica *Homo erectus-Homo sapiens* en China

La consideración taxonómica de los ejemplares chinos indicados en el epígrafe anterior ha sido objeto de debate. Las interpretaciones son casi tan diversas como el número de los estudios realizados, si bien la mayoría de los autores apuntan a su consideración como «intermedios» entre *Homo erectus* y *Homo sapiens.* Pero, para empezar, caben dudas acerca del propio sentido de lo que se podría entender por «intermedios».

Un significado riguroso de lo que supone una morfología intermedia puede alcanzarse a través de la consideración taxonómica del cráneo V de Zhoukoudian. El estudio comparativo del ejemplar y en particular de la superficie endocraneal de Zhoukoudian V hecho por Xiujie Wu, Lynne Schepartz y Wu Liu (2010) dio un volumen de 1.140 cm^3, corres-

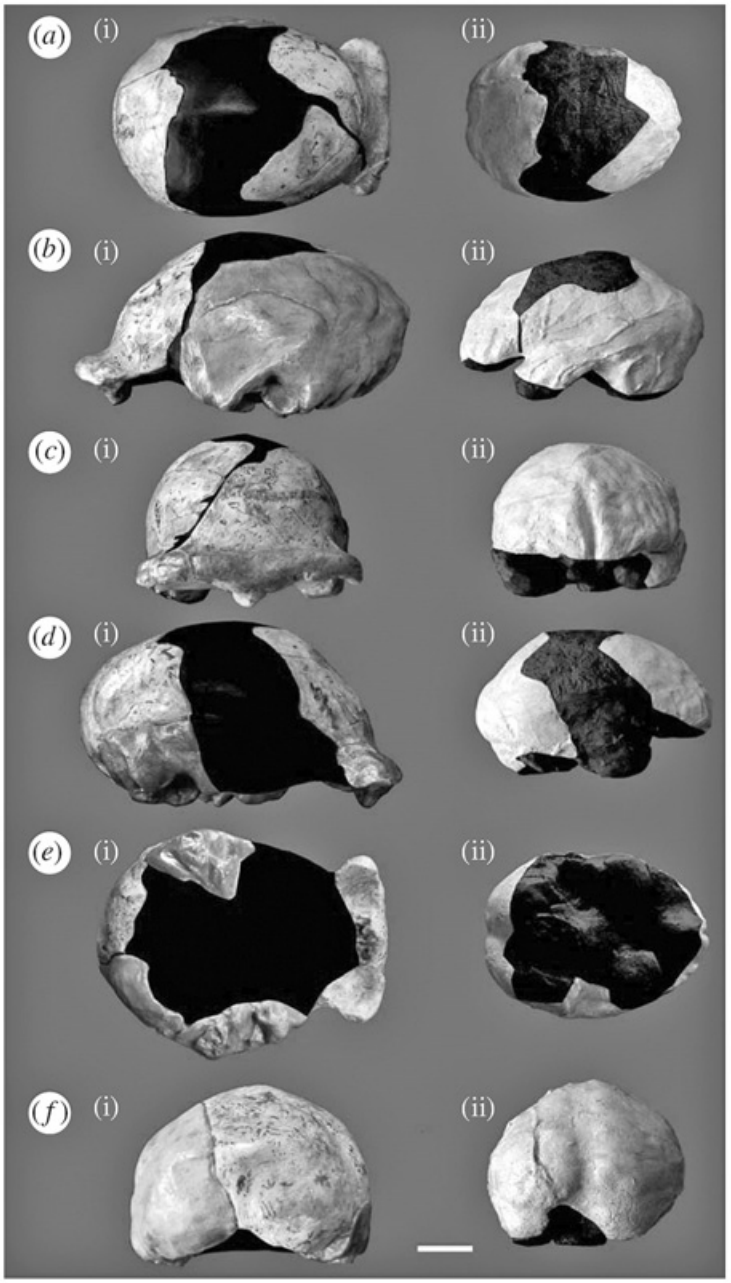


Figura 19.8 Cráneo (i) y molde endocraneal (II) Zhoukoudian V tras la reconstrucción de 1973. Vistas superior (a), lateral (b y d), anterior (c), basal (e) y posterior (f). Barra de escala: 4 cm (Xiujie Wu, Schepartz y Wu Liu, 2010).

pondiente al rango superior de la variabilidad de *Homo erectus* y al inferior de los humanos modernos chinos incluidos en la muestra. Las medidas del ejemplar quedan repartidas entre las correspondientes a *Homo erectus* y *Homo sapiens*. Los autores sostuvieron que las pautas de las meninges de Zhoukoudian V son semejantes a las de los *Homo erectus* de Hexian, Sangiran 2 y 17, Trinil II y Sambungmacan 3, distinguiéndose de las de KNM-WT 15000 y *Homo sapiens*. No obstante, Xiujie Wu, Schepartz y Wu Liu (2010) indicaron la pre-

sencia de rasgos «progresivos» en el ejemplar de Zhoukoudian, solapándose con los de los humanos modernos.

«Intermedio» quiere decir pues que, aun cuando se mantenga una cierta pauta propia de los rasgos distintivos de *Homo erectus,* existen en los ejemplares así calificados ciertos caracteres que escapan a ella; los indicativos de esa tendencia progresiva cuya razón de ser es, en realidad, el aspecto de mayor controversia. De tal suerte, la muestra de Yunxian ha sido estimada por Li Tianyuan y Dennis Etler (1992) como poseedora de rasgos faciales de «tipo sapiens» que la aparta de los *Homo erectus* típicos ya en una época bastante antigua. Tanto que, por lo que respecta a la evolución hacia los humanos modernos, en África se mantienen en esas fechas rasgos mucho más primitivos —en especial en los ejemplares masculinos. El estudio de los fósiles de Yunxian y Zhoukoudian hecho por Zhang Yinyun (1998) llevó al autor a sostener que la coincidencia en los rasgos se debe a la distorsión y daño sufridos por los fósiles, por lo que, desde el punto de vista morfológico, los cráneos de Yunxian se apartan de Zhoukoudian y son, para Yinyun, semejantes a los de *Homo sapiens*.

Una cierta progresividad en el mismo sentido aparece en otros ejemplares. La descripción inicial del cráneo de Dali lo situó como una muestra más de transición pero clasificándolo como *Homo erectus* (Wang *et al.,* 1979). Sin embargo, Xinzhi Wu (1981), en función de sus rasgos avanzados, le asignó la subespecie *Homo sapiens daliensis*. Por su parte, la atribución del ejemplar de Jinniushan a *Homo sapiens* hecha por Chen Tiemei *et al.* (2004), llevaría también a indicar una presencia de los humanos modernos en China en época muy temprana y, por supuesto, su coexistencia con *Homo erectus* —en Zhoukoudian, si no en Hexian— durante un largo período de tiempo. No obstante, la consideración de *Homo sapiens* del ejemplar de Jinniushan no siempre se acepta. Frank Poirier (1987), por ejemplo, lo incluyó en *Homo erectus*.

Los rasgos «intermedios» de los ejemplares de finales del Pleistoceno Medio de China aparecen, para autores como Xinzhi Wu (2004), como resultado de un proceso similar al que sostuvo como modelo la Hipótesis Multirregional: una continuidad con hibridación mantenida a lo largo de un lapso considerable de tiempo en el que las poblaciones locales intercambian material genético con las que proceden de sucesivas migraciones desde África. Sin embargo, no es esa la única explicación plausible. Como recordó Glenn Conroy (1997), los rasgos «modernos» de los especímenes de Yunxian han sido identificados también en otros ejemplares africanos del Pleistoceno Medio, así que podrían considerarse primitivos y no tener, pues, significación alguna en cuanto a las eventuales relaciones filogenéticas existentes entre los *H. erectus* asiáticos y los *H. sapiens*. Por lo que se refiere a los caracteres más evolucionados —como puede ser el de la expansión craneal—, al hablar de la transición hacia el Pleistoceno Superior en Java hemos apuntado cómo la coincidencia de presiones ambientales puede llevar a especies próximas a desarrollar similitudes que reflejan una paralela convergencia evolutiva.

2.3 Sentido evolutivo de los ejemplares avanzados de *Homo erectus* de China

La semejanza entre los ejemplares chinos con morfología avanzada respecto de *Homo erectus* y los humanos modernos se acentúa a medida que nos acercamos al Pleistoceno Superior. El trabajo de síntesis realizado por Christopher Bae (2010) de los ejemplares de finales del Pleistoceno Medio del extremo oriental de Asia intentó clarificar esas proximidades morfológicas comparando distintos fósiles de China, Java, Vietnam, Tailandia y Corea que cuentan con adscripción dudosa.

Entre las distintas posibilidades taxonómicas para clasificar los ejemplares, Bae (2010) barajó el colocarlos en *Homo heidelbergensis,* admitir nuevas especies o mantener el estatus un tanto borroso de «sapiens arcaicos» para todos aquellos fósiles que no puedan ser incluidos ni en *Homo*

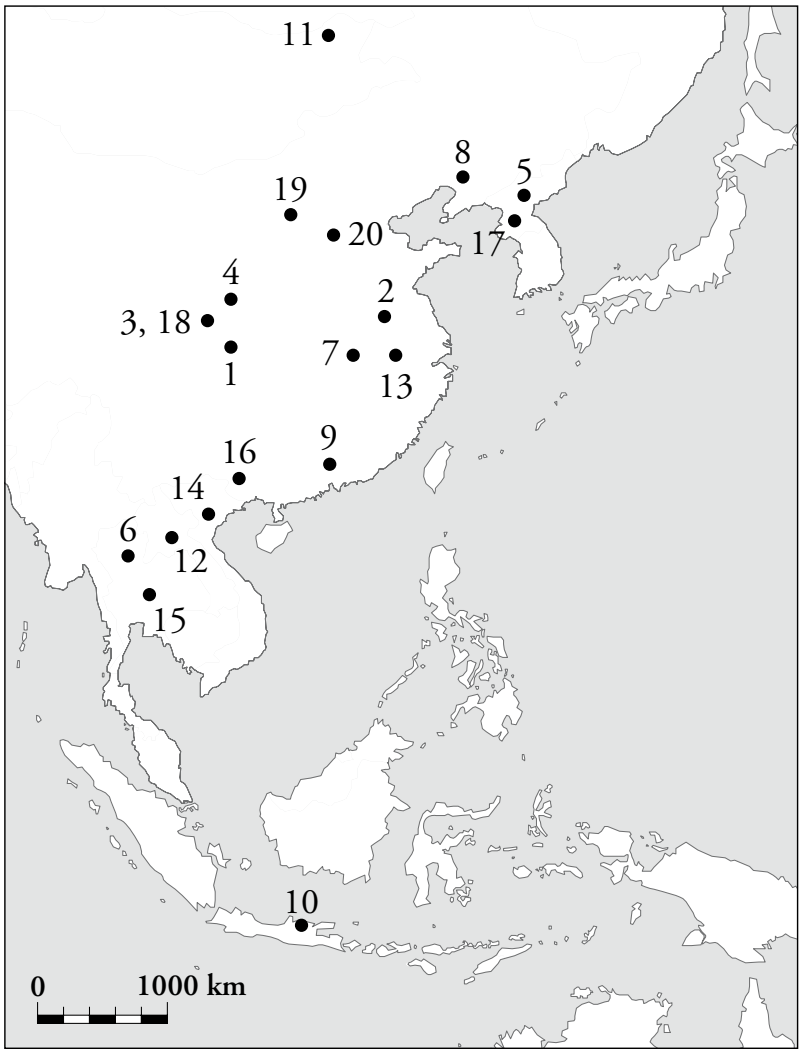


Figura 19.9 Yacimientos con ejemplares considerados por Christopher Bae (2010) en su estudio acerca de los sapiens «arcaicos» del Extremo Oriente: 1. Changyang, 2. Chaoxian, 3. Chenjiawo, 4. Dali, 5. Danyang Kunangul, 6. Dokchon Soongnisan, 7. Had Pu Dai, 8. Hexian, 9. Jinniushan, 10. Ngandong, 11. Maba, 12. Salkhit, 13. Tam Hang, 14. Tangshan, 15. Tham Kuyen, Ma U'Oi, 16. Thum Wiman Nakin, 17. Tongzi, 18. Yokpo Daehyundong, Ryonggok, Mandalli, 19. Yunxian, 20. Xujiayao. Mapa de Bae (2010) (en el original del autor los números de Maba y Ngandong se encuentran intercambiados).

erectus ni en *Homo sapiens*. El autor se decantó por esta última solución.

Los ejemplares chinos de Dali, Jinniushan y Xujiayao —junto con los de Ngandong, Java— fueron incluidos por Bae (2010) como «sapiens arcaicos». Respecto de los restantes, los de mayor interés son los fósiles de Ryonggok (Corea del Norte).

La cueva de Ryonggok se encuentra cerca de la capital de Corea del Norte, Pyongyang.

Caja 19.8 ¿Neandertales en el extremo asiático?

Los autores que describieron los fósiles de Ryonggok los asignaron a la especie *Homo sapiens neanderthalensis*. Sin embargo, Christopher Bae ha indicado que se trata de un uso común entre los autores norcoreanos el de incluir en los neandertales los ejemplares «intermedios» entre *Homo erectus* y *Homo sapiens*. Ni que decir tiene que la morfología de los ejemplares de Ryonggok coincide poco con la de *Homo neanderthalensis* (cfr. Norton, 2000).

Cuatro de sus niveles estratigráficos han suministrado un conjunto de fósiles de hominínos que contiene al menos cinco individuos. La edad de los ejemplares es un tanto dudosa; tanto Christopher Norton (2000) como Christopher Bae (2010) han apuntado las discrepancias que existen entre las fechas obtenidas por termoluminiscencia —500.000 a 400.000 años— y series de uranio —48.000 a 46.000 años—, pero el estudio de Bae y Bae (2011), que estimó el volumen craneal entre 1.450 y 1.650 cm^3 y la presencia de mentón en las mandíbulas asociadas, indica que es probable que se trate de humanos modernos. Las posibles prácticas funerarias apuntan en ese mismo sentido. Chistopher Bae (2010) había ya clasificado los cráneos de Ryonggok como *Homo sapiens* moderno.

Como vemos, el uso de un grado «arcaico» es cómodo para entender la situación intermedia que se observa a finales del Pleistoceno Medio en todo el Mundo Antiguo. En un estudio de *Homo erectus* tan amplio como el de Susan Antón (2003), la autora utilizó ese recurso al mencionar que los ejemplares de Jinniushan y Dali son considerados como sapiens «arcaicos», es decir, ejemplares de transición. Idéntica postura es la de Rosenberg *et al.* (2006) y de no pocos autores a los que hemos añadido ahora a Bae (2010, 2011).

Ian Tattersall (1986) ha manifestado su rechazo a la operación que lleva a distinguir entre ejemplares «arcaicos» y «modernos» si está hablando de una misma especie. Una distinción así exigiría como mínimo el admitir dos cronoespecies. Sin embargo, ya hemos comentado en distintas ocasiones que la denominación de «arcaico» se ajusta mejor a un determinado grado. Pero incluso esa salvedad podría resultar inviable cuando las coincidencias temporales indican que estamos hablando de poblaciones contemporáneas. El hallazgo de ejemplares en Longlin Cave y Maludong (China) con un aspecto intermedio entre «arcaicos» y «modernos», pero de edad muy reciente, pone de manifiesto la necesidad de clarificar tanto la presencia de rasgos primitivos en los fósiles de la transición al Holoceno como el propio sentido de la aparición de los humanos modernos en el Extremo Oriente. Atenderemos esos aspectos en el capítulo 21.

3. El enigma de Flores

Un caso aparte en la evolución asiática de los hominínos aparece con el fósil procedente de terrenos muy recientes de la isla de Flores.

En octubre de 2004, la revista *Nature* publicó el hallazgo realizado por el equipo del Indonesian Centre for Archaeology in Jakarta a cargo de Mike Morwood y R. P. Soe-

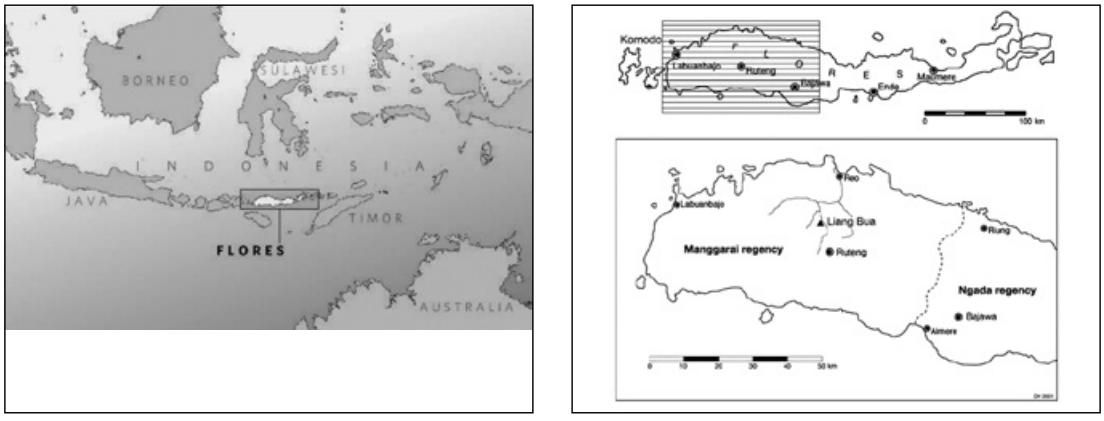


Figura 19.10 Situación de la isla de Flores (Indonesia) (izquierda) (Lieberman, 2005) y del yacimiento de Liang Bua (derecha) (Morwood *et al.,* 2004).

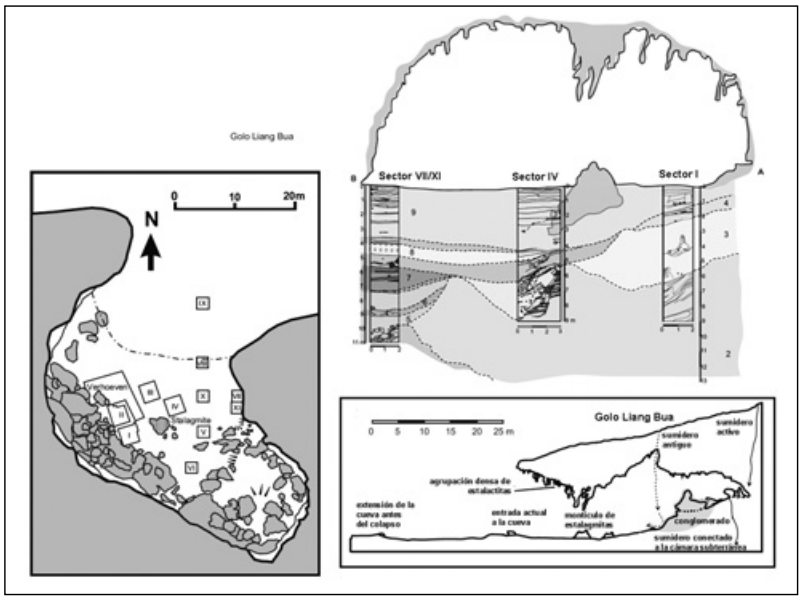


Figura 19.11 Plano horizontal (izquierda, Van den Bergh *et al.,* 2009), unidades sedimentarias (derecha, arriba, Westaway, Sutikna *et al.,* 2009) y plano vertical (derecha, abajo, Westaway, Roberts *et al.,* 2009) de la cueva de Liang Bua.

jono. En el yacimiento Liang Bua de la isla de Flores (Indonesia), cerca de Java, con un horizonte estratigráfico del Pleistoceno Superior, apareció el cráneo, mandíbula, pelvis y postcraneales —algunos de ellos articulados todavía (véase figura 19.12)— de un ejemplar hembra de hominino, LB1 (P. Brown *et al.,* 2004). Su estatura era de cerca de 1 m, y el volumen endocraneal de alrededor de 380 cm^3.

LB1 no casaba dentro de las ideas comunes acerca del proceso de la evolución humana. Por muchas controversias que haya habido como las que hemos ido viendo en los últimos capítulos, los especialistas coincidían de forma unánime en un punto: a partir de *Homo habilis,* el proceso de la evolución humana había conducido a seres cada vez más grandes y de mayor capacidad craneal. De hecho, la complejidad creciente de los útiles líticos suele entenderse como una consecuencia del incremento del cerebro. Pero de golpe ese esquema general quedaba negado por un ejemplar como LB1, semejante en volumen corporal y craneal a los australopitecos más pequeños del Plioceno pero con una edad de cerca de 18.000 años, ya casi en el Holoceno.

3.1 Yacimiento de Liang Bua

El yacimiento de Liang Bua se encuentra en una caverna dolomítica situada en el valle del Wae Racang, isla de Flores. Las primeras excavaciones de la caverna tuvieron lugar en 1965, a cargo del sacerdote Theodor Verhoeven, mientras que Raden Soejono trabajó en diez sectores entre 1978 y 1989 (Morwood *et al.,* 2004). El equipo de Mike Morwood comenzó sus excavaciones a partir de 2001 en los sectores I, III, IV y VII (véase figura 19.11, izquierda). En 2004 siguieron los trabajos en el sector VII añadiéndose los del adyacente sector XI (Morwood *et al.,* 2005).

El estudio geomórfico de Kira Westaway y colaboradores (2009) identificó en la cueva nueve unidades sedimentarias principales, numeradas desde la más antigua a la más moderna, aunque no todas ellas se encuentran en todos los sectores (véase figura 19.11, derecha, arriba). La de mayor edad con indicios de ocupación —artefactos líticos— es la 3, con materiales de colapso presentes en los sectores I y IV de una edad comprendida entre 95.000 y 52.000 años (método de la termoluminiscencia, TL) (véase tabla 19.1). La unidad 4, también con signos arqueológicos de

Tabla 19.1 Unidades sedimentarias de Liang Bua con edades estimadas y técnicas de datación utilizadas (Westaway, Sutikna *et al.,* 2009)

Código de la muestra	*Unidad sedimentaria*	*Técnica de datación*	*Edad ka: miles de años*	*Material datado*
WR15	T	Red TL	118 ± 48	Sedimento-cuarzo
LBC-37	1	Red TL	130 ± 57	Sedimento-cuarzo
LBC-36	1	Red TL	193 ± 33	Sedimento-cuarzo
LBS1-12	2	Red TL	55 ± 49	Sedimento-cuarzo
LBS3-2	2	Red TL	106 ± 31	Sedimento-cuarzo
LBS4-26	2	Red TL	65 ± 25	Sedimento-cuarzo
LBS4-28	2	Red TL	110 ± 20	Sedimento-cuarzo
LBS1-12	2	OSL	$87\ ^{+11}/_{-12}$	Sedimento-cuarzo
LBS1-16	3	Red TL	52 ± 20	Sedimento-cuarzo
LBS4-32	3	Red TL	95 ± 13	Sedimento-cuarzo
LBS1-16	3	OSL	$75\ ^{+12}/_{-10}$	Sedimento-cuarzo
LBS4-34	4	Red TL	78 ± 8	Sedimento-cuarzo
LB-JR-6A/13-23	4	U-series	37,7 ± 0,2	Espeleotema
LB-03-2/2-13	4	U-series	61,0 ± 2,4	Espeleotema
LB-JR-8[a]	4	ESR/U-series	$74\ ^{+12}/_{-13}$	Diente *Stegodon*
LBS7-45	5	Red TL	55 ± 8	Sedimento-cuarzo
LBS7-46	6	Red TL	41 ± 10	Sedimento-cuarzo
LB-CP2-F1-B	6	U-series	48,5 ± 1,7	Espeleotema
LB-CP2-F1-T	6	U-series	46,5 ± 0,5	Espeleotema
LB-CP3-F2	6	U-series	46,3 ± 2,0	Espeleotema
LBS7-40	7	Red TL	40 ± 8	Sedimento-cuarzo
LBS7-42	7	Red TL	36 ± 5	Sedimento-cuarzo
LBS7-40	7	Blue IRSL	14 ± 2	Sedimento-feldespato
LBS7-42	7	Blue IRSL	6,8 ± 0,8	Sedimento-feldespato
ANUA-27116	7	^{14}C	19,0-17,9	Carbón
ANUA-27117	7	^{14}C	18,7-17,1	Carbón
ANUA-19203	8	^{14}C	17,1-15,8	Carbón
ANUA-27115	8	^{14}C	13,4-12,7	Carbón
ANUA-23610	8	^{14}C	17,1-15,7	Carbón
LBS4-30	8	Red TL	14 ± 3	Sedimento-cuarzo
WK-16353	9	^{14}C	2,84-2,62	Carbón
ANUA-19206	9	^{14}C	10,2-9,5	Carbón
ANUA-19207	9	^{14}C	6,67-6,02	Carbón
ANUA-19211	9	^{14}C	11,2-10,2	Carbón

Red TL: Termoluminiscencia; OSL: Luminiscencia estimulada; U-series: Series de uranio; ESR: Resonancia de espín electrónico; Blue IRSL: Luminiscencia por estimulación con infrarrojos.

ocupación, está presente en los sectores I, III y IV. Su edad queda comprendida entre 74.000 años (ESR/series de uranio sobre un diente de *Stegodon*) y algo menos de 38.000 años (series de uranio).

LB1 procede de la unidad 7, que es la primera con restos de homininos. Michael Morwood y colaboradores (2004) analizaron por el método del ^{14}C dos muestras de carbón de los depósitos adyacentes al esqueleto obteniendo un promedio de fechas de 18.000 años (18,7-17,9 y 18,2-17,4 miles de años, respectivamente). Por lo que respecta a la unidad sedimentaria 7, los autores obtuvieron mediante termoluminiscencia una edad comprendida entre 35 ± 4 y 14 ± 2 miles de años (Morwood *et al.,* 2004). El trabajo de Kira Westaway *et al.* (2009) dio un abanico entre 40.000 y 14.000 años (series de uranio, véase tabla 19.1).

La unidad sedimentaria 9, con restos de humanos modernos (Morwood *et al.,* 2005), ha sido datada entre 11.200 y 2.620 años por el método del ^{14}C (Westaway *et al.,* 2009, véase tabla 19.1).

Liang Bua muestra, pues, una ocupación que se extiende hasta cerca de 100.000 años atrás. Otros yacimientos de la isla llevan los indicios de acción antrópica hasta 800.000 años. Nos ocuparemos de ellos más adelante, al hablar de los instrumentos líticos de Flores; ejemplares fósiles sólo se han hallado en Liang Bua. No resulta posible saber, por tanto, cuáles fueron los primeros colonizadores de la isla ni conocemos sus rasgos morfológicos. Lo único cierto es que, con una talla y

Figura 19.12 Izquierda: cráneo de LB1. Derecha, arriba: fémur y tibia de LB1 (Brown *et al.,* 2004). Escala, 1 cm en ambos casos. Derecha, abajo: plano de la situación del esqueleto tal y como fue hallado (Morwood *et al.,* 2004).

volumen cerebral comparables a los de los australopitecinos de 4 m.a., LB1 vivió en Flores en una época de alrededor de los 18.000 años. Tan reciente que el ejemplar sólo puede considerarse un «fósil» en un sentido relajado del término. El esqueleto no ha sufrido todavía el proceso de mineralización.

Pero ¿qué tipo de hominino es el «Hobbit de Flores», como fue bautizado por la prensa no especializada?

3.2 La morfología de LB1

La figura 19.12 muestra el cráneo, el fémur y la tibia de LB1. En la descripción del ejemplar, Peter Brown y colaboradores (2004) indicaron su gran proximidad morfológica a *Homo erectus,* si se deja de lado la cuestión del tamaño. Así, los índices de forma craneal siguen con fidelidad los patrones de *H. erectus*. Visto desde detrás, el contorno parietal también es semejante al de *H. erectus* aunque con una altura craneal reducida. Por su parte, la cara de LB1 es semejante en términos generales a la de los demás miembros del género *Homo*.

La falta de las características propias del aparato masticatorio de *Australopithecus* y la forma del fémur, dentro del amplio margen de variación de *H. sapiens,* son rasgos que sitúan LB1 como un miembro de *Homo*. Sin embargo, su tamaño muy pequeño y las características relacionadas de forma alométrica con éste llevaron a Peter Brown y colaboradores (2004) a nombrar la nueva especie *Homo floresiensis,* con LB1 como holotipo y un único paratipo en ese momento: LB2, un diente P_3 de la mandíbula izquierda. Otros ejemplares descubiertos en los sectores IV, VII y IX de Liang Bua en 2004 completan el hipodigma disponible hoy de *Homo floresiensis* (Morwood *et al.,* 2005). Los nuevos especímenes, procedentes de al menos nueve individuos, confirmaron, según Mike Morwood y colaboradores (2005), la pertinencia del taxón *H. floresiensis* al indicar que no se trata de una versión alométrica de tamaño menor

Figura 19.13 Mandíbulas LB1 del sector VII y LB6/1 del sector XI de Liang Bua (Morwood *et al.,* 2005).

de *Homo erectus*. Según los autores, algunos rasgos morfológicos, como la torsión del húmero y el cúbito, no están presentes en ninguna otra especie conocida de hominino.

3.3 Razones para el enanismo de LB1

Tanto Peter Brown *et al.* (2004) como Michael Morwood *et al.* (2005) sostuvieron que *Homo floresiensis* guarda una relación morfológica estrecha con *Homo erectus* apartándose por completo de *Australopithecus* —el taxón de un tamaño corporal comparable. Las razones que explicarían la pequeñez del hominino de Flores han sido objeto de un debate considerable (véase Balter, 2004a; 2004b) en el que las diversas posturas pueden reducirse a las dos siguientes:

I. Hipótesis del Aislamiento. La talla pequeña de los homininos de Flores se debe al efecto de la selección natural y/o la deriva genética actuando en las condiciones de aislamiento que produce la insularidad, cosa que justificaría la propuesta de una nueva especie.
II. Hipótesis de la Microcefalia. Se trata de pigmeos (humanos modernos) que en algunos casos muestran una condición patológica de microcefalia.

Caja 19.9 El cráneo de LB1

Dos rasgos primitivos que mencionaron Peter Brown y colaboradores (2004) como presentes en LB1 y *Homo erectus,* pero ausentes en los humanos modernos, son (i) la fisura profunda que separa la apófisis mastoidea de la cresta petrosa del timpánico y (ii) el hueco entre la placa timpánica y la pirámide glenoidea. Jacob *et al.* (2006) indicaron que los cráneos de humanos modernos de Australia y Tasmania muestran con cierta frecuencia estas dos características, mientras que la segunda también está presente en dos ejemplares australianos del Pleistoceno: Kow Swamp 5, y, en forma reducida, Keilor. El descubrimiento de cráneos fósiles como B:OR-15:18-001 y B:OR-14:8-005 (Berger *et al.,* 2008), de una población de humanos modernos pigmeos de Palau (Micronesia) apoya el punto de vista de Jacob *et al.* (2006). Lee Berger y colaboradores (2008) sostuvieron que parte de los rasgos atribuidos en exclusiva a *Homo floresiensis* pueden aparecer, de acuerdo con las evidencias de Palau, como correlatos del desarrollo de cuerpos de tamaño pequeño en poblaciones pigmeas de *Homo sapiens*.

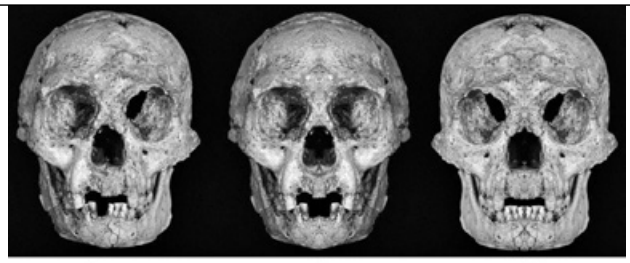


Figura 19.14 Asimetrías faciales de LB1 indicadas por la comparación entre el ejemplar original (A) y la duplicación especular del lado derecho (B) o el izquierdo (C) (T. Jacob *et al.,* 2006).

Vayamos antes con esta última. El estudio de la morfología de LB1 llevado a cabo por Teuku Jacob y colaboradores (2006) mediante la obtención de datos esteométricos y escaneado del esqueleto llevó a los autores a concluir que las particularidades del ejemplar obedecen a una combinación de caracteres que no son primitivos sino propios de variedades regionales presentes en otras poblaciones de humanos modernos —incluyendo las actuales de Flores—, ni tampoco derivados sino característicos de un notable desorden del desarrollo. Así, Jacob *et al.* (2006) indicaron que las características dentales y mandibulares que parecen diferir de las de *Homo sapiens,* como los premolares rotados o la ausencia de barbilla, están presentes en los pigmeos Rampasasa que viven hoy en las cercanías de Liang Bua. Hasta 140 rasgos craneales de LB1 se encuentran dentro del rango de variación de los humanos modernos, de acuerdo con Jacob *et al.* (2006).

Frente a esos caracteres extendidos, el estudio de Teuku Jacob y colaboradores (2006) indicó la presencia en LB1 de signos individuales de una anomalía en el desarrollo —incluyendo la microcefalia— que no se encuentran en otros ejemplares del yacimiento. Entre ellos, el cierre avanzado de las suturas en el cráneo de LB1, que hace difícil en algunos casos identificarlas incluso por medio del escáner, o la asimetría facial. Ésta fue puesta de manifiesto al obtener la imagen especular de cada parte lateral de la cara (véase figura 19.14).

3.4 El cerebro de LB1

El estudio del cráneo y cerebro de LB1 y la evaluación de su posible carácter microcefálico han sido objeto de diferentes trabajos, entre los que destacan los llevados a cabo por Dean Falk.

Dean Falk y colaboradores (2005) realizaron la comparación de un molde endocraneal

virtual de LB1 con endocráneos de simios superiores, *Homo erectus, Homo sapiens,* un pigmeo, un humano microcefálico, el ejemplar Sts 5 *(Australopithecus africanus)* y KNM-WT 17000 *(Paranthropus aethiopicus)*. Los resultados morfométricos, alométricos y morfológicos apoyaron la consideración de que LB1 no es un microcéfalo ni un pigmeo; la tasa del tamaño cerebro/cuerpo de LB1 es la propia de un australopitecino, pero la forma del endocráneo se asemeja a la de *Homo erectus* (Falk *et al.,* 2005). Aun siendo así, Falk *et al.* (2005) indicaron la presencia de rasgos derivados en el cerebro de LB1 en los lóbulos frontal y temporal y en el surco lateral, unas apomorfias consistentes con la alta capacidad para un procesamiento cognitivo superior.

Tras examinar la reconstrucción realizada por Dean Falk *et al.* (2005), Jochen Weber, Alfred Czarnetzki y Carsten Pusch (2005) criticaron algunos de sus aspectos metodológicos, como el hecho de deducir el tamaño y proporciones del cerebro de un molde endocraneal o la no consideración de la gran variabilidad de forma de los cerebros microcefálicos. Al haber incluido Falk *et al.* (2005) sólo un ejemplar en sus comparaciones, Weber *et al.* (2005) sostuvieron que no podía excluirse la hipótesis de una anatomía patológica en LB1. Parecido punto de vista indicaron Robert Martin y colaboradores (2006), apuntando que en algunos casos —incluyeron dos, uno de ellos el de una mujer de Lesotho— el cerebro microcefálico tiene una apariencia normal sin considerar su tamaño.

Además de las respuestas directas a esas críticas aparecidas en la misma revista que publicó el estudio inicial *(Science),* Dean Falk y colaboradores (2007) llevaron a cabo un nuevo análisis comparativo con diez humanos modernos sanos, nueve microcéfalos, la mujer microcefálica indicada en el comentario de Martin *et al.* (2006) y una mujer con enanismo patológico. Los análisis discriminantes y canónicos llevados a cabo sobre la muestra agruparon LB1 con los humanos modernos sanos, y las dos mujeres con patologías con los microcefálicos. El resultado apoyó la consideración de LB1 como miembro de una especie distinta y no como un humano moderno patológico. Un nuevo estudio comparativo de Dean Falk y colaboradores (2009) abundó en las mismas conclusiones.

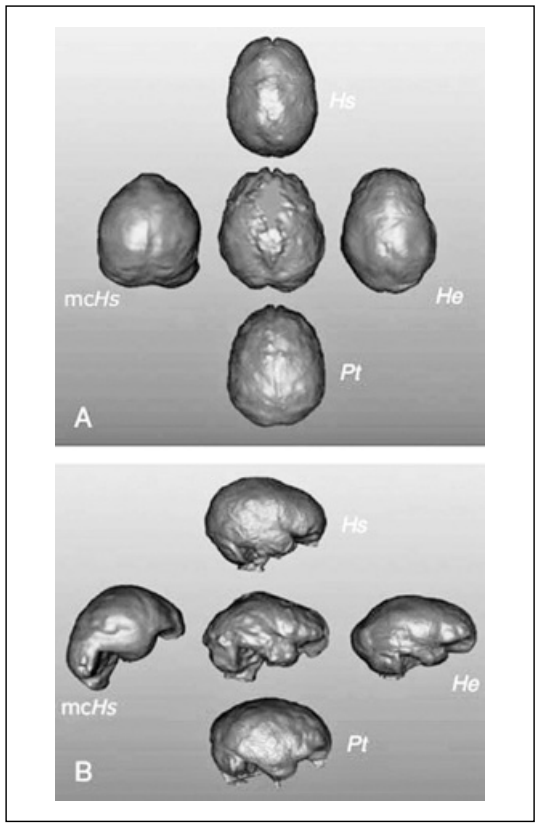


Figura 19.15 Comparación de los moldes virtuales de LB1 (en el centro de cada imagen) con *Hs, Homo sapiens, Pt*, *Pan troglodytes,* mc*Hs*, humano microcefálico, *He, Homo erectus*. (A) Vista dorsal. (B) Vista lateral derecha. Las imágenes no están a escala (Falk *et al.,* 2005).

El modelo que sostiene la relación entre aislamiento y reducción del tamaño corporal es la teoría del tamaño óptimo del cuerpo (OST, *optimal body size theory*), que sostiene que, tomando en cuenta las variables de obtención de alimento y reproducción, para cualquier linaje amplio existe un determinado tamaño que es el que proporciona una aptitud biológica *(fitness)* mayor. En los mamíferos, el cálculo de la OST da un valor reducido, de 100 gramos (Brown, Marquet y

Caja 19.10 Análisis de los rasgos de LB1: la cuestión del enanismo

Varios análisis morfométricos se han planteado como objetivo el analizar la condición de los rasgos de LB1. Debbie Argue y colaboradores (2006), Adam Gordon, Lisa Nevell y Bernard Wood (2008) y Karen Baab y Kieran McNulty (2009) coincidieron en todos los casos que los resultados métricos y no métricos apoyan la consideración de una especie diferente y no de un ejemplar patológico de *Homo sapiens*. Sin embargo, esos trabajos no coincidieron a la hora de indicar las posibles relaciones filogenéticas de *Homo floresiensis,* un asunto que abordaremos más adelante. La postura inicial de Peter Brown y colaboradores (2004), en el artículo en que comunicaron el hallazgo del LB1, fue terminante respecto de la condición no patológica del ejemplar. Para los autores, el tamaño del fósil debía atribuirse a la selección de cuerpos pequeños en entornos de bajo suministro calórico. Se trata de la Hipótesis del Aislamiento que mencionamos en el texto y que relaciona la disminución de tamaño con la condición insular. Así ha sido interpretada la presencia en Madagascar de fósiles de hipopótamo enano, con dos especies —*Hippopothamus lemerlei* e *Hippopothamus madagascarensis*—, o del cáprido enano *Myotragus balearicus* en la isla de Mallorca. De hecho, en la cueva de Liang Bua, dentro de la misma unidad sedimentaria de LB1, se encuentran restos de un elefante enano, *Stegodon*.

Taper, 1993). La competencia interespecífica lleva a que aumente el tamaño corporal pero en situaciones de aislamiento con ausencia de grandes predadores, como es el caso de las islas —aunque el dragón de Komodo de Flores, con restos presentes en Liang Bua, contradiga esa idea—, pueden seleccionarse tamaños que tiendan hacia un OST bajo.

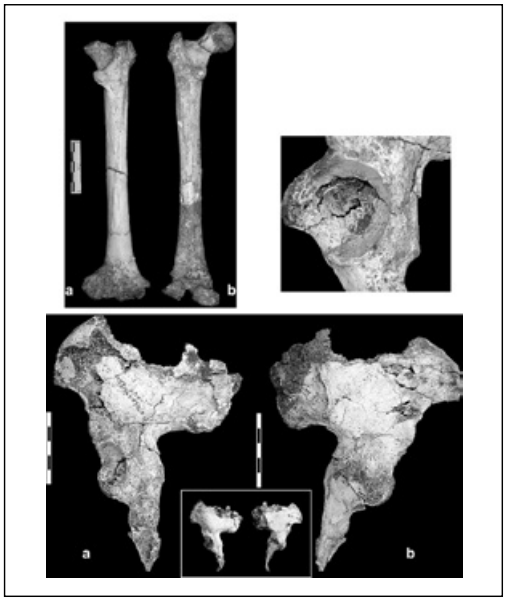
Tal y como indicaron Eleanor Weston y Adrian Lister (2009), la reducción del tamaño corporal en los mamíferos suele conllevar sólo una disminución moderada del volumen del cerebro. Ese hecho se debe a que el cerebro completa su crecimiento durante la ontogénesis antes que el resto del cuerpo. Pero el enanismo de los mamíferos en las islas supone un caso especial. En el hipopótamo enano de Madagascar al que nos hemos referido, la capacidad endocraneal es hasta un 30% inferior al de un antepasado del continente africano de masa corporal equivalente. El estudio de Weston y Lister (2009) puso de manifiesto que en las islas es posible alcanzar una reducción de la capacidad endocraneal superior a la que indica un modelo general de escala intraespecífica entre el cuerpo y el cerebro. La razón más obvia de hacerlo ha sido expuesta por Daniel Lieberman (2009): el tejido cerebral es tan costoso en términos metabólicos que los organismos con cerebros más pequeños pueden ahorrar energía cuando los recursos escasean.

Los valores de origen de *Homo erectus* de 60 kg de peso y 991 cm^3 de volumen del cráneo llevarían, con arreglo a la escala general y tomando un promedio de 23 kg para el peso de *Homo floresiensis,* a 704 cm^3 de cráneo. Fue esa circunstancia una de las razones principales que llevaron a Robert Martin y colaboradores (2006) a preferir la hipótesis de una condición patológica para LB1. Pero al aplicar las tasas de reducción obtenidas por Weston y Lister (2009) para los hipopótamos de Madagascar, la cifra obtenida para el volumen craneal de *H. floresiensis* sería de 493 cm^3. Resulta todavía superior a la que muestran los ejemplares de Liang Bua (380-430 cm^3) pero, como indi-

Caja 19.11 Tamaño óptimo del cuerpo

La teoría del tamaño óptimo del cuerpo ha sido criticada por Pasquale Raia, Francesco Carotenuto y Shai Meiri (2010) mediante el análisis de la relación que existe entre tamaño de 4.004 especies de mamíferos y el árbol filogenético que las relaciona. Los autores no encontraron ningún tamaño específico que sirviera como un atractor evolutivo pero ofrecieron evidencias consistentes de que los mamíferos grandes (>10 kg) tienden a disminuir de tamaño en las islas.

Caja 19.12 El húmero de LB1



En un trabajo anterior, Susan Larson y colaboradores (2007) habían estudiado el húmero de LB1, detectando una torsión inferior a la de los humanos modernos. Trenton Holliday y Robert Franciscus (2012) compararon el tamaño de las extremidades superiores e inferiores en dos ejemplares de talla similar, A.L. 288-1, *Australopithecus afarensis* y LB1, *Homo floresiensis*. Ambos comparten un húmero algo mayor y un fémur menor que los que corresponderían a un humano moderno de su altura. Ambos estudios alejaron LB1 de la configuración anatómica de *Homo sapiens*.

Figura 19.16 Izquierda: radio izquierdo LB6/3, al que le falta el extremo distal (S. G. Larson *et al.,* 2009). Escala en centímetros. Derecha: arriba, fémur derecho (a) e izquierdo (b) de LB-1; acetábulo de la pelvis izquierda de LB-1; abajo, cara externa (a) e interna (b) del hueso coxal de LB-1 (Jungers, Larson *et al.,* 2009). Escala en centímetros.

caron Weston y Lister (2009), partiendo de *Homo erectus* africanos *(H. ergaster)* como KNM-ER 3883, de tamaño cerebral menor, se llegaría a cifras de ese rango. Igual sucede si se considera que el ancestro de *H. floresiensis* es *H. georgicus,* con una masa corporal de 40 kg (Lordkipanidze *et al.,* 2006) y un volumen craneal de 650 cm^3 (Lordkipanidze *et al.,* 2007).

3.5 Postcraneales de LB1

Ante la imposibilidad de recuperar el material genético de los ejemplares de Flores —por razones climatológicas, cuya influencia indicaremos en el capítulo siguiente— el análisis de la morfología postcraneal de LB1 completa las evidencias disponibles para su clasificación taxonómica.

Tras las descripciones iniciales de Brown *et al.* (2004) y Morwood *et al.* (2005, Matthew Tocheri y colaboradores (2007) llevaron a cabo un estudio sobre la muñeca del ejemplar. Los autores identificaron rasgos primitivos, compartidos por el clado «simios africanos + humanos», que se convirtieron en rasgos derivados para neandertales y humanos modernos; un resultado que obra en contra de la hipótesis de LB1 como un *Homo sapiens* patológico. Susan Larson y colaboradores —Tocheri entre ellos— (2009) realizaron un análisis de los seis ejemplares de *Homo floresiensis* con restos de las extremidades superiores —LB1 a LB6—, algunos de ellos reducidos a fragmentos pero otros casi completos. Los resultados obtenidos por Larson *et al.* (2009) indicaron la presencia en la muestra de una combinación en mosaico (rasgos primitivos y derivados) nunca encontrada en humanos modernos, ya sean patológicos o sanos.

Por lo que hace referencia al aparato locomotor, existente, en parte al menos, en nueve ejemplares —LB1, LB4, LB6, LB8, LB9, LB10, LB11, LB13 y LB14—, William Jungers y colaboradores (Jungers, Harcourt-Smith *et al.,* 2009; Jungers, Larson *et al.,* 2009) realizaron un estudio cuyo resultado indicó una

combinación en mosaico semejante a la detectada en las extremidades superiores y de nuevo con una particularidad no existente en los humanos modernos. Tanto esas evidencias como las derivadas de la anatomía del pie llevaron a Jungers, Harcourt-Smith *et al.* (2009) a considerar que, aun tratándose sin duda alguna de un bípedo, *Homo floresiensis* debía tener como ancestro un hominino más primitivo que *Homo erectus*. Idéntica conclusión obtuvieron Peter Brown y Tomoko Maeda (2009) tras el examen comparativo del aparato mandibular y dental de LB1, LB2 y LB6.

3.6 La consideración filogenética de *Homo floresiensis*

La cuestión a resolver estriba, pues, en las afinidades filogenéticas de *Homo floresiensis*. El trabajo de Peter Brown y colaboradores (2004) que nombró el taxón y el posterior estudio de Michael Morwood *et al.* (2005), que amplió el hipodigma, interpretaron que *H. floresiensis,* en función sobre todo de los rasgos craneales, sería descendiente de una población ancestral de *Homo erectus* —para los autores el taxón *Homo erectus* incluye los ejemplares africanos y los de Dmanisi— aunque al final de su trabajo Morwood *et al.* (2005) sostuvieron que la genealogía de *H. floresiensis* resulta incierta. Esa idea de una afinidad respecto de *Homo erectus,* con dudas, se mantuvo en el primer árbol filogenético propuesto en el comentario de Marta Mirazón Lahr y Robert Foley (2004) —con fines un tanto divulgativos— que acompañó a la publicación del descubrimiento (figura 19.17, izquierda). Daniel Lieberman (2009) incluyó como posibles —y dudosas— alternativas la descendencia tanto de *Homo erectus* como de *H. habilis* (véase figura 19.17, derecha).

Una explicación alternativa de las relaciones filogenéticas que pudieron existir entre *Homo floresiensis, Homo habilis* y *Homo*

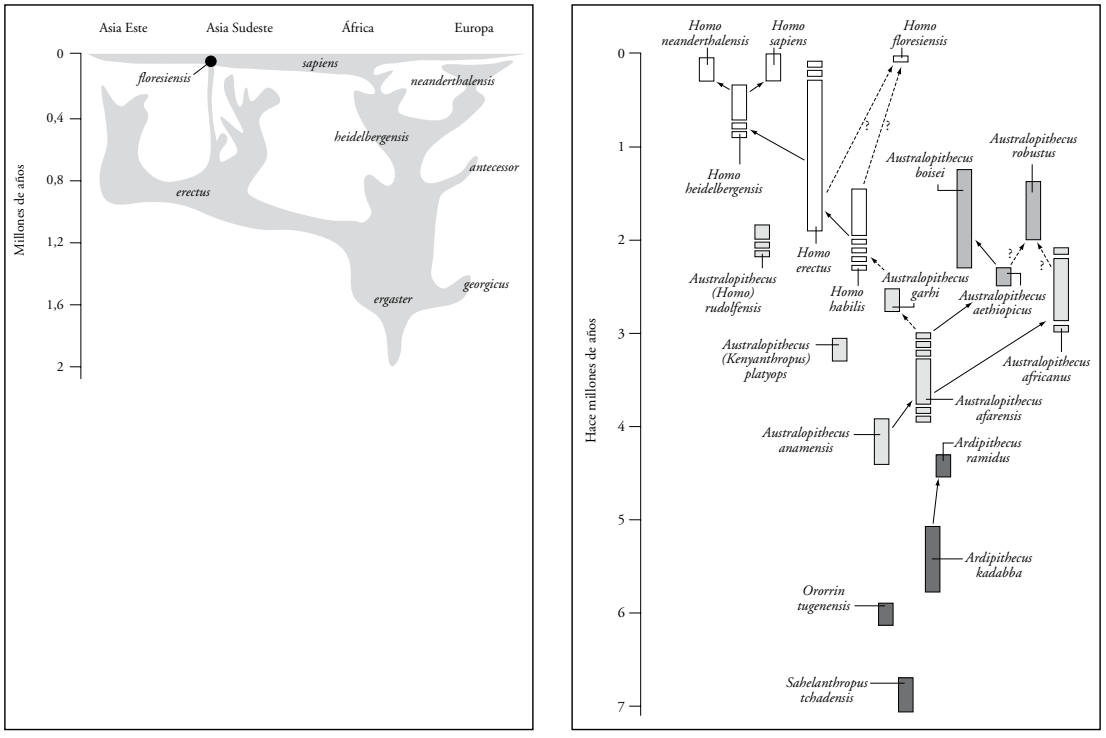


Figura 19.17 Árboles filogenéticos tentativos indicados por Lahr y Foley (2003) (izquierda) y Lieberman (2009) (derecha).

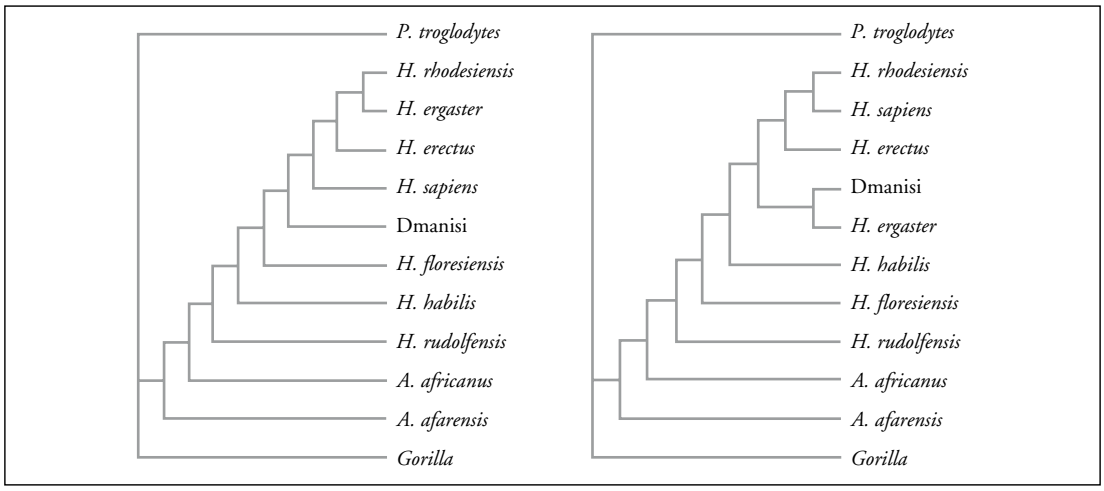


Figura 19.18 Cladogramas de igual nivel de parsimonia obtenidos por Argue *et al.* (2009).

erectus es la indicada por Bernard Wood (2011). Como indicamos en el capítulo 11, Wood es uno de los autores que prefieren retirar el taxón *H. habilis* del género *Homo*. Si la primera especie de nuestro género fuese *H. erectus,* entonces, de acuerdo con Wood (2011), sería posible plantear un guion evolutivo que considerase que *Homo* apareció ya sea en Asia continental o en el Sudeste asiático para emigrar luego hacia África. Se trataría de cambiar el modelo *Out of Africa* por un *Into Africa* y, según Wood (2011), una operación así sería consistente con la morfología más antigua de los ejemplares de Liang Bua y Dmanisi al compararse con el *Homo erectus* asiático (sensu stricto). No obstante, para que la idea de un origen de *Homo* en Flores ganase apoyo firme, la presencia de los homininos en la isla debería ser anterior a la de los *Homo erectus* de Java; algo que, de momento, no cuenta con soporte empírico alguno.

Debbie Argue y colaboradores (2009) realizaron un análisis cladístico sobre 60 caracteres craneales, mandibulares y postcraneales de una muestra de homininos que incluía *H. floresiensis* (véase tabla 19.2). Las conclusiones de su trabajo indicaron que el taxón habría aparecido en el Plioceno Superior o el Pleistoceno Inferior, con dos cladogramas igualmente parsimoniosos para (i) una separación de *H. floresiensis* posterior a *H. rudolfensis* (representado por KNM-ER 1470) pero anterior a la aparición de *Homo habilis* (representado por KNM-ER 1813 y OH 24), o bien (ii) una separación de *H. floresiensis* posterior a *H. habilis* (véase figura 19.22). Las hipótesis que consideran los ejemplares de Liang Bua como una población enana de *Homo erectus* o de *H. sapiens* no fueron apoyadas por el trabajo de Argue *et al.* (2009), y la eventual condición patológica fue rechazada.

3.7 Las industrias de Flores

Los útiles de piedra asociados a *Homo floresiensis* son una cuestión más de controversia respecto del sentido evolutivo, capacidades y adaptación de los homininos de Flores.

La presencia humana en la isla de Flores se conoce desde que en 1957 Theodor Verhoeven identificó fósiles de *Stegodon* asociados a útiles de piedra (Verhoeven, 1958). Los yacimientos con las tallas más antiguas se encuentran en la cuenca de Soa, centro de Flores. Los de Mata Menge y Tangi Talo son los mejor estudiados. En Mata Menge aparecieron un total de 507 artefactos asociados a fósiles de *Stegodon,* en un nivel fluvial de la

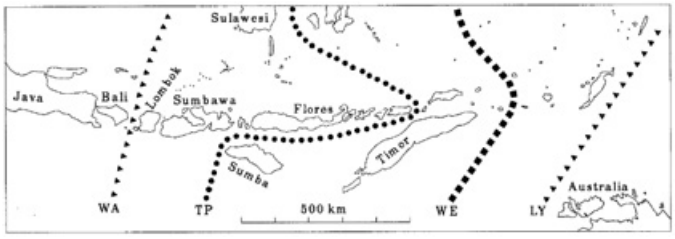
Tabla 19.2 Muestra utilizada en el análisis cladístico de Argue *et al.* (2009)

Espécimen	*Original/Molde*	*Institución*	*Yacimiento a cargo*	*Fecha original*	*Especie*
Sangiran 2, Sangiran 17, Trinil	Original	Forschungsinstitut Senchenberg, Frankfurt, Alemania (Sangiran 2); Geological Museum, Bandung, Indonesia (Sangiran 17); Nacional Museum of Natural History, Leiden, Holanda (Trinil)	Indonesia	*c.* 1,8 m.a.-*c.* 50 ka	*H. erectus*
KNM-ER 3733, KNM-ER 3883	Original	Kenya Nacional Museum, Nairobi, Kenia	África oriental	1,8 m.a.; 1,55-1,6 m.a.	*H. ergaster*
D2280, D2282, D2700	Moldes; Rightmire *et al.* (2006)	Georgian State Museum, Tbilisi, Georgia	Georgia	1,8 m.a.	Posibles afinidades: *H. erectus; H. georgicus* (Gabounia *et al.*, 2002); *H. ergaster*
KNM-ER 1813, OH 24	Moldes; Wood (1991) (KNM-ER 1813)	Australian National University (ANU), Canberra, Australia	África oriental	1,7-1,88 m.a.	*H. habilis*
KNM-ER 1470	Moldes; Wood (1991)	Australian National University (ANU), Canberra, Australia	África oriental	1,88 m.a.	*H. rudolfensis*
Sts 5, Sts 7. StW 505	Moldes	Australian National University (ANU), Canberra, Australia	África del sur	2,8-2,3 m.a.	*A. Africanus*
AL444-2	Kimbel *et al.* (2004)		Afluente del Awash, Etiopía	3,0 ± 0,02 m.a.	*A. Afarensis*
H. floresiensis: LB1	Original	National Archaeological Research Centre, Yakarta, Indonesia	Flores, Indonesia	18 ka (edad por luminiscencia de 35 ± 4 ka y 14 ± 2 ka)	*H. floresiensis*
H. floresiensis material postcraneal: húmero derecho LB1/50; clavícula LB1/50; escápula derecha LBG/4; 3 carpos de muñeca izquierda LB1	Larson *et al.* (2007); Tocheri *et al.* (2007)	National Archaeological Research Centre, Yakarta, Indonesia	Flores, Indonesia	LB1: 18 ka (edad por luminiscencia de 35 ± 4 ka y 14 ± 2 ka); LBG/4: 15,7-17,1 ka	*H. floresiensis*
Kabwe	Original	National History Museum, Londres (Reino Unido)	Zimbabwe	Desconocido	*H. rhodesiensis*
H. sapiens (6 machos, 5 hembras)	Oritinal	Australian National University (ANU), Canberra, Australia	Indonesia (2), India (1), África (1), Egipto (1), «caucásico» (1), Nueva Guinea (3), Polinesia (3), Japón (Ainu) (3)	Moderno	*H. sapiens*

Espécimen	*Original/Molde*	*Institución*	*Yacimiento a cargo*	*Fecha original*	*Especie*
Chimpancés (2 machos, 2 hembras)	Original	Australian National University (ANU), Canberra, Australia Australian Museum, Sydney, Australia	Desconocido	Moderno	*P. troglodytes*
Gorila (2 machos, 2 hembras)	Original	Australian National University (ANU), Canberra, Australia Australian Museum, Sydney, Australia	Gabón, Camerún	Moderno	*G. Gorilla, G. beringei*

m.a.: millones de años
ka: miles de años

Caja 19.13 Un problema de navegación



Islas del Archipiélago Malayo cercanas a Flores. WA, WE y LI son las líneas de Wallace, Weber y Lydekker; TP es el límite de las placas continentales Eurasiática y Australiana. Todas esas líneas suponen fronteras para la fauna y flora. (Ilustración de Robert Bednarik, 1997).

Una ocupación tan temprana de la isla plantea el problema de cómo pudieron superar los homininos las barreras geográficas de los estrechos que separan Flores del resto de las islas del Archipiélago Malayo. Aunque a finales del Plioceno Superior el descenso del nivel del mar unió algunas de las islas —Flores y Lomblen, por ejemplo— mientras Java formaba parte de las tierras del continente asiático, la gran profundidad de los brazos de mar indicados por las líneas de puntos de la ilustración ha significado una presencia permanente de barreras para la dispersión de la fauna y la flora. Sin embargo, el cruce de las aguas por parte de los humanos se realizó al menos desde el Pleistoceno Medio en adelante en el Sudeste asiático, llegando hasta la ocupación de Australia en torno a los 60.000 años (Bednarik, 1997). Para Robert Bednarik (1997), ese hecho obliga a replantear las ideas acerca del nivel tanto técnico como cognitivo de los homininos de esa época otorgándoles la capacidad de navegar en balsas. Estamos de acuerdo, aunque conviene recordar, como hizo Jared Diamond (2004), que los elefantes —*Stegodon*— alcanzaron Flores, Timor y las Célebes sin necesidad de balsa alguna, por lo que los humanos podrían haberlo hecho de igual forma.

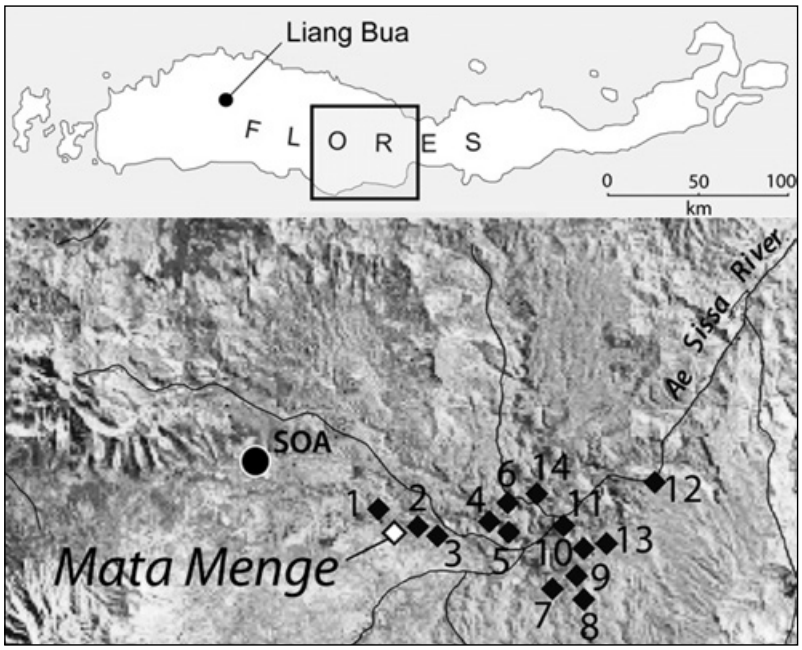


Figura 19.19 Yacimientos del Pleistoceno Inferior y Medio de la cuenca Soa de la isla de Flores (Indonesia). 1) Kobatuwa; 2) Lembahmenge; 3) Wolo Sege; 4) Boa Lesa; 5) Ola Bula; 6) Tangi Talo; 7) Wolo Milo; 8) Wolo Keo; 9) Sagala; 10) Dozu Dhalu; 11) Kopowatu; 12) Ngamapa; 13) Pauphadhi; 14) Deko Weko; el rombo blanco corresponde a Mata Menge (Brumm *et al.,* 2010).

Formación de Ola Buia al que Paul Sondaar y colaboradores (1994) otorgaron una edad, mediante paleomagnetismo, cercana a la transición Matuyama/Brunhes. La fecha de 0,78 m.a. de ese cambio llevó a los autores a atribuir la elaboración de los útiles a *Homo erectus*. Pero, como indicaron Michael Morwood y colaboradores (1998), la columna paleomagnética no dató de manera directa el horizonte con fósiles y herramientas sino los depósitos situados tres metros por encima de éste.

La abundancia de volcanes en la zona permitió la obtención de muestras en Mata Menge por encima y por debajo de los niveles con útiles de piedra. Las edades respectivas obtenidas por Morwood *et al.* (1998) mediante radiometría *(fission track)* fueron las siguientes: 0,90 ± 0,07 m.a. para Tangi Talo; 0,88 ± 0,07 (MM1) y 0,80 ± 0,07 (MM2) para Mata Menge. Los autores también atribuyeron la talla a *Homo erectus*.

Nuevas excavaciones llevadas a cabo en Mata Menge en 2004-2005 suministraron 487 artefactos más. En el conjunto de los útiles recuperados, Adam Brumm y colaboradores (2006) identificaron hasta cinco tipos básicos relacionados con la técnica de talla que, en todos los casos, implicó la percusión con un núcleo que servía de martillo. En promedio, se extrajeron seis lascas antes de desechar el núcleo trabajado, con una máxima de 26 lascas.

Al margen del aumento en el número de herramientas halladas y en la mejor identificación del proceso de trabajo, merece ser destacado un aspecto de la investigación de Brumm *et al.* (2006): los autores hicieron hincapié en la continuidad cultural que se da en Flores entre los útiles de Mata Menge y los más primitivos de Liang Bua. Pese a la distancia geográfica —50 km— y sobre todo temporal —más de 700.000 años—, existen afinidades notables en los conjuntos líticos de ambos yacimientos; en particular en los materiales elegidos, el tamaño máximo de las lascas y las técnicas de reducción de los núcleos. Las mayores diferencias estriban (1) en el uso más común de lascas como núcleos en Liang Bua frente a los cantos rodados de Mata Menge, (2) en la abundancia de reducciones bipolares en Liang Bua —un solo ejemplo en Mata Menge— y (3) en la exclusi-

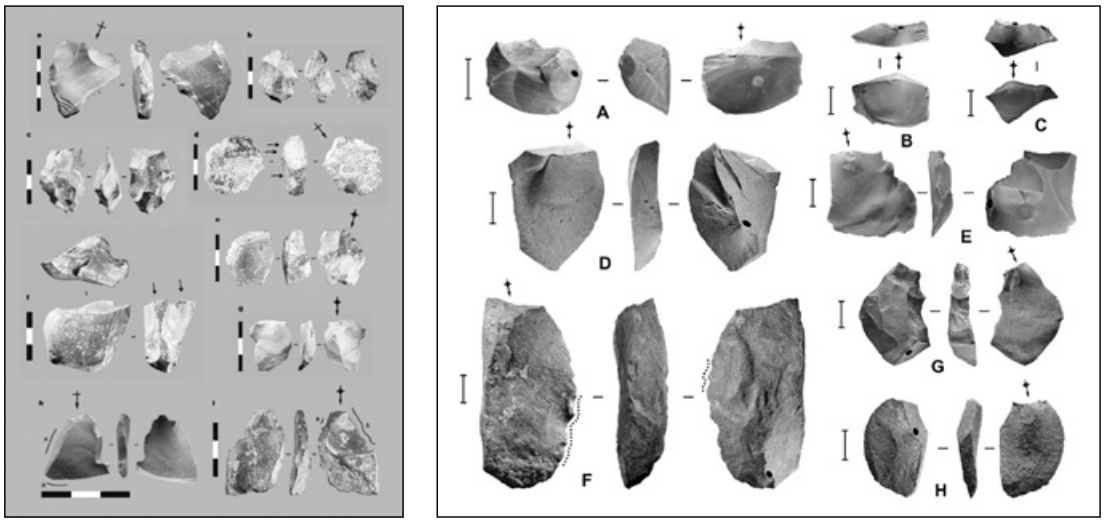


Figura 19.20 Izquierda: útiles de piedra de Mata Menge (Flores): a, b, núcleos radiales bifaciales de sílex; c, d, núcleos radiales bifaciales de material volcánico/metamórfico; e, lascas V/M retocadas; f, núcleos V/M de cantos rodados; g, lascas de sílex; h, lascas de sílex con microdesgaste redondeado y borde de talla; i, lascas V/M con indicios de pulido y suavizado abrasivo (a) y pequeñas muescas y estrías (b) (Brumm *et al.,* 2006). Derecha: herramientas de Liang Bua: lascas extraídas de las unidades 9 (A, B), 2 (C) y 4 (D-H. Las lascas fueron obtenidas golpeando sobre la superficie ventral de una lasca grande (indicada con un punto). (Moore *et al.,* 2009).

va presencia en el yacimiento más moderno de fracturas debidas al calor.

Frente a la notable ausencia de útiles líticos en el Sudeste asiático, Flores representa una oportunidad excepcional tanto por la abundancia de herramientas como por la facilidad de datación de los terrenos en los que han sido halladas *in situ.* Gracias a esas ventajas, se puede comprobar el nivel cultural de los homininos que colonizaron la isla.

Ninguno de los trabajos relativos a las industrias de Flores que hemos mencionado hasta el momento definió el modo lítico al que cabe atribuir las tallas de los homininos de la isla. Esa cuestión fue abordada por Mark Moore y Adam Broom (2007), quienes pusieron de manifiesto lo inadecuado de los enfoques clásicos que se basan en las tradiciones culturales africanas. Al intentar relacionar los artefactos de piedra que aparecen al este de la Línea de Movius con los de los modos I y II de África, Asia occidental y Europa, los investigadores se encontraron con la dificultad de uso de esas categorías. Moore y Broom (2007) indicaron que, como alternativa, muchos autores se dirigieron hacia las diferencias morfológicas de mayor escala que existen entre los diferentes conjuntos del Sudeste asiático, dando lugar a la dicotomía entre herramientas de gran tamaño, talladas a partir de cantos rodados —*core tool*—, y las más pequeñas, basadas en lascas —*flake tool*. Al realizarse, además, una diferenciación cronológica entre una y otra industria, cabía sostener la hipótesis de que corresponderían a diferentes dispersiones de homininos llegando incluso a la conclusión de que están implicadas distintas especies.

Sin embargo, Moore y Broom (2007) sostuvieron que el registro arqueológico de Flores convierte en inviable la distinción entre *core tools* y *flake tools*. Para los autores, ambos procesos serían aspectos de una misma secuencia de reducción de núcleos que implicaría en primer lugar la obtención de bloques de lascas grandes a partir de núcleos de can-

Caja 19.14 Secuencia de las herramientas de Flores

Si la secuencia establecida para la isla de Flores se hubiera producido en otros lugares, el modelo propuesto por Moore y Broom (2007) permitiría explicar, como indicaron los propios autores, por qué los núcleos de gran tamaño hallados en las islas del Sudeste asiático tienden a encontrarse sobre todo en las terrazas y gravas de río —serían las fuentes de materias primas que son descartadas tras la primera manipulación—, por qué los artefactos de tamaño menor aparecen en cuevas y refugios —serían el resultado de la reducción final— y por qué resultan contemporáneos los conjuntos de grandes núcleos y pequeñas esquirlas a lo largo del Pleistoceno y Holoceno —la dicotomía refleja en realidad dos momentos de una misma secuencia de reducción.

tos rodados y, más tarde, el abandono de los núcleos y transporte de los bloques hasta lugares de ulterior talla. Esa secuencia llevaría a la aparición de dos conjuntos geográficamente separados: los que contienen los grandes núcleos desechados y los que muestran el trabajo sobre los bloques de lascas. En ambos momentos se producen esquirlas como subproducto de la talla encaminada a la reducción de los núcleos, en el primer caso, y como objeto final cuando se trata de los bloques.

3.8 Los útiles avanzados de Liang Bua

Los depósitos más antiguos de Liang Bua —95.000-74.000 años— han suministrado, como acabamos de indicar, herramientas semejantes a las de Mata Menge.

Pero Liang Bua contiene, además, herramientas más avanzadas: puntas, perforadores, hojas y microcuchillas que sirvieron probablemente de anzuelo, asociadas a restos de *Stegodon* (Morwood *et al.,* 2004). Esas herramientas avanzadas se encuentran en las unidades sedimentarias que van desde las más antiguas con útiles de piedra —entre 95.000 y 74.000 años— hasta la desaparición de *Stegodon* hace cerca de 12.000 años (Morwood *et al.,* 2004).

La interpretación del sentido de los artefactos de Liang Bua y sus posibles autores se complica a causa de cuatro circunstancias:

- La coincidencia de herramientas simples y más avanzadas en todas las unidades con artefactos.
- La distribución no uniforme de los útiles. La escasez de herramientas en el sector VII —sólo 32 se hallaron en el mismo nivel que LB1—, que contrasta con la abundancia del sector IV, donde han aparecido hasta 5.500 artefactos por metro cúbico en el mismo nivel sedimentario de procedencia de LB1 (Morwood *et al.,* 2004).
- La diversidad de restos de homininos. Los de *H. floresiensis* proceden de los sectores IV, VII y IX pero en el sector XI adyacente al VII, véase figura 19.15 —dentro de las secciones estratigráficas correspondientes al Holoceno—, han aparecido humanos modernos (Morwood *et al.,* 2005).
- La secuencia cronológica. Michael Morwood y colaboradores (2004) indicaron que las edades de las unidades sedimentarias con indicios de ocupación de la cueva (3, 4 y 7) ponen de manifiesto que *H. floresiensis* se encontraba en el yacimiento quizá desde 95.000 años atrás y al menos hasta los 18.000. Eso quiere decir, para Morwood

Caja 19.15 La caza de elefantes

Michael Morwood y colaboradores (2004) se basaron en la coincidencia existente entre herramientas avanzadas y fósiles de *Stegodon* para sostener que los homininos de Liang Bua habrían cazado de forma selectiva los elefantes enanos juveniles.

et al. (2004), que la presencia de *H. floresiensis* se solaparía con el rango temporal de 55.000 a 35.000 años correspondiente a la llegada de *Homo sapiens* a la región.

Siempre es difícil, como hemos dicho en varias ocasiones ya, asignar especímenes a herramientas. No obstante, dado que los restos de *Homo sapiens* encontrados en Liang Bua corresponden sólo a los depósitos del Holoceno —ninguno de los del Pleistoceno puede ser atribuido a los humanos modernos—, Morwood *et al.* (2004) llegaron a la conclusión de que fue *H. floresiensis* el autor de los artefactos de piedra pleistocénicos del yacimiento. Pero, como hemos visto, en los niveles antiguos con útiles líticos existen también herramientas avanzadas.

La hipótesis de que un hominino con un cerebro tan pequeño como el de *H. floresiensis* pudiese fabricar las herramientas de Liang Bua, incluyendo las más complejas, contradice los modelos de hominización habituales antes de los hallazgos de Flores. La correlación entre crecimiento cerebral y avance tecnológico convierte en difícil el atribuir la manufactura de herramientas —y no digamos ya si se trata de perforadores, microcuchillas y anzuelos— a un hominino con un volumen de cráneo semejante al de los *Australopithecus afarensis*.

Los rasgos cerebrales de LB1 separan, de acuerdo con los distintos estudios de Dean Falk y sus colaboradores, *Homo floresiensis* de los homininos con su mismo o parecido volumen craneal. ¿Serían tan importantes como para permitirle construir las herramientas más avanzadas de Liang Bua? Se trata de una pregunta imposible de responder con arreglo a las evidencias disponibles hoy, salvo en términos hipotéticos. Mark Moore y colaboradores (2009) analizaron la continuidad de las técnicas de reducción de los núcleos de piedra en Liang Bua indicando que obedece a unas mismas pautas mantenidas a lo largo de los 95.000 años en que se distribuyen los artefactos. La secuencia de talla permanece en el paso del Pleistoceno al Holoceno, con algunos pequeños cambios a partir de los 11.000 años como son los del uso del fuego, la selección de los materiales brutos, la tendencia a los retoques unifaciales, el suavizado de los bordes de las esquirlas y la presencia de hachas rectangulares (Moore *et al.,* 2009).

De acuerdo con las fechas de desaparición de *Homo floresiensis,* estos últimos progresos técnicos tuvieron que ser llevados a cabo por humanos modernos. Pero la permanencia, incluso en esas fechas tardías, de las técnicas esenciales de reducción en Liang Bua indica que *Homo sapiens* apenas varió los procedimientos de talla. Para Moore y colaboradores (2009), *Homo sapìens* introdujo «añadidos» más que verdaderos «cambios» —un modelo que podría extenderse a otros lugares del Sudeste asiático. Siendo así, las hipótesis más razonables que cabe mantener respecto de las tallas de Flores son:

- Colonización en torno a los 900.000-800.000 años por parte de unos homininos no identificados.

Caja 19.16 Cráneo, cerebro e inteligencia

Es preciso recordar que las medidas volumétricas del cráneo no son adecuadas para evaluar el potencial cognitivo de una especie. Con todas las cautelas que quepa señalar a la hora de hacer una extrapolación desde la morfología del cerebro a los procesos mentales, lo que parece claro es que resulta más pertinente examinar la morfología del córtex que el volumen craneal. Dean Falk y colaboradores (2009) llevaron a cabo ese examen comparativo del endocráneo de LB1, en cuyo córtex detallaron siete rasgos derivados —en el occipital, prefrontal, orbitofrontal y temporal— que indican la presencia de una reorganización neurológica importante. Cabe señalar que las reorganizaciones neurológicas han sido relacionadas con procesos clave en la evolución humana (Holloway, 1983a).

- Presencia entre los lugares de obtención de lascas-bloque a partir de núcleos que se desechan y los lugares de talla posterior de los bloques para la obtención de esquirlas como producto final.
- Mantenimiento en Liang Bua, a lo largo de cerca de 95.000 años, de una técnica simple de talla que coincide con la de los demás yacimientos de la isla.
- Añadidos técnicos en Liang Bua, desde las primeras ocupaciones de la cueva, que producen herramientas más complejas que las esquirlas (perforadores, microcuchillas, anzuelos).
- Nuevos añadidos técnicos en Liang Bua dentro del Holoceno.
- *Homo floresiensis* sería el autor de las herramientas tanto simples como más complejas de las unidades sedimentarias del Pleistoceno de Liang Bua.
- *Homo sapiens* sería el autor de las herramientas tanto simples como más complejas del Holoceno de Liang Bua.

20. La recuperación de material genético antiguo

Ningún aporte morfológico, tafonómico, geológico o cultural ha servido para resolver la controversia acerca del origen de los humanos modernos planteada por la Hipótesis Multirregional *vs.* la Hipótesis del Reemplazamiento. Como hemos visto en los capítulos anteriores, los estudios de ese tipo ni siquiera lograron determinar por completo si neandertales y humanos modernos pertenecen a la misma especie. En este capítulo vamos a entrar una vez más en dicha polémica pero por medio de un tipo nuevo de evidencias: las obtenidas gracias a la secuenciación de DNA procedente de los fósiles.

1. DNA mitocondrial antiguo

La recuperación de DNA antiguo comenzó a realizarse tomando como objetivo el material genético presente en las mitocondrias —DNA mitocondrial o mtDNA. Las mitocondrias son unos órganos celulares exteriores al núcleo que cuentan con su propio material genético. Al no formar parte del núcleo, el mtDNA se hereda por vía sólo materna —como elemento componente del óvulo. Las mitocondrias actúan como suministradoras de la mayor parte de la energía que necesita la célula. El mtDNA codifica 13 proteínas, dos genes ribosómicos y 22 tRNA —RNA de transferencia— esenciales para la producción de dicha energía (Kivisild *et al.,* 2006).

El mtDNA contiene unos 16.000 nucleótidos, un número muy pequeño cuando se compara con los 3.000 millones de nucleótidos del DNA del núcleo de la célula, que es donde se encuentran la mayoría de los genes (véase figura 20.1). Las secuencias que se recuperaron en los primeros tiempos de la técnica pertenecían a la región control, no codificadora, que contiene 1.210 pares de bases (bp) y cuenta con una gran variabilidad. Por tal razón se usa el acrónimo HVR *(hypervariable region)* para denominarla.

La primera obtención de DNA antiguo la llevó a cabo en 1984 el equipo de Allan Wilson con material procedente de un pariente extinguido de los caballos, el quagga (Higuch *et al.,* 1984). En esos mismos años, Svante Pääbo (1984, 1985) consiguió recuperar

Caja 20.1 Mitocondrias como producto de la simbiosis

El origen de las mitocondrias, al decir de Lynn Margulis (1970), se remontaría a la aparición de las primeras células eucariotas (con núcleo) como simbiosis entre las células procariotas (sin él) y algunas bacterias. De ser así, el DNA de las mitocondrias podría considerarse como un descendiente del de aquellas bacterias simbiontes. De hecho, su forma circular (véase figura 20.1) es propia del DNA bacteriano.

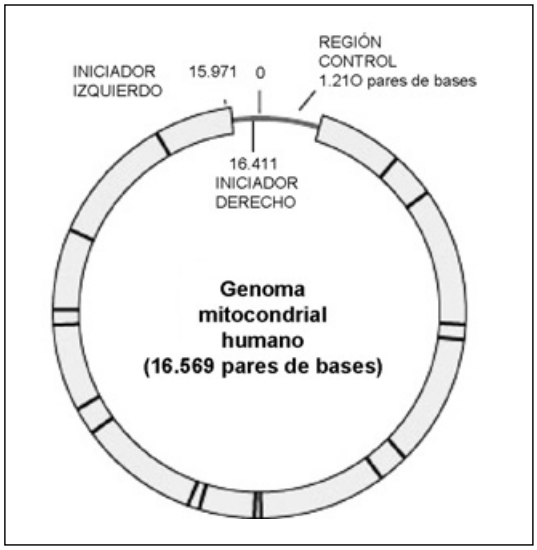


Figura 20.1 DNA mitocondrial. En la parte superior, la región control no codificante (HVR). Contiene el 7,5% de toda la información genética de la mitocondria.

mtDNA humano de una momia egipcia con cerca de 2.500 años de edad. En el 2000 ya se había obtenido mtDNA de una veintena de organismos (véase figura 20.2).

La recuperación de DNA antiguo fue posible gracias al desarrollo de la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (*Polimerase Chain Reaction,* PCR), que logra multiplicar cantidades ínfimas de ácidos nucleicos. En palabras de Svante Pääbo y colaboradores (2004), la PCR permitió producir un número prácticamente ilimitado de copias de DNA a partir de muy pocos originales, o incluso uno solo. La misma secuencia de DNA puede ser amplificada varias veces de la misma muestra de DNA antiguo y estudiada así de una manera científicamente rigurosa.

Pero los restos de DNA recuperables del registro fósil son en la práctica escasísimos. Obtener suficiente material genético antiguo es una operación que depende del estado de los especímenes y éste es, a su vez, función de la edad y de las condiciones del yacimiento. Cuanto más modernos son los ejemplares y más seco y frío el lugar del que se obtienen, mayores posibilidades de éxito hay. Existe una dificultad más añadida: la de la contaminación del material a analizar. Cualquier ser vivo esparce su propio DNA por sus alrededores, así que el manejo de las muestras debe ser muy cuidadoso con el fin de evitar contaminaciones de mtDNA moderno. Aun

Caja 20.2 Protocolo para la recuperación de mtDNA fósil

El equipo de Pääbo puso a punto un protocolo experimental con los procedimientos a seguir en la recuperación de material genético fósil. El protocolo incluía, entre otras cautelas, la de analizar las muestras en dos laboratorios independientes con el fin de poder desechar, en parte al menos, los resultados de identificación de mtDNA procedentes de contaminaciones. Alan Cooper y Hendrik Poinar (2000), sobre aplaudir la iniciativa de fijar un protocolo así, animaron a los editores, revisores, mecenas e investigadores a ajustarse a esos criterios en cualquier investigación de DNA antiguo. Para una descripción detallada de la técnica y sus limitaciones véase Dennis O'Rourke *et al.* (2000), Michael Hofreiter *et al.* (2001) y Svante Pääbo *et al.* (2004). Para un examen de los distintas perspectivas que intervienen en el análisis del DNA antiguo, véase Cipollari, Galderisi y Di Bernardo (2005).

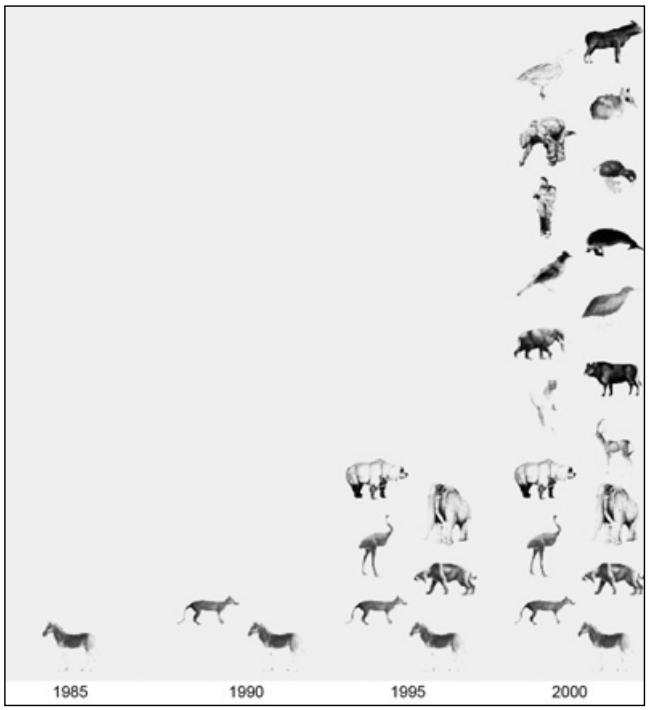


Figura 20.2 Organismos extinguidos para los que se habían determinado secuencias de mtDNA en el año 2000. De abajo arriba en las dos últimas columnas de la derecha (que reúnen todos los ejemplares), quagga, lobo marsupial, tigre de dientes de sable, moa, mamut, oso de las cavernas, antílope azul, perezoso gigante, auroch, mastodonte, focha de Nueva Zelanda, piopío de South Island, vaca marina de Steller, neandertal, *Aptornis defossor,* perezoso de Shasta, bandicot de pies de cerdo, moa-nalo y *Myotragus balearicus* (Hofreiter *et al.,* 2001).

así, tal contaminación resulta casi siempre inevitable.

2. DNA mitocondrial neandertal

La primera recuperación de mtDNA neandertal se llevó a cabo a partir de material extraído de la calota de Feldhofer (Neander, Alemania) (Krings *et al.,* 1997). Se logró obtener una secuencia de 379 bp idéntica en los dos laboratorios encargados del análisis y el mtDNA recuperado se comparó con la misma secuencia correspondiente a una población de referencia actual (secuencia de Anderson; Anderson *et al.,* 1981), apareciendo 27 diferencias. Si se comparan distintas muestras de igual secuencia entre diversas poblaciones humanas actuales, las diferencias son, en promedio, entre cinco y seis. Así que los resultados de Matthias Krings y colaboradores (1997) indicaron una diferencia tres veces más grande entre el mtDNA neandertal y el humano moderno que la que existe entre poblaciones de humanos actuales. La cifra, por otra parte, es la mitad de la que se obtiene al comparar humanos y chimpancés. La conclusión sacada por Krings *et al.* (1997) fue la de que esos datos apoyan la hipótesis de dos especies separadas.

La segunda recuperación de mtDNA neandertal tuvo lugar en 2000, con material procedente de una costilla de un ejemplar inmaduro de cerca de 29.000 años de la cueva de Mezmaiskaya (norte del Cáucaso) (Ovchinnikov *et al.,* 2000). Se obtuvo una secuencia de 345 bp correspondiente a los mismos loci que en el ejemplar de Feldhofer. Al comparar la secuencia de Mezmaiskaya con la de referencia de Anderson y la de Feldhofer, se obtuvieron respectivamente 22 y 12 diferencias. Los dos neandertales utilizados comparten 19 sustituciones relativas a la secuencia de referencia.

Tabla 20.1 Criterios de autenticidad para la recuperación de DNA antiguo (Svante Pääbo *et al.,* 2004)

1. Clonación de productos de amplificación y secuenciación de múltiples clones
   Sirve para detectar la posible heterogeneidad de los productos de amplificación debida a la contaminación, daños en el DNA o saltos de la PCR.
2. Controles de extracción y controles de PCR
   Debe utilizarse al menos una extracción vacía, que no contenga ningún tejido, tratada de la misma forma. Durante cada PCR vacía se deben realizar controles de PCR para diferenciar la contaminación que se produce durante la extracción y durante la preparación de la PCR.
3. Ampliaciones repetidas del mismo o varios extractos
   Tiene dos propósitos. En primer lugar, permite la detección de contaminantes esporádicos. En segundo lugar, permite la detección de cambios pertinaces, debidos a un error de codificación del DNA, en extractos con un número extremadamente bajo de moléculas en la plantilla.
4. Cuantificación del número de moléculas de DNA amplificables
   Indica si cabe o no esperar que se produzcan cambios pertinaces. Si los cambios pertinaces pueden ser excluidos (en extractos que contengan alrededor de > 1.000 moléculas en la plantilla), una sola amplificación es suficiente. La cuantificación se debe realizar para cada par de cebadores utilizados, ya que el número de moléculas amplificables varía drásticamente con la longitud del fragmento amplificado, la sensibilidad de la pareja de cebadores específicos utilizados y la composición de bases del fragmento amplificado.
5. Correlación inversa entre la eficiencia de la amplificación y la longitud de la amplificación
   Como el DNA antiguo está fragmentado, la eficiencia de la amplificación debería ser inversamente proporcional a su longitud.
6. Análisis bioquímicos de la conservación macromolecular
   Una mala conservación bioquímica indica que es muy poco probable que la muestra contenga DNA. Una buena conservación bioquímica puede apoyar la obtención de DNA antiguo.
7. Exclusión de las inserciones nucleares de mtDNA
   Es muy poco probable que varios pares de iniciadores diferentes sean seleccionados para una inserción nuclear en particular. Por lo tanto, las sustituciones en la parte de superposición de diferentes productos de amplificación son una advertencia de que pueden haber sido amplificadas inserciones de mtDNA nuclear. La falta de diversidad en los estudios de población se puede tomar también como indicación de que posibles inserciones nucleares hayan llevado a resultados confusos.
8. Reproducción en un segundo laboratorio
   Este criterio responde a un propósito similar a los 2 y 3, es decir, sirve para detectar la contaminación de productos químicos o muestras durante su manipulación en el laboratorio. En nuestra opinión, esto no se justifica en cada uno de los estudios, sino más bien cuando se obtienen resultados nuevos o inesperados. Hay que tener en cuenta que los contaminantes que estén ya en una muestra antes de la llegada al laboratorio se reproducirán también en un segundo laboratorio.

3. Consecuencias evolutivas de la comparación del mtDNA de los ejemplares de Neander y Mezmaiskaya

Son varias las conclusiones que sacaron Igor Ovchinnikov y colaboradores (2000) de las dos recuperaciones iniciales de mtDNA neandertal. La primera, relativa a la diversidad genética. Resultó ser mayor entre los dos ejemplares recuperados que la obtenida mediante muestras de 300 individuos de poblaciones caucásicas o mongoloides pero comparable a la de un número igual de africanos. Al ser Feldhofer y Mezmaiskaya yacimientos muy alejados entre

Caja 20.3 mtDNA y DNA nuclear

Matthias Höss (2000), en su comentario a la recuperación del ejemplar de Mezmaiskaya, advirtió que tales estudios indican que ninguno de los neandertales examinados aportaron DNA mitocondrial al linaje humano. Pero no cabe deducir de eso que tampoco aportasen DNA nuclear. Para saber en qué medida lo habrían hecho sería necesario recuperar DNA nuclear, cosa que tardó en lograrse. Si los estudios de recuperación de material genético antiguo se detuvieron al principio en el análisis del mtDNA es porque el DNA nuclear fósil se encuentra degradado y mezclado con microbios contaminantes. El DNA es una molécula que se degrada muy deprisa a causa de enzimas como las nucleasas lisosomales. Por añadidura, las bacterias, los hongos y los insectos se alimentan de las macromoléculas de DNA y las degradan (Eglinton y Logan, 1991).

Pese a tales inconvenientes, la recuperación de DNA nuclear fue lograda, por el sistema clásico —uso directo de PCR en el material a secuenciar— en el caso de secuencias de DNA de un solo locus (Huynen *et al.,* 2003). Utilizando una técnica distinta —aproximación metagenómica—, James Noonan y colaboradores (2005) recuperaron una secuencia de DNA nuclear más de 26.000 bp procedente de dos osos de las cavernas extintos de 40.000 años de edad. El procedimiento consistió en obtener primero DNA antiguo, que se componía de una mezcla de fragmentos del genoma de los organismos antiguos y secuencias derivadas de otros organismos del medio ambiente. A continuación se utilizó la aproximación metagenómica, en la que todas las secuencias genómicas presentes en un determinado ambiente se clonan de forma anónima en una única librería —la operación había de llevarse a cabo en un laboratorio en el que nunca se haya introducido DNA moderno de carnívoros. El paso siguiente consistió en secuenciar la librería, que dio lugar a inserciones quiméricas por la presencia de DNA de distintos organismos. Por fin, las inserciones se compararon con nucleótidos, proteínas y secuencias ambientales de GenBank —que incluyen las propias de osos—, y el genoma completo del perro disponible en julio gracias al método de *shotgun assembly.* Noonan *et al.* (2005) definieron como candidata para las secuencias de oso de las cavernas solo aquella parte del inserto que coincidiese con las secuencias actuales de oso o perro. Ese precedente hizo pensar que en el futuro podría plantearse la recuperación de DNA nuclear de fósiles en buen estado de conservación, como resultó ser a la postre (véase más adelante).

Figura 20.3 Distancia existente entre los yacimientos de Feldhofer y Mezmaiskaya de donde proceden los dos primeros ejemplares de neandertal cuyo mtDNA fue recuperado.

sí (véase figura 20.3), Ovchinnikov *et al.* (2000) sostuvieron que la diversidad de sus contenidos genéticos podía tomarse como equivalente a la del conjunto de los neandertales. Más adelante veremos en qué medida es así.

La segunda conclusión sostuvo, en palabras de Igor Ovchinnikov y colaboradores (2000), que los datos obtenidos proporcionaban apoyo adicional a la hipótesis de existencia de un flujo de genes muy bajo entre los neandertales y los humanos modernos. En particular, los datos reducían la probabilidad de que la diversidad de secuencias de mtDNA de los neandertales fuese suficiente para adecuarse a la diversidad humana actual. En tercer lugar, Ovchinnikov *et al.* (2000) calcularon, en función de los resultados obtenidos, la edad del ancestro común de los neandertales occidentales (Feldhofer) y orientales (Mezmaiskaya), obteniendo un lapso de 151.000-325.000 años. La divergencia de los neandertales y humanos modernos estaría situada, de acuerdo con los mismos autores, entre 365.000 y 853.000 años. Dentro de ese rango se encuentra la fecha de más de 500.000 calculada por Ryk Ward y Chris Stringer (1997) en función del trabajo llevado a cabo por Matthias Krings *et al.* (1997) con material de Feldhofer.

Los partidarios de la Hipótesis Multirregional de aparición de los humanos modernos

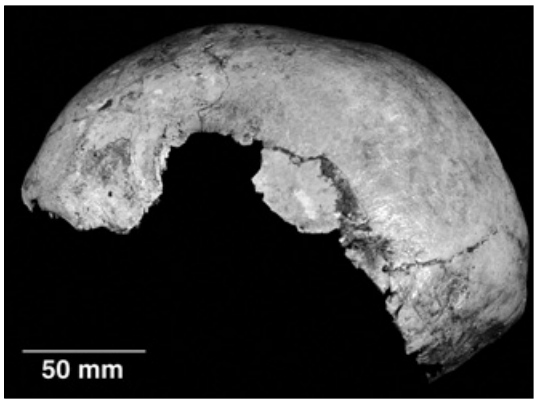


Figura 20.4 LM3 de Lake Mungo (Australia), *Homo sapiens* (Bowler y Thorne, 1976). (Fotografía de Peter Brown, 2000).

también acudieron a la recuperación de DNA antiguo en apoyo de su modelo. Tras la publicación del artículo de Ovchinnikov *et al.* (2000), Gregory Adcock y colaboradores (2001) obtuvieron mtDNA procedente de diez *Homo sapiens* australianos antiguos, incluyendo el ejemplar Lake Mungo 3 (LM3) (Australia), descrito en 1974 por James Bowler y Alan Thorne (1976) (véase figura 20.4).

Al comparar el mtDNA de LM3 con la secuencia de referencia aparecieron 13 diferencias (Adcock *et al.,* 2001; en ese texto hay algunas erratas, como la de mencionar 14 diferencias, que fueron corregidas más tarde). Como LM3 es indiscutiblemente un humano moderno, tanto por su morfología como por los utensilios hallados en el yacimiento, la explicación que dieron los autores para una diferencia mitocondrial tan grande fue la de que el mtDNA de LM3 habría desaparecido del linaje humano posterior. Y si es así, entonces también cabe pensar que hubiese podido pasar lo mismo en otros casos; en el de los neandertales, por ejemplo. Si la ausencia en las poblaciones actuales de las particularidades genéticas de LM3 no lleva a retirar el ejemplar de Lake Mungo del linaje humano moderno, tampoco tendrían que desecharse los neandertales a causa de los resultados de la recuperación de su mtDNA. Tal

Caja 20.4. La edad de Lake Mungo

La edad del ejemplar LM3 de Lake Mungo fue establecida inicialmente en 28.000 a 32.000 años por medio de criterios geomorfológicos y asociación estratigráfica con Mungo 1 (Bowler y Thorne, 1976). Sin embargo, la combinación de distintas técnicas de datación (véase más abajo) llevó a que Alan Thorne y colaboradores (Thorne *et al.,* 1999) establecieran una nueva edad para LM3 que alcanzaba 62.000 años. Tal fecha recibió pronto críticas: resultaba ser 20.000 años superior a la del extremo inferior de la Mungo Unit de la que procedía LM3, datada de forma segura en 43.000 años (Bowler y Magee, 2000; Gillespie y Roberts, 2000). De hecho, tanto Jim Bowler y John Magee (2000) como Richard Gillespie y Richard Roberts (2000) sostuvieron que, al haber sido enterrado —y por tanto depositado en un nivel sedimentario inferior—, LM3 ni siquiera sería de esa edad; tenía que tener menos de 43.000 años.

Las técnicas utilizadas por Alan Thorne *et al.* (1999) para datar el espécimen fueron:

- ESR en el esmalte dental.
- Series de uranio en las incrustaciones de calcita que cubrían el esqueleto.
- Luminiscencia de estimulación óptica (OSL) en el sedimento que rodeaba el esqueleto.

Esta última técnica examina granos individuales de los minerales, que absorben radiación desde el sedimento. El mineral desprende esa radiación cuando la erosión lo expone a la luz del sol. La energía retenida todavía por el mineral indica cuándo se expuso por última vez a la luz solar.

En realidad, como indicó Richard Gillespie (2002), si los restos de LM3 tienen 30.000, 40.000 o 50.000 años no parece ser importante de cara al debate sobre el origen de los humanos modernos, ya que la presencia de poblaciones modernas en África se remonta más de 100.000 años. Esa cifra da tiempo suficiente para que se alcance Europa o Australia dentro del rango indicado. Pero una edad más antigua para LM3 iría en contra de la credibilidad del estudio de mtDNA de Gregory Adcock *et al.* (2001). Alan Cooper y colaboradores (2001) advirtieron a tal respecto que no es de esperar que el DNA sobreviva durante ese lapso de tiempo fuera de ambientes fríos.

Caja 20.5 mtDNA cromañón

David Caramelli y colaboradores (2003) lograron recuperar mtDNA procedente de dos cromañones italianos, obteniendo unos resultados que se encuentran por completo dentro del rango de variabilidad de los humanos actuales. Sin embargo, no tardaron en aparecer críticas al trabajo de Caramelli *et al.* (2003) basadas en el principio metodológico que se comenta en el texto. Si el mtDNA que se está recuperando es muy similar al de los humanos actuales, no es posible determinar qué parte de los resultados obtenidos corresponde a material endógeno y cuál se debe a contaminaciones (Nordborg, 1998; Pääbo *et al.,* 2004; Serre *et al.,* 2004). En palabras de Svante Pääbo, el DNA cromañón es tan similar al humano actual que no hay forma de saber si lo que se encuentra es antiguo o no (citado por Abbott, 2003).

argumento ha sido utilizado para invalidar las evidencias acerca de la separación de especies deducidas de la recuperación del mtDNA neandertal.

La controversia acerca de lo que significa el material recuperado de Lake Mungo arroja interesantes claves acerca del alcance de las pruebas moleculares para entender la evolución humana. Los especialistas en recuperación de mtDNA no tardaron en criticar el trabajo de Adcock y colaboradores (2001) por varias razones. La primera, la falta de replicación del análisis en un laboratorio independiente (Cooper *et al.,* 2001; Gillespie, 2002, por ejemplo). Una segunda dificultad estriba en que la antigüedad del ejemplar es dudosa (Cooper *et al.,* 2001) (véase caja 20.4).

Otra línea de críticas al estudio de Adcock *et al.* (2003) utilizó los mismos argumentos que llevaron a criticar la recuperación de los ejemplares de Cromagnon (véase caja 20.5). En los restos procedentes de humanos modernos del Pleistoceno, no se puede distinguir entre el mtDNA endógeno y el que procede de la contaminación con mtDNA actual, cosa que afecta a LM3 en la medida en que se trata de un humano moderno (Serre *et al.,* 2004). Sin embargo, es injusto aplicar dicha cautela al espécimen de Lake Mungo porque, en este caso, son precisamente las diferencias respecto de la secuencia de referencia las que se toman en cuenta. En forma alguna podrían proceder de contaminaciones de mtDNA actual si éste no contiene las particularidades de LM3. De hecho, Svante Pääbo *et al.* (2004) apuntaron que la imposibilidad de identificar material endógeno en las muestras de humanos modernos tendría algunas excepciones como aquellos casos poco comunes en los que aparecen variantes relativamente raras que no es fácil que se encuentren en los investigadores —incluyendo a quienes excavan, al personal de los museos y a los trabajadores del laboratorio. Esa excepción se aplica por completo, a nuestro juicio, al ejemplar de Lake Mungo.

La objeción más ajustada que cabe hacer a las interpretaciones de LM3 en favor de la Hipótesis Multirregional tiene que ver con la cercanía o lejanía del ejemplar respecto de los humanos modernos y los neandertales. En el análisis comparativo llevado a cabo por David Caramelli y colaboradores (2003) se utilizó el método estadístico de escalamiento (MDS) que indica de forma gráfica las distancias genéticas entre las secuencias. La muestra analizada incluyó humanos actuales (60 europeos, 20 no europeos), neandertales (4), cromañones (2) y el espécimen LM3. Los resultados aparecen en la figura 20.5, dando una idea bastante clara de la situación. El ejemplar de Lake Mungo, aun cuando algunas de sus particularidades mitocondriales hayan desaparecido en las poblaciones humanas actuales, entra en el rango de *Homo sapiens* mientras que los neandertales —de acuerdo con las evidencias del mtDNA— no lo hacen. Una crítica similar llevaron a cabo Alan Cooper y colaboradores (2001).

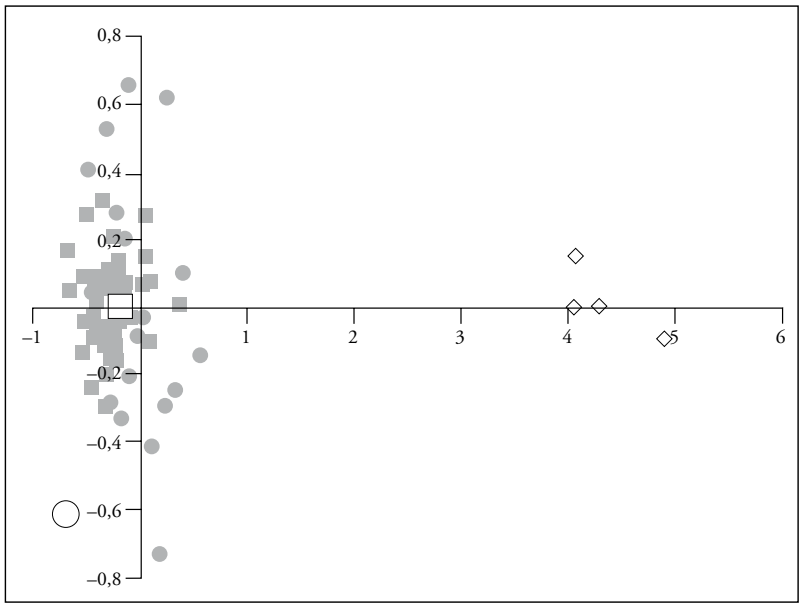


Figura 20.5 Resultados del método estadístico de escalamiento de secuencias HVRI de 60 europeos modernos (cuadrados grises), 20 no europeos (círculos grises), 4 neandertales (rombos blancos), Lake Mungo 3 (círculo blanco), y 2 cromañones (cuadrados blancos). Los ejes horizontal y vertical tienen escalas diferentes (Caramelli *et al.,* 2003).

4. La multiplicación de los estudios de mtDNA neandertal

Con posterioridad a la recuperación del ejemplar de Mezmaiskaya, y hasta 2005, se obtuvo mtDNA de ocho neandertales más: Feldhofer 2 (Alemania) (Schmitz *et al.,* 2002), Vindija 75 (Croacia) (Krings *et al.,* 2000), Vindija 77 y 80 (Croacia) (Serre *et al.,* 2004), Engis 2 (Bélgica) (Serre *et al.,* 2004), La Chapelle-aux-Saints (Francia) (Serre *et al.,* 2004), RdV 1 de Les Rochers-de-Villeneuve (Francia) (Beauval *et al.,* 2005) y El Sidrón (España) (Lalueza-Fox *et al.,* 2005). Los resultados de las comparaciones entre la secuencia recuperada y la de referencia fueron del todo similares a los obtenidos antes. Pero algunos de esos trabajos merecen una consideración especial.

Matthias Krings *et al.* (2000) lograron una secuencia de 357 bp de la HVRI y 288 de la HVRII del ejemplar Vindija 75. La comparación con la secuencia de referencia de Anderson dio resultados muy parecidos a los de los dos anteriores casos: era muy poco probable que el linaje de mtDNA neandertal hallado divergiese lo bastante como para representar una línea ancestral del mtDNA europeo moderno (Krings *et al.,* 2000). Los autores realizaron también un análisis de la diversidad genética neandertal basándose en los ejemplares de Feldhofer, Mezmaiskaya y Vindija 75. En comparación con los simios africanos y los humanos actuales, los neandertales resultaron ser más similares a los humanos modernos que a los simios en cuanto a la posesión de una diversidad baja de mtDNA dentro de la especie (Krings *et al.,* 2000) .

Las cifras de la tabla 20.2 indican el número de sustituciones por cada 100 posiciones. Las secuencias estudiadas en humanos actuales y simios corresponden a 50.000 tripletes elegidos al azar en 5.530 humanos, 359 chimpancés y 28 gorilas. Las secuencias de neandertales proceden de los tres ejemplares de Feldhofer, Mezmaiskaya y Vindija 75. La probabilidad de que la diversidad de la muestra de tres ejemplares corresponda a la mayor diversidad en la población completa de tres neandertales es del 50% datos tomados de Matthias Krings *et al.* (2000).

En palabras de Krings *et al.* (2000), si los neandertales tenían una diversidad menor que los grandes simios pese a habitar una

Tabla 20.2 Diversidad genética del mtDNA de simios africanos, humanos modernos y neandertales

Gorilas	*Chimpancés*	*Humanos modernos*	*Neandertales*
18,57 ± 5,26%	14,82 ± 5,70%	3,43 ± 1,22%	3,73%

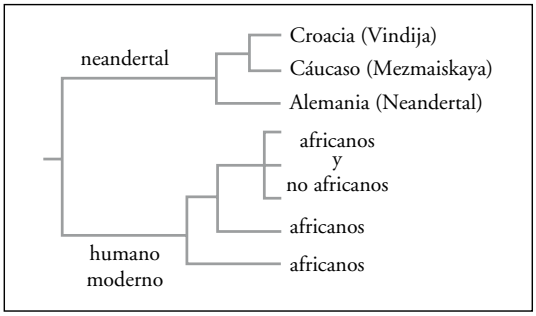


Figura 20.6 Árbol filogenético con humanos actuales y ejemplares de neandertal de Feldhofer (Alemania), Mezmaiskaya (Cáucaso) y Vindija 75 (Croacia) (Hofreiter *et al.,* 2001).

región mucho más grande que éstos, ese hecho puede indicar que los neandertales se expandieron a partir de una población pequeña. El árbol filogenético correspondiente a los tres ejemplares de neandertal de Feldhofer, Mezmaiskaya y Vindija aparece en la figura 20.6.

El trabajo de David Serre *et al.* (2004) es en especial interesante porque tuvo en cuenta los dos principales problemas apuntados por los defensores de la Hipótesis Multirregional:

- La posible contribución neandertal al *pool* genético de los humanos modernos podría haberse eliminado por deriva genética (Nordborg, 1998).
- Si algunos neandertales tenían ya secuencias de mtDNA similares a las de los humanos actuales, esas secuencias podrían ser vistas de forma errónea como contaminaciones modernas (Trinkaus, 2001).

Serre *et al.* (2004) obtuvieron mtDNA de cuatro neandertales y cinco humanos modernos del Pleistoceno. Con el fin de minimizar el problema de la contaminación de material genético actual en los humanos modernos del Pleistoceno, los autores se centraron en una región que contiene dos sustituciones particulares halladas en los neandertales estudiados con anterioridad. El resultado obtenido fue como sigue: los cuatro neandertales proporcionaron secuencias de mtDNA de tipo neandertal, mientras que ninguno de los cinco humanos modernos del Pleistoceno contenían ese tipo de secuencias aun cuando estuviesen igual de bien preservados que los ejemplares de neandertal.

5. La continuidad *Homo heidelbergensis-Homo neanderthalensis*

Con tales resultados a su alcance, David Serre y colaboradores construyeron un modelo estadístico basado en la teoría de la coalescencia (véase capítulo 21). El modelo excluye una contribución genética de los neandertales a los humanos modernos del Pleistoceno Superior al 25%. Sin embargo, los autores advirtieron que ese posible 25% era el resultado de un cálculo teórico, sin que hasta el mo-

Caja 20.6 Deriva genética

Como ya dijimos en el capítulo 1, la deriva genética es el fenómeno que lleva a la desaparición de parte de la riqueza de alelos de una población cuando ésta se reconstruye tras un cuello de botella ocasional que la haya reducido a unos pocos individuos. Sólo se conservan los alelos de los supervivientes, eliminándose los demás.

Caja 20.7 Hibridación entre distintas especies

La metodología utilizada por Serre *et al.* (2003) y sus conclusiones fueron criticadas por Alan Cooper, Alexei Drummond y Eske Willerslev (2004). Más adelante veremos en qué medida la comparación del DNA nuclear aclara el posible cruce genético entre neandertales y humanos modernos.

mento se hubiesen encontrado pruebas directas de hibridaciones, con lo que era muy posible que tal contribución no hubiese tenido en realidad lugar.

El trabajo de Carles Lalueza-Fox y colaboradores (2005) realizado con ejemplares de neandertales de El Sidrón (Asturias), amén de servir de síntesis acerca de los estudios de recuperación de mtDNA antiguo, ofreció una clave sobre el episodio de sustitución de *Homo heidelbergensis* por *Homo neanderthalensis*. Las dos hipótesis existentes acerca del cambio de una cronoespecie a la otra asumen:

1. Que la aparición de los rasgos distintivos de los neandertales tuvo lugar de forma gradual en un proceso de cambio continuado desde una cronoespecie a la otra.
2. O bien, que la emergencia de los neandertales fue el resultado de un proceso de especiación definido de manera clara que tuvo lugar entre 250.000 y 300.000 años atrás.

Lalueza-Fox *et al.* (2005) sostuvieron que los datos genéticos obtenidos en su trabajo apoyan la segunda de esas hipótesis: *H. neanderthalensis* surgió como una entidad biológica distinta tras un acontecimiento de especiación que tuvo lugar hace unos 250.000 años. Ese acontecimiento no sólo coincide con las estimaciones acerca del LCA (último antecesor común) de todos los neandertales, indicadas por la variación de su mtDNA, sino también con la aparición en Europa del modo cultural 3 (tradición musteriense) y el declive de las variaciones morfológicas observadas en *H. heidelbergensis*.

Caben pocas dudas acerca de que el uso de los métodos moleculares supone un avance considerable para comprender las relaciones evolutivas de los homininos del Pleistoceno Superior. Pero el mtDNA ofrecía sólo indicios, aunque éstos indicasen de forma insistente la falta de evidencias de un flujo genético entre neandertales y humanos modernos (Serre *et al.,* 2004). Las secuencias de mtDNA específico neandertal recuperadas hasta 2005 no estaban presentes en los humanos modernos. Pero ese hecho podía deberse a dos motivos. El primero, que el mtDNA neandertal evolucionase en un linaje separado del de los humanos modernos, cosa que favorecería la hipótesis «desde África» y la consideración de neandertales y humanos modernos como dos especies distintas. Pero también podría ser, en teoría al menos, que el

Caja 20.8 Cambio de cronoespecie

Aparte del interés que pueda tener la fecha de origen dada por Lalueza-Fox *et al.* (2005) para la historia del linaje neandertal, ese trabajo apuntó también la posibilidad de cifrar de manera relativamente exacta el momento de sustitución de una cronoespecie por otra posterior. Como hemos dicho en varias ocasiones, esa precisión es, por lo común, muy difícil. Tanto los datos genéticos como la estimación de las diversas pautas de crecimiento dental en *H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis* (Ramirez Rozzi y Bermúdez de Castro, 2004) permitirían, de forma un tanto excepcional, establecer una frontera precisa entre estas dos cronoespecies. Aunque la paradoja de la abundancia podría convertir en impreciso un esquema que ahora parece claro por la falta de ejemplares intermedios (el estudio de Fernando Ramírez Rozzi y José María Bermúdez de Castro utilizó para la muestra de *H. heidelbergensis* sólo los ejemplares de la Sima de los Huesos, Atapuerca, España).

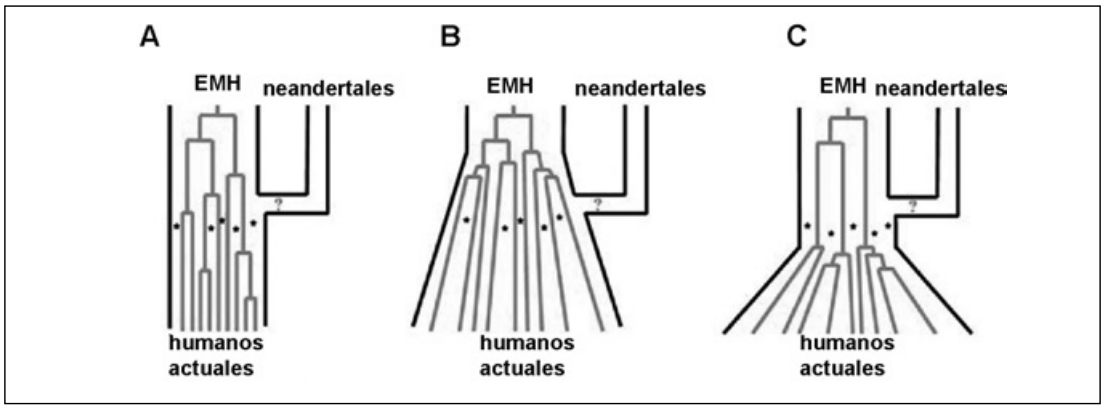


Figura 20.7 A: bajo el supuesto de un tamaño constante de 10.000 individuos de población efectiva para los seres humanos modernos, los mtDNA contemporáneos se remontan a unos cinco linajes de mtDNA existentes hace 25.000 años. Los fósiles de los humanos modernos representan cinco muestras adicionales para el tiempo de supuesta mezcla genética (estrellas). Las muestras de humanos modernos contemporáneos y antiguos (EMH) rechazan la presencia de una contribución neandertal superior al 25% (p 0,05) a los humanos modernos de hace unos 30.000 años. B: en la hipótesis más realista de una expansión de la población humana durante la colonización de Europa y tras ella, se puede fijar una contribución neandertal más pequeña porque el número de los ancestros del *pool* genético humano actual fue mayor hace 30.000 años que lo indicado en la hipótesis A. Sin embargo, la contribución que se puede establecer dependería de cuándo y cómo se produjo la expansión. C: en la hipótesis de que el tamaño de la población se mantuvo constante antes de una supuesta fusión con la población neandertal, y se expandió sólo a partir de entonces, la contribución de los neandertales podría haber sido más grande pero depende también de cómo se produjo la expansión. (Figura y explicación de David Serre *et al.,* 2004).

mtDNA neandertal hubiera desaparecido en los humanos actuales a causa de fenómenos de deriva genética, como ya hemos indicado. Numerosos autores (Kahn y Gibbons, 1997; Höss, 2000; Cooper *et al.,* 2001; Paunovic *et al.,* 2001; Beauval *et al.,* 2005, por ejemplo) advirtieron acerca de que no se podía descartar por completo que se produjese algún intercambio genético entre neandertales y humanos modernos, hasta ese 25% indicado en los estudios de Serre y colaboradores (Serre *et al.,* 2004) (véase figura 20.7).

6. El contraejemplo del «Niño de Lapedo»

Los resultados de la recuperación de mtDNA neandertal contrastan con el estudio anatómico de algunos ejemplares tardíos interpretados como prueba de una posible hibridación neandertal-humano moderno. Así sucede con las evidencias morfológicas del esqueleto casi completo de un niño neandertal descubierto en 1998 en el yacimiento tardío (24.500 años) del Abrigo do Lagar Velho (Portugal) (Duarte *et al.,* 1999). El examen morfológico del ejemplar (Lagar Velho 1) indicaba, para los autores del hallazgo, una evolución en mosaico. Algunos rasgos, como la mandíbula incipiente, la anchura de las coronas mandibulares, el tamaño relativo de las falanges proximal y distal del pulgar, muestran una cercanía respecto de los rasgos tenidos por derivados de los seres humanos modernos. Otros caracteres, como el tamaño de los incisivos o las proporciones del fémur, están dentro de los propios de los neandertales. Ante esa situación intermedia, con rasgos en diferente grado de evolución, Eric Trinkaus, Joao Zilhão y Cidália Duarte (1999) sacaron la conclusión de que, al menos en la península Ibérica, se produjo un cruce de las poblaciones de neandertales y humanos modernos.

Figura 20.8 Enterramiento del espécimen infantil Lagar Velho 1. (Fotografía de http://artsci.wustl.edu/~anthro/blurb/LagarVelho1.jpg).

Una sola evidencia firme acerca de un cruce así bastaría para falsar la Hipótesis del Reemplazamiento de una población por otra sin intercambio genético. Pero los autores que interpretaron el hallazgo sostuvieron algo más. Para Trinkaus *et al.* (1999), si se produjo tal cruce fue porque los rasgos de conducta entre neandertales y humanos modernos debían encontrarse lo bastante próximos entre sí como para permitirlo. Según Trinkaus *et al.* (1999), las implicaciones más importantes de Lagar Velho 1 son conductuales, no taxonómicas ni filogenéticas.

El mosaico morfológico del ejemplar de Lapedo demuestra, para Trinkaus *et al.* (1999), que cuando los seres humanos modernos se dispersaron por la península Ibérica tuvieron que toparse con poblaciones de neandertales. Ambos grupos se reconocerían mutuamente como humanos con estrategias de conducta, sistemas sociales, estructuras de comunicación y estrategias adaptativas similares. Como dijeron Trinkaus y colaboradores (1999) respecto de las dos poblaciones que esos autores dan por presentes en Lapedo, es probable que sus contrastes culturales fuesen grandes; al fin y al cabo, una procedía del Paleolítico Medio y la otra era del Paleolítico Superior. Pero las diferencias fundamentales habrían sido sutiles y, en la perspectiva que corresponde a los indicios extraídos del fósil de Lapedo, ambas estarían compuestas por «personas».

La interpretación de Trinkaus y colaboradores (1999) no es, sin embargo, la única forma de entender lo que indica el ejemplar de Lapedo. El significado de los rasgos anatómicos es, como tantas veces hemos visto, un tanto discutible; más aún cuando se trata de un ejemplar infantil como Lagar Velho 1. Así, tras el examen de las evidencias disponibles, Ian Tattersall y Jeff Schwartz (1999) concluyeron que se trataba de un ser humano de aspecto moderno (véase caja 20.9).

Caja 20.9 Tafonomía de Lapedo

En el estudio acerca del espécimen de Lapedo, Lagar Velho 1, Ian Tattersall y Jeffrey Schwartz (1999) sostuvieron que el contexto arqueológico de Lagar Velho es el de un entierro gravetiense típico, sin ninguna señal de la influencia cultural musteriense. La muestra, para Tattersall y Schwartz, no sólo carecía de caracteres derivados neandertales sino también de cualquier sugerencia de la morfología de neandertal. Lo más probable, para estos autores, sería que se tratase de un niño gravetiense robusto, un descendiente de los invasores modernos que habían expulsado a los neandertales de la península Ibérica hacía varios miles de años. Como veremos más adelante, la cultura musteriense es común en los yacimientos neandertales —aunque también está presente en algunos de humanos modernos de Oriente Próximo. La gravetiense es propia de los humanos modernos que entraron en Europa.

Al contrastar la postura de Trinkaus y colaboradores con la de Tattersall y Schwartz, cabe recordar la advertencia que hizo al respecto William Goodwin. Quizá los neandertales y los humanos se cruzasen en Lagar Velho pero dando lugar a descendencia estéril (recogido por Kenneth Chang, 2000). Si el Niño de Lapedo fuese en verdad un híbrido de neandertal y humano moderno, eso no probaría aún que se tratase de poblaciones de la misma especie. Para lograr algo así —de acuerdo con la definición de especie biológica— habría que demostrar, además, que el ejemplar Lagar Velho 1 era fértil. O bien disponer de varios ejemplares con sus mismas características indicativas de que se dio toda una «población híbrida».

No se puede probar más allá de toda duda razonable si el individuo infantil de Lagar Velho era neandertal o humano moderno mediante análisis anatómicos o culturales. A lo largo de este libro hemos visto ya demasiados ejemplos acerca de cómo las posturas previas de partida permiten interpretar los mismos indicios empíricos de maneras contrapuestas. Los recursos de la genética de poblaciones como el indicado por Goodwin —aislamiento reproductivo— tampoco son viables cuando se trata del registro fósil. Los trabajos de recuperación de mtDNA abrieron una nueva perspectiva pero, como hemos visto, no concluyente. Antes de seguir con el paso siguiente, el de la recuperación de DNA nuclear, abordaremos las evidencias del mtDNA recuperado en un ejemplar siberiano.

7. Okladnikov: ¿Llegaron a Siberia los neandertales?

Los límites geográficos de la presencia de los neandertales se establecen gracias a la identificación, segura o probable, de fósiles que responden a sus características morfológicas. Eso sólo se consigue si se dispone de ejemplares lo bastante completos como para que se pueda llevar a cabo la asignación. Como con frecuencia aparecen indicios dudosos, las fronteras de la presencia de neandertales se fijaron sin tenerlos en cuenta. Así, el esqueleto infantil hallado en la cueva de Teshik-Tash en Uzbekistán fue tenido por el indicio de la ocupación más alejada de Europa (Debetz, 1940) (véase la figura 20.9, que reproduce la incluida en el capítulo anterior).

Johannes Krause y colaboradores (2007) llevaron a cabo un análisis de mtDNA sobre el ejemplar de Teshik-Tash y unos restos poco informativos —dientes y algunos fragmentos postcraneales— hallados en la cueva de Okladnikov dentro la región de Altai del

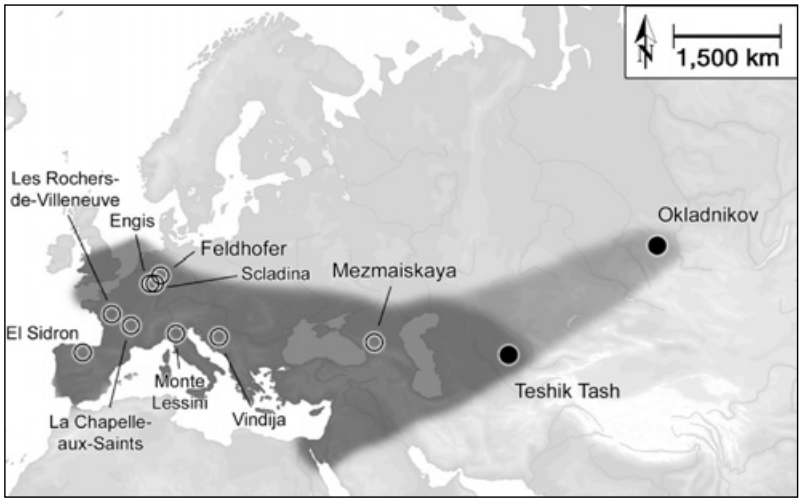


Figura 20.9 Extensión geográfica de los yacimientos con especímenes de neandertales, incluyendo la cuevas de Okladnikov y Teshik-Tash (Krause *et al.,* 2007).

sur de Siberia. Esos últimos materiales, datados entre 43.700 y 37.750 años atrás, no tienen una atribución firme: pueden ser vistos como neandertales, humanos modernos o incluso *Homo erectus* (Krause *et al.,* 2007).

Krause *et al.* (2007) realizaron la recuperación del mtDNA a partir del fémur izquierdo de Teshik-Tash y tres huesos fragmentarios de Okladnikov. Las secuencias obtenidas del ejemplar de Teshik-Tash correspondían en su mayor parte a las de los humanos modernos, aunque dos de ellas coincidieron con secuencias neandertales identificadas con anterioridad. Respecto del fósil de Okladnikov, los resultados fueron muy similares: sólo una parte menor de las secuencias correspondían al mtDNA neandertal. Pero esas coincidencias bastan según Krause *et al.* (2007) para remarcar el hecho de que algunos de los restos utilizados contienen material genético de *Homo neanderthalensis*. Llevando a cabo un nuevo estudio sobre los materiales de identificación positiva, y sometiendo los resultados a análisis estadísticos de comparación tanto con las muestras disponibles de mtDNA neandertal como con las de humanos modernos actuales y antiguos, la conclusión que sacaron Krause y colaboradores (2007) es la de que tanto el ejemplar de Teshik-Tash como el de Okladnikov pertenecieron a una población relacionada con los neandertales europeos. Algo que los estudios morfológicos de Teshik-Tash y de los dientes de Okladnikov habían ya apuntado. A su vez, el fósil de Teshik-Tash parece estar más próximo a los neandertales europeos que al de Okladnikov, pero sus divergencias no son tan amplias como para que quepa suponer que sus poblaciones vivieran separadas durante un largo período de tiempo. Esa constatación apoya la hipótesis de una colonización tardía del Asia central por parte de los neandertales, aprovechando quizá un episodio de relativa templanza del clima hace 125.000 años (Krause *et al.,* 2007).

8. El trasfondo del mtDNA: poblaciones y especies

Por razones relacionadas con el método científico, y tal como puso de manifiesto el filósofo de la ciencia Karl Popper (1963), las hipótesis al estilo de «el mtDNA neandertal no se encuentra presente en los humanos actuales» son falsables sin más que ofrecer un ejemplo en el que sí aparezca esa presencia. Pero no puede sostenerse que son ciertas más que de forma provisional. Siempre podemos encontrarnos con que un experimento futuro demuestre que están equivocadas.

Aun siendo así, la acumulación de experimentos que indicaban de forma sistemática la separación entre el mtDNA neandertal y humano moderno hacía que los métodos mitocondriales apoyasen cada vez con más fuerza la hipótesis de los dos grupos separados, sin flujo genético compartido.

Pero ¿a qué tipo de grupo nos referimos? ¿A dos poblaciones o a dos especies? Y, ya de paso, ¿cuál es el alcance de la diferencia entre uno u otro episodio de cara a entender la evolución humana?

Supongamos que los neandertales son sucesores de unas poblaciones asiáticas que entran en Europa. Supongamos también que los humanos modernos son sucesores de una población africana. Llamemos, respectivamente, *Pn*

Caja 20.10 ¿Un origen africano remoto para los neandertales?

Si los neandertales fuesen sucesores de unos inmigrantes a Europa, pero llegados desde África y no desde Asia, el argumento que estamos tratando no cambiaría demasiado. Se trata de entender las posibles causas de una separación genética reflejada en el mtDNA y lo que pueden aclararnos respecto del paso evolutivo de los humanos desde el Pleistoceno Medio al Superior.

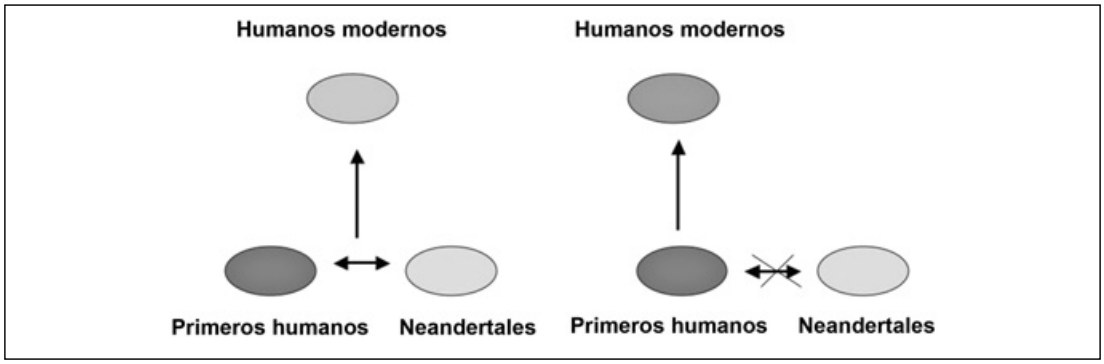


Figura 20.10 Alternativas en la posible contribución genética de los neandertales a los humanos modernos. Esquema de la izquierda: los humanos modernos tempranos y los neandertales se cruzaron y aportaron ambas poblaciones su DNA a los humanos modernos. Esquema de la derecha: los humanos modernos tempranos y los neandertales no se cruzaron, así que sólo los humanos modernos tempranos aportaron su DNA a los actuales. El que la hibridación no se produjese no implica de forma necesaria que los neandertales y los humanos modernos fuesen especies diferentes (véase texto).

a la población neandertal que llega a Europa y *Phm* a la población humana moderna que evoluciona en África.

Las dos hipótesis alternativas sostendrían:

— Hipótesis 1: que *Pn* y *Phm* no mantuvieron flujo genético (reemplazamiento).
— Hipótesis 2: que *Pn* y *Phm* sí lo mantuvieron (hibridación) (véase figura 20.10).

¿Cómo podemos someter a prueba esas hipótesis? Cabe hacerlo, en cierta medida, por comparación genética entre neandertales y humanos modernos. Los estudios de mtDNA apoyan, así, H1. Pero, por las razones indicadas antes, semejante apoyo es siempre provisional.

Imaginemos ahora que, pese a tal provisionalidad, nos damos por convencidos de que no hubo tal flujo genético. La pregunta siguiente es por qué sucedió eso. *Pn* y *Phm* podrían no haber compartido genes porque, tras la separación geográfica, evolucionaran hacia dos especies distintas. Pero también habría podido suceder que, siendo poblaciones de la misma especie, el flujo genético no se produjese porque se mantuvieron aisladas en distintos continentes; sin contacto físico suficiente entre ellas, la hibridación no habría podido darse.

Las alternativas posibles son, por tanto:

I. Otorgar el rango de especie a la población *Pn —Homo neanderthalensis—* y otro a la *Phm —Homo sapiens*.
II. Sostener la hipótesis de las subespecies *—H. sapiens neanderthalensis*, *H. sapiens sapiens*.
III. Hablar sólo de poblaciones *Pn* y *Phm.*

Pues bien, elegir una de esas alternativas es una decisión que no puede justificarse en términos estrictos de recuperación del mtDNA antiguo. Depende de otras circunstancias y, en especial, de las prácticas usuales en la paleontología humana. Tales prácticas imponen el uso del concepto de especie biológica para nombrar taxa fósiles y, así, nos hemos referido en este libro a los *Orrorin tugenensis, Australopithecus afarensis, Paranthropus robustus* y *Homo erectus,* entre otras muchas formas fósiles. Pero, como ya hemos repetido varias veces, ninguna de tales «especies» superaría, con los medios técnicos disponibles hoy, los criterios relativos a la especie biológica.

El caso de los neandertales es similar al de cualquier otro grupo fósil. Si comparamos los neandertales con los humanos modernos, los estudios de mtDNA apoyan la

hipótesis de dos poblaciones distintas, *Pn* y *Phm,* separadas y sin intercambio genético o con un intercambio escaso. El cálculo de David Serre y colaboradores (2004) de un flujo inferior al 25% entre ambas poblaciones no indica que se produjese un flujo genético de esa dimensión. Sólo establece que, de haberse producido, no podría haber superado tal cifra. Las evidencias negativas —provisionales, insistamos una vez más— apuntaban, pues, hacia un intercambio mínimo o inexistente. Pero eso sería así tanto si mantenemos la idea de dos poblaciones como si nos referimos a dos especies.

¿Por qué se producen entonces polémicas tan elevadas de tono como la que tuvo lugar respecto del espécimen Lagar Velho 1? Como puso de manifiesto Geoffrey Clark (1997a; 1997b), el problema tal vez sea de orden paradigmático. Las posturas «de la hibridación» y «del reemplazamiento» están basadas en preconcepciones radicalmente distintas acerca de lo que fue el pasado remoto humano. Siendo así, las variables a medir o los métodos indicados para hacerlo —como el de la comparación del mtDNA— poco lograrán resolver. El debate se dirige, más que a la cuestión acerca de cómo fueron los orígenes de nuestra especie, a los conceptos implícitos acerca de lo que es un «ser humano».

Por razones que tienen que ver tanto con el uso extensivo del concepto de especie biológica como con las evidencias moleculares disponibles hoy, en este libro hemos optado por otorgar el rango de especies separadas a los neandertales y a los humanos modernos. Eso no quiere decir en modo alguno que, al situar los neandertales en otra especie, se esté arrojando una idea peyorativa sobre ellos. Los neandertales ya no se ven reducidos a la imagen bestial que se tuvo de ellos en un tiempo —y que, por cierto, pudo contribuir al rechazo posterior de la hipótesis de las dos especies distintas (véase Tattersall, 1998). El tipo de humano que sería un neandertal no puede deducirse de las evidencias moleculares. Tampoco de sus apomorfias. Es el registro arqueológico el que mejor nos indica su condición mental. Pero las capacidades simbólicas de los neandertales quedan fuera del alcance de este libro.

9. La secuenciación de alto rendimiento

Como hemos visto, la obtención de secuencias de mtDNA neandertal fue posible, pese a las dificultades inherentes a la mala conservación de los ácidos nucleicos tras la muerte, gracias a la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (la PCR). Pero ese procedimiento, pese a que llevó a la obtención de resultados espectaculares, es lento y caro. La técnica de la secuenciación aleatoria *(shotgun sequencing),* aun suponiendo un avance, tampoco lograba resolver los problemas derivados de la necesidad de recuperar secuencias muy deterioradas. De ahí que se plantease la necesidad de sustituir esos métodos iniciales por otro diferente. Surgió así la técnica de la *Primer extension capture,* PEC, o secuenciación de alto rendimiento (Briggs *et al.,* 2009).

La PEC permite identificar secuencias cortas de bases nitrogenadas a partir de muestras de DNA muy degradadas y contaminadas por la presencia de DNA de microbios, situación común cuando se habla de fósiles. Fue presentada en 2009 por Adrian Briggs y colaboradores —Svante Pääbo entre ellos—, del Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology de Leipzig (MPIEA) que dirige el propio Pääbo.

El método PEC se basa en un procedimiento de pirosecuenciación a través de la llamada «técnica 454» —454, en adelante—, un recurso obtenido gracias a la colaboración entre el MPIEA y la empresa norteamericana 454 Life Sciences Corporation. Se trata de una tecnología que permite la determinación de secuencias de DNA a gran escala, aplicable a genomas completos, mediante luminiscencia. La técnica 454 puede determinar la secuencia de 20 millones en 4,5 horas, lo cual agiliza y abarata de forma notable el proceso de recuperación (Briggs *et al.,* 2009).

Caja 20.11 Técnica 454

La 454 fue utilizada por Adrian Briggs y colaboradores (2007) en un trabajo que detectó las pautas de deterioro del DNA antiguo en un neandertal, un mamut y un oso de las cavernas. Briggs *et al.* (2007) indicaron que los resultados obtenidos sugerían la posibilidad de obtener secuencias genómicas fiables de organismos del Pleistoceno.

La pirosecuenciación utilizada por 454 usa la polimerización del DNA para añadir nucleótidos a cadenas muy parciales y deterioradas de DNA. En síntesis, los pasos a dar son los siguientes:

I. A partir de una muestra bruta de DNA obtenido de un fósil, degradado y contaminado a ciencia cierta por DNA de microbios, el material genético a secuenciar se fragmenta mediante un proceso físico conocido como nebulización por medio del cual el DNA se rompe en fragmentos de 200 a 800 pares de bases aproximadamente y una sola cadena.

II. A cada fragmento de DNA obtenido en la nebulización se le añaden dos pequeñas secuencias adaptadoras en sus extremos: A y B. Como consecuencia de la direccionalidad de la cadena del DNA (véase capítulo 1), los extremos de A y B no son equivalentes. A tiene libre un extremo 5' y B, un extremo 3'.

III. Los fragmentos de DNA se unen a unas esferas capaces de capturar extremos 3' libres. Siendo así, atraparán todos los fragmentos que cuenten con un adaptador B. Los fragmentos que solo contengan adaptadores A no se unirán a las esferas y serán eliminados. Los que contengan dos adaptadores B se unirán por dos puntos. Los posibles fragmentos de doble cadena que se hayan mantenido y se unan a estas esferas se someten a una solución de alta concentración de hidróxido de sodio que provoca la separación de las dos cadenas simples. Todas las cadenas que no se hayan unido a las esferas son eliminadas. Las esferas, con sus cadenas atrapadas por el extremo del adaptador B se introducen en distintos compartimentos de una placa con los materiales —reactivos y enzimas— necesarios para llevar a cabo el proceso que nos es ya familiar, el de la polimerasa PCR.

IV. Mediante la técnica PCR, cada secuencia de cadena simple da lugar a la síntesis de la complementaria, obteniéndose millones de dobles cadenas. Las esferas son sometidas ahora de nuevo a un proceso de nebulización destinado a separar las cadenas complementarias y eliminar las que no queden unidas a las esferas. El resultado que se obtiene es que cada esfera tiene adherido a su superficie un gran número de cadenas simples idénticas unidas por el extremo 3' que corresponde al adaptador B. Tras una serie de ciclos de PCR se habrá generado en cada esfera un gran número de secuencias idénticas.

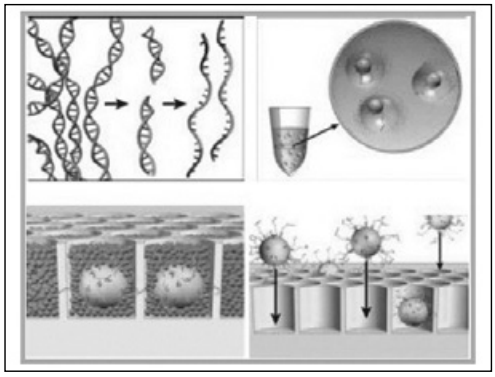


Figura 20.11 Primeros pasos de la pirosecuenciación. De arriba abajo, en el sentido de las agujas del reloj, fragmentación del DNA en pequeños trozos a los que se añaden las secuencias adaptadoras; unión de los fragmentos de DNA a las esferas; introducción de las esferas en los compartimentos en que se llevará a cabo la multiplicación mediante la técnica de la polimerasa. (Ilustración procedente de http://scott.sherrillmix.com/blog/tag/pyrosequencing/).

V. A partir del gran número de fragmentos idénticos a los atrapados por las esferas que se han obtenido mediante PCR, se procede a identificar su secuencia de bases nitrogenadas. Para ello, se utiliza un secuenciador como el Genome Sequencer FLX que aparece en la figura 20.12. Las esferas se cargan en un dispositivo conocido como *PicoTiterPlate,* que es el que se introduce en el secuenciador. Este dispositivo consta de más de un millón de pocillos de 44 micras de diámetro, en cada uno de los cuales sólo cabe una esfera con sus fragmentos de DNA atrapados, además de las encimas necesarias para la síntesis e identificación de los pasos siguientes.

VI. Comienza la síntesis de las cadenas complementarias de los fragmentos de DNA existentes en cada pocillo. Cada vez que se añade un nucleótido complementario, la enzima luciferasa emite un destello. El secuenciador dispone de un sistema óptico que recoge el patrón de destellos luminosos emitidos (véase figura 20.12).

VII. Mediante programas informáticos, se interpretan los patrones de luz recogidos. A partir de su intensidad y posición se generan unas gráficas que indican cuál ha sido la incorporación de nucleótidos y su número.

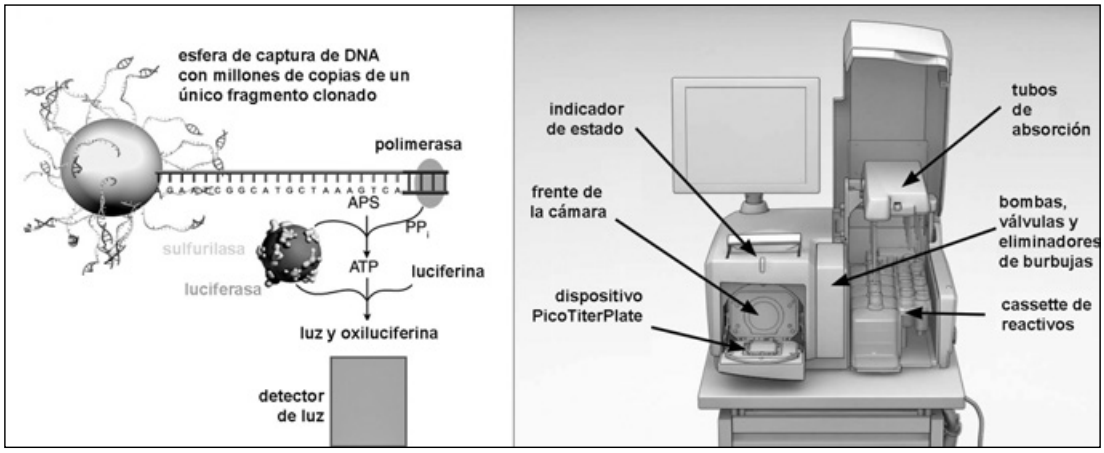


Figura 20.12 Izquierda: tras la obtención de un número suficiente de copias de DNA mediante pirosecuenciación, se lleva a cabo la identificación de las secuencias con uso de la enzima luciferasa (imagen de http://genomebiology.com/content/figures/gb-2007-8-6-217-1-l.jpg.). Derecha: diagrama del secuenciador Genome Sequencer FLX (imagen de http://454.com/products/gs-flx-system/index.asp).
APS: adenosina 5' fosfosulfato. ATP: adenosina trifosfato. PPi: pirofosfato inorgánico.

10. Resultados preliminares de la secuenciación de alto rendimiento

La secuenciación de alto rendimiento se utilizó por el equipo de Adrian Briggs y colaboradores para obtener el mtDNA completo de cinco ejemplares de neandertal, los de Vindija Vi 33.25 (Croacia), Feldhofer I y II (Alemania), Sidrón 1253 (Asturias, España) y Mezmaiskaya (Rusia) (Briggs *et al.,* 2009), abarcando un amplio rango geográfico y un considerable rango temporal (véase figura 20.13).

Los resultados obtenidos por Briggs *et al.* (2009) indicaron que la diversidad del mtDNA de los neandertales de entre 70.000 y 38.000 años atrás fue cerca de un tercio de la de los humanos contemporáneos. Por medio del análisis de la evolución de las proteínas del

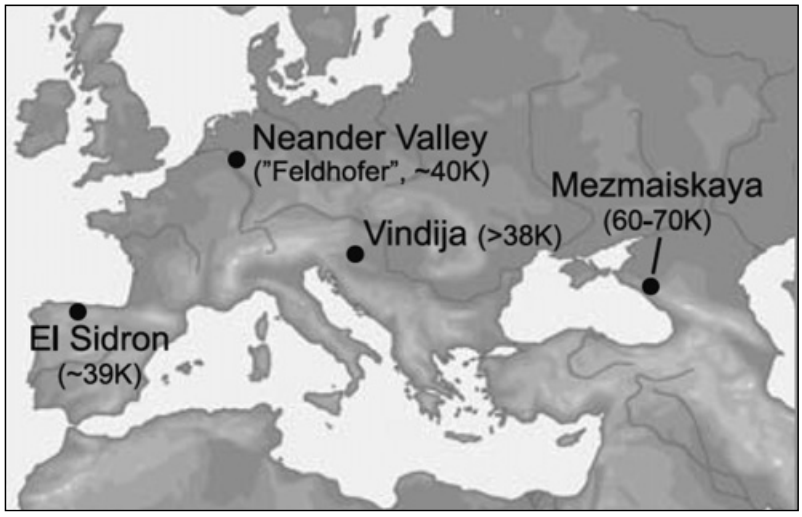


Figura 20.13 Procedencia y edad de las muestras de neandertal utilizadas por Briggs y colaboradores (2009). K: miles de años.

Caja 20.12 Evolución de las proteínas

En el cladograma de la figura 20.14 se indica, debajo de cada rama, el ratio de evolución de las proteínas que resulta ser más alto en el caso de los neandertales que en los simios y humanos modernos. El ratio se mide por medio de la tasa de sustitución de aminoácidos dividida por la tasa de sustitución neutra (cambios en las bases nitrogenadas que no conducen a un cambio del aminoácido, véase capítulo 1).

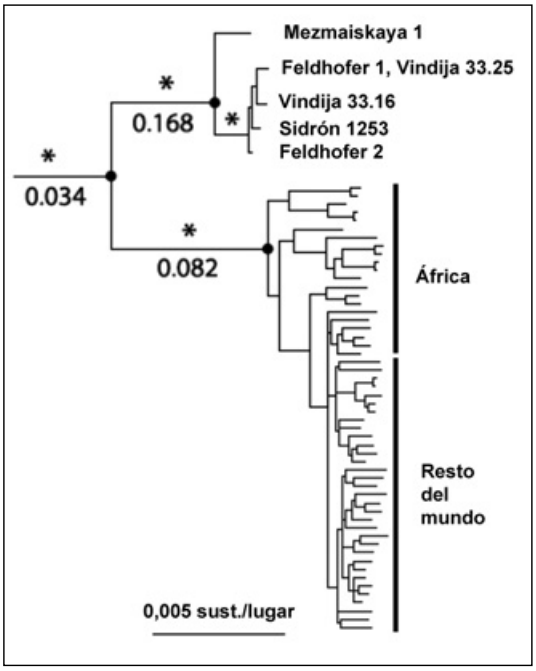


Figura 20.14 Filogenia del mtDNA de los neandertales y humanos modernos (véase caja 20.12) (Briggs *et al.,* 2009).

mtDNA, los autores concluyeron que esos datos sugerían que la población efectiva a largo plazo de los neandertales había sido menor que la de los humanos modernos y los grandes simios actuales (Briggs *et al.,* 2009). No obstante, también apuntaron una explicación alternativa: que la diversidad de mtDNA encontrada fuese típica sólo de los últimos neandertales tras haber experimentado una reducción considerable en su número debido a influencias directas o indirectas de la expansión de los humanos modernos fuera de África.

El cladograma obtenido por Briggs y colaboradores (2009) a partir de la recuperación de la secuencia completa del mtDNA es el que aparece en la figura 20.14.

Como síntesis de los doce estudios de mtDNA neandertal realizados hasta 2009, podían extraerse algunas conclusiones generales:

- El mtDNA de los neandertales cae fuera del rango de variación humanos actuales.
- La probabilidad de una contribución genética neandertal al genoma de los humanos modernos es del 0,1 al 25%.
- El ancestro común de neandertales y humanos modernos tiene ≈ 500.000 años.

11. ¿Una nueva especie? El fósil de Denisova

El método PEC de recuperación de DNA fósil fue utilizado por Johannes Krause y colaboradores (2010) para el análisis del mtDNA completo del ejemplar de Denisova.

La cueva de Denisova, situada en las montañas Altai (Rusia), ha suministrado el primer fósil procedente del Pleistoceno Superior asiático (al margen del hominino de Flores) que puede ser ajeno a los taxa de los neandertales y los humanos modernos. Se trata de un espécimen muy incompleto, limitado a la falange distal parcial del quinto dedo de la mano de un hominino, pero la cueva contiene indicios de ocupación episódica por homininos desde hace 125.000 años, con industria del musteriense temprano, en los niveles estratigráficos 21 y 22 (Shunkov, 2005).

Lo poco informativo del fósil de Denisova llevaría a dejarlo de lado como es el caso de

Caja 20.13 La falange de Denisova

La falange parcial corresponde al nivel 11, cuya edad es 48.000-30.000 años (Krause *et al.,* 2010). Aunque el ejemplar no es lo bastante indicativo como para ser asignado a ningún taxón, su condición de hominino está bien establecida. La industria del nivel 11 de Denisova es de transición entre las técnicas del Paleolítico Medio y el Superior (Green *et al.,* 2010).

muchos ejemplares cuya interpretación resulta imposible. En el capítulo siguiente nos referiremos al análisis del material genético de la falange, capaz de proporcionar ciertos indicios acerca de sus relaciones con los distintos taxa de *Homo*. Allí comentaremos las posibles afinidades filogenéticas del espécimen y las pistas que proporciona acerca de la salida de África de los ancestros de los neandertales.

La recuperación del mtDNA del ejemplar de Denisova —una mujer, por cierto— y su comparación con las muestras conocidas de neandertales y humanos modernos, tanto actuales como del Pleistoceno, llevó a Johannes Krause y colaboradores (2010) a concluir que se trata de un tipo desconocido de hominino que puede ser considerado el grupo hermano del linaje conjunto «nean-

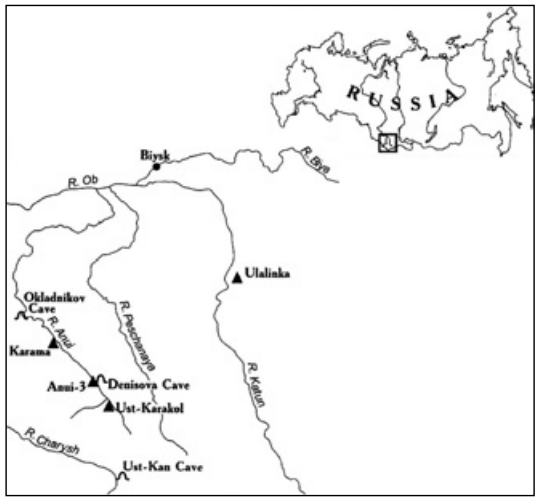


Figura 20.15a Situación de la cueva de Denisova en las montañas Altai (Rusia) (Shunkov, 2005).

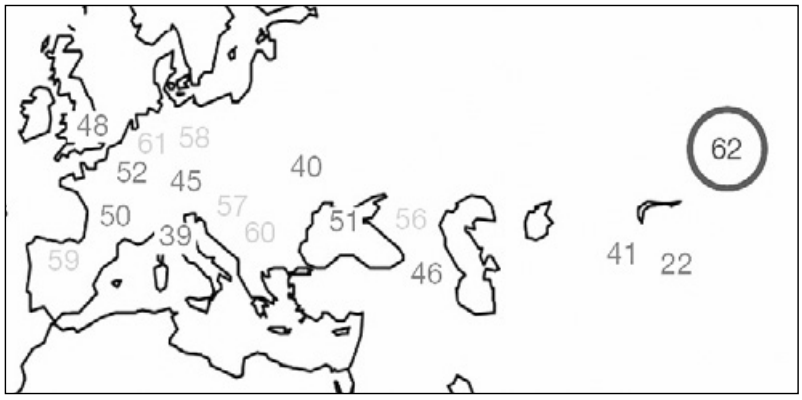


Figura 20.15b Mapa de localización de Denisova (con el número 62 en un círculo) en comparación con otros yacimientos. La numeración en gris claro remite a yacimientos de neandertales y la gris oscuro a humanos modernos tanto actuales como del Paleolítico respecto de los que se han hecho estudios de mtDNA utilizados por los autores (Krause *et al.,* 2010).

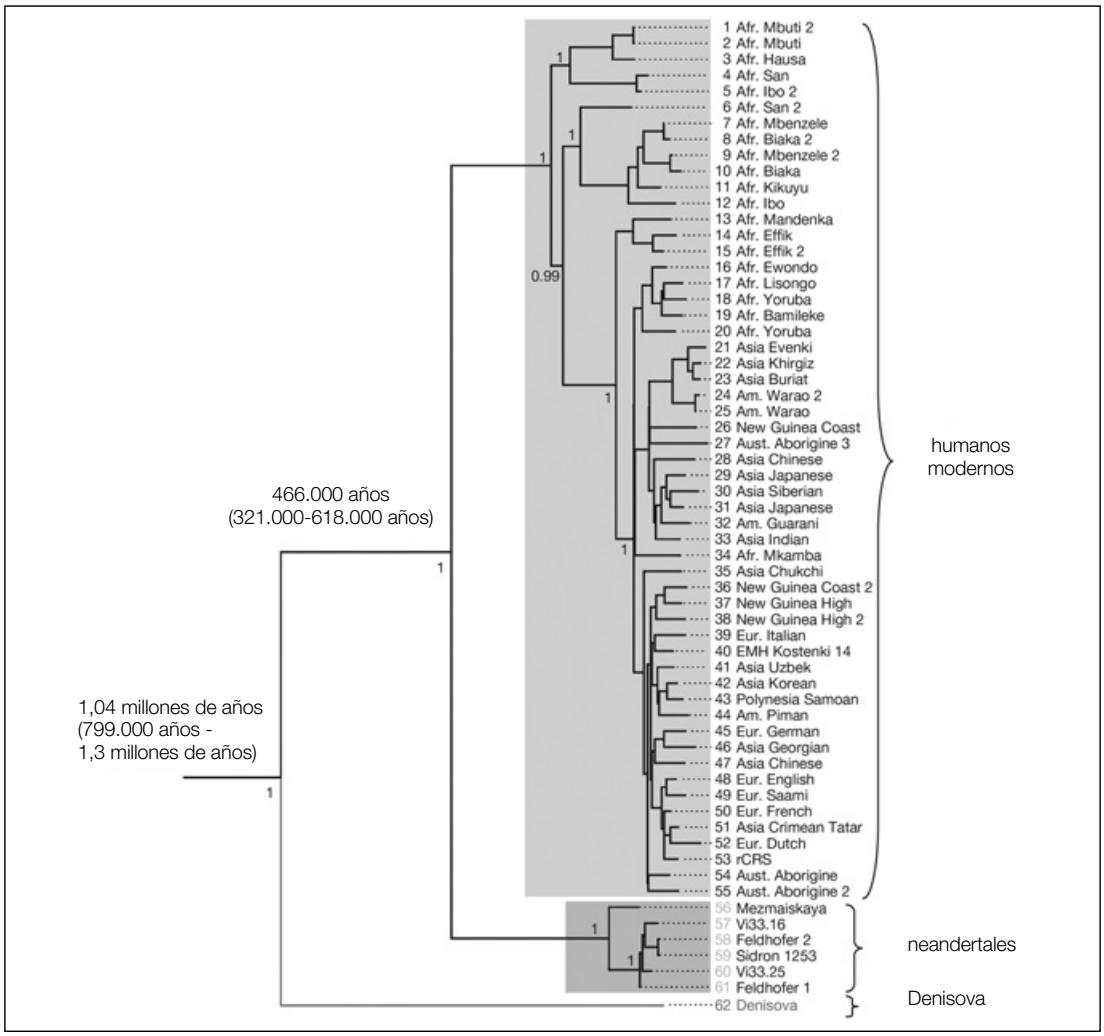


Figura 20.16 Cladograma de distribución de 54 mtDNA de humanos modernos tanto actuales como del Pleistoceno (recuadro gris superior), seis neandertales (recuadro gris inferior) y el ejemplar de Denisova (62) (Krause *et al.,* 2010).

dertal + humano moderno», del que se separó hace cerca de un millón de años. El cladograma correspondiente aparece en la figura 20.16. En consecuencia, cabe deducir que la presencia en latitudes tan altas del ejemplar de Denisova corresponde, de acuerdo con Krause *et al.* (2010), a una migración desde África distinta a las de los ancestros de neandertales y de humanos modernos, si bien los autores sostienen que la estratigrafía de la cueva sugiere que el individuo objeto de estudio habría podido vivir cerca en tiempo y lugar tanto de unos como de otros.

En un comentario a las conclusiones de Krause y colaboradores (2010), María Martinón-Torres, Robin Dennell y José María Bermúdez de Castro (2011) advirtieron acerca de la necesidad de contar con mayores evidencias empíricas antes de sostener un modelo filogenético de relación entre el ejemplar de Denisova, los neandertales y los humanos

modernos, en particular respecto de la salida de los ancestros de *Homo neanderthalensis* de África que Krause *et al.* (2010) sitúan en torno a los 500.000-300.000 años. Para Martinón-Torres, Dennell y Bermúdez de Castro (2011), la hipótesis de una dispersión de los hominínos por Asia hace cerca de un millón de años y, por tanto, un origen asiático para la población de Denisova no puede excluirse de momento.

12. El genoma nuclear

En el año 2001 se obtuvo la secuenciación completa del genoma humano (Venter *et al.,* 2001). A partir de ese momento, la esperanza de poder llegar algún día a compararlo con el genoma neandertal, decidiendo de una vez por todas cuál es la distancia genética entre ambos taxa y, por tanto, si cabe pensar que se trata de una especie o de dos, entraba en una nueva fase, aunque parecía mucho más difícil lograr esa misma hazaña respecto del genoma neandertal. Pero la puesta a punto de la técnica PEC de secuenciación de alto rendimiento permitió completar el esquema.

12.1 Recuperación de DNA nuclear neandertal

El mayor problema a resolver de cara a descifrar el genoma nuclear neandertal continuaba siendo, pese a la mejora en las técnicas de secuenciación, el de la presencia de contaminaciones. Así que el equipo de Richard Green y colaboradores (2006) llevó a cabo un estudio previo encaminado a determinar qué yacimientos estarían más libres de ese tipo de contaminantes, en especial de DNA humano moderno. Para ello, realizaron pruebas acerca de la conservación de los aminoácidos en más de 70 ejemplares —huesos y dientes— de distintos lugares de Europa y Asia occidental. La gran mayoría de las muestras analizadas tenían o bien un contenido muy bajo de aminoácidos o altas tasas de racemización (véase figura 20.17 y caja 3.17). Sin embargo, seis de esos especímenes dieron como resultado una suficiente presencia de aminoácidos no degradados. Green *et al.* (2006) extrajeron el material genético de muestras de esos seis ejemplares y, a partir de él, llevaron a cabo la amplificación de la región hipervariable del mtDNA mediante PCR obteniendo tanto material procedente de los neandertales como de contaminaciones modernas.

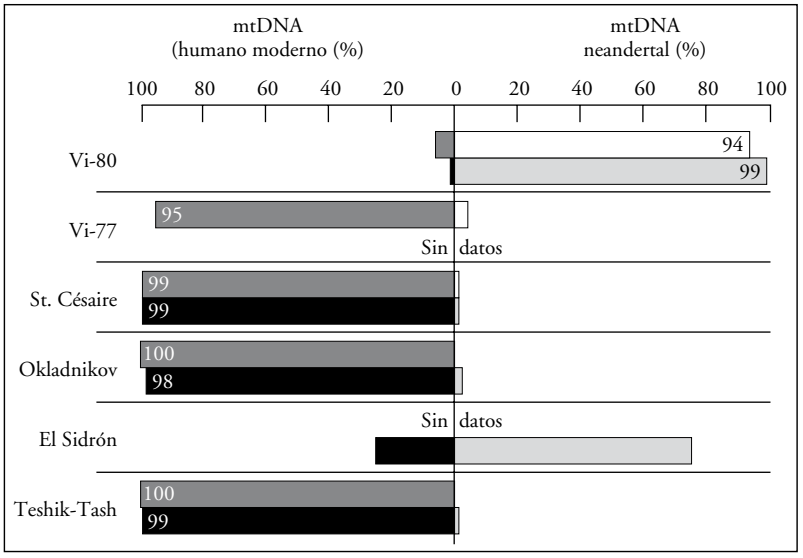


Figura 20.17 Porcentajes de la presencia de mtDNA humano (izquierda) y neandertal (derecha) en la recuperación realizada a partir de muestras de los ejemplares de neandertal de Croacia (Vi-77 y Vi-80), Francia (St. Césaire), Rusia (Okladnikov), España (El Sidrón) y Uzbekistán (Teshik-Tash). Cada ejemplar tiene dos columnas horizontales que corresponden a las dos series recuperadas (Green *et al.,* 2006). Véase el texto para la interpretación.

Pero en la medida en que las secuencias de esa región hipervariable son diferentes en los neandertales, y se sabe en qué consisten las diferencias, Green *et al.* (2006) pudieron establecer el ratio de presencia de mtDNA tipo-neandertal y mtDNA tipo-humano moderno poniendo de manifiesto el nivel de las contaminaciones. Las diferencias halladas entre las distintas muestras eran muy importantes.

Como se ve en la figura 20.17, sólo el 1% del mtDNA recuperado resultó ser del tipo-neandertal en las muestras de Francia, Rusia y Uzbekistán. Una muestra de Croacia (Vi-77) alcanzó el 5%; otra de España (El Sidrón, Asturias), el 75%. Pero la procedente de Vi-80 (Vindija, Croacia) contenía cerca del 99% de mtDNA neandertal en la recuperación de un segmento de 63 bp y ≈ 94% en un segmento de 119. Se había detectado así una muestra con niveles de contaminación inferiores al 6%.

La cueva de Vindija (véase figura 20.18), perteneciente a la región de Hrvatsko Zagorje, contiene 13 niveles sedimentarios (unidades A-M) que van desde 25.000 hasta 125.000 años. El material relativo a la mayor parte de los neandertales hallados corresponde a la unidad G (Jankovic *et al.,* 2006). Las condiciones de preservación de los ejemplares hallados son muy diversas, dependiendo su estado de las intrusiones de agua que se han dado en diferentes lugares (Green *et al.,* 2006).

Figura 20.18 Cueva de Vindija (Fotografía de J. Karavanic) (Jankovic *et al.,* 2006).

La cueva se comenzó a excavar en 1928 y el ejemplar Vi-80 (actual, Vi33.16) fue descubierto en 1980 por Mirko Malez y colaboradores (1980). El fósil procede de la unidad G3, con útiles musterienses, de una edad de 32.010 ± 2.120 años obtenida mediante espectrometría de acelerador de masas de ^{14}C (Green *et al.,* 2006).

La técnica PEC de alto rendimiento permitió recuperar a partir de Vi-80 un total de 254.953 secuencias de DNA nuclear con alrededor de un millón de bp (0,03 del total) (Green *et al.,* 2006); fue el primer logro de cara a obtener el genoma de un neandertal. Pese a tratarse de una parte pequeña del material genético nuclear, Green y colaboradores pudieron realizar comparaciones con el genoma completo de humanos modernos, chimpancés y ratones, el conjunto de secuencias redundantes de GenBank y las secuencias de muestras ambientales de GenBank. Los resultados permitieron estimar la forma como se habían ido produciendo las diferencias detectadas; 35 millones de bp separan el genoma de chimpancés y humanos modernos. De acuerdo con lo indicado por la muestra del neandertal de Vindija, el millón de pares de bases llevaría a estimar lo que indica la figura 20.19. Se muestran en ella en gris (parte izquierda de la imagen) las diferencias que han aparecido en el linaje chimpancé o humano antes de la separación humanos modernos/neandertales, en gris oscuro (parte central) las diferencias propias del linaje neandertal, y en gris más claro (parte derecha) las diferencias propias de los humanos modernos (Green *et al.,* 2006).

Green y colaboradores (2006) sacaron conclusiones interesantes de cara a evaluar el proceso de evolución que conduce a los neandertales y humanos modernos. La separación de los dos linajes pudo establecerse en unos 516.000 años (con un 95% confianza para el abanico 465.000-569.000 años). Pero ¿qué consideración podrían tener esos dos linajes? ¿Se trata de poblaciones de una misma especie que se hubiesen mantenido separadas durante ese lapso de tiempo, o de dos especies distintas?

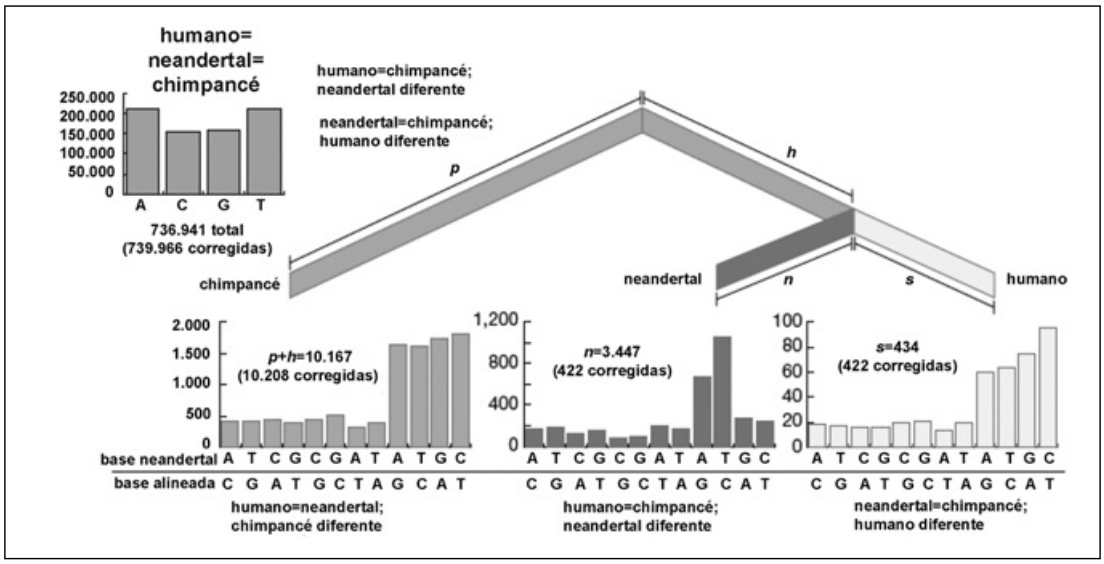


Figura 20.19 Distribución de las diferencias genéticas entre chimpancés, humanos modernos y neandertales. (Ilustración original de Green *et al.,* 2006). Véase el texto para la explicación.

Para comprobarlo, Green y colaboradores (2006) calcularon la presencia en la muestra de Vindija de alelos ancestrales —compartidos con los chimpancés— o derivados —iguales a los de los humanos modernos— en loci en los que nuestra especie cuenta con un polimorfismo de nucleótido único (*symple nucleotide polymorphism,* SNP) (caja 20.14).

El resultado fue de ≈30% de alelos derivados que los neandertales comparten con nuestra especie. Una tasa muy alta, que llevó a Green *et al.* (2006) a concluir que se debería haber producido un cierto flujo genético entre el linaje neandertal y el humano moderno tras la separación de ambos. Dicho de otro modo, que *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* se habrían cruzado dando descendencia fértil después de que las dos especies hubiesen en gran parte divergido, aunque no tanto como para hacer imposible la producción de descendientes híbridos fértiles. Algunos de éstos habrían seguido cruzándose con individuos de *H. sapiens* a través de varias generaciones, de manera que la proporción de DNA neandertal en los descendientes sería sólo una fracción pequeña del DNA de los humanos actuales. Las consideraciones sobre el cromosoma X neandertal llevaron a Green *et al.* (2006) a sostener que el flujo habría consistido en el aporte genético de machos de humanos modernos al genoma neandertal.

¿Hemos llegado, pues, a la conclusión de que, dado que es probable que se diese hibridación entre ambos linajes, cabe sostener —en contra de lo dicho hasta ahora— que neandertales y humanos modernos pertene-

Caja 20.14 SNP

Un polimorfismo de nucleótido simple, SNP, se da cuando los alelos correspondientes a un determinado locus difieren en una sola base nitrogenada (aunque el término también se aplica en ocasiones si son unas pocas bases las implicadas). La mayor parte de la variación genética en los humanos actuales (cerca del 90%) corresponde a SNP.

cen a la misma especie? La respuesta no tiene que ser por necesidad afirmativa. El trabajo de Green y colaboradores de 2006, y el de 2010 que abordaremos de inmediato, apoyan que neandertales y humanos modernos son dos especies distintas pero con episodios imitados de hibridación (véase caja 20.18).

12.2 El genoma neandertal

En la reunión de 2009 de la American Association for the Advancement of Science, El Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology y la empresa 454 Life Sciences Corporation anunciaron que contaban con un primer borrador del genoma neandertal correspondiente al 63%, unos 3.300 millones de bases, y esperaban publicar en breve el genoma completo. Esa promesa se cumplió en mayo de 2010 al aparecer el artículo de Richard Green y colaboradores (2010) en el que se presentaron los resultados.

El logro de la recuperación completa del genoma neandertal se realizó aplicando técnicas PEC de secuenciación de alto rendimiento a tres fragmentos de huesos de la cueva de Vindija. La selección del material se realizó a partir de 89 huesos de neandertal procedentes de 19 yacimientos, con un total de 201 extracciones de DNA. Fueron elegidos tres fragmentos de los huesos:

Vi33.16: (el espécimen antes conocido como Vi.80 del que hemos hablado) procedente, como vimos, de la unidad G3, con una edad de 32.010 ± 2.130 años.

Vi33.25: de la unidad I, más profunda y por lo tanto más antigua, de edad no determinada y cuyo mtDNA había sido secuenciado con anterioridad (Green *et al.,* 2008).

Vi33.26: procedente de la unidad G (subunidad desconocida), de una edad de 44.450 ± 550 años.

Con el fin de determinar con seguridad si los fragmentos pertenecían a uno o más individuos, Green y colaboradores (2010) utilizaron en primer lugar la comparación de las secuencias de mtDNA ya conocidas de Vi33.13 y Vi.33.25, que diferían en diez posiciones. Pertenecían, por tanto, a dos individuos distintos. La secuenciación de Vi33.26, realizada por vez primera, dio por el contra-

Caja 20.15 Analizando Vi33.16

Que Vi33.16 fuese una hembra resultó una sorpresa. En el análisis anterior de un millón de bp, Green *et al.* (2006) habían determinado que el ejemplar perteneció a un individuo de sexo masculino.

La recuperación del material genético completo de los tres fragmentos elegidos produjo, como era de esperar, problemas relativos a la contaminación de DNA tanto bacteriano como humano y a la presencia de artefactos. Richard Green y colaboradores (2010) siguieron procedimientos encaminados a eliminar esas fuentes de error. La contaminación bacteriana —entre el 95 y el 99% del material obtenido por métodos tradicionales— se eliminó seleccionando enzimas de restricción que afectaran al DNA microbiano pero no tuviesen efecto en secuencias de primates. Los artefactos (identificación errónea de bases nitrogenadas) proceden en su mayor parte de la desaminación de la base nitrogenada citosina, que pierde su grupo amino. Se trata de un proceso normal en el que la desaminación de la 5-metil citosina produce timina (la guanina también se transforma en adenina por la misma causa), y se da en mayor número cerca del extremo 5' de la cadena de DNA. El 40% de las citosinas situadas en la primera posición de ese extremo se convierte en timina por desaminación. Para detectar esos artefactos, los autores compararon mediante mapeo (alineación) las secuencias de DNA de humano moderno, chimpancé, orangután, macaco y neandertal. La tasa de errores por desaminación se calculó mediante comparación de las diferencias de las bases C/T y G/A entre el mtDNA ya conocido con anterioridad en los ejemplares analizados y el nuevo obtenido. Los artefactos por desaminación resultaron modestos (tasa de 0,1), aunque mucho mayores que los debidos a la técnica utilizada (cuya tasa se limita a un 0,001). La contaminación de DNA humano moderno se calculó de tres maneras distintas: mtDNA, DNA nuclear y presencia del cromosoma Y. En este último caso, fue afortunada la circunstancia de que se tratase de hembras neandertales en los tres casos. La contaminación procedente de machos actuales alcanzó un 0,6% (95% de confianza para 1,53%). Una tasa similar (0,7%) se obtuvo para la contaminación de DNA nuclear humano moderno.

rio un resultado idéntico al disponible para Vi33.16. Con el fin de comprobar si procedían del mismo individuo, los autores llevaron a cabo una comparación de alelos (Green *et al.* 2010; información suplementaria). Tras el análisis de los resultados obtenidos, los autores atribuyeron los ejemplares a diferentes individuos, si bien Vi33.16 y Vi33.26 podrían tener relaciones de parentesco. La práctica ausencia de fragmentos de DNA propios del cromosoma Y (véase caja 20.15) indicó que en los tres casos se trataba de hembras.

Los resultados obtenidos por Green *et al.* (2010), tras ser comparados con los genomas de humanos modernos y chimpancés, llevaron a conclusiones muy significativas. Los cambios de bases nitrogenadas respecto del genoma del chimpancé aparecen en la tabla 20.3.

La gran mayoría de las sustituciones y supresiones encontradas en el genoma neandertal (87,9 y 87,3%, respectivamente) se produjeron antes de su separación respecto del linaje humano moderno. Los rasgos derivados para éste y primitivos en los neandertales pueden ser codificados por sólo 78 nucleótidos que hayan afectado a la estructura de la proteína, cosa que, según Green y colaboradores (2010), indica que se han producido pocos cambios en el nivel de los aminoácidos durante los centenares de miles de años que permanecieron separados los dos linajes de neandertales y humanos modernos.

Pero, como sabemos, los cambios en el material genético no son puestos de manifiesto sólo por las diferencias a nivel de las proteínas. Como vimos al hablar de la selección neutra y el reloj molecular (capítulo 1), las divergencias existentes entre los nucleótidos que corresponden a un mismo lugar en la secuencia indican que uno y otro linaje han tenido trayectorias separadas. De cara a entender el proceso de la evolución del linaje hominino en su último tramo, la comparación de los polimorfismos de nucleótido simple (SNP) es el análisis más relevante.

12.3 Genes de selección positiva

Los neandertales entran en el rango de variación de los SNP de los humanos modernos para muchas regiones del genoma; ambos linajes comparten, así, el alelo que está presente en los humanos actuales. De cara a determinar la selección positiva en los humanos modernos, Green *et al.* (2010) se centraron en aquellos SNP que aparecían como derivados para nuestra especie mientras que los neandertales conservaban la plesiomorfia (compartida con el genoma del chimpancé), es decir, cambios en los SNP del linaje humano que surgieron después de la separación respecto del linaje neandertal moderno.

Green *et al.* (2010) identificaron un total de 212 regiones susceptibles de haber experimentado una selección en *Homo sapiens*. Como existe una relación directa entre la fuerza de la selección y la longitud de la secuencia afectada, los autores se centraron en las 20 regiones más extensas con SNP de selección positiva para identificar los genes codificados por esas series de nucleótidos. Cinco de las regiones no contenían genes codificantes de proteínas; las restantes 15 regiones elegidas contenían entre uno y 12 genes. La mayor de todas, con una extensión de 336.000 pares de bases que ape-

Tabla 20.3 Sustituciones y supresiones de bases en la comparación del genoma humano moderno y neandertal con el del chimpancé (Green *et al.,* 2010)

	Sustituciones	*Supresiones*
genoma humano moderno	10.535.445	479.863
genoma neandertal	3.202.190	69.029
porcentaje	30%	14%

Tabla 20.4 Genes pertenecientes a regiones con SNP que indican probable selección positiva en humanos modernos, y cuyos alelos defectivos están asociados a dolencias cognitivas (Crow *et al.,* 2007)

Cromosoma	*Región*	*Genes*	*Dolencia asociada*
7	68662946-69274862	*AUTS2*	autismo
21	37580123-37789088	*DYRK1A*	síndrome de Down
10	83336607-83714543	*NRG3*	esquizofrenia
6	45440283-45705503	*RUNX2*	displasia cleidocraneal
7	121763417-122282663	*CADPS2*	autismo

nas cuentan con SNP derivados en el genoma neandertal, localizada en el cromosoma 2, contiene el gen *THADA*. Algunas de las alteraciones de dicho gen causan el tipo II de diabetes; Green *et al.* (2007) plantearon la hipótesis de un posible papel de *THADA* en los primeros humanos modernos que afectase a la regulación del metabolismo energético.

La tabla 20.4 indica distintos genes asociados a enfermedades que afectan a las capacidades cognitivas y que pertenecen a alguna de las 20 regiones con mayor probabilidad de haber sido objeto de la selección positiva.

Como es lógico, la selección positiva no tiene sentido si se encamina a seleccionar genes defectivos. Lo que sucede es que, por razones que tienen que ver con la necesidad de orientar la investigación médica hacia los correlatos que se encuentran entre dolencias y genes, la primera función que se identifica es la alterada, la que se debe a alelos defectivos.

Se ignoran de momento las funciones que realizan los genes de la tabla 20.4 en su versión no defectiva. Ni siquiera se conoce en qué medida se expresarían en el tejido cerebral;

Caja 20.16 Origen de la esquizofrenia

El modelo evolutivo de Tim Crow acerca del origen de la esquizofrenia contempla esa enfermedad como un resultado colateral e indeseado que surgió a causa de la selección positiva de genes que, en su versión no defectiva, tienen que ver con el lenguaje (véase Crow, 1993; 1995a; 1995b; 1996;1997, por ejemplo).

Caja 20.17 Selección positiva

Buena parte de las dificultades que existen para entender de forma completa el sentido de la selección positiva es que, como hemos dicho, sólo conocemos las funciones de los alelos defectivos de los genes implicados y no las de los alelos normales. Como dijo Schwartz (2011), no tiene sentido sostener que la versión primitiva del *RUNX2* coincida con las alteraciones actuales de ese gen que llevan a defectos en el desarrollo craneal al estilo de la displasia cleidocraneal. Los neandertales, portadores de esa versión «primitiva», muestran un fenotipo contrario al de los humanos modernos con una hipoplasia que impide el desarrollo completo dental y óseo. Los neandertales contaban con grandes y robustas epífisis en los huesos largos, un arco supraorbital alto y curvado, diáfisis de diámetro a menudo considerable y, en ocasiones, taurodontismo —cavidad pulpar extendida. La postura de Schwartz (2011) incide en la necesidad de entender las relaciones genéticas entre neandertales y humanos modernos, con la selección positiva de genes como el *RUNX2* incluida en ellas, dejando de lado las hipótesis de evolución ortogenética —como dijimos en el capítulo 5, por «ortogénesis» se entiende un proceso progresivo en el que cabe distinguir entre estadios inferiores y superiores de evolución. El autor hizo hincapié en el carácter altamente derivado de muchos de los rasgos de los neandertales.

menos todavía qué sentido podrían tener de cara a las funciones cognitivas. De hecho, la evolución de las capacidades mentales es uno de los asuntos más intrincados, pero también más interesantes, que pueden abordarse dentro de la filogénesis de los homininos. Se trata, no obstante, de un asunto que tenemos que dejar por razones de espacio para un próximo volumen.

Disponer de unos indicios como los que proporciona el trabajo de Green *et al.* (2010) acerca de la selección positiva de genes de humanos modernos es un buen punto de partida para poder ir más allá de la especulación.

Caja 20.18 Hibridación introgresiva

El concepto biológico de especie (capítulo 2) incluye como mecanismo esencial el aislamiento reproductivo. Los miembros de una especie no pueden cruzarse con los de otra dando lugar a descendencia fértil. ¿Cómo es posible, entonces, que neandertales y humanos modernos se cruzasen, aun de forma limitada?

La respuesta la dio Ernst Mayr (1996), mediante la «hibridación introgresiva». Posibles fallos en los mecanismos de aislamiento pueden llevar a episodios aislados de hibridación entre especies afines simpáticas que, pese a esos cruzamientos, se mantienen separadas.

21. Humanos modernos

El final de un libro dedicado a la evolución del linaje humano llega al encontrarnos con el surgimiento de nuestra especie. No obstante, debe caracterizarse ésta siguiendo los criterios mantenidos a lo largo de todo el texto. Comenzando por la necesidad de precisar su sentido taxonómico.

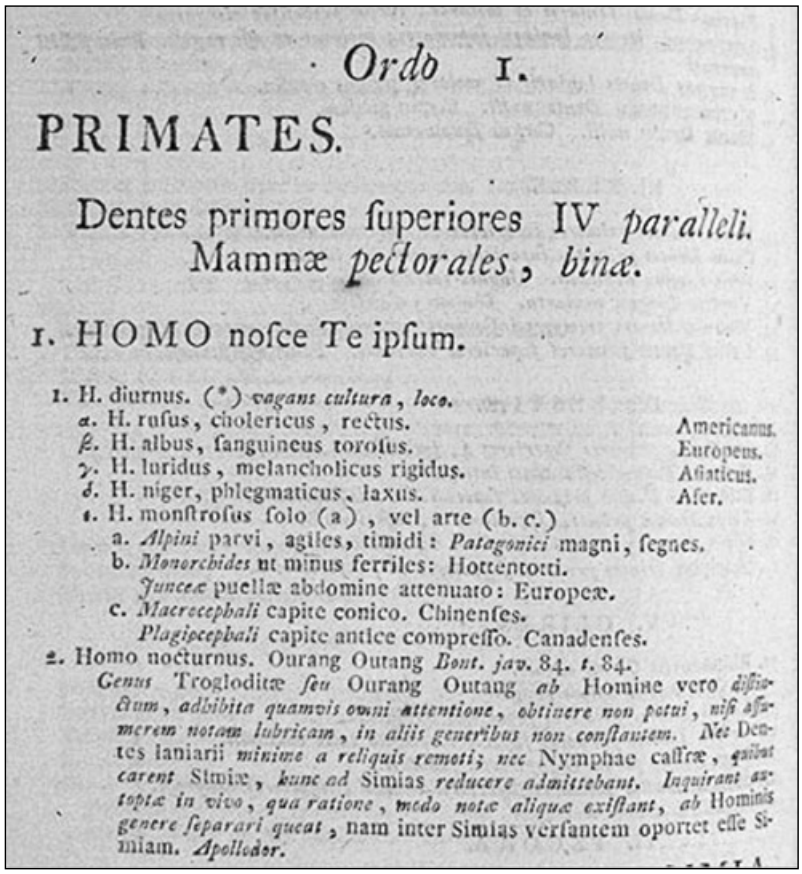
Carolus Linnaeus (1735) situó a los seres humanos entre los primates, fijando el punto de partida adecuado para investigar nuestra especie desde un punto de vista taxonómico (véanse figura 21.1 y capítulo 2). De acuerdo con la idea vigente hoy y seguida en este libro, los humanos modernos pertenecemos al orden Primata, superfamilia Hominoidea, familia Hominidae, tribu Hominini, género *Homo,* especie *Homo sapiens*.

La pregunta acerca de lo que un humano moderno parece o bien innecesaria o tardía cuando hemos estado utilizando de continuo esa expresión a lo largo del libro. Pero se trata ahora de recapitular de forma sistemática lo dicho hasta ahora.

Si damos por buenos los criterios utilizados para tratar otras especies de homininos, el primer paso a la hora de caracterizar a nuestra especie consistiría en identificar el holotipo y paratipos constituyentes del hipodigma. Pero esto no es ni necesario, ni posible. No es necesario porque todos sabemos lo que es un *H. sapiens*. Linneo no definió un holotipo para la especie humana, ni es algo que preocupe o interese a ningún taxonomista. Por añadidura, listar los paratipos es imposible; sería preciso incluir miles de millones de ejemplares.

Las preguntas pertinentes respecto de nuestra especie se refieren a cuáles son las apomorfias que la identifican y, al contrario de lo que sucede con la consideración taxonómica, no se trata de algo obvio.

Incluimos en *H. sapiens* a los humanos actuales y a sus ancestros que no lo sean a su vez de *Homo neanderthalensis*. Quedan excluidas del taxón otras especies que han coexistido con los humanos modernos, como sucede no sólo con los neandertales sino también con *Homo floresiensis* o los homininos de Denisova. Sin embargo, para caracterizar *H. sapiens* necesitamos definir las autapomorfias, los rasgos derivados no compartidos con ningún otro hominino.



Ordo I.

PRIMATES.

Dentes primores ſuperiores IV *paralleli.*
Mammæ *pectorales*, *binæ.*

1. HOMO noſce Te ipſum.

1. H. diurnus. (*) *vagans cultura*, *loco.*
α. H. ruſus, cholericus, rectus. Americanus.
β. H. albus, ſanguineus toroſus. Europæus.
γ. H. luridus, melancholicus rigidus. Aſiaticus.
δ. H. niger, phlegmaticus, laxus. Afer.
ε. H. monſtroſus ſolo (a), vel arte (b. c.)
a. *Alpini* parvi, agiles, timidi: *Patagonici* magni, ſegnes.
b. *Monorchides* ut minus ferriles: Hottentotti.
Junceæ puellæ abdomine attenuato: Europeæ.
c. *Macrocephali* capite conico. Chinenſes.
Plagiocephali capite antice compreſſo. Canadenſes.
2. Homo nocturnus. Ourang Outang *Bont. jav.* 84. *t.* 84.
Genus Trogloditæ *ſeu* Ourang Outang *ab* Homine vero *diſtinctum*, *adhibita quamvis omni attentione*, *obtinere non potui*, *niſi aſſumerem notam lubricam*, *in aliis generibus non conſtantem.* Nec Dentes laniarii *minime a reliquis remoti*; nec Nymphae caſſræ, *quibus carent* Simiæ, *hunc ad* Simias *reducere admittebant. Inquirant autoptæ in vivo*, *qua ratione*, *modo notæ aliquæ exiſtant*, *ab* Hominis *genere ſeparari queat*, nam inter Simias verſantem oportet eſſe Simiam. *Apologet.*

Figura 21.1 Orden de los primates, de acuerdo con la clasificación establecida por Linneo. Dentro del género *Homo* Linneo (1735) distinguió entre *Homo diurnus,* al que llamamos hoy *Homo sapiens* frente a *Homo nocturnus* (el orangután). Tal manera de clasificar, incluyendo hasta siete razas diferentes de humanos, no es hoy aceptable pero la taxonomía de Linneo sigue siendo la fuente de nuestros actuales sistemas taxonómicos.

Parece que debería ser algo muy simple el identificar los rasgos característicos de los humanos modernos dado que tenemos a nuestra disposición un número inmenso de ejemplares. Pero ese número gigantesco conduce a una variación intraespecífica tan enorme que dificulta la determinación de medidas cuantitativas. Uno de los mejores ejemplos de que es así se tiene en la paradoja indicada por Chris Stringer, Jean-Jacques Hublin y Bernard Vandermeersch (1984) en su intento de determinar los parámetros craneales de *H. sapiens:* si se usan límites estadísticos para diferenciar a los miembros de nuestra especie de otros taxa, esos mismos límites excluirían a muchos individuos hu-

Caja 21.1 Los aborígenes, según Haeckel

Haeckel (1905) situó a los aborígenes australianos entre «las razas inferiores [...] fisiológicamente más cercanos a los mamíferos, simios y perros que a los europeos civilizados» (recogido por Milford Wolpff y Rachel Caspari, 2000). Como es lógico, no se trata de decidir quién es humano y quién no lo es entre los individuos actuales. El etnocentrismo del pasado, que clasificaba a las llamadas razas inferiores como «primates arbóreos», fue descartado hace ya bastante tiempo. Pero la cuestión que persiste es cómo identificar el taxón humano de manera que se pueda decidir si ciertos fósiles pertenecen o no a *Homo sapiens*. En ocasiones, esto no es nada obvio.

Caja 21.2 El simio desnudo

Otros caracteres que podrían también servir como distintivos respecto de otros primates, como la falta de pelo en gran parte del cuerpo —somos el único simio desnudo— aparecen en mamíferos como las ballenas y los topos. Por supuesto que esos animales no son bípedos, ni gozan de tecnologías avanzadas. La comparación que tiene más sentido es la que se hace con seres próximos a nosotros.

manos tanto contemporáneos como ancestrales.

La observación de los humanos modernos, incluso reducida a una parte mínima de la humanidad actual, nos puede manifestar cuáles son las apomorfias distintivas. Pero ¿con respecto a qué especies? Tenemos un cerebro muy grande, una postura bípeda y nuestra cultura está extraordinariamente desarrollada —por ejemplo, usamos tecnologías avanzadas que incluyen aviones, computadoras y teléfonos móviles. Todos esos rasgos nos distinguen de los demás simios.

La bipedia, como hemos ido viendo a lo largo de todo el libro, es un rasgo distintivo que separa a los humanos modernos de cualquier otro primate. Pero no se trata de una autapomorfia de *H. sapiens;* existía ya de forma idéntica en *Homo erectus* y, con ciertas características distintivas, en los miembros anteriores de todo el linaje humano. De manera general, la comparación directa entre los humanos modernos, los chimpancés y otros parientes cercanos contendrá de forma inevitable, además de las autapomorfias que caracterizan a *H. sapiens,* numerosas plesiomorfias: los rasgos primitivos heredados de homininos ancestrales.

Para poder identificar las autapomorfias humanas dejando de lado los rasgos plesiomórficos la mejor estrategia consiste en comparar a los humanos modernos con nuestro taxón hermano, *H. neanderthalensis*.

1. Diferencias morfológicas entre *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*

La tabla 21.1 indica las diferencias morfológicas y funcionales que existen entre humanos modernos y neandertales de acuerdo con el estudio hecho por Bernard Wood (2005). Aunque hayamos dado en el capítulo 5 otra lista algo distinta, proporcionada por Sean Carroll (2003), la de Wood tiene la ventaja de incluir varios rasgos relacionados con lo que parece un elemento muy conspicuo a la hora de evaluar el fenotipo de un ser humano de los que nos rodean: la cara y el cráneo.

Sin embargo, la consideración del tamaño y forma de cráneo y cara nos lleva a una paradoja parecida a la que indicábamos antes. William Howells (1973; 1989) llevó a cabo un estudio comprensivo de 57 medidas craneales entre 28 grupos humanos, llegando a la conclusión de que su variación es comparable a la que separa a todos los cráneos humanos de la pequeña muestra de cráneos de *H. neanderthalensis* incluida en el trabajo. Dicho de otra manera, distinguir

Caja 21.3 Apomorfias de *H. sapiens*

Al examinar las apomorfias de *H. sapiens,* Wood y Richmond (2000) hicieron notar que se ajustan mejor a las de los humanos actuales de climas cálidos y secos que a las de otros grupos, cosa nada sorprendente si recordamos que los humanos modernos evolucionaron en África tropical y su dispersión inicial tuvo lugar a través de países tropicales y subtropicales.

Tabla 21.1 Principales diferencias morfológicas y funcionales existentes entre humanos modernos y neandertales (Wood, 2005). Algunas de ellas pueden ponerse en duda como, por ejemplo, la decoración personal. Pero no entraremos en cuestiones de simbolismo en este libro

	Humanos modernos	*Neandertales*
Morfología		
Tamaño del cerebro (absoluto)	Grandes	Muy grande
Bordes de cejas	Débiles	Anchos y arqueados
Nariz y centro de cara	Planos	Prognatos
Bóveda craneal	Lados rectos	Lados salientes
Región occipital	Redondeada	Saliente
Dientes incisivos	Pequeños	Grandes
Pecho	Estrecho	Ancho
Cadera	Pequeña y estrecha	Grande y ancha
Huesos de los miembros	Rectos	Curvados
Articulación de los miembros	Pequeña	Grande
Pulgar	Corto	Largo
Desarrollo de huesos y dientes	Lento	Rápido
Función		
Utensilios de piedra	Pequeños y especializados	Muy grandes y toscos
Utensilios complejos	Sí	No
Utensilios elaborados de hueso	Sí	No
Decoración personal	Sí y avanzada	No

con arreglo a esos rasgos a los humanos modernos de los neandertales lleva a tantas diferencias como las que aparecen comparando distintos grupos de humanos actuales.

La variación fenotípica humana actual es inmensa. ¿Por qué? La respuesta parece obvia: hemos colonizado todos los continentes —menos la Antártida— adaptándonos a climas muy diversos desde hace decenas, si no centenares de miles de años. El resultado no puede ser otro que el de una gran variabilidad de fenotipos sobre cuya base genética volveremos más adelante. Para poder entender su alcance y sentido vamos a examinar antes cómo tuvo lugar el origen y dispersión de nuestra especie.

2. El origen africano: la coalescencia del mtDNA actual

El origen de los humanos anatómicamente modernos es un asunto un tanto controvertido. Durante las últimas cuatro décadas han prevalecido las dos hipótesis, incompatibles una con otra al menos en su formulación extrema, que describimos y comentamos en el capítulo 16 y hemos utilizado desde entonces: la Hipótesis Multirregional (HM) y la Hipótesis del Reemplazamiento (HR) —o desde África— (véase figura 21.2).

Como acabamos de ver en el capítulo anterior, las evidencias moleculares apoyan la HR, aunque no en su forma extrema. Ésta sostiene, en primer lugar, que la transición entre el *Homo sapiens* «arcaico» y el moderno estuvo asociada a un episodio de cuello de botella poblacional muy estrecho en el origen africano (la segunda afirmación de la HR extrema, la de una ausencia completa de hibridación, hemos visto que tropieza con los datos moleculares; volveremos sobre ella más adelante). El cuello de botella poblacional supondría una disminución drástica del número de nuestros ancestros inmediatos

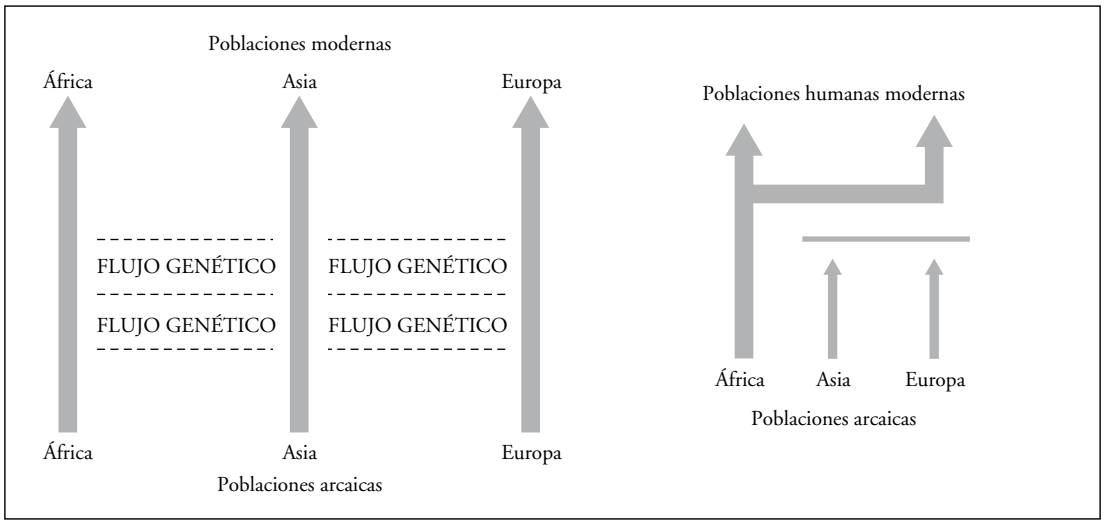


Figura 21.2 Modelos de evolución multirregional (izquierda) y del reemplazamiento (derecha), tal y como los indicamos en el capítulo 16 (se repiten aquí para mayor comodidad de lectura). Para que la Hipótesis Multirregional sea viable, deben existir continuas migraciones que aseguren un intercambio genético entre poblaciones de continentes diferentes. La Hipótesis del Reemplazamiento niega ese intercambio.

hasta el punto de que muy pocos individuos (incluso sólo dos) serían, en el caso más radical, los antepasados de todos los humanos actuales. La versión más extrema de la HR, llamada del «Arca de Noé» o de la «Eva Mitocondrial» (Brown, 1980; Lowenstein, 1986), sostiene que todos los humanos modernos descendemos de una única mujer. Vamos a ver, haciendo uso de la teoría de la coalescencia, por qué resulta inviable.

La teoría de la coalescencia (véase caja 21.4) examina las relaciones genealógicas que existen entre los genes (Griffiths, 1980; Hudson, 1990). De acuerdo con ella, todos los alelos presentes en las poblaciones actuales descienden de un solo gen, al que coalescen.

Los argumentos aducidos en favor de la hipótesis del Arca de Noé proceden de una confusión existente entre genealogías de genes y genealogías de individuos. Los genes coalescen gradualmente en menos y menos ancestros y, en última instancia, en un ancestro único. Los individuos, por el contrario, se expanden a partir de cualquier individuo que consideremos con un factor × 2 por cada generación ancestral. A medida que nos remontamos a muchas generaciones atrás, aparecerán innumerables sujetos como ancestros (véase caja 21.5).

Un análisis del mtDNA de 100 individuos étnicamente heterogéneos ha mostrado que las secuencias de mtDNA de los humanos modernos coalescen en una secuencia ancestral existente en África hace unos 200.000 años (Cann *et al.,* 1987; Stoneking *et al.,* 1990; Vigilant *et al.,* 1991). Así, la Eva Mitocondrial no es una mujer de la que descienden todos los humanos actuales sino una molécula de mtDNA de la que descienden todas las moléculas de mtDNA humanas actuales. Una persona hereda el mtDNA mitocondrial de su bisabuela por la línea materna, pero también hereda otros genes de las otras tres bisabuelas y de los cuatro bisabuelos.

3. Árbol genealógico del mtDNA

La reconstrucción del árbol genealógico del mtDNA sitúa sus raíces —el mtDNA ancestral— en África (Cann *et al.,* 1987; M. Stoneking *et al.,* 1990; Vigilant *et al.,* 1991; Ruvolo,

Caja 21.4 Coalescencia

La filogenia de los genes individuales tiene forma de pirámide, con el ancestro común más reciente situado en el vértice.

La teoría de la coalescencia fue formulada por primera vez respecto de genes neutros o casi neutros, que son los genes que no modifican el fenotipo. En una población de apareamiento azaroso, en equilibrio y con una varianza amplia, el tiempo medio de coalescencia de los genes neutros está dado por:

$$T = 4N_e[1 - (1/i)]$$

Donde T es el número de generaciones necesarias para la coalescencia; N_e es el tamaño efectivo de la población; i es el número de genes en la muestra (Kingman, 1982a; 1982b; Tajima. 1983; Takahata y Nei, 1985; Tavaré, 1984). Si se trata de dos genes ($i = 2$), el número de generaciones promedio de coalescencia para cualquiera de los dos es $T = 2N_e$. Por lo tanto, en una población con N_e = 1.000.000 de personas los genes convergerían en su antepasado común de hace cuatro millones de generaciones.

La ecuación puede ser utilizada en la dirección opuesta, de manera que si se conoce el tiempo de la coalescencia podemos estimar el tamaño de la población. Para determinar el momento de la coalescencia (de hecho, la edad del LCA, último antecesor común), lo que necesitamos es tener la tasa de mutación neutra. A veces puede ser determinada por el número de sustituciones neutras entre los genes de dos especies de las que se conoce el tiempo de divergencia. Bajo los supuestos de la teoría de coalescencia, y haciendo caso omiso de la posibilidad de que se den múltiples impactos en loci individuales, el número de polimorfismos neutros que observamos en una muestra de muchos genes seguirá una distribución de Poisson, con una media que depende de la tasa de mutación neutra, el tiempo transcurrido y el número de linajes examinados. El número esperado de los polimorfismos es:

$$\lambda = \mu t \sum n_i l_i$$

donde μ es la tasa de mutación neutra, t es el tiempo transcurrido desde el LCA, n_i es el número de individuos muestreados en el locus i y l_i es el número de posiciones neutrales en el locus i. Despejando t y reemplazando λ por S (el número de polimorfismos observados):

$$t = S/\mu \sum n_i l_i$$

Si se supone que S tiene una distribución de Poisson, se puede calcular el 95% de intervalos de confianza para t.

Al examinar genes que no se encuentran en los autosomas, hay que tener en cuenta que el tamaño relativo de la población efectiva de

autosomas / cromosomas X / Y no recombinantes / mtDNA

es 4:3:1:1.

De acuerdo con esa proporción, el tamaño estimado de N basado en el mtDNA, por ejemplo, equivale al tamaño efectivo de la población de hembras, que es N_f, así que, incluyendo los machos, resultará una población de $N_e = 2N_f$.

La evidencia molecular que se utiliza en el modelo «Arca de Noé» deriva del estudio de las genealogías del DNA mitocondrial (mtDNA). En alrededor de 100.000-200.000 años, éstas coalescen en un mtDNA haploide, ancestro de todos los mtDNA actuales.

Caja 21.5 Parentesco genético y familiar

La diferencia entre genes ancestrales y parientes ancestrales puede ser ilustrada mediante una analogía. El apellido Ayala es compartido por mucha gente que vive en España, México, Filipinas y otros países. Los historiadores han sacado la conclusión de que todos los Ayala descienden de Don Lope Sánchez de Ayala, nieto de Don Vela, vasallo del rey Alfonso VI, quien estableció el señorío de Ayala en el año de 1085, en la actual provincia de Álava del País Vasco (Marqués de Lozoya, 1972; Luengas Otaola, 1974). Don Lope es el Adán del que todos los que llevan el nombre de Ayala son descendientes por línea paterna, pero los Ayala actuales descienden también de muchos otros hombres y mujeres que vivieron tanto en el siglo XI como antes y después.

1993; Horai *et al.,* 1995). Los estudios mencionados acerca del mtDNA se centraron, por lo común, en la región hipervariable HRV que, como dijimos en el capítulo anterior, no tiene un papel codificador y supone sólo alrededor del 7% de toda la información genética mitocondrial. Pero un trabajo mucho más completo sobre una muestra de 53

Caja 21.6 ¿Cuánto nos queda de la Eva mitocondrial?

El mtDNA que conservamos de la Eva mitocondrial representa 1/400.000 del DNA presente en cualquier humano moderno. El resto del material genético procede de los individuos contemporáneos de la Eva mitocondrial y de sus ancestros. Muchas mujeres contemporáneas de la que portaba esa molécula de mtDNA han dejado descendientes en la humanidad moderna, a la que han transmitido los genes nucleares.

individuos de la que se secuenció todo el mtDNA, con sus 16.500 pares de bases, obtuvo los mismos resultados del origen africano (Ingman *et al.,* 2000).

Por sí misma, esta evidencia no sería concluyente. El mtDNA se basa en una cantidad mínima de ácido desoxirribonucleico; el total del DNA en los humanos es 400.000 veces mayor que el que existe en el mitocondrial (véase caja 21.6). Como indicó Milford Wolpoff (1988), si los neandertales contribuyeron como ancestros al genoma del 25% de los humanos actuales, existe más del 50% de probabilidades de que los genes mitocondriales de los neandertales hayan desaparecido ya del todo.

Pero hay otros indicios añadidos respecto de la coalescencia africana. Lo confirman tanto los datos acerca de distancias genéticas obtenidos a partir de estudios de SSR —microsatélites en el DNA de los cromosomas (capítulo 1)— (Goldstein *et al.,* 1995) como el análisis de un gran número de genes distribuidos a través de todo el genoma humano (Cavalli-Sforza, Menozzi y Piazza, 1994).

El árbol genealógico resultante del cálculo de las distancias genéticas que existen en promedio entre todas las poblaciones estudiadas separa a los africanos ancestrales de las demás poblaciones —las no africanas— derivadas de ellos. La divergencia más profunda en el árbol genealógico se sitúa hace 156.000 años (con un error posible de decenas de miles de años). Se trata de la cifra que indica el tiempo en que los humanos modernos se dispersaron desde África hacia el resto del mundo.

En resumen, el peso de la evidencia molecular apoya la hipótesis de un origen africano reciente para los humanos modernos. La diferenciación étnica entre las poblaciones modernas sería reciente en términos filogenéticos: el resultado de la evolución divergente entre poblaciones que llevan separadas sólo los últimos 50.000 o 100.000 años. Esta conclusión es consistente, además, con los extensos estudios del polimorfismo genético que hacen referencia a un gran número de genes en poblaciones de todo el mundo.

Luigi Luca Cavalli-Sforza y colaboradores (1994) indicaron que la fecha de la bifurcación entre las poblaciones africanas y las no africanas es de alrededor de 100.000 años según los genes nucleares y de cerca de 200.000 de acuerdo con el mtDNA.

Caja 21.7 Distancias genéticas

Los resultados obtenidos en el cálculo de las distancias genéticas son en especial notables en estudios como el de Cavalli-Sforza, Menozzi y Piazza (1994) porque los análisis que llevaron a cabo buscaban determinar la historia de las poblaciones humanas y no la línea ancestral de los genes individuales. Pero pese a los resultados obtenidos por esos autores, no parece que existan razones definitivas para excluir por completo la hipótesis de que diferentes genes pudiesen tener distintos orígenes poblacionales. Las distancias promedio reflejan la contribución genética media —y por tanto preponderante— que procede de varias poblaciones ancestrales, así que los resultados obtenidos serían compatibles también con un modelo en el que el reemplazamiento africano coincidiese con alguna continuidad regional. Dado que la evidencia de continuidad genética regional es inexistente, o muy escasa, bastantes autores aceptaron en su momento el modelo del reemplazamiento. Sin embargo, véase Li *et al.* (1993), Ayala *et al.* (1994), Deeb *et al.* (1994).

Caja 21.8 ¿Qué edad tiene la especie humana?

La discrepancia de fechas no tiene por qué sorprender a nadie. Los tiempos de divergencia estimados en los estudios muestran grandes variaciones debido, en buena parte, a que los datos en que se basan son relativamente reducidos. No es de extrañar, pues, que la coalescencia del polimorfismo del mtDNA se haya estimado por parte de Satoshi Horai y colaboradores (1995) en 143.000 años y por Maryellen Ruvolo y colaboradores (1993) en 298.000 años, estando situado el intervalo de confianza del 95% del estudio de estos últimos autores en una horquilla que va nada menos que de 129.000 a 536.000 años. La aparición de diferencias con un factor de dos entre las distintas estimaciones de DNA mitocondrial y nuclear no tiene, pues, por qué ser considerada como preocupante dado el alto grado de incertidumbre presente en los cálculos. Lo asombroso es que algunos científicos moleculares hablen de fechas precisas de evolución inferidas de sus análisis. En cualquier caso, a partir del análisis de 30 polimorfismos de SSR (microsatélites) nucleares, David Goldstein y colaboradores (1995) han estimado la divergencia entre las poblaciones africanas y no africanas en 156.000 años, como acabamos de decir, que es una fecha intermedia entre las que se obtienen por medio de los genes nucleares y del DNA mitocondrial.

4. Tamaño y edad de las poblaciones humanas ancestrales

La idea de una «Eva mitocondrial» referida a una única mujer que habría dado lugar, por sí sola, a toda la diversidad humana actual es, como hemos visto, el resultado de un malentendido. Pero ¿cuál sería la población en el momento en que aparece nuestra especie?

El número ancestral de individuos por generación puede ser determinado por medio de la teoría genética de la coalescencia estudiando genes muy polimórficos, como los del complejo histocompatible principal (MHC, *Major Histocompatibility Complex*) del sistema inmunitario que nos protege contra las infecciones de patógenos y parásitos. En los humanos, los genes MHC forman el llamado complejo antígeno del leucocito humano (HLA, *Human Leukocyte Antigen*).

La composición de los aminoácidos varía de una molécula MHC a otra; esta variación es la responsable del enorme polimorfismo característico de las moléculas MHC y de los genes que las codifican. En las poblaciones humanas, igual que en otros mamíferos, existe un gran número de variantes genéticas (alelos) en cualesquiera de los diferentes loci del MHC; estos alelos pueden diferir entre sí en 100 nucleótidos (Klein y Figueroa, 1986; Marsh y Bodmer, 1991; World Health Organization, 1992; O'Huigin *et al.,* 1993; Bontrop, 1994; Bontrop *et al.,* 1995; McDevitt, 1995).

El polimorfismo del MHC remite a fechas muy antiguas, con linajes genéticos que pue-

Caja 21.9 Genes HLA

Los genes HLA especifican moléculas con un papel crítico en la compatibilidad de los tejidos y en la defensa contra patógenos y parásitos. Estos genes están distribuidos en dos grupos distintos, clase I y clase II, y separados por otras varias docenas de genes que tienen funciones principalmente relacionadas con la respuesta inmunológica. Las moléculas MHC se enlazan en la superficie de ciertas células a fragmentos de proteínas (antígenos) y los conducen hasta los linfocitos, las llamadas células T. Cuando las células T que portan receptores correspondientes a un determinado antígeno se combinan con él, se estimula la proliferación de esas células T en concreto y se inicia así la respuesta inmunológica mediante la secreción de anticuerpos específicos. El reconocimiento de los fragmentos de proteína se realiza en un recoveco especializado de la superficie de la molécula MHC que se denomina PBR (*peptide binding region;* región ligada a los péptidos) y dispone de unos 50 aminoácidos (Bjorkman *et al.,* 1987a; 1987b; Brown *et al.,* 1993).

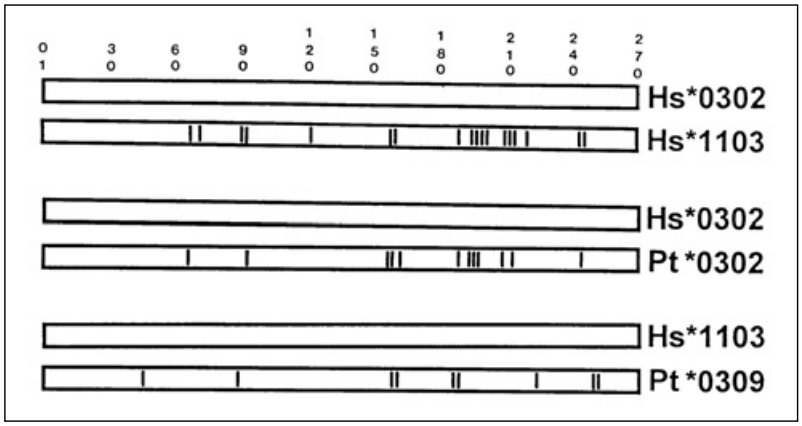


Figura 21.3 Diferencias de nucleótidos en cuatro secuencias del gen *DRB1*. Las dos superiores son de humanos, y las dos inferiores de chimpancés. Los nucleótidos que son diferentes en cada comparación están indicados por las rayas verticales en la secuencia inferior.

den rastrearse hasta millones de años atrás en primates (Lawlor *et al.,* 1988; Mayer *et al.,* 1988; Fan *et al.,* 1989; Gyllensten y Erlich, 1989; Gyllensten, Lashkari y Erlich, 1990; Ayala *et al.,* 1994; Bergstrom y Gyllensten, 1995; Ayala y Escalante, 1996) y en roedores (Arden y Klein, 1982; Figueroa, Gunther y Klein, 1988; McConnell *et al.,* 1988).

El método utilizado para reconstruir la genealogía de los genes del sistema inmunitario se puede ilustrar con un ejemplo simple. La figura 21.3 muestra una comparación esquemática entre cuatro secuencias del gen *DRB1,* uno de los 100 genes que constituyen el HLA en los mamíferos y otros vertebrados (Klein, 1986; Kaufman, Völk y Wall, 1995). Las dos secuencias de arriba de la figura 21.3 son de humanos y las dos de abajo de chimpancés, cada una de ellas con 270 nucleótidos. Las diferencias entre los distintos pares de secuencias se dan en la tabla 21.2. Los más similares son el gen humano *Hs*1103* y el gen del chimpancé *Pt*0309* que, al quedar asociado uno al otro (figura 21.4), indican que comparten un ancestro común reciente. Los otros dos genes, *Hs*0302* y *Pt*0302,* son también más parecidos entre sí que respecto de *Hs*1103* o *Pt*0309*. Los dos pares aparecen ligados para indicar que los cuatro genes derivan de un gen ancestral común. La longitud de las ramas es proporcional al número de cambios de nucleótidos que han tenido lugar en cada rama, como se infiere de la tabla 21.2.

Una propiedad notable de estos cuatro genes consiste en que las dos secuencias humanas tienen más diferencias entre sí que las que se dan entre cada una de ellas y un gen de chimpancé. Se sigue de ello que los linajes de los dos genes humanos divergieron uno del otro hace cerca de 7 m.a., el tiempo aproximado en que tuvo lugar la separación entre humanos y chimpancés, y se perdieron en la evolución por separado de estos últimos. El origen antiguo de los linajes de genes *DRB1* es la propiedad que los hace en especial adecuados para el estudio de la historia de poblaciones humanas antiguas.

Tabla 21.2 Número de diferencias de nucleótidos en cuatro genes *DRB1,* dos de humano *(Hs)* y dos de chimpancé *(Pt)*

	*Hs*1103*	*Pt*0309*	*Pt*0302*
*Hs*0302*	18	18	12
*Hs*1103*		9	20
*Pt*0309*			20

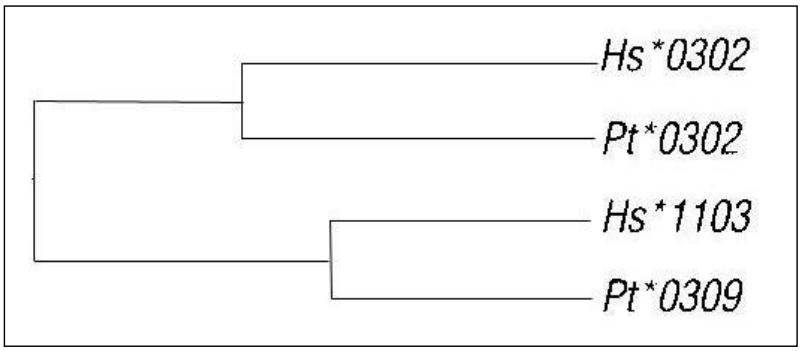


Figura 21.4 Árbol genealógico de cuatro genes *DRB1* con la representación de sus pautas de divergencia evolutiva. *Hs* simboliza *Homo sapiens* y *Pt* simboliza *Pan troglodytes*. La longitud de las ramas es proporcional a la diferencia de nucleótidos entre los genes (véase tabla 21.2).

La figura 21.5 representa la genealogía de 119 genes *DRB1,* de los cuales 59 provienen de humanos, 40 de simios y 20 de Monos del Viejo Mundo (véase tabla 21.3). En esta genealogía, la longitud de cada rama es proporcional al número de sustituciones de nucleótidos que han tenido lugar en cada linaje. Por ejemplo, en la parte inferior de la figura puede verse que de los dos genes de macaco, *Mm*0301* y *Mm*0302;* el primero ha cambiado más que el segundo.

Las asociaciones de algunos genes humanos son muy antiguas. Por ejemplo, los nueve de la parte superior de la figura 21.5, estrechamente relacionados entre sí, forman un paquete de genes que se formó en términos temporales antes de establecerse su relación con los seis genes que aparecen inmediatamente debajo de ellos —entre los que se incluyen uno de mandril y cuatro de macaco. La divergencia de los hominoideos (simios y humanos) y los Monos del Viejo Mundo tuvo lugar hace alrededor de 35 m.a., en la frontera entre el Eoceno y el Oligoceno, así que las relaciones representadas en la figura 21.5 demuestran que en esa época ya existían varios linajes de genes *DRB1* de nuestra especie que cuentan con descendientes entre los seres humanos actuales.

La edad de los linajes *DRB1* humanos puede ser calculada calibrando el reloj molecular. La figura 21.6 muestra una genealogía de los 59 genes *DRB1* de *Homo sapiens* construida por un método que utiliza la tasa promedio de evolución para determinar la longitud de las ramas.

Tabla 21.3 Número de genes *DRB1* en especies de primates

Símbolo	*Nombre científico (nombre común)*	*Genes*
	Simios	
Hs	*Homo sapiens* (humano)	59
Pp	*Pan paniscus* (bonobo o chimpancé pigmeo)	4
Pt	*Pan troglodytes* (chimpancé)	24
Gg	*Gorilla gorilla* (gorila)	10
Or	*Pongo pygmaeus* (orangután)	2
	Monos del Viejo Mundo	
Mm	*Macaca mulatta* (mono rhesus)	16
Mn	*Macaca nemestrina* (macaco de cola de cerdo)	1
Ml	*Mandrillus leucophaeus* (mandril)	2
Ph	*Papio hamadryas* (babuino)	1

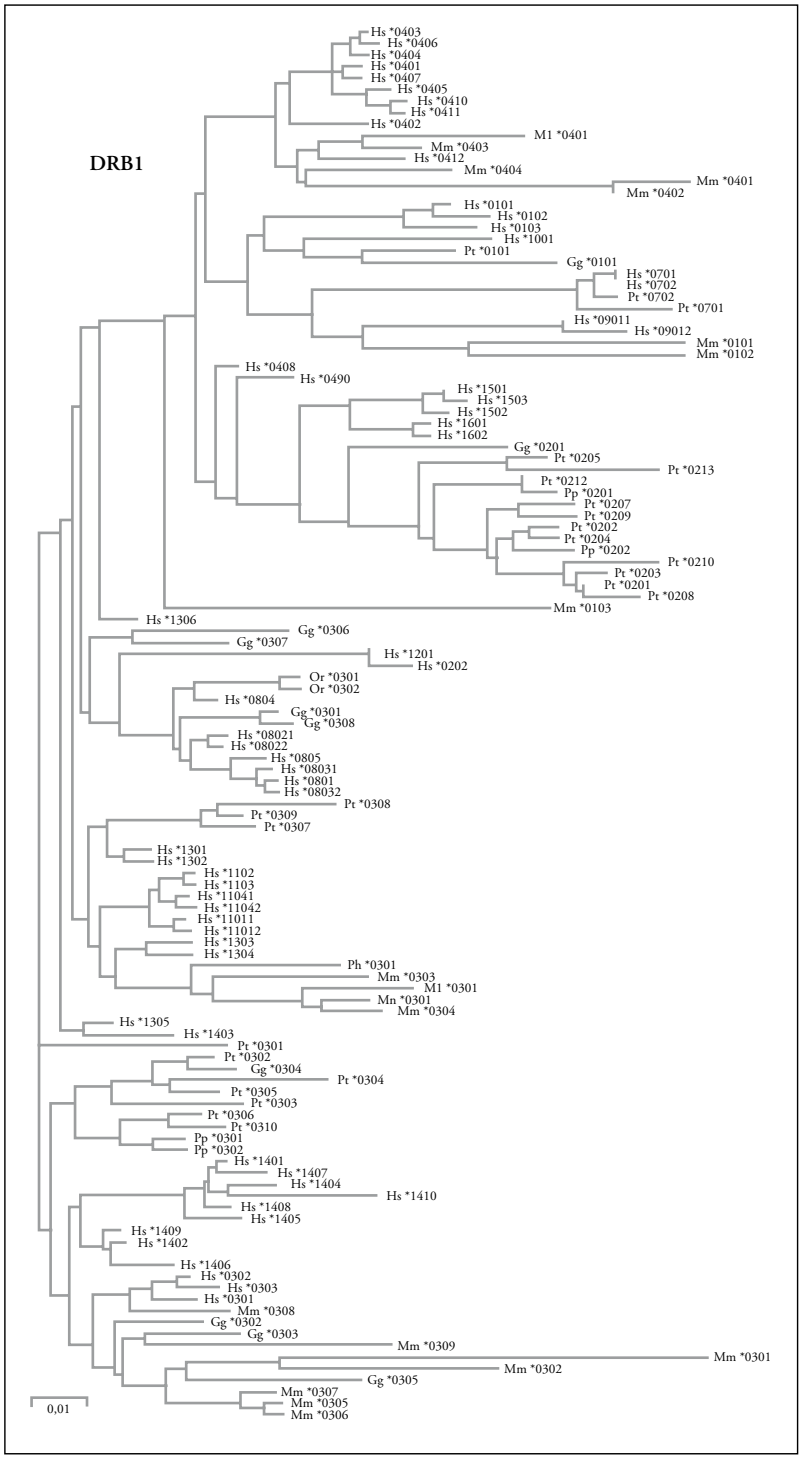


Figura 21.5 Árbol genealógico de 119 genes *DRB1* (exón 2) de humano *(Hs)* y otros primates (véase tabla 21.3).

Caja 21.10 *DRB1*

El gen *DRB1 tiene* una tasa de sustitución de $1{,}06 \times 10^{-9}$ por locus y por año. Esta tasa se obtiene por el método del «mínimo» (Ayala y Escalante 1996; véase también Satta *et al.,* 1991).

Caja 21.11 Linajes de *DRB1*

Si han persistido 32 linajes del gen *DRB1* desde hace 7 m.a., se deduce que en cualquier momento de ese período no pudieron haber vivido menos de 16 individuos del linaje que lo transporta. El número mínimo de individuos debe haber sido mucho mayor, pues la probabilidad de que esos 16 individuos fueran portadores de dos genes diferentes entre sí y respecto del resto de genes es virtualmente cero. Más allá de estas consideraciones hipotéticas podemos conseguir estimaciones precisas del tamaño de las poblaciones por medio de las teorías matemáticas formuladas en años recientes, que incluyen la de la coalescencia (véase Ayala, 1995b; Ayala *et al.,* 1994; Ayala y Escalante, 1996, además de los datos que ofrece la secuenciación del DNA —por ejemplo, Mayer *et al.,* 2012).

El árbol genealógico de la figura 21.6 permite precisar tres momentos en la evolución de los hominoideos y homininos: la divergencia del linaje de los orangutanes hace ≈15 m.a., la divergencia de humanos y chimpancés hace ≈7 m.a., y la aparición de *H. erectus* hace ≈1,8 m.a.

Estos puntos de referencia son útiles para calcular el número de linajes genéticos existentes en un tiempo determinado, cosa que se hace contando cuántos quedan intersectados por la línea vertical correspondiente al tiempo indicado en la abcisa. Por ejemplo, existían 32 linajes genéticos humanos alrededor de hace 7 m.a., cosa que implica, a su vez, que los otros 27 linajes aparecieron después de que los homininos se separaran de los simios africanos. La genealogía de todos los genes humanos coalesce aproximadamente en la fecha de 60 m.a., lo que significa que los genes humanos *DRB1* presentes hoy en nuestra especie empezaron a divergir entonces.

Las conclusiones a las que llega la aplicación de la teoría de la coalescencia establecen que la antigüedad comprobable de los polimorfismos requiere que el tamaño promedio *efectivo* de las poblaciones ancestrales de los humanos modernos desde hace 60 millones de años hasta el presente —es decir, el número de individuos por generación dentro de esa época que tienen descendientes directos entre los humanos actuales— sea de unos 100.000 individuos. El cálculo obtenido implica un promedio del número efectivo de la población, que alude a aquellos individuos capaces de reproducirse en un momento dado (los niños o los ancianos, por ejemplo, no entran en ese número efectivo).

El número de *censo,* es decir, el número total de la población, sería al menos dos o tres veces mayor que el del número efectivo. El número de censo de las poblaciones ancestrales humanas sería, pues, de más de 200.000 individuos como promedio.

Los resultados que ofrece la teoría de la coalescencia han sido confirmados mediante

Caja 21.12 Tamaño poblacional

El promedio a que nos referimos al calcular el tamaño de la población no es la llamada media aritmética, sino la media *armónica,* consistente cuando hablamos de valores por encima de 100.000 individuos en una o varias generaciones pero que no lo es si se trata de cifras muy inferiores a ésa.

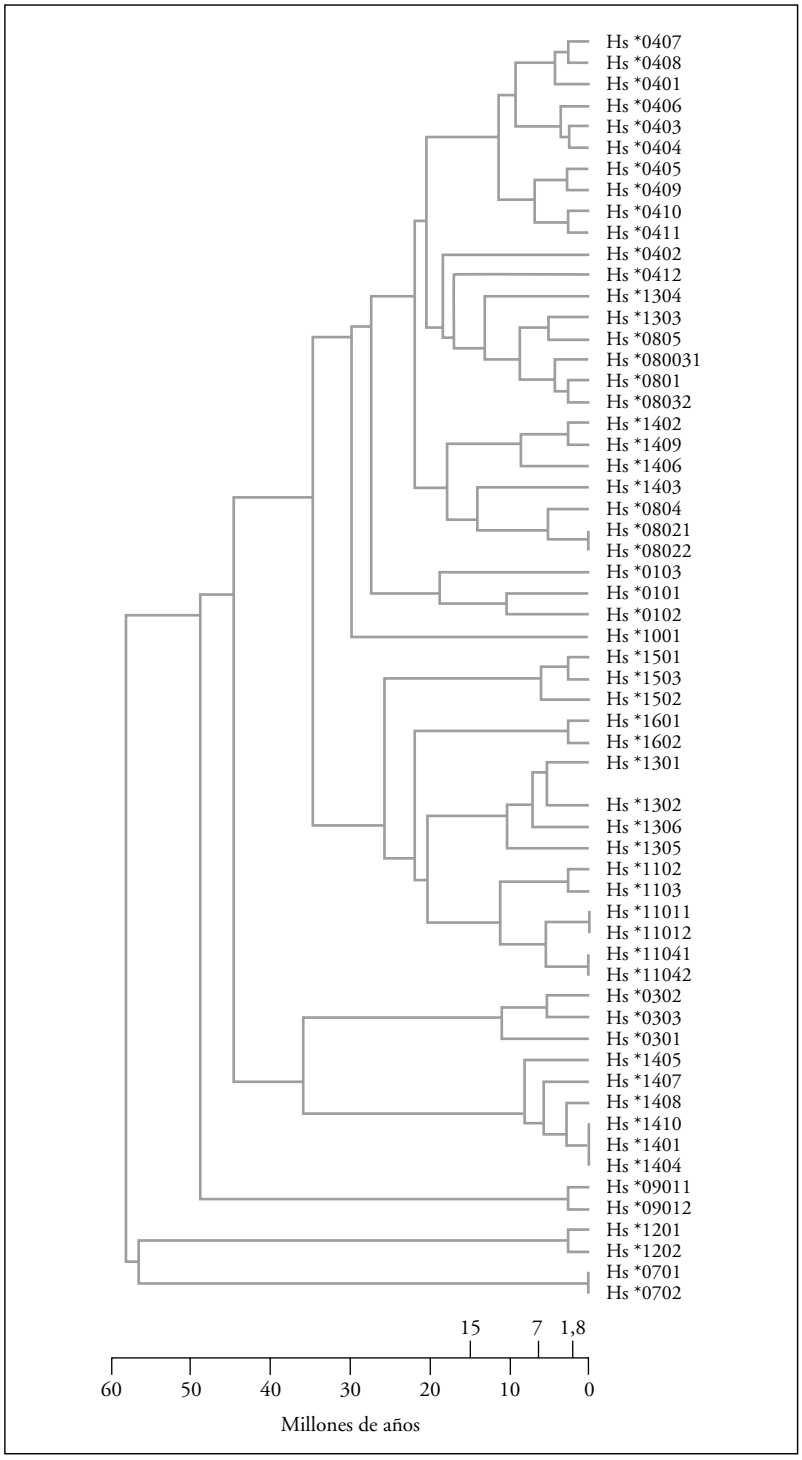


Figura 21.6 Árbol genealógico de los 59 genes humanos *DRB1,* construido de acuerdo con el método que asume iguales tasas de evolución a lo largo de las ramas (Ayala, 1995).

Caja 21.13 Calculando los antepasados

El número de ancestros de un individuo en una generación pasada es, en principio, 2^n, donde n es el número de generaciones transcurridas. El valor de 2^n es 1.024 si se trata de 10 generaciones, más de un millón si se trata de 20 generaciones y más de mil millones si se trata de 30 generaciones. Pero, de hecho, el número de antepasados es mucho menor de lo que dan tales cálculos cuando se trata de muchas generaciones porque unos mismos antepasados se repiten en las genealogías ancestrales de distintos individuos.

experimentos computacionales. En esos trabajos se crean poblaciones con un número dado de individuos que se reproducen con arreglo a las normas de las poblaciones humanas y mantienen ese proceso de reproducción durante tantos miles de generaciones como se desee. Tales estudios confirman que para que en la humanidad actual existan unos 59 alelos del gen *DRB1* se requiere que, durante los últimos dos millones de años —desde el origen de *H. erectus* al menos—, las poblaciones humanas de las que descendemos hayan tenido en promedio un mínimo de 1000.000 individuos, el mismo número obtenido mediante la teoría de la coalescencia (véase, en particular, Ayala 1995b, y Ayala y Escalante, 1996).

La cifra de la población ancestral en el momento de la aparición de nuestra especie obtenida mediante el estudio del polimorfismo de los genes *DRB1* humanos puede calcularse también utilizando otras técnicas:

- *Mediante el mtDNA*. Si su coalescencia tuvo lugar hace 200.000 años, el número promedio de antepasados de que descendemos sería de unos 10.000 (Ayala 1995b; Wills, 1995). Otros cálculos indican que la coalescencia del mtDNA tiene lugar entre unas fechas que van desde 143.000 hasta 298.000 años (Ruvolo *et al.,* 1993; Horai *et al.,* 1995), o incluso entre 622.000 y 889.000 años (Wills, 1995). Esas cifras corresponderían a una población ancestral promedio de entre 31.100 y 44.450 individuos.
- *Mediante los cromosomas Y.* La teoría de la coalescencia indica que el origen de los humanos actuales se remonta a un cromosoma Y de hace unos 270.000 años, con un margen de confianza que se extiende de cero a 800.000 años. Si asumimos 20 años por generación, la coalescencia del gen *ZFY* conduce a un tamaño de población efectivo de 13.500 individuos, con un límite superior de confianza del 95% que establece una población de 40.000 individuos. Pero si tomamos en cuenta la desviación estándar de la media de la coalescencia, el límite superior del 95% sube a 80.000 individuos (Ayala, 1995b).

5. El efecto fundador

Las teorías de especiación basadas en el «efecto fundador» proponen que la aparición de una nueva especie tiene lugar precisamen-

Caja 21.14 Cromosoma Y

El cromosoma Y es en parte la contrapartida genética del mtDNA: se hereda de los padres, aunque sólo está presente en los hijos varones. Hay regiones del cromosoma Y que no son homólogas con el cromosoma X y que, por tanto, son transmitidas sólo por línea paterna de la misma forma en que el mtDNA es transmitido sólo por línea materna. La secuenciación de un fragmento de 729 nucleótidos del gen *ZFY* del cromosoma Y, que se piensa que está involucrado en la maduración de los testículos o del esperma, fue realizada en una muestra de 38 varones representativos de los principales grupos étnicos sin encontrar variación ninguna (Dorit *et al.,* 1995; véase también Hammer, 1995, y Whitfield *et al.,* 1995).

Caja 21.15 Efecto fundador

La importancia de la especiación por efecto fundador es un asunto sujeto a debate. Ciertos experimentos han llevado a la conclusión de que esa forma de especiación es menos probable de lo que algunos autores proponen (Moya y Ayala, 1989; Galiana *et al.,* 1993).

te como consecuencia de un acontecimiento fundador o «cuello de botella», de manera que la nueva población se establece a partir de muy pocos individuos e incluso de sólo uno (una hembra fecundada). Ese fenómeno puede darse cuando una población sufre una reducción drástica debido a causas biológicas o físicas (climáticas, por ejemplo) o, más a menudo, cuando los «fundadores» ocupan un nuevo hábitat como una isla, un lago o un territorio antes deshabitado. Si la población prospera, su acervo genético puede ser muy diferente del original debido a los llamados errores de muestreo, de manera que tiene lugar una «revolución genética» durante el proceso de reajuste del nuevo acervo genético (Maaños, 1954; 1963; 1982).

El efecto fundador fue, según algunos autores (por ejemplo, Brown 1980; Cann *et al.* 1987; Stoneking *et al.* 1990; Vigilant y colaboradores 1991), la circunstancia que favoreció la evolución de los caracteres distintivos de los humanos modernos, quienes descenderían de muy pocos individuos (véase capítulo 20).

Es factible examinar la posibilidad de que uno o varios cuellos de botella hayan podido tener lugar en la evolución humana. La conclusión de los estudios teóricos y los modelos de simulación en computadora indica que, si hubo algún cuello de botella poblacional así, nunca implicó una reducción que llevase a menos de 5.000 a 10.000 individuos (Ayala y Escalante, 1996). Este número es consistente con las estimaciones más bajas derivadas de los polimorfismos del mtDNA y el gen *ZFY*. Por el contrario, es posible demostrar que durante millones de años las poblaciones de que descendemos contaron con un promedio de al menos 100.000 individuos (Ayala, 1995b; Ayala *et al.,* 1994).

6. La huella de los primeros humanos modernos

Como vimos en el capítulo anterior, las evidencias nucleares apoyan la hipótesis del origen africano reciente (≈100.000 años) de los humanos modernos pero con unos matices que es preciso comentar, como la huella que ha quedado de ese episodio de aparición de los humanos modernos. ¿Existe algún grupo actual que podamos calificar de más próximo a aquellos primeros *Homo sapiens?*

Toomas Kivisild y colaboradores (2006) llevaron a cabo un análisis del mtDNA completo de 277 pertenecientes a cinco haplogrupos africanos, L0 a L5 de lenguas de clicks (véase caja 21.16). El cladograma más

Caja 21.16 Etnia San

Khoe-San es el nombre recomendado por el San Council para sustituir al más comúnmente utilizado Khoisan. En ambos casos se trata de la agrupación de las poblaciones sudafricanas Khoekhoe y San, de lenguaje de clicks. Los Khoekhoe incluyen a los grupos Nama —provincia de Northern Cape—, Koranna —Kimberley y Free State— y Griqua —Western Cape, Eastern Cape, Northern Cape, Free State y Kwa-Zulu-Natal. Los San incluyen a los grupos Khomani San —región del Kalahari—, Khwe y !Xun—Platfontein (Kimberley) (http://www.iwgia.org/regions/africa/south-africa/894-update-2011-south-africa).

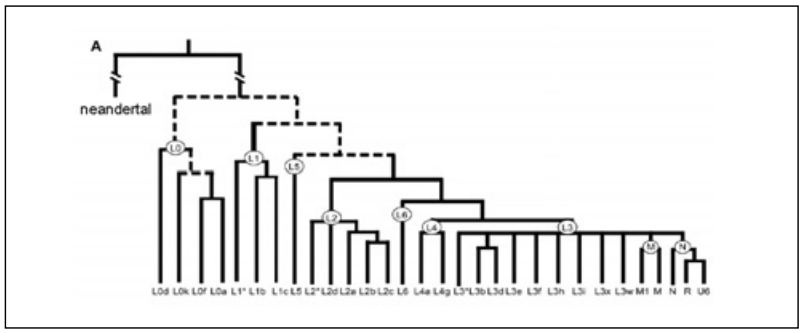


Figura 21.7 Cladograma de evolución de la estructura de mtDNA entre los distintos haplogrupos africanos. (Ilustración de Gonder *et al.,* 2007).

parsimonioso obtenido indica que el L0d, correspondiente a la población Khoe-San, es el subhaplogrupo ancestral respecto del resto de los africanos (véase figura 21.7).

Los análisis recientes de los polimorfismos de nucleótido único (SNP, capítulo 20) en el DNA nuclear apoyaron el origen subsahariano de los humanos modernos (Jakobsson *et al.,* 2008; Li *et al.,* 2008). El trabajo de comparación del genoma completo llevado a cabo por Stephan Schuster y colaboradores (2010) permitió precisar aún más la relación de los Khoe-San —que hablan una lengua peculiar, de «clicks», distinta a todas las demás del mundo aunque compartida con otros cazadores-recolectores africanos como los Hadza o los Sandawe (Gonder *et al.,* 2007)— con otras etnias. Schuster *et al.* (2010) obtuvieron el DNA nuclear completo de un bosquimano San y un Bantú —una etnia sudafricana cuya lengua, bantú, no pertenece al grupo de los lenguajes de clicks—, junto a las regiones codificadoras de proteínas de tres grupos más de cazadores-recolectores de distintos grupos Khoe-San del Kalahari.

Los bosquimanos San resultaron contar en promedio con mayores diferencias genéticas

Figura 21.8 El área delimitada por la línea de puntos corresponde al ámbito geográfico de la lengua Khoe-San —lenguaje de clicks—; el área exterior, de color gris intermedio, al ámbito de las lenguas Níger-Congo. El área de color gris oscuro indica la zona de clima árido y el área central, de color gris claro, la de clima desértico. Las letras corresponden a los sujetos sobre cuyo genoma se realizó el estudio: (A), bosquimano de lengua Tuu; (B a D) bosquimano de lengua Juu —las lenguas Tuu y Juu pertenecen al grupo Khoe-San—; (E) Bantú (Schuster *et al.,* 2010).

Caja 21.17 La muestra de Sudáfrica

La elección de la muestra hecha por Schuster *et al.* (2010) tuvo un sentido simbólico al obtener la secuenciación completa del genoma del arzobispo Desmond Tutu, de la etnia Bantú, conocida figura de la Iglesia anglicana cuyo protagonismo durante la lucha contra el *apartheid* en Sudáfrica alcanzó un eco mundial. Los autores atribuyeron hipotéticamente la proximidad genética existente entre las etnias ajenas a los cazadores-recolectores a la posible selección adaptativa que se realizó al surgir el modo de vida agrícola.

entre sus distintos grupos que las que existen, por ejemplo, entre un europeo y un asiático (Schuster *et al.,* 2010).

El detalle de la variación genética de los Khoe-San ha sido ofrecido por Carina Schlebusch y colaboradores (2012) a través del genotipado de ≈2, 3 millones de SNP en 220 sudafricanos. Los resultados del trabajo indicaron que la divergencia entre los Khoe-San y el resto de los humanos modernos africanos tuvo lugar hace más de 100.000 años —es decir, muy cerca del propio proceso de aparición de *Homo sapiens*—, aunque la distribución genética interna de los Khoe-San actuales se remonta sólo a unos 35.000 años.

De acuerdo con la localización de las variaciones genéticas determinada por Schlebusch *et al.* (2012), las regiones con mayor probabilidad de haber sufrido una selección positiva en los primeros humanos modernos serían las que contienen los genes:

- *ROR2,* implicado en la regulación del desarrollo de huesos y cartílagos.
- *SPTLC1,* relacionado con la neuropatía sensorial hereditaria.
- *SULF2,* que regula el desarrollo de los cartílagos y cuyas anomalías distorsionan el desarrollo cerebral.
- *RUNX2,* regulador del cierre de la fontanela, con alelos asociados a la displasia cleidocraneal (Schlebusch *et al.,* 2012).
- *SDCCAG8,* implicado en la microcefalia.
- *LRAT,* que ha sido asociado al alzhéimer.

Las dos primeras de esas regiones son las que cuentan con indicios más altos de selección positiva. De las cuatro restantes, la que contiene *RUNX2* es la más extensa (≈900 kilobases). Y todas ellas guardan alguna relación con el desarrollo del cerebro.

7. La dispersión de los humanos modernos

Hemos visto que, de forma reiterada y coincidente, los bosquimanos San aparecen en los estudios recientes como los mejores candidatos disponibles a la hora de identificar a los humanos actuales más próximos a los primeros *Homo sapiens*.

Con la perspectiva geográfica centrada en África, y la temporal que apunta hacia los 115.000 años como fecha más probable para la divergencia entre los San y los demás grupos humanos (Stoneking y Krause, 2012), la secuencia de dispersión de los humanos modernos que mejor se ajusta a los datos disponibles es la que se muestra en la figura 21.9.

La emigración de los humanos modernos de África hasta el Oriente Próximo y Medio —con una eventual extensión hacia el sur de Siberia— pudo haber tenido lugar hace unos 100.000 años, aunque la llegada a Asia central y oriental, Oceanía y Europa se habría retrasado probablemente hasta unas fechas de entre 60.000 y 35.000 años (Schaffnet *et al.,* 2005; Mellars, 2006; Lohmueller *et al.,* 2009; Wollstein *et al.,* 2010; Higham *et al.,* 2011; Hublin, 2012; Lowe *et al.,* 2012; Meyer *et al.,* 2012). Los restos arqueológicos y los datos de DNA apoyan la hipótesis de que la colonización de América comenzó hace 15.000 a 16.000 años, siguiendo una ruta a través de Canadá y, tal vez, otra por la costa occidental —puede que gracias al uso de embarcaciones, u otros medios—, llegando hasta Monte Verde, en Chile, hace 14.600 años (Curry, 2012).

Una secuencia de dispersión así pone de manifiesto que los primeros humanos modernos salidos de África tuvieron la oportunidad de coincidir con los pobladores hominínos locales tanto en Oriente Próximo y

Caja 21.18 *RUNX2*

Como se recordará, *RUNX2* fue indicado por Richard Green y colaboradores (Green *et al.,* 2010) como gen candidato en la selección positiva de humanos modernos frente a neandertales (véase capítulo 20).

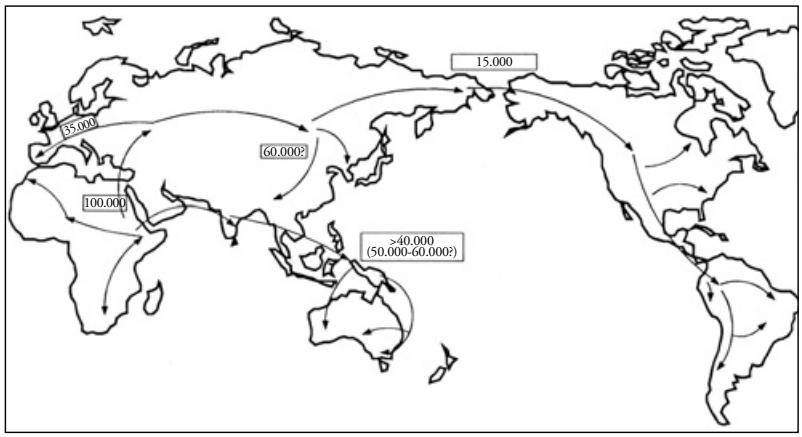


Figura 21.9 Historia y rutas de dispersión de los humanos modernos durante los últimos 100.000 años (modificada de Cela-Conde y Ayala, 2007).

Caja 21.19 Saliendo de África

La existencia de una correlación sorprendentemente precisa entre la diversidad genética de una población y la distancia geográfica entre esa población y el este de África —indicada por Prugnolle, Manica y Balloux (2005)— es consistente con el origen africano y una dispersión geográfica gradual.

Medio como en Asia central. De acuerdo con el origen africano de *Homo sapiens,* se trataría de un «reencuentro» entre linajes que divergieron mucho antes de esos cerca de 100.000 años atribuidos a la salida de los humanos modernos de África.

La secuenciación de los respectivos genomas ha permitido estimar las fechas de divergencia entre las respectivas poblaciones de humanos modernos, neandertales y denisovanos. La primera separación se produjo entre los humanos actuales y una población hominina ancestral que emigró de África hacia Europa y Asia, episodio que se estima que tuvo lugar hace unos 350.000 años (Green *et al.,* 2010; Reich *et al.,* 2010). En la medida en que los genomas manifiestan que neandertales y denisovanos están más relacionados entre sí que lo están con los humanos modernos, la interpretación más razonable apunta a que tanto los neandertales como los denisovanos se originaron a partir de esa población más antigua salida de África.

La fecha de divergencia entre denisovanos y neandertales se estima entre 125.000 y 150.000 años (Green *et al.,* 2010; Schuster *et*

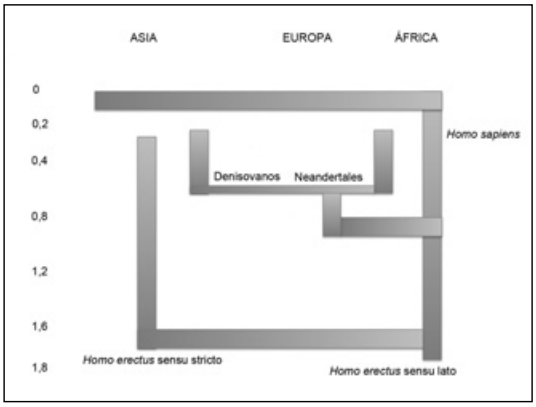


Figura 21.10 Evolución de *H. erectus* a *H. sapiens,* denisovanos y neandertales (Stringer, 2012, modificado). La figura representa dos emigraciones de África a Europa y Asia. La primera tuvo lugar hace unos 350.000 años, dando lugar eventualmente a dos especies, la de los neandertales y la de los denisovanos —que divergen una de otra hace entre 125.000 y 150.000 años. Una nueva salida de África se produce hace unos 100.000 años, cuando comienza la emigración de los humanos modernos, *H. sapiens,* hacia Asia y Europa.

al., 2010; Meyer *et al.,* 2012). A su vez, los datos moleculares indican, como ya hemos dicho, que los humanos modernos aparecieron en África hace entre 115.000 y 150.000 años, es decir, unos 200.000 años después de la salida de África de la población ancestral común de las tres especies (véase figura 21.10).

8. Huella actual de las hibridaciones

Como sabemos, la Hipótesis Multirregional sostiene que las poblaciones de humanos modernos y las locales de cada continente se hibridaron de forma continuada, mientras que la del Reemplazamiento niega la existencia de cruce alguno. Los estudios genéticos más recientes (Green *et al.,* 2010; Reich *et al.,* 2011) muestran que no sucedió ni una cosa ni la otra; el acontecimiento principal fue la emigración desde África de nuevas poblaciones de humanos modernos pero también se produjeron episodios de hibridación esporádicos y aislados cuya huella ha quedado reflejada en el DNA actual.

Las relaciones genéticas entre *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* comenzaron a ser conocidas gracias al análisis de Richard Green y colaboradores (2006) realizado sobre un millón de pares de bases de genoma neandertal (véase capítulo 20). Las comparaciones de SNP entre la totalidad del genoma neandertal y cinco individuos de diferentes etnias de humanos actuales procedentes de África occidental (Yoruba), África del sur (San), Francia, China (Han) y Nueva Guinea (Papúa), con el genoma del chimpancé y orangután como contraste para determinar el carácter ancestral, permitieron precisar las distancias genéticas existentes entre las distintas poblaciones (Green *et al.,* 2010).

Uno de los resultados más sorprendentes del trabajo de Green y colaboradores (2010) es el de haber descubierto que los neandertales se encuentran más alejados de los individuos africanos que de los europeos y asiáticos. Entre el 2 y el 4% del genoma de los humanos no africanos o africanos del norte del Sahara procede del genoma neandertal, pero esa huella genética no existe en las poblaciones subsaharianas. La explicación más parsimoniosa de ese hecho apunta a que existió un flujo genético entre los neandertales y los humanos modernos posterior a la salida de África de éstos pero anterior a la diferenciación de las poblaciones no africanas, es decir, en una fecha cercana a los 80.000 años. El lugar más probable para ese flujo sería Oriente Próximo (Green *et al.,* 2010) (véase figura 21.11).

La obtención del genoma del ejemplar de Denisova (Reich *et al.,* 2011) permitió comprobar a su vez que, por lo que respecta a los nativos de Australia y Nueva Guinea, a ese ≈ 2,5% del genoma procedente de los neandertales se le añade cerca de otro 3% compartido con los denisovanos (véase figura 21.12; Meyer *et al.,* 2012). Este segundo episodio de hibridación debió tener lugar a través de posibles migraciones de denisovanos hacia Nueva Guinea y Australia (Rasmussen *et al.,* 2011; Skoglund y Jakobsson, 2011).

Caja 21.20 Librerías de DNA antiguo

La secuenciación de alto rendimiento del DNA (capítulo 20) ha hecho posible obtener librerías de DNA a partir de muestras pequeñísimas de material humano antiguo, menos de 50 mg, incluyendo varias nuestras de huesos de neandertales (Green *et al.,* 2010), una fracción de un dedo de la cueva de Denisova (Meyer *et al.,* 2012; Reich *et al.,* 2010) y el primer genoma secuenciado de un humano antiguo, obtenido a partir de una muestra congelada de pelo de hace 4.000 años, derivada de un habitante *(«Saggaq»)* de Groenlandia (Rasmussen *et al.,* 2010). La secuencia completa del genoma del ejemplar de Denisova a partir del hueso de un fragmento de un dedo (Meyer *et al.,* 2012) ha permitido incluso determinar ciertos de sus rasgos, que los fósiles disponibles (la fracción del hueso de dedo y dos dientes) no mostraban: sus ojos, pelo y piel eran marrones. Y se trata de una hembra.

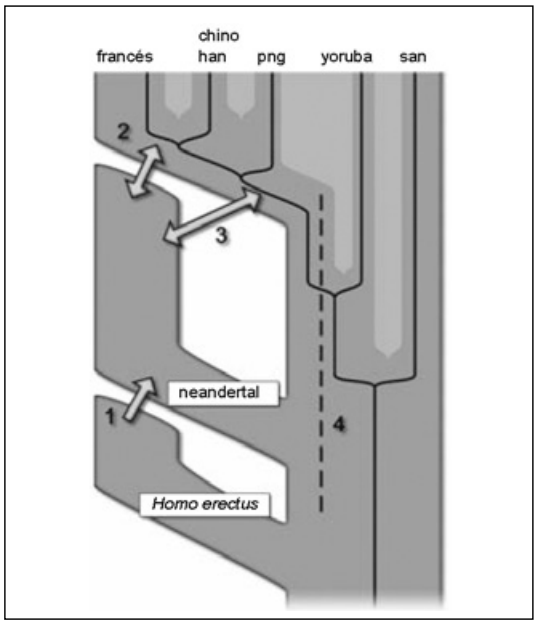


Figura 21.11 Diferentes interpretaciones posibles acerca del flujo de material genético desde los neandertales a los humanos modernos. La indicada por la flecha 3 es explicación más parsimoniosa que implica que el flujo se dio tras la salida de los humanos modernos de África y antes de la separación de las poblaciones no africanas. Green *et al.* (2010) consideraron también, aun dándolas por menos probables, las hipótesis (1) de un flujo genético desde poblaciones de homininos arcaicos (representadas en la figura por *Homo erectus*) que habrían aportado a los neandertales segmentos de una inesperada gran divergencia respecto del genoma de los humanos modernos, y (2) un flujo genético de neandertales a europeos y/o asiáticos. Eventuales flujos de sentido inverso, aún no detectados, pueden ser tenidos también en cuenta como hipotéticos; de ahí las flechas de doble sentido.

Los indicios acerca del proceso de aparición de los humanos procedentes de los estudios moleculares han logrado resolver muchas de las dudas acerca de cómo fue el lugar de origen de la especie, cómo tuvo lugar su proceso de dispersión y cuáles fueron la edad de los principales acontecimientos poblacionales y el tamaño de los grupos ancestrales. No obstante, es el registro fósil el que proporciona mayor información acerca de la morfología de los *Homo sapiens* más antiguos. De cara a establecer claves importantes para las apomorfias de nuestra especie y su filogénesis que abordaremos en los siguientes capítulos, el registro fósil supone una referencia esencial. Veamos cuál es su alcance.

9. El registro fósil y arqueológico de los primeros humanos modernos

Como se recordará, el grado III en la transición de los humanos «arcaicos» a los modernos propuesto por Philip Rightmire (1990) lo constituyen los ejemplares que pueden considerarse ya *Homo sapiens* en un sentido estricto. En el capítulo 18 examinamos los dos primeros grados (I y II) de ese proceso y, al tratar las características de los ejemplares del grado II, nos referimos allí a los seres con características cercanas a las actuales

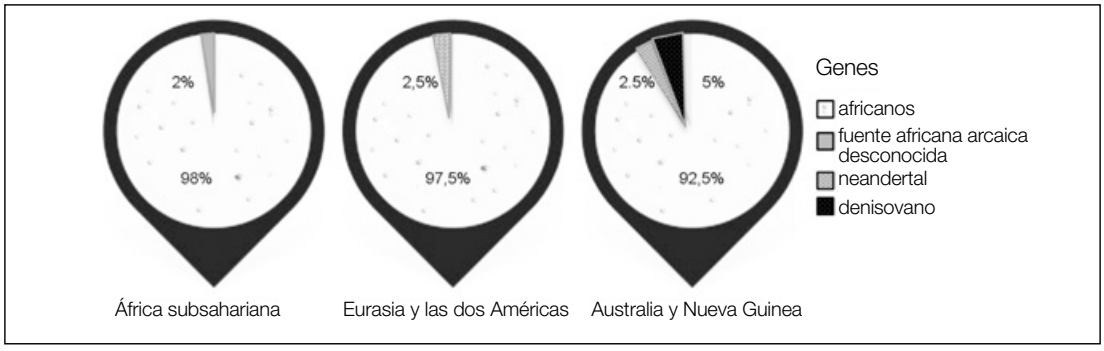


Figura 21.12 Mezcla genética aproximada de humanos modernos con neandertales, denisovanos y arcaicos africanos (modificado de Stringer, 2012).

Caja 21.21 Skhul y Qafzeh

La razón por la que, perteneciendo al taxón *Homo sapiens,* hayamos examinado los ejemplares de Skhul y Qafzeh en el capítulo 18 es que, como vimos allí, esos especímenes fueron tenidos durante un largo tiempo como un tipo particular de *Homo neanderthalensis,* el de los «neandertales progresivos». Remitimos al lector a ese capítulo tanto para la discusión acerca de esa propuesta taxonómica como para el detalle de las características de los fósiles.

que aparecieron en los yacimientos de Skhul y Qafzeh, Israel). La postura más común es la de considerarlos humanos modernos. Están datados en cerca de 100.000 años (Valladas *et al.,* 1988; Stringer *et al.,* 1989; McDermott *et al.,* 1993), aunque otros autores les conceden edades mas recientes, de 78.000-39.000 años (Masters, 1982), o más antiguas, de hasta 120.000 años (Mercier *et al.,* 1993). La fecha de cerca de 100.000 años es consistente con la interpretación más probable de la emigración primera desde África de los humanos modernos y su llegada a Oriente Próximo.

9.1 Klasies River: primeros *Homo sapiens*

Los ejemplares más antiguos de *Homo sapiens* aceptados de forma amplia proceden del extremo más meridional de Sudáfrica, cerca de Ciudad del Cabo. Distintos yacimientos, como Border Cave (De Villiers, 1973), Klasies River Mouth (Singer y Wymer, 1982), Equus Cave (Grine y Klein, 1985), Die Kelders Cave (Grine, Klein y Volman, 1991), Witkrans Cave (McCrossin, 1992) y Hoedjiespunt (Berger y Parkington, 1995) han proporcionado las muestras más importantes disponibles hoy acerca de la aparición de los humanos modernos. Entre las localidades indicadas, Klasies River, situada entre la bahía de Plettenberg y el cabo St. Francis, es la que mejor se conoce (véase figura 21.13).

En 1967-1968 comenzaron las excavaciones en el yacimiento principal de Klasies River, dando lugar a la primera descripción de los sedimentos de la localidad, la fauna fósil y los distintos indicios de ocupación humana que incluyen tanto herramientas de la Middle Stone Age (MSA; véase capítulo 18) como ornamentos al estilo de conchas perforadas (Singer y Wymer, 1982). Ya en esos primeros estudios se atribuyó una presencia antigua, de más de 100.000 años, en la localidad. A partir de 1984, Hillary Deacon dirigió los trabajos del yacimiento que permitieron establecer de manera más precisa sus secuencias estratigráficas y su datación.

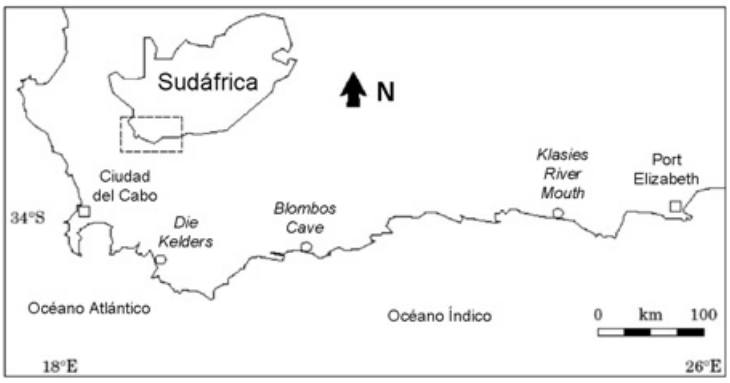


Figura 21.13 Situación de los yacimientos sudafricanos de Die Kelders, Blombos y Klasies River (Grine, Henshilwood y Sealy, 2000).

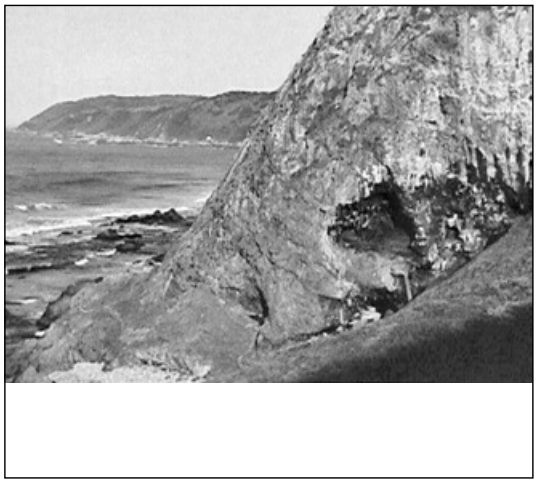
Caja 21.22 MSA africana

Como han indicado Sarah Wurz y colaboradores (2003), los útiles de la MSA africana incluyen pocas clases de artefactos retocados, así que no es fácil realizar una descripción tipológica. Los conjuntos dan la impresión de pertenecer a un estadio de larga duración con pocos cambios tecnológicos. Aun así, la secuencia clásica establecida por Ronald Singer y John Wymer (1982) en el yacimiento principal de Klasies River indica cinco subestadios culturales que son, por orden de antigüedad, MSA I, MSA II, Howiesons Poort, MSA III y MSA IV.

Howiesons Poort es el nombre dado en 1929 por John Goodwin y Clarence van Riet et Lowe a una variación de la MSA caracterizada, entre otras cosas, por la presencia de herramientas que hasta entonces sólo se conocían dentro del Paleolítico Superior europeo (Wurz *et al.,* 2003). De ahí que la cultura de Howiesons Poort fuese relacionada por el abate Breuil —quien visitó Cape Hangklip (Minichillo, 2005), p. 113— con la «neo-antrópica», que se refiere a la de los cromañones del Paleolítico Superior europeo.

El yacimiento principal se encuentra en la costa, en la ladera abrigada de un acantilado de 40 metros de altura que termina en una playa de cantos rodados, fuente importante de núcleos para las tallas líticas. Pese a contar con varias cuevas situadas a distintas altitudes sobre el nivel del mar, el yacimiento principal forma una sola unidad de deposición y no una serie de refugios aislados (Rightmire y Deacon, 2001). La ocupación humana comenzó tras la retirada de las aguas que, en el interglaciar MIS 5c, habían inundado la localidad, con lo que la presencia humana no puede ser superior a los 120.000 años.

Los depósitos más antiguos son los de una gravera de cantos rodados que se conserva en la parte posterior de la cueva 1. Indica el nivel superior de presencia de aguas marinas y no cuenta con restos fósiles. Por encima se encuentra el Miembro LBS, con fósiles humanos y útiles de la MSA I, cuya edad más probable es de 120.000-115.000 años (MIS 5e) (Deacon y Geleijnse, 1988). Del Miembro SAS, con sedimentos de entre 100.000 y 80.000 años de edad en la estimación de Deacon y Geleijnse (1988) —es decir, dentro del largo período cálido MIS 5c que se produjo en la glaciación Würm (Wurz *et al.,* 2003)—, proceden útiles de la MSA II. En el Miembro Superior *(Upper Member)* se han hallado útiles de los modos Howiesons Poort y MSA III junto con algunos dientes aislados (Deacon y Ge-



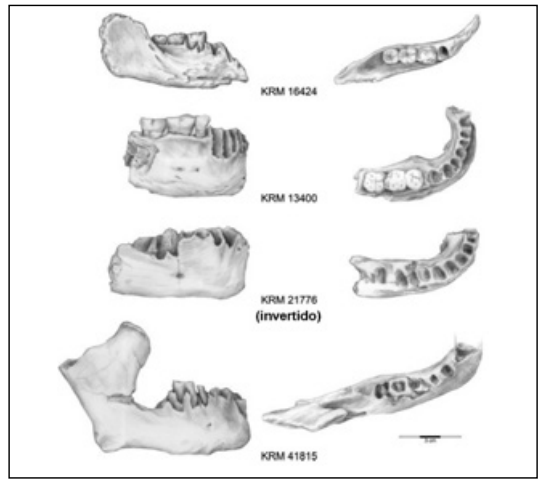


Figura 21.14 Izquierda: fotografía de la entrada del yacimiento principal de Klasies River (Deacon, 2001). Derecha: mandíbulas de Klasies River en vistas lateral y oclusal (Royer *et al.,* 2009).

Caja 21.23 El tamaño de las mandíbulas de Klasies River

Yin Man Lam, Osbjorn Pearson y C. M. Smith (1996) apuntaron que el alto grado de dimorfismo sexual en la muestra mandibular de Klasies River se deduce del tamaño muy pequeño de KRM 16424, atribuida a una hembra. Todos los demás ejemplares, mucho más grandes, se consideran masculinos. Pero si alguna de esas piezas mayores correspondiese a otra hembra, habría que concluir que el dimorfismo sexual de la población del yacimiento ha sido sobrevalorado.

leijnse, 1988), con edades para ese miembro que, de acuerdo con la fecha atribuida a la tradición Howiesons Poort, deberían ser superiores a los 70.000 años. La cueva 1A contiene, dentro del Miembro Superior, pruebas de uso del fuego.

Del nivel LBS de Klasies River proceden dos maxilares fragmentarios, indicados por Hilary Deacon y Vera Geleijnse (1988), pero la mayoría de los restos humanos de Klasies River ha aparecido en el nivel SAS. Las mandíbulas son el elemento mejor representado, con la muestra que forman los ejemplares KRM 13400, 16424, 21776 y 41815. Las diferencias de tamaño son considerables, hecho que se interpreta como indicio de un dimorfismo sexual importante (Rightmire y Deacon, 2001) (véase caja 21.23).

También proceden del nivel SAS un fragmento de frontal y otro de temporal (Singer y Wymer, 1982). Por lo que se refiere a los postcraneales, ese nivel de Klasies River ha proporcionado muy pocos fósiles. Cabe mencionar un fragmento de radio (Singer y Wymer, 1982), un fragmento de cúbito (Churchill *et al.,* 1996) y tres metatarsos del pie (Rightmire *et al.,* 2006). El estudio de Philip Rightmire y colaboradores (2006) de estos últimos restos apuntó a una coincidencia en ciertos caracteres con los ejemplares de Qafzeh y Skhul de Israel, aunque los individuos de Klasies River habrían tenido una altura considerable. Otros de los rasgos de esos postcraneales caen también fuera del rango indicado por los humanos modernos más antiguos de Oriente Próximo. La conclusión de Rightmire *et al.* (2006) apuntó a que, con los especímenes poco informativos de que se dispone, es difícil sacar conclusiones firmes acerca de las afinidades filogenéticas de los homininos de Klasies River con los del resto de poblaciones del Pleistoceno.

Colin Groves y Alan Thorne (2000) han indicado que se pueden mantener distintas hipótesis respecto de la relación que mantienen los ejemplares de Klasies River. Éstos podrían ser afines a:

1. Los indígenas sudafricanos actuales (bosquimanos Khoe-San).
2. Los africanos actuales en general.
3. Los humanos modernos en general.
4. Los sapiens «arcaicos» relacionados con las poblaciones de Skhul y Qafzeh (Israel) y Djebel Irhoud (Marruecos).
5. Poblaciones más arcaicas aún, como las de Florisbad, Saldanha (Sudáfrica), Kabwe (Zambia), Tighenif (Argelia) y Casablanca (Marruecos), y sus contemporáneas en Europa.
6. Ninguno de ellos, constituyendo un grupo aparte no relacionado con ningún otro.

Con el fin de someter a prueba esas hipótesis, Groves y Thorne (2000) llevaron a cabo un análisis canónico de funciones discriminantes para obtener el emplazamiento más probable de la muestra de Klasies River.

Los resultados del análisis (véase caja 21.24) llevaron a Groves y Thorne (2000) a concluir que la población de Klasies River debe ser considerada como afín a *Homo sapiens* en general (hipótesis 3), o bien como un grupo aparte (hipótesis 6). Entre esa alternativa, los autores prefirieron la primera posibilidad. Dicho con otras palabras, los homininos de Klasies River serían humanos modernos.

Caja 21.24 El análisis de Groves y Thorne (2000)

El análisis de Groves y Thorne (2000) incluyó el frontal KRM 16425 y las mandíbulas KRM 13400, 14695, 16424, 21776 y 41815 de Klasies River, comparando esos fósiles con 5 ejemplares del Pleistoceno Medio de Europa y África, 3 de Skhul/Qafzeh, 13 de proto-Bosquimanos de Sudáfrica, 20 de África occidental y 20 del Paleolítico Superior de África del norte y Europa. Las conclusiones de Groves y Thorne (2000) fueron como sigue. El análisis apenas logró discriminar el frontal 16425, demasiado fragmentario, excluyendo sólo la hipótesis 2 y en cierta medida la 5. Dos análisis mandibulares fueron lo más indicativos, excluyendo el primero las hipótesis 1, 2 (probablemente) y 4. El segundo análisis excluyó las hipótesis 2 (probablemente), 4 y 5. Mediante comparaciones no métricas, Groves y Thorne desecharon las hipótesis 1, 4 y 5.

Otras localidades del cabo de Buena Esperanza han suministrado restos humanos, aunque aún más escasos que los de Klasies River Mouth. Durante las campañas de 1997-1998, se hallaron en Blombos Cave cuatro dientes, dos de ellos de leche (Frederick E. Grine *et al.,* 2000). El nivel correspondiente a la MSA de Die Kelders 1 (DK1) proporcionó más ejemplares cuya edad se ha cifrado entre 60.000 y 80.000 años (F. E. Grine, 2000).

Según G. Philip Rightmire y Hilary Deacon (2001), dos de los molares hallados en DK1 entran por completo en el rango de los sudafricanos actuales. Sin embargo, el análisis de Frederick Grine (2000) puso de manifiesto los porqués de la falta de certeza sobre el estatus taxonómico cerca de los fósiles de DK1, aplicable a todas las localidades sudafricanas. Constituyen la muestra hasta 27 ejemplares —24 dientes aislados, un fragmento mandibular (AP 6276) y dos falanges (AP 6267 y 6268)— procedentes de cerca de diez individuos, muchos de ellos infantiles. La morfología dentaria parece moderna pero, como indicó Grine (2000), sus rasgos que les acercan a los humanos actuales son en su mayor parte plesiomorfias —rasgos primitivos— que no permiten establecer afinidades filogenéticas ni confirmar su posible pertenencia a *Homo sapiens*.

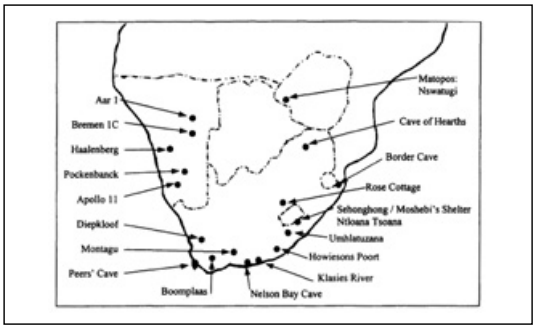


Figura 21.15 Principales yacimientos con útiles del modo de Howiesons Poort en Sudáfrica (Sarah Wurz, 1999).

¿A qué se debe, entonces, la práctica unanimidad al considerar a Sudáfrica y, en particular, las localidades del cabo de Buena Esperanza como la cuna más antigua de los humanos modernos identificada sin dudas?

Las evidencias arqueológicas, las herramientas y los demás objetos de Klasies River llevaron a Hilary Deacon (1989) a situar en alrededor de 100.000 años atrás la presencia de seres humanos modernos en Sudáfrica. Éstos habrían sido capaces de enfrentarse con el deterioro ambiental, manteniendo sus poblaciones pese al descenso en la disponibilidad de recursos a causa del enfriamiento del clima. En opi-

Caja 21.25 Nivel LSA

En el nivel LSA de DK1, Die Kelders, aparecieron varios huesos humanos adultos y un esqueleto parcial infantil dados por «completamente modernos» sin duda alguna (G. P. Rightmire, 1979). Pero su edad es casi actual: 2.000 años, como mucho (F. E. Grine *et al.,* 1991).

nión de Deacon (1989) fueron mecanismos sociales y cognitivos similares a los de nuestra especie, con el uso de los artefactos como símbolos, los que permitieron el éxito adaptativo de Klasies River situando ese yacimiento como unas de las evidencias más antiguas acerca de la aparición de los seres humanos modernos.

9.2 El ejemplar de Hofmeyr

Un cráneo muy bien conservado, aunque con un historial de desperfectos posteriores a su recuperación, fue descubierto en 1954 en un canal seco del río Vlekpoort, cerca de la ciudad de Hofmeyr (provincia de Eastern Cape, Sudáfrica) (Grine *et al.,* 2007). En el momento del hallazgo no aparecieron más fósiles ni herramientas asociadas y, al haber desaparecido el canal bajo el barro a causa de la construcción de una presa aguas abajo, el emplazamiento original se volvió inaccesible.

La figura 21.16 muestra el estado del cráneo de Hofmeyr en la época de su descubrimiento y en la actualidad. Frederick Grine y colaboradores (2007) atribuyeron los daños causados en la década de 1960 en el fósil a la toma de muestras con el propósito de obtener una datación por el método del carbono 14, aunque sin resultado alguno.

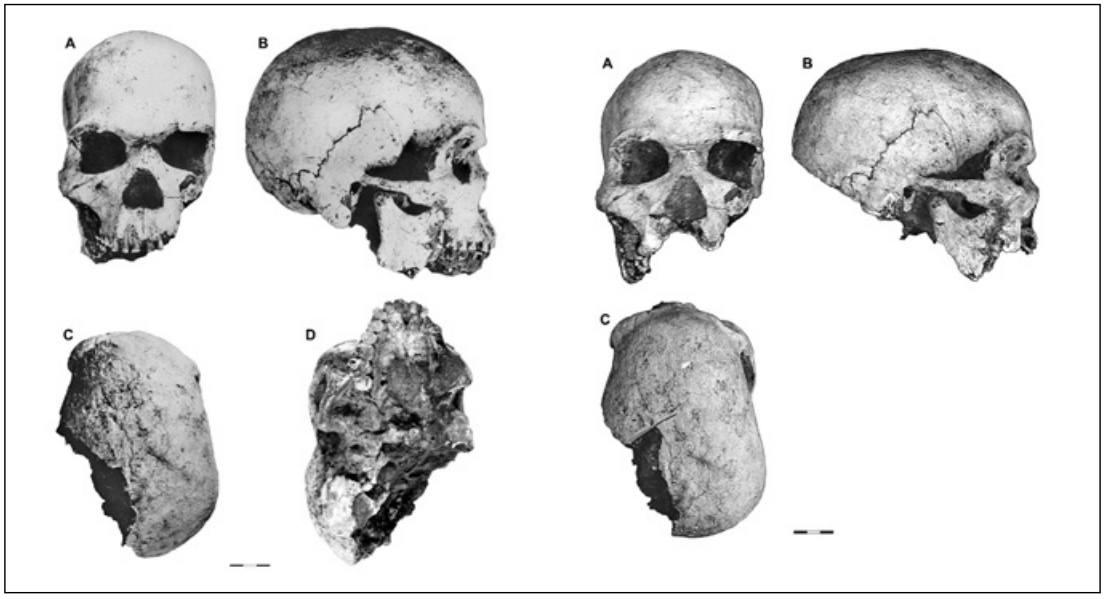


Figura 21.16 Cráneo de Hofmeyr en 1965 (izquierda) y 1993 (derecha) (Grine *et al.* 2010). Escalas en centímetros.

Caja 21.26 El hallazgo del cráneo de Hofmeyr

La fecha de descubrimiento del cráneo de Hofmeyr dada por Frederick Grine y colaboradores en su artículo de 2007 fue la del año 1952. Grine *et al.* (2010) sostuvieron que la correcta es 1954 si se toma en cuenta la correspondencia archivada en el East London Museum. Grine *et al.* (2010) indicaron también que el cráneo fue liberado por Raymond Dart del bloque en que se encontraba incrustado pero Dart dejó intacta la matriz que llenaba la cavidad endocraneal para no deteriorar el fósil. Las fotografías tomadas en 1965 por A. R. Hugues, del Departamento de Anatomía de la Universidad de Witwatersrand, y las medidas que se incluyeron en la tesis doctoral sobre el ejemplar hecha por K. W. Kayek ese mismo año ayudaron a la reconstrucción virtual llevada a cabo por Grine *et al.* (2010).

Frederick Grine y colaboradores (2007) lograron precisar la edad del cráneo por el método de la luminiscencia, obteniendo una cifra de 36,2 ± 3,3 miles de años. Esa fecha pone de manifiesto la importancia del ejemplar, dado que pertenece al rango temporal que coincide con la aparición de las culturas modernas —Paleolítico Superior en Eurasia; Edad de Piedra Superior (LSA, *Late Stone Age*) en África subsahariana— y con la entrada de los humanos modernos en Europa.

El ejemplar de Hofmeyr es, tanto por edad como por morfología, un *Homo sapiens*. Su aspecto es, no obstante, primitivo si se compara con los africanos actuales en rasgos como la glabela prominente, el torus supraorbital continuo y de cierto grosor, el hueso malar estrecho, alto y delgado, una pared frontal amplia en el maxilar y molares con coronas comparativamente grandes (Grine *et al.,* 2007). No obstante, los autores que llevaron a cabo la reinterpretación de 2007 indicaron que no cuenta con las apomorfias neandertales.

Las afinidades fenéticas del cráneo de Hofmeyr fueron estudiadas por Frederick Grine y colaboradores (2007) por medio de un análisis multivariante de las medidas lineales y las coordenadas tridimensionales de 19 puntos comparadas con las de humanos modernos del norte de África (Mesolítico), África subsahariana, Eurasia occidental, Oceanía y Asia oriental/Nuevo Mundo, además de dos neandertales, cuatro humanos modernos del Paleolítico Superior y un humano moderno de Levante también del Paleolítico Superior. El fenograma de la figura 21.17 muestra las relaciones fenéticas entre todas esas muestras calculadas mediante el método UPGMA *(unweighted pair group method with arithmetic average),* un algoritmo de agrupamiento utilizado para establecer similitudes fenotípicas.

El fenograma de la figura 21.17 pone de manifiesto una mayor afinidad morfológica del cráneo de Hofmeyr con los ejemplares del Paleolítico Superior de Eurasia (EUP en el diagrama) que con los africanos del Mesolítico (NAE) o las poblaciones más antiguas de Sudáfrica (la muestra SAN se tomó de indígenas Khoe-San). Ese resultado apoya, de acuerdo con Grine *et al.* (2007), la hipótesis de que los primeros humanos modernos migraron a Eurasia, aunque se contradice con lo indicado antes respecto de la relación más estrecha entre los ancestros humanos y los bosquimanos San.

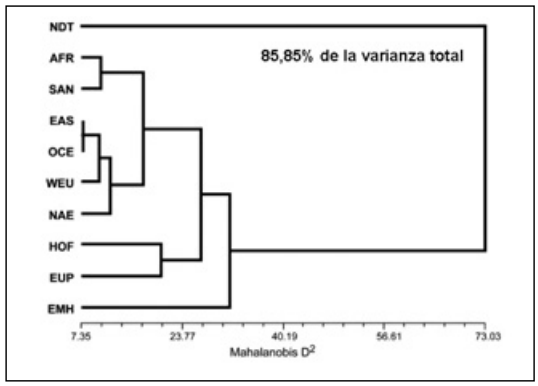


Figura 21.17 Árbol UPGMA de afinidades fenéticas entre muestras de neandertales (NDT), África subsahariana (AFR), Sudáfrica (SAN), Asia oriental/Nuevo Mundo (EAS), Oceanía (OCE), Eurasia occidental (WEU), África del norte (NAE), el ejemplar de Hofmeyr (HOF), Eurasia del Pleistoceno Superior (EUP) y el cráneo Skhul 5, humano moderno del Pleistoceno Superior (EMH) (Grine *et al.,* 2007).

9.3 Otros ejemplares africanos antiguos de *Homo sapiens*

De una edad indeterminada pero que puede darse por cercana a las fechas de aparición de nuestra especie son dos cráneos (Irhoud 1 y 2) y una mandíbula juvenil (Irhoud 3) de Djebel Irhoud, Marruecos, clasificados como neandertales por su descubridor (Ennuchi, 1963), pero tenidos más tarde por *Homo sapiens sapiens* (Hublin y Tillier, 1981). También son de Marruecos los dos conjuntos de fragmentos craneales, mandibulares y maxilares de Dar-es-Soltan (Ferembach, 1976), a los que McBrearty y Brook (2000) concedieron entre 60.000 y 90.000 años, y las mandíbulas halladas en Té-

mara (Vallois, 1960) y Zouhrah (Close, 1984), ambas con mas de 40.000 años, que fueron elevados hasta quizá 130.000 por McBrearty y Brooks (2000). En Taramsa (Egipto) ha aparecido un esqueleto juvenil parcial (Vermeersch *et al.,* 1998). De Soleb (Sudán) vienen fragmentos craneales y mandibulares de tres individuos (Giorgini, 1971).

Unos fósiles importantes encontrados en Omo (Etiopía) son un esqueleto parcial (Omo I) con una edad de unos 130.000 años y un cráneo (Omo II) aún más antiguo —aunque de atribución dudosa a *H. sapiens*— hallados, respectivamente, en los Miembros KHS y PHS de la Formación Kibish (Day, 1969). De Tanzania proceden varios molares de Mumba Rock Shelter con 110.000-130.000 años (Bräuer y Mehlman, 1988). De Kabua (Kenia), los fragmentos mandibulares y craneales de dos individuos, de edad incierta (Withworth, 1966).

Pero los indicios fósiles acerca de ejemplares de nuestra propia especie podrían ir incluso mas atrás en el tiempo. Un cráneo (KNM-ER 3884) y un fémur (KNM-ER 999) de Koobi Fora (Kenia) son considerados por Bräuer y colaboradores (1997) como los ejemplares más antiguos disponibles de seres cercanos a los humanos modernos, con una edad respectiva de 270.000 y 300.000 años obtenida mediante series de uranio (Bräuer *et al.,* 1997). La edad de 640.000 años atribuida a los especímenes de Bodo (Clark *et al.,* 1994) llevaría más lejos todavía el origen de nuestra especie si el «hombre de Bodo» se considera como un ser humano de aspecto moderno. Y de otorgar esa condición al ejemplar de Danakil (Abbate *et al.,* 1998), entonces nos habríamos remontado a cifras que rondan el millón de años. Esas fechas quedan ya muy lejos del rango en que se mueven los indicios proporcionados por los métodos moleculares.

9.4 Hibridación africana

Pese a las explicaciones acerca de una evolución en mosaico para las plesiomorfias retenidas por ejemplares como el de Hofmeyr, si la transición desde el grado I («arcaicos») al grado III (humanos modernos) la entendiésemos como una sucesión lineal en la que, con el paso del tiempo, las poblaciones van incorporando cada vez más los rasgos propios de nuestra especie, nos encontraríamos con un problema puesto de manifiesto por Günther Bräuer (2008). En un trabajo dedicado a analizar el origen de la anatomía de los humanos modernos, Bräuer (2008) indicó que las evidencias acumuladas a partir de mediados de la década de 1970 —incluyendo el descubrimiento de fósiles como los cráneos de Ndutu, Laetoli y Bodo—, pusieron de manifiesto que humanos «arcaicos» de aspecto muy antiguo habrían permanecido en África hasta edades entre 40.000 y 30.000 años. Pues bien, si se da por bueno que los humanos modernos, es decir, *Homo sapiens,* aparecieron hace al menos 100.000 años, ¿cómo cabe entender la presencia simultánea de los ejemplares «arcaicos» y «modernos» durante un tiempo tan prolongado?

Una posible explicación acerca de las relaciones existentes entre esas distintas formas fósiles la han indicado Michael Hammer y colaboradores (2011). El trabajo de Hammer *et al.* (2011) se dirigió a comprobar el grado de verosimilitud de la hipótesis de la separación genética absoluta entre las poblaciones de uno y otro grupo, es decir, de los «arcaicos» que indican una evolución a partir de *Homo erectus* y los humanos modernos. Como indicaron Hammer *et al.* (2011), pese a los indicios de cruce existentes respecto de las poblaciones de neandertales, denisovanos y humanos modernos no se había abordado la posible hibridación en África.

El estudio del material genético de tres poblaciones subsaharianas de nuestros días, Bianka, San y Mandenka, cazadores-recolectores los miembros de las dos primeras y agricultores los de la última, llevó a los autores a concluir que hacia 35.000 años atrás se produjo una introgresión de una pequeña cantidad de material genético (cerca de un 2%) procedente de las poblaciones «arcaicas» (Hammer *et al.,* 2011). Los protagonistas de

Caja 21.27 La introgresión arcaica

El estudio de Hammer *et al.* (2011) apuntó a los loci *4qMB179, 18qMB60* y *13qMB179* como mejores candidatos para indicar la introgresión arcaica, con un haplotipo que muestra frecuencias distintas en poblaciones de África central, oriental, occidental y Sudáfrica (véase figura 21.18).

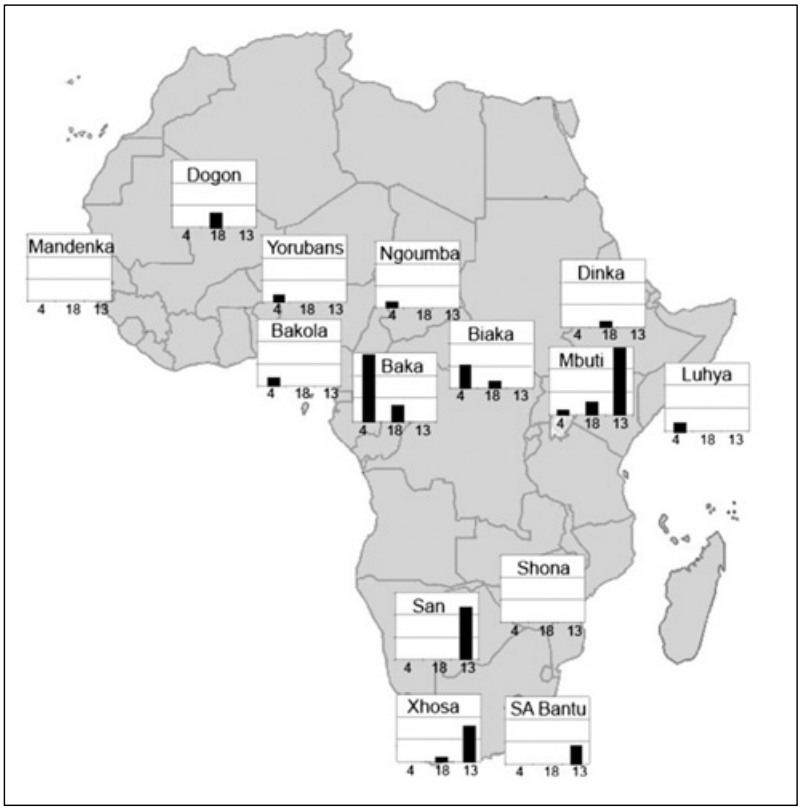


Figura 21.18 Frecuencia de las variantes introgresivas dentro de tres regiones secuenciadas en una muestra de 502 africanos subsaharianos. La barra llena representa la frecuencia de haplotipos divergentes en 4qMB179 (izquierda), 18qMB60 (centro), y 13qMB179 (derecha). Cada línea horizontal en la barra de gráficos representa una frecuencia de 5% (Hammer *et al.,* 2011).

esa hibridación parcial habrían sido, de acuerdo con los resultados obtenidos por Hammer *et al.* (2011), homininos que se separaron del linaje que conduce a los humanos modernos hace cerca de 700.000 años, es decir, a principios del Pleistoceno Medio, y sobrevivieron hasta fechas muy tardías.

Aunque esas conclusiones no pueden extrapolarse de manera inequívoca a todos los fósiles «de transición» incluidos en la paradoja que indicó Bräuer (2008), lo cierto es que el trabajo de Hammer *et al.* (2011) proporcionó un modelo convincente para explicar qué relaciones pudieron darse entre las poblaciones arcaicas y modernas en el proceso de la transición y consolidación de *Homo sapiens*.

La preservación problemática de los ácidos nucleicos en yacimientos de clima cálido como los africanos no ha permitido hasta el momento recuperar material genético de las poblaciones implicadas en la evolución africana hacia los humanos modernos; ni siquiera las del último tramo del proceso de transición. Con esas carencias en mente, Philipp Gunz y colaboradores (2009) llevaron a cabo un análisis comparativo de la geometría neurocraneal entre humanos modernos actuales, primeros humanos modernos, *Homo sapiens*

Tabla 21.4 Muestra de fósiles incluidos en el análisis de la geometría neurocraneal llevado a cabo por Gunz y colaboradores (2009). MH significa «humanos modernos». Para la población de humanos actuales se incluyeron ejemplares del Holoceno junto con subfósiles como Hohlenstein1, Hohlenstein 2, Kaufertsberg, Wahlwies, Wadjak 1, Cohuna, Kow Swamp 5 y Paderborn 1

Primeros HM	*HM Paleolítico Superior*	*Neandertales*	*Sapiens arcaicos*
Brno2	Djebel Irhoud 1	Amud I	Dali
Combe-Capelle	Djebel Irhoud 2	Atapuerca SH5	Kabwe 1
Cro-Magnon 1	Ngaloba	Guattari 1	KNM-ER 3733
Cro-Magnon 3	Omo2	La Chapelle-aux-Saints	Ngandong 7
Dolní Vestonice 2	Qafzeh 6	La Ferrassie I	Ngandong 14
Fish Hoek	Qafzeh 9	La Quina 5	Petralona
Grotte des Enfants 4	Skhul 5	Le Moustier 1	Sangiran 17
M1adec1		Spy 1	Trinil 2
M1adec5		Spy 2	Zhoukoudian I
M1adec6		Tabun C1	Zhoukoudian XI
Oberkassel 1			Zhoukoudian XII
Oberkassel 2			
Pavlov 1			
Predmostí 3			
Predmostí 4			
Zhoukoudian Upper Cave 103			

del Paleolítico Superior, neandertales y humanos «arcaicos» (véase la distribución de la muestra en la tabla 21.4).

Los resultados del análisis de Gunz *et al.* (2009) indicaron que, entre todos los grupos, el de los primeros humanos modernos —columna izquierda en la tabla 21.4— contiene una mayor variación en las medidas tomadas (promedio de la distancia procusteana entre varios cientos de puntos neuronales). La morfología de esos ejemplares difiere en gran medida de la de los «arcaicos».

9.5 Llegada de los humanos modernos a Asia

Los resultados difieren de los modelos tanto de la Hipótesis Multirregional como de la Hipótesis de Desplazamiento, dando por más probable que los primeros humanos modernos estuviesen ya divididos en diferentes poblaciones dentro de África con lo que los patrones de migración se vuelven muy complejos al depender de los orígenes de los distintos emigrantes. Un punto de vista similar había sido expuesto por Jean-Jacques Hublin y colaboradores (2007) a partir de las evidencias fósiles de Djebel Irhoud (Marruecos).

De acuerdo con los estudios genéticos basados en el mtDNA y la diversidad respecto del cromosoma Y, la presencia del *Homo sapiens* en Australasia tuvo lugar en torno a los 70.000-50.000 años por medio de una migración desde África que pudo seguir las rutas tanto septentrional como meridional —o ambas— ocupando con mucha rapidez los distintos emplazamientos (Kong *et al.,* 2010; Stoneking y Delfin, 2010). Sin embargo, los fósiles correspondientes a esas fechas o bien resultan difíciles de clasificar o cuentan con dificultades de datación, mientras que los ejemplares con edad fuera de dudas —clasificados por lo general como *Homo sapiens*—

son muy posteriores, de alrededor de 16.000 años (Curnoe *et al.,* 2012).

Un caso diferente, de gran interés para la historia de la ocupación asiática, lo plantean los ejemplares de Longlin y Maludong estudiados por Darren Curnoe y colaboradores (2012).

En 1979, geólogos en busca de petróleo hallaron casualmente en una cueva cerca de De'e (provincia de Guangxi, China) restos humanos contenidos en un bloque de sedimentos finos. Tras su traslado a Kunming (provincia de Yunnan), se extrajeron un fragmento mandibular y algunos postcraneales. En 2010, el equipo de Curnoe separó del bloque un cráneo parcial (véase figura 21.20, izquierda) y más huesos postcraneales. Aunque no se ha podido establecer la procedencia estratigráfica del ejemplar, el análisis por medio de radiocarbono de los sedimentos extraídos del interior del endocráneo dieron una edad de 11.510 ± 255 años (Curnoe *et al.,* 2012).

La cueva de Maludong, cerca de Mwngzi (provincia de Yunnan, China), fue excavada inicialmente en 1989 obteniéndose numerosos ejemplares craneales, mandibulares, dentales y postcraneales. Una reexcavación de 2008 completó los materiales disponibles, precisó la estratigrafía y obtuvo muestras para la datación del yacimiento. La edad obtenida por radiocarbono para los niveles con restos humanos fue de entre 14.310 ± 340 y 13.590 ± 160 años (Curnoe *et al.,* 2012).

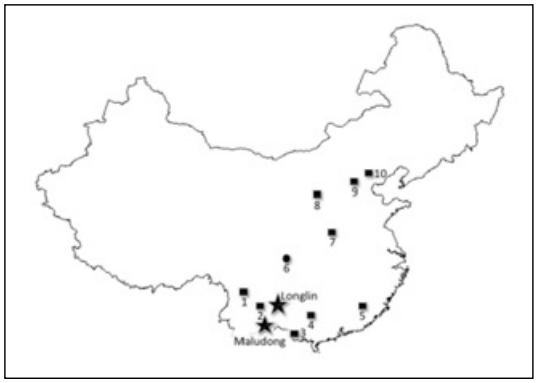


Figura 21.19 Situación de Longlin y Maludong. Los números corresponden a los yacimientos del Pleistoceno Superior en China de (1) Lijiang, (2) Longtanshan, (3) Zhiredong, (4) Liujiang, (5) Maba, (6) Ziyang, (7) Huanglong, (8) Salawasu, (9) Xujiayao y (10) Zhoukoudian (Curnoe *et al.,* 2012).

Con fechas tan recientes, los fósiles de Longlin y Maludong podrían considerarse humanos modernos que se añaden a las numerosas muestras de ese tipo halladas en el Extremo Oriente. Sin embargo, el análisis morfológico pone de manifiesto algunas discrepancias importantes. Así, los ejemplares Longlin 1 y Maludong 1704 cuentan con un notorio desarrollo glabelar que, en el primer caso, se aparta de los humanos modernos a causa de la falta del surco que divide las partes medial y lateral y, en el segundo —poseedor del surco—, muestra un torus supraorbital muy marcado presente en los primeros *Homo sapiens* pero poco común hoy (Curnoe *et al.,* 2012). El esqueleto facial de LL1 tiene un prognatismo alveolar acusado que lo aparta de los primeros *Homo sapiens*. Por su parte, las mandíbulas tanto de LL1 como de los ejemplares de Maludong (véase figura 21.21) contienen rasgos que se alejan de los humanos modernos como el mentón modesto y el espacio retromolar.

Darren Curnoe y colaboradores (2012) sostuvieron que una combinación de apomorfias propias de los humanos modernos y plesiomorfias compartidas con fósiles «arcaicos» como la de los fósiles de Longlin y Maludong es inusual en Eurasia, aunque algunos ejemplares africanos como los de Klasies River y Hofmeyr (Sudáfrica), Iwo Eleru (Nigeria), Nazl et Khater (Egipto) y Dar-es-Soltane y Témara (Marruecos) —mucho más antiguos que los especímenes chinos— muestran un mosaico que combina también rasgos «modernos» y «arcaicos». El análisis comparativo realizado por Curnoe *et al.* (2012) —que incluyó ejemplares de Skhul, Qafzeh (Israel) y Pestera cu Oase (Rumania)— concluyó rechazable la hipótesis más simple de todas: la de que los fósiles de Longlin y Maludong correspondan a individuos muy robustos dentro de una variabilidad alta de población epipaleolítica. Como explicaciones más plausibles, Curnoe *et al.* (2012) indicaron que podría tratarse de:

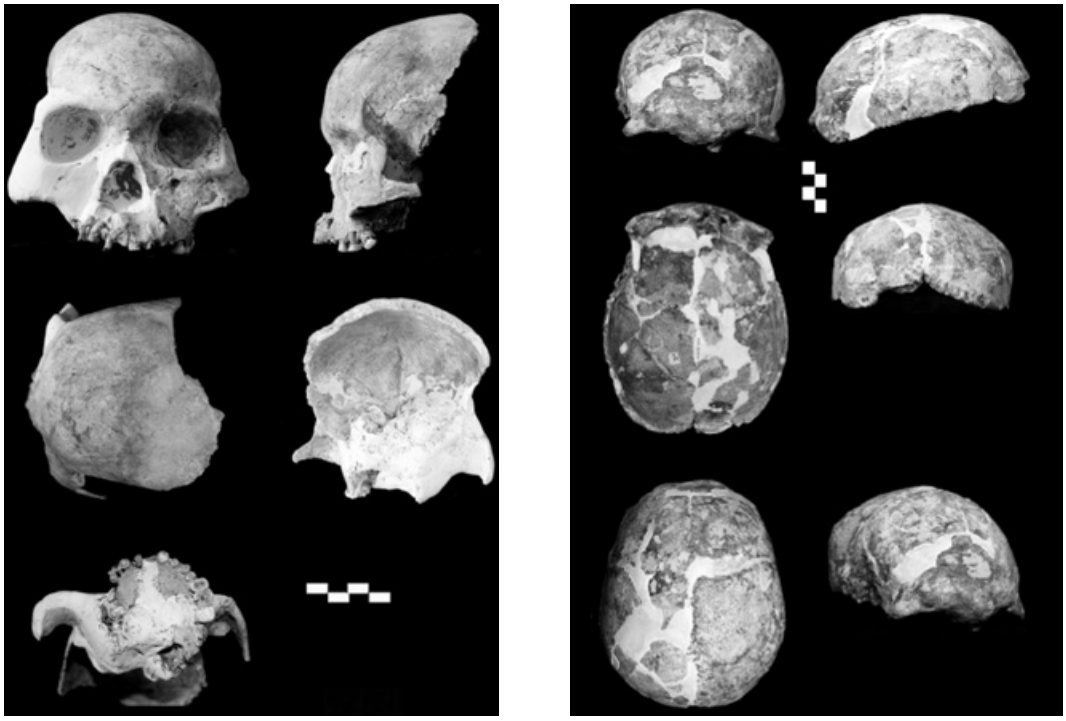


Figura 21.20 Izquierda: cráneo parcial Longlin 1 (Curnoe *et al.,* 2012). Derecha: calota MLDG 1704 (Curnoe *et al.,* 2012). Cada barra de la escala indica 1 cm en ambos casos.

I. Miembros supervivientes de una población «arcaica» (como podría ser el caso de Dar-es-Soltane y Témara) tal vez reflejada también en otros fósiles chinos como el fragmento mandibular de Zhirendong (China) o Salkiht (Mongolia).
II. Ejemplares de una población de *Homo sapiens* que retiene un amplio número de polimorfismos ancestrales, como resultado de una hipotética subdivisión poblacional en África antes de las migraciones tardías a Eurasia de acuerdo con el modelo de Philipp Gunz y colaboradores (2009).

El análisis de Curnoe *et al.* (2012) concluyó que, en especial en el segundo caso, los fósiles de Longlin y Maludong podrían constituir una población hasta ahora desconocida cuya contribución genética a los humanos asiáticos actuales sería difícil de determinar. Los autores intentaron recuperar DNA antiguo de las muestras estudiadas pero sin lograrlo, por lo que no aventuraron ninguna hipótesis a tal respecto. En cualquier caso, y habida cuenta de lo que hemos visto respecto de los episodios aislados de hibridación en África y Oriente Próximo, esa posibilidad no

Caja 21.28 Rasgos craneales y dentales de Longlin y Maludong

La lista completa dada por Curnoe *et al.* (2012) de características que relacionan a los fósiles de Longlin y Maludong con *Homo sapiens* incluye, como afinidades, determinados rasgos del neurocráneo, viscerocráneo, mandíbula y dentición. En todos esos elementos anatómicos aparecen, no obstante, diferencias que alcanzan también a la base craneal.

Figura 21.21 Izquierda: mandíbula Longlin 1. Derecha: mandíbulas MLDG 1679 (izquierda) y MLDG 1706 (derecha) de Maludong. Cada barra de la escala indica 1 cm en ambos casos. (Ilustraciones de Curnoe *et al.,* 2012).

cabe ser descartada de momento, con lo que a las alternativas de Curnoe *et al.* (2012) respecto de los ejemplares de Longlin y Maludong puede añadirse la siguiente:

III. Híbridos entre la población local *(Homo erectus)* e inmigrantes salidos de África hace un tiempo considerable (humanos modernos).

10. Un modelo ajustado para el origen de los humanos modernos

Los procesos de hibridación indicados entre los primeros humanos modernos, los africanos «arcaicos», los neandertales, los denisovanos y otros posibles casos asiáticos —por esporádicos y limitados que fuesen— obligan a replantear la cuestión de las hipótesis acerca del origen y dispersión de *Homo sapiens*.

Frente a lo establecido tanto por la Hipótesis Multirregional como por la del Reemplazamiento, un modelo respetuoso tanto con el origen africano de los humanos modernos como con los episodios localizados de hibridación es la alternativa intermedia de la Hipótesis de la Asimilación (HA), cuyo esquema aparece en la figura 21.22.

El que los procesos de hibridación se produjesen tanto en Oriente Próximo como en Asia y, ya que estamos, en el propio lugar de origen de los humanos modernos, África, lleva a pensar que los taxa intermedios propuestos entre *Homo erectus* y *Homo sapiens,* ya se trate de *H. heidelbergensis,* de *H. rodhesiensis* o de cualquier otro, pueden no hacer otra cosa que reflejar un determinado episo-

dio del que se han hallado indicios fósiles. Si hubiese que asignar especies a todas esas poblaciones diversas en términos geográficos y morfológicos, el tránsito desde *Homo erectus* a *H. neanderthalensis* y *Homo sapiens* obligaría a multiplicar de forma exagerada el número de especies. De ahí que, como hemos visto en el capítulo 18, sea más práctico a menudo referirse a la transición hasta *Homo sapiens* en términos de grados sucesivos.

10.1 La diversidad genética humana

Las características de los humanos modernos identificadas al principio de este capítulo (véase tabla 21.1) son compartidas por todos los humanos actuales y sin duda reflejan tanto la unidad específica como el origen relativamente reciente de las diferencias que aparecen en *Homo sapiens*. Los rasgos, a veces llamados «raciales», que identifican a grosso modo las poblaciones humanas de distintas regiones del mundo, evolucionaron por separado después de la dispersión por los diversos continentes. Estos rasgos regionales distintivos incluyen, como es harto sabido, la pigmentación de la piel, el tipo de cabello, la configuración de la cara —incluyendo la de los ojos— y el tamaño y estructura del cuerpo. Dichos rasgos han evolucionado en parte debido a la selección natural, incluyendo la selección sexual y las preferencias culturales —tal y como Darwin enfatizó en *El origen del hombre* (1871)—, pero también a causa de procesos azarosos como la deriva genética (en particular el efecto fundador que, como hemos visto, obedece al número pequeño de individuos colonizadores de las distintas regiones y a los tamaños también pequeños de las diversas poblaciones a través del tiempo; Carroll, 2003; Stringer, 2012).

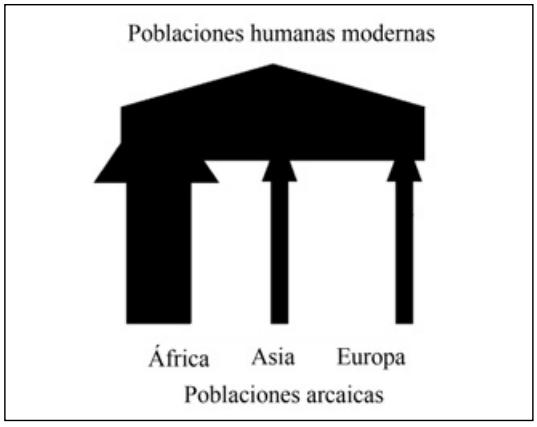


Figura 21.22 Esquema de la Hipótesis de la Asimilación, que representa la evolución y dispersión de los humanos modernos compatible tanto con el origen africano como con los episodios limitados de hibridación.

La dispersión gradual reciente de los humanos modernos, en su mayor parte hace menos de 60.000 años, es consistente con los estudios del polimorfismo genético humano. Cuando se trata de clasificar la diversidad genética de las poblaciones humanas por sus componentes geográficos, el resultado que se obtiene es notable porque resulta del todo opuesto a lo que nos dice la intuición. La diversidad genética total de la humanidad se distribuye así (Barbujani *et al.,* 1997; Jorde *et al.,* 1997: Kaessman *et al.,* 1999):

- Un 85% está presente en cualquier población local, es decir, en cualquier pueblo o ciudad sea del continente que sea (aunque los genes que contribuyen a ese 85% varían de una población a otra).
- Un 5-6% adicional de la diversidad genética de la humanidad aparece cuando se comparan poblaciones locales del mismo continente.
- El 10% restante aparece cuando se comparan poblaciones de distintos continentes.

Estos resultados (véase figura 21.23) no permiten por sí mismos determinar la fecha de dispersión de los humanos modernos a través del mundo pero indican, al menos, que esa dispersión no puede ser muy antigua dada la poca diferencia genética existente entre localidades y continentes.

Los cálculos acerca de la diversidad genética extendida parecen tropezar con una difi-

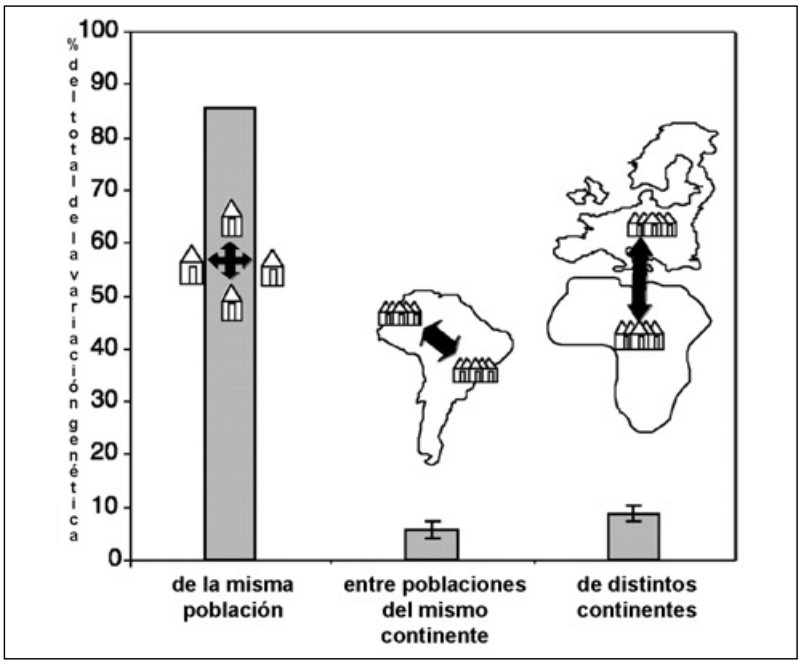


Figura 21.23 Diversidad genética en poblaciones humanos actuales (véase texto).

cultad propia del concepto implicado. El 85% de la diversidad genética actual podría estar presente en cualquier población siempre que en cada una de éstas existiera un número pequeño de inmigrantes cuyo peso no fuese muy alto en términos de lo que podríamos llamar impacto social pero sí suficiente para indicar que la diversidad ha llegado a esa localidad. En ese caso, la diversidad genética extendida podría ser compatible con una «agrupación geográfica» capaz de hacer coincidir algunos continentes —o todos ellos— con «razas». África sería, así, el «continente negro», Asia el «amarillo», etc.

El trabajo de Noah Rosenberg y colaboradores (2002) podría interpretarse como un apoyo a la hipótesis de la «agrupación geográfica». Utilizando datos obtenidos por Howard Cann y colaboradores (2002) (véase caja 21.29), los autores estudiaron 377 satélites autosómicos procedentes de 1.056 sujetos de 52 poblaciones de diversas regiones del mundo.

Los resultados del estudio de Rosenberg *et al.* (2002) indicaron que las diferencias entre individuos de la misma población representan el 93-95% de toda la variación genética y las diferencias entre grupos constituyen sólo entre el 3 y el 5%. De los 4.119 alelos analizados, el 46,7% de ellos aparecen en todas esas regiones y sólo el 7,4% son exclusivos de una sola región. Tales cifras parecen apoyar la idea de una gran extensión de la diversidad genética.

Pero el algoritmo computacional *Structure* utilizado por los autores dio un resultado diferente. Para aplicar el algoritmo, el primer paso consiste en elegir un número determinado *K* de *clusters* (grupos inferidos). Tras indicar el número de *clusters* deseado, el programa *Structure* asigna cada individuo de la muestra —sin información alguna a priori sobre su origen— a uno o a varios de los *clusters K* elegidos (grupos inferidos). Así, con $K = 2$, el programa asignó los distintos sujetos a los dos grupos inferidos de partida, que quedaron separados por distancias genéticas relativamente notables correspondientes a agrupaciones muy amplias de regiones geográficas (véase tabla 21.5). Al ir añadiendo *clusters,* esas agrupaciones van dividiéndose albergando los sujetos más próximos en tér-

Caja 21.29 Panel de diversidad CEPH

Howard Cann *et al.* (2002) pusieron a disposición de los investigadores el «Panel de diversidad CEPH», constituido por 1.064 líneas celulares procedentes del CEPH, Centre d'Étude du Polymorphisme Humain (Fondation Jean Dausset, París). Los datos genéticos corresponden a individuos no emparentados entre sí de todo el mundo.

minos genéticos. Para $K = 5$, los grupos inferidos que obtuvieron Rosenberg *et al.* (2002) correspondían en buena medida a las grandes regiones geográficas de África, Europa, Asia central, Asia del este y América.

No es fácil hacerse con una idea intuitiva de los resultados indicados por Rosenberg *et al.* (2002). Pero en el nivel $K = 5$ parecen haberse identificado discontinuidades genéticas entre continentes. Dicho de otro modo, cabría entender —en términos populares no utilizados por los autores— que, pese a la gran dispersión que caracteriza desde el punto de vista genético a los humanos, todavía cabe detectar agrupamientos que equivaldrían en cierta forma a la asignación de «razas» a «continentes».

Sin embargo, la crítica realizada por David Serre y Svante Pääbo (2004) indicó algunos puntos débiles del análisis de Rosenberg *et al.* (2002). Así, al incrementar el número de *clusters* hasta $K = 6$, el nuevo grupo inferido no correspondía a ninguna región geográfica sino, en su mayor parte, a los Kalash del norte de Pakistán (Rosenberg *et al.,* 202; los autores indicaron ya esa clase de agrupación aparecida con $K = 6$). No parece quedar claro, pues, qué número de *clusters* representaría mejor la diversidad genética humana.

Serre y Pääbo (2004) plantearon que la clave de las posibles discontinuidades genéticas detectadas entre regiones geográficas puede estar en un desequilibrio introducido al obtener la muestra de sujetos del análisis. Para desechar esa posible fuente de errores, Serre y Pääbo utilizaron tres diferentes muestras incluyendo en cada una de ellas 5 sujetos distintos de cada población de las 52 del panel de diversidad CEPH. Al introducir esa corrección de posibles desequilibrios geográficos, Serre y Pääbo (2004) obtuvieron, tras la aplicación de *Structure* con $K = 4$ grupos inferidos (A, B, C y D), que la mayoría de los sujetos de la muestra se encontraban muy mezclados entre todos esos *clusters,* de tal forma que no era posible una asignación de *clusters* a continentes:

- Los sujetos procedentes de poblaciones africanas mostraban «mezcla» de los grupos inferidos A, B y C (véase caja 21.30).
- Los sujetos procedentes de Eurasia y Oceanía mostraban mezcla de A y B.
- Los sujetos de América mostraban mezcla de B y D.

El resultado más interesante obtenido por Serre y Pääbo (2004) tiene que ver con la aparición de gradientes geográficos relativos a los coeficientes de ancestralidad (véase caja 21.30). Así, por lo que hace referencia al grupo B (con sujetos pertenecientes a poblaciones de África, Eurasia, Oceanía y América),

Tabla 21.5 Asignación de grupos de cercanía genética mediante el programa *Structure* (véase texto)

K	*Grupos inferidos*
2	África + Europa +Asia central / Asia del este + América
3	África / Europa + Asia central / Asia del este + América
4	África / Europa + Asia central / Asia del este + América
5	África / Europa / Asia central / Asia del este / América

Caja 21.30 Individuos y grupos en *Structure*

Por «mezcla» no se entiende aquí el mestizaje de los sujetos sino el hecho de que éstos eran colocados por *Structure* en uno o más de los grupos inferidos *K*. Un individuo se coloca en un grupo cuando sus características genéticas se aproximan mucho a las de los demás miembros del grupo. Esa condición se expresa diciendo que cuenta con un coeficiente de ancestralidad elevado.

la ancestralidad varía en función de la procedencia del sujeto (véase figura 21.24).

Respecto de Eurasia, la ancestralidad expresada por la dimensión vertical Z de la figura (coincidencia genética entre los miembros del grupo B), es mucho mayor en la población de Asia del este que en la de Europa. La población de Oceanía se acerca a la ancestralidad de Asia del este. Melanesia se acerca a la del Sudeste asiático. En América, la población de México se aproxima a los coeficientes de ancestralidad de Melanesia, mientras que la de Brasil es mucho más baja. En África, la ancestralidad tiene un cierto gradiente norte-sur, aunque pequeño, con mayores coeficientes en la zona septentrional.

Los trabajos de Rosenberg *et al.* (2002) y David Serre y Svante Pääbo (2004) son los que han utilizado un número mayor de sujetos para determinar el alcance de la diversidad genética. Aun así, si hablamos de muestras que incluyen menos de diez sujetos en cada una de las 52 poblaciones analizadas, las posibilidades de introducir sesgos estadísticos es muy alta; estamos de hecho ante un fenómeno de «cuello de botella» en cada población analizada. Por añadidura, las 52 poblaciones disponibles en el panel de diversidad CEPH no cubren la totalidad del planeta; el panel no cuenta, por ejemplo, con sujetos de Norteamérica. Pese a tales limitaciones, lo cierto es que estamos ante indicios de peso acerca de la manera como se distribuye la diversidad genética humana. Unos indicios que ponen de manifiesto que las agrupaciones geográfico-étnicas al estilo del «continente negro» carecen de apoyo científico suficiente.

10.2 Cambios fenotípicos adaptativos

Si tenemos en cuenta lo fácil que es distinguir a un congoleño de un sueco o de un japonés, parece sorprendente que la diferenciación genética existente entre los humanos de distin-

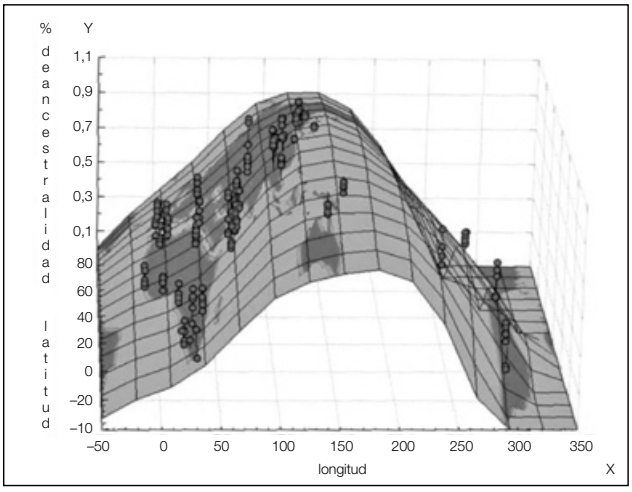


Figura 21.24 Representación geográfica de los coeficientes de ancestralidad correspondientes a los sujetos del grupo inferido B (véase texto). Los círculos representan individuos definidos por su procedencia geográfica (eje X, longitud; eje Y, latitud) y coeficiente de ancestralidad (eje Z). (Ilustración de Serre y Pääbo, 2004).

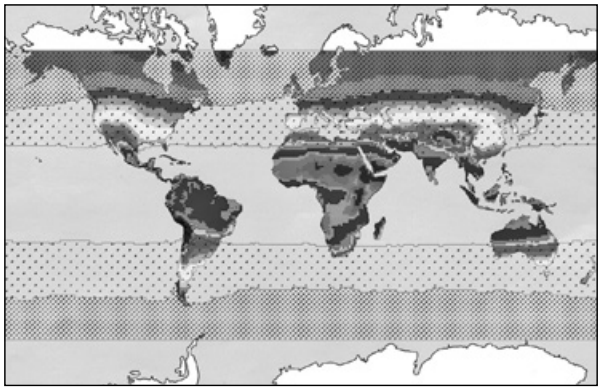


Figura 21.25 Potencial de síntesis de provitamina D en pieles humanas poco pigmentadas en función de los promedios anuales de UVMED. Para la explicación, véase texto. (Ilustración de Jablonski y Chaplin, 2000).

tos continentes implique sólo un 10% de los genes. Ese hecho tiene, sin embargo, una explicación. Las diferenciaciones étnicas basadas tanto en el color de la piel como en otras características morfológicas obvias son causadas por un número reducido de genes que tienen un valor adaptativo alto respecto de los distintos climas. Así sucede con la presencia de melanina —piel oscura— en las zonas tropicales, que protege la piel contra los rayos ultravioletas y, por tanto, contra el cáncer, frente a su ausencia en los países nórdicos, donde los rayos solares son mucho más limitados y, si se redujeran más aún mediante un filtro como el de la melanina, no permitirían la suficiente síntesis de vitamina D en los tejidos interiores de la dermis.

Nina Jablonski y George Chaplin (2000) llevaron a cabo un estudio acerca de la manera como correlacionan el potencial para la síntesis de la previtamina D_3 y el promedio anual UVMED en el planeta, obteniendo la gráfica que aparece en la figura 21.25. Las distintas tonalidades en gris de la ilustración indican los diversos potenciales de síntesis (se aprecian mejor en la gráfica original, coloreada).

La zona sin puntear situada sobre el ecuador es la que cuenta con un potencial de síntesis suficiente para obtener a través de una exposición esporádica durante todo el año la cantidad de vitamina D necesaria para el cuerpo humano. La zona de puntuación débil indica que se producirá, en promedio, una síntesis vitamínica insuficiente durante al menos un mes. La zona de punteado fuerte indica que la síntesis será insuficiente durante todo el año.

En la medida en que la gráfica de la figura 21.25 corresponde a grandes rasgos a la pigmentación más oscura o más clara de las poblaciones indígenas, Jablonski y Chaplin

Caja 21.31 Índice de reflectancia

El índice de reflectancia es la medida de la relación existente entre la potencia electromagnética de la luz que incide en una unidad de superficie corporal no protegida y la potencia electromagnética que se refleja. El índice expresa, por así decirlo, la cantidad de energía luminosa —esencialmente rayos ultravioleta— que absorbe el cuerpo por unidad de superficie. El incremento de la reflectancia está asociado a una gran presencia de melanina, es decir, a la piel oscura propia de las poblaciones indígenas tropicales. Por su parte, la dosis UVMED se define como la cantidad de radiación ultravioleta necesaria para producir un enrojecimiento apenas perceptible en las pieles poco pigmentadas. Los promedios de UVMED para distintas regiones del planeta han sido establecidos con la ayuda de las mediciones realizadas en el satélite Ninmbus-7 entre 1978 y 1993 por medio del *Total Ozone Mapping Sprectometer* de la NASA (véase Jablonski y Chaplin, 2000).

(2000) concluyeron que los resultados de su estudio sugieren que la pigmentación de la piel es un tanto lábil, produciéndose adaptaciones a condiciones locales en períodos breves —breves en términos de tiempo geológico. Siendo así, los grupos humanos podrían haber pasado por períodos de pigmentación y despigmentación sucesivos al moverse de una región con un determinado promedio UVMED a otras de promedios UVMED distintos. Aunque no hay que olvidar que, ya en tiempos prehistóricos, las soluciones culturales —vestido, abrigo— habrían contribuido a compensar los posibles excesos de exposición a las radiaciones solares (Jablonski, 2004).

Tanto la comprobación del alcance de la diversidad genética en la humanidad y su expresión geográfica como las explicaciones acerca del carácter adaptativo de las principales diferencias étnicas ponen de manifiesto una cuestión de interés. La enorme movilidad de los individuos de la especie humana moderna es un factor muy potente en favor del mestizaje. En términos zoológicos, sería difícil de entender que unas poblaciones extendidas por áreas geográficas tan diversas y distantes no hubiesen emprendido procesos de especiación —de división en diferentes especies. En términos antropológicos, la tendencia es la contraria: la especie humana cuenta con una movilidad y, por ende, una tendencia al mestizaje tan alta que la cantidad de alelos presentes en casi cualquier lugar del planeta es cada vez más alta.

Epílogo

Desde la aparición de la bipedia primordial de los ardipitecinos hace cosa de siete millones de años hasta las realizaciones tecnológicas de los humanos modernos con cerca de 100.000 años hemos recorrido un camino muy largo. Los cambios culturales que fueron subiendo de grado tras alcanzarse hitos como la numeración y la escritura, la imprenta o el conjunto de elementos que llevó a la revolución industrial, aceleraron el proceso aún más en tiempos históricos. Por fin, nuestro mundo ha sufrido en la actualidad una sacudida inmensa con la llegada de las computadoras y la red de redes —internet— que nos han llevado hasta la sociedad global.

Perder la perspectiva es fácil en esas circunstancias pero convendría entender que el estudio de la evolución humana no pretende aclarar la aparición de nuestra especie como si se tratase de un acontecimiento especial. Su objetivo es la explicación de un proceso que dio lugar a *Homo sapiens* como una más entre las muchas especies que forman parte del linaje humano desde que se separó, hace cerca de siete millones de años, del linaje de los chimpancés. A lo largo de este libro hemos visto lo fácil que es caer en errores propios de una apreciación incorrecta de algunos de los rasgos humanos, comenzando por la única sinapomorfia de la tribu de los homininos, la bipedia. Resulta, en cierto modo común, apreciar las características de los humanos como si hubiesen pasado por diversos «estadios intermedios» hasta llegar a su forma actual. No es así; cada especie, humana o no, contó en su momento con su particular proceso de adaptación que, a todos los efectos, cabe considerar como significativo en sí mismo, como completo, sin que tenga ningún sentido verlo al estilo de un peldaño hacia futuras fórmulas adaptativas. Por añadidura, los cambios evolutivos que fueron dando paso a nuevos rasgos, tanto anatómicos como funcionales, se realizaron en no pocas ocasiones por la vía de la exaptación —transformación de los materiales aparecidos con arreglo a otras finalidades adaptativas— con un alto contenido de azar como componente esencial del proceso filogenético. El camino de nuestra especie ha sido cualquier cosa salvo sencillo.

¿Qué tienen de común la bipedia, la fabricación de útiles de piedra, las pinturas rupes-

tres de Lascaux y Altamira, la escritura, la imprenta, la fabricación de máquinas por medio de máquinas, las computadoras e internet? Se trata, en todos los casos, de logros humanos, entendiendo el concepto de «humano» como «perteneciente a la tribu de los homininos». Menos los dos primeros indicados, todos esos logros se deben a *Homo sapiens*. No obstante, jamás se habrían producido de no mediar un larguísimo camino evolutivo que comenzó con la locomoción bípeda y terminó —por ahora— con el desarrollo de cerebros del todo excepcionales si los comparamos con los del resto de los primates o con el de cualquier otro animal. Los hitos tecnológicos son expresiones de unas facultades mentales relacionadas de manera estrecha con el cerebro humano. De nuevo, «humano» equivale aquí a «hominino».

El panorama completo de la evolución humana exigiría ahora acometer el proceso de la filogénesis del cerebro y estudiar aquellos rasgos de nuestra especie que, desde el lenguaje a los valores, suponen apomorfias mentales que nos distinguen de los demás primates. Pero este libro es ya demasiado extenso como para sumarle todos los capítulos necesarios para entrar en tal materia. Será cosa de dejarla para otro volumen posterior.

Palma de Mallorca, julio de 2013

Glosario

achelense: Tecnología lítica del Paleolítico Inferior. Deriva de la cultura olduvaiense y está caracterizada por el *bifaz* o *hacha de mano*. Extendida en África, Europa y partes de Asia, entre hace unos 1,5 millones y 150.000 años. Asociada con *Homo erectus* y *Homo sapiens* arcaico. También se denomina *modo* 2.
ácido nucleico: Véase *DNA* y *RNA*.
adaptación: 1. Característica estructural o funcional de un organismo que le permite vivir mejor en su ambiente. 2. Proceso evolutivo por el cual los organismos se ajustan a las condiciones del ambiente.
ADN: Véase DNA.
alometría: Relación que existe entre el crecimiento de dos partes de un organismo o de dos especies.
alométrico: Carácter que guarda una relación de *alometría* con los demás del cuerpo, aumentando o disminuyendo de tamaño proporcionalmente al de éste. Se opone a extraalométrico.
alelo: Una de dos o más formas alternativas de un gen, cada una de ellas con una secuencia de nucleótidos única; los alelos diferentes de un gen dado se reconocen por su secuencia de nucleótidos y, más a menudo, por los fenotipos a los que dan lugar.
alopátrica (especiación): Proceso de aparición de distintas especies a partir de poblaciones que habitan regiones geográficas separadas (véase especiación *simpátrica*).
aminoácido: Cada uno de los sillares para la construcción de las proteínas; se conocen varios cientos de aminoácidos pero normalmente sólo se encuentran 20 en las proteínas. Los aminoácidos son codificados en el *RNA* mediante un triplete de bases nitrogenadas.
anagénesis: Cambio evolutivo dentro de un solo linaje, sin ramificaciones, en el transcurso del tiempo (véase *cladogénesis*).
analogía (adj. **análogo**)**:** Véase *homoplasia*.
anticuerpo: Proteína sintetizada por el sistema inmune de un organismo superior que se une específicamente a la molécula extraña (antígeno) con el fin de neutralizarla.
antígeno: Véase *anticuerpo*.
antropoide: *Primate* que pertenece a una de las siguientes superfamilias: Ceboidea (monos del Nuevo Mundo), Cercopitecoidea (monos del Viejo Mundo), u *Hominoidea* (simios inferiores, simios superiores y humanos).
apófisis: En anatomía, parte saliente de un hueso que forma la articulación,
apomorfia: Rasgo aparecido después del nodo en el que se origina un taxón. Se distingue entre

autapomorfia y *sinapomorfia*. Opuesto a *plesiomorfia*.
árbol filogenético: Representación gráfica de las relaciones evolutivas entre organismos vivos y extinguidos que incluye por lo común la dimensión temporal.
arcada dental: Configuración de las hileras de dientes superiores e inferiores. Véase *paladar*.
arcaico: Véase *humano arcaico*.
arco cigomático: Arco de hueso que se extiende por la parte frontal y lateral del cráneo debajo de la *órbita.*
arco glabelar, supraciliar o supraorbital: Véase *torus supraorbital*.
***Ardipithecus*:** *Género* extinguido de la tribu *Hominini* hallado por primera vez en Etiopía. Algunos autores rechazan su condición de hominino basándose en que tiene esmalte dental fino.
área de ocupación (*home range*): Extensión de terreno en la que se mueve habitualmente una determinada población.
argón/argón: Variante del método de datación del *potasio/argón*.
ARN: Véase RNA.
articulación: En anatomía, juntura entre dos huesos.
artrópodo: Miembro del tipo (*filum*) Arthropoda (insectos, arácnidos, centípedos, crustáceos, etc.).
astrágalo: Uno de los sietes huesos que forman el *tarso,* parte posterior del pie.
auriñaciense: Una de las tradiciones líticas introducidas en Europa por los humanos modernos en el Paleolítico Superior. Se caracteriza por los utensilios pequeños, cuidadosamente tallados y de gran precisión, como las microcuchillas que se ensartan en una madera para formar un instrumento de corte (*modo* 5). También incluye algunas de las policromías del arte rupestre.
australopitecino, australopiteco: Individuo que pertenece al género *Australopithecus*. En ocasiones se habla de australopiteco robusto refiriéndose a un individuo perteneciente al género *Paranthropus*.
***Australopithecus*:** *Género* extinguido de la tribu *Hominini,* extendido desde Etiopía a Sudáfrica. Las especies que son comúnmente asignadas a este género incluyen *A. anamensis, A. afarensis, A. bahrelghazali* y *A. africanus*.
autapomorfia: *Rasgo derivado* que se encuentra en un único linaje.
autosoma: *Cromosoma* no sexual.
barbilla: Véase *mentón*.
basalto: Mineral de origen volcánico con gran contenido de silicatos de hierro y magnesio.
base nitrogenada: Uno de los tres componentes de los nucleótidos; pueden ser púricas (derivadas de purinas), o pirimídicas (derivadas de pirimidinas). Las bases nitrogenadas del DNA son adenina, guanina, citosina y timina, El conjunto de tres bases nitrogenadas constituye un triplete, y cada triplete del RNA codifica un aminoácido o supone una señal de parada en la síntesis de la proteína.
basion: Punto anterior en la parte más baja del *foramen magnum*.
bifaz: Útil de piedra plano y simétrico obtenido extrayendo *lascas* de los dos lados de un *núcleo* hasta obtener un filo a lo largo de todo el perímetro. La forma más común de bifaz son las *hachas de mano*.
biocronología: Estimación de la edad de un *estrato* deducida de la *fauna* y *flora* que contiene.
bioestratigrafía: Estudio de la secuencia de aparición y desaparición de *especies fósiles* a través de una serie de depósitos.
biogeografía: Distribución geográfica de plantas y animales.
biota: Todas las plantas y animales de una región o tiempo dados.
bipedalismo, bipedismo, bipedia: Modo de locomoción con el cuerpo en posición vertical que utiliza solo las extremidades traseras para andar.
braquiación: Modo de locomoción arbórea que utiliza alternativamente uno y otro brazo para moverse de una rama a otra colgando de ellas.
brecha (*breccia*): Depósitos minerales introducidos en las cuevas por el agua que se filtra en ellas.
Brunhes: *Cron* de polaridad magnética «normal» cuyo comienzo tuvo lugar hace 780.000 años.
buril: Herramienta acabada en punta usada para grabar materiales tales como cuernos, marfil o huesos.
C/P3: Complejo funcional formado por el *canino* superior y su encaje entre el canino inferior y el *premolar* tercero.
cadera: Véase *pelvis*.
caja cerebral: Véase *cráneo*.
calavera: Conjunto de huesos que incluyen el cráneo y la mandíbula.
calcáneo: Uno de los sietes huesos que forman el *tarso,* parte posterior del pie.

calcáreo: Mineral que contiene carbonato de calcio.
calota: Parte superior del cráneo.
canal pélvico: Espacio de la pelvis que tiene que atravesar el feto durante el parto.
canino: Cada uno de los dos grandes dientes superiores e inferiores en la esquina de la boca, entre los incisivos y premolares.
carácter: En sistemática, rasgo morfológico del fenotipo.
carácter derivado compartido: Rasgo compartido por los descendientes de una especie ancestral que no está presente en el antepasado común más cercano.
carbono 14 (^{14}C): Isótopo utilizado como método de datación.
carnicería: Manipulación de una presa para extraer sus partes comestibles.
carpal, hueso: Cada uno de los ocho huesos que constituyen la muñeca. Forman dos hileras; la proximal se articula con el radio y cubito; la distal se articula con los metacarpos.
carroñeo: Aprovechamiento de las presas que los predadores matan pero no consumen por completo.
categoría: Cada uno de los escalones (reino, filo, clase, orden, familia, género, especie, y sus intermedios) en el sistema linneano de clasificación.
caverna dolomítica: Cueva que abre en terrenos calcáreos el agua filtrada.
cazador-recolector: Quien vive cazando animales y recogiendo sus restos, recolectando plantas y, en algunos lugares, marisqueando y pescando. Los grupos de cazadores-recolectores son nómadas.
ceboideo: Miembro de la superfamilia Ceboidea (monos del Nuevo Mundo).
célula sexual: Véase *gameto*.
Cenozoico: Era que se extiende desde hace 65 Ma hasta el presente, llamada también Edad de los Mamíferos. Se divide en los periodos Terciario y Cuaternario.
cercopitecoideo: Miembro de la superfamilia Cercopithecoidea (monos del Viejo Mundo).
chatelperroniense: Industria de utensilios del Paleolítico superior. Tales instrumentos se encuentran en Europa occidental y se atribuyen a los neandertales tardíos.
chopper: Expresión anglosajona que se refiere a los núcleos olduvaienses. Utensilio de piedra tallado irregularmente para obtener un filo cortante en un lado.
cigomático: Véase *arco cigomático* y *hueso cigomático*.
cigoto: Célula diploide formada por la unión de los núcleos del óvulo y el espermatozoide en la célula.
cladística: Sistema de clasificación propuesto por Hennig que se basa en las relaciones filogenéticas y que solo maneja episodios de especiación por medio de *cladogénesis*.
cladística reformada: Desarrollo de la *cladística* de Hennig. Permite apreciar rasgos cuantitativos y manejar procesos de especiación ajenos a la *cladogénesis* estricta que la cladística convencional desecha.
clado: 1. Grupo completo de los organismos derivados de un antepasado común. 2. *Linajes* separados por un proceso de *cladogénesis*.
cladogénesis: Proceso evolutivo según el cual una *especie* basal da lugar a dos nuevas especies diferentes tras lo que desaparece. El punto de divergencia, representado en los *cladogramas,* se llama nudo.
cladograma: Representación gráfica de las relaciones entre linajes evolutivos de diferentes *especies, géneros, familias,* etc., entendidos como *clados*.
clase: Categoría taxonómica constituida por *órdenes*.
clavícula: Hueso largo, situado a cada lado del cuello, que une el omóplato con el esternón.
coalescencia: 1. Cálculo del tiempo teórico necesario para que los genes actuales converjan en su último antecesor común del que proceden. 2. Proceso de convergencia de genes o individuos en el último antecesor común.
codón: Grupo de tres *nucleótidos* adyacentes de una molécula de RNAm que codifica un *aminoácido* especifico o la terminación de una cadena polipeptídica en la síntesis de *proteínas*.
coespecífico: Perteneciente a la misma especie.
comparación faunística: Véase *biocronología*.
Complejo antígeno del leucocito humano (*Human Leukocyte Antigen*, HLA): Conjunto de *genes* que, en los humanos, forman el *complejo histocompatible principal.*
Complejo histocompatible principal (*Main Histocompatibility Complex*, MHC): Conjunto de *genes* que controlan la respuesta de defensa inmunológica frente a los patógenos y *proteínas* extrañas que invaden el cuerpo.
convergencia: Véase *homoplasia*.
corredor levantino: Región de paso en los procesos de emigración y colonización entre África y Eurasia, situada en la costa oriental del mar Mediterráneo.

cráneo: Conjunto de huesos que constituyen la calavera salvo la mandíbula; también se conoce como *caja cerebral*.
cresta sagital: Cresta de hueso en la parte alta del cráneo en la que se insertan los músculos maseteros potentes que mueven las mandíbulas.
cresta supraorbital: Véase *torus supraorbital*.
Cretáceo: El periodo geológico final de la era del Mesozoico, que se extiende entre 145 y 65 Ma.
cromañón: Primeras poblaciones europeas de humanos anatómicamente modernos.
Cromosoma: Estructura filiforme, hallada en el núcleo de las células, que contiene los genes en una secuencia lineal, visible durante la división celular, formada por ADN, histonas y otras proteínas.
cromosoma sexual: Cromosoma que es diferente entre los dos sexos, implicado en la determinación del sexo (véase *autosoma*).
cron: Episodio geológico en el que la polaridad magnética del planeta se mantiene durante largo tiempo ya sea como en la actualidad («normal») o con los polos invertidos («inversa»). Dentro de un cron pueden darse episodios más breves, *subcrones,* en los que la polaridad es la opuesta.
cronoespecie: *Especie* resultante de un cambio gradual a través del tiempo de tanta magnitud que los organismos originales y los resultantes son demasiado distintos para clasificarlos en la especie original, aunque a lo largo del linaje no puede identificarse un punto determinado en el que se da el cambio de especie.
cronoestratigrafía: Estudio de los *estratos* con el propósito de establecer su secuencia temporal.
cuadrupedismo, cuadrupedia: Forma de locomoción en el suelo o en las ramas apoyando manos y pies.
cuadrúpedo: Animal que anda o se sostiene sobre los cuatro pies.
Cuaternario: Período de la era del Cenozoico que comenzó hace unos 1,64 Ma.
cúbito: El hueso más largo del antebrazo que se articula con el *radio* permitiendo los movimientos de pronación y supinación.
cuboides: Uno de los sietes huesos que forman el *tarso,* parte posterior del pie.
cuello de botella: Periodo durante el cual una población se reduce a un número pequeño de individuos.
cultura: 1. En sentido estricto, cada una de las tradiciones o técnicas de talla como son las *olduvaiense, achelense, musteriense* y *auriñaciense,* por ejemplo. Véase *modo cultural*. 2. En sentido amplio, conjunto de objetos y comportamientos que corresponden a un cierto grupo en un momento determinado.
cultura osteodontoquerática: La que utiliza huesos como herramientas.
cuneiforme: Cada uno de los tres huesos (cuneiforme medial, intermedio y lateral) que, junto con otros cuatro, forman el *tarso,* parte posterior del pie.
datación (métodos): Véase *argón/argón, paleomagnetismo, potasio/argón*, *radiocarbono, resonancia del espín electrónico, series de uranio, termoluminescencia* y *traza de fisión.*
deficiencia: Véase *delección*.
delección: Mutación cromosómica caracterizada por la pérdida de un segmento cromosómico; también llamada *deficiencia.*
dentición permanente: La segunda generación de dientes que aparece una vez que se han perdido los dientes de leche.
deriva continental: Movimiento lento de los continentes y sus placas sobre la superficie de la Tierra.
diastema: Separación entre *incisivos* y *caninos*. Es notable en roedores y primates arcaicos.
Índice de calidad de la dieta (*Diet Quality,* DQ): El DQ toma en cuenta las cantidades relativas de tres componentes de la dieta: hojas, raíces y tallos; frutos; materia animal.
dígito: En anatomía, dedo de la mano o el pie.
dimorfismo sexual: Conjunto de rasgos que distinguen individuos macho y hembra de la misma especie.
diploide: Célula, tejido u organismo con dos conjuntos de cromosomas.
dispersión: Traslado de una población hacia otros territorios distintos a los que ocupaba normalmente. Véase *coeficiente de dispersión poblacional*.
DNA: Acido desoxirribonucleico. Polinucleótido cuyas unidades se componen de un azúcar desoxirribosa, un grupo fosfato y una de las bases nitrogenadas adenina, guanina, citosina o timina. Es el material hereditario de todas las células vivientes, consistente de una hélice doble de dos hebras complementarias de nucleótidos.
DNA mitocondrial: Información genética presente en las *mitocondrias.*
dominante: Alelo, o el rasgo correspondiente, que se manifiesta en todos los *heterocigotos* (cfr. *recesivo*).
DQ: Véase *Índice de calidad de dieta*.
duplicación: Mutación cromosómica caracterizada por la presencia de dos copias de

un segmento cromosómico en el genoma haploide (cf. *delección*).
efecto fundador: Véase *cuello de botella*.
electroforesis: Técnica para separar moléculas en términos de su movilidad diferencial en un campo eléctrico.
encefalización: Aumento del tamaño del cerebro en relación al tamaño del cuerpo.
endémico: Se dice de especies restringidas a una cierta región o a parte de una región; en epidemiología, se aplica a enfermedades que están constantemente presentes a niveles bajos en una *población*.
endocráneo, molde endocraneal: Molde natural o artificial de la superficie interior del cráneo.
enzima: Catalítico bioquímico basado en moléculas especializadas de *proteína* que acelera procesos bioquímicos.
Eoceno: Segunda época del periodo Terciario, entre 55,8 y 33,9 Ma, durante el que aparecen los primates de la segunda ola o euprimates.
epitelio: Tejido consistente en una o más capas de células estrechamente ligadas que cubre las superficies externas e internas del cuerpo.
época: Subdivisión de un periodo geológico.
era: La subdivisión más amplia de un periodo geológico, incluyendo uno o más periodos.
escafoides: Hueso de la muñeca que se articula con el *radio*.
escápula: Omoplato; hueso del hombro.
esmalte: Sustancia dura que forma una capa alrededor de la corona de los dientes.
especiación: Proceso de evolución de una nueva *especie*.
especie: Grupo de poblaciones naturales que forman una comunidad reproductiva (sus descendientes son fértiles). Es la categoría taxonómica más elemental, la unidad básica de la clasificación de Linneo siempre expresada con dos palabras latinas (tales como *Homo sapiens*), la primera de las cuales especifica el *género*; se define como un grupo de poblaciones naturales capaces de entrecruzarse pero aisladas reproductivamente de otros grupos externos.
especie basal: En la cladística, especie anterior al nodo de la que proceden las dos especies hijas.
especie única, hipótesis: Principio teórico que sostiene que no pueden existir dos especies próximas ocupando un mismo ecosistema porque la mejor adaptada desplazará a la otra. Se aplica a la propuesta de que todos los *homininos* a partir de *Homo habilis* pueden ser adecuadamente incluidos en una sola *especie*.
espécimen tipo: Ejemplar usado como referencia para nombrar una nueva *especie*.
espeleotema: Véase *brecha*.
espermatozoide: Gameto masculino.
espín electrónico, resonancia: Método de datación basado en el cálculo del número de electrones, procedentes de la desintegración de elementos radioactivos, que son atrapados en huesos o conchas. La medición se realiza sin necesidad de calentar los materiales (cosa necesaria en la técnica de la *termoluminiscencia*), examinando el espectro creado al someterlos a un campo magnético de intensidad variable.
esquirla: Véase *lasca*.
estratigrafía: En geología, estudio de los estratos en un lugar dado; usualmente representado por columnas estratigráficas.
estrato (lecho): Capa de materiales que constituyen un terreno sedimentario específico y que es diferenciable de otras capas por encima o debajo de él.
eucariota: Organismo cuyas células contienen un *núcleo,* además de *mitocondrias* y otros *orgánulos*.
Eva mitocondrial: En sentido estricto, molécula de *RNA mitocondrial* en la que *coalesce* el mtDNA de los humanos actuales. Una interpretación extrema sostiene que el material genético de nuestra especie procede de una única mujer ancestral que sería esa «Eva mitocondrial».
exaptación: Aplicación de ciertas capacidades fijadas previamente para resolver un problema adaptativo distinto del que condujo a su evolución.
exón: El DNA de una unidad de transmisión cuya transcripción constituye una parte del *RNAm* producido al eliminar los intrones.
extraalométrico: Carácter que no guarda una relación de *alometría* con los demás del cuerpo, aumentando o disminuyendo de tamaño en forma distinta al de éste. Se opone a *alométrico*.
falange: Uno de los 14 huesos de los dedos de la mano y el pie. Hay cinco falanges próximas que se articulan con los cinco *metacarpos* en la mano y con los cinco *metatarsos* en el pie. Hay cuatro falanges intermedias en cada mano y pie (excepto el pulgar y dedo gordo). Hay cinco falanges distales en cada mano y pie.
falta: Fractura en la superficie de la Tierra, a través de la cual es posible ver la continuidad de estratos.
familia: Categoría taxonómica compuesta por una agrupación de *géneros*.
fauna: Los animales de una región, país, territorio especial, o periodo.

fémur: Hueso superior de los miembros inferiores. En los humanos, hueso que forma el eje del muslo, el más largo y fuerte de los huesos del cuerpo. Sus partes son la cabeza, el trocánter medio (donde se unen los músculos que hacen girar el muslo), la diálisis y el cóndilo terminal (eminencia redondeada pero no esférica).
fenética: Sistema de clasificación de organismos basado principalmente en la semejanza de rasgos morfológicos, también llamada *taxonomía* numérica.
fenotipo: Rasgos observables de un organismo.
fila: Plural de *filum*.
filético: Se aplica a un grupo de especies con un antepasado común; linaje directo de descendencia.
filogénesis: El proceso de evolución y diferenciación de los organismos.
filogenia: Historia evolutiva de un grupo de organismos vivos o extinguidos.
filum (filo): Categoría formada por un grupo de clases.
***fitness*:** Expresión anglosajona que equivale a «aptitud» y expresa la capacidad de contribución reproductiva de un organismo, *gene* o *genotipo* a las generaciones futuras.
flora: Las plantas de una región, país, territorio especial, o periodo.
folívoro: Animal cuya dieta consiste en su mayor parte de hojas.
foramen magnum: Apertura grande y redondeada en la parte posterior del cráneo por la cual pasa la medula espinal para unirse a la base del cerebro; donde la columna vertebral se une al *cráneo*.
formación: En geología, unidad básica de clasificación estratigráfica. Frecuentemente recibe un nombre geográfico, por ejemplo, la Formación Hadar.
forrajear: Buscar o recoger plantas o animales para el sustento.
fósil: Resto orgánico o traza de actividad orgánica, tales como huesos petrificados, huellas o impresiones de animales, que se han conservado enterrados en estratos rocosos. Convencionalmente se consideran fósiles los materiales de más de 10.000 años de antigüedad.
frontal: Hueso del *neurocráneo*. Se aplica también a la región anterior del córtex.
frugívoro: Animal cuya dieta consiste en su mayor parte de fruta.
gameto: Célula reproductora madura capaz de fusionarse con células similares del sexo opuesto para formar un cigoto; también se llama célula sexual.
Gauss: *Cron* de polaridad magnética «normal» que se extiende entre 3,58 y 2,58 Ma aproximadamente.
gen o **gene:** En el genoma de un organismo, una secuencia de nucleótidos a la que se puede asignar una función específica, tal como codificar un *polipéptido*. Parte del DNA que codifica una enzima o una proteína, o que regula la síntesis de *proteínas* o *enzimas*.
género: Categoría taxonómica formada por un grupo de *especies* estrechamente relacionadas entre sí.
genoma: Contenido genético de un organismo, célula o virus; en *eucariotas,* a veces se refiere solamente a una dotación cromosómica completa.
genotipo: La información genética de un individuo.
glabela: Prominencia sobre la nariz en medio de la superficie externa del hueso de la frente. Por extensión, puede aplicarse al *torus supraorbital* o *arco glabelar*.
glacial: Clima frío; período frío durante el cual parte del agua de los océanos está depositada en forma de glaciares en los continentes.
glúteo: Uno de los músculos que forman las nalgas.
gneis: Mineral metamórfico formado, como el granito, por cuarzo, feldespato y mica.
***Gorilla*:** *Género* al que pertenecen los gorilas.
grácil: Término usado a veces para caracterizar ciertas *especies* de *Australopithecus,* tales como *A. afarensis* y *A. africanus,* por contraste con los homininos *robustos*.
grado: Grupo de organismos con características comunes que les distinguen de otros grupos semejantes, aun cuando no constituyan necesariamente un *clado*.
grupos hermanos: Los dos clados que se separan en un nodo (ver *cladograma, cladogénesis, clado*).
hábitat: El ambiente natural de una planta o animal.
hacha de mano: El utensilio *bifacial* más común encontrado en los yacimientos arqueológicos achelenses.
haploide: Células, tales como los *gametos,* que en los *eucariotas* tienen solo la mitad del conjunto de *cromosomas* de las células somáticas.
heterocigoto: Organismo o célula con *alelos* diferentes en ambos cromosomas para un *locus* dado.

hibridación (hipótesis): Propuesta de que la aparición de los humanos modernos incluye una mezcla entre humanos modernos y *neandertales* u otra *especie* primitiva.
hioides: Hueso del cuello en forma de U que se encuentra justo encima de la laringe y debajo de la lengua.
hipodigma: Conjunto de materiales fósiles que pertenecen a una especie dada.
Hipótesis del Reemplazamiento (*Out of Africa*): Propone que los humanos modernos proceden de *homininos* que salieron de África y no se entrecruzaron con las *poblaciones* anteriores que vivían en Asia o Europa.
Hipótesis Multirregional: Hipótesis que propone que el origen de los humanos modernos tuvo lugar por evolución de *homininos* anteriores en paralelo en poblaciones de diferentes regiones geográficas y con cruces frecuentes entre ellas.
HLA: Véase *Complejo antígeno del leucocito humano*.
holotipo: La muestra de un organismo dado que es usada para su clasificación. Idealmente debería ser típico de su *taxón,* aunque en el caso de taxones fósiles frecuentemente el holotipo es una muestra parcial.
***home range*:** Véase *área de ocupación*.
Hominidae: Familia constituida por los actuales humanos y simios superiores (chimpancés, gorilas y orangutanes), además de sus antepasados directos o laterales que no son antepasados de los simios inferiores (gibones y siamangos).
homínido: Individuo perteneciente a la familia Hominidae
Hominini: Tribu constituida por los humanos actuales y sus antepasados directos o laterales que no son antepasados de los chimpancés o de los bonobos.
hominino: Individuo perteneciente a la tribu *Hominini*.
Hominoidea: Superfamilia consistente de los simios menores, grandes simios y humanos, además de sus antepasados directos o laterales que no son antepasados de los *monos del Viejo Mundo.*
hominoideo: Individuo perteneciente a la superfamilia *Hominoidea*.
Homo: Género al que pertenece la especie humana, *H. sapiens*. *H. habilis, H. ergaster, H. antecessor, H. erectus, H. heidelbergensis* y *H. neanderthalensis* son especies de este género.
homocigoto (homocigótica): Organismo o célula que en un *locus* dado tiene el mismo *alelo* en ambos cromosomas.
homologo (homología): Característica presente en dos taxa que la han heredado de su último antepasado común. Se usa también refiriéndose a un cromosoma que realiza funciones similares en distintas especies.
homoplasia: Característica que es similar en dos o más taxones y no ha sido heredada de su último antepasado común, sino que ha evolucionado de forma independiente en taxones diferentes. Se trata, pues, de una semejanza de función pero no de estructura (por ejemplo las alas de un pájaro y de un insecto). No obstante, véase *paralelismo*.
hueso cigomático: Hueso lateral de la cara debajo del ojo, que en los mamíferos forma parte del arco cigomático y parte de la *órbita*.
humano u homo «arcaico»: Perteneciente a los grupos de transición hacia *Homo sapiens* que, dada su dificultad de clasificación, se reúnen en un grado con ese nombre, «arcaico».
humanos modernos: Humanos que surgieron hace unos 150.000 años con rasgos morfológicos semejantes a los humanos actuales a pesar de sus diferencias culturales.
húmero: El hueso más largo del brazo. Su extremo próximo se articula con el omoplato en el hombro y en el codo con el *radio* y el *cúbito*.
Hylobates: *Género* al que pertenecen los gibones y siamangos.
ilion: Véase *pelvis*.
incisivo: Diente cuya función primaria es cortar, situado en la parte anterior de cada uno de los maxilares. Todos los *hominoideos* tienen cuatro incisivos superiores y cuatro inferiores.
insectívoro: Animal que se alimenta principalmente de insectos.
interglacial: Periodo de clima caliente en el intervalo entre dos glaciaciones o, como episodio de menor duración temporal, dentro de una misma glaciación.
intron: Segmento de DNA situado dentro de un gen en los *eucariotas,* que separa dos segmentos codificantes de DNA (*exones*).
inversión: Mutación cromosómica caracterizada por la reversión de un segmento de cromosoma.
isquion Véase *pelvis*.
Jaramillo: *Subcrón* de polaridad magnética «normal» dentro del *cron Matuyama* que se extiende entre 1,07 y 0,99 Ma aproximadamente.
K: Capacidad de carga (*carrying capacity*). Población máxima que admite un territorio con

arreglo a sus características y condiciones en un determinado momento.
K/Ar: Véase *potasio/argón*.
Kenyanthropus: *Género* extinguido de la tribu *Hominini* nombrado a partir de *fósiles* del Mioceno tardío de Lomekwi (norte de Kenya). En su momento sus fósiles fueron asignados a la especie *Kenyanthropus platyops*. Aquí hemos considerado preferible incluir esa especie en *Australopithecus*.
***knuckle-walking*:** Expresión anglosajona que hemos traducido por *nudilleo*.
lasca: Esquirla pequeña de sílex u otros materiales de talla lítica con filo agudo en un lado que se desprende al golpear el *núcleo*. Aunque ha sido considerada en ocasiones como un desecho de la talla, se considera que tiene un valor importante como instrumento de corte en la carnicería.
LCT (*Large Cutting Tool*): Hacha de mano bifaz de gran tamaño. Aunque se identifica a veces con la *LFA,* existen en Asia herramientas LCT que no son de técnica achelense.
lecho: Véase *estrato*.
Levallois: Tecnología para hacer utensilios de piedra que implica una preparación importante del *núcleo*.
LFA (*Large Flake Acheulian*): Hacha de mano bifaz de gran tamaño tallada mediante técnica *achelense,* cosa que la distingue de otras *LCT* que siguen una técnica más primitiva.
linaje: Cada unidad evolutiva formada por un ancestro y todos sus descendientes. En los *cladogramas,* constituye un *clado*.
locus: 1. Lugar específico en un cromosoma en el que reside una *mutación* o un *gene* particular; frecuentemente usado para referirse al gene en sí (plural: loci). 2. En un yacimiento, una determinada localización.
magnetoestratigrafía: Método de datación basado en las inversiones de polaridad en el campo magnético de la Tierra. Su calibración por medio de otras técnicas ha llevado a identificar muchos de tales episodios de inversión, que permiten estimar la edad de los sedimentos en los que se encuentran los fósiles.
mandíbula: Maxilar inferior.
martillo: Piedra inalterada que se usa para golpear ya sean los núcleos en el proceso de talla o huesos y nueces para acceder a su interior. Comúnmente considerado como el más sencillo de los utensilios de piedra.
martillo blando: Técnica de fabricación de utensilios en la que el martillo es de un material más blando que el núcleo. Permite mayor precisión en la producción de bifaces.
masetero: Músculo que mueve la *mandíbula*. Cuando es muy potente se inserta en la *cresta sagital*.
Matuyama: *Cron* de polaridad magnética «inversa» que se extiende entre cerca de 2,58 Ma y 780.000 años.
maxilar: Hueso que constituye la parte baja de la cavidad orbital y el costado de la cavidad nasal. Soporta los dientes superiores.
melanina: Pigmento que causa el oscurecimiento de la piel al recibir los rayos solares.
mensajero: Véase *RNA mensajero*.
mentón: Proyección anterior en el centro de la *mandíbula* que comienza debajo del hueso alveolar de los *incisivos* centrales y que se extiende hacia abajo y afuera formando una T invertida. Es el punto inferior de la *sínfisis mandibular*.
metacarpo: Cada uno de los cinco huesos en cada mano que forman la palma y el primer hueso del pulgar. Se articulan próximamente con los huesos carpales de la muñeca y distalmente con las falanges de los dedos.
metatarso: Cada uno de los cinco huesos que forman el empeine de cada pie.
MHC: Véase *Complejo histocompatible principal*.
microestría: Marca de desgaste en los molares a causa de la masticación de materiales duros.
microsatélites (SSR, de *Simple Sequence Repeat* o SST, de *Short Tandem Repeat*): Secuencias cortas de *DNA* que se repiten numerosas veces. Tienen una alta *tasa de mutación,* por lo que dan lugar a un gran *polimorfismo*.
miembro: 1. En anatomía, extremidad (los brazos son los miembros superiores y las piernas los inferiores). 2. En geología, unidad rocosa que es una subdivisión de una formación más amplia.
migración: Véase *dispersión.*
Mioceno: Cuarta época del periodo Terciario, entre 23,03 y 5,3 Ma, en la que aparecen los simios y los homininos.
mitocondria: *Orgánulo* de las células eucariotas implicado en el metabolismo energético: cada mitocondria tiene su propio genoma en forma de una hebra circular de DNA que se hereda solamente por la línea materna.
modo cultural: Sistema de denominación de las *culturas* a partir de la más sencilla, la *olduvaiense* (modo 1) y siguiendo con las *achelense* (modo 2), *musteriense* (modo 3), técnica de cuchillas (modo 4) y de microlitos (modo 5).

molar: Cada uno de los dientes con gran superficie oclusiva situados en la parte trasera de las mandíbulas, usados para masticar. Los humanos tienen tres molares en cada lado de la mandíbula y el maxilar.
monofilético: Grupo de organismos que incluye su antepasado común y todos sus descendientes.
mosaico: 1. Conjunto de distintos tipos de hábitat en una localidad. 2. Conjunto de rasgos que contiene *plesiomorfias* y *apomorfias* indicando que el ritmo de evolución no es el mismo para todos ellos.
muela: Véase *molar.*
musteriense: Cultura de piedra del Paleolítico medio caracterizada por utensilios pequeños y precisos tales como *hachas de mano,* ralladores y puntas triangulares. Comúnmente se asocia con los *neandertales*. También se denomina *modo* 3.
mutación: Modificación hereditaria del material genético.
mutante: *Alelo* diferente del tipo común; o individuo con tal alelo.
nasal: De la nariz o referido a ella.
nasion: Punto anterior en el plano sagital medio de la sutura que existe entre la frente y la nariz.
navicular: Hueso en la parte media del pie que se articula posteriormente con el *talón,* lateralmente con el *cuboide* y distalmente con los tres huesos *cuneiformes*.
neandertal: Nombre común de *Homo neanderthalensis, especie* de *hominino* estrechamente relacionada con *Homo sapiens* que habitó el Levante y sur de Europa en particular durante la glaciación Würm. Se les asocia con las culturas *musteriense* y *chatelperroniense*.
Neolítico: La Nueva Edad de Piedra que comenzó hace unos 8.000 o 9.000 años en Oriente Medio, comúnmente asociada con los inicios de la agricultura, la ganadería, la alfarería y las primeras colonias sedentarias en el Viejo Mundo. En algunos lugares de Asia la agricultura se dio hace 10.000 años (aunque sin alfarería).
neotenia: Persistencia de un rasgo juvenil en el adulto.
neumatización: Engrosamiento de las paredes de un hueso (normalmente del cráneo) por medio de la presencia de alveolos vacíos que permiten incrementar el espesor sin hacer lo propio con el peso.
neurocráneo: Conjunto formado por ocho huesos (frontal, etmoides, esfenoides, *occipital,* dos *temporales* y dos *parietales*) que protege el cerebro.
nicho: Posición de un organismo en su ambiente, incluyendo los recursos que explota y su asociación con otros organismos.
nómada: Quien se mueve continuamente de un lugar a otro buscando comida.
núcleo: En los eucariotas*, orgánulo* rodeado por una membrana, que contiene los *cromosomas*. También, piedra de tamaño medio que sirve como materia prima para la talla de herramientas, ya sean simples como las *olduvaienses* o complejas como las *levallois*.
nucleótido: Componente básico de los ácidos nucleicos que consta de una molécula de azúcar, una base nitrogenada y un grupo fosfato. Un conjunto de tres nucleótidos constituye un *triplete* o *codón,* y cada triplete codifica un *aminoácido* o sirve como señal de parada durante la síntesis de *proteínas*.
nudilleo (*knuckle-walking*): Forma de andar de chimpancés y gorilas apoyando en el suelo los pies y los nudillos de los dedos de las manos.
nudo: El punto en un *cladograma* en el que dos *clados* divergen.
occipital: Hueso del *neurocráneo*. Se aplica también a la región posterior del córtex.
Olduvai: 1. Yacimiento de Tanzania donde se encontraron los primeros ejemplares de *H. habilis y P. boisei.* 2. *Subcrón* de polaridad magnética «normal» dentro del *cron Matuyama* que se extiende entre 1,95 y 1,77 Ma aproximadamente.
olduvaiense: La tradición cultural lítica más antigua que se conoce, usualmente asociada con el *Homo habilis*. Los restos más antiguos de la cultura olduvaiense tienen cerca de 2,4 Ma. También se denomina *modo* 1.
Oligoceno: Tercera época del periodo Terciario, entre 33,9 y 23,03 Ma, durante la cual se reduce en gran medida el *orden Primata*.
omnívoro: Que se alimenta de comida vegetal y animal.
órbita: En anatomía, la cuenca ósea del ojo.
orden: Categoría taxonómica constituida por un conjunto de *familias*.
orgánulo: Cuerpo funcional de la célula rodeado por una membrana en las *eucariotas* (como el *núcleo* o las *mitocondrias*).
Orrorin: *Género* extinguido de la tribu *Hominini* nombrado a partir de *fósiles* del Mioceno tardío de la región de Tugen Hills en Kenia.
ortognato (ortognático): Que tiene poca proyección facial, opuesto a *prognático*.
ortógrafo: Postura erguida del cuerpo.

ortólogo: Se refiere a *genes* o *cromosomas* de especies diferentes que son semejantes debido a que descienden de un antepasado común.
osteodontoquerática: Véase *cultura osteodontoquerática*.
Out of Africa: Véase *hipótesis del reemplazamiento*.
óvulo: Gameto femenino.
paladar: Parte superior de la boca. Consta de dos partes diferentes: una anterior, ósea, (la *arcada dental* superior) y otra posterior, blanda.
Paleoceno: Primera época del periodo Terciario, entre 58,7 y 55,8 Ma, durante la cual aparecen los primeros primates, o primates arcaicos, que algunos autores consideran como ajenos al orden *Primata.* Véase *plesiadapiforme*.
Paleolítico: Antigua Edad de Piedra, la primera y más larga parte de la edad de piedra que comienza hace unos 2,5 Ma en África con los primeros utensilios reconocibles pertenecientes a la industria olduvaiense y termina hace unos 10.000 años.
paleomagnetismo: Véase *magnetoestratigrafía*.
Pan: *Género* al que pertenecen los chimpancés y bononos.
Panini: Tribu constituida por los chimpancés y bonobos actuales y sus antepasados directos o laterales que no son antepasados de los humanos.
panino: Individuo perteneciente a la tribu Panini.
Paralelismo: Desarrollo por separado de un rasgo en dos linajes cuyo antepasado común no lo tiene. Puede considerarse, pues, una *homoplasia*. Pero en especies próximas ese desarrollo en paralelo refleja presiones ambientales que conducen a caminos evolutivos compartidos.
Paranthropus: *Género* extinguido de la tribu *Hominini* que incluye individuos robustos del Plioceno y Pleistoceno del Rift y Sudáfrica. Comúnmente, se atribuyen a este género las especies *P. boisei, P. robustus* y *P. aethiopicus.*
paratipo: Conjunto de especímenes en una serie de tipos, excluyendo el holotipo.
parietal: Hueso del *neurocráneo*. Se aplica también a la región lateral en la parte alta del córtex de ambos hemisferios.
parsimonia: En evolución, principio que propone que la evolución ha seguido el curso más económico, incluyendo el supuesto de que las *especies* estrechamente relacionadas (las que han divergido más recientemente) manifestarán menos diferencias que las que divergieron hace más tiempo. Técnica que se emplea en los cladogramas para elegir los más probables (más parsimoniosos) basándose en la idea de que las homoplasias son poco abundantes.
patela: Hueso sesamoide en la articulación de la rodilla.
pauta Y5: Término que designa la configuración de las muelas inferiores con cuatro cúspides típica de los *hominoideos*.
PCR: Véase *reacción en cadena de la polimerasa.*
pedernal: *Sílex* de color oscuro. Tanto el sílex como el pedernal son los minerales más adecuados para la talla de herramientas líticas.
pelvis: Estructura ósea consistente de dos huesos pélvicos y el sacro. Cada hueso pélvico consiste de tres huesos, ilion (pala superior), isquion (parte baja) y pubis (parte ventral).
peroné: El más corto de los dos huesos distales que forman el esqueleto inferior, por debajo de la rodilla, de los miembros traseros. El otro hueso más largo es la *tibia*.
piedra pómez (pumita): Mineral volcánico muy poco denso y muy poroso.
Pithecanthropus: Género creado por Eugène Dubois para incluir los especímenes descubiertos en su expedición en Java. Tales especímenes son ahora incluidos en *Homo erectus*.
pizarra: Mineral metamórfico formado a partir de arcillas.
Pleistoceno: Primera época del periodo Cuaternario, entre 1,8 Ma. y 10.000 años, durante el cual tiene lugar la radiación del género *Homo*.
plesiadapiforme: Grupo diverso de fósiles mamíferos parecidos a los primates que vivieron durante el Paleoceno y el Eoceno temprano. Tradicionalmente, han sido considerados como un suborden de los Primates, pero este punto de vista ha perdido apoyo gradualmente a favor de considerarlos como un *orden* distinto de mamíferos.
plesiomorfia: Rasgo que ya está presente en los antepasados del *taxón* que se está considerando, es decir, que apareció antes del nodo que representa el origen de su *clado;* opuesto a *apomorfia.*
Plioceno: Época final del periodo Terciario, entre 5,3 y 1,8 Ma., en la que aparecen los géneros *Australopithecus, Paranthropus* y *Homo*.
población: Conjunto de individuos pertenecientes a la misma *especie* que constituye una comunidad reproductiva efectiva.
polifilético: Agregación de individuos derivados de al menos dos estirpes ancestrales.

polimorfismo: Presencia de formas alélicas alternativas en un *locus* dentro de una *población*. Entre los humanos existe polimorfismo en los grupos sanguíneos ABO, por ejemplo.
polimorfismo de nucleótido único (SNP, *Simple Nucleotide Polymorphism*): Variación en la secuencia de *DNA* que afecta a una sola *base nitrogenada* o a unas pocas.
polipéptido: Cadena de *aminoácidos* covalentemente ligados por eslabones péptidos.
Pongo: *Género* al que pertenecen los orangutanes.
postcraneal: Cualquier elemento del esqueleto exceptuando la calavera.
potasio/argón: Método de datación que estima la edad de terrenos volcánicos basado en la cantidad de potasio radioactivo (^{40}K) que queda en la muestra.
premolar: Cada uno de los dientes que se encuentran entre los caninos y los molares. Los humanos tienen dos premolares en cada lado de la mandíbula y el maxilar.
Primata (primate): Orden al que pertenece la *especie* humana, junto con los prosimios, tarsoides y el resto de los antropoides.
proceso mastoideo: Apófisis redondeada del hueso *temporal* que queda bajo el oído.
prognato (prognático): Proyección facial hacia delante más allá del plano vertical que pasa por las cavidades orbitales. Se opone a *ortognato*.
prominencia metópica: Protuberancia de la parte media del hueso *frontal*.
prosimio: Primate del suborden Prosimii (lémures, lorises y tarseros).
proteína: Molécula compuesta de uno o más *polipéptidos* con una configuración tridimensional precisa, determinada por la secuencia de los aminoácidos que la componen.
pubis: Véase *pelvis*.
quilla: En anatomía, *cresta* ósea
radiación adaptativa: Diversificación de una *especie* o un grupo de especies relacionadas que lleva a la colonización de nuevos nichos ecológicos.
radio: En anatomía, hueso del antebrazo, algo más corto que el cúbito, que se ensancha en su parte distal para articularse con el *escafoides*.
radioactividad: Emisión de radiación ionizante por un isótopo inestable.
radiocarbono, datación: Método de datación radiométrica de materiales orgánicos que mide el decaimiento del ^{14}C en ^{14}N.
radiométrico: Cualquiera de los métodos de datación, tales como el radiocarbono o el K/Ar, basados en la medida del decaimiento radioactivo.
ramus: Proyección ascendente que forma el cuerpo de la mandíbula.
rasgo derivado: Véase *apomorfia*.
rasgo primitivo: Véase *plesiomorfia*.
reacción en cadena de la polimerasa (PCR, *Polymerase Chain Reaction*): Técnica para la obtención de moléculas de *DNA* a partir de unas pocas originales.
recesivo: *Alelo*, o rasgo correspondiente, que se manifiesta solo en *homocigotos*.
registro fósil: Conjunto de fósiles identificados.
reino: Categoría taxonómica constituida por un conjunto de filos; plantas, hongos y animales.
reloj molecular: Regularidad aproximada de los cambios en el *DNA* y *proteínas* a través del tiempo que puede usarse para estimar las fechas de episodios evolutivos.
resonancia de espín electrónico: Véase *espín electrónico*.
rinion (o rhininon): En craniometría, extremo caudal de la sutura internasal.
RNA: Ácido ribonucleico; *ácido nucleico* compuesto de unidades que constan de un azúcar ribosa, un grupo fosfato y una de las bases nitrogenadas adenina, guanina, citosina y uracil.
RNA mensajero (mRNA): Molécula de RNA suya secuencia de *nucleótidos* se traduce en una secuencia de aminoácidos en los ribosomas durante la síntesis de *polipéptidos*.
robusto: Término usado a veces para caracterizar los ejemplares de *Paranthropus*, por contraste con los homininos *gráciles*.
rótula: Hueso de la rodilla que permite la *articulación* entre la *tibia* y el *fémur*.
sabana: Llanura tropical o subtropical extensa caracterizada por vegetación herbácea con arboles aislados.
sacro: Continuación de la columna vertebral en la pelvis; está compuesto de varias vértebras fusionadas.
***Sahelanthropus*:** *Género* extinguido de la tribu *Hominini* nombrado a partir de *fósiles* del Mioceno tardío de Chad. Algunos autores rechazan su condición de hominino.
sedimento, roca sedimentaria, estrato: Roca formada por la acumulación y endurecimiento de partículas rocosas (sedimentos) derivadas de rocas preexistentes y/o desechos orgánicos y depositadas por viento, agua y hielo sobre la superficie de la Tierra; cuna de fósiles.

selección natural: Reproducción diferencial de genotipos alternativos, debida a *fitness* diferentes.
seno: En anatomía, cavidad en el interior de un hueso.
***sensu lato*:** Expresión latina que significa «en sentido amplio».
***sensu stricto*:** Expresión latina que significa «en sentido estricto».
series de uranio: Método de datación basado en el decaimiento radioactivo del uranio en una muestra geológica.
sílex: Mineral silíceo de gran dureza. Véase *pedernal*.
símbolo: Palabra, objeto o comportamiento que transmite significado.
simio: Miembro del suborden Anthropoidea (monos, simios y humanos); *primate* avanzado.
simpátrica (especiación): Proceso de aparición de distintas especies a partir de poblaciones que habitan la misma región geográfica (véase *alopátrica*).
sinapomorfia: *Rasgo derivado* compartido por dos o más clados.
sínfisis mandibular: Línea que separa las mitades derecha e izquierda de la *mandíbula*.
sistemática: Disciplina que estudia la clasificación taxonómica de los organismos y sus relaciones evolutivas.
SNP: Véase *polimorfismo de nucleótido único*.
SSR: Véase *microsatélite*.
SST: Véase *microsatélite*.
Stegodon: Género extinguido de elefante enano.
stem species: Véase *especie basal*.
subcrón: Episodio geológico relativamente breve dentro de un *cron* en el que la polaridad magnética cambia.
suido: Individuo perteneciente a la familia Suidae, que contiene a los actuales cerdos.
suspensión: Postura o movimiento que implica colgarse de las ramas o agarrarse a ellas. Véase *braquiación*.
suspensor: Comportamiento o postura de *suspensión*.
sutura: En anatomía, fusión permanente de los huesos del cráneo que, en edad infantil, permanecen separados.
tafonomía: Disciplina que estudia los procesos de fosilización.
tálamo: Parte del encéfalo situada en los dos lados de la base del cerebro.
talla lítica: Proceso de construcción de herramientas de piedra. Véase *cultura.*
talón: Véase *tarso*.
tamaño efectivo de la población: El número de individuos que se reproducen en una población.
tarso: Parte posterior del pie, que consta de siete huesos. De atrás hacia adelante son: calcáneo, astrágalo, navicular, cuboides y tres cuneiformes. El cuboides y los cuneiformes se articulan con los metatarsos.
tasa de mutación: Promedio estadístico de aparición de *mutaciones,* ya sea de un *gen* o de una *proteína*.
taxón: Una unidad definida en la clasificación de los organismos. Por ejemplo, *Homo* es un taxón de la categoría *género; Homo sapiens* es un taxón de la categoría *especie*.
Taxonomía: 1. Ciencia de la clasificación de los organismos. 2. Reglas y métodos usados en la clasificación de los organismos.
temporal: En anatomía, hueso del *neurocráneo*. Se aplica también a la región lateral en la parte baja del córtex de ambos hemisferios.
Terciario: Primer periodo de la era Cenozoica, de 65 a 1,64 Ma.
termoluminiscencia: Método de datación basado en el cálculo del número de electrones, procedentes de la desintegración de elementos radioactivos, que son atrapados en las grietas de las capas de cristales de materiales como los cerámicos. La técnica mide la intensidad de luz emitida por los electrones que se liberan a medida que se somete la muestra a temperaturas altas.
tetrápodo: Animal de cuatro patas: cualquiera de los anfibios, reptiles, pájaros, o mamíferos.
tibia: El más largo de los dos huesos distales que forman el esqueleto inferior, por debajo de la rodilla, de los miembros traseros. El otro hueso más corto es el *peroné*.
toba (*tuff*): Piedra blanda y porosa formada por la fusión o compresión de cenizas volcánicas.
tobillo: Véase *tarso*.
torus occipital: Parte más saliente de la parte posterior del *cráneo*.
torus supraorbital (arco glabelar, cresta o arco supraciliar): Hueso que se extiende sobre el margen superior de las *órbitas,* cuya función principal es proteger las cavidades oculares.
traza de fisión: Método de datación de rocas volcánicas. Se estima la edad de las rocas en función de la cantidad que contienen de uranio y la densidad de las huellas dejadas por la fisión espontanea de este elemento (^{238}U).
trepa arbórea: Tipo de desplazamiento que implica subir a los árboles y moverse caminando por encima de las ramas.

triplete: En genética, el conjunto de tres *nucleótidos* consecutivos de *DNA* o *RNA,* que especifica un aminoácido particular en una proteína, o indica su fin (también llamado *codón*).
tuff: Véase *toba*.
último antepasado común (LCA, *Last Common Ancestor*): Ancestro más reciente compartido por dos linajes.
valor adaptativo: Medida de la eficacia reproductiva de un organismo (o *genotipo*) respecto de otros organismos (o genotipos); también se conoce como *valor selectivo*.
valor selectivo: Véase *valor adaptativo*.
variabilidad: 1. Diferencias en una muestra *fósil* perteneciente a la misma especie. 2. Diferencias *fenotípicas* entre individuos que pertenecen a la misma *población*.
vértebra: En anatomía, cada uno de los huesos que componen la espina dorsal o columna vertebral.
vertebrado: Animal con espina dorsal o columna vertebral.
vida media: Promedio estadístico del tiempo en que desaparece la mitad de una cantidad.
vilafranquiense: Fauna del Pleistoceno temprano cuyo nombre deriva del pueblo italiano de Villafranca.
viscerocráneo: Conjunto formado por los huesos de la cara, es decir, de la *calavera* con la excepción del *neurocráneo*.
Wernicke, área: Región del cerebro humano que interviene en la comprensión del lenguaje, situada en la parte superior de la corteza *temporal* y extendida por la corteza *parietal* del hemisferio izquierdo del cerebro.
yacimiento: Depósito geológico que contiene fósiles.
yunque: Superficie dura usada como base para separar las *lascas* de un *núcleo* en el proceso de talla, aunque se han observado chimpancés usando raíces como yunques para romper nueces. Frecuentemente es una piedra plana.

Bibliografía

Abbate, E. y Sagri, M. (2011): «Early to Middle Pleistocene Homo dispersals from Africa to Eurasia: Geological, climatic and environmental constraints», *Quaternary International,* 33, 271-296.

—, Albianelli, A., Azzaroli, A., Benvenutti, M., Tesfamariam, B., Bruni, P., ... Villa, I. (1998): «A one-million-year-old *Homo* cranium from the Danakil (Afar) Depression of Eritrea», *Nature,* 393, 458-460.

Abbott, A. (2003): «Anthropologists cast doubt on human DNA evidence», *Nature,* 423, 468.

Adam, K. D. (1988): «Der Urmensch von Steinheim an der Murr und seine Umwelt. Ein Lebensbild aus der Zeit vor einer Viertelmillion Jahre», *Jahrbuch des Römisch-Germanischen Zentralmuseums,* 35, 3-23.

Adcock, G. J., Dennis, E. S., Easteal, S., Huttley, G. A., Jermiin, L. S., Peacock, W. J. y Thorne, A. (2001): «Mitochondrial DNA sequences in ancient Australians: Implications for modern human origins», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 98, 537-542.

Agassiz, L. (1840): *Etudes Sur Les Glaciers,* Neuchâtel (Suiza), Jent and Gassmann.

Agnew, N. y Demas, M. (1998): «Conservación de las huellas de Laetoli», *Investigación y ciencia,* 266, 8-18.

Aguirre, E. (1970): «Identificación de "Paranthropus" en Makapansgat», en XI Congreso Nacional de Arqueología (ed.), *Crónica,* pp. 97-124.

— (1995): «Los yacimientos de Atapuerca», *Investigación y ciencia,* 229, 42-51.

— (2000): *Evolución humana. Debates actuales y vías abiertas,* Madrid, Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

—, Basabe, J. M. y Torres, T. (1976): «Los fósiles humanos de Atapuerca (Burgos)», *Zephyrus,* 26-27, 489-511.

— y De Lumley, M.-A. (1977): «Fossil Men from Atapuerca, Spain: Their Bearing of Human Evolution in the Middle Pleistocene», *Journal of Human Evolution,* 6, 681-688.

—, —, Basabe, J. M. y Botella, M. (1980): «Affinities between the mandibles from Atapuerca and L'Arago, and some East African fossil hominids», en R. E. F. E. Leakey y B. A. Ogot (eds.), *Proceedings of the 8th Panafrican Congress of Prehistory and Quaternary Studies,* Nairobi, The International Louis Leakey Memorial Institute for African Prehistory, pp. 171-174.

Agustí, J. (2000): «Un escenario para la evolución de los homínidos del Mioceno», en J. Agustí

(ed.), *Antes de Lucy. El agujero negro de la evolución humana,* Barcelona, Tusquets.
—, Cabrera, L., Garces, M. y Parés, J. M. (1997): «The Vallesian mammal succession in the Vallés-Penedés basin (northeast Spain): Paleomagnetic calibration and correlation with global events», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 133(3-4), 149-180.
— y Lordkipanidze, D. (2011): «How "African" was the early human dispersal out of Africa?», *Quaternary Science Reviews,* 30(11-12), 1338-1342. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.04.012
Ahern, J. C. M. (1998): «Underestimating Intraspecific Variation: The Problem With Excluding Sts 19 From», *Australopithecus africanus*. *American Journal of Physical Anthropology,* 105, 461-480.
— (2006): «Non-metric variation in recent humans as a model for understanding Neanderthal-early modern human differences: just how "unique" are Neanderthal unique traits?», en K. Harvati y T. Harrison (eds.), *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives,* Nueva York, NY, Springer, pp. 255-268.
Aiello, L. C. (1992): «Allometry and the analysis of size and shape in human evolution», *Journal of Human Evolution,* 22, 127-147.
— (1993): «The fossil evidence for modern human origins in Africa: A revised view», *Am. Anthropol.,* 95, 73-96.
— (1994): «Variable but singular», *Nature,* 368, 399-400.
— y Andrews, P. (2000): «The Australopithecines in Review», *Human Evolution,* 15, 17-38.
—, Collard, M., Thackeray, J. F. y Wood, B. A. (2000): «Assessing exact randomization-based methods for determining the taxonomic significance of variability in the human fossil record», *South African Journal of Science,* 96, 179-183.
— y — (2001): «Our newest older ancestor?», *Nature,* 410, 526-527.
— y Wheeler, P. (1995): «The expensive tissue hypothesis: The brain and the digestive system in human and primate evolution», *Current Anthropology,* 36, 199-221.
Aigner, J. S. y Laughlin, W. S. (1973): «The dating of Lantian man and his significance for analyzing trends in human evolution», *Am. J. Phys. Anthrop.,* 39, 97-110.
Alba, D. M., Almécija, S. y Moyà-Solà, S. (2010): «Locomotor inferences in Pierolapithecus and Hispanopithecus: Reply to», *Journal of Human Evolution,* 59(1), 143-149.
—, Fortuny, J. y Moyà-Solà, S. (2010): «Enamel thickness in the Middle Miocene great apes Anoiapithecus, Pierolapithecus and Dryopithecus», *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* 277(1691), 2237-2245.
Alemseged, Z., Coppens, Y. y Geraads, D. (2002): «Hominid Cranium From Omo: Description and Taxonomy of Omo-323-1976-896», *American Journal of Physical Anthropology,* 117, 103-112.
—, Spoor, F., Kimbel, W. H., Bobe, R., Geraads, D., Reed, D. y Wynn, J. G. (2006): «A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Etiopía», *Nature,* 443(7109), 296-301.
—, Wynn, J. G., Kimbel, W. H., Reed, D., Geraads, D. y Bobe, R. (2005): «A new hominin from the Basal Member of the Hadar Formation, Dikika, Ethiopia, and its geological context», *Journal of Human Evolution,* 49, 499-514.
Alexeev, V. P. (1986): *The Origin of the Human Race,* Moscú, Progress Publishers.
Alimen, M. H. (1975): «Les "Isthmes" hispano-marocain et Siculo-Tunisien au temps Acheuléens», *L'Anthropologie,* 79, 399-436.
Almécija, S., Alba, D. M., Moyà-Solà, S. y Köhler, M. (2007): «Orang-like manual adaptations in the fossil hominoid *Hispanopithecus laietanus:* first steps towards great ape suspensory behaviors», *Proc. R. Soc. B,* 274, 2375-2384.
—, Moyà-Solà, S. y Alba, D. M. (2010): «Early Origin for Human-Like Precision Grasping: A Comparative Study of Pollical Distal Phalanges in Fossil Hominins», *PLoS One,* 5(7), e11727. doi: 10.1371/journal.pone.0011727
Ambrose, S. H. (2001): «Paleolithic Technology and Human Evolution», *Science,* 291, 1748-1753.
An, Z. S. y Ho, C. K. (1989): «New magnetostratigraphic dates of Lantian *Homo erectus», Quat. Res.,* 32, 213-221.
Anderson, S., Bankier, A. T., Barrell, B. G., De Bruijn, M. H., Coulson, A. R., Drouin, J., ... Young, I. G. (1981): «Sequence and

organization of the human mitochondrial genome», *Nature,* 290, 457-465.
Andreae, A. (1884): *Der Diluvialsand von Hangenbieten im Unter-Elsass, seine geolog. u. paläontolog. Verhältnisse u. Vergleich seiner Fauna mit der recenten Fauna des Elsass,* Straßburg, Abh. z. geolog. Specialkarte von Elsass-Lothringen, Bd. IV. Heft II.
Andrews, P. (1981): «Species Diversity and Diet in Monkeys and Apes during the Miocene», en C. B. Stringer (ed.), *Aspects of Human Evolution,* Londres, Taylor and Francis, pp. 25-61.
— (1983): «Small Mammal Faunal Diversity at Olduvai Gorge, Tanzania», en J. Clutton-Brock y C. Grigson (eds.), *Animals and Archaeology: I. Hunters and Their Prey,* Oxford, BAR Internat. Series 163, pp. 77-85.
— (1990): «Lining up ancestros», *Nature,* 345, 664-665.
— (1992a): «Evolution and environment in the Hominoidea», *Nature,* 360, 641-646.
— (1992b): «Reconstructing Past Environments», en S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 191-195.
— (1995): «Ecological apes and ancestros», *Nature,* 376, 555-556.
— (1996): «Palaeoecology and hominoid palaeoenvironments», *Biol. Rev.,* 71, 257-300.
— y Cronin, J. E. (1982): «The Relationships of *Sivapithecus* and *Ramapithecus* and the Evolution of the Orangután», *Nature,* 297, 541-546.
— y Harrison, T. (2005): «The last common ancestor of apes and humans», en D. E. Lieberman, R. J. Smith y J. Kelley (eds.), *Interpreting the Past,* Boston y Leiden, Brill Academic Publishers, pp. 103-121.
— y Martin, L. B. (1987): «Cladistic Relationships of Extant and Fossil Hominoids», *Journal of Human Evolution,* 16, 101-118.
Antón, S. C. (1994): «Mechanical and other perspectives on Neandertal craniofacial morphology», en R. S. Corruccini y R. L. Ciochon (eds.), *Integrative Paths to the Past,* Englewood Cliffs, Prentice Hall, pp. 677-695.
— (2002): «Evolutionary significance of cranial variation in Asian *Homo erectus», Am. J. Phys. Anthropol.,* 118, 301-323.
— (2003): «Natural History of *Homo erectus», Yearbook of Physical Antropology,* 46, 126-170.
— (2004): «The face of Olduvai Hominid 12», *Journal of Human Evolution,* 46, 337-347.
—, Carter-Menn, H. y DeLeon, V. B. (2011): «Modern human origins: continuity, replacement, and masticatory robusticity in Australasia», *Journal of Human Evolution,* 60(1), 70-82. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.08.004
—, Leonard, W. R. y Robertson, M. L. (2002): «An ecomorphological model of the initial hominid dispersal from Africa», *Journal of Human Evolution,* 43, 773-785.
ApSimon, A. M. (1980): «The last Neanderthal in France?», *Nature,* 287, 271-272.
Arambourg, C. (1954): «L'hominine fossile de Ternifine (Algérie)», *C. R. Acad. Sci. Paris,* 239, 893-895.
— (1955): «A recent discovery in human paleontology: *Atlanthropus* of Ternifine (Algeria)», *American Journal of Physical Anthropology,* 13, 191-202.
— y Coppens, Y. (1968): «Découverte d'un Australopithécien nouveau dans les gisements de l'Omo (Ethiopie)», *S. Afr. J. Sci.,* 64, 58-59.
Arden, B. y Klein, J. (1982): «Biochemical comparison of major histocompatibility complex molecules from different subspecies of Mus musculus: Evidence for trans-specific evolution of alleles», *Proc Natl. Acad. Sci. USA*, 79, 2342-2346.
Arensburg, B. (1989): «New Skeletal Evidence Concerning the Anatomy of Middle Paleolithic Populations in the Middle East: the Kebara Skeleton», en P. Mellars y C. Stringer (eds.), *The Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans,* Princeton, N. J., Princeton University Press, pp. 165-171.
—, Bar-Yosef, O., Chech, M., Goldberg, P., Laville, H., Meignen, L., ... Vandermeersch, B. (1985): «Une sépulture néandertalienne dans la grotte de Kébara (Israël)», *Comptes-Rendus de l'Académie des Scenices de Paris (Série D),* 300, 227-230.
Argue, D., Donlon, S., Groves, C. y Wright, R. (2006): *«Homo floresiensis:* Microcephalic, pygmoid, *Australopithecus,* or *Homo*?», *Journal of Human Evolution,* 51 (4), 360-374.
—, Morwood, M. J., Sutikna, T., Jatmiko y Saptomo, E. W. (2009): *«Homo floresiensis:* a cladistic analysis», *Journal of Human*

Evolution, 57(5), 623-639. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.05.002

Arnason, U., Gullberg, A. y Janke, A. (1998): «Molecular timing of primate divergences as estimated by two nonprimate calibration points», *J. Mol. Evol.,* 47, 718-727.

Aronson, J. L., Hailemichael, M. y Savin, S. M. (2008): «Hominid environments at Hadar from paleosol studies in a framework of Ethiopian climate change», *Journal of Human Evolution,* 55(4), 532-550.

—, Schmitt, T. J., Walter, R. C., Taieb, M., Tiercelin, J. J., Johanson, D. C., ... Naim, A. E. M. (1977): «New geochronologic and paleomagnetic data for the hominid-bearing Hadar Formation, Etiopía», *Nature,* 267, 323-327.

Arribas, A. y Palmqvist, P. (1999): «On the Ecological Coccention Between Sabre-tooths and Hominids: Faunal Dispersal Events in the Lower Pleistocene and a Review of the Evidence for the First Human Arrival in Europe», *Journal of Archaeological Science,* 26, 571-585.

Arsuaga, J. L. (1994): «Los hombres fósiles de la sierra de Atapuerca», *Mundo científico,* 143, 167-168.

—, Carretero, J. M., Lorenzo, C., Gracia, A., Martínez, I., Bermúdez de Castro, J. M. y Carbonell, E. (1997): «Size Variation in Middle Pleistocene Humans», *Science,* 277(5329), 1086-1088.

—, Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J. M. y Carbonell, E. (1993): «Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain», *Nature,* 362, 534-537.

—, —, — y Lorenzo, C. (1997): «The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca Spain): A comparative study», *J. Hum. Evol.,* 33, 219-281.

—, —, —, Carretero, J. M., Lorenzo, C., García, N. y Ortega, A. I. (1997): «Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site», *J. Hum. Evol.,* 33, 109-127.

—, —, Lorenzo, C., Gracia, A., Muñoz, A., Alonso, O. y Gallego, J. (1999): «The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain)», *Journal of Human Evolution,* 37(3-4), 431-457. doi: 10.1006/jhev.1999.0309

—, Lorenzo, C., Carretero, J.-M., Gracia, A., Martínez, I., García, N., ... Carbonell, E. (1999): «A complete human pelvis from the Middle Pleistocene of Spain. [10.1038/20430]», *Nature,* 399(6733), 255-258.

Arzarello, M. y Peretto, C. (2010): «Out of Africa: The first evidence of Italian peninsula occupation», *Quaternary International,* 223-224(0), 65-70. doi: 10.1016/j.quaint.2010.01.006

—, Marcolini, F., Pavia, G., Pavia, M., Petronio, C., Petrucci, M., ... Sardella, R. (2007): «Evidence of earliest human occurrence in Europe: the site of Pirro Nord (Southern Italy)», *Naturwissenschaften,* 94(2), 107-112. doi: 10.1007/s00114-006-0173-3

Ascenzi, A., Biddittu, I., Cassoli, P. F., Segre, A. G. y Segre-Naldini, E. (1996): «A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy», *Journal of Human Evolution,* 31, 409-423.

—, Mallegni, F., Manzi, G., Segre, A. G., y Segre Naldini, E. (2000): «A re-appraisal of Ceprano calvaria affinities with *Homo erectus,* after the new reconstruction», *Journal of Human Evolution,* 39, 443-450.

Asfaw, B. (1983): «A New Hominid Parietal From Bodo, Middle Awash Valley, Etiopía», *American Journal of Physical Anthropology,* 61, 387.

— (1987): «The Belohdelie frontal: new evidence of early hominid cranial morphology from the Afar of Ethiopia», *Journal of Human Evolution,* 16, 611-624.

— Beyene, Y., Suwa, G., Walter, R. C., White, T. D., WoldeGabriel, G. y Yemane, T. (1992): «The earliest Acheulan from Konso-Gardula», *Nature,* 360, 732-735.

—, Glibert, W. H., Beyene, Y., Hart, W. K., Renne, P. R., WoldeGabriel, G., ... White, T. D. (2002): «Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia», *Nature,* 416, 317-320.

—, White, T., Lovejoy, O., Latimer, B., Simpson, S. y Suwa, G. (1999): «*Australopithecus garhi*: A New Species of Early Hominid from Ethiopia», *Science,* 284, 629-635.

Ashton, N., Lewis, S. G., Parfitt, S. y White, M. (2006): «Riparian landscapes and human habitat preferences during the Hoxnian (MIS 11) Interglacial. [10.1002/jqs.1032]», *Journal of Quaternary Science,* 21(5), 497-505.

Ayala F. J. (1970): «Invalidation of Principle of Competitive Exclusion Defended», *Nature,* 227(5253), 89-90.

— (1995a): «Genes and Origins, The Story of Modern Humans», *J. Mol. Evol.,* 41, 683-688.

— (1995b): «The Myth of Eve: Molecular Biology and Human Origins», *Science,* 270, 1930-1936.
— (2007): *Darwin y el diseño inteligente,* Madrid, Alianza Editorial.
— y Escalante, A. (1996): «The evolution of human populations: a molecular perspective», *Mol. Phylogenet. Evol*., vol. V, n.º 1, 188-201
—, —, O'Huigin, C y Klein, J. (1994): «Molecular genetics of speciation and human origins», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91, 6787-6794.
— y Kiger, J. A. (1984): *Genética Moderna,* Barcelona, Onega.
Azanza, B., Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (2000): «Large mammal turnover pulses correlated with latest Neogene glacial trends in the northwestern Mediterranean region», en M. B. Hart (ed.), *Climates: Past and Present,* Londres, Geological Society, pp. 161-170.
Baab, K. L. (2007): *Cranial Shape Variation in Homo erectus* (Ph. D.), Nueva York, University of New York.
— (2008): «The taxonomic implications of cranial shape variation in *Homo erectus*», *Journal of Human Evolution,* 54(6), 827-847. doi: 10.1016/j.jhevol.2007.11.003
— y McNulty, K. P. (2009): «Size, shape, and asymmetry in fossil hominins: the status of the LB1 cranium based on 3D morphometric analices», *Journal of Human Evolution,* 57(5), 608-622. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.08.011
Baba, H., Aziz, F., Kaifu, Y., Suwa, G., Kono, R. T. y Jacob, T. (2003): «*Homo erectus* Calvarium from the Pleistocene of Java», *Science,* 299(5611), 1384-1388.
Backwell, L. y d'Errico, F. (2008): «Early hominid bone tools from Drimolen, South Africa», *Journal of Archaeological Science,* 35(11), 2880-2894. doi: 10.1016/j.jas.2008.05.017
— y — (2001): «Evidence of termite foraging by Swartkrans early hominids», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 98, 1358-1363.
Bae, C. J. (2010): «The Late Middle Pleistocene Hominin Fossil Record of Eastern Asia: Synthesis and Review», *Yearbook of Physical Anthropology,* 53, 75-93.
— y Bae, K. (2011): «The nature of the Early to Late Paleolithic transition in Korea: Current perspectives», *Quaternary International, Online corrected proofs*. doi: 10.1016/j.quaint.2011.08.044
Baena, J., Lordkipanidze, D., Cuartero, F., Ferring, R., Zhvania, D., Martin, D., ... Rubio, D. (2010): «Technical and technological complexity in the beginning: The study of Dmanisi lithic assemblage», *Quaternary International,* 223-224(0), 45-53. doi: 10.1016/j.quaint.2010.01.019
Bahain, J.-J., Falguères, C., Voinchet, P., Duval, M., Dolo, J.-M., Despriée, J., ... Tissoux, H. (2007): «Electron spin resonance (ESR) dating of some European Late Lower Pleistocene Sites», *Quaternaire,* 18, 175-186.
Bailey, G. N. y King, G. C. P. (2011): «Dynamic landscapes and human dispersal patterns: tectonics, coastlines, and the reconstruction of human habitats», *Quaternary Science Reviews,* 30(11-12), 1533-1553. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.06.019
Bailey, W. J., Hayasaka, K., Skinner, C. G., Kehoe, S., Sieu, L., Slightom, J. L. y Goodman, M. (1992): «Reexamination of the African hominoid trichotomy with additional sequences from the primate beta-globin gene cluster», *Mol. Phylogenet. Evol.,* 1, 97-135.
Balter, M. (2004a): «Skeptic to Take Possession of Flores Hominid Bones», *Science,* 306, 1450.
— (2004b): Skeptics Question Whether Flores Hominid is a New Species», *Science,* 306, 1116.
— (2011): «Little Foot, Big Mystery», *Science,* 333(6048), 1374-1374.
Bar-Yosef, O. (2000): «The Middle and Early Upper Paleolithic in Southwest Asoa and Neighboring Regions», en O. Bar-Yosef y D. Pilbeam (eds.), *The Geography of Neandertals and Modern Humans in Europe and the Greater Mediterranean,* Cambridge, MA, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, pp. 107-156.
— y Belfer-Cohen, A. (2001): «From Africa to Eurasia – early dispersals», *Quaternary International,* 75(1), 19-28. doi: 10.1016/s1040-6182(00)00074-4
— y Belmaker, M. (2011): «Early and Middle Pleistocene Faunal and hominins dispersals through Southwestern Asia», *Quaternary Science Reviews,* 30(11-12), 1318-1337. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.02.016
— y Vandermeersch, B. (1981): «Notes concerning the possible age of the

Mousterian layers in Qafzeh Cave», en P. Sanlaville y J. Cauvin (eds.), *Préhistoire du Levant,* París, CNRS, pp. 281-285.
— y — (1991): *Le Squelette Mousterien de Kebara,* París, CNRS.
— y — (1993): «El hombre moderno de Oriente Medio», *Investigación y ciencia,* 201, 66-73.
—, —, Arensburg, B., Belfer-Cohen, A., Goldberg, P., Laville, H., ... Weiner, S. (1992): «The Excavations in Kebara Cave, Mt. Carmel», *Current Anthropology,* 33, 497-534.
Barbetti, M. (1986): «Traces of fire in the archaeological record, before one million years ago?», *Journal of Human Evolution,* 15(8), 771-781.
—, Clark, J. D., Williams, F. M. y Williams, M. A. J. (1980): «Palaeomagnetism and the search for very ancient fireplaces in Africa», *Anthropologie,* 18, 299-304.
Barbujani, G., Magagni, A., Minch, E. y Cavalli-Sforza, L. L. (1997): «An apportionment of human DNA diversity», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 94, 4516-4519.
Barham, L. S., Pinto Llona, A. C. y Stringer, C. (2002): «Bone tools from Broken Hill (Kabwe) Cave, Zambia, and their evolutionary significance», *Before Farming,* 2, 1-12.
Barsky, D. y De Lumley, H. (2010): «Early European Mode 2 and the stone industry from the Caune de l'Arago's archeostratigraphical levels "P"», *Quaternary International,* 223-224(0), 71-86. doi: 10.1016/j.quaint.2009.12.005
Barton, R. N. E. (2000): «Mousterian hearths and shellfish: Late Neanderthal activities in Gibraltar», en C. B. Stringer, R. N. E. Barton y J. C. Finlayson (eds.), *Neanderthals on the edge: 150th anniversary conference of the Forbe' Quarry discovery, Gibraltar,* Oxford, Oxbow Books, pp. 211-220.
Bartstra, G.-J., Soegondho, S. y Van der Wijk, A. (1988): «Ngandong man: age and artifacts», *Journal of Human Evolution,* 17, 325-337.
Bastir, M. y Rosas, A. (2004): «Comparative ontogeny in humans and chimpanzees: Similarities, differences and paradoxes in postnatal growth and development of the skull», *Annals of Anatomy – Anatomischer Anzeiger,* 186(5-6), 503-509.
Beaulieu, C. (1998): «*Australopithecus bahrelghazali* et faune associée», *Bipedia,* 176(16.2), 1-7.
Beauval, C., Maureille, B., Lacrampe-Cuyaubère, F., Serre, D., Peressinotto, D., Bordes, J. G., ... Trinkaus, E. (2005): «A late Neandertal femur from Les Rochers-de-Villeneuve, France», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 192, 7085-7090.
Bednarik, R. G. (1997): «The earliest evidecne of ocean navigation», *The International Journal of Nautical Archaeology,* 26, 183-191.
Begun, D. R. (2007): «How to identify (as opposed to define) a homoplasy: Examples from fossil and living great apes», *Journal of Human Evolution,* 52(5), 559-572.
— (2009): «Dryopithecins, Darwin, De Bonis, and the European origin of the African apes and human clade», *Geodiversitas,* 31, 789-816.
—, Güleç, E. y Geraads, D. (2003): «Dispersal patterns of Eurasian hominoids: implications from Turkey», *Deinsea,* 10, 23-39.
—, Moyà-Solà, S. y Köhler, M. (1990): «New Miocene hominoid specimens from Can Llobateres (Vallès-Penedès, Sapin) and their geological and paleoecological context», *Journal of Human Evolution,* 19, 255-268.
—, Nargolwalla, M. C. y Hutchison, M. P. (2006): «Primate Diversity in the Pannonian Basin: In situ evolution, dispersals, or both?», *Beitr. Paläont.,* 30, 43-56.
— y Ward, C. V. (2005): «Comment on "Pierolapithecus catalaunicus, a New Middle Miocene Great Ape from Spain"», *Science,* 308(5719), 203.
—, —, Deane, A. S., Kivell, T. L., Nargolwalla, M. C. y Taylor, N. D. (2006): «Stem hominine or hominid? The phylogeny and functional anatomy of Pierolapithecus», *American Journal of Physical Anthropology,* S42, 63.
—, — y Rose, M. (eds.) (1997): *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations,* Nueva York, NY, Springer.
Behrensmeyer, A. K. y Laporte, L. F. (1981): «Footprints of a Pleistocene Hominid in Northern Kenya», *Nature,* 289, 167-169.
—, Todd, N. E., Potts, R. y McBrinn, G. E. (1997): «Late Pliocene Faunal Turnover in the Turkana Basin, Kenya and Ethiopia», *Science,* 278, 1589-1594.
Belmaker, M., Tchernov, E., Condemi, S. y Bar-Yosef, O. (2002): «New evidence for hominid presence in the Lower Pleistocene of the Southern Levant», *Journal of Human*

Evolution, 43(1), 43-56. doi: 10.1006/jhev.2002.0556

Bennett, M. R., Harris, J. W. K., Richmond, B. G., Braun, D. R., Mbua, E., Kiura, P., ... González, S. (2009): «Early Hominin Foot Morphology Based on 1.5-Million-Year-Old Footprints from Ileret, Kenya», *Science,* 323(5918), 1197-1201.

Berckhemer, F. (1936): «Der Urmenscheschädel von Steinheim», *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie,* 35, 463-516.

— (1938): «Vorweisung des Steinheimer-Schädels in Original», *Verhandlungen der Deutschen Gesellschaft für Rassen-forschung,* 9, 190-192.

Berge, C. (1991): «Quelle est la signification fonctionelle du pelvis très large de *Australopithecus afarensis* (AL 288-1)?», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 113-119.

—, Penin, X. y Pelle, E. (2006): «New interpretation of Laetoli footprints using an experimental approach and Procrustes analysis: Preliminary results», *Comptes. Rendus. Palevol.,* 5, 561-569.

Berger, L. R. y Clarke, R. J. (1996): «The Load of the Taung Child», *Nature,* 379, 778-779.

—, Churchill, S. E., De Klerk, B. y Quinn, R. L. (2008): «Small-Bodied Humans from Palau, Micronesia», *PLoS One,* 3(3), e1780. doi: 10.1371/journal.pone.0001780

—, De Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Schmid, P., Carlson, K. J., Dirks, P. H. G. M. y Kibii, J. M. (2010): «Australopithecus sediba: A New Species of Homo-Like Australopith from South Africa», *Science,* 328(5975), 195-204.

—, Keyser, A. W. y Tobias, P. V. (1993): «Brief Communication: Gladysvale: First Early Hominid Site in South Africa Since 1948», *American Journal of Physical Anthropology,* 92, 107-111.

—, Lacruz, R. y De Ruiter, D. J. (2002): «Revised Age Estimates of Australopithecus-Bearing Deposits at Sterkfontein, South Africa», *American Journal of Physical Anthropology,* 119, 192-197.

— y Parkington, J. E. (1995): «A new Pleistocene hominid-bearing locality at Hoedjiespunt, South Africa», *American Journal of Physical Anthropology,* 98, 601-609.

Berger, W. H., Bickert, T., Schmidt, H. y Wefer, G. (1993): «Quaternary oxygen isotope record of pelagic foraminifers: Site 806, Ontong Java Plateau», *Proceedings ODP: Scientific Results,* 130, 381-395.

Berggren, W. A., Kent, D. V., Swisher, C. C. y Aubry, M. (1995): «A Revised Cenozoic Geochronology and Chronostratigraphy», en W. A. Berggren, D. V. Kent, C. C. Swisher, M. Aubry y J. Hardenbol (eds.), *Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation,* SEPM, publicación especial n.º 54, pp. 129-212.

Bergström, T. y Gyllensten, U. (1995): «Evolution of Mhc class II polymorphism: The rise and fall of class II gene function in primates», *Immunol. Rev.*, 143, 13-32.

Bermúdez de Castro, J. M. (1995): «Nuevos datos sobre la biología del hombre de Atapuerca», *Fronteras de la ciencia y la tecnología,* 9, 52-55.

— y Arsuaga, J. L. (2000-2001): «1997-2001, el estatus de *Homo antecessor*», *Zephyrus, Revista de Prehistoria y Arqueología,* 53-54, 5-14.

—, —, Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I. y Mosquera, M. (1997): «A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans», *Science,* 276, 1392-1395.

—, Carbonell, E., Cáceres, I., Díez, J. C., Fernández-Jalvo, Y., Mosquera, M., ... Van der Made, J. (1999): «The TD6 (Aurora stratum) hominid site. Final remarks and new questions», *Journal of Human Evolution,* 37(3-4), 695-700. doi: 10.1006/jhev.1999.0334

—, Martinón-Torres, M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., Martín-Francés, L., Lapresa, M., ... Carbonell, E. (2011): «Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study», *Journal of Human Evolution,* 61(1), 12-25.

—, —, Prado, L., Gómez-Robles, A., Rosell, J., López-Polín, L., ... Carbonell, E. (2010): «New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 107, 11739-11744.

—, —, Robles, A. G., Prado, L. y Carbonell, E. (2010): «New human evidence of the Early Pleistocene settlement of Europe, from Sima

del Elefante site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain)», *Quaternary International,* 223-224(0), 431-433.
—, —, Sarmiento, S. y Lozano, M. (2003): «Gran Dolina-TD6 *versus* Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of discontinuity in the European Pleistocene population?», *Journal of Archaeological Science,* 30(11), 1421-1428.
— y Nicolás, M. E. (1996): «Changes in the Lower premolar-size sequence during Hominid evolution. Phylogenetic implications», *Human Evolution,* 11, 107-112.
—, Pérez-González, A., Martinón-Torres, M., Gómez-Robles, A., Rosell, J., Prado, L., ... Carbonell, E. (2008): «A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain», *Journal of Human Evolution,* 55(4), 729-735.
—, Rosas, A. y Nicolás, M. E. (1999): «Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain)», *Journal of Human Evolution,* 37(3-4), 523-566.
—, —, Arsuaga, J. L., Martínez, I., Carbonell, E. y Mosquera, M. (1997): «*Homo antecessor*, una nueva especie del Pleistoceno Inferior de Atapuerca», *Mundo científico,* 181, 649.
Betzler, C. y Ring, U. (1995): «Sedimentology of the Malawi Rift: Facies and stratigraphy of the Chiwondo Beds, northern Malawi», *Journal of Human Evolution,* 28(1), 23-35. doi: 10.1006/jhev.1995.1004
Bigazzi, G., Balestrieri, M. L., Norelli, P., Oddone, M. y Tecle, T. M. (2004): «Fission-Track Dating of a Tephra layer in The Alat Formation of the Dandiero Group (Danakil Depression, Eritrea)», *Riv. It. Paleont. Strat.,* 110 (suplemento), 45-49.
Bilsborough, A. y Wood, B. A. (1988): «Cranial morphometry of early hominids: facial region», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 76, 61-86.
Binford, L. R. (1981): *Bones: Ancient men and modern myths,* Nueva York, NY, Academic Press.
Bischoff, J. L., Shamp, D. D., Aramburu, A., Arsuaga, J. L., Carbonell, E. y Bermúdez de Castro, J. M. (2003): «The Sima de los Huesos hominids date to beyond U/Th equilibrium (>350 kyr) and perhaps to 400e500 kyr: new radiometric dates», *Journal of Archaeological Science,* 30, 275-280.
—, Williams, R. W., Rosenbauer, R. J., Aramburu, A., Arsuaga, J. L., García, N. y Cuenca-Bescós, G. (2007): «High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage», *Journal of Archaeological Science,* 34(5), 763-770. doi: 10.1016/j.jas.2006.08.003
Bjorkman, P. J., Saper, M. A., Samraoui, B., Bennett, W. S., Strominger, J. L. y Wiley, D. C. (1987a): «Structure of the human class I Histocompatibility antigen, HLA-A2», *Nature,* 329, 506-512.
—, —, —, —, — y — (1987b): «The foreign antigens», *Nature*, 329, 512-521.
Black, D. (1927): «On a lower molar hominid tooth from the Chou Kou Tien deposit», *Palaeontologia sinica, Ser. D.* 7, 1-29.
— (1930): «On an adolescent skull of *Sinanthropus pekinensis* in comparison with an adult skull of the same species and with other hominid skulls, recent and fósil», *Palaeontologia sinica., Ser. D.* 7, fascículo 2, 1-145.
— (1931): «Evidences for the use of fire by *Sinanthropus*», *Bull. Geol. Soc. China,* 11, 107-198.
—, Teilhard de Chardin, P., Young, C. C. y Pei, W. C. (1933): «Fossil Man in China. The Choukoutien cave deposits with a synopsis of our present knowledge of the late Cenozoic of China», *Mem. Geol. Surv. China Ser. A,* 11, 1-158.
Blake, C. C. (1862): «On the cranium of the most ancient races of man», *Geologist,* junio, 6, 206.
Blanc, A. C. (1940): *Industrie mousteriane et paleolithiche superiori nelle dune fossilie e nelle grotte litoranee di Capo Palinuro* (vol. 10), Roma, Sc. Fis. Mat. e Nat.
Bloch, J. I. y Boyer, D. M. (2002): «Grasping Primate Origins», *Science,* 298(5598), 1606-1610.
— y Gingerich, P. D. (1998): «*Carpolestes simpsoni*, new species (Mammalia, Proprimates) from the Late Paleocene of the Clarks Fork Basin, Wyoming», *Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan,* 30, 131-162.
Blumenschine, R. (1987): «Characteristics of an Early Hominid Scavenging Niche», *Current Anthropology,* 28, 383-408.
—, Peters, C. R., Masao, F. T., Clarke, R. J., Deino, A. L., Hay, R. L., ... Ebert, J. I. (2003): «Late Pliocene *Homo* and Hominid

Land Use from Western Olduvai Gorge, Tanzania», *Science,* 299, 1217-1221.
Boaz, N. T. y Howell, F. C. (1977): «A gracile hominid from Upper Member G of the Shungura Formation, Ethiopia», *American Journal of Physical Anthropology,* 46, 93-108.
—, Ciochon, R. L., Xu, Q. y Liu, J. (2004): «Mapping and taphonomic analysis of the *Homo erectus* loci at Locality 1 Zhoukoudian, China», *Journal of Human Evolution,* 46(5), 519-549.
Bobe, R. y Behrensmeyer, A. K. (2004): «The expansion of grassland ecosystems in Africa in relation to mammalian evolution and the origin of the genus *Homo*», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 207, 399-420.
Boesch, C. y Tomasello, M. (1998): «Chimpanzee and Human Cultures», *Current Anthropology,* 39, 591-595.
—, Head, J. y Robbins, M. M. (2009): «Complex tool sets for honey extraction among chimpanzees in Loango National Park, Gabon», *J. Hum. Evol.,* 56, 560-569.
Boivin, P., Barbet, P., Boeuf, O., Devouard, B., Besson, J.-C., Hénot, J.-M., ... Charles, L. (2010): «Geological setting of the lower Pleistocene fossil deposits of Chilhac (Haute-Loire, France)», *Quaternary International,* 223-224(0), 107-115. doi: 10.1016/j.quaint.2009.12.010
Bonmatí, A., Arsuaga, J.-L. y Lorenzo, C. (2008): «Revisiting the Developmental Stage and Age-at-Death of the "Mrs. Ples" (Sts 5) and Sts 14 Specimens from Sterkfontein (South Africa): Do They Belong to the Same Individual? [10.1002/ar.20795]», *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology,* 291(12), 1707-1722.
—, Gómez-Olivencia, A., Arsuaga, J.-L., Carretero, J. M., Gracia, A., Martínez, I., ... Carbonell, E. (2010): «Middle Pleistocene lower back and pelvis from an aged human individual from the Sima de los Huesos site, Spain», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 10.1073/pnas.1012131107
Bontrop, R. E. (1994): «Nonhuman primate Mhc-DQA and DQB second exon nucleotide sequences: a compilation», *Immunogenetics,* 39, 81-92.
—, Otting, N., Slierendregt, B. L. y Lanchbury, J. S. (1995): «Evolution of major histocompatibility complex polymorphisms and T-cell receptor diversity in primates», *Immunol. Rev.*, 143, 33-62.
Booth, L. (2011): «An Evaluation of *Homo habilis* sensu lato Variability Through a Comparative Analysis of the Coefficient of Variation of Three Hominid Species», *Totem: The University of Western Ontario Journal of Anthropology,* 18, artículo 14. http://ir.lib.uwo.ca/totem/vol18/iss11/14
Bordes, F. (1953): «Essai de classification des industries "moustériennes"», *Bulletin de la Société Préhistorique Française,* 457-466.
Boule, M. (1908): «L'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints (Corrèze)», *C. R. Acad. Sci. Paris,* 147, 1349-1352.
— (1911-1913): «L'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints», *Extraites Annales de Paléontologie,* (1911) VI: 111-72 (1-64); (1912) VII: 21-192 (65-208); (1913) VIII: 1-70 (209-78).
Bowen, G. J., Clyde, W. C., Koch, P. L., Ting, S., Alroy, J., Tsubamoto, T., ... Wang, Y. (2002): «Mammalian Dispersal at the Paleocene/Eocene Boundary», *Science,* 295(5562), 2062-2065.
Bowers, E. (2006): «A New Model for the Origin of Bipedality», *Human Evolution,* 21(3), 241-250. doi: 10.1007/s11598-006-9021-x
Bowler, J. M. y Magee, J. (2000): «Redating Australia's oldest human remains: A sceptics view», *Journal of Human Evolution,* 38, 719-726.
— y Thorne, A. G. (1976): «Human remains from Lake Mungo», en R. L. Kirk y A. G. Thorne (eds.), *The Origin of the Australians,* Canberra, Australian Institute of Aboriginal Studies, pp. 127-138.
Brace, C. L. (1964): «The fate of the 'Classic' Neanderthals: a consideration of hominid catastrophism», *Current Anthropology,* 5, 3-43.
— (1965): *The Stages of Human Evolution* (las referencias son de la 3.ª ed., 1988), Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.
— (1973): «Sexual dimorphism in human evolution», *Yearbook of Physical Anthropology,* 16, 31-49.
—, Mahler, P. E. y Rosen, R. B. (1973): «Tooth measurements and the rejection of the taxon 'Homo habilis'», *Yearb. Phys. Anthropol.,* 16, 50-58.
—, Ryan, A. S. y Smith, B. H. (1981): «Tooth wear in La Ferrassie man: Comment», *Curr. Anthrop.,* 22, 426-430.

Brain, C. K. (1958): «The Transvaal ape-man bearing cave deposits», *Trans. Mus. mem.,* 11, 1-125.
— (1970): «New finds at the Swartranks site», *Nature,* 225, 1112-1119.
— (1982): *The Swartranks site: Stratigraphy of the fossil hominids and a reconstruction of the environment of early Homo,* Ponencia presentada en el Congreso Internacional de Paleontología Humana. Primer Congreso, t. 2, preimpreso, Niza.
— (1993): «Structure and stratigraphy of the Swartkrans cave in the light of the new excavations», en C. K. Brain (ed.), *Swartkrans: A Cave's Chronicle of Early Man,* Pretoria, Transvaal Museum Monograph 8, pp. 23-34.
— y Sillen, A. (1988): «Evidence from the Swartranks cave for the earliest use of fire», *Nature,* 336, 464-466.
Bramble, D. M. y Lieberman, D. E. (2004): «Endurance running and the evolution of Homo», *Nature,* 432(7015), 345-352.
Brantingham, P. J. (1998): «Hominid-Carnivore Coevolution and Invasion of the Predatory Guild», *Journal of Anthropological Archaeology,* 17(4), 327-353. doi: 10.1006/jaar.1998.0326
Bräuer, G. (1984): «A craniological approach to the origin of the anatomically modern *Homo sapiens* in Africa and its implications for the appearance of modern humans», en F. H. Smith y F. Spencer (eds.), *The Origins of Modern Humans,* Nueva York, Alan R. Liss, pp. 327-410.
— (1989): «The Evolution of Modern Humans: A Comparison of the African and non-African Evidence», en P. Mellars y C. Stringer (eds.), *The Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans,* Princeton, N. J., Princeton University Press, pp. 123-154.
— (1992): «Africa's place in the evolution of *Homo sapiens*», en G. Bräuer y F. H. Smith (eds.), *Continuity or Replacement? Controversies in* Homo sapiens *evolution,* Rotterdam, Balkema, pp. 83-98.
— (2008): «The Origin of Modern Anatomy: By Speciation or Intraspecific Evolution?», *Evolutionary Anthropology,* 17, 22-37.
— y Mehlman, M. J. (1988): «Hominid molars from a Middle Stone Age level at Mumba Rock Shelter, Tanzania», *American Journal of Physical Anthropology,* 75, 69-76.
— y Schultz, M. (1996): «The morphological affinities of the Plio-Pleistocene mandible from Dmanisi, Georgia», *J. Hum. Evol.,* 39, 445-481.
—, Yokoyama, Y., Falguères, C. y Mbua, E. (1997): «Modern human origins backdated», *Nature,* 386, 337-338.
Briggs, A. W., Good, J. M., Green, R. E., Krause, J., Maricic, T., Stenzel, U., ... Pääbo, S. (2009): «Targeted Retrieval and Analysis of Five Neandertal mtDNA Genomes», *Science,* 325(5938), 318-321. doi: 10.1126/science.1174462
—, —, —, —, —, —, ..., — (2009): «Primer Extension Capture: Targeted Sequence Retrieval from Heavily Degraded DNA Sources», *JoVE,* 31, http://www.jove.com/index/Details.stp?ID=1573, doi: 1510.3791/1573
—, Stenzel, U., Johnson, P. L. F., Green, R. E., Kelso, J., Prüfer, K., ... Pääbo, S. (2007): «Patterns of damage in genomic DNA sequences from a Neandertal», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 104(37), 14616-14621.
Britten, R. J. (2010): «Transposable element insertions have strongly affected human evolution», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 107, 19945-19948.
Broadfield, D. C., Holloway, R. L., Mowbray, K., Silvers, A., Yuan, M. S. y Márquez, S. (2001): «Endocast of Sambungmacan 3 (Sm 3): A New *Homo erectus* From Indonesia», *The Anatomical Record,* 262, 369-379.
Broecker, W. S. y Van Donk, J. (1970): «Insolation changes, ice volumes, and the O18 record in deep-sea cores», *Rev. Geophys.,* 8(1), 169-198. doi: 10.1029/RG008i001p00169
Bromage, T. G. y Dean, M. C. (1985): «Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids. [10.1038/317525a0]», *Nature,* 317(6037), 525-527.
—, Schrenk, F. y Zonneveld, F. W. (1995): «Paleoanthropology of the Malawi Rift: An early hominid mandible from the Chiwondo Beds, northern Malawi», *Journal of Human Evolution,* 28(1), 71-108. doi: 10.1006/jhev.1995.1007
Bronn, H. G. (1830): *Gaea Heidelbergensis, oder mineralogische Beschreibungen der Gegend von Heidelberg,* Heidelberg, Leipzig, Gross.

Brooks, A. S., Helgren, D. M., Cramer, J. S., Franklin, A., Hornyak, W., Keating, J. M., ... Yellen, J. E. (1995): «Dating and Context of Three Middle Stone Age Sites with Bone Points in the Upper Semliki Valley, Zaire», *Science,* 268, 553-556.

Broom, R. (1938): «The Pleistocene Anthropoid Apes of South Africa», *Nature,* 142, 377-379.

— y Robinson, J. T. (1949): «A new type of fossil man», *Nature,* 164, 322-323.

— y — (1950): «Man contemporaneous with the Swartranks ape-man», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 8, 151-155.

— y — (1952): «Swartranks ape-man *Paranthropus crassidens*», *Transvaal Mus. Mem.,* 6, 1-123.

—, — y Schepers, G. W. H. (1950): «Sterkfontein Ape-man *Plesianthropus*», *Transvaal Mus. Mem.,* 4, 1-117.

Brose, D. S. y Wolpoff, M. H. (1971): «Early Upper Paleolithic Man and Late Middle Paleolithic Tools», *American Anthropologist,* 73, 1156-1194.

Brown, B., Brown, F. H. y Walker, A. (2001): «New Hominids from the Lake Turkana Basin, Kenya», *Journal of Human Evolution,* 41(1), 29-44. doi: 10.1006/jhev.2001.0476

Brown, F. H. y Fuller, C. R. (2008): «Stratigraphy and tephra of the Kibish Formation, southwestern Ethiopia», *Journal of Human Evolution,* 55(3), 366-403. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.05.009

—, Harris, J., Leakey, R. E. F. y Walker, A. (1985): «Early *Homo erectus* Skeleton From West Lake Turkana, Kenya», *Nature,* 316, 788-792.

—, McDougall, I., Davies, T. y Maier, R. (1985): «An Integrated Plio-Pleistocene Chronology for the Turkana Basin», en E. Delson (ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 82-90.

Brown, J. H., Jardetzky, T. S., Gorga, J. C., Stern, L. J., Urban, R. G., Strominger, J. L. y Wiley, D. C. (1993): «Three-dimensional structure of the human class II histocompatibility antigen HLA-DRI», *Nature,* 364, 33-39.

—, Marquet, P. A. y Taper, M. L. (1993): «Evolution of body-size – consequences of an energetic definition of fitness», *The American Naturalist,* 142, 573-584.

Brown, P. (2000): «Australian Pleistocene variation and the seo of Lake Mungo 3», *J. Hum. Evol.,* 38, 743-749.

— y Maeda, T. (2009): «Liang Bua *Homo floresiensis* mandibles and mandibular teeth: a contribution to the comparative morphology of a new hominin species», *Journal of Human Evolution,* 57(5), 571-596.

—, Sutikna, T., Morwood, M. J., Soejono, R. P., Jatmiko, Wayhu Saptomo, E. y Awe Due, R. (2004): «A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia», *Nature,* 431(7012), 1055-1061.

Brown, W. M. (1980): «Polymorphism in mitochondrial DNA of humans as revealed by restriction endonuclease analysis», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 77, 3605-3609.

Bruce, E. J. y Ayala, F. J. (1979): «Phylogenetic Relationships Between Man and the Apes: Electrophoretic Evidence», *Evolution,* 33, 1040-1056.

Brumm, A., Aziz, F., Van den Bergh, G. D., Morwood, M. J., Moore, M. W., Kurniawan, I., ... Fullagar, R. (2006): «Early stone technology on Flores and its implications for *Homo floresiensis*», *Nature,* 441(7093), 624-628.

—, Moore, M. W., Van den Bergh, G. D., Kurniawan, I., Morwood, M. J. y Aziz, F. (2010): «Stone technology at the Middle Pleistocene site of Mata Menge, Flores, Indonesia», *Journal of Archaeological Science,* 37(3), 451-473. doi: 10.1016/j.jas.2009.09.012

Bruner, E. (2004): «Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus Homo», *Journal of Human Evolution,* 47, 279-303.

—, Manzi, G. y Arsuaga, J. L. (2003): «Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: Evidence from the Neandertal and modern lineages», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 100, 15335-15340.

Brunet, M. (2008): *Origine et histoire des hominidés. Nouveaux paradigmes,* París, Fayard.

— (2010): «Short note: The track of a new cradle of mankind in Sahelo-Saharan Africa (Chad, Libya, Egypt, Cameroon)», *Journal of African Earth Sciences,* 58(4), 680-683. doi: 10.1016/j.jafrearsci.2010.08.010

—, Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A. H. E. y Pilbeam, D. (1995): «The First Australopithecine 2.500 Kilometres West of the Rift Valley (Chad)», *Nature,* 378, 273-275.

—, —, —, —, — y — (1996): *«Australopithecus bahrelghazali,* une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad)», *C.R. Acad. Sci. Paris,* t. 322, série II a, 907-913.

—, Fronty, P., Sapanet, M., De Bonis, L. y Viriot, L. (2002): «Enamel Hypoplasia in a Pliocene Hominid from Chad», *Connective Tissue Research,* 43(2-3), 94-97. doi: 10.1080/03008200290001177

—, Guy, F., Pilbeam, D., Lieberman, D. E., Likius, A., Mackaye, H. T., ... Vignaud, P. (2005): «New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad», *Nature,* 434(7034), 752-755.

—, —, —, Mackaye, H. T., Likius, A., Ahounta, D., ... Zollikofer, C. (2002): «A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa», *Nature,* 418, 145-151.

Bunn, H. T. (1981): «Archaeological evidence for meat-eating by Plio-Pleistocene hominids from Koobi Fora and Olduvai Gorge», *Nature,* 291, 574-577.

Burbano, H. A., Hodges, E., Green, R. E., Briggs, A. W., Krause, J., Meyer, M., Good, J. M., Maricic, T., Johnson, P. L., Xuan, Z., Rooks, M., Bhattacharjee, A., Brizuela, L., Albert, F. W., Rasilla, M. de la, Fortea, J., Rosas, A., Lachmann, M., Hannon, G. J. y Pääbo, S. (2010): «Targeted investigation of the Neandertal genome by array-based sequence capture», *Science,* 28, 723-725.

Bush, M. E. (1980): «The Thumb of *Australopithecus afarensis*», *American Journal of Physical Anthropology,* 52, 210.

—, Lovejoy, C. O., Johanson, D. C. y Coppens, Y. (1982): «Hominid Carpal, Metacarpal and Phalangeal Bones Recovered from the Hadar Formation: 1974-1977 Collections», *American Journal of Physical Anthropology,* 57, 651-667.

Butler, D. (2001): «The battle of Tugen Hills», *Nature,* 410, 508-509.

Butzer, K. W. (1971): *Recent History of an Ethiopian Delta,* Chicago, Ill., Chicago University Press.

— (1974): «Paleoecology of South African Australopithecines: Taung Revisited», *Current Anthropology,* 15(4), 367-382.

Bye, B. A., Brown, F. H., Cerling, T. E. y McDougall, I. (1987): «Increased Age Estimate for the Lower Paleolithic Hominid Site at Olorgesailie, Kenya», *Nature,* 329, 237-239.

Campbell, B. (1964): «Quantitative taxonomy and human evolution», en S. L. Washburn (ed.), *Classification and Human Evolution,* Londres, Methuen and Co., pp. 50-74.

Cande, S. y Kent, D. V. (1995): «Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the Late Cretaceous and Cenozoic», *Journal of Geophysical Research,* 100, 6093-6095.

Cann, H. M., de Toma, C., Cazes, L., Legrand, M.-F., Morel, V., Piouffre, L., ... Cavalli-Sforza, L. L. (2002): «A Human Genome Diversity Cell Line Panel», *Science,* 296, 261-262.

Cann, R. L., Stoneking, M. y Wilson, A. C. (1987): «Mitochondrial DNA and Human Evolution», *Nature,* 325, 31-36.

Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Vernesi, C., Martina Lari, S., Casoli, A., Mallegni, F., ... Bertorelle, G. (2003): «Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 100, 6593-6597.

Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J. L., Allue, E., Bastir, M., Benito, A., ... Verges, J. M. (2005): «An Early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain», *PNAS,* 102(16), 5674-5678.

—, —, —, Díez, J. C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., ... Rodríguez, X. P. (1995): «Lower Pleistocene Hominids and Artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain)», *Science,* 269, 826-830.

—, —, Pares, J. M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescos, G., Olle, A., ... Arsuaga, J. L. (2008): «The first hominin of Europe», *Nature,* 452(7186), 465-469.

—, Mosquera, M. y Rodríguez, X. P. (2007): «The emergence of technology: A cultural step or long-term evolution?», *Comptes Rendus Palevol.,* 6(3), 231-233. doi: 10.1016/j.crpv.2006.11.004

—, —, — y Sala, R. (1996): «The First Human Settlement of Europe», *Journal of Anthropological Research,* 52(1), 107-114.

—, Sala Ramos, R., Rodríguez, X. P., Mosquera, M., Ollé, A., Vergés, J. M., ... Bermúdez de Castro, J. M. (2010): «Early hominid dispersals: A technological hypothesis for "out of Africa"», *Quaternary International,* 223-224(0), 36-44. doi: 10.1016/j.quaint.2010.02.015

Carlson, K. J., Stout, D., Jashashvili, T., De Ruiter, D. J., Tafforeau, P., Carlson, K. y Berger, L. R. (2011): «The Endocast of MH1, Australopithecus sediba», *Science,* 333(6048), 1402-1407.

Carney, J., Hill, A., Miller, J. A. y Walker, A. (1971): «Late Australopithecine from Baringo District, Kenya», *Nature,* 230, 509-514.

Carrara, C., Frezzotti, M. y Giraudi, C. (1995): «Stratigrafia plio-quaternaria», en C. Carrara (ed.), *Lazio Meridionale, Sintesi delle ricerche geologiche multidisciplinari,* La Spezia, Italia, ENEA, Marine Environment Research Centre, pp. 62-85.

Carretero, J. M., Lorenzo, C. y Arsuaga, J. L. (1999): «Axial and appendicular skeleton of Homo antecesor», *Journal of Human Evolution,* 37(3-4), 459-499. doi: 10.1006/jhev.1999.0342

Carroll, S. B. (2003): «Genetics and the making of *Homo sapiens*», *Nature,* 422, 849-857.

Casanovas-Vilar, I., Alba, D. M., Moyà-Solà, S., Galindo, J., Cabrera, L., Garcés, M., ... Angelone, C. (2008): «Biochronological, taphonomical, and paleoenvironmental background of the fossil great ape Pierolapithecus catalaunicus (Primates, Hominidae)», *Journal of Human Evolution,* 55, 589-603.

Cavalli-Sforza, L. L., Menozzi, P. y Piazza, A. (1994): *The History and Geography of Human Genes,* Princeton, N. J., Princeton University Press.

Cela Conde, C. J. (1998): «The problem of hominoid systematics, and some suggestions for solving it», *South African Journal of Sciences,* 94, 255-262.

— (2001a): «Can a cladogram be falsified?», *Ludus Vitalis,* 15, 97-108.

— (2001b): «Hominid Taxon and the Systematics of Hominoidea», en P. V. Tobias, M. A. Raath, J. Moggi-Cecchi y G. A. Doyle (eds.), *Humanity from African Naissance to Coming Millennia,* Florencia, Firenze University Press and Witwatersrand University Press, pp. 271-278.

— y Ayala, F. J. (2001): *Senderos de la evolución humana,* Madrid, Alianza Editorial.

— y — (2003): «Genera of the human lineage», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 100(13), 7684-7689.

— y — (2007): *Human Evolution. Trails from the Past,* Nueva York, NY/Oxford, Oxford University Press.

—, Gomila, A., Munar, E. y Nadal, M. (2008): «Taking Wittgenstein seriously. Indicators of the evolution of language», en D. M. A. Smith, K. Smith y R. Ferrer i Cancho (eds.), *The evolution of language: proceedings of the 7th International Conference (EVOLANG7),* Barcelona, World Scientific, pp. 407-408.

— y Nadal, M. (2012): «Taxonomical uses of the species concept in the human lineage», *Human Origins Research,* vol. 2, n.º 1 (2012), http://www.humanoriginsresearch.net/index.php/hor/article/view/hor.2012.e2011

Cerling, T. E., Brown, F. H., Cerling, B. W., Curtis, G. H. y Drake, R. E. (1979): «Preliminary correlations between the Koobi Fora and Shungura Formations, East Africa», *Nature,* 279, 118-121.

Chaimanee, Y., Suteethorn, V., Jaeger, J.-J. y Ducrocq, S. (1997): «A new Late Eocene anthropoid primate from Thailand», *Nature,* 385(6615), 429-431.

—, —, Jintasakul, P., Vidthayanon, C., Marandat, B. y Jaeger, J.-J. (2004): «A new orang-utan relative from the Late Miocene of Thailand», *Nature,* 427(6973), 439-441.

Chaline, J., Durand, A., Marchand, D., Dambricourt Malassé, A. y Deshayes, M. J. (1996): «Chromosomes and the origins of Apes and Australopithecines», *Human Evolution,* 11, 43-60.

—, Dutrillaux, B., Couturier, J., Durand, A. y Marchand, D. (1991): «Un modèle chomosomique et paléobiogéographique d'évolution des primates supérieurs», *Géobios,* 24, 105-110.

Chamberlain, A. T. (1987): «A Taxonomic Review and Phylogenetic Analysis of "Homo habilis", PhD», *South Africa Journal of Science,* 98, 229-232.

— y Wood, B. A. (1987): «Early hominid phylogeny», *Journal of Human Evolution,* 16, 119-133.

Chang, K. (2000): «A Breed Apart. DNA tests: Humans Not Descended from Neanderthals», *ABCNews – Science,* 29/3/2000.

Charrier, C., Joshi, K., Coutinho-Budd, J., Kim, J.-E., Lambert, N., de Marchena, J., Jin, W.-L., Vanderhaeghen, P., Ghosh, A., Sassa, T. y Polleux, F. (2012): «Inhibition of SRGAP2 function by its human-specific paralogs induces neoteny during spine maturation», *Cell,* 149, 923-935.

Chauhan, P. R. (2009): «A review of the Early Acheulian evidence from South Asia», *Sheffield graduate journal of archaeology,* 8, 1-22. http://www.assemblage.group.shef.ac.uk/journal/52-issues/52-issue-8
— (2010): «Comment on 'Lower and Early Middle Pleistocene Acheulian in the Indian sub-continent' by Gaillard *et al.* (2009) (Quaternary International)», *Quaternary International,* 223-224, 248-259. doi: 10.1016/j.quaint.2010.01.021
Chen Tiemei, Yang Quan y Wu En (1994): «Antiquity of *Homo sapiens* in China», *Nature,* 368, 55-56.
— y Yuan Sixun (1988): «Uranium-series dating of bones and teeth from Chinese paleolithic sites», *Archaeometry,* 30, 59-76.
—, Yuan Sixun y Gao Shijun, G. (1984): «Using the uranium method to investigate important Palaeolithic dates in northern China», *Acta Anthropol. Sin.,* 3, 259-269.
— y Zhang Yinyun (1991): «Paleolithic chronology and possible coexistence of *Homo erectus* and *Homo sapiens* in China», *World Archaeology,* 23, 147-154.
Chiarelli, B. (1962): «Comparative Morphometric Analysis of Primate Chromosomes of the Anthropoid Apes and Man», *Caryologia,* 15, 99-121.
Churchill, S. E., Pearson, O. M., Grine, F. E., Trinkaus, E. y Holliday, T. W. (1996): «Morphological affinities of the proximal ulna from Klasies River main site: archaic or modern?», *Journal of Human Evolution,* 31(3), 213-237. doi: 10.1006/jhev.1996.0058
Ciochon, R. L. (1983): «Hominoid Cladistic and the Ancestry of Modern Apes and Humans», en R. L. Ciochon y R. S. Corruccini (eds.), *New Interpretations of Ape and Human Ancestry,* Nueva York, NY, Plenum Press, pp. 783-837.
— (2009): «The mystery ape of Pleistocene Asia. [10.1038/459910a]», *Nature,* 459(7249), 910-911.
— y Bettis III, E. A. (2009): «Asian *Homo erectus* converges in time», *Nature,* 458(7235), 153-154.
Cipollari, M., Galderisi, U. y di Bernardo, G. (2005): «Ancient DNA as a Multidisciplinary Experience», *Journal of Cellular Physiology,* 202, 315-322.
Clark, G. A. (1992): «Continuity or replacement? Putting modern human origins in an evolutionary context», en H. Dibble y P. Mellars (eds.), *The Middle Paleolithic: Adaptation, Behavior, and Variability,* Pennsylvania, University of Pennsylvania Museum, pp. 183-205.
— (1997a): «The Middle-Upper Paleolithic Transition in Europe: an American Perspective», *Norw. Arch. Rev.,* 30, 25-53.
— (1997b): «Through a Glass Darkly», en G. A. Clark y C. M. Willermet (eds.), *Conceptual Issues in Modern Human Origins,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, vol. 30, pp. 60-76.
— y Lindly, J. M. (1989): «The case for continuity: observations on the biocultural transition in Europe and Western Asia», en P. Mellars y C. Stringer (eds.), *The Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans,* Princeton, N. J., Princeton University Press, pp. 626-676.
Clark, J. D. (1959): «Further excavations at Broken Hill, Northern Rhodesia», *Journal of the Royal Anthropological Institute,* 89, 201-232.
— (1970): *The Prehistory of Africa. Ancient People and Places,* Nueva York, NY, Praeger Publishers.
— (1971): «A re-examination of the evidence for agricultural origins in the Nile Valley», *Proceedings of the Prehistoric Society for 1971,* 37, 34-79.
— (1995): «Introduction to research on the Chiwondo Beds, northern Malawi», *Journal of Human Evolution,* 28, 3-5.
—, Asfaw, B., Assefa, G., Harris, J. W. K., Kurashina, H., Walter, R. C., ... Williams, M. A. J. (1984): «Paleoanthropological discoveries in the Middle Awash Valley, Ethiopia», *Nature,* 307, 423-428.
—, Beyene, Y., WoldeGabriel, G., Hart, W. K., Renne, P. R., Gilbert, H., ... White, T. D. (2003): «Stratigraphic, chronological and behavioural contexts of Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia», *Nature,* 423(6941), 747-752.
—, Brothwell, D. R., Powers, R. y Oakley, K. P. (1968): «Rhodesian man: notes on a new femur fragment», *Man,* 3, 105-111.
—, De Heinzelin, J., Schick, K. D., Hart, W. K., White, T. D., WoldeGabriel, G., ... Selassie, Y. H. (1994): «African *Homo erectus*: Old Radiometric Ages and Young Oldowan Assemblages in the Middle Awash Valley, Ethiopia», *Science,* 264, 1907-1920.

— y Harris, J. W. K. (1985): «Fire and its roles in early hominid lifeways», *Aft. Arch. Rev.,* 3, 3-27.
— y Kurashina, H. (1979): «Hominid Occupation of the East-Central Highlands of Ethiopia in the Plio-Pleistocene», *Nature,* 282, 33-39.
Clarke, R. J. (1976): «New cranium of *Homo erectus* from Lake Ndutu, Tanzania», *Nature,* 262, 485-487.
— (1977): *The Cranium of the Swartkrans Hominid SK 847 and Its Relevance to Human Origins* (PhD), Johannesburgo, University of Witwatersrand.
— (1988): «A new *Australopithecus* cranium from Sterkfontein and its bearing on the ancestry of *Paranthropus*», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary history of the robust australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 285-292.
— (1990): «The Ndutu cranium and the origin of *Homo sapiens», J. Hum. Evol.,* 19, 699-736.
— (1998): «First ever discovery of a well-preserved skull and associated skeleton of *Australopithecus*», *South African Journal of Science,* 94, 460-463.
— (1999): «Discovery of complete arm and hand of the 3.3 million-year-old Australopithecus skeleton from Sterkfontein», *South African Journal of Science,* 95, 477-480.
— (2000): «A corrected reconstruction and interpretation of the *Homo erectus* calvaria from Ceprano, Italy», *Journal of Human Evolution,* 39, 433-442.
— (2000): «Out of Africa and back again», *Int. J. Anthropol.,* 15, 27-54.
—, Howell, F. C. y Brain, C. K. (1970): «More evidence of an advanced hominid at Swartranks», *Nature,* 225, 1219-1222.
—, Partridge, T. C., Granger, D. E. y Caffe, M. W. (2003): «Dating the Sterfontein Fossils», *Science,* 301, 5956-5597.
— y Tobias, P. V. (1995): «Sterkfontein Member 2 Foot Bones of the Oldest South African Hominid», *Science,* 269, 521-524.
Close, A. (1984): «Current research and recent radiocarbon dates from North Africa, II», *Journal of African History*, 25, 1-24.
Coe, R. S., Singer, B. S., Pringle, M. S. y Zhao, X. (2004): «Matuyama-Brunhes reversal and Kamikatsura event on Maui: paleomagnetic directions, 40Ar/39Ar ages and implications», *Earth and Planetary Science Letters,* 222, 667-684.
Cohen, M. N. y Armelagos, G. J. (1984): *Paleopathology at the origins of agriculture,* Orlando, Academic Press.
Collard, M. y Aiello, L. C. (2000): «From forelimbs to two legs», *Nature,* 404, 339-340.
— y Wood, B. A. (1999): «Grades among the African Early Hominids», en T. G. Bromage y F. Schrenk (eds.), *African Biogeography. Climate Change & Human Evolution,* Nueva York, NY, Oxford University Press, pp. 316-327.
— y — (2007): «Hominin homoiology: An assessment of the impact of phenotypic plasticity on phylogenetic analyses of humans and their fossil relatives», *Journal of Human Evolution,* 52(5), 573-584.
Coltorti, M., Feraud, G., Marzoli, A., Peretto, C., Ton-That, T., Voinchet, P., ... Thun Hohenstein, U. (2005): «New 40Ar/39Ar, stratigraphic and palaeoclimatic data on the Isernia La Pineta Lower Palaeolithic site, Molise, Italy», *Quaternary International,* 131, 11-22.
Condemi, S. (1989): «Décalage dans l'apparition des traits néanderthaliens sur le crâne cérébral chez les fossiles du Riss-Würm», en G. Giacobini (ed.), *Hominidae,* Milán, Jaca Book, pp. 357-362.
Conroy, G. C. (1997): *Reconstructing Human Origins: A Modern Synthesis,* NuevaYork, NY, W. W. Norton and Company.
—, Jolly, C. J., Cramer, D. y Kalb, J. E. (1978): «Newly discovered fossil hominid skull from the Afar Depression, Ethiopia», *Nature,* 275, 339-406.
—, Weber, G. W., Seidler, H., Tobias, P. V., Kane, A. y Brundsen, B. (1998): «Endocranial Capacity in an Early Hominid Cranium form Sterkfontein, South Africa», *Science,* 280(5370), 1730-1731.
Constantino, P. y Wood, B. A. (2004): «Paranthropous paleobiology», *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Vol. III: Paleoantropología,* Madrid, Museo Arqueológico Regional, 137-151.
Cook, J., Stringer, C., Currant, A., Schwarcz, H. y Wintle, A. (1982): «A review of the chronology of the European middle Pleistocene hominid record», *Ybk. Phys. Anthropol.,* 25, 19-65.

Cooke, B. (1976): «Suidae from Plio-Pleistocene Strata of the Rudolph Basin», en Y. Coppens, F. Clark Howell, G. L. Isaac y R. E. F. Leakey (eds.), *Earliest Man and Environement in the Lake Rudolf Basin,* Chicago, Ill., Chicago University Press, pp. 251-263.

Cooke, H. B. S. (1964): «Pleistocene Mammal Faunas of Africa, with Particular Reference to South Africa», en F. C. Howell y F. Bourlière (eds.), *African Ecology and Human Evoltuion,* Londres, Methuen and Co., pp. 65-116.

— (1978): «Suid evolution and correlation of African hominid localities: an alternative taxonomy», *Science,* 201, 460-463.

Cooper, A., Drummond, A. J. y Willerslev, E. (2004): «Ancient DNA: Would the Real Neandertal Please Stand up?», *Current Biology,* 14, R431-R433.

— y Poinar, H. N. (2000): «Ancient DNA: Do It Right or Not at All», *Science,* 289(5482), 1139.

—, Rambaut, A., Macaulay, V., Willerslev, E., Hansen, A. L. y Stringer, C. (2001): «Human Origins and Ancient Human DNA», *Science,* 292, 1655-1656.

Coppens, Y. (1972): «Tentative de zonation du Pliocene et du Pléistocène d'Afrique par les grands Mammifères», *Comptes rendus des séances de l'Academie des Sciences* (274, Série D), 181-184.

— (1978a): «Evolution of the Hominids and of their Environment During the Plio-Pleistocene in the Lower Omo Valley, Ethiopia», en W. W. Bishop (ed.), *Geological Background to Fossil Man,* Edimburgo, Scottish Acad. Press, pp. 499-506.

— (1978b): «Les Hominidés du Pliocene et du Pléistocène d'Ethiopie; Chronologie, systématique, environnement», en F. Singer-Polignac (ed.), *Les origines humaines et les époques de l'intelligence,* París, Masson, pp. 79-106.

— (1980): «The differences between *Australopithecus* and *Homo:* Preliminary conclussions from the Omo Research Expedition's studies», en L. K. Koniggson (ed.), *Current Argument on Early Man,* Estocolmo, Pergamon Press, pp. 207-225.

— (1983a): «Les plus anciens fossiles d'hominidés», *Pontifical Academy of Science. Scripta Varia,* 50, 1-9.

— (1983b): «Systématique, phylogénie, environnement et culture des australopithèques, hypothèses et synthèse», *Bulletin et Memoires de la Societé d'Anthropologie. Paris,* 10, 273-284.

— (1991): «L'évolution des hominidés, de leur locomotion et de leurs environnements», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 295-301.

— (1994): «East Side Story: The Origin of Mankind», *Scientific American,* 270, 62-69.

— y Howell, F. C. (1976): «Mammalian Faunas of the Omo Group: Distributional and Biostratigraphical Aspects», en Y. Coppens, F. C. Howell, G. L. Isaac y R. E. F. Leakey (eds.), *Earliest Man and Environments in the lake Rudolf Basin,* Chicago, Ill., Chicago University Press, pp. 177-192.

Corruccini, R. S. y McHenry, H. M. (2001): «Knuckle-walking hominid ancestros», *Journal of Human Evolution,* 40, 507-511.

Coventry A., Bull-Otterson, L. M., Liu, X., Clark, A. G., Maxwell, T. J., Crosby, J., Hixson, J. E., Rea, T. R., Muzny, D. M., Lewis, L. R., Wheeler, D. A., Sabo, A., Lusk, C., Weiss, K. G., Akbar, H., Cree, A., Hawes, A. C., Newsham, I., Varghese, R. T., Villasana, D., Gross, S., Joshi, V., Santibanez, J., Morgan, M., Chang, K., Hale IV,W., Templeton, A. R., Boerwinkle, E., Gibbs, R. y Sing, C. F. (2010): «Deep resequencing reveals excess rare recent variants consistent with explosive population growth», *Nature Communications,* 1, 131.

Cracraft, J. (1974): «Phylogenetic models and classification», *Systematic Zoology,* 23, 71-90.

Crawford, T., McKee, J., Kuykendall, K., Latham, A. y Conroy, G. C. (2004): «Recent Paleoanthropological Excavations of In Situ Deposits at Makapansgat, South Africa – A First Report», *Coll. Antropol.,* Suppl. 2, 43-57.

Crick, F. (1988): *What Mad Pursuit,* Nueva York, NY, Basic Books.

Crochet, J.-Y., Welcomme, J.-L., Ivorra, J., Ruffet, G., Boulbes, N., Capdevila, R., ... Pickford, M. (2009): «Une nouvelle faune de vertébrés continentaux, associée à des artefacts dans le Pléistocène inférieur de l'Hérault (Sud de la France), vers 1,57 Ma.», *Comptes Rendus Palevol.,* 8, 725-736. doi: 10.1016/j.crpv.2009.06.004

Crompton, R. H. y Pataky, T. C. (2009): «Stepping Out», *Science,* 323(5918), 1174-1175.
—, Vereecke, E. E. y Thorpe, S. K. S. (2008): «Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestro», *J. Anat.,* 212, 501-543.
Crow, T. J. (1993): «Sexual selection, Machiavellian intelligence, and the origins of psicosis», *The Lancet,* 342, 594-598.
— (1995a): «A Darwinian approach to the origins of psychosis», *Br. J. Psychiatry,* 167, 12-25.
— (1995b): «A theory of the evolutionary origins of psychosis», *European Neuropsychopharmacology,* 5(Suppl. 1), 59-63.
— (1996): «Language and psychosis: common evolutionary origins», *Endeavour,* 20, 105-109.
— (1997): «Is schizophrenia the price that Homo sapiens pays for language?», *Schizophrenia Research,* 28, 127-141.
Curnoe, D. (2006): «Odontometric systematic assessment of the Swartkrans SK 15 mandible», *Homo-J. Comp. Hum. Biol.,* 57, 263-294.
— (2008): «On the Number of Ancestral Human Species», *Encyclopedia of Life Sciences,* Chichester, John Wiley and Sons.
— (2010): «A review of early *Homo* in southern Africa focusing on cranial, mandibular and dental remains, with the description of a new species (*Homo gautengensis* sp. nov.)», *HOMO – Journal of Comparative Human Biology,* 61(3), 151-177. doi: 10.1016/j.jchb.2010.04.002
— (2011): «A 150-Year Conundrum: Cranial Robusticity and Its Bearing on the Origin of Aboriginal Australians», *International Journal of Evolutionary Biology,* 2011. doi: 10.4061/2011/632484
—, Grün, R., Taylor, L. y Thackeray, F. (2001): «Direct ESR dating of a Pliocene hominin from Swartkrans», *J. Hum. Evol.,* 40, 379-391.
— y Thorne, A. (2003): «Number of ancestral human species: a molecular perspective», *Homo,* 53, 201-224.
— y Tobias, P. V. (2006): «Description, new reconstruction, comparative anatomy, and classification of the Sterkfontein Stw 53 cranium, with discussions about the taxonomy of other southern African early Homo remains», *Journal of Human Evolution,* 50(1), 36-77.
—, Xueping, J., Herries, A. I. R., Kanning, B., Taçon, P. S. C., Zhende, B., ... Rogers, N. (2012): «Human Remains from the Pleistocene-HoloceneTransition of Southwest China Suggest a Complex Evolutionary History for East Asians», *PLoS ONE,* 7, e31918.
Curry, A. (2012): «Coming to America», *Nature* 485*,* 30-32.
Czarnetzki, A., Frangenberg, K.-W. y Pusch, C. M. (2007): «Zwei neue Schädelfragmente der frühesten Vertreter der Gattung *Homo* aus Sarstedt, LDKR. Hildesheim», en H. Thieme (ed.), *Die Schöninger Speere. Mensch und Jagd vor 400.000 Jahren,* Sttutgart, Theiss, pp. 229-234.
Czarnetzki, A., Frangenberg, O., Frangenberg, K.-W., Gaudzinski, S. y Rohde, P. (2002): «Die Neandertaler-Fundstätte bei Sarstedt, Landkreis Hildesheim», *Geologie, Archäologie und Anthropologie,* 53,23-45.
—, Gaudzinski, S. y Pusch, C. M. (2001): «Hominid skull fragments from Late Pleistocene layers in Leine Valley (Sarstedt, District of Hildesheim, Germany)», *Journal of Human Evolution,* 41(2), 133-140. doi: 10.1006/jhev.2001.0484
d'Errico, F. y Backwell, L. R. (2003): «Possible evidence of bone tool shaping by Swartkrans early hominids», *Journal of Archaeological Science,* 30(12), 1559-1576. doi: 10.1016/s0305-4403(03)00052-9
— y — (2009): «Assessing the function of early hominin bone tools», *Journal of Archaeological Science,* 36(8), 1764-1773. doi: 10.1016/j.jas.2009.04.005
—, —, Villa, P., Degano, I., Lucejko, J. J., Bamford, M. K., Higham, T. F. G., Colombini, M. P. y Beaumont, P. B. (2012): «Early evidence of San material culture represented by organic artifacts from Border Cave, South Africa», *Proc. Natl. Acad. Sci., USA,* 109, 13214-13219.
Dainton, M. (2001): «Did our ancestors knuckle-walk?», *Nature,* 410, 324-325.
— y Macho, G. A. (1999): «Did knuckle walking evolve twice?», *Journal of Human Evolution,* 36, 171-194.
Dart, R. A. (1925): «*Australopithecus africanus*: The Man-Ape of South Africa», *Nature,* 115, 195-199.

— (1948): «The Makapansgat Proto-human *Australopithecus prometheus*», *American Journal of Physical Anthropology,* 6, 259-284.
— (1949a): «Innominate Fragments of *Australopithecus prometeus*», *American Journal of Physical Anthropology,* 7, 301-334.
— (1949b): «The Predatory Implemental Technique of *Australopithecus*», *American Journal of Physical Anthropology,* 7, 1-16.
— (1957): *The Osteodontokeratic Culture of Australopithecus prometheus,* Pretoria.
— (1953): «The Predatory Transition from Ape to Man», *International Anthropological and Linguistic Review,* 1, 201-218.
Darwin, Ch. (1859): *The Origin of Species,* Londres, John Murray [ed. cast.: *El origen de las especies por medio de la selección natural,* prólogo de Francisco J. Ayala, Madrid, Alianza Editorial, 2009].
— (1969): *The Autobiography of Charles Darwin,* N. Barlow (ed.), Nueva York, Norton.
— (1871): *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex,* Londres, John Murray.
— (1984): *Autobiografía y cartas escogidas,* prólogo de Francisco J. Ayala, Madrid, Alianza Editorial.
— y Wallace, A. R. (1958): *Evolution by Natural Selection,* prólogo de Gavin de Beer, Londres, Cambridge University Press.
Darwin, E. (1794-1796): *Zoonomia, or the Laws of Organic Life,* Dublín, P. Byrne y W. Jones.
— (1794): *Zoonomía, or The laws of organic life,* Londres, J. Johnson.
Davidson, I. y McGrew, W. C. (2005): «Stone tools and the uniqueness of human culture», *J. Roy. Anthrop. Inst.,* 11, 793-817.
Davis, P. R. (1964): «Hominid Fossils from Bed I, Olduvai Gorge, Tanganyika: a Tibia and a Fibula», *Nature,* 3(201), 967-970.
Day, M. H. (1969): «Omo human skeletal remains», *Nature*, 223, 1234-1239.
— (1971): «Postcranial remains of *Homo erectus* from Bed IV, Olduvai Gorge, Tanzania», *Nature,* 232, 383-387.
— (1973): «The development of *Homo sapiens*», *Darwin Centenary Symposium on the Origin of Man,* Roma, Accadémia Nazionale dei Lincei, pp. 87-95.
— (1984): «The postcranial remains of *Homo erectus* from Africa, Asia and possibly Europe», en P. Andrews y J. L. Franzen (eds.), *The Early Evolution of Man with Special Emphasis on Southeast Asia and Africa,* Frankfurt, Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, vol. 69, pp. 113-121.
— (1986): *Guide to Fossil Man,* 4.ª ed., Chicago, Ill., The University of Chicago Press.
— (1992): «Posture and Childbirth», en S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 88.
— (1995): «Remarkable delay», *Nature,* 376, 111.
—, Leakey, M. D. y Olson, T. R. (1980): «On the Status of *Australopithecus afarensis*», *Science,* 207, 1102-1103.
— y Napier, J. R. (1964): «Hominid fossils from Bed I, Olduvai gorge, Tanganyika: fossil foot bones», *Nature,* 201, 967-970.
— y Stringer, C. B. (1982): «A reconsideration of the Omo Kibish remains and the erectus-sapiens transition», en H. de Lumley (ed.), *L'Homo erectus et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles,* vol. 2, Niza, Louis-Jean Scientific and Literary Publications, preimpreso, pp. 814-846.
— y Wickens, E. H. (1980): «Laetoli Pliocene hominid footprints and bipedalism», *Nature,* 286, 385-387.
— y Wood, B. A. (1968): «Functional affinities of the Olduvai Hominid 8 talus», *Man,* 3, 440-445.
De Bonis, L., Bouvrain, G., Geraads, D. y Koufos, G. (1990): «New Hominid Skull Material from the Late Miocene of Macedonia in Northern Greece», *Nature,* 345, 712-714.
—, —, — y Melentis, J. (1974): «Première decouverte d'un primate hominoïde dans le Miocène supérieur de Macédoine (Grèce)», *C. R. Acad. Sci. Paris,* D 278, 3063-3066.
— y Koufos, G. D. (1993): «The face and the mandible of Ouranopithecus macedoniensis: description of new specimens and comparisons», *Journal of Human Evolution,* 24(6), 469-491.
De Heinzelin, J., Clark, J. D., Schick, K. D. y Gilbert, W. H. (eds.) (2000): *The Acheulean and the Plio-Pleistocene Deposits of the Middle Awash Valley, Ethiopia,* Tervuren, Bélgica, Royal Museum of Central Africa, Ann. Sci. Geol., 104.
—, —, White, T., Hart, W., Renne, P., WoldeGabriel, G., ... Vrba, E. (1999): «Environment and Behavior of 2.5-Million-

Year-Old Bouri Hominids», *Science,* 284, 625-629.
De la Torre, I. (2011): «The Early Stone Age lithic assemblages of Gadeb (Ethiopia) and the Developed Oldowan/early Acheulean in East Africa», *Journal of Human Evolution,* 60(6), 768-812. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.01.009
—, Mora, R. y Martínez-Moreno, J. (2008): «The early Acheulean in Peninj (Lake Natron, Tanzania)», *Journal of Anthropological Archaeology,* 27(2), 244-264. doi: 10.1016/j.jaa.2007.12.001
De Lumley, H. (1979): *L'homme de Tautavel,* vol. 36.
— y Barsky, D. (2004): «Évolution des caractères technologiques et typologiques des industries lithiques dans la stratigraphie de la Caune de l'Arago», *L'Anthropologie,* 108, 185-237.
— y De Lumley, M. A. (1971): «Découverte de restes humains anténéandertaliens datés du début de Riss à la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales)», *C. R. Acad. Sci. Paris,* 272, 1729-1742.
— y — (1973): «Pre-neanderthal human remains from Arago cave in South-eastern France», *Yerb. Phys. Anthrop.,* 17, 162-168.
—, — y David, R. (1982): *Découverte et reconstruction de l'Homme de Tautavel,* Primer Congreso de Paleontología Humana, Niza (Francia), vol. 1.
—, Fournier, A., Park, Y. C., Yokoyama, Y. y Demouy, A. (1984): «Stratigraphie du remplissage pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Étude de Huit carottages effectués de 1981 à 1983», *L'Anthropologie,* 88, 5-18.
De Lumley, M. A. y Sonakia, A. (1985): «Première découverte d'un *Homo erectus* sur le continent indien à Hathnora, dans la moyenne vallée de la Narmada», *L'Antrhopologie,* 89, 13-61.
De Queiroz, K. y Donoghue, M. J. (1988): «Phylogenetic systematics and the species problem», *Cladistics,* 4, 317-338.
De Ruiter, D. J., Sponheimer, M. y Lee-Thorp, J. A. (2008): «Indications of habitat association of Australopithecus robustus in the Bloubank Valley, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 55(6), 1015-1030. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.06.003
—, Steininger, C. M. y Berger, L. R. (2006): «A Cranial Base of Australopithecus robustus from the Hanging Remnant of Swartkrans, South Africa», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 130, 435-444.
De Villiers, H. (1973): «Human skeletal remains from Border Cave, Ingwavumu District, KwaZulu, South Africa», *Annals of the Transvaal Museum*, 28, 229-256.
De Vos, J. y Sondaar, P. (1994): «Dating Hominid Sites in Indonesia», *Science,* 266, 1726-1727.
De Vries, H. (1906): *Species and Varieties: Their Origin by Mutation,* 2.ª ed., Chicago, Open Court Publishing.
Deacon, H. J. (1989): «Late Pleistocene palaeoecology and archaeology in the Southern Cape, South Africa», en P. Mellars y C. Stringer (eds.), *The Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans,* Princeton, N. J., Princeton University Press, pp. 547-564.
— (2001): «Guide to Klasies River», version digital: http://academic.sun.ac.za/archaeology/KRguide2001.pdf
— y Geleijnse, V. B. (1988): «The Stratigraphy and Sedimentology of the Main Site Sequence, Klasies River, South Africa», *The South African Archaeological Bulletin,* 43(147), 5-14.
Dean, C., Leakey, M. G., Reid, R., Schrenk, F., Schwartzk, G. T., Stringer, C. y Walker, A. (2001): «Growth processes in teeth distinguish modern humans from Homo erectus and earlier hominins», *Nature,* 414, 628-631.
Dean, D. y Delson, E. (1995): «*Homo* at the gates of Europe», *Nature,* 373, 472-473.
—, Hublin, J. J., Holloway, R. y Ziegler, R. (1998): «On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany», *Journal of Human Evolution,* 34, 485-508.
Dean, M. C. y Wood, B. A. (1988): «Basicranial anatomy of Plio-Pleistocene hominids from East and South Africa», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 59, 157-174.
Deane, A. S. y Begun, D. R. (2008): «Broken fingers: retesting locomotor hypotheses for fossil hominoids using fragmentary proximal phalanges and high-resolution polynomial curve fitting (HR-PCF)», *J. Hum. Evol.,* 55, 691-701.
— y Begun, D. R. (2010): «Pierolapithecus locomotor adaptations: a reply to Alba et al's comment on Deane and Begun (2008)», *Journal of Human Evolution,* 59(1), 150-154.

Debetz, G. (1940): «The anthropological features of the human skeleton from the cave of Teshik-Tash [in Russian]», *Trudy Uzbekist. Fil. Akad. Nauk.,* 1, 46-49.

Deinard, A. y Kidd, K. (1999): «Evolution of a HOXB6 intergenic region within the great apes and humans», *Journal of Human Evolution,* 36, 687-703.

Deino, A. y McBrearty, S. (2002): «40Ar/39Ar chronology for the Kapthurin Formation, Baringo, Kenya», *J. Hum. Evol.,* 42, 185-210.

Deino, A. L. (2011): «40Ar/39Ar Dating of Laetoli, Tanzania», en T. Harrison (ed.), *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context,* Amsterdam, Springer, vol. 77-97.

— y Hill, A. (2002): «40Ar/39Ar dating of Chemeron Formation strata encompassing the site of hominid KNM-BC 1, Tugen Hills, Kenya», *J Hum Evol,* 42(1-2), 141-151. doi: 10.1006/jhev.2001.0522

— y Potts, R. (1990): «Single-crystal 40Ar/39Ar dating of the Olorgesailie Formation, southern Kenya Rift», *Journal of Geophysical Research, B, Solid Earth and Planets,* 95, 8453-8470.

—, Scott, G. R., Saylor, B., Alene, M., Angelini, J. D. y Haile-Selassie, Y. (2010): «40Ar/39Ar dating, paleomagnetism, and tephrochemistry of Pliocene strata of the hominid-bearing Woranso-Mille area, west-central Afar Rift, Etiopía», *J. Hum. Evol.,* 58(2), 111-126. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.11.001

Deloison, Y. (1991): «Les Australopithèques marchaient-ils comme nous?», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 177-186.

Delson, E. (1984): «Cercopithecid biochronology of the African Plio-Pleistocene: Correlations among eastern and southern hominid-bearing localities», *Courier Forschungsinstitut Senckenberg,* 69, 199-218.

— (1986): «Human phylogeny revised again», *Nature,* 322, 496-497.

— (1988): «Chronology of South African Australopith Site Units», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 317-324.

— (1997): «One skull does not a species make», *Nature,* 389, 445-446.

— (2003): «Hominidae other than Ponginae in eastern Asia: An updated survey», *Asian Paleoprimatol.,* 3, 48-51.

—, Eldredge, N. y Tattersall, I. (1977): «Reconstruction of hominid phylogeny: a testable framework based on cladistic analysis», *Journal of Human Evolution,* 6, 263-278.

— y Harvati, K. (2006): «Return of the last Neandertal», *Nature,* 443(7113), 762-763.

—, —, Reddy, D., Marcus, L. F., Mowbray, K., Sawyer, G. J., ... Márquez, S. (2001): «The Sambungmacan 3 Homo erectus Calvaria: A Comparative Morphometric and Morphological Analysis», *The Anatomical Record,* 262, 380-397.

DeMenocal, P. B. (2004): «African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene», *Earth and Planetary Science Letters (Frontiers),* 220, 3-24.

Den Boer, P. J. (1986): «The present status of the competitive exclusion principle», *Trends in Ecology and Evolution,* 1(1), 25-28. doi: 10.1016/0169-5347(86)90064-9

Dennell, R. y Roebroeks, W. (1996): «The Earliest Colonization of Europe: The Short Chronology Revisited», *Antiquity,* 70, 535-542.

Dennell, R. W. (2004): *Early Hominin Landscapes in Northern Pakistan: Investigations in the Pabbi Hills,* BAR International Series 1265.

—, Martinón-Torres, M. y Bermúdez de Castro, J. M. (2011): «Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe», *Quaternary Science Reviews,* 30(11-12), 1511-1524. doi: 10.1016/j.quascirev.2009.11.027

Dennis, M. Y., Nuttle, X., Sudmant, P. H., Antonacci, F., Graves, T. A., Nefedov, M., Rosenfeld, J. A., Sajjadian, S., Malig, M., Kotkiewicz, H., Curry, C. J., Shafer, S., Shaffer, L. G., De Jong, P. J., Wilson, R. K. y Eichler, E. E. (2012): «Evolution of Human-Specific Neural SRGAP2 Genes by Incomplete Segmental Duplication», *Cell,* 149, 912-922.

Derricourt, R. (2005): «Getting «Out of Africa»: Sea Crossings, Land Crossings and Culture in the Hominin Migrations», *J. World Prehist.,* 19, 119-132.

DeSilva, J. M. (2011): «A shift toward birthing relatively large infants early in human evolution», *Proceedings of the National*

Academy of Sciences, http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1003865108.
— y Throckmorton, Z. J. (2010): «Lucy's flat feet: the relationship between the ankle and rearfoot arching in early hominins», *PLoS One,* Dec 28, 5 (12), Retrieved from
Despriée, J., Voinchet, P., Tissoux, H., Bahain, J.-J., Falguères, C., Courcimault, G., ... Abdessadok, S. (2011): «Lower and Middle Pleistocene human settlements recorded in fluvial deposits of the middle Loire River Basin, Centre Region, France», *Quaternary Science Reviews,* 30(11-12), 1474-1485. doi: 10.1016/j.quascirev.2011.02.011
Diamond, J. (2004): «The Astonishing Micropygmies», *Science,* 306(5704), 2047-2048.
Díez Martín, F. (2003): «La aplicación de los "modos tecnológicos" en el análisis de las industrias paleolíticas. Reflexiones desde la perspectiva europea», *SPAL. Revista de prehistoria y arqueología de la Universidad de Sevilla,* 12, 35-51.
Dirks, P. H. G. M., Kibii, J. M., Kuhn, B. F., Steininger, C., Churchill, S. E., Kramers, J. D., ... Berger, L. R. (2010): «Geological Setting and Age of Australopithecus sediba from Southern Africa», *Science,* 328(5975), 205-208.
Ditchfield, P. y Harrison, T. (2011): «Sedimentology, lithostratigraphy and depositional history of the Laetoli area», en T. Harrison (ed.), *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context,* Dordrecht, Springer Netherlands, pp. 47-76.
Dobson, S. D. (2005): «Are the differences between Stw 431 *(Australopithecus africanus)* and A.L. 288-1 *(A. afarensis)* significant?», *J. Hum. Evol.,* 49, 143-154.
Dobzhansky, T. (1935): «A critique of the species concept in biology», *Philos. Sci.,* 2, 344-355.
— (1937): *Genetics and the Origin of Species*. Nueva York, NY: Columbia University Press.
— (1973): «Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution», *American Biology Teacher,* 35, 125-129.
Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R. y Egeland, C. P. (2007): *Deconstructing Olduvai: A Taphonomic Study of the Bed I Sites,* Dordrecht, Springer.
—, Mabulla, A., Luque, L., Thompson, J. W., Rink, J., Bushozi, P., ... Alcala, L. (2008): «A new archaic *Homo sapiens* fossil from Lake Eyasi, Tanzania», *Journal of Human Evolution,* 54(6), 899-903. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.02.002
—, Serrallonga, J., Juan-Tresserras, J., Alcala, L. y Luque, L. (2001): «Woodworking activities by early humans: a plant residue analysis on Acheulian stone tools from Peninj (Tanzania)», *Journal of Human Evolution,* 40, 289-299.
Douglas, R. M. (2009): *A new perspective on the geohydrological and surface processes controlling the depositional environment at the Florisbad archaeozoological site* (PhD), Free State University, Bloemfonstein.
—, Holmes, P. J. y Tredoux, M. (2010): «New perspectives on the fossilization of faunal remains and the formation of the Florisbad archaeozoological site, South Africa», *Quaternary Science Reviews,* 29(23), 3275-3285. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.07.011
Drapeau, M. S. M., Ward, C. V., Kimbel, W. H., Johanson, D. C. y Rak, Y. (2005): «Associated cranial and forelimb remains attributed to Australopithecus afarensis from Hadar, Ethiopia», *Journal of Human Evolution,* 48(6), 593-642. doi: 10.1016/j.jhevol.2005.02.005
Drennan, M. R. (1953): «The Saldanha Skull and its Associations», *Nature,* 172, 791-793.
— (1954): «The special features and status of the Saldanha skull», *Am. J. Phys. Anthropol. n.s.,* 13, 625-634.
Dreyer, T. F. (1935): «A human skull from Florisbad, Orange Free State, with a note on the endocranial cast, by C. U. Ariëns Kappers», *Kon. Ned. Akad. Wet.,* 38, 118-128.
— (1936): «The endocranial cast of the Florisbad skull», *Soologiese Navorsing van die Nasional Museum Bloemfontein,* 1, 21-23.
Duarte, C., Maurício, J., Pettitt, P. B., Souto, P., Trinkaus, E., Van der Plicht, H. y Zilhão, J. (1999): «The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 96, 7604-7609.
Dubois, E. (1894): *Pithecanthropus erectus. Eine menschanähnliche Übergangsform aus Java,* Batavia, Landsdruckerei.
— (1935): «On the gibbon-like appearance of *Pithecanthropus erectus*», *Amsterdam Royal Acad., Proc.,* 38.

Dubos, R. (1962): *The Unseen World,* Nueva York, Rockefeller Institute Press.

Dunn, L. C. (1965): *A Short History of Genetics,* Nueva York, McGraw-Hill.

Durband, A. (2006): «Craniometric Variation within the Pleistocene of Java: The Ngawi 1 Cranium», *Human Evolution,* 21(3), 193-201. doi: 10.1007/s11598-006-9017-6

Durband, A. C. (2007): «The view from down under: a test of the multiregional hypothesis of modern human origins using the basicranial evidence from Australasia», *Collegium Antropologicum,* 31, 651-659.

Easteal, S. y Herbert, G. (1997): «Molecular evidence from the nuclear genome for the time frame of human evolution», *J. Mol. Evol.,* 44(Suppl. 1), S121-S132.

Eberz, G. W., Williams, F. M. y Williams, M. A. J. (1988): «Plio-Pleistocene volcanism and sedimentary facies changes at Gadeb prehistoric site, Ethiopia», *Geol. Rundsch.,* 77, 513-527.

Eckhardt, R. B. (1977): «Hominid origins: The Lothagam mandible», *Current Anthropology,* 18, 356.

Eglinton, G. y Logan, G. A. (1991): «Molecular preservation», *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B,* 333, 315-328.

Ehlers, J. y Gibbard, P. L. (2007): «The extent and chronology of Cenozoic Global Glaciation», *Quaternary International,* 164-165, 6-20.

Elias, S. A. (2007): «Introduction», en S. A. Elias (ed.), *Encyclopedia of Quaternary Science,* Amsterdam, Elsevier, pp. 10-18.

Enard, W., Przeworski, M., Fisher, S. E., Lai, C. S. L., Wiebe, V., Kitano, T., ... Pääbo, S. (2002): «Molecular evolution of *FOXP2*, a gene involved in speech and language», *Nature,* 418, 869-872.

Ennouchi, E. (1963): «Les Néanderthaliens du Jebel Irhoud (Maroc)», *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris,* 256, 2459-2460.

Etler, D. A., Crummett, T. L. y Wolpoff, M. H. (2001): «Longgupo: Early *Homo* Colonizer or Late Pliocene *Lufengpithecus* Survivor in South China?», *Human Evolution,* 16, 1-12.

Evernden, J. F. y Curtiss, G. H. (1965): «Potassium Argon datting of Late Cenozoic rocks in East Africa and Italy», *Current Anthropology,* 6, 348-385.

Ewer, R. F. (1956): «The Dating of the Australopithecinae: Faunal Evidence», *The South African Archaeological Bulletin,* 11(42), 41-45.

Facorellis, Y., Kyparissi, N. y Maniatis, Y. (2001): «The cave of Theopetra, Kalambaka: radiocarbon evidence for 50,000 years of human presence», *Radiocarbon,* 43, 1029-1048.

Falguères, C., Bahain, J.-J., Duval, M., Shao, Q., Han, F., Lebon, M., ... Garcia, T. (2010): «A 300-600 ka ESR/U-series chronology of Acheulian sites in Western Europe», *Quaternary International,* 223-224(0), 293-298. doi: 10.1016/j.quaint.2009.10.008

—, Bahain, J.-J., Pérez-González, A., Mercier, N., Santonja, M. y Dolo, J.-M. (2006): «The Lower Acheulian site of Ambrona, Soria (Spain): ages derived from a combined ESR/U-series model», *Journal of Archaeological Science,* 33(2), 149-157. doi: 10.1016/j.jas.2005.07.006

—, Yokoyama, Y., Shen, G., Bischoff, J. L., Ku, T.-L. y De Lumley, H. (2004): «New U-series dates at the Caune de l'Arago, France», *Journal of Archaeological Science,* 31(7), 941-952. doi: 10.1016/j.jas.2003.12.008

Falk, D., Hildebolt, C., Smith, K., Morwood, M. J., Sutikna, T., Brown, P., ... Prior, F. (2005): «The Brain of LB1», *Homo floresiensis*. *Science,* 308, 242-245.

—, —, —, —, —, —, ..., — (2007): «Brain shape in human microcephalics and *Homo floresiensis*», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 104, 2513-2518.

—, —, —, —, —, Jatmiko, ... Prior, F. (2009): «LB1's virtual endocast, microcephaly, and hominin brain evolution», *Journal of Human Evolution,* 57(5), 597-607. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.10.008

Fan, W., Kasahara, M., Gutknecht, J., Klein, D., Mayer, W. E., Jonker, M. y Klein, J. (1989): «Shared class II MHC polymorphism between humans and chimpanzees», *Hum. Immunol.*, 26, 107-121.

Farrand, W. R. (1979): «Chronology and paleoenvironment of Levantine prehistoric sites as seen from sediment studies», *J. Arch. Sci.,* 6, 369-392.

Feibel, C. S., Brown, F. H. y McDougall, I. (1989): «Stratigraphic Context of Fossil Hominids From the Omo Group Deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia», *American Journal of Physical Anthropology,* 78, 595-622.

Ferembach, D. (1976): «Les reste humaines de la Grotte de Dar-es-Soltane 2 (Maroc) Campagne 1975», *Bulletin et Memoires de la Societé d'Anthropologie Paris*, 3, 183-193.

Fernández García, M. G. (2001): *Análisis morfométricos de cráneos del Museo de Antropología de la Escuela de Medicina Legal,* Madrid, Universidad Complutense, Facultad de Ciencias Biológicas. http://eprints.ucm.es/tesis/ghi/ucm-t25040.pdf

Fernández-Jalvo, Y., Denys, C., Andrews, P., Williams, T., Dauphin, Y. y Humphrey, L. (1998): «Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania)», *Journal of Human Evolution,* 34, 137-172.

Ferring, R., Oms, O., Agustí, J., Berna, F., Nioradze, M., Shelia, T., ... Lordkipanidze, D. (2011): «Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85-1.78 Ma», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 108, 10432-10436.

Figueroa, F., Gunther, E. y Klein, J. (1988): «MHC polymorphism predating speciation», *Nature* (Londres), 335, 265-267.

Finarelli, J. A. y Clyde, W. C. (2004): «Reassessing hominoid phylogeny: evaluating congruence in the morphological and temporal data», *Paleobiology,* 30, 614-651.

Finlayson, C. (2005): «Biogeography and evolution of the genus Homo», *Trends in Ecology and Evolution,* 20(8), 457-463. doi: 10.1016/j.tree.2005.05.019

—, Giles Pacheco, F., Rodríguez-Vidal, J., Fa, D. A., Gutiérrez López, J. M., Santiago Pérez, A., ... Sakamoto, T. (2006): «Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe», *Nature,* 443, 850-853.

Fischman, J. (1994): «Putting Our Oldest Ancestors In Their Proper Place», *Science,* 265, 2011-2012.

Fisher, R. A. (1930): *The Genetical Theory of Natural Selection,* Oxford, Clarendon Press.

Fitch, F. J., Hooker, P. J. y Miller, J. A. (1976): «40Ar/39Ar dating of the KBS Tuff in Koobi Fora Formation, East Rudolf, Kenya», *Nature,* 263, 740-744.

Fleagle, J. G. (1988): *Primate Adaptation and Evolution,* San Diego, CA, Academic Press.

— (1992): «Primate Locomotion and Posture», en S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 75-79.

—, Assefa, Z., Brown, F. H. y Shea, J. J. (2008): «Paleoanthropology of the Kibish Formation, southern Ethiopia: Introduction», *Journal of Human Evolution,* 55(3), 360-365. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.05.007

Flemming, N., Bailey, G., Courtillot, V., King, G., Lambeck, K., Ryerson, F. y Vita-Finzi, C. (2003): «Coastal and marine palaeo-environments and human dispersal points across the Africa-Eurasia boundary», en C. A. Brebbia y T. Gambin (eds.), *The maritime and underwater heritage,* Southampton, Wessex Institute of Technology, pp. 61-74.

Formicola, V. y Giannecchini, M. (1999): «Evolutionary trends of stature in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe», *Journal of Human Evolution,* 36, 319-333.

Forrer, R. (1908): *Urgescichte des Europäers von der Menschwerdung bis zum Anbruch der Geschichte,* Stuttgart, Spemann.

Franciscus, R. G. (2009): «When did the modern human pattern of childbirth arise? New insights from an old Neandertal pelvis», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 106(23), 9125-9126.

Frere, J. (1800): «Account of Flint Weapons Discovered at Hoxne in Suffolk», *Archeologia,* 13, 204-205.

Gabunia, L., De Lumley, M. A., Vekua, A., Lordkipanidze, D. y De Lumley, H. (2002): «Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie)», *C. R. Palevol.,* I, 243-253.

— y Vekua, A. (1995): «A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus», *Nature,* 373, 509-512.

—, — y Lordkipanidze, D. (2000): «The environmental contexts of early human occupation of Georgia (Transcaucasia)», *Journal of Human Evolution,* 38(6), 785-802. doi: 10.1006/jhev.1999.0383

—, — y — (2000b): «Taxonomy of the Dmanisi Crania (Response)», *Science,* 289, 56.

—, —, —, Swisher III, C. C., Ferring, R., Justus, A., ... Mouskhelishvili, A. (2000): «Earliest Pleistocene Hominid Cranial Remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age», *Science,* 288, 1019-1025.

Galiana, A., Moya, A. y Ayala, F. J. (1993): «Founder-flush speciation in *Drosophila*

pseudoobscura: A large-scale experiment», *Evolution,* 47, 432-444.
Ganopolski, A. y Rahmstorf, S. (2001): «Rapid changes of glacial climate simulated in a coupled climate model», *Nature,* 409, 153-158.
Gardiner, B. B. (2003): «Piltdown fogery: a re-statement case against Hinton», *Zoological Journal of the Linnean Society,* 139, 315-335.
Garrod, D. A. E. (1962): «The Middle Palaeolithic of the Near East and the problem of Mount Carmel man», *J. R. Anthrop. Inst.,* 92, 232-259.
— y Bate, D. M. A. (1937): *The Stone Age of Mount Carmel. Vol I. Excavations at the Wady el-Mughara,* Oxford, Clarendon Press.
Gause, G. F. (1934): *The Struggle for Existence,* Baltimore, MD, Williams and Wilkins.
Gebo, D. L., MacLatchy, L., Kityo, R., Deino, A., Kingston, J. y Pilbeam, D. (1997): «A Hominoid Genus from the Early Miocene of Uganda», *Science,* 276, 401-404.
Gee, H. (1995): «Uprooting the human family tree», *Nature,* 373, 15.
— (1996): «Box of Bones 'Clinches' Identity of Piltdown Paleontology Hoaxer», *Nature,* 381, 261-262.
Gehring, W. J. (2005): «New Perspectives on Eye Development and the Evolution of Eyes and Photoreceptors», *Journal of Heredity,* 96(3), 171-184.
Ghiselin, M. T. (1987): «Species Concepts, Individuality, and Objectivity», *Biology and Philosophy,* 2, 127-143.
Gibbons, A. (1998): «Which of Our Genes Make Us Human?», *Science,* 281, 1432-1434.
— (2004): «Oldest Human Femur Wades Into Controversy», *Science,* 305(5692), 1885a.
— (2009): «A New Kind of Ancestor: Ardipithecus Unveiled», *Science,* 326, 10-14.
Gibbs, S., Collard, M. y Wood, B. A. (2000): «Soft-tissue characters in higher primate phylogenetics», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 97, 1130-1132.
Gilbert, W. H., White, T. D. y Asfaw, B. (2003): «*Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo "cepranensis"*, and the Daka cranium», *Journal of Human Evolution,* 45, 255-259.
Gillespie, R. (2002): «Dating the First Australians», *Radiocarbon,* 44, 455-472.
— y Roberts, R. G. (2000): «On the reliability of age estimates for human remains at Lake Mungo», *J. Hum. Evol.,* 38, 727-730.
Gilligan, I. (2007): «Neanderthal extinction and modern human behaviour: the role of climate change and clothing», *World Archaeology,* 39(4), 499-514.
Gingerich, P. D. (1976): «Cranial Anatomy and Evolution of Early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates)», *University of Michigan Papers on Paleontology,* 15, 1-116.
— (1981): «Cranial Morphology and Adaptations in Eocene Adapidae. 1. Sexual Dimorphism in *Adapis magnus* and *Adapis parisiensis*», *American Journal of Physical Anthropology,* 56, 217-234.
Giorgini, M. S. (1971): *Soleb II. Les Nécropoles.* Florencia, Sansoni.
Glazko, G. V. y Nei, M. (2003): «Estimation of divergence times for major lineages of primate species», *Molecular Biology and Evolution,* 20, 424-434.
—, Veeramachaneni, G. G., Nei, M. y Makalowski, W. (2005): «Eighty percent of proteins are different between humans and chimpanzees», *Gene,* 346, 215-219.
Gleadow, A. J. W. (1980): «Fission track age of the KBS Tuff and associated hominid remains in northern Kenya», *Nature,* 284, 225-230.
Goldstein, D. B., Ruiz-Linares, A., Cavalli-Sforza, L. L. y Feldman, M. W. (1995): «Microsatellite loci, genetic distances, and human evolution», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 92, 6723-6727.
Gómez-Olivencia, A., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. y Carbonell, E. (2010): «The costal skeleton of Homo antecessor: preliminary results», *J. Hum. Evol.,* 59, 620-640.
—, Eaves-Johnson, K. L., Franciscus, R. G., Carretero, J. M. y Arsuaga, J. L. (2009): «Kebara 2: new insights regarding the most complete Neandertal thorax», *Journal of Human Evolution,* 57(1), 75-90. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.02.009
Gonder, M. K., Mortensen, H. M., Reed, F. A., De Sousa, A. y Tishkoff, S. A. (2007): «Whole-mtDNA Genome Sequence Analysis of Ancient African Lineages», *Molecular Biology and Evolution,* 24(3), 757-768.
Gongming, Y., Hua, Z., Jinhui, Y. y Yanchou, L. (2002): «Choronology of the stratum containing the skull of the Dali Man», *Chinese Science Bulletin,* 47, 1302-1307.

González-José, R., Escapa, I., Neves, W. A., Cuneo, R. y Pucciarelli, H. M. (2008): «Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in Homo evolution. [10.1038/nature06891]», *Nature,* 453(7196), 775-778.

Goodall, J. M. (1964): «Tool-Using and Aimed Throwing in a Community of Free-Living Chimpanzees», *Nature,* 201, 1264-1266.

Goodman, M. (1962): «Evolution of the Immunologic Species Specificity of Human Serum Proteins», *Human Biology,* 34, 104-150.

— (1963): «Man's Place in the Phylogeny of the Primates as Reflected in Serum Proteins», en S. L. Washburn (ed.), *Classification and Human Evolution,* Chicago, Ill., Aldine, pp. 204-234.

— (1975): «Protein Sequence and Immunological Specifity», en W. P. Luckett y F. S. Szalay (eds.), *Philogeny of the Primates,* Nueva York, NY, Plenum Press, pp. 219-248.

— (1976): «Towards a Genealogical Description of the Primates», en M. Goodman y R. E. Tashian (eds.), *Molecular Anthropology,* Nueva York, NY, Plenum Press, pp. 321-353.

—, Bailey, W. J., Hayasaka, K., Stanhope, M. J., Slightom, J. y Czelusniak, J. (1994): «Molecular Evidence on Primate Phylogeny From DNA Sequences», *American Journal of Physical Anthropology,* 94, 3-24.

—, Porter, C. A., Czelusniak, J., Page, S. L., Schneider, H., Shoshani, J., ... Groves, C. P. (1998): «Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence», *Mol. Phylogenet. Evol.,* 9, 585-598.

—, Poulik, E. y Poulik, M. (1960): «Variations in the Serum Specifities of Higher Primates Detected by Two-dimensional Starch-gel Electrophoresis», *Nature,* 188, 78-79.

Gordon, A. D., Nevell, L. y Wood, B. A. (2008): «The *Homo floresiensis* cranium (LB1): Size, scaling, and early Homo affinities», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 105(12), 4650-4655.

Goren-Inbar, N., Alperson, N., Kislev, M. E., Simchoni, O., Melamed, Y., Ben-Nun, A. y Werker, E. (2004): «Evidence of Hominin Control of Fire at Gesher Benot Ya'aqov, Israel», *Science,* 304(5671), 725-727.

Gracia, A., Arsuaga, J. L., Martínez, I., Lorenzo, C., Carretero, J. M., Bermúdez de Castro, J. M. y Carbonell, E. (2009): «Craniosynostosis in the Middle Pleistocene human Cranium 14 from the Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 106(16), 6573-6578.

—, Martínez-Lage, J., Arsuaga, J.-L., Martínez, I., Lorenzo, C. y Pérez-Espejo, M.-Á. (2010): «The earliest evidence of true lambdoid craniosynostosis: the case of "Benjamina", a *Homo heidelbergensis* child», *Child's Nervous System,* 26(6), 723-727

Graves, R. R., Lupo, A. C., McCarthy, R. C., Wescott, D. J., y Cunningham, D. L. (2010): «Just how strapping was KNM-WT 15000?», *Journal of Human Evolution,* 59(5), 542-554.

Green, D. J. y Alemseged, Z. (2012): «*Australopithecus afarensis* Scapular Ontogeny, Function, and the Role of Climbing in Human Evolution», *Science,* 338(6106), 514-517.

Green, R. E., Krause, J., Briggs, A. W., Maricic, T., Stenzel, U., Kircher, M., ... Pääbo, S. (2010): «A Draft Sequence of the Neandertal Genome», *Science,* 328(5979), 710-722. doi: 10.1126/science.1188021

—, —, Ptak, S. E., Briggs, A. W., Ronan, M. T., Simons, J. F., ... Paabo, S. (2006): «Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA», *Nature,* 444(7117), 330-336.

—, Malaspinas, A.-S., Krause, J., Briggs, A. W., Johnson, P. L. F., Uhler, C., ... Pääbo, S. (2008): «A Complete Neandertal Mitochondrial Genome Sequence Determined by High-Throughput Sequencing», *Cell,* 134(3), 416-426.

Greenfield, L. O. (1983): «Toward the Resolution of Discrepancies between Phenetic and Paleontological Data Bearing on the Question of Human Origins», en R. L. Ciochon y R. S. Corruccini (eds.), *New Interpretations of Ape and Human Ancestry,* Nueva York, NY, Plenum Press, pp. 659-703.

Grimm, H., Mania, D. y Toepfer, V. (1974): «Ein neuer Hominidenfund in Europa. Nachtrag zum Vorbericht iiber Bilzingsleben», *Kr. Artern,* Zeitschrift fur Archaologie, 8, 175-176.

Grine, F. E. (1981): «Trophic differences between gracile and robust *Australopithecus:* a scanning electron microscope analysis of occlusal events», *South Africa Journal of Science,* 77, 203-230.

— (1985): «Australopithecine Evolution: The Decidous Dental Evidence», en E. Delson

(ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 153-167.
— (1987): «The Diet of South African Australopithecines Based on a Study of Dental Microwear», *L'Anthropologie,* 91, 467-482.
— (1988): «Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines: A Summary and Historical Perspective», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 509-520.
— (2000): «Middle Stone Age human fossils from Die Kelders Cave 1, Western Cape Province, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 38, 129-145.
—, Bailey, R. M., Harvati, K., Nathan, R. P., Morris, A. G., Henderson, G. M., ... Pike, A. W. G. (2007): «Late Pleistocene Human Skull from Hofmeyr, South Africa, and Modern Human Origins», *Science,* 315(5809), 226-229.
—, Gunz, P., Betti-Nash, L., Neubauer, S. y Morris, A. G. (2010): «Reconstruction of the late Pleistocene human skull from Hofmeyr, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 59(1), 1-15. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.02.007
—, Henshilwood, C. S. y Sealy, J. C. (2000): «Human remains from Blombos Cave, South Africa: (1997-1998 excavations)», *Journal of Human Evolution,* 38(6), 755-765. doi: 10.1006/jhev.1999.0379
—, Jungers, W. L. y Schultz, J. (1996): «Phenetic affinities among early *Homo* crania from East and South Africa», *Journal of Human Evolution,* 30, 189-225.
— y Klein, R. G. (1985): «Pleistocene and Holocene human remains from Equus cave, South Africa», *Anthropology,* 8, 55-98.
—, — y Volman, T. P. (1991): «Dating, archaeology and human fossils from the Middle Stone Age levels of Die Kelders, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 21, 363-395.
— y Martin, L. B. (1988): «Enamel Thickness and Development in *Australopithecus* and *Paranthropus*», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 3-42.
—, Smith, H. F., Heesy, C. P. y Smith, E. J. (2009): «Phenetic affinities of Plio-Pleistocene Homo fossils from South Africa: molar cusp proportions», en F. E. Grine, J. Fleagle y R. E. Leakey (eds.), *The First Humans. Origin and Early Evolution of the Genus Homo,* Nueva York, NY, Springer, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series, pp. 49-62.
Groves, C. (1986): «Systematics of the Great Apes», en D. R. Swindler y J. Erwin (eds.), *Comparative Primate Biology,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 187-217.
— (1989): *A Theory of Human and Primate Evolution,* Oxford, Clarendon Press.
— y Mazák, V. (1975): «An Approach to the Taxonomy of the Hominidae: Gracile Villafranchian Hominids of Africa», *Casopis pro Nineralogii Geologii,* 20, 225-247.
— y Paterson, J. D. (1991): «Testing hominoid phylogeny with the PHYLIP programs», *Journal of Human Evolution,* 20, 167-183.
— y Thorne, A. (2000): «The affinities of the Klasies River Motuh remains», *Perspectives in Human Biology,* 5, 43-53.
Grün, R. (1996): «A re-analysis of electron spin resonance dating results associated with the Petralona hominid», *Journal of Human Evolution,* 30(3), 227-241. doi: 10.1006/jhev.1996.0020
—, Huang, P.-H., Xiujie Wu, Stringer, C. B., Thorne, A. G. y McCulloch, M. (1997): «ESR analysis of teeth from the palaeoanthropological site of Zhoukoudian, China», *Journal of Human Evolution,* 32(1), 83-91. doi: 10.1006/jhev.1996.0094
— y Stringer, C. B. (1991): «Electron spin resonance dating and the evolution of modern humans», *Archeometry,* 33, 153-199.
—, —, McDermott, F., Nathan, R., Porat, N., Robertson, S., ... McCulloch, M. (2005): «U-series and ESR analyses of bones and teeth relating to the human burials from Skhul», *Journal of Human Evolution,* 49, 316-334.
— y Thorne, A. (1997): «Dating the Ngandong Humans», *Science,* 276, 1575.
Guérin, C. (1982): «Première Biozonation du Pléistocène Européen», *Geobios*, 15(4), 593-598.
Guipert, G., De Lumley, M.-A., de Lumley, H. y Mafart, B. (2004): «Three-Dimensional Imagery: A New Look at the Tautavel Man», en S. Wien (ed.), *Computer Applications and Quantitative Methods in Archaeology,* Viena, BAR International series 1227, pp. 100-102.
Gunz, P., Bookstein, F. L., Mitteroecker, P., Stadlmayr, A., Seidler, H. y Weber, G. W. (2009): «Early modern human diversity

suggests subdivided population structure and a complex out-of-Africa scenario», *Proc. Natl. Acad. Sci., USA,* 106, 6094-6098.
—, Neubauer, S., Maureille, B. y Hublin, J.-J. (2010): «Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans», *Current biology: CB,* 20(21), R921-R922.
Guy, F., Lieberman, D. E., Pilbeam, D., Ponce de León, M., Likius, A., Mackaye, H. T., ... Brunet, M. (2005): «Morphological affinities of the Sahelanthropus tchadensis (Late Miocene hominid from Chad) cranium», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (102), 18836-18841.
Gyllensten, U. B. y Erlich, H. A. (1989): «Ancient roots for polymorphism at the HLA-DQ locus in primates», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86, 9986-9990.
—, Lashkari, D. y Erlich, H. A. (1990): «Allelic diversification at the class H DQB locus of the mammalian major histocompatibility complex», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87, 1835-1839.
Haeckel, E. (1868): *Natürliche Schopfungsgeschichte,* Berlín, Reimer.
— (1905): *The Wonders of Life,* Nueva York, NY, Harper.
Haeusler, M. y McHenry, H. M. (2007): «Evolutionary reversals of limb proportions in early hominids? Evidence from KNM-ER 3735 *(Homo habilis)*», *Journal of Human Evolution,* 53, 383-405.
Haidle, M. N. l. y Pawlik, A. F. (2010): «The earliest settlement of Germany: Is there anything out there?», *Quaternary International, 223*-224(0), 143-153. doi: 10.1016/j.quaint.2010.02.009
Haile-Selassie, Y. (2001): «Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia», *Nature,* 412, 178-181.
—, Asfaw, B. y White, T. D. (2004): «Hominid cranial remains from upper pleistocene deposits at Aduma, Middle Awash, Ethiopia. [10.1002/ajpa.10330]», *American Journal of Physical Anthropology,* 123(1), 1-10.
—, Latimer, B. M., Alene, M., Deino, A. L., Gibert, L., Melillo, S. M., ... Lovejoy, C. O. (2010): «An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 107(27), 12121-12126.
—, Saylor, B. Z., Deino, A., Alene, M. y Latimer, B. M. (2010): «New hominid fossils from Woranso-Mille (Central Afar, Ethiopia) and taxonomy of early Australopithecus. [10.1002/ajpa.21159]», *American Journal of Physical Anthropology,* 141(3), 406-417.
—, —, —, Levin, N. E., Alene, M. y Latimer, B. M. (2012): «A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. [10.1038/nature10922]», *Nature,* 483(7391), 565-569.
—, Suwa, G. y White, T. D. (2004): «Late Miocene Teeth from Middle Awash, Ethiopia, and Early Hominid Dental Evolution», *Science,* 303, 1503-1505.
Haldane, J. B. S. (1932): *The Causes of Evolution,* Nueva York, Longmans, Green.
Hall, B. K. (2003): «Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution», *Biol. Rev.,* 78, 409-433.
— (2007): «Homoplasy and homology: Dichotomy or continuum?», *Journal of Human Evolution,* 52, 473-479.
Hammer, M. F., Woerner, A. E., Mendez, F. L., Watkins, J. C. y Wall, J. D. (2011): «Genetic evidence for archaic admixture in Africa», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 108(37), 15123-15128.
Han, F. (2008): «Effect of deposits alteration on dating the animal teeth from Caune de l'Arago site by combined Electron Spin Resonance (ESR) and uranium series methods», *Annali dell'Università degli Studi di Ferrara. Museologia Scientifica e Naturalistica,* vol. especial, 77-80.
Harcourt-Smith, W. E. H. y Aiello, L. C. (2004): «Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion», *Journal of Anatomy,* 204(5), 403-416.
Harris, E. E. (2010): «Nonadaptive processes in primate and human evolution», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 143(Suppl. 51), 13-45.
Harris, J. H. y Leakey, M. G. (2003): «Introduction», en J. H. Harris y M. G. Leakey (eds.), *Geology and Vertebrate Paleontology of the Early Pliocene Site of Kanapoi, Northern Kenya,* Los Ángeles, CA, Natural History Museum of Los Angeles County, vol. *Contributions in Science,* n.º 498, pp. 1-7.
Harris, J. M. (1985): «Age and Paleoecology of the Upper Laetoli Beds, Laetoli, Tanzania», en E. Delson (ed.), *Ancestors: The Hard*

Evidence, Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 76-81.
— y White, T. D. (1979): «Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae», *Trans. Am. Phil. Soc.,* 69, 1-128.
Harrison, T. (1992): «A reassessment of the taxonomic and phylogenetic affinities of the fossil catarrhines from fort Ternan, Kenya», *Primates,* 33, 501-522.
— (2002): «Late oligocene to Middle Miocene catarrhines from Afro-Arabia», en W. Hartwig (ed.), *The primate fossil recor,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 311-336.
— (2010): «Apes Among the Tangled Branches of Human Origins», *Science,* 327(5965), 532-534.
— (2011a): «Hominins from the Upper Laetolil and Upper Ndolanya Beds, Laetoli», en T. Harrison (ed.), *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context,* Dordrecht, Springer Netherlands, pp. 141-188.
— (2011b): «Laetoli Revisited: Renewed Paleontological and Geological Investigations at Localities on the Eyasi Plateau in Northern Tanzania», en T. Harrison (ed.), *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context,* Dordrecht, Springer Netherlands, pp. 1-15.
— (2011c): «The Laetoli Hominins and Associated Fauna», en T. Harrison (ed.), *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context,* Dordrecht, Springer Netherlands, pp. 1-15.
Hartwig-Scherer, S. y Martin, R. D. (1991): «Was "Lucy" more human than her «child»? Observations on early hominid post-cranial skeletons», *Journal of Human Evolution,* 21, 439-449.
Harvati, K. (2007): «100 years of *Homo heidelbergensis* – life and times of a controversial taxon», *Mitteilungen der Gesellschaft für Urgeschichte,* 16, 85-94.
—, Frost, S. R. y McNulty, K. P. (2004): «Neanderthal taxonomy reconsidered: Implications of 3D primate models of intra- and interspecific differences», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA,* 101, 1147-1152.
—, Panagopoulou, E. y Runnels, C. (2009): «The paleoanthropology of Greece. [10.1002/evan.20219]», *Evolutionary Anthropology,* 18, 131-143.
—, —, Karhanas, P., Athanassiou, A. y Frost, S. (2008): «Preliminary results od the Aliakmon paleolithic/anthropological survey, Greece, 2004-2005», en A. Darlas y D. Mihailovic (eds.), *The Paleolithic of the Balkans,* Oxford, Archaeopress, pp. 15-20.
—, Stringer, C. y Karkanas, P. (2011): «Multivariate analysis and classification of the Apidima 2 cranium from Mani, Southern Greece», *Journal of Human Evolution,* 60(2), 246-250. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.09.008
Hattori, M., Fujiyama, A., Taylor, T. D., Watanabe, H., Yada, T., Park, H.-S., ... Yaspo, M.-L. (2000): «The DNA sequence of human chromosome 21», *Nature,* I(6784), 311-319.
Hausler, M. y McHenry, H. M. (2004): «Body proportions of Homo habilis reviewed», *Journal of Human Evolution,* 46(4), 433-465.
— y Schmid, P. (1995): «Comparison of the Pelvis of Sts 14 and AL 288-1: Implications for Birth and Sexual Dimorphism in Australopithecines», *Journal of Human Evolution,* 29, 363-383.
Hay, R. L. (1963): «Stratigraphy of Beds I through IV, Olduvai Gorge, Tanganyika», *Science,* 139, 829-833.
— (1971): *Geologic Background of beds I and II. Stratigraphic Summary in Olduvai Gorge,* Cambridge, Cambridge University Press, vol. 3.
Heads, M. (2009): «Evolution and biogeography of primates: a new model based on molecular phylogenetics, vicariance and plate tectonics», *Zoologica Scripta,* 39(2), 107-127.
Hedenström, A. (1995): «Lifting the Taung's Child», *Nature,* 378, 670.
Hedges, D. J., Callinan, P. A., Cordaux, R., Xing, J., Barnes, E. y Batzer, M. A. (2004): «Differential *Alu* mobilization and polymorphism among the human and chimpanzee lineages», *Genome Research,* 14, 1068-1075.
Heim, J. L. (1997): «Lo que nos dice la nariz», *Mundo científico,* 177, 526-534.
Hellman, M. (1928): «Racial Characters in Human Dentition», *Proc. Am. philoso. Soc.,* 67, 157-174.
Henn, B. M. *et al.* (2011): «Hunter-gatherer genomic diversity suggests a southern African origin for modern humans», *Proc. Natl. Acad. Sci*., 108, 5154-5162.

Hennig, W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik,* Berlín, Aufbau.
— (1966): «Phylogenetic systematics», *Annual Review of Entomology,* 10, 97-116.
Herries, A. I. R. y Shaw, J. (2011): «Palaeomagnetic analysis of the Sterkfontein palaeocave deposits: Implications for the age of the hominin fossils and stone tool industries», *Journal of Human Evolution,* 60(5), 523-539. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.09.001
Herrmann, E., Call, J., Hernandez-Lloreda, M. V., Hare, B. y Tomasello, M. (2007): «Humans Have Evolved Specialized Skills of Social Cognition: The Cultural Intelligence Hypothesis», *Science,* 317(5843), 1360-1366.
Higgs, E. S. (1961): «Some Pleistocene faunas of the Mediterranean coastal areas», *Proc. Prehist. Soc.,* 27, 144-154.
Higham, T., Compton, T., Stringer, C., Jacobi, R., Shapiro, B., Trinkaus, E., Chandler, B., Gröning, F., Collins, C., Hillson, S., O'Higgins, P., FitzGerald, C. y Fagan, M. (2011): «The earliest evidence for anatomically modern humans in northwestern Europe», *Nature,* 479, 521-524.
Higuchi, R., Bowman, B., Freiberger, M., Ryder, O. A. y Wilson, A. C. (1984): «DNA sequences from the quagga, an extinct member of the horse family», *Nature,* 312, 282-284.
Hill, A. (1985): «Early Hominid from Baringo, Kenya», *Nature,* 315, 222-224.
— (1999): «The Baringo Basin, Kenya: from Bill Bishop to BPRP», en P. Andrews y P. Banham (eds.), *Late Cenozoic Environments and Hominid Evolution: a Tribute to Bill Bishop,* Londres, Geological Society of London, pp. 85-97.
— (2002): «Paleoanthropological research in the Tugen Hills, Kenya», *Journal of Human Evolution,* 42, 1-10.
—, Ward, S. y Brown, B. (1992): «Anatomy and age of the Lothagam mandible», *Journal of Human Evolution,* 22, 439-451.
—, —, Deino, A., Curtis, G. y Drake, R. (1992): «Earliest *Homo*», *Nature,* 355, 719-722.
Hofreiter, M., Serre, D., Poinar, H. N., Kuch, M. y Pääbo, S. (2001): «Ancient DNA», *Nature Genetics,* 2, 353-359.
Holden, C. (1999): «A New Look Into Neandertals' Noses», *Science,* 285(5424), 31-33.
Holliday, T. W. y Franciscus, R. G. (2012): «Humeral Length Allometry in African Hominids *(sensu lato)* with Special Reference to A.L. 288-1 and Liang Bua 1», *PaleoAnthropology,* 2012, 1-12. doi: 10.4207/PA.2012.ART68
Holloway, R. L. (1973): «New endocranial values for the East African early hominids», *Nature,* 243, 97-99.
— (1978): «Problems of brain cast interpretation and African hominid evolution», en C. G. Jolly (ed.), *Early Hominids of Africa,* Londres, Duckworth Press, pp. 379-401.
— (1980): «The O.H. 7 (Olduvai Gorge, Tanzania) hominid partial brain endocast revisited», *American Journal of Physical Anthropology,* 53, 267-274.
— (1983): «Cerebral brain endocast pattern of *Australopithecus afarensis*», *Nature,* 303, 420-422.
Holton, N. E. y Franciscus, R. G. (2008): «The paradox of a wide nasal aperture in cold-adapted Neandertals: a causal assessment», *Journal of Human Evolution,* 55(6), 942-951. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.07.001
Hong, S., y Trinkaus, E. (2008): «An Ectocranial Lesion on the Middle Pleistocene Human Cranium From Hulu Cave, Nanjing, China», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 135, 431-437.
Hooker, J. J., Russell, D. E. y Phélizon, A. (1999): «A new family of Plesiadapiformes (Mammalia) from the Old World Lower Paleogene», *Palaeontology,* 42, 377-407.
Hooton, E. (1946): *Up from the ape,* 2.ª ed., Nueva York, NY, The Macmillan Co.
Hopwood, A. T. (1933): «Miocene primates from Kenya», *Annals and Magazine of Natural History, Series* 10, 11, 96-98.
Horai, S., Hayasaka, K., Kondo, R., Tsugane, K. y Takahata, N. (1995): «Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 92, 532-536.
Höss, M. (2000): «Neanderthal population genetics», *Nature,* 404, 453-454.
Hou, Y. M. y Zhao, L. X. (2010): «An archeological view for the presence of early humans in China», *Quaternary International,* 223-224(0), 10-19. doi: 10.1016/j.quaint.2009.09.025

Howell, F. C. (1951): «The place of neanderthal man in human evolution», *American Journal of Physical Anthropology,* 9, 379-416.
— (1952): «Pleistocene Glacial Ecology and the Evolution of "Classic Neanderthal" Man», *Southwestern Journal of Anthropology,* 8, 377-410.
— (1959): «Upper Pleistocene stratigraphy and early man in the Levant», *Proceedings of the American Philosophical Society,* 103, 1-65.
— (1960): «European and northwest African Middle Pleistocene Hominids», *Current Anthropology,* 1, 195-232.
— (1978): «Hominidae», en V. J. Maglio y H. B. S. Cooke (eds.), *Evolution of African Mammals,* Cambridge, MA, Harvard University Press, pp. 154-248.
— (1996): «Thoughts on the Study and Interpretation of the Human Fossil Record», en W. E. Meikle, F. C. Howell y N. G. Jablonski (eds.), *Contemporary Issues in Human Evolution,* San Francisco, CA, California Academy of Sciences, *Memoir* 21, pp. 1-45.
— (1999): «Paleo-Demes, Species Clades, and Extinctions in the Pleistocene Hominin Record», *Journal of Anthropological Research,* 55(2), 191-243.
—, Haesaerts, P. y De Heinzelin, J. (1987): «Depositional environments, archeological occurences and hominids from Members E and F of the Shungura Formation (Omo basin, Ethiopia)», *Journal of Human Evolution,* 1987, 665-700.
Howells, W. W. (1973): *Cranial Variation in Man: A Study by Multivariate Analysis of Pattern of Differences Among Recent Human Populations,* Cambridge, MA, Harvard University Press.
— (1974): «Neanderthals: Names, Hypotheses, and Scientific Method», *American Anthropologist,* 76, 24-38.
— (1980): «*Homo erectus*-Who, When and Where: A Survey», *Yearbook of Physical Anthropology,* 23, 1-23.
— (1989): *Skull Shapes and the Map: Craniometric Analysis of Modern Homo,* Cambridge, MA, Harvard University Press.
Hrdlicka, A. (1927): *The Neanderthal phase of man,* Londres, Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland.
— (1930): «The skeletal remains of early man», *Smithsonian Miscellaneous Collections,* 83, 1-379.
Hsieh, W. P., Chu, T. M., Wolfinger, R. D. y Gibson, G. (2003): «Mixed-model reanalysis of primate data suggests tissue and species biases in oligonucleotide-based gene expression profiles», *Genetics,* 165, 747-757.
Hu, C. Z. (1973): «Ape-man teeth from Yuanmou, Yunnan», *Acta Geol. Sin.,* 1, 65-72.
Huamei, L., Xiaoqiang, Y., Heller, F. y Haitao, L. (2008): «High resolution magnetostratigraphy and deposition cycles in the Nihewan Basin (North China) and their significance for stone artifact dating», *Quaternary Research,* 69(2), 250-262. doi: 10.1016/j.yqres.2007.11.002
Huang, P.-H., Jin, S.-Z., Peng, Z.-C., Liang, R.-Y., Lu, Z.-J., Wang, Z.-R., ... Yuan, Z.-X. (1993): «ESR dating of tooth enamel: comparison with U-Series, FT and TL dating at the Peking Man Site», *Applied Radiation and Isotopes,* 44, 239-242.
Huang, Wanpo (1960): «Restudy of the CKT *Sinanthropus* deposits», *Vertebrata Palasiatica,* 4, 45-46.
—, Ciochon, R., Yumin, G., Larick, R., Qiren, F., Schwarcz, H., ... Rink, W. (1995): «Early *Homo* and Associated Artefacts from Asia», *Nature,* 378, 275-278.
Hublin, J. J. (1985): «Human Fossils From the North African Middle Pleistocene and the Origin of *Homo sapiens*», en E. Delson (ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss., pp. 283-288
— (1986): «Some comments on the diagnostic features of *Homo erectus*», *Anthropos,* 23, 175-187.
— (2012): «The earliest modern human colonization of Europe», *Proc. Natl. Acad. Sci., USA,* 109, 13471-13472.
—, Harvati, K., Gunz, P. y Ben-Ncer, A. (2007): *A Re-Assessment of the Jebel Irhoud (Morocco) Mousterian Adult Cranial Remains,* Ponencia presentada en la Sociedad de Paleontropología. Reunión de 2007.
— y Tillier, A. M. (1981): «The Mousterian Juvenile Mandible from Irhoud (Morocco): A Phylogenetic Interpretation», en C. B. Stringer (ed.), *Aspects of Human Evolution,* Londres, Taylor and Francis, pp. 167-185.
Huffman, O. F. (2001): «Geological context and age of the Perning/Mojokerto *Homo erectus*, East Java», *J. Hum. Evol.,* 40, 353-362.

—, Shipman, P., Hertler, C., De Vos, J. y Aziz, F. (2005): «Historical Evidence of the 1936 Mojokerto Skull Discovery, East Java», *Journal of Human Evolution,* 48(4), 321-363. doi: 10.1016/j.jhevol.2004.09.001

—, Zaim, Y., Kappelman, J., Ruez Jr., D. R., De Vos, J., Rizal, Y., ... Hertler, C. (2006): «Relocation of the 1936 Mojokerto skull discovery site near Perning, East Java», *Journal of Human Evolution,* 50, 431-451.

Hughes, A. R. y Tobias, P. V. (1977): «A fossil skull probably of the genus *Homo* from Sterkfontein, Transvaal», *Nature,* 265, 310-312.

Hull, D. (1977): «The Ontological Status of Species as Evolutionary Units», en R. Butts y J. Hintikka (eds.), *Foundational Problems in the Special Sciences,* Dordrecht, Reidel Publishing Company, pp. 91-102.

Hurford, A. J., Gleadow, A. J. W. y Naeser, C. W. (1976): «Fission-track dating of pumice from the KBS Tuff, East Rudolf, Kenya», *Nature,* 263, 738-740.

Huxley, J. (1958): «Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades», *Upsala Univ. Arssk.,* 6, 21-38.

Huynen, L., Millar, C., Scofield, R. P. y Lambert, D. M. (2003): «Nuclear DNA sequences detect species limits in ancient moa», *Nature,* 425, 175-178.

Hyodo, M., Nakaya, H., Urabe, A., Saegusa, H., Shunrong, X., Jiyun, Y. y Xuepin, J. (2002): «Paleomagnetic dates of hominid remains from Yuanmou, China, and other Asian sites», *Journal of Human Evolution,* 43(1), 27-41. doi: 10.1006/jhev.2002.0555

—, Watanabe, N., Sunata, W. y Susanto, E. E. (1993): «Magnetostratigraphy of hominid fossil bearing formations in Sangiran and Mojokerto, Java», *Anthropological Science,* 101, 157-186.

Indriati, E. y Antón, S. C. (2010): «The calvaria of Sangiran 38, Sendangbusik, Sangiran Dome, Java», *HOMO – Journal of Comparative Human Biology,* 61(4), 225-243.

—, Swisher, C. C., III, Lepre, C., Quinn, R. L., Suriyanto, R. A., Hascaryo, A. T., ... Antón, S. C. (2011): «The Age of the 20 Meter Solo River Terrace, Java, Indonesia and the Survival of *Homo erectus* in Asia», *PLoS One,* 6(6), e21562. doi: 10.1371/journal.pone.0021562

Ingman, M., Kaessmann, H., Pääbo, S. y Gyllensten, U. (2000): «Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans», *Nature,* 408, 708-713.

International Human Genome Sequencing Consortium (2001): «Initial sequencing and analysis of the human genome», *Nature,* 409(6822), 860-921.

Isaac, G. L. (1969): «Studies of Early Cultures in East Africa», *World Archaeology,* 1, 1-28.

— (1975): «Stratigraphy and Cultural Patterns in East Africa During the Middle Ranges of Pleistocene Time», en K. W. Butzer y G. L. Isaac (eds.), *After the Australopithecines,* La Haya, Mouton, pp. 495-542.

— (1977): *Olorgesailie: Archeological Studies of a Middle Pleistocene Lake Basin in Kenya,* Chicago, Ill., University of Chicago Press.

— (1978a): «The archaeological evidence for the activities of early African hominids», en C. J. Jolly (ed.), *Early Hominids of Africa,* Londres, Duckworth, pp. 219-254.

— (1978b): «The food-sharing behavior of protohuman hominids», *Scientific American,* 238, 90-106.

— (1984): «The archaeology of human origins: studies of the Lower Pleistocene in Africa», en F. Wendorf y A. Close (eds.), *Advances in World Archaelogy,* 3, Nueva York, NY, Academic Press, pp. 1-87.

Ishida, H., Pickford, M., Nakaya, H. y Nakano, Y. (1984): «Fossil Anthropoids from Nachola and Samburu Hills, Samburu District, Kenya», *African Study Monograph,* Supplement 2, 73-85.

— y — (1997): «A new Late Miocene hominoid from Kenya: Samburupithecus kiptalami gen. et sp. nov.», *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes,* 325, 823-829.

—, Kunimatsu, Y., Nakatsukasa, M. y Nakano, Y. (1999): «New hominoid genus from the Middle Miocene of Nachola, Kenya», *Anthrop. Sci.,* 107, 189-191.

—, —, Takano, T., Nakano, Y. y Nakatsukasa, M. (2004): «*Nacholapithecus* skeleton from the Middle Miocene of Kenya», *Journal of Human Evolution,* 46, 69-103.

Jablonski, N. (2004): «The Evolution of Human Skin and Skin Color», *Annu. Rev. Anthropol.,* 33, 585-623.

— y Chaplin, G. (2000): «The evolution of human skin coloration», *Journal of Human Evolution,* 39(1), 57-106.

Jacob, T. (1975): «Morphology and palaeoecology of early man in Java», en R. Tuttle (ed.), *Paleoanthropology: morphology and paleoecology,* La Haya, Mouton, pp. 311-325.
— (1975): «The pithecanthropines of Indonesia», *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris, XIII° Série,* 2, 243-256.
— (1981): «Solo Man and Peking Man», en J. S. Cybulski y B. A. Sigmon (eds.), *Homo erectus: Papers in Honor of Davidson Black,* Toronto, Toronto University Press, pp. 193-215.
—, Indriati, E., Soejono, R. P., Hsu, K., Frayer, D. W., Eckhardt, R. B., ... Henneberg, M. (2006): «Pygmoid Australomelanesian *Homo sapiens* skeletal remains from Liang Bua, Flores: Population affinities and pathological abnormalities», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 103(36), 13421-13426.
Jaeger, J. J. (1975): «Decouverte d'un Crâne d'Hominidé dans le Pleistocene Moyen du Maroc», en Coloquio Internacional del CNRS, 218, *Problémes actuels de Paléontologie,* París, CNRS, pp. 897-902.
Jakobsson, M., Scholz, S. W., Scheet, P., Gibbs, J. R., VanLiere, J. M., Fung, H.-C., ... Singleton, A. B. (2008): «Genotype, haplotype and copy-number variation in worldwide human populations. [10.1038/nature06742]», *Nature,* 451(7181), 998-1003. doi: http://www.nature.com/nature/journal/v451/n7181/suppinfo/nature06742_S1.html
James, S. R., Dennell, R. W., Gilbert, A. S., Lewis, H. T., Gowlett, J. A. J., Lynch, T. F., ... Stahl, A. B. (1989): «Hominid Use of Fire in the Lower and Middle Pleistocene: A Review of the Evidence [and Comments and Replies]», *Current Anthropology,* 30(1), 1-26.
Jankovic, I., Karavanic, I., Ahern, J. C. M., Brajkovic, D., Lenardic, J. M. y Smith, F. H. (2006): «Vindija Cave and The Modern Human Peopling of Europe», *Collegium Antropologicum,* 30, 457-466.
Jenkin, F. (1867): «Review of Darwin's *The Origin of Species*», *N. Br. Rev.,* 46, 277-318.
Jiménez-Arenas, J. M., Palmqvist, P. y Pérez-Claros, J. A. (2011): «A probabilistic approach to the craniometric variability of the genus *Homo* and inferences on the taxonomic af!nities of the first human population dispersing out of Africa», *Quaternary International,* 243, 219-230.
Johanson, D. y Edgar, B. (1996): *From Lucy to Language,* Nueva York, NY, Simon and Schuster.
— y Coppens, Y. (1976): «A Preliminary Anatomical Diagnosis of the First Plio-Pleistocene Hominid Discoveries in the Central Afar, Etiopía», *American Journal of Physical Anthropology,* 45, 217-234.
— y Edey, M. A. (1981): *Lucy: The Beginnings of Humankind,* Nueva York, NY, Simon and Schuster.
— y Taieb, M. (1976): «Plio-Pleistocene Hominid Discoveries in Hadar, Ethiopia», *Nature,* 260, 293-297.
—, Masao, F. T., Eck, G. G., White, T. D., Walter, R. C., Kimbel, W. H., ... Suwa, G. (1987): «New Partial Skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania», *Nature,* 327, 205-209.
— y White, T. D. (1979): «A Systematic Assessment of Early African Hominids», *Science,* 202, 322-330.
—, White, T. y Coppens, Y. (1978): «A New Species of the Genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa», *Kirtlandia,* 28, 1-14.
Jolly C. J. (1970): «The Seed-Eaters: a New Model of Hominid Differentiation», *Man (New Series),* 5, 5-26.
— (2001): «A proper study of mankind: analogies from the papionin monkeys and their implications for human evolution», *Yrbk. Phys. Anthropol.,* 44, 177-204.
— (2009): «Mixed signals: Reticulation in human and primate evolution», *Evol. Anthropol.,* 18, 275-281.
Jorde, L. B., Rogers, A. R., Bamshad, M., Watkins, W. S., Krakowiak, P., Sung, S., Kere, J. y Harpending, H. C. (1997): «Microsatellite diversity and the demographic history of modern humans», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 3100-3103.
Jouffroy, F. (1991): «La 'main sans talon' du primate bipède», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 21-35.
Jungers, W. L., Harcourt-Smith, W. E. H., Wunderlich, R. E., Tocheri, M. W., Larson, S. G., Sutikna, T., ... Morwood, M. J. (2009): «The foot of *Homo floresiensis*», *Nature,* 459(7243), 81-84.

—, Larson, S. G., Harcourt-Smith, W., Morwood, M. J., Sutikna, T., Due Awe, R. y Djubiantono, T. (2009): «Descriptions of the lower limb skeleton of *Homo floresiensis», Journal of Human Evolution,* 57(5), 538-554. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.08.014

Kaessmann, H., Heissig, F., von Haeseler, A. y Pääbo, S. (1999): «DNA sequence variation in a non-coding region of low recombination on the human X chromosome», *Nat. Genet.,* 22, 78-81.

Kahn, P. y Gibbons, A. (1997): «DNA From an Extinct Human», *Science,* 277, 176-178.

Kaifu, Y. (2006): «Advanced dental reduction in Javanese *Homo erectus», Anthropol. Sci.,* 114, 35-41.

—, Zaim, Y., Baba, H., Kurniawan, I., Kubo, D., Rizal, Y., ... Aziz, F. (2011): «New reconstruction and morphological description of a *Homo erectus* cranium: Skull IX (Tjg-1993.05) from Sangiran, Central Java», *Journal of Human Evolution,* 61(3), 270-294. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.04.002

Kalb, J. E., Jolly, C. J., Mebrate, A., Tebedge, S., Smart, C., Oswald, E. B., ... Kana, B. (1982): «Fossil mammals and artefacts from the Middle Awash Valley, Ethiopia», *Nature,* 298, 25-29.

—, Wood, C. B., Smart, C., Oswald, E. B., Mabrete, A., Tebedge, S. y Whitehead, P. (1980): «Preliminary geology and palaeontology of the Bodo D'ar hominid Site, Afar, Ethiopia», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 30(0), 107-120. doi: 10.1016/0031-0182(80)90052-8

Kappelman, J. (1997): «They might be giants», *Nature,* 387, 126-127.

—, Swisher III, C. C., Fleagle, J. G., Yirga, S., Bown, T. M. y Feseha, M. (1996): «Age ofAustralopithecus afarensisfrom Fejej, Ethiopia», *Journal of Human Evolution,* 30(2), 139-146. doi: 10.1006/jhev.1996.0010

Katoh, S., Nagaoka, S., WoldeGabriel, G., Renne, P., Snow, M. G., Beyene, Y. y Suwa, G. (2000): «Chronostratigraphy and correlation of the Plio-Pleistocene tephra layers of the Konso Formation, southern Main Ethiopian Rift, Ethiopia», *Quaternary Science Reviews,* 19(13), 1305-1317. doi: 10.1016/s0277-3791(99)00099-2

Kauffman, E., Walliser, O., Agusti, J. y Moyà-Solà, S. (1990): «Mammal extinctions in the Vallesian (Upper Miocene)», *Extinction Events in Earth History,* Berlín, Springer Berlin/Heidelberg, vol. 30, pp. 425-432-432.

Kay, R. F. y Grine, F. E. (1985): «Tooth Morphology, Wear and Diet in *Australopithecus* and *Paranthropus* from Southern Africa», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 427-447.

—, Ross, C. y Williams, B. A. (1997): «Anthropoid Origins», *Science,* 275(5301), 797-804.

Keinan, A. y Clark, A. G. (2012): «Recent Explosive Human Population Growth Has Resulted in an Excess of Rare Genetic Variants», *Science,* 336, 740-743.

Keith, A. (1903): «The Extent to Which the Posterior Segments of the Body Have Been Transmuted and Suppressed in the Evolution of Man and Allied Primates», *J. Anat. Physiol.,* 37, 271-273.

— (1911): «The early history of the Gibraltar cranium», *Nature,* 87, 314.

Kelley, J. (1988): «A new large species of Sivapithecus from the Siwaliks of Pakistan», *Journal of Human Evolution,* 17(3), 305-324.

— (1992): «Evolution of Apes», en S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 223-230.

Kennard, A. S. (1942): «Faunas of the High Terrace at Swanscombe», *Proc. Geol. Ass. Lnd.,* 53, 105.

Kennedy, G. E. (1980): *Palaeoanthropology,* Nueva York, NY, McGraw-Hill.

— (1991): «On the autapomorphic traits of *Homo erectus*», *Journal of Human Evolution,* 20, 375-412.

— (1999): «Is *"Homo rudolfensis"* a valid species?», *Journal of Human Evolution,* 36, 119-121.

Kennedy, K. A. R., Sonakia, A., Chiment, J. y Verma, K. K. (1991): «Is the Narmada hominid an Indian *Homo erectus*?», *American Journal of Physical Anthropology,* 86, 475-496.

Keyser, A. W. (2000): «The Drimolen skull: the most complete australopithecine cranium and mandible to date», *South African Journal of Science,* 96, 189-193.

—, Menter, C. G., Moggi-Cecchi, J., Pickering, T. R. y Berger, L. R. (2000): «Drimolen: a new

hominid-bearing site i ngauteng, South Africa», *South African Journal of Science,* 96, 193-197.
Kibii, J. M., Churchill, S. E., Schmid, P., Carlson, K. J., Reed, N. D., de Ruiter, D. J. y Berger, L. R. (2011): «A Partial Pelvis of Australopithecus sediba», *Science,* 333(6048), 1407-1411.
Kidder, J. H. y Durband, A. C. (2004): «A re-evaluation of the metric diversity within *Homo erectus*», *Journal of Human Evolution,* 46, 299-315.
Kimbel, W. H., Johanson, D. C. y Rak, Y. (1994): «The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia», *Nature,* 368, 449-451.
—, — y — (1997): «Systematic Assessment of a Maxilla of *Homo* From Hadar, Ethiopia», *American Journal of Physical Anthropology,* 103, 235-262.
—, Lockwood, C. A., Ward, C. V., Leakey, M. G., Rak, Y. y Johanson, D. C. (2006): «Was *Australopithecus anamensis* ancestral to *A. afarensis?* A case of anagenesis in the hominin fossil record», *Journal of Human Evolution,* 51(2), 134-152. doi: 10.1016/j.jhevol.2006.02.003
— y Rak, Y. (1993): «The importance of species in paleoanthropology and an argument for the phylogenetic concept of the species category», en W. H. Kimbel y L. B. Martin (eds.), *Species, Species Concepts, and Primate Evolution,* Nueva York, NY, Plenum, pp. 461-484.
—, Walter, R. C., Johanson, D. C., Reed, K. E., Aronson, J. L., Assefa, Z., ... Smith, P. E. (1996): «Late Pliocene *Homo* and Oldowan Tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia», *Journal of Human Evolution,* 31, 549-561.
— y White, T. D. (1988): «Variation, Sexual Dimorphism and the Taxonomy of *Australopithecus*», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 175-192.
—, — y Johanson, D. C. (1984): «Cranial morphology of *Australopithecus afarensis*: A comparative study based on a composite reconstruction of the adult skull», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 64, 337-388.
—, — y — (1988): «Implications of KNM-WT 17000 for the Evolution of "Robust" *Australopithecus*», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 259-268.
Kimura, M. (1983): *The Neutral Theory of Molecular Evolution,* Cambridge, Cambridge University.
Kimura, Y. (1999): «Tool-using strategies by early hominids at Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania», *Journal of Human Evolution,* 37(6), 807-831.
— (2002): «Examining time trenes in the Oldowan technology at Beds I and II, Olduvai Gorge», *Journal of Human Evolution* 43(3), 291-321.
King, W. (1864): «The reputed fossil man of the Neandertal», *Quarterly Journal of Science,* 1, 88-97.
Kingston, J. D., Marino, B. D. y Hill, A. (1994): «Isotopic Evidence for Neogene Hominid Paleoenvironments in the Kenia Rift Valley», *Science,* 264, 955-959.
Kivell, T. L. y Begun, D. R. (2006): «Frequency and timing of scaphoid-centrale fusion in hominoids», *Journal of Human Evolution,* 55, 321-340.
—, Kibii, J. M., Churchill, S. E., Schmid, P. y Berger, L. R. (2011): «Australopithecus sediba Hand Demonstrates Mosaic Evolution of Locomotor and Manipulative Abilities», *Science,* 333(6048), 1411-1417.
— y Schmitt, D. (2009): «Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestro», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 106, 14241-14246.
Kivisild, T., Shen, P., Wall, D. P., Do, B., Sung, R., Davis, K., ... Oefner, P. J. (2006): «The Role of Selection in the Evolution of Human Mitochondrial Genomes», *Genetics,* 172(1), 373-387.
Klein, J. y Figueroa, F. (1986): «Evolution of the Major Histocompatibility Complex, CRC», *Crit. Rev. Immunol.*, 6, 295-386.
Klein, R. G. (1973): «Geological antiquity of Rhodesian man», *Nature,* 244, 311-312.
—, Avery, G., Cruz-Uribe, K., Halkett, D., Parkington, J. E., Steele, T., ... Yates, R. (2004): «The Ysterfontein 1 Middle Stone Age site, South Africa, and early human exploitation of coastal resources», *Proceedings of the National Academy of*

Sciences of the United States of America, 101(16), 5708-5715.

Köhler, M., Alba, D. M. y Moyà-Solà, S. (2001): «Eurasian hominoid evolution in light of recent *Dryopithecus* findings», en L. de Bonis, G. Koufos y P. Andrews (eds.), *Hominoid Evolution and Environmental Change in the Neogene of Europe. Volume 2: Phylogeny of the Neogene Hominoid Primates of Eurasia,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 192-212.

— y Moyà-Solà, S. (1999): «A finding of Oligocene primates on the European continent», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 96, 14664-14667.

Kokkoros, P. y Kanellis, A. (1960): «Découverte d'un crane d'homme paléolithique dans la peninsule Chalcidique», *Anthropologie,* 64, 132-147.

Kong, Q.-P., Yao, Y.-G., Sun, C., Bandelt, H.-J., Zhu, C.-L. y Zhang, Y.-P. (2010): «Phylogeny of East Asian Mitochondrial DNA Lineages Inferred from Complete Sequences», *Am. J. Hum. Genet.,* 73, 671-676.

Kordos, L. y Begun, D. R. (2001): «Primates from Rudabánya: allocation of specimens to individuals, sex and age categories», *Journal of Human Evolution,* 40, 17-39.

Koulakovska, L., Usik, V. y Haesaerts, P. (2010): «Early Paleolithic of Korolevo site (Transcarpathia, Ukraine)», *Quaternary International,* 223-224(0), 116-130. doi: 10.1016/j.quaint.2009.09.031

Kramer, A. (1986): «Hominid-pongid distinctiveness in the Miocene-Pliocene fossil record: The Lothagam mandible», *American Journal of Physical Anthropology,* 70, 457-473.

—, Donnelly, S. M., Kidder, J. H., Ousley, S. D. y Olah, S. M. (1995): «Craniometric variation in large-bodied hominoids: testing the single-species hypothesis for *Homo habilis*», *J. Hum. Evol.,* 29, 443-462.

Kramer, P. A. y Eck, G. G. (2000): «Locomotor energetics and leg length in hominid bipedality», *J. Hum. Evol.,* 38, 651-666.

— y Sylvester, A. D. (2009): «Bipedal Form and Locomotor Function: Understanding the Effects of Size and Shape on Velocity and Energetics», *Paleoanthropology,* 2009, 238-251.

Krause, J., Fu, Q., Good, J. M., Viola, B., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P. y Pääbo, S. (2010): «The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia», *Nature,* en línea.

—, Orlando, L., Serre, D., Viola, B., Prufer, K., Richards, M. P., ... Pääbo, S. (2007): «Neanderthals in central Asia and Siberia», *Nature,* 449(7164), 902-904.

Kretzoi, M. (1977): «The fauna of small vertebrates of the Middle Pleistocene at Petralona», *Anthropos,* 4, 131-143.

— y Vertés, L. (1965): «Upper Biharian (Intermindel) Pebble-Industry Occupation Site in Western Hungary», *Current Anthropology,* 6(1), 74-87.

Krings, M., Capelli, C., Tschentscher, F., Geisert, H., Meyer, S., von Haeseler, A., ... Pääbo, S. (2000): «A view of Neandertal genetic diversity», *Nature genetics,* 26, 144-146.

—, Stone, A., Schmitz, R. W., Krainitzki, H., Stoneking, M. y Pääbo, S. (1997): «Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans», *Cell,* 90, 19-30.

Kroll, E. M. (1994): «Behavioral implications of Plio-Pleistocene archaeological site structure», *J. Hum. Evol.,* 27, 1-3.

Kuhn, S. L. (2010): «Was Anatolia a bridge or a barrier to early hominin dispersals?», *Quaternary International,* 223-224(0), 434-435. doi: 10.1016/j.quaint.2009.07.012

Kullmer, O., Sandrock, O., Abel, R., Schrenk, F., Bromage, T. G. y Juwayeyi, Y. M. (1999): «The first *Paranthropus* from the Malawi Rift», *Journal of Human Evolution,* 37, 121-127.

Kuman, K. y Clarke, R. (2000): «Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Sterkfontein, Member 5», *J. Hum. Evol.,* 38, 827-847.

—, Inbar, M. y Clarke, R. J. (1999): «Palaeoenvironments and Cultural Sequence of the Florisbad Middle Stone Age Hominid Site, South Africa», *Journal of Archaeological Science,* 26(12), 1409-1425. doi: 10.1006/jasc.1999.0439

Kummer, B. (1991): «Biomecanical Foundations of the Development of Human Bipedalism», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 1-8.

Kunimatsu, Y., Nakatsukasa, M., Sawada, Y., Sakai, T., Hyodo, M., Hyodo, H., ... Mbua, E. (2007): «A new Late Miocene great ape from Kenya and its implications for the origins of African great apes and humans»,

Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(49), 19220-19225.
Kurtén, B. (1959): «New evidence on the age of Pekin Man», *Vertebr. Palastiat.,* 3, 173-175.
— (1983): «Faunal sequence in Petralona cave», *Anthropos,* 10, 53-59.
Lacruz, R. S. y Ramirez Rozzi, F. V. (2010): «Molar crown development in Australopithecus afarensis», *Journal of Human Evolution,* 58(2), 201-206. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.11.007
Laitman, J. T. y Tattersall, I. (2001): *«Homo erectus* newyorkensis: An Indonesian fossil rediscovered in Manhattan sheds light on the middle phase of human evolution. [10.1002/ar.1042]», *The Anatomical Record,* 262(4), 341-343.
Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Estalrrich, A., Gigli, E., Campos, P. F., García-Tabernero, A., ... La Rasilla, M. (2010): «Genetic evidence for patrilocal mating behavior among Neandertal groups», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 1011553108v1-201011553.
—, Sampietro, M. L., Caramelli, D., Puder, Y., Lari, M., Calafell, C., ... Rosas, A. (2005): «Neandertal Evolutionary Genetics: Mitochondrial DNA Data from the Iberian Peninsula», *Mol. Biol. Evol.,* 22, 1077-1081.
Lam, Y. M., Pearson, O. M. y Smith, C. M. (1996): «Chin morphology and sexual dimorphism in the fossil hominid mandible sample from Klasies River Mouth», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 100, 545-557.
Lamarck, J. B. (1809): *Philosophie zoologique,* París, Dentu.
Landeck, G. (2008): «Migration of early humans to Central Europe before the Middle Pleistocene? – New archaeological evidence from Germany, 1-23». Obtenido de Ur-/Frühgeschichte und Archäologie Mittelalter website: http://vorzeit-hessen.com/
— (2010): «Further Evidence of a Lower Pleistocene Arrival of Early Humans in Northern Europe – The Untermassfeld Site (Germany)», *Coll. Antropol.,* 34, 1229-1238.
Larick, R., Ciochon, R. L., Zaim, Y., Sudijono, Suminto, Rizal, Y., ... Heizler, M. (2001): «Early Pleistocene 40Ar/39Ar ages for Bapang Formation hominins, Central Jawa, Indonesia», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 98(9), 4866-4871.
Larson, S. G., Jungers, W. L., Morwood, M. J., Sutikna, T., Jatmiko, Saptomo, E. W., ... Djubiantono, T. (2007): *«Homo floresiensis* and the evolution of the hominin shoulder», *Journal of Human Evolution,* 53(6), 718-731. doi: 10.1016/j.jhevol.2007.06.003
—, Tocheri, M. W., Orr, C. M., Morwood, M. J., Sutikna, T., ... Djubiantono, T. (2009): «Descriptions of the upper limb skeleton of *Homo floresiensis», Journal of Human Evolution,* 57(5), 555-570. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.06.007
Lartet, E. (1856): «Note sur un gran singe fossile qui se rattache au groupe des singes supérieurs», *C. R. Acad. Sci.,* París, 43, 219-223.
Latham, A. G., Herries, A. I. R., Sinclair, A. G. M. y Kuykendall, K. (2002): «Re-Examination of the Lower Stratigraphy in the Classic Section, Limeworks Site, Makapansgat, South Africa», *Human Evolution,* 17, 207-214.
Latimer, B. (1991): «Locomotor Adaptations in *Australopithecus afarensis:* The Issue of Arboreality», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 169-176.
— y Lovejoy, C. O. (1989): «The Calcaneus of *Australopithecus afarensis* and Its Implications in the Evolution of Bipedality», *American Journal of Physical Anthropology,* 78, 369-386.
—, Ohman, J. C. y Lovejoy, C. O. (1987): «Talocrural Joint in African Hominoids: Implications for *Australopithecus afarensis», American Journal of Physical Anthropology,* 74, 155-175.
Lawlor, D. A., Ward, F. E., Ennies, P. D., Jackson, A. P. y Parham, P. (1988): «HLA-A and B polymorphisms predate the divergence of humans and chimpanzees», *Nature,* 355, 268-271.
Le Fur, S., Fara, E., Mackaye, H. T., Vignaud, P. y Brunet, M. (2009): «The mammal assemblage of the hominid site TM266 (Late Miocene, Chad Basin): ecological structure and paleoenvironmental implications», *Naturwissenschaften,* 96, 565-574.
Le Gros Clark, W. E. (1964): «The evolution of man», *Discovery,* 25, 49.
— y Leakey, L. S. B. (1950): «Diagnoses of East African Miocene Hominoidea», *Q. J. Geol. Soc. London,* 105, 260-262.

— y — (1951): «The Miocene Hominoidea», en B. Museum (ed.), *Fossil Mammals of Africa* Londres, British Museum, vol. I, pp. 1-117.
Leakey, L. S. B. (1935): *Adam's ancestors,* Nueva York, NY, Longmans, Green and Co.
— (1951): *Olduvai Gorge. A report on the evolution of the handaxe culture in Beds I-IV,* Cambridge, Cambridge University Press.
— (1958): «Recent Discoveries at Olduvai Gorge, Tanganyika», *Nature,* 181, 1099-1103.
— (1959): «A New Fossil Skull from Olduvai», *Nature,* 184, 491-493.
— (1961a): «The juvenile mandible from Olduvai Gorge, Tanganyika», *Nature,* 191, 417-418.
— (1961b): «New finds at Olduvai Gorge, Tanganyika», *Nature,* 189, 649-650.
— (1962): «A New Lower Pliocene Fossil Primate from Kenya», *Ann. Mag. Nat. Hist.,* 13, 689-696.
— (1967a): «An Early Miocene Member of Hominidae», *Nature,* 213, 155-163.
— (1967b): *Olduvai Gorge 1951-61,* vol. 1, Cambridge, Cambridge University Press.
—, Boswell, P. G. H., Reck, H., Soloman, J. D. y Hopwood, A. T. (1933): «The Oldoway human skeleton», *Nature,* 131, 397.
—, Evernden, J. F. y Curtiss, G. H. (1961): «Age of Bed I, Olduvay Gorge, Tanganyika», *Nature,* 191, 478-479.
— y Leakey, M. (1964): «Recent discoveries of fossil hominids in Tanganyika: at Olduvai and near Lake Natron», *Nature,* 202, 5-7.
—, Tobias, P. V. y Napier, J. R. (1964): «A New Species of the Genus *Homo* from Olduvai», *Nature,* 202, 7-9.
Leakey, M. D. (1966): «A review of the Oldowan culture from Olduvai Gorge, Tanzania», *Nature,* 212, 577-581.
— (1969): «Recent discoveries of hominid remains at Olduvai Gorge, Tanzania», *Nature,* 223, 754-756.
— (1971): *Olduvai Gorge, 3. Excavations in Beds I and II 1960-1963,* Cambridge, Cambridge University Press.
— (1975): «Cultural Patterns in the Olduvai Séquense», en K. W. Butzer y G. L. Isaac (eds.), *After the Australopithecines,* La Haya, Mouton, pp. 477-493.
— (1981): «Tracks and Tools», *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B,* 292, 95-102.
—, Clarke, R. J. y Leakey, L. S. B. (1971): «New hominid skull from Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania», *Nature,* 232, 308-312.
—, Curtis, G. H., Drake, R. E., Jackes, M. K. y White, T. D. (1976): «Fossil Hominids from the Laetolil Beds», *Nature,* 262, 460-466.
— y Hay, R. L. (1979): «Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania», *Nature,* 278, 317-323.
— y Hay, R. L. (1982): «The Cronological Positions of the Fossil Hominids of Tanzania», en H. de Lumley (ed.), *L'Homo erectus andla place de l'homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles,* París, CNRS, pp. 753-765.
— y Roe, D. A. (eds.). (1994): *Olduvai Gorge: Volume 5, Excavations in Beds III, IV and the Masek Beds,* Cambridge, Cambridge University Press.
Leakey, M. G., Dean, M. C., Feibel, C. S., Anton, S. C., Kiarie, C. y Leakey, L. N. (2012): «New fossils from Koobi Fora in northern Kenya confirm taxonomic diversity in early Homo», *Nature,* 488, 201-204.
—, Feibel, C. S., McDougall, I. y Walker, A. (1995): «New four-million-year-old Hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya», *Nature,* 376, 565-572.
—, Spoor, F., Brown, F. H., Gathogo, P. N., Kiarie, C., Leakey, L. N. y McDougall, I. (2001): «New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages», *Nature,* 410, 433-440.
—, Ward, C. y Walker, A. (1998): «New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*», *Nature,* 393, 62-66.
Leakey, R. E. F. (1970): «Fauna and artefacts from a new Plio-Pleistocene locality near lake Rudolf in Kenya», *Nature,* 226, 223-224.
— (1973a): «Evidence for an Advanced Plio-Pleistocene Hominid from East Rudolf, Kenya», *Nature,* 242, 447-450.
— (1973b): «Skull 1470», *National Geographic,* 143, 819-829.
— (1974): «Further evidence of Lower Pleistocene hominids from East Rudolf, North Kenya, 1973», *Nature,* 248, 653-656.
— (1976): «New hominid fossil from the Koobi Fora Formation, North Kenya», *Nature,* 261, 574-576.

— (1976): «*Australopithecus*, *Homo erectus* and the Single Species Hypothesis», *Nature,* 261, 572-574.
— (1981): *The Making of Mankind,* Londres, The Rainbird Publishing Group Limited [ed. cast.: *La formación de la humanidad,* Barcelona, Ediciones del Serbal, 1981].
—, Leakey, M. G. y Walker, A. C. (1988): «Morphology of Afropithecus turkanensis from Kenya», *American Journal of Physical Anthropology,* 76(3), 289-307.
—, Mungai, J. M. y Walker, A. C. (1971): «New australopithecines from East Rudolf, Kenya», *American Journal of Physical Anthropology,* 35, 175-186.
— y Walker, A. (1985): «Further hominids from the Plio-Pleistocene of Koobi Fora», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 67, 135.
—, Walker, A., Ward, C. V. y Grausz, H. M. (1989): «A partial skeleton of a gracile hominid from the Upper Burgi member of the Koobi Fora Formation, East Turkana, Kenya», en G. Giacobini (ed.), *Proceedings of the 2nd International Congress of Paleoanthropology,* Milán, Jaca Books, pp. 167-173.
— y Wood, B. A. (1973): «New evidence of the genus *Homo* from East Rudolf, Kenya. II», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 39, 355-368.
Lebatard, A.-E., Bourlès, D. L., Duringer, P., Jolivet, M., Braucher, R., Carcaillet, J., ... Brunet, M. (2008): «Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominids from Chad», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 105(9), 3226-3231.
Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., Passey, B. H., De Ruiter, D. J. y Cerling, T. E. (2010): «Stable isotopes in fossil hominin tooth enamel suggest a fundamental dietary shift in the Pliocene», *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* 365(1556), 3389-3396.
— y Van der Merwe, N. J. (1993): «Stable carbon isotope studies of Swartkrans fossil assemblages», en C. K. Brain (ed.), *Swartkrans: A Cave's Chronicle of Early Man,* Pretoria, Transvaal Museum Monograph, pp. 243-250.
—, — y Brain, C. K. (1994): «Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis», *Journal of Human Evolution,* 27, 361-372.
Leigh, S. R. y Blomquist, G. E. (2007): «Life History», en C. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger y S. K. Bearder (eds.), *Primates in Perspective,* Nueva York, NY, Oxford University Press, pp. 396-407.
Leonard, W. R. y Robertson, M. L. (2000): «Ecological correlates of home range variation in primates: Implications for hominid evolution», en S. Boinski y P. Garber (eds.), *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups,* Chicago, Ill., Chicago University Pres, pp. 628-648.
Lepre, C. J. y Kent, D. V. (2010): «New magnetostratigraphy for the Olduvai Subchron in the Koobi Fora Formation, northwest Kenya, with implications for early *Homo*», *Earth and Planetary Science Letters,* 290, 362-374.
—, Roche, H., Kent, D. V., Harmand, S., Quinn, R. L., Brugal, J.-P., ... Feibel, C. S. (2011): «An earlier origin for the Acheulian [10.1038/nature10372]», *Nature,* 477(7362), 82-85.
Leroi-Gourhan, A. (1964): *Le Geste et la Parole,* París, Albin Michel.
Lévêque, F. y Vandermeersch, B. (1980): «Les découvertes de restes humains dans un niveau castelperronien à Saint-Césaire (Charente-Maritime)», *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris,* 291D, 187-189.
Lewin, R. (1986): «New Fossil Upsets Human Family», *Science,* 233, 720-721.
— (1987): *Bones of Contention. Controversies in the Search for Human Origins,* Nueva York, NY, Simon and Schuster.
Lewis, G. (1934): «Preliminary Notice of the New Manlike Apes from India», *American Journal of Science,* 27, 161-181.
Lewis, O. J. (1972): «The Evolution of the Hallucial Tarsometatarsal Joint in the Anthropoidea», *American Journal of Physical Anthropology,* 37, 13-34.
— (1980): «The Joints of the Evolving Foot. Part III. The Fossil Evidence», *J. Anat. Lond.,* 131, 275-298.
Li, J. Z., Absher, D. M., Tang, H., Southwick, A. M., Casto, A. M., Ramachandran, S., ... Myers, R. M. (2008): «Worldwide Human Relationships Inferred from Genome-Wide Patterns of Variation», *Science,* 319(5866), 1100-1104.

Lieberman, D. E. (2001): «Another face in our family tree», *Nature,* 410, 419-420.
— (2005): «Further fossil finds from Flores», *Nature,* 437, 957-958.
— (2009): «Palaeoanthropology: *Homo floresiensis* from head to toe», *Nature,* 459(7243), 41-42.
— y McCarthy, R. C. (1999): «The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions», *Journal of Human Evolution,* 36, 487-517.
—, Pilbeam, D. R. y Wood, B. A. (1988): «A probabilistic approach to the problem of sexual dimorphism in *Homo habilis:* a comparison of KNM-ER 1470 and KNM-ER 1813», *Journal of Human Evolution,* 17(5), 503-511. doi: 10.1016/0047-2484(88)90039-5
—, Raichlen, D. A., Pontzer, H., Bramble, D. M. y Cutright-Smith, E. (2006): «The human gluteus maximus and its role in running», *Journal of Experimental Biology,* 209(11), 2143-2155.
—, Wood, B. A. y Pilbeam, D. R. (1996): «Homoplasy and early *Homo*: an analysis of the evolutionary relationships of *H. habilis sensu stricto* and *H. rudolfensis*», *Journal of Human Evolution,* 30, 97-120.
Limondin-Lozouet, N., Nicoud, E., Antoine, P., Auguste, P., Bahain, J.-J., Dabkowski, J., ... Mercier, N. (2010): «Oldest evidence of Acheulean occupation in the Upper Seine valley (France) from an MIS 11 tufa at La Celle», *Quaternary International,* 223-224(0), 299-311. doi: 10.1016/j.quaint.2009.10.013
Linnaeus, C. (1735): *Systema Naturae per Naturae Regna Tria, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Synonymis, Locis* (10.ª ed. y definitiva, 1758), Estocolmo, Laurentii Sylvii.
Lockwood, C. A. y Tobias, P. V. (1999): «A large male hominin cranium from Sterkfontein, South Africa, and the status of *Australopithecus africanus*», *Journal of Human Evolution,* 36, 637-685.
Lohmueller, K. E., Bustamante, C. D. y Clark, A. G. (2009): «Methods for human demographic inference using haplotype patterns from genomewide single-nucleotide polymorphism data», *Genetics*, 182, 217-231
Longa, V. M. (2009): «En el origen. Técnica y creatividad en la prehistoria», *Ludus Vitalis,* 17, 227-231.
Lonsdorf, E. V., Ross, S. R., Linick, S. A., Milstein, M. S. y Melber, T. N. (2009): «An experimental, comparative investigation of tool use in chimpanzees and gorillas», *Animal Behaviour,* 77(5), 1119-1126. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.01.020
Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., De Leon, M. S. P., Zollikofer, C. P. E., Rightmire, G. P., ... Rook, L. (2007): «Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia», *Nature,* 449(7160), 305-310.
—, Vekua, A., Ferring, R., Rightmire, G. P., Agusti, J., Kiladze, G., ... Zollikofer, C. P. E. (2005): «The earliest toothless hominin skull», *Nature,* 434, 717-718.
—, Zollikofer, C., Ponce de León, M., ... Tappen, M. (2006): «A fourth hominin skull from Dmanisi, Georgia», *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.,* 288, 1146-1157.
Lorenzo, C., Arsuaga, J. L. y Carretero, J. M. (1999): «Hand and foot remains from the Gran Dolina Early Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain)», *Journal of Human Evolution,* 37(3-4), 501-522. doi: 10.1006/jhev.1999.0341
Löscher, M., Eibner, C. y Wegner, D. (2007): «Alte und neue Funde von Steinwerkzeugen aus den Mauerer Sanden», en G. A. Wagner, H. Rieder, L. Zöller y E. Mick (eds.), *Homo heidelbergensis – Schlüsselfund der Menschheitsgeschichte,* Stuttgart, Theiss, pp. 267-279.
Louys, J. y Turner, A. (2011): «Environment, preferred habitats and potential refugia for Pleistocene *Homo* in Southeast Asia», *Comptes Rendus Palevol., In Press, Corrected Proof.* (doi: 10.1016/j.crpv.2011.03.003). doi: 10.1016/j.crpv.2011.03.003
Lovejoy, C. O. (1975): «Biomechanical Perspectives on the Lower Limb of Early Hominids», en R. H. Tuttle (ed.), *Primate Functional Morphology and Evolution,* La Haya, Mouton, pp. 291-326.
— (1981): «The Origin of Man», *Science,* 211, 341-350.
—, Heiple, K. G. y Meindl, R. S. (2001): «Did our ancestors knuckle-walk?», *Nature,* 410, 325-326.
—, Latimer, B., Suwa, G., Asfaw, B. y White, T. D. (2009): «Combining Prehension and

Propulsion: The Foot of Ardipithecus ramidus», *Science,* 326(5949), 72; 72e01-e08.
—, Simpson, S. W., White, T. D., Asfaw, B. y Suwa, G. (2009): «Careful Climbing in the Miocene: The Forelimbs of Ardipithecus ramidus and Humans Are Primitive», *Science,* 326(5949), 70; 70e01-70e08.
—, Spurlock, L., Asfaw, B. y White, T. D. (2009): «The Pelvis and Femur of *Ardipithecus ramidus:* The Emergence of Upright Walking», *Science,* 326(5949), 71.
—, Suwa, G., Simpson, S. W., Matternes, J. H. y White, T. D. (2009): «The Great Divides: *Ardipithecus ramidus* Reveals the Postcrania of Our Last Common Ancestors with African Apes», *Science,* 326(5949), 73; 100-106.
Lowe, J., Bartonb, N., Blockley, S., Ramsey, C. B., Cullen, V. L., Davies, W., Gamble, C., … y Tzedakis, P. S. (2012): «Volcanic ash layers illuminate the resilience of Neanderthals and early modern humans to natural hazards», *Proc. Natl. Acad. Sci., USA,* 109, 13532-13537.
Lowenstein, J. M. (1986): «Where there's smoke», *Pacific Discovery*, 39, 30-32.
Lozoya, marqués de (Juan de Contreras y López de Ayala) (1972): *Introducción a la Biografía del Canciller Ayala,* Bilbao, Vizcaína.
Luengas Otaola, Vicente Francisco (1974): *Introducción a la Historia de la muy noble y muy leal Tierra de Ayala,* Bilbao, Vizcaína.
Lui Jinyi(1985): «Sequence of sediments at Locality I in Zhoukoudian and correlation with loess stratigraphy in northern China and with the chronology of deep-sea cores», *Quat. Res.,* 23, 139-153.
Lydekker, R. (1885): *Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Nat. Hist.),* parte I, II, Londres, British Museum.
Lyell, C. (1830-1833): *Principles of Geology,* Londres, John Murray.
Macchiarelli, R., Bondioli, L., Chech, M., Coppa, A., Fiore, I., Russom, R., ... Rook, L. (2004): «The late early Pleistocene human remains from Buia, Danakil depression, Eritrea», *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia,* 110, 133-144.
—, Debénath, A., Mazurier, A., Tournepiche, J.-F., Birch, W. y Dean, C. (2006): «How Neanderthal molar teeth grew», *Nature,* 444, 748-751.
MacLatchy, L. (1998): «The Controversy Continúes», *Evolutionary Anthropology,* 6, 147-150.
MacRae, A. (1998, 2004): «Radiometric Dating and the Geological Time Scale. Circular Reasoning or Reliable Tools?», *The TalkOrigins Archive:* www.talkorigins.org/faqs/dating.html
Maglio, V. J. (1972): «Vertebrate faunas and chronology of hominid-bearing sediments east of Lake Rudolf, Kenya», *Nature,* 239, 379-385.
Magori, C. C. y Day, M. H. (1983): «Laetoli Hominid 18: an early *Homo sapiens* skull», *Journal of Human Evolution,* 12(8), 747-753. doi: 10.1016/s0047-2484(83)80130-4
Malez, M., Smith, F. H., Radovcic, J. y Rukavina, D. (1980): «Upper Pleistocene Hominids from Vindija, Croatia, Yugoslavia», *Current Athropology,* 21, 365-367.
Mallegni, F., Carnieri, E., Bisconti, M., Tartarelli, G., Ricci, S., Biddittu, I. y Segre, A. (2003): «*Homo cepranensis* sp. nov. and the evolution of African-European Middle Pleistocene hominids», *C. R. Palevol.,* 2, 153-159.
—, Mariani-Costantini, R., Fornaciari, G., Longo, E. T., Giacobini, G. y Radmilli, A. M. (1983): «New European fossil hominid material from an Acheulean site near Rome (Castel di Guido). [10.1002/ajpa.1330620306]», *American Journal of Physical Anthropology,* 62(3), 263-274.
Mania, D. y Grimm, H. (1974): «Bilzingsleben, Kr. Artern-eine palöökologisch aufschlussreiche Fundstelle des Altpaläolithikums mit Hominiden-Fund», *Biologische Rundschau,* 12, 361-364.
Manzi, G. (2004): «Human evolution at the Matuyama-Brunhes boundary», *Evolutionary Anthropology,* 13(1), 11-24.
— (2011): «Before the Emergence of *Homo sapiens:* Overview on the Early-to-Middle Pleistocene Fossil Record (with a Proposal about *Homo heidelbergensis* at the subspecific level)», *International Journal of Evolutionary Biology,* vol. 2011, artículo ID582678. doi: 10.4061/2011/582678
—, Bruner, E. y Passarello, P. (2003): «The one-million-year-old *Homo* cranium from Bouri (Ethiopia): a reconsideration of its *H. erectus* affinities», *Journal of Human Evolution,* 44(6), 731-736. doi: 10.1016/s0047-2484(03)00061-7

—, Magri, D., Milli, S., Palombo, M. R., Margari, V., Celiberti, V., ... Biddittu, I. (2010): «The new chronology of the Ceprano calvarium (Italy)», *Journal of Human Evolution,* 59(5), 580-585. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.06.010

—, Mallegni, F., y Ascenzi, A. (2001): «A cranium for the earliest Europeans: Phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 98(17), 10011-10016.

Marett, R. (1911): «Pleistocene man in Jersey», *Archaeologia,* 62, 449-480.

Margulis, L. (1970): *Origin of Eukaryotic Cells,* New Haven, CO, Yale University Press.

Marqués-Bonet, T., Cáceres, M., Bertranpetit, J., Preuss, T. M., Thomas, J. W. y Navarro, A. (2004): «Chromosomal rearrangements and the genomic distribution of gene-expression divergence in humans and chimpanzees», *Trends in Genetics,* 20, 524-529.

Márquez, S., Mowbray, K., Sawyer, G. J., Jacob, T. y Silvers, A. (2001): «New fossil hominid calvaria from Indonesia – Sambungmacan 3. [10.1002/ar.1046]», *The Anatomical Record,* 262(4), 344-368.

Marsh S. G. E. y Bodmer, J. G. (1991): «HLA class II nucleotide sequences, 1991», *Immunogenetics,* 33, 321-334.

— y Bodmer, J. G. (1993): «HLA Class II nucleotide sequences, 1992», *Immunogenetics,* 37, 79-94.

Marston, A. T. (1937): «The Swanscombe Skull», *The Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland,* 67, 339-406.

Martin, R. D. (1990): *Primate Origins and Evolution. A Phylogenetic Reconstruction,* Londres, Chapman and Hall.

—, MacLarnon, A. M., Phillips, J. L., Dussubieux, L., Williams, P. R. y Dobyns, W. B. (2006): «Comment on «The Brain of LB1, *Homo floresiensis*»», *Science,* 312(5776), 999-999.

Martínez Navarro, B. y Palmqvist, P. (1995): «Presence of the African Machairodont *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Felidae, Carnivora, Mamalia) in the Lower Pleistocene Site of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some Considerations on the Origin, Evolution and Dispersal of the Genus», *Journal of Archaeological Science,* 22, 569-582.

—, Rook, L., Segid, A., Yosieph, D., Ferretti, M. P., Shoshani, J., ... Libsekal, Y. (2004): «The Large Fossil Mammals from Buia (Eritrea)», *Riv. It. Paleont. Strat., 110 (supplement)*, 61-88.

Martinón-Torres, M., Dennell, R. y Bermúdez de Castro, J. M. (2011): «The Denisova hominin need not be an out of Africa story», *J. Hum., Evol.,* 60, 251-255.

Martyn, J. (1967): «Pleistocene deposits and new fossil localities in Kenya», *Nature* (215), 476-479.

Masters, P. (1982): «An amino acid racemization chronology for Tabun», en A. Ronen (ed.), *The Transition from the Lower to Middle Paleolithic and the Origin of Modern Man,* 151, Oxford, British Archaeological Reports International Series, pp. 43-54.

Mayer, W. E., Jonker, M., Klein, D., Ivanyi, P., Van Seventer, G. y Klein, J. (1988): «Nucleotide sequences of chimpanzee MHC class I alleles: evidence for trans-species mode of evolution», *EMBO J.*, 7, 2765-2774.

Mayr, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist,* Nueva York, NY, Columbia University Press.

— (1950): «Taxonomic categories in fossil hominids», *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.,* 15, 109-117.

— (1954): «Change of genetic environment and evolution», en J. S. Huxley, A. C. Hardy y E. B. Ford (eds.), *Evolution as a Process,* Londres, Allen and Unwin, pp. 156-180.

— (1957): «Difficulties and importance of the biological species concept», en E. Mayr (ed.), *The Species problem,* Washington, DC, American Assotiation for the Advancement of Science, pp. 371-388.

— (1963): *Animal Species and Evolution,* Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.

— (1969): *Principles of Systematic Zoology,* Nueva York, NY, McGraw-Hill, 6.ª ed.; Nueva Delhi, Tata McGraw-Hill.

— (1970): *Population, Species, and Evolution,* Cambridge, Harvard University Press.

— (1982): «Processes of speciation in animals», en C. Barigozzi (ed.), *Mechanisms of Speciation,* Nueva York, NY, Liss, pp 1-19.

— (1982): *The Growth of Biological Thought,* Cambridge, MA, Harvard University Press.

— (1996): «What is a species, and what is not?», *Philosophy of Science*, 63(2), 262-277.
Mazza, P. P. A., Martini, F., Sala, B., Magi, M., Colombini, M. P., Giachi, G., ... Ribecchini, E. (2006): «A new Palaeolithic discovery: tar-hafted stone tools in a European Mid-Pleistocene bone-bearing bed», *Journal of Archeological Science* 33, 1310-1318.
McBrearty, S. y Brooks, A. S. (2000): «The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior», *Journal of Human Evolution,* 39, 453-563.
— y Jablonski, N. G. (2005): «First fossil chimpanzee», *Nature,* 437(7055), 105-108.
McClean, R. G. y Kean, W. F. (1993): «Contributions of wood ash magnetism to archaeomagnetic properties of fire pits and hearths», *Earth and Planetary Science Letters,* 119(3), 387-394. doi: 10.1016/0012-821x(93)90146-z
McConnell, T. J., Talbot, W. S., McIndoe, R. A. y Wakeland, E. K. (1988): «The origin of MHC class II gene polymorphism within the genus Mus», *Nature*, 332, 651-654.
McCown, T. D. (1937): «Mugharet Es-Skhul. Description and excavations», en D. A. Garrod y D. M. A. Bate (eds.), *The Stone Age of Mount Carmel. Volume I: Excavations at the Wady El-Mughara,* Oxford, Clarendon Press, pp. 91-107.
— y Keith, A. (1939): *The Stone Age of Mount Carmel. Vol 2, The Fossil Human Remains from the Levallois Mousterian,* Oxford, Clarendon Press.
McCrossin, M. L. (1992): «Human molars from late Pleistocene deposits of Witkrnas Cave, Gaap Escarpment, Kalahari margin», *Human Evolution,* 7, 1-10.
— (2007): «Hominid Adaptations and Extinctions», *PaleoAnthropology,* 2007, 16-20.
McDermott, F., Grün, R., Stringer, C. B. y Hawkesworth, C. J. (1993): «Mass-spectrometric U-series dates for Israeli Neanderthal/early modern hominid sites», *Nature,* 363, 252-255.
McDevitt, H. (1995): «Evolution of Mhc Class II allelic diversity», *Immunol. Rev*., 143, 113-122.
McDougall, I. (1985): «Potassium-Argon and ^{40}Argon/^{39}Argon Dating of the Hominid Bearing Sequence at Koobi Fora, Lake Turkana, Northern Kenya», *Geological Society of America Bulletin,* 96, 159-175.
— y Brown, F. H. (2006): «Precise ^{40}Ar/^{39}Ar geochronology for the upper Koobi Fora Formation, Turkana Basin, northern Kenya», *Journal of the Geological Society,* 163, 205-220.
—, Maier, R., Sutherland-Hawkes, P. y Gleadow, A. J. W. (1980): «K-Ar age estimate for the KBS Tuff, East Turkana, Kenya», *Nature,* 284, 230-234.
McFadden, P. L., Brock, A. y Partridge, T. C. (1979): «Palaeomagnetism and the age of the Makapansgat hominid site», *Earth and Planetary Science Letters,* 44(3), 373-382. doi: 10.1016/0012-821x(79)90076-1
McHenry, H. y Berger, L. R. (1998): «Body proportions of *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* and the origin of the genus *Homo*», *J. Hum. Evol.,* 35, 1-22.
— y Corruccini, R. (1980): «Late Tertiary Hominoids and Human Origins», *Nature,* 285, 397-398.
— y Coffing, K. (2000): «*Australopithecus* to *Homo*: Transformations in Body and Mind», *Annu. Rev. Anthropol.,* 29(1), 125-146.
McNulty, K. P. (2010): «Apes and Tricksters: The Evolution and Diversification of Humans' Closest Relatives», *Evo. Edu. Outreach,* 3, 322-332.
McPherron, S. P., Alemseged, Z., Marean, C. W., Wynn, J. G., Reed, D., Geraads, D., ... Bearat, H. A. (2010): «Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia», *Nature,* 466(7308), 857-860.
Mehlman, M. J. (1987): «Provenience, age and associations of archaic *Homo sapiens* crania from Lake Eyasi, Tanzania», *Journal of Archaeological Science,* 14(2), 133-162. doi: 10.1016/0305-4403(87)90003-3
Meier, R. y Willmann, R. (2000): «The Hennigian Species Concept», en Q. D. Wheeler y R. Meier (eds.), *Species Concept and Phylogenetic Theory,* Nueva York, NY, Columbia University Press, pp. 30-43.
Mein, P. (1975): «Resultats du Groupe de Travail des Vertebres», en J. Senes (ed.), *Report on activity of the RCMNS working groups (1971-1975),* Bratislava, Veda, pp. 78-81.
Mellars, P. (2006): «Going east: new genetic and archaeological perspectives on the modern human colonization of Eurasia», *Science*, 313, 796-800.

Mendel, G. (1866): «Versuche über Plflanzenhybriden Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn», *IV für das Jahr 1865, Abhandlungen*, 3-47.

Mercader, J., Barton, H., Gillespie, J., Harris, J., Kuhn, S., Tyler, R. y Boesch, C. (2007): «4.300-Year-old chimpanzee sites and the origins of percussive stone technology», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 104(9), 3043-3048.

—, Panger, M. y Boesch, C. (2002): «Excavation of a Chimpanzee Stone Tool Site in the African Rainforest», *Science,* 296, 1452-1455.

Mercier, N., Valladas, H., Bar-Yosef, O., Vandermeersch, B., Stringer, C. y Joron, J. L. (1993): «Thermoluminescence date for the Mousterian burial site of Es-Skhul, Mt. Carmel», *Journal of Archaeological Science*, 20, 169-174.

Messager, E., Lordkipanidze, D., Kvavadze, E., Ferring, C. R. y Voinchet, P. (2010): «Palaeoenvironmental reconstruction of Dmanisi site (Georgia) based on palaeobotanical data», *Quaternary International,* 223-224(0), 20-27. doi: 10.1016/j.quaint.2009.12.016

Meyer, M., Kircher, M., Gansauge, M.-T., Li, H., Racimo, F., Mallick, S., Schraiber, J. G., …, Kelso, J. y Pääbo, S. (2012): «A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual», *Science,* vol. 338, n.º 6104, 222-226. doi: 10.1126/science.1224344 (30 de agosto de 2012).

Mgeladze, A., (2011): «Hominin occupations at the Dmanisi site, Georgia, Southern Caucasus: Raw materials and technical behaviours of Europe's first hominins», *Journal of Human Evolution,* 60(5), 571-596. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.10.008

—, Lordkipanidze, D., Moncel, M.-H., Despriee, J., Chagelishvili, R., Nioradze, M. y Nioradze, G. (2010): «First human settlement of the Caucasus: Technical behavior and raw material acquisition at Dmanisi, Georgia (1.77 Ma)», *Quaternary International,* 223-224(0), 422-425. doi: 10.1016/j.quaint.2009.07.015

Mietto, P., Avanzini, M. y Rolandi, G. (2003): «Palaeontology: Human footprints in Pleistocene volcanic ash», *Nature,* 422(6928), 133.

Milankovitch, M. (1941): *Kanon der Erdbestrahlung und seine Anwendung auf das Eiszeitenproblem,* Belgrado, Académie Royale Serbe.

Miller, J. M. A. (2000): «Craniofacial variation in Homo habilis: An analysis of the evidence for multiple species», *American Journal of Physical Anthropology,* 112, 103-128.

Minichillo, T. (2005): *Middle Stone Age Lithic Study, South Africa: An Examination of Modern Human Origins* (PhD), Washington, University of Washington.

Mirazón Lahr, M. (2010): «Saharan corridors and their role in the evolutionary geography of "out of Africa I"», en J. G. Fleagle, J. J. Shea, F. E. Greene, A. L. Baden y R. E. Leakey (eds.), *The First Hominin Colonization of Eurasia, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology,* Berlín, Springer, pp. 27-46.

— y Foley, R. (1994): «Multiple dispersals and modern human origins», *Evolutionary Anthropology,* 3, 48-58.

— y Foley, R. (2004): «Palaeoanthropology: Human evolution writ small», *Nature,* 431(7012), 1043-1044.

Misra, V. N. (1987): «Middle Pleistocene Adaptations in India», en O. Soffer (ed.), *The Pleistocene Old World. Regional Perspectives,* Nueva York, NY, Plenum Press, pp. 99-119.

Moggi-Cecchi, J., Tobias, P. V. y Beynon, A. D. (1998): «The mixed dentition and associated skull fragments of a juvenile fossil hominid from Sterkfontein, South Africa», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 106, 425-465.

Möller, H. (1900): «Über *Elephas antiquus Falc*. u. *Rhinoceros Merckii* als Jagdtiere des altdiluvialen Menschen in Thüringen und über das erste Auftreten des Menschen in Europa», en G. Brandes (ed.), *Zeitschrift für Naturwissenschaflen,* Stuttgart, Seliweizerbart'sche Verlagshandlung, pp. 41-70.

Monod, J. (1970): *Le hasard et la nécessité,* París, Éditions du Seuil.

Moore, M. W. y Brumm, A. (2007): «Stone artifacts and hominins in island Southeast Asia: New insights from Flores, eastern Indonesia», *Journal of Human Evolution,* 52, 85-102.

—, Sutikna, T., Jatmiko, Morwood, M. J. y Brumm, A. (2009): «Continuities in stone flaking technology at Liang Bua, Flores, Indonesia», *Journal of Human Evolution,*

57(5), 503-526. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.10.006
Morell, V. (1995): «African Origins: West Side Story», *Science,* 270, 1117.
Morwood, M. J., Brown, P., Jatmiko, Sutikna, T., Wahyu Saptomo, E., Westaway, K. E., ... Djubiantono, T. (2005): «Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia», *Nature,* 437(7061), 1012-1017.
—, O'Sullivan, P. B., Aziz, A. y Raza, A. (1998): «Fission-track ages of stone tools and fossils on the east Indonesian island of Flores», *Nature,* 392, 173-176.
—, Soejono, R. P., Roberts, R. G., Sutikna, T., Turney, C. S. M., Westaway, K. E., ... Fifield, L. K. (2004): «Archaeology and age of a new hominin from Flores in eastern Indonesia», *Nature,* 431(7012), 1087-1091.
—, Sullivan, O. P., Susanto, E. E. y Aziz, F. (2003): «Revised age for Mojokerto 1, an early *Homo erectus* cranium from East Java», *Aust. Archaeol.,* 57, 1-4.
—, Sutikna, T., Saptomo, E. W., Jatmiko, Hobbs, D. R. y Westaway, K. E. (2009): «Preface: research at Liang Bua, Flores, Indonesia», *Journal of Human Evolution,* 57(5), 437-449.
Mounier, A., Marchal, F. y Condemi, S. (2009): «Is *Homo heidelbergensis* a distinct species? New insight on the Mauer mandible», *Journal of Human Evolution,* 56(3), 219-246. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.12.006
Mountain, E. D. (1966): «Footprints in Calcareous Sandstone at Nahoon Point», *South African Journal of Science,* 62, 103-111.
Movius, H. L. (1948): «The Lower Paleolithic cultures of southern and eastern Asia», *Transactions of the American Philosophical Society,* 38, 330-420.
Moya, A. y Ayala, F. J. (1989): «Fertility interactions in Drosophila: Theoretical model and experimental tests», *J. Evolutionary Biology, 2*, 1-12.
Moyà Solà, S. (1996): «A *Dryopithecus* skeleton and the origins of great-ape locomotion», *Nature,* 379, 156-159.
— (2000): «Viaje a los orígenes del bipedismo y una escala en la isla de los simios», en J. Agustí (ed.), *Antes de Lucy. El agujero negro de la evolución humana,* Barcelona, Tusquets, pp. 171-209.
— (2005): «Response to Comment on "Pierolapithecus catalaunicus, a New Middle Miocene Great Ape from Spain"», *Science,* 308(5719), 203d.
—, Alba, D. M., Almécija, S., Casanovas-Vilar, I., Köhler, M., De Esteban-Trivigno, S., ... Fortuny, J. (2009): «A unique Middle Miocene European hominoid and the origins of the great ape and human clade», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 106(24), 9601-9606.
— y Köhler, M. (1993): «Recent discoveries of *Dryopithecus* shed new light on evolution of great apes», *Nature,* 365, 543-545.
—, —, Alba, D. M. y Almécija, S. (2008): «Taxonomic attribution of the Olduvai hominid 7 manual remains and the functional interpretation of hand morphology in robust australopithecines», *Folia Primatol.,* 79, 215-250.
—, —, —, Casanovas-Vilar, I. y Galindo, J. (2004): «*Pierolapithecus catalaunicus*, a New Middle Miocene Great Ape from Spain», *Science,* 306(5700), 1339-1344.
—, —, —, —, Robles, J. M., ... Beamud, E. (2009): «First partial face and upper dentition of the Middle Miocene hominoid *Dryopithecus fontani* from Abocador de Can Mata (Vallès-Penedès Basin, Catalonia, NE Spain): Taxonomic and phylogenetic implications», *American Journal of Physical Anthropology,* 139(2), 126-145.
Mturi, A. A. (1987): «The Archaeological Sites of Lake Natron», *Lac. Natron, Sciences Geologique,* 40, 209-215.
Mulcahy, N. J. y Call, J. (2006): «Apes Save Tools for Future Use», *Science,* 312(5776), 1038-1040.
Murdock, M. (2006): «These apes were made for walking: the pelves of *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus*», *Journal of Creation,* 20, 104-112.
Murrill, R. I. (1975): «A comparison of the Rodhesian and Petralona upper jaws in relation to other Pleistocene hominids», *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie,* 66, 176-187.
Muttoni, G., Scardia, G. y Kent, D. V. (2010): «Human migration into Europe during the late Early Pleistocene climate transition», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 296(1-2), 79-93. doi: 10.1016/j.palaeo.2010.06.016
—, Morsiani, E., Tremolada, F., Cremaschi, M. y Peretto, C. (2011): «First dated human

occupation of Italy at ~ 0.85 Ma during the late Early Pleistocene climate transition», *Earth Planet. Sci. Lett.* . doi: 10.1016/j.epsl.2011.05.025

—, Swisher, C. C. y Manzi, G. (2009): «Pleistocene magnetochronology of early hominin sites at Ceprano and Fontana Ranuccio, Italy», *Earth and Planetary Science Letters,* 286, 255-268.

Nakatsukasa, M. (2004): «Acquisition of bipedalism: the Miocene hominoid record and modern analogues for bipedal protohominids», *J. Anat.,* 204, 385-402.

—, Yamanaka, A., Kunimatsu, Y., Shimizu, D. y Ishida, H. (1998): «A newly discovered Kenyapithecus skeleton and its implications for the evolution of positional behavior in Miocene East African hominoids», *Journal of Human Evolution,* 34, 657-664.

Napier, J. (1962): «Fossil hand bones from Olduvai Gorge», *Nature, 196*, 409-411.

— (1963): «Brachiation and Brachiators», *Symposia of the Zoological Society of London,* 10, 183-195.

— (1967): «The Antiquity of Human Walking», *Scientific American,* 216, 56-66.

— (1980): *Hands,* Nueva York, NY, Pantheon Books.

— y Walker, A. C. (1967): «Vertical Clinging and Leaping – A Newly Recognised Category of Locomotor Behaviour of Primates», *Folia primatologia,* 6, 204-219.

Nature News and Views, n. s. (1948): «Skull of *Proconsul* from Rusinga Island», *Nature,* 162, 688.

Navarro, A. y Barton, N. H. (2003): «Accumulating postzygotic isolation genes in parapatry: a new twist on chromosomal speciation», *Evolution,* 57, 447-459.

Nelson, G. J. (1973): «Classification as an expression of phylogenetic relationships», *Systematic Zoology,* 22, 344-359.

Nelson, M. R., Wegmann, D., Ehm, M. G., Kessner, D., St. Jean, P., Verzilli, C., Shen, J., …, Novembre, J. y Mooser, V. (2012): «An Abundance of Rare Functional Variants in 202 Drug Target Genes Sequenced in 14,002 People», *Science,* 337, 100-104.

Nevell, L. y Wood, B. A. (2008): «Cranial base evolution within the hominin clade», *Journal of Anatomy,* 212, 455-468.

Noll, M. P. y Petraglia, M. (2003): «Acheulean Bifaces and Early Human Behavioral Patterns in East Africa and South India», en M. Soressi y H. L. Dibble (eds.), *Multiple Approaches to the Study of Bifacial Technologies,* Filadelfia, PA, University of Pennsylvania Museum of Archaeology and Anthropology, pp. 31-53.

Nomade, S., Muttoni, G., Guillou, H., Robin, E. y Scardia, G. (2011): «First 40Ar/39Ar age of the Ceprano man (central Italy)», *Quaternary Geochronology,* 6(5), 453-457. doi: 10.1016/j.quageo.2011.03.008

Noonan, J. P., Hofreiter, M., Smith, D., Priest, J. R., Rohland, N., Rabeder, G., ... Rubin, E. M. (2005): «Genomic Sequencing of Pleistocene Cave Bears», *Science,* 309, 597-600.

Nordborg, M. (1998): «On the probability of Neandertal ancestry», *American Journal of Human Genetics,* 63, 1237-1240.

Norton, C. J. (2000): «The current state of Korean paleoanthropology», *Journal of Human Evolution,* 38(6), 803-825. doi: 10.1006/jhev.1999.0390

O'hUigin, C., Bontrop, R. y Klein, J. (1993): «Nonhuman primate Mhc-*DRB* sequences: a compilation», *Immunogenetics,* 38, 165-183.

O'Regan, H. J., Turner, A., Bishop, L. C., Elton, S. y Lamb, A. L. (2011): «Hominins without fellow travellers? First appearances and inferred dispersals of Afro-Eurasian large-mammals in the Plio-Pleistocene», *Quaternary Science Reviews,* 30(11-12), 1343-1352. doi: 10.1016/j.quascirev.2009.11.028

O'Rourke, D. H., Geoffrey Hayes, M. y Carlyle, S. W. (2000): «Ancient DNA studies in physical anthropology», *Annu. Rev. Anthropol.,* 29, 17-42.

Oakley, K. P. (1956): «The Earilest Fire-Makers», *Antiquity,* 30, 102-107.

Ohman, J., Wood, C., Wood, B. A., Crompton, R., Günther, M., Yu, L., ... Wang, W. (2002): «Stature-at-death of KNM-WT 15000», *Human Evolution,* 17(3), 129-141. doi: 10.1007/bf02436366

Olson, T. R. (1985): «Cranial Morphology and Systematics of the Hadar Formation Hominids and *Australopithecus africanus*», en E. Delson (ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 102-119.

Oms, O., Parés, J. M., Martínez-Navarro, B., Agusté, J., Toro, I., Martínez-Fernández, G. y Turq, A. (2000): «Early human occupation of Western Europe: Paleomagnetic dates for two

paleolithic sites in Spain», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 97(19), 10666-10670.
Oppennoorth, W. F. F. (1932): «*Homo (Javanthropus) soloensis,* en plistocene Mensch von Java», *Wet. Meded. Dienst. Mijnb. Ned.-Oast. Indië,* 20, 49-75.
Otte, M. (1996): *Le paléolithique inférieur er moyen en Europe,* París, Armand Collin.
— (2003): «The Pittfalls of Using Bifaces as Cultural Markers», en M. Soressi y H. L. Dibble (eds.), *Multiple Approaches to the Study of Bifacial Technologies,* Filadelfia, PA, University of Pennsylvania Museum of Archaeology and Anthropology, pp. 183-192.
— (2010): «Before Levallois», *Quaternary International,* 223-224(0), 273-280. doi: 10.1016/j.quaint.2009.11.033
Ovchinnikov, I. V., Götherström, A., Liden, K., Romanova, G. P., Kharitonov, V. M. y Goodwin, W. (2000): «Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus», *Nature,* 404, 490-493.
Owen, R. (1843): *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals, Delivered at the Royal College of Surgeons in 1843,* Londres, Longman, Brown, Green and Longmans.
Oxnard, C. y Lisowski, P. (1980): «Functional Articulation of Some Hominoid Foot Bones: Implications for the Olduvai (Hominid 8) Foot», *American Journal of Physical Anthropology,* 52, 107-117.
Ozansoy, F. (1957): «Faunes de Mammifères du Tertiaire de Turquie et leurs révisions stratigraphiques», *Bull. Miner. Res. Explor. Inst. Ankara,* 49, 2948.
Pääbo, S. (1984): «Über den Nachweiss von DNA in altägyptischen Mumien», *Das Latertum,* 30, 213-218.
— (1985): «Molecular cloning of ancient Egyptian mummy DNA», *Nature,* 314, 644-645.
—, Poinar, H., Serre, D., Jaenicke-Després, V., Hebler, J., Rohland, N., ... Hofreiter, M. (2004): «Genetic analyses from ancient DNA», *Annu. Rev. Genet.,* 38, 645-679.
Parés, J. M. y Pérez-González, A. (1995): «Paleomagnetic Age for Hominid Fossils at Atapuerca Archaeological Site, Spain», *Science,* 269, 830-832.
— (1999): «Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain)», *Journal of Human Evolution,* 37(3-4), 325-342. doi: 10.1006/jhev.1999.0331
—, —, Rosas, A., Benito, A., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E. y Huguet, R. (2006): «Matuyama-age lithic tools from the Sima del Elefante site, Atapuerca (northern Spain)», *Journal of Human Evolution,* 50(2), 163-169. doi: 10.1016/j.jhevol.2005.08.011
Parfitt, S. A., Ashton, N. M., Lewis, S. G., Abel, R. L., Coope, G. R., Field, M. H., ... Stringer, C. B. (2010): «Early Pleistocene human occupation at the edge of the boreal zone in northwest Europe», *Nature,* 466(7303), 229-233.
—, Barendregt, R. W., Breda, M., Candy, I., Collins, M. J., Coope, G. R., ... Stuart, A. J. (2005): «The earliest record of human activity in northern Europe», *Nature,* 438, 1008-1012.
Partridge, T. C. (1975): *Stratigraphic, geomorphological and paleo-environmental studies of the Makapansgat Limeworks and Sterkfontein hominid sites: a progress report on research carried out between 1965 and 1975,* Ponencia presentada en el III Congreso de Ciencias, Cape Town, mayo-junio.
— (1978): «Re-appraisal of lithostratigraphy of Sterkfontein hominid site», *Nature,* 275, 282-287.
— (1979): «Re-appraisal of lithostratigraphy of Makapansgat Limeworks hominid site», *Nature,* 279, 484-488.
— (1982): «The Chronological Positions of the Fossil Hominids of Southern Africa», en M. A. De Lumley (ed.), *L'Homo erectus et la place de l'homme de Tautavel parmi les hominids fossils,* vol. 2, Niza, Primer Congreso Internacional de Paleontología Humana, pp. 617-675.
— (2000): «Hominid-bearing cave and tufa deposits», en T. C. Partridge y R. R. Maud (eds.), *The Cenozoic of southern Africa,* Nueva York, NY, Oxford University Press, pp. 100-125.
—, Granger, D. E., Caffee, M. W. y Clarke, R. J. (2003): «Lower Pliocene Hominid Remains from Sterkfontein», *Science,* 300(5619), 607-612.
—, Shaw, J., Heslop, D. y Clarke, R. (1999): «The new hominid skeleton from Sterkfontein, South Africa: age and preliminary assessment», *Journal of Quaternary Science,* 14, 293-298.

— y Watt, I. B. (1991): «The stratigraphy of the Sterkfontein hominid deposit and its relationship to the underground cave system», *Palaeont. Afr.,* 28, 35-40.
Patel, B. A. y Carlson, K. J. (2007): «Bone density spatial patterns in the distal radius reflect habitual hand postures adopted by quadrupedal primates», *Journal of Human Evolution,* 52(2), 130-141.
— y Grossman, A. (2006): «Dental metric comparisons of Morotopithecus and Afropithecus: Implications for the validity of the genus Morotopithecus», *Journal of Human Evolution,* 51(5), 506-512. doi: 10.1016/j.jhevol.2006.07.002
—, Susman, R. L., Rossie, J. B. y Hill, A. (2009): «Terrestrial adaptations in the hands of Equatorius africanus revisited», *Journal of Human Evolution,* 57(6), 763-772.
Paterson, T. T. (1940): «Geology and early man», *Nature,* 146, 12-16, 49-52.
Patnaik, R., Chauhan, P. R., Rao, M. R., Blackwell, B. A. B., Skinner, A. R., Sahni, A., ... Khan, H. S. (2009): «New geochronological, paleoclimatological, and archaeological data from the Narmada Valley hominin locality, central India», *J. Hum. Evol.,* 56, 114-133.
Patterson, B. y Howells, W. (1967): «Hominid humeral fragment from early Pleistocene of northwestern Kenya», *Science,* 156, 64-66.
—, Behrensmeyer, A. K. y Sill, W. D. (1970): «Geology and Fauna of a New Pliocene Locality in North-Western Kenya», *Nature,* 226, 918-921.
Paunovic, M., Krings, M., Capelli, C., Tshentscher, F., Geisert, H., Meyer, S., ... Pääbo, S. (2001): *The Vindija hominids: a view of Neandertal genetic diversity.* Ponencia presentada en la Sociedad de Paleoantropología. Resumen de la reunión de 2011.
Pearson, O. M., Fleagle, J. G., Grine, F. E. y Royer, D. F. (2008): «Further new hominin fossils from the Kibish Formation, southwestern Ethiopia», *Journal of Human Evolution,* 55(3), 444-447. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.05.013
—, Royer, D. F., Grine, F. E. y Fleagle, J. G. (2008): «A description of the Omo I postcranial skeleton, including newly discovered fossils», *Journal of Human Evolution,* 55(3), 421-437. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.05.018
Pei Wenzhong (1929): «An account of the discovery of an adult *Sinanthropus* skull in the Chou Kou Tien deposit», *Bull. Geol. Soc. China,* 8, 203-250.
— y Zhang Senshui (1985): «A study on the lithic artifacts of *Sinanthropus*», *Palaeontologia sinica New Ser. D,* 12, 1-277.
Penck, A. y Brückner, E. (1909): *Die Alpen im Eiszeitalter,* Leipzig, Tauchnitz.
Perry, G. H., Verrelli, B. C. y Stone, A. C. (2005): «Comparative Analyses Reveal a Complex History of Molecular Evolution for Human MYH16», *Mol. Biol. Evol.,* 22, 379-382.
Pickering, R., Dirks, P. H. G. M., Jinnah, Z., de Ruiter, D. J., Churchil, S. E., Herries, A. I. R., ... Berger, L. R. (2011): *«Australopithecus sediba* at 1.977 Ma and Implications for the Origins of the Genus Homo», *Science,* 333(6048), 1421-1423.
—, Hancox, P. J., Lee-Thorp, J. A., Grün, R., Mortimer, G. E., McCulloch, M. y Berger, L. R. (2007): «Stratigraphy, U-Th Chronology, and Paleoenvironments at Gladysvale Cave: Insights Into the Climatic Control of South African Hominin-Bearing Cave Deposits», *J. Hum. Evol.,* 53, 602-619.
— y Kramers, J. D. (2010): «Re-appraisal of the stratigraphy and determination of new U-Pb dates for the Sterkfontein hominin site, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 59(1), 70-86. doi: 10.1016/j.jhevol.2010.03.014
Pickering, T. R., Clarke, R. J. y Heaton, J. L. (2004): «The context of Stw 573, an early hominid skull and skeleton from Sterkfontein Member 2: taphonomy and paleoenvironment», *Journal of Human Evolution,* 46(3), 277-295. doi: 10.1016/j.jhevol.2003.12.001
—, White, T. D. y Toth, N. (2000): «Cutmarks on a Plio-Pleistocene Hominid From Sterkfontein, South Africa», *American Journal of Physical Anthropology,* 111, 570-584.
Pickford, M. (1975): «Late Miocene Sediments and Fossils from the Northern Kenya Rift Valley, *Nature,* 256, 279-284.
Pilbeam, D. R. (1966): «Notes of *Ramapithecus*, the Earliest Known Hominid», *American Journal of Physical Anthropology,* 25, 1-6.
— (1968): «The Earliest Hominids», *Nature,* 219, 1335-1338.
— (1978): «Rethinking Human Origins», *Discovery,* 13, 2-9.

—, Meyer, G., Badgley, C., Rose, M., Pickford, M., Behrensmeyer, A. y Shah, S. (1977): «New hominoid primates from the Siwaliks of Pakistan and their bearing on Hominoid evolution», *Nature,* 270, 689-694.
—, Rose, M., Barry, J. C. y Shah, S. M. I. (1990): «New *Sivapithecus* humeri from Pakistan and the relationship of *Sivapithecus* and *Pongo*», *Nature,* 348, 237-239.
Pilgrim, G. E. (1910): «Notices of new mammalian genera and species from the Tertiaries of India», *Rec. Geol. Surv. India,* 40, 63-71.
Platnick, N. I. (1979): «Philosophy and the transformation of cladistics», *Systematic Zoology,* 28, 537-546.
Plavcan, J. M. (2000): «Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record», *J. Hum. Evol.,* 39, 327-344.
— y Cope, D. A. (2001): «Metric Variation and Species Recognition in the Fossil Record», *Evolutionary Anthropology,* 10, 204-222.
—, Lockwood, C. A., Kimbel, W. H., Lague, M. R. y Harmon, E. H. (2005): «Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* revisited: How strong is the case for a human-like pattern of dimorphism?», *Journal of Human Evolution,* 48, 313-320.
— y Van Schaik, C. P. (1997): «Interpreting hominid behavior on the basis of sexual dimorphism», *Journal of Human Evolution,* 32, 345-374.
Plummer, T. (2004): «Flaked Stones and Old Bones: Biological and Cultural Evolution at the Dawn of Technology», *Yearbook of Physical Anthropology,* 47, 118-164.
Poirier, F. E. (1987): *Understanding Human Evolution* (2.ª ed., 1990), Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall.
Pontzer, H., Rolian, C., Rightmire, G. P., Jashashvili, T., Ponce de León, M. S., Lordkipanidze, D. y Zollikofer, C. P. E. (2010): «Locomotor anatomy and biomechanics of the Dmanisi hominins, *Journal of Human Evolution,* 58(6), 492-504.
Pope, G. G. (1988): «Recent Advances in Far Eastern Paleoanthropology», *Ann. Rev. Anthropol.,* 17, 43-77.
Popper, K. R. (1963): *Conjectures and Refutations: The Growth of Scientific Knowledge,* Londres, Routledge.
Potts, R. (1992): «The hominid way of life», en S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 325-334.
—, Behrensmeyer, A. K., Deino, A., Ditchfield, P. y Clark, J. (2004): «Small Mid-Pleistocene Hominin Associated with East African Acheulean Technology», *Science,* 305(5680), 75-78.
Poulianos, A. N. (1981): «Pre-sapiens Man in Greece», *Current Anthropology,* 22, 287-288.
Prat, S., Brugal, J. P., Roche, H. y Texier, P. J. (2003): «Nouvelles découvertes de dents d'hominidés dans le membre Kaitio de la formation de Nachukui (1,65-1,9 Ma), Ouest du lac Turkana (Kenya)», *C. R. Paleovol,* 2, 685-693.
—, Tiercelin, J. J., Barrat, J. A., Bohn, M., Delagnes, A., ... Roche, H. (2005): «First occurrence of early *Homo* in the Nachukui Formation (West Turkana, Kenya) at 2.3-2.4Myr», *Journal of Human Evolution,* 49, 230-240.
Prentice, M. L. y Denton, G. H. (1988): «The Deep-Sea Oxygen Isotope Record, The Global Ice Sheet System and Hominid Evolution», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 383-403.
Prossinger, H., Seidler, H., Wicke, L., Weaver, D., Recheis, W., Stringer, C. y Müller, G. (2003): «Electronic Removal of Encrustations Inside the Steinheim Cranium Reveals Paranasal Sinus Features and Deformations, and Provides a revised endocranial volume estimate», *Anatomical Record,* 273 B, 132-144.
Protsch, R. (1974): «The Age and Stratigraphic Position of Olduvai Hominid I», *J. Hum. Evol.,* 3, 379-385.
Prugnolle, F., Manica, A. y Balloux, F. (2005): «Geography predicts neutral genetic diversity of human populations», *Curr. Biol.,* 15, R159-R160.
Rae, T. C., Koppe, T. y Stringer, C. B. (2011): «The Neanderthal face is not cold adapted», *J. Hum. Evol.,* 60, 234-239.
Raia, P., Carotenuto, F. y Meiri, S. (2010): «One size does not fit all: no evidence for an optimal body size on islands», *Global Ecology and Biogeography,* 19, 475-484.

Raichlen, D. A., Gordon, A. D., Harcourt-Smith, W. E. H., Foster, A. D. y Haas, W. R. J. (2010): «Laetoli Footprints Preserve Earliest Direct Evidence of Human-Like Bipedal Biomechanics», *PLoS ONE, 5(3): e9769.* doi: 10.1371/journal.pone.0009769.

Rak, Y. (1983): *The Australopithecine Face,* Nueva York, NY, Academic Press.

— (1986): «The Neanderthal: a new look at an old face», *J. Hum. Evol.,* 15, 151-164.

—, Ginzburg, A. y Geffen, E. (2002): «Does *Homo neanderthalensis* Play a Role in Modern Human Ancestry? The Mandibular Evidence», *American Journal of Physical Anthropology,* 119, 199-204.

Ramirez Rozzi, F. (1998): «Can enamel microstructure be used to establish the presence of different species of Plio-Pleistocene hominids from Omo, Ethiopia?», *Journal of Human Evolution,* 35, 543-576.

— y Bermúdez de Castro, J. M. (2004): «Surprisingly rapid growth in Neanderthals», *Nature,* 428, 936-939.

Rasmussen, M., Guo, X., Wang, Y., Lohmueller, K. E., Rasmussen, S., Albrechtsen, A., Skotte, L., …, Wang, J. y Willerslev, E. (2011): «An aboriginal Australian genome reveals separate human dispersals into Asia», *Science 334,* 94-98

—, Li, Y., Lindgreen, S., Pedersen, J. S., Albrechtsen, A., Moltke, I., Metspalu, M., Metspalu, E., Kivisild, T., Gupta, R., …, Wang, J. y Willerslev, E. (2010): «Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo», *Nature*, 463, 757-762.

Rayner, R. J., Moon, B. P. y Masters, J. C. (1993): «The Makapansgat australopithecine environments», *J. Hum. Evol.,* 24, 219-231.

Read, D. W. (1975): «Primate Phylogeny, Neutral Mutations, and 'Molecular Clocks'», *Systematic Zoology,* 24, 209-221.

Reader, J. (1981): *Missing Links. The Hunt for Earliest Man,* Londres, Collins.

Ready, E. (2010): «Neandertal Man the Hunter: A History of Neandertal Subsistence», *Explorations in Anthropology,* 10, 58-80.

Reck, H. (1914): «Erste vorläufige Mitteilungen über den Fund eines fossilen Menschenskeletts aus Zentralafrika», *Mammalia,* 555, 85, 92.

Reed, K. E. (2008): «Paleoecological patterns at the Hadar hominin site, Afar Regional State, Etiopía», *J. Hum. Evol.,* 54, 743-768.

Reich, D. et al (2010): «Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia», *Nature*, 468, 1053-1060.

—, Patterson, N., Kircher, M., Delfin, F., Nandineni, M. R., Pugach, I., ... Stoneking, M. (2011): «Denisova Admixture and the First Modern Human Dispersals into Southeast Asia and Oceanía», *American Journal of Human Genetics,* 89(4), 516-528.

Relethford, J. H. (1997): *The Human Species. An Introduction to Biological Anthropology,* 3.ª ed., Mountain View, CA, Mayfield Publishing Company.

Renne, P. R., WoldeGabriel, G., Hart, W. K., Heiken, G. y White, T. D. (1999): «Chronostratigraphy of the Miocene-Pliocene Sagantole Formation, Middle Awash Valley, Afar Rift, Ethiopia», *Geological Society of America Bulletin,* 111, 869-885.

Reno, P. L., McCollum, M. A., Meindl, R. S. y Lovejoy, C. O. (2010): «An enlarged postcranial sample confirms *Australopithecus afarensis* dimorphism was similar to modern humans», *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* 365(1556), 3355-3363.

—, Meindl, R. S., McCollum, M. A. y Lovejoy, C. O. (2003): «Sexual dimorphism in Australopithecus afarensis was similar to that of modern humans», *Proc. Natl. Acad. Sci.,* 100, 9404-9409.

Richards, G. D. y Jabbour, R. S. (2011): «Foramen Magnum Ontogeny in Homo sapiens: A Functional Matrix Perspective. [10.1002/ar.21319]», *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology,* 294(2), 199-216.

Richards, M. P., Pettitt, P. B., Trinkaus, E., Smith, F. H., Paunovifá, M. y Karavanifá, I. (2000): «Neanderthal diet at Vindija and Neanderthal predation: The evidence from stable isotopes», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 97(13), 7663-7666.

Richards, R. J. (1987): *Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior,* Chicago, University of Chicago Press.

Richmond, B. G. y Jungers, W. L. (2008): «Orrorin tugenensis Femoral Morphology and the Evolution of Hominin Bipedalism», *Science,* 319(5870), 1662-1665.

— y Strait, D. S. (2000): «Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestro», *Nature,* 404, 382-385.
Rightmire, G. P. (1979): «Cranial remains of *Homo erectus* from Beds II and IV, Olduvai Gorge, Tanzania», *American Journal of Physical Anthropology,* 51, 99-115.
— (1979): «Human skeletal remains from Die Kelders, Cape», *Ann. S. Afr. Mu.,* 78, 333.
— (1980): «Middle Pleistocene Hominids From Olduvai Gorge, Northern Tanzania», *American Journal of Physical Anthropology,* 53, 225-241.
— (1990): *The Evolution of Homo Erectus. Comparative Anatomical Studies of an Extinct Human Species,* Cambridge, Cambridge University Press.
— (1993): «Variation Among Early *Homo* Crania From Olduvai Gorge and the Koobi Fora Region», *American Journal of Physical Anthropology,* 90, 1-33.
— (1996): «The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the Middle Pleistocene?», *Journal of Human Evolution,* 31(1), 21-39. doi: 10.1006/jhev.1996.0046
— (1997): «Deep roots for the Neanderthals», *Nature,* 389, 917-918.
— (1998): «Human evolution in the Middle Pleistocene: the role of *Homo heidelbergensis*», *Evol. Anthrop.,* 6, 218-227.
— (2001): «Patterns of hominid evolution and dispersal in the Middle Pleistocene», *Quaternary International,* 75, 77-84.
— (2009): «Middle and later Pleistocene hominins in Africa and Southwest Asia», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 106(38), 16046-16050.
— y Deacon, H. J. (2001): «New human teeth from Middle Stone Age deposits at Klasies River, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 41, 535-544.
—, Schwartz, J. H. y Tattersall, I. (2006): «Human foot bones from Klasies River main site, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 50(1), 96-103.
Robbins, L. M. (1987): «Hominid Footprints from Site G», en M. Leakey y J. M. Harris (eds.), *Laetoli, a Pliocene Site in Northern Tanzania,* Oxford, Clarendon Press, pp. 407-502.
Roberts, D. y Berger, L. R. (1997): «Last interglacial (c. 117 kyr) human footprints from South Africa», *South African Journal of Science,* 93, 349-350.
Robinson, J. T. (1954a): «The genera and species of the australopithecinae», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 12, 181-200.
— (1954b): «Prehominid Dentition and Hominid Evolution», *Evolution,* 8, 324-334.
— (1956): *The dentition of the Australopithecinae,* Transvaal Museum Mem.
— (1960): «The affinities of the new Olduvai australopithecine», *Nature,* 186, 456-458.
— (1962): «The Origin and Adaptive Radiation of the Australopithecines», en G. Kurth (ed.), *Evolution und Hominization,* Stuttgart, Stuttgarter Verlagskontor Gmbh, pp. 150-175.
— (1968): «The origin and adaptive radiation of the australopithecines», en G. Kurth (ed.), *Evolution und Hominisation,* Sttutgart, Fischer, pp. 150-175.
— y Manson, R. J. (1957): «Occurence of stone artefacts with *Australopithecus* at Sterkfontein», *Nature,* 180, 521-524.
Roche, H., Delagnes, A., Brugal, J.-P., Feibel, C., Kibunjia, M., Mourre, V. y Texier, J.-P. (1999): «Early hominid stone tool production and technical skill 2.34 Myr ago in West Turkana, Kenya», *Nature,* 399, 57-60.
Roebroeks, W. y Van Kolfschoten, T. (1994): «The earliest occupation of Europe: A short chronology», *Antiquity,* 68, 489-503.
Rogers, A. R. y Jorde, L. B. (1995): «Genetic evidence on modern human origins», *Human Biology*, 67, 1-36.
Rolian, C., Lieberman, D. E. y Hallgrìmsson, B. (2010): «The coevolution of human hands and feb», *Evolution, Published Online: 29 Jan 2010*. doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.00944.x
Ron, H. y Levi, S. (2001): «When did hominids first leave africa? New high-resolution magnetostratigraphy from the Erk-el-Ahmar Formation, Israel», *Geology,* 29, 887-890.
Roncal Los Arcos, M. E., Martínez Fernández, G. y Morgado Rodríguez, A. (1996): «Las piedras de chispa: una producción lítica olvidada en España», *Munibe (Antropologia-Arkeologia),* 48, 105-123.
Ronen, A. (2006): «The oldest human groups in the Levant», *Comptes Rendus Palevol,* 5, 345-351.
Rook, L. (2000): «The Taxonomy of Dmanisi Crania: Crucial Consequences for Hominid Taxonomy», 15 de septiembre, en http://www.sciencemag.org/cgi/eletters/289/5476/55b - EL2

—, Bondioli, L., Köhler, M. y Moyà-Solà, S. (1999): «*Oreopithecus* was a bipedeal after all. Evidence from the iliac cancellous architecure», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 96, 8795-8799.
Rosas, A. y Bermúdez de Castro, J. M. (1998): «On the Taxonomic Affinities of the Dmanisi Mandible (Georgia)», *American Journal of Physical Anthropology,* 107, 145-162.
Rose, M. (1984): «A hominine hip bone, KNM-ER 3228, from East Lake Turkana, Kenya», *American Journal of Physical Anthropology,* 63, 371-378.
Rosenberg, K. R. y Trevathan, W. (2001): «The evolution of human birth», *Sci. Am.,* 285, 72-77.
— Zuné, L. y Ruff, C. B. (2006): «Body size, body proportions, and encephalization in a Middle Pleistocene archaic human from northern China», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* 103(10), 3552-3556.
Rosenberg, N. A., Pritchard, J. K., Weber, J. L., Cann, H. M., Kidd, K. K., Zhivotovsky, L. A. y Feldman, M. W. (2002): «Genetic Structure of Human Populations», *Science,* 298, 2381-2385
Rösing, F. W., Graw, M., Marré, B., Ritz-Timme, S., Rothschild, M. A., Rötzscher, K., ... Geserick, G. (2007): «Recommendations for the forensic diagnosis of sex and age from skeletons», *HOMO – Journal of Comparative Human Biology,* 58(1), 75-89. doi: 10.1016/j.jchb.2005.07.002
Rosselló i Verger, V. (1970): «Clima y morfología pleistocena en el litoral mediterráneo español», en S. D. Publicaciones (ed.), *Papeles del Departamento de Geografía,* Murcia, Universidad de Murcia, pp. 79-101.
Rosselló-Mora, R. (2003): «Opinion: The Species Problem, Can We Achieve a Universal Concept?», *Systematic and Applied Microbiology,* 26(3), 323-326. doi: 10.1078/072320203322497347
Rossie, J. B., Simons, E. L., Gauld, S. C. y Rasmussen, D. T. (2002): «Paranasal sinus anatomy of *Aegyptopithecus*: Implications for hominoid origins», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 99, 8454-8456.
Royer, D. F., Lockwood, C. A., Scott, J. E. y Grine, F. E. (2009): «Size variation in early human mandibles and molars from Klasies River, South Africa: Comparison with other middle and late Pleistocene assemblages and with modern humans [10.1002/ajpa.21071]», *American Journal of Physical Anthropology,* 140(2), 312-323.
Ruff, C. (1995): «Biomechanics of the hip and birth in early *Homo*», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 98, 527-554.
— (2009): «Relative Limb Strength and Locomotion in *Homo habilis», Am. J. Phys. Anthropol.,* 138, 90-100.
— (2010): «Body size and body shape in early hominins – implications of the Gona Pelvis», *Journal of Human Evolution,* 58, 166-178.
—, Trinkaus, E. y Holliday, T. W. (1997): «Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*», *Nature,* 387, 173-176.
Ruvolo, M. (1993): «Mitochondrial COII sequences and modern human origins», *Mol. Biol. Evol.,* 10, 1115-1135.
— (1997): «Molecular Phylogeny of the Hominoids: Inferences from Multiple Independent DNA Sequence Data Sets», *Mol. Biol. Evol.,* 14, 248-265.
— (2004): «Comparative primate genomics: the year of the chimpanzee», *Current Opinion in Genetics & Development,* 14, 650-656.
—, Zehr, S., Von Dornum, M., Pan, D., Chang, B. y Lin, J. (1993): «Mitochondrial COII sequences and modern human origins», *Molecular Biology and Evolution,* 10, 1115-1135.
Sabater Pi, J. (1984): *El chimpancé y los orígenes de la cultura,* Barcelona, Anthropos.
—, Véa, J. J. y Serrallonga, J. (1997): «Did the first hominids build nests?», *Current Anthropology,* 38, 914-916.
Sandrock, O. (1999): *Taphonomy and Paleoecology of the Malema Hominid Site, Northern Malawi* (PhD), University of Mainz.
Sang-Hee, L. (2005): «Is Variation in the Cranial Capacity of the Dmanisi Sample Too High To Be From a Single Species?», *American Journal of Physical Anthropology,* 127, 263-266.
Santa Luca, A. P. (1980): «The Ngandong fossil hominids», *Yale Univ. Publ. Anthropol.,* 78, 1-175.
Santonja, M. y Pérez-González, A. (2010): «Mid-Pleistocene Acheulean industrial complex in the Iberian Peninsula», *Quaternary International,* 223-224(0), 154-161. doi: 10.1016/j.quaint.2010.02.010

Sarich, V. y Wilson, A. C. (1967a): «Immunological Time Scale for Hominid Evolution», *Science,* 158, 1200-1203.
—, — (1967b): «Rates of Albumin Evolution in Primates», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 58, 142-148.
Sarmiento, E. E. (1998): «Generalized Quadrupeds, Committed Bipeds, and the Shift to Open Habitats: An Evolutionary Model of Hominid Divergence», *American Museum Novitates,* 3250, 1-78.
— y Marcus, L. F. (2000): «The Os Navicular of Humans, Great Apes, OH 8, Hadar, and *Oreopithecus:* Function, Phylogeny, and Multivariate Analices», *American Museum Novitates,* 3288, 1-38.
Sartono, S. (1971): «Observations of a new skull of *Pithecanthropus erectus* (Pithecanthropus VIII) from Sangiran, Central Java», *Proc. Acad. Sci. Amst. B.,* 74, 185-194.
Satta, Y. Takahata, N., Schönbach, C., Gutknecht, J. y Klein, J. (1991): «Calibrating evolutionary rates at major histocompatibility complex loci», en J. Klein y D. Klein (eds.), *Molecular Evolution of the Major Histocompatibility Complex,* Heidelberg, Springer, pp 51-62.
Scally, A., Dutheil, J. Y., Hillier, L. W., Jordan, G. E., Goodhead, I., Herrero, J., ... Durbin, R. (2012): «Insights into hominid evolution from the gorilla genome séquense», *Nature,* 483, 169-175.
Schaaffhausen, H. (1880): «Funde in der Sipkahöhle in Mahren», *Sonderbericht der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde*, 260-264.
Schaeffer, B., Hecht, M. K. y Eldredge, N. (1972): «Phylogeny and paleontology», *Evolutionary Biology,* 6, 31-46.
Schaffner, S. F. *et al.* (2005): «Calibrating a coalescent simulation of human genome sequence variation», *Genome Res.,* 15, 1576-1583
Schick, K. D. (1994): «The Movius Line reconsidered: perspectives on the Earlier Paleolithic of Eastern Asia», en R. Corruchini y R. Ciochon (eds.), *Integrative Paths to the Past: Paleoanthropological Advances in Honor of F. Clark Howell,* New Jersey, Prentice Hall, pp. 569-594.
— y Toth, N. (1993): *Making Silent Stones Speak,* Nueva York, NY, Simon and Schuster.
Schlanger, N. (1994): «*Châine opératoire* for an archaeology of the mind», en C. Renfrew y E. B. W. Zubrow (eds.), *The ancient mind. Elements of cognitive archaeology,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 143-151.
Schlebusch, C. M., Skoglund, P., Sjödin, P., Gattepaille, L. M., Hernandez, D., Jay, F., ... Jakobsson, M. (2012): «Genomic Variation in Seven Khoe-San Groups Reveals Adaptation and Complex African History», *Science*.
Schlosser, M. (1903): «Die fossilen Säugetiere Chinas, nebst einer Odontographie der rezenten Antilopen2», *Abhandlungen der Kgl. Bayerische Akademie der Wissenschaften* 22(1), 221.
Schmid, P. (2002): «The Gladysvale project. [10.1002/evan.10054]», *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews,* 11(S1), 45-48.
Schmincke, H. y Van den Bogaard, P. (1995): «Die datierung des Mashavera-Basalt lavastroms», *Jahrb. RGZM,* 42, 75-76.
Schmitt, D. (2003): «Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates», *The Journal of Experimental Biology,* 206, 1437-1448.
Schmitz, R. W., Serre, D., Bonani, G., Feine, S., Hillgruber, F., Krainitzki, H., ... Smith, F. H. (2002): «The Neandertal type site revisited: Interdisciplinary investigations of skeletal remains from the Neander Valley, Germany», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 99(20), 13342-13347.
Schoetensack, O. (1908): *Der Unterkiefer des Homo heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg,* Leipzig, Wilhelm Englemann.
Schrenk, F., Bromage, T. G., Betzler, C. G., Ring, U. y Juwayeyi, Y. M. (1993): «Oldest *Homo* and Pliocene biogeography of the Malawi Rift», *Nature,* 365, 833-836.
Schultz, A. H. (1930): «The Skeleton of the Trunk and Limbs of Higher Primates», *Hum. Biol.,* 2, 303-348.
Schuster, M., Duringer, P., Ghienne, J.-F., Roquin, C., Sepulchre, P., Moussa, A., ... Brunet, M. (2009): «Chad Basin: Paleoenvironments of the Sahara since the Late Miocene», *Comptes Rendus Geoscience,* 341(8-9), 603-611. doi: 10.1016/j.crte.2009.04.001

Schuster, S. C., Miller, W., Ratan, A., Tomsho, L. P., Giardine, B., Kasson, L. R., ... Hayes, V. M. (2010): «Complete Khoisan and Bantu genomes from southern Africa. [10.1038/nature08795]», *Nature,* 463(7283), 943-947. doi: http://www.nature.com/nature/journal/v463/n7283/suppinfo/nature08795_S1.html

Schwarcz, H. P., Grün, R. y Tobias, P. V. (1994): «ESR dating studies of the australopithecine site of Sterkfontein, South Africa», *J. Hum. Evol.,* 26, 175-181.

—, Simpson, J. J. y Stringer, C. B. (1998): «Neanderthal skeleton from Tabun: U-series data by gamma-ray spectrometry», *Journal of Human Evolution,* 35, 635-645.

Schwartz, J. H. (1984): «Hominoid Evolution: A Review and a Reassessment», *Current Anthropology,* 25, 655-672.

— (2000): «Taxonomy of the Dmanisi Crania», *Science,* 289(5476), 55b-56.

— (2002): *The Human Fossil Record,* Nueva York, NY, John Wiley and Sons.

— (2004): «Getting to Know *Homo erectus*», *Science,* 305(5680), 53-54.

— (2011): «Developmental biology and human evolution», *Human Origins Research,* vol. 2, n.º 1 (2012), 1:e2. doi: 10.4081/hor.2011.e4082

—, y Eldredge, N. (1978): «Phylogeny and Classification of the Primates Revisited», *Yb. Phys. Anthropol.,* 21, 95-133.

— y Tattersall, I. (1996a): «Significance of some previously unrecognized apomorphies in the nasal region of *Homo neanderthalensis*», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 93, 10852-10854.

— y Tattersall, I. (1996b): «Whose Teeth?», *Nature,* 381, 201-202.

Sémah, F., Sémah, A. M., Djubiantono, T. y Simanjuntak, H. T. (1992): «Did they also make stone tools?», *Journal of Human Evolution, 23*(5), 439-446. doi: 10.1016/0047-2484(92)90092-n

Semaw, S., Renne, P., Harris, J. W. K., Feibel, C. S., Bernor, R. L., Fesseha, N. y Mowbray, K. (1997): «2.5-million-year-old Stone Tools from Gona, Ethiopia», *Nature,* 385, 333-336.

—, Rogers, M. y Stout, D. (2009): «The Oldowan-Acheulian Transition: Is there a «Developed Oldowan» Artifact Tradition?», en M. Camps y P. Chauhan (eds.), *Sourcebook of Paleolithic Transitions,* Nueva York, Springer, pp. 173-193.

—, Simpson, S. W., Quade, J., Renne, P. R., Butler, R. F., McIntosh, W. C., ... Rogers, M. J. (2005): «Early Pliocene hominids from Gona, Etiopía», *Nature,* 433(7023), 301-305.

Semendeferi, K. y Damasio, H. (2000): «The brain and its main anatomical subdivisions in living hominoids using magnetic resonance imaging», *Journal of Human Evolution,* 38, 317-332.

Senut, B. (1991): «Origine(s) de la bipédie humaine: approache paléontologique», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 245-257.

—, Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K. y Coppens, Y. (2001): «First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)», *CR Acad. Sci.,* 332, 137-144.

Senyürek, M. (1955): «A note on the teeth of *Meganthropus africanus* Weinert from Tanganyka Territory», *Belleten. Turk Tarih Kurumu,* 19, 1-57.

Serre, D., Langaney, D., Chech, M., Teschler-Nicola, M., Paunovicz, M., Mennecier, P., ... Pääbo, S. (2004): «No Evidence of Neandertal mtDNA Contribution to Early Modern Humans», *PLoS Biology,* 2, 313-317.

Sesé, C. y Gil, E. (1987): «Los micromamíferos del Pleistoceno Medio del complejo cárstico de Atapuerca (Burgos)», en E. Aguirre, E. Carbonell y J. M. Bermúdez de Castro (eds.), *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca,* Valladolid, Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Bienestar Social, pp. 74-87.

Shapiro, H. L. (1976): *Peking Man: The Discovery, Disappearance and Mystery of a Priceless Scientific Treasure,* Londres, Allen and Unwin Ltd.

Sharon, G. (2010): «Large flake Acheulian», *Quaternary International,* 223-224(0), 226-233. doi: 10.1016/j.quaint.2009.11.023

Shen, G., Gao, X., Gao, B., y Granger, D. E. (2009): «Age of Zhoukoudian *Homo erectus* determined with 26Al/10Be burial dating», *Nature,* 458(7235), 198-200.

—, Ku, T.-L., Cheng, H., Edwards, R. L., Yuan, Z., y Wang, Q. (2001): «High-precision U-series dating of Locality 1 at Zhoukoudian, China», *J. Hum. Evol.,* 41, 679-688.

Sherwood, R. J., Duren, D. L., Brown, B. y Downs, W. (2002): «Preliminary description of the *Equatorius africanus* partial skeleton (KNM-TH 28860) from Kipsaramon, Tugen Hills, Baringo District, Kenya», *Journal of Human Evolution,* 42(1-2), 63-73.
—, Ward, S. C. y Hill, A. (2002): «The taxonomic status of the Chemeron temporal (KNM-BC 1)», *Journal of Human Evolution,* 42(1-2), 153-184. doi: 10.1006/jhev.2000.0409
Shreeve, J. (1994): «'Lucy', Crucial Early Human Ancestor, Finally Gets a Head», *Science,* 264, 34-35.
— (1995): «Sexing Fossils: A Boy Named Lucy?», *Science,* 270, 1297-1298.
Shunkov, M. (2005): «The characteristics of the Altai (Russia) Middle Paleolithic in regional context», *Indo Pacific Prhistory Association Bulletin,* 25 (Taipei Papers, vol. 3), 69-77.
Sibley, C. G. y Ahlquist, J. E. (1984): «The Phylogeny of the Hominoid Primates, as Indicated by DNA-DNA Hybridization», *Journal of Molecular Evolution,* 20, 2-15.
—, Comstock, J. A. y Ahlquist, J. E. (1990): «DNA Hybridization Evidence of Hominoid Phylogeny: A Reanalysis of the Data», *Journal of Molecular Evolution,* 30, 202-236.
Siddall, M. (1998): «The follies of ancestor worship», *Nature debates,* http://helix.nature.com/debates/fossil/fossil_3.html
Sillen, A. (1992): «Strontium-calcium ratios (Sr/Ca) of Australopithecus robustus and associated fauna from Swartkrans», *Journal of Human Evolution,* 23, 495-516.
— (1994): «La alimentación de los hombres prehistóricos», *Mundo científico,* 147, 514-520.
—, Hall, G. y Armstrong, R. (1995): «Strontium calcium ratios (Sr/Ca) and strontium isotopic ratios (87Sr/86Sr) of *Australopithecus robustus* and *Homo* sp. En Swartkrans», *Journal of Human Evolution,* 28(277-285).
—, Richardson, S. y Armstrong, R. (1998): «87Sr/86Sr ratios in modern and fossil food-webs of the Sterkfontein Valley: implications for early hominid habitat preference», *Geochimica et Cosmochimica Acta,* 62, 2463-2473.
Silverman, N., Richmond, B. y Wood, B. A. (2001): «Testing the taxonomic integrity of *Paranthropus boisei* sensu stricto», *American Journal of Physical Anthropology,* 115, 167-178.
Simanjuntak, T., Sémah, F. y Gaillard, C. (2010): «The palaeolithic in Indonesia: Nature and chronology», *Quaternary International,* 223-224(0), 418-421. doi: 10.1016/j.quaint.2009.07.022
Simons, E. L. (1961): «The Phyletic Position of *Ramapithecus*», *Postilla,* 57, 1-9.
— (1964): «On the Mandible of *Ramapithecus*», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 51, 528-535.
— (1965): «New fossil apes from Egypt and the initial differentiation of Hominoidea», *Nature,* 205, 135-139.
Simpson, G. G. (1931): «A New Classification of Mammals», *Bulletin of the American Museum of Natural History,* 59, 259-293.
— (1945): «The Principles of Classification and a Classification of Mammals», *Bulletin of the American Museum of Natural History,* 85, 1-350.
— (1951): «The Species Concept», *Evolution,* 5, 285-298.
— (1953): *The Major Features of Evolution,* Nueva York, NY, Columbia University Press.
— (1961): *Principles of Animal Taxonomy,* Nueva York, NY, Columbia University Press.
— (1963): «The meaning of taxonomic statements», en S. L. Washburn (ed.), *Classification and Human Evolution,* Chicago, Ill., Aldine, pp. 1-31.
Simpson, S. W., Quade, J., Levin, N. E., Butler, R., Dupont-Nivet, G., Everett, M. y Semaw, S. (2008): «A Female Homo erectus Pelvis from Gona, Ethiopia», *Science,* 322(5904), 1089-1092.
Singer, R. (1954): «The saldanha skull from hopefield, South Africa. [10.1002/ajpa.1330120309]», *American Journal of Physical Anthropology,* 12(3), 345-362.
— y Wymer, J. (1982): *The Middle Stone Age of Klasies River Mouth in South Africa,* Chicago, Ill., Chicago University Press.
Siori, M. S. y Sala, B. (2007): «The mammal fauna from the late Early Biharian site of Castagnone (Northern Monferrato, Piedmont, NW Italy)», *Geobios,* 40(2), 207-217. doi: 10.1016/j.geobios.2006.05.005
Sirakov, N., Guadelli, J. L., Ivanova, S., Sirakova, S., Boudadi-Maligne, M., Dimitrova, I., ..., Tsanova, T. (2010): «An ancient continuous human presence in the Balkans and the beginnings of human settlement in western Eurasia: A Lower Pleistocene example of the

Lower Palaeolithic levels in Kozarnika cave (North-western Bulgaria)», *Quaternary International,* 223-224(0), 94-106. doi: 10.1016/j.quaint.2010.02.023

Skelton, R. R. y McHenry, H. M. (1992): «Evolutionary relationships among early hominids», *Journal of Human Evolution,* 23, 309-349.

Skinner, M. M., Gordon, A. D. y Collard, N. J. (2006): «Mandibular size and shape variation in the hominins at Dmanisi, Republic of Georgia», *Journal of Human Evolution,* 51, 36-49.

Skoglund, P. y Jacobsson, M. (2011): «Archaic human ancestry in East Asia», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 108, 18301-18306.

Smith, F. H. (1980): «Sexual differences in European Neanderthal crania with special reference to the Krapina remains», *Journal of Human Evolution,* 9(5), 359-375. doi: 10.1016/0047-2484(80)90048-2

— (1992): «The role of continuity in modern human origins», en G. Bräuer y F. H. Smith (eds.), *Continuity or Replacement? Controversies in* Homo sapiens *evolution,* Roterdam, Balkema, pp. 145-156.

—, Falsetti, A. B. y Donnelly, S. M. (1989): «Modern human origins», *Yearb. Phys. Antropol.,* 32, 35-68.

— y Grine, F. E. (2008): «Cladistic analysis of early *Homo* crania from Swartkrans and Sterkfontein, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 54(5), 684-704.

Smith, T. M., Pouech, J., Lazzari, V., Zermeno, J. P., ... Hublin, J.-J. (2010): «Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals», *Proceedings of the National Academy of Sciences*.

—,Tafforeau, P., Reid, D. J., Grün, R., Eggins, S., Boutakiout, M. y Hublin, J.-J. (2007): «Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens», Proceedings of the National Academy of Sciences,* 104(15), 6128-6133.

Smouse, P. E. y Li, W. H. (1987): «Likelihood Analysis of Mitochondrial Restriction-clavage Patterns for the Human-Chimpanzee-Gorilla Trichotomy», *Evolution,* 41, 1162-1176.

Soergel, W. (1933): «Die geologische Entwicklung der Neckarschlinge von Mauer: Ein Exkursionsbericht», *Paläontologische Zeitschrift,* 15, 322-341.

Sokal, R. F. y Rohlf, F. J. (1962): «The comparison of dendograms by objective methods», *Taxon,* XI, 33-40.

Solecki, R. (1953): «The Shanidar Cave Sounding, 1953 Season. With Notes Concerning the Discovery of the First Paleolithic Skeleton in Iraq», *Sumer,* 9, 229-232.

— (1971): *Shanidar: The First Flower People,* Nueva York, NY, Knopf.

Sondaar, P. Y., Van den Bergh, G., Mubroto, B., Aziz, F., De Vos, J. y Batu, U. L. (1994): «Middle Pleistocene faunal turnover and colonization of Flores (Lesser Sunda Islands, Indonesia) by *Homo erectus*», *C. R. Acad. Sciences, Paris,* 319, 1255-1262.

Soni, V. S. y Soni, A. S. (2010): «Large size cleaver-like flakes and Hoabinhoidal elements from terminal Pleistocene to mid-Holocene epoch sites», *Quaternary International,* 223-224(0), 242-244. doi: 10.1016/j.quaint.2009.12.007

Spencer, F. (1990): *Piltdown: A Scientific Forgery,* Oxford, Oxford University Press.

— y Demes, B. (1993): «Biomechanical analysis of masticatory system configuration in neandertals and inuits», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 91, 1-20.

Sponheimer, M. y Lee-Thorp, J. A. (1999): «Isotopic Evidence for the Diet of an Early Hominid», *Australopithecus africanus*. *Science,* 283, 368-370.

Spoor, F., Leakey, M. G., Gathogo, P. N., Brown, F. H., Anton, S. C., McDougall, I., ... Leakey, L. S. B. N. (2007): «Implications of new early Homo fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya», *Nature,* 448(7154), 688-691.

—, Wood, B. A. y Zonneveld, F. (1994): «Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion», *Nature,* 369, 645-648.

Spuhler, J. N. (1993): «Population genetics and evolution in the genus Homo in the last two million years», en C. F. Sing y C. L. Hants (eds.), *Genetics of Cellular, Individual, Family, and Population Variability,* Nueva York, NY, Oxford University Press, pp. 262-297.

Stedman, H. H., Kozya, B. W., Nelson, A., Thesier, D. M., Su, L. T., Low, D. W. ... Mitchell, M. A. (2004): «Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage», *Nature,* 428, 415-418.

Steele, J. (1999): «Stone legacy of skilled hands», *Nature,* 399, 24-25.
— y Gowlett, J. A. J. (1994): «Communication networks and dispersal patterns in human evolution: A simple simulation model. [Article]», *World Archaeology,* 26(2), 126-143.
Stehlin, H. G. (1909): «Remarques sur les faunules de mammiferes des couches eocenes et oligocenes du Basin de Paris», *Bull. Soc. Geol. Fr. Ser.* 8, 9, 488-520.
Stern Jr., J. T. y Susman, R. L. (1991): «'Total Morphological Pattern' Versus the 'Magic Trait': Conflicting Approaches to the Study of Early Hominid Bipedalism», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 99-111.
Stern, J. T. y Susman, R. L. (1983): «The Locomotor Anatomy of *Australopithecus afarensis*», *American Journal of Physical Anthropology,* 60, 279-317.
Stewart, T. D. (1958): «First Views of the Restored Shanidar I Skull», *Sumer,* 14, 90-96.
Stoneking, M. et al (1990): «Geographic variation of human mitochondrial DNA from Papua New Guinea», *Genetics,* 124, 717-733.
— y Delfin, F. (2010): «The Human Genetic History of East Asia: Weaving a Complex Tapestry», *Current Biology, 20*(4), R188-R193. doi: 10.1016/j.cub.2009.11.052
—, Jorde, L. B., Bhatia, K. y Wilson, A. C. (1990): «Geographic variation of human mitochondrial DNA from Papua New Guinea», *Genetics,* 124, 717-733.
— y Krause, J. (2011): «Learning about human population history from ancient and modern genomes», *Nature Reviews Genetics,* 12, 603-614.
Strait, D. S. y Grine, F. E. (1999): «Cladistics and Early Hominid Phylogeny», *Science,* 285, 1210-1211.
— y — (2004): «Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa», *Journal of Human Evolution,* 47(6), 399-452.
—, — y Moniz, M. A. (1997): «A reappraisal of early hominid phylogeny», *Journal of Human Evolution,* 32, 17-82.
— y Wood, B. A. (1999): «Early hominid biogeography», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 96(16), 9196-9200.
Straus, L. G. (2001): «Africa and Iberia in the Pleistocene», *Quaternary International,* 75, 91-102.
Straus, W. L. (1957): «Saldanha Man and His Culture», *Science,* 125(3255), 973-974.
Street, M., Terberger, T. y Orschiedt, J. R. (2006): «A critical review of the German Paleolithic hominin record», *Journal of Human Evolution,* 51(6), 551-579. doi: 10.1016/j.jhevol.2006.04.014
Stringer, C. (1983): «Some further notes on the morphology and dating of the Petralona hominid», *Journal of Human Evolution,* 12(8), 731-742. doi: 10.1016/s0047-2484(83)80128-6
— (1984): «The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe», en P. Andrews y J. L. Franzen (eds.), *The Early Evolution of Man with Special Emphasis on Southeast Asia and Africa,* vol. 69, Frankfurt, Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, pp. 131-143.
— (1985): «Middle Pleistocene Hominid Variability and the Origin of Late Pleistocene Humans», en E. Delson (ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 289-295.
— (1986): «The credibility of *Homo habilis*», en B. Wood, L. Martin y P. Andrews (eds.), *Major Topics in Primate and Human Evolution,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 266-294.
— (1987): «A numerical cladistic analysis for the genus *Homo*», *Journal of Human Evolution,* 16, 135-146.
— (1992): «Evolution of early humans», en S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 241-251.
— (1993): «Secrets of the Pit of the Bones», *Nature,* 362, 501-502.
— (2012): «Evolution: What makes a modern human», *Nature,* 485, 33-35.
— y Andrews, P. (1988): «Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans», *Science,* 239, 1263-1268.
— y Gamble, C. (1993): *Search of the Neanderthals*. Londres: Thames and Hudson [ed. cast.: *En busca de los neandertales,* Barcelona, Crítica, 1996].
—, Grün, R., Schwarcz, H. y Goldberg, P. (1989): «ESR dates for the hominid burial

site of Es Skuhl in Israel», *Nature*, 338, 756-758.
—, Howell, F. C. y Melentis, J. K. (1979): «The significance of the fossil hominid skull from Petralona, Greece», *Journal of Archaeological Science,* 6(3), 235-253. doi: 10.1016/0305-4403(79)90002-5
—, Hublin, J. J. y Vandermeersch, B. (1984): «The origin of anatomically modern humans in Western Europe», en F. H. Smith y F. Spencer (eds.), *The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 51-135.
Susman, R. L. (1991): «Locomotor Behavior of Early Hominids: Epistemology and Fossil Evidence», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 121-131.
— (2008): «Evidence bearing on the status of *Homo habilis* at Olduvai Gorge», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 137, 356-361.
—, De Ruiter, D. y Brain, C. K. (2001): «Recently identified postcranial remains of *Paranthropus* and Early *Homo* from Swartkrans Cave, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 41, 607-629.
— y Stern, J. (1979): «Telemetered Electron Myography of Flexor Digitum Superficialis in *Pan troglodytes* and Implications for Interpretation of the OH 7 Hand», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 50, 565-574.
— y Stern, J. T. (1982): «Functional Morphology of *Homo habilis*», *Science,* 217, 931-934.
—, Stern Jr., J. T. y Jungers, W. L. (1984): «Arboreality and Bipedality on the Hadar Hominids», *Folia Primatologica,* 43, 113-156.
Sutton, M. B., Pickering, T. R., Pickering, R., Brain, C. K., Clarke, R. J., Heaton, J. L. y Kuman, K. (2009): «Newly discovered fossil- and artifact-bearing deposits, uranium-series ages, and Plio-Pleistocene hominids at Swartkrans Cave, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 57(6), 688-696.
Suwa, G. (1988): «Evolution of the 'Robust' Australopithecines in the Omo Succession: Evidence from Mandibular Premolar Morphology», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 199-222.
—, Asfaw, B., Beyene, Y., White, T. D., Katoh, S., Nagaoka, S., ... WoldeGabriel, G. (1997): «The first skull of *Australopithecus boisei*», *Nature,* 389, 489-492.
—, Haile-Selassie, Y., White, T., Katoh, S., WoldeGabriel, G., ... Beyene, Y. (2007): «Early Pleistocene *Homo erectus* fossils from Konso, southern Ethiopia», *Anthropological Science,* 115, 133-151.
—, Kono, R. T., Katoh, S., Asfaw, B. y Beyene, Y. (2007): «A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia», *Nature,* 448(7156), 921-924.
—, —, Kubo, D., Lovejoy, C. O. y White, T. D. (2009): «The Ardipithecus ramidus Skull and Its Implications for Hominid Origins», *Science,* 326(5949), 68, 68e1-68e7.
—, —, Simpson, S. W., Asfaw, B., Lovejoy, C. O. y White, T. D. (2009): «Paleobiological Implications of the *Ardipithecus ramidus* Dentition», *Science,* 326(5949), 69-99.
—, White, T. D. y Howell, F. C. (1996): «Mandibular postcanine dentition from the Shungura Formation, Ethiopia: Crown morphology, taxonomic allocations, and Plio-Pleistocene hominid evolution», 101, 247-282.
Suzuki, H. y Takai, F. (eds.). (1970): *The Amud Man and his Cave Site,* Tokyo, Keigaku Publishing Co.
Swisher III, C. C., Curtis, G. H., Jacob, T., Getty, A. G. y Widiasmoro, A. S. (1994): «Age of the Earliest Known Hominids in Java, Indonesia», *Science,* 263, 1118-1121.
—, Rink, W. J., Schwarcz, H. P. y Antón, S. C. (1997): «Dating the Ngandong Humans», *Science,* 276, 1575-1576.
Sylvester, A. D., Mahfouz, M. R. y Kramer, P. A. (2011): «The Effective Mechanical Advantage of A.L. 129-1a for Knee Extension. [10.1002/ar.21458]», *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology,* 294(9), 1486-1499.
Szalay, F. S. y Delson, E. (1979): *Evolutionary History of Primates,* Nueva York, NY, Academic Press.
Tague, R. G. y Lovejoy, C. O. (1986): «The Obstetrics Pelvis of AL 288-1 (Lucy)», *Journal of Human Evolution,* 15, 237-255.
Taieb, M. (1974): *Évolution Quaternaire du Bassin de l'Awash.* (Ph.D. dissertation), University of París VI.
—, Johanson, D. C., Coppens, Y. y Aronson, J. L. (1976): «Geological and paleontological

background of Hadar hominid site, Afar, Ethiopia», *Nature,* 260, 289-293.
Tamrat, E., Thouveny, N., Taïeb, M. y Opdyke, N. D. (1995): «Revised magnetostratigraphy of the Plio-Pleistocene sedimentary sequence of the Olduvai Formation (Tanzania)», *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 114(2-4), 273-283.
Tangshan Archaeological Team y Archaeology Department of Peking University (1996): *Locality of the Nanjing man fossils,* Beijing, Cultural Relics Publishing House.
Tatsumi, Y. y Kimura, N. (1991): «Secular variation of basalt chemistry in the Kenya rift: evidence of the pulsing of asthenosphere upwelling», *Earth Planet. Sci. Lett.,* 104, 99-113.
Tattersall, I. (1986): «Species Recognition in Human Paleontology», *Journal of Human Evolution,* 15, 165-175.
— (1995): *The Fossil Trail,* Oxford, Oxford University Press.
— (1998): *Becoming Human,* Nueva York, NY, HarcourtBrace [ed. cast.: *Hacia el ser humano,* Barcelona, Península, 1998].
— y Schwartz, J. H. (1999): «Hominids and hybrids: The place of Neanderthals in human evolution», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 96, 7117-7119.
Tauxe, L., Deino, A. L., Behrensmeyer, A. K. y Potts, R. (1992): «Pinning down the Brunhes/Matuyama and upper Jaramillo Boundaries: A reconciliation of orbital and isotopic time scales», *Earth and Planetary Science Letters,* 109, 561-562.
Tchernov, E. (1987): «The age of the Ubeidiya Formation», *Israeli Journal of Earth Sciences,* 36, 3-36.
— (1999): «The earliest hominids in the southern Levant», Actas de la International Conference of Human Palaeontology, Orce, España, 1995, Orce, Museo de Prehistoria y Paleontología, pp. 369-406.
— (ed.) (1986): *Les Mammifères du Pléistocene Inférieur de la Vallée du Jourdain a Oubeidiyeh* (vol. 5), París, Association Paléorient.
Teaford, M. F. y Ungar, P. S. (2000): «Diet and the evolution of the earliest human ancestros», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 97, 13506-13511.
—, Beard, K. C., Leakey, R. E. F. y Walker, A. (1988): «New hominoid facial skeleton from the Early Miocene of Rusinga Island, Kenya, and its bearing on the relationship between Proconsul nyanzae and Proconsul africanus», *Journal of Human Evolution,* 17(5), 461-477.
— y Walker, A. C. (1984): «Quantitative Differences in Dental Microwear between Primate Species with Different Diets and a Comment on the Presumed Diet of *Sivapithecus*», *American Journal of Physical Anthropology,* 64, 191-200.
Templeton, A. R. (2002): «Out of Africa again and again», *Nature,* 416, 45-51.
Tennessen, J. A., Bigham, A. W., O'Connor, T. D., Fu, W., Kenny, E. E., Gravel, S., McGee, S., Do, R., Liu, X., Jun, G., Kang, H. M., Jordan, D., Leal, S. M., Gabriel, S., Rieder, M. J., Abecasis, G., Altshuler, D., Nickerson, D. A., Boerwinkle, E., Sunyaev, S., Bustamante, C. D., Bamshad, M. J., Akey, J. M. y Broad G. O., Seattle G. O., en representación del NHLBI Exome Sequencing Project (2012): «Evolution and Functional Impact of Rare Coding Variation from Deep Sequencing of Human Exomes», *Science,* 337, 64-69.
Terhune, C. E., Kimbel, W. H. y Lockwood, C. A. (2007): «Variation and diversity in *Homo erectus:* a 3D geometric morphometric analysis of the temporal bone», *Journal of Human Evolution,* 53(1), 41-60. doi: 10.1016/j.jhevol.2007.01.006
Thackeray, F., Gommery, D. y Braga, J. (2002a): «Australopithecine postcrania (Sts 14) from the Sterkfontein Caves, South Africa: the skeleton of «Mrs Ples»?», *South African Journal of Science,* 98, 211-212.
—, — y — (2002b): «'Mrs Ples' (Sts 5) from Sterkfontein: an adolescent male?», *South African Journal of Science,* 98, 21-22.
—, Kirschvink, J. y Raub, T. D. (2002): «Palaeomagnetic analyses of calcified deposits from the Plio-Pleistocene hominid site of Kromdraai, South Africa», *South African Journal of Science,* 98, 537-540.
The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium (2005): «Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome», *Nature,* 437(7055), 69-87.
The ENCODE Project Consortium (2012): «An integrated encyclopedia of DNA elements in the human genome», *Nature,* 489, 57-74.
Thoma, A. (1966): «L'occipital de 1'Homme mindélien de Vértesszöllös», *L'Anthropologie,* 70, 495-534.

Thompson, J. L. y Nelson, A. J. (2000): «The place of Neandertals in the evolution of hominid patterns of growth and development», *Journal of Human Evolution,* 38(4), 475-495. doi: 10.1006/jhev.1999.0364

Thorne, A., Grün, R., Mortimer, G., Spooner, N. A., Simpson, J. J., McCulloch, M., ... Curnoe, D. (1999): «Australia's oldest human remains: age of the Lake Mungo 3 skeleton», *J. Hum. Evol.,* 36, 591-612.

— y Wolpoff, M. H. (1992): «The multiregional evolution of humans», *Scientific American Presents,* 266, 76-83.

Thrush, P. W. (1968): *A Dictionary of Mining, Mineral, and Related Terms,* Washington, Bureau of Mines.

Tianyuan, L. y Etler, D. A. (1992): «New Middle Pleistocene hominid crania from Yunxian in China», *Nature,* 357, 404-407.

Tiercelin, J.-J., Schuster, M., Roche, H., Brugal, J.-P., Thuo, P., Prat, S., ... Bohn, M. (2010): «New considerations on the stratigraphy and environmental context of the oldest (2.34 m.a.) Lokalalei archaeological site complex of the Nachukui Formation, West Turkana, northern Kenya Rift», *Journal of African Earth Sciences,* 58(2), 157-184. doi: 10.1016/j.jafrearsci.2010.04.002

Tobias, P. V. (1964): «The Olduvai Bed I hominine with special reference to its cranial capacity», *Nature,* 202, 3-4.

— (1965): *Australopithecus*, *Homo habilis*, Tool-using and Tool-making», *South African Archaeological Bulletin,* 20, 167-192.

— (1966): «Fossil hominid remains from Ubeidiya, Israel», *Nature,* 211, 130-133.

— (1967a): *The Cranium and Maxillary Dentition of Australopithecus (Zinjanthropus) boisei. Olduvai Gorge,* vol. 2, Cambridge, Cambridge University Press.

— (1967b). *Olduvai Gorge,* vol. 2: *The Cranium and Maxillary dentition of Australopithecus (Zinjanthropus) boisei,* Cambridge, Cambridge University Press.

— (1967c): «Pleistocene deposits and new fossil localities in Kenya», *Nature,* 215, 479-480.

— (1971): *The Brain in Hominid Evolution,* Nueva York, NY, Columbia University Press.

— (1980): «'*Australopithecus afarensis*' and *A. africanus:* Critique and alternative hypothesis», *Palaeonto. Afr.,* 23, 1-17.

— (1982a): «The Antiquity of Man: Human Evolution», en B. Bonné-Tamir (ed.), *Human Genetics, Part A: The Unfolding Genome,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 195-214.

— (1982b): «Man the tottering biped: the evolution of his erect posture», en D. Garlick (ed.), *Proprioception, Posture and Emotion,* Sidney, Committee in Postgraduate Medical Education. The University of New South Wales, pp. 1-13.

— (1985a): «The Conquest of the Savannah and the Obtaining of Erect Bipedalism», en C. Peretto (ed.), *Homo: Journey to the Origin of Man's History,* 36-45, Venecia, Cataloghi Marsilio.

— (1985b): «Single Characters and the Total Morphological Pattern Redefined: The Sorting Effected by a Selection of Morphological Features of the Early Hominids», en E. Delson (ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 94-101.

— (1986): «Delineation and dating of some major phases in hominidization and hominization since the Middle Miocene», *South African Journal of Science,* 82, 92-94.

— (1987): «The Brain of *Homo habilis*: A New Level of Organization in Cerebral Evolution», *Journal of Human Evolution,* 6, 741-761.

— (1991a): «The Age at Death of the Olduvai *Homo habilis* Population and the Dependence of Demographic Patterns on Prevailing Environmental Conditions», en H. Thoes, J. Bourgeois, F. Vermeulen, P. Crombe y K. Verlaeckt (eds.), *Studia Archeologica: Liber Amicorum Jacques A.E. Nenquin,* Gent, Universiteit Gent, pp. 57-65.

— (1991b): «The Environmental Background of Hominid Emergence and the Appearence of the Genus *Homo*», *Human Evolution,* 6, 129-142.

— (1991c): *Olduvai Gorge, Volume IV. The Skulls, Endocasts, and Teeth of Homo habilis,* Cambridge, Cambridge University Press.

— (1991d): «Relationship Between Apes and Humans», en A. Sahni y R. Gaur (eds.), *Perspectives in Human Evolution,* Delhi, Renaissance Publishing House, pp. 1-19.

— (1992): «The Species *Homo habilis:* example of a premature discovery», *Ann. Zool. Fennici,* 28, 371-380.

— (1995): *The Communication of the Dead. Earliest Vestiges of the Origin of Articulate Language,* Amsterdam, Stichting Nederlands Museum voor Anthropologie en Praehistorie.

— (1997): «El descubrimiento de Little Foot y la luz que proporciona sobre cómo los homínidos se volvieron bípedos», *Ludus Vitalis,* 8, 3-20.
— (2003): «Encore Olduvai», *Science,* 299, 1193-1194.
— y Clarke, R. J. (1996): «Faunal Evidence and Sterkfontein Member 2 Foot of Early Man: Response to J. C. McKee», *Science,* 271, 1301-1302.
— y Von Koenigswald, G. H. R. (1964): «A comparison between the Olduvai hominines and those of Java and some implications for hominid phylogeny», *Nature,* 204, 515-518.
Tocheri, M. W., Orr, C. M., Larson, S. G., Sutikna, T., Jatmiko, Saptomo, E. W., ... Jungers, W. L. (2007): «The Primitive Wrist of *Homo floresiensis* and Its Implications for Hominin Evolution», *Science,* 317(5845), 1743-1745.
Toth, N. (1985a): «Archaeological evidence for preferential right-handedness in the lower and middle Pleistocene, and its possible implication», *Journal of Human Evolution,* 14, 607-614.
— (1985b): «The Oldowan Reassessed: A Close Look at Early Stone Artifact», *Journal of Archaeological Science,* 12, 101-120.
Tourloukis, V. (2010): *The Early and Middle Pleistocene Archaeological Record of Greece: Current status and future prospects,* Leiden, Leiden University Press.
Toussaint, M., Macho, G. A., Tobias, P., Partridge, T. y Hughes, A. R. (2003): «The third partial skeleton of a late Pliocene hominin (Stw 431) from Sterkfontein, South Africa», *South African Journal of Science,* 99, 215-223.
Trauth, M. H., Maslin, M. A., Deino, A. L., Strecker, M. R., Bergner, A. G. N. y Dühnforth, M. (2007): «High and low-latitude forcing of Plio-Pleistocene East African climate and human evolution», *Journal of Human Evolution, 53*(5), 475-486. doi: 10.1016/j.jhevol.2006.12.009
Trinkaus, E. (1981): «Neanderthal Limb Proportions and Cold Adaptation», en C. B. Stringer (ed.), *Aspects of Human Evolution,* Londres, Taylor and Francis, pp. 187-224.
— (1983): *The Shanidar Neandertals,* Nueva York, NY, Academic Press.
— (1987): «The Neandertal face: evolutionary and functional perspectives on a recent hominid face», *J. Hum. Evol.,* 16, 429-443.
— (1988): «The evolutionary origins of the Neandertals, or, why were there Neandertals?», en E. Trinkaus (ed.), *L'Homme de Neandertal,* vol. 3: *L'anatomie,* Liège, Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, pp. 11-29.
— (1990): «Cladistics and the Hominid Fossil Record», *American Journal of Physical Anthropology,* 83, 1-11.
— (2001): «The Neandertal paradox», en Finlayson, C. (ed.), *Neanderthals and modern humans in late Pleistocene Eurasia,* Gibraltar, The Gibraltar Museum, pp. 73-74.
— (2006): «Modern Human versus Neandertal Evolutionary Distinctiveness», *Current Anthropology,* 47, 597-620.
— (2009): «The Human Tibia from Broken Hill, Kabwe, Zambia», *PaleoAnthropology,* 2009, 145-165.
— y Howells, W. W. (1980): «Neandertales», en E. Aguirre (ed.), *Paleontología Humana,* Barcelona, Prensa Científica, 15-26.
— y Shipman, P. (1993): *The Neandertals. Changing the Image of Mankind*, Nueva York, NY, Alfred A. Knopf.
— y Smith, F. H. (1985): «The Fate of Neandertals», en E. Delson (ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 325-333.
—, Zilhão, J. y Duarte, C. (1999): «The Lapedo Child: Lagar Velho 1 and our Perceptions of the Neandertals», *Mediterranean Prehistory Online,* http://www.med.abaco-mac.it/articles/doc/013.htm.
Turner, A. (1992): «Large carnivores and earliest European hominids: Changing determinants of resource availability during the Lower and Middle Pleistocene», *Journal of Human Evolution,* 22, 109-126.
Turrittin, T. (2004): «Alvan T, Marston; a historical character study», versión digital: http://members.shaw.ca/tom.t/pilt/marston.html
Tuttle, R. H. (1981): «Evolution of Hominid Bipedalism, and Prensile Capacities», *Phil. Tran. R. Soc. Lond.,* B292, 89-94.
— (1984): «Bear Facts and Laetoli Impressions», *American Journal of Physical Anthropology* 63, 320.
— y Baksh, M. (1990): «Further Progress on the Laetoli Trails», *J. Archaeol. Sci.,* 17, 347-362.

— y Basmajian, J. V. (1974): «Electromyography of Brachial Muscles in *Pan*, *Gorilla* and Hominid Evolution», *American Journal of Physical Anthropology,* 41, 71-90.
—, Webb, D. M. y Tuttle, N. I. (1991): «Laetoli Footprint Trails and the Evolution of Hominid Bipedalism», en Y. Coppens y B. Senut (eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés,* París, Éditions du CNRS, pp. 187-198.
Tzedakis, P. C., Hughen, K. A., Cacho, I. y Harvati, K. (2007): «Placing late Neanderthals in a climatic context», *Nature,* 449(7159), 206-208.
Ungar, P. S. y Grine, F. (1991): «Incisor size and wear in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*», *Journal of Human Evolution,* 20, 313-340.
—, Krueger, K. L., Blumenschine, R. J., Njau, J. y Scott, R. S. (2011): «Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology Project, 1995-2007», *J. Hum. Evol.,* 10.1016/j.jhevol.2011.04.006, 22 de julio. [Epub ahead of print].
—, Scott, R. S., Grine, F. E. y Teaford, M. F. (2010): «Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*», *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* 365(1556), 3345-3354.
—, Teaford, M. F. y El Zaatari, S. (2006): «Dental microwear and diets of African early *Homo*», *Journal of Human Evolution,* 50(1), 78-95.
Valladas, H., Joron, J. L., Valladas, G., Bar-Yosef, O. y Vandermeersch, B. (1988): «Thermoluminiscence dating of Mousterian 'Proto-Cro-Magnon' remains from Israel and the origin of modern man», *Nature,* 331, 614-616.
—, Reyss, J. L., Arensburg, B., Belfer-Cohen, A., Goldberg, P., Laville, H., ... Vandermeersch, B. (1987): «Thermoluminiscence dates for the Neanderthal burial site at Kebara in Israel», *Nature,* 330, 159-160.
Vallender, E. J. y Lahn, B. T. (2004): «Effects of chromosomal rearrangements on human-chimpanzee molecular evolution», *Genomics,* 84, 757-761.
Vallois, H. (1935): «Le *Javanthropus*», *Anthropologie,* 45, 71-84.
— (1960): «L'Homme de Rabat», *Bulletin d'Archéologie marocaine*, 3, 87-91.
— y Vandermeersch, B. (1975): «The Mousterian Skull of Qafzeh (Homo VI). An Anthropological Study», *Journal of Human Evolution,* 4, 445-455.
Van den Bergh, G. D., Meijer, H. J. M., Due Awe, R., Morwood, M. J., Szabó, K., Van den Hoek Ostende, L. W., ... Dobney, K. M. (2009): «The Liang Bua faunal remains: a 95 k.yr. sequence from Flores, East Indonesia», *Journal of Human Evolution, 57*(5), 527-537. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.08.015
Van der Made, J. (1992): «Migrations and climate», *Courier Forschungsinstitut Senckenberg,* 153, 27-39.
— (2011): «Biogeography and climatic change as a context to human dispersal out of Africa and within Eurasia», *Quaternary Science Reviews,* 30(11-12), 1353-1367. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.02.028
— y Mateos, A. (2010): «Longstanding biogeographic patterns and the dispersal of early *Homo* out of Africa and into Europe», *Quaternary International,* 223-224(0), 195-200. doi: 10.1016/j.quaint.2009.11.015
Van der Merwe, N. J., Francis Thackeray, J., Lee-Thorpa, J. A. y Luyta, J. (2003): «The carbon isotope ecology and diet of *Australopithecus africanus* at Sterkfontein, South Africa», *Journal of Human Evolution,* 44, 581-597.
Van der Plicht, J., Van der Wijk, A. y Bartstra, G.-J. (1989): «Uranium and thorium in fossil bones: activity ratios and dating», *Appl. Geochem.,* 4, 339-344.
Vandermeersch, B. (1978): *Le crâne pré-würmien de Biache-St-Vaast.* Ponencia presentada en «Les Origines Humaines et les Epoques de l'Intelligence», París.
— (1981): *Les Hommes Fossiles de Qafzeh (Israël),* París, CNRS.
— (1989): «The Evolution of Modern Humans: Recent Evidence from Southwest Asia», en P. Mellars y C. Stringer (eds.), *The Human Revolution: Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans,* Princeton, N. J., Princeton University Press, pp. 155-164.
— (1996): «New perspectives on the 'Proto-cromagnons' from Israel», *Human Evolution,* 11, 107-112.
— y Garralda, M. (1994): «El origen del hombre moderno en Europa», en C. Bernis, C. Varea,

G. Robles y A. González (eds.), *Biología de poblaciones humanas: problemas metodológicos e interpretación ecológica,* Madrid, Ediciones de la Universidad Autónoma, pp. 26-33.
Vaufrey, R. (1931): «Les progrès de la Paléontologie humaine en Allemagne», *L'Anthropologie,* 41, 517-551.
Vekua, A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G. P., Agusti, J., Ferring, R., Maisuradze, G., ... Zollikofer, C. (2002): «A New Skull of Early Homo from Dmanisi, Georgia», *Science,* 297(5578), 85-89.
Velasco, J. D. (2008): «Species concepts should not conflict with evolutionary history, but often do», *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences,* 39(4), 407-414. doi: 10.1016/j.shpsc.2008.09.007
Venter, J. C., Adams, M., Myers, E. W., Li, P. W., Mural, R. J., Sutton, G. G., ... Zhu, X. (2001): «The Sequence of the Human Genome», *Science,* 291(5507), 1304-1351.
Verhoeven, T. (1958): «Pleistozäne Funde in Flores», *Anthropos,* 53, 264-265.
Vermeersch, P. M., Paulissen, E., Stokes, S., Charlier, C., Van Peer, P., Stringer, C. y Lindsay, W. (1998): «Middle Paleolithic burial of a modern human at Taramsa Hill», *Egypt. Antiquity,* 72, 475-484.
Vieillevigne, E., Bourguignon, L., Ortega, I. y Guibert, P. (2008): «Analyse croisée des données chronologiques et des industries lithiques dans le grand sud-ouest de la France (OIS 10 à 3)», *Paléo [En ligne], 20*. Retrieved from http://paleo.revues.org/index1715.html
Vigilant, L., Stoneking, M., Harpending, H., Hawkes, K. y Wilson, A. C. (1991): «African populations and the evolution of human mitochondrial DNA», *Science*, 253, 1503-1507.
Vignaud, P., Duringer, P., Mackaye, H. T., Likius, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., ... Brunet, M. (2002): «Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad», *Nature,* 418, 152-155.
Villa, P. (2001): «Early Italy and the colonization of western Europe», *Quaternary International* 75, 113-130.
Villmoare, B. (2005): «Metric and non-metric randomization methods, geographic variation, and the single-species hypothesis for Asian and African *Homo erectus*», *Journal of Human Evolution,* 49(6), 680-701. doi: 10.1016/j.jhevol.2005.07.005
Vlcek, E. (1978): «A New Discovery of *Homo erectus* in Central Europe», *J. Hum. Evol.,* 7, 239-251.
— y Mania, D. (1977): «En neuer fund von *Homo erectus* in Europa: Bilzingsleben (DDR)», *Anthropologie,* 15, 159-169.
—, — y Mania, U. (2000): «A new find of a Middle Pleistocene mandible from Bilzingsleben, Germany», *Naturwissenschaften,* 87, 264-265.
Vogel, G. (1999): «Chimps in the Wild Show Stirrings of Culture», *Science,* 284, 2070-2073.
Vogel, J. C. y Waterbolk, H. T. (1967): «Groningen Radio Carbon dates VII», *Radio Carbon,* 9, 145.
Von Koenigswald, G. H. R. (1935): «Eine fossile Saugetiernefauna mit simia aus Sudchina», *Proceedings, Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Amsterdam,* 38, 872-879.
— (1936): «En Nieuwe *Pithecanthropus* Ontdekt. Een schedeltje van "slechts" driehonderd duizend jaar een merkwaardige vondst in de buurt van Soerabaia» [Discovery of a New *Pithecanthropus*. A Little Skull «only» 300,000 years old Remarkable Find in the Vicinity of Surabaya by Dr. G. H. R. von Koenigswald Written for *The General Indies Daily Newspaper De Preangerbode]. A.I.D. (Algemeen Indisch Dagblad) De Preangerbode,* 28 de marzo, sábado, n.º 88, 3.ª ed., 9, Bandung.
— (1938): «Ein neuer Pithecanthropus-Schädel», *Proc. Acad. Sci. Amst.,* 41, 185-192.
— (1949): «Zur stratigraphie des javanischen Pleistocän», *Ing. Ned-Indië.,* I, 185-201.
— (1981): «Davidson Black, Peking Man, and the Chinese Dragon», en B. A. Sigmon y J. S. Cybulski (eds.), *Homo erectus: Papers in Honor of Davidson Black,* Toronto, University of Toronto Press, pp. 27-39.
— y Weidenreich, F. (1939): «The relationship between Pithecanthropus and Sinanthropus», *Nature,* 144, 926-929.
Vrba, E. S. (1974): «Chronological and Ecological implications of the Fossil Bovidae at the Sterkfontein Australopithecine Site», *Nature,* 250, 19-23.

— (1980): «Evolution, Species and Fossils: How Does Life Evolve?», *South African Journal of Science,* 76, 61-84.
— (1982): *Biostratigraphy and Chronology, Based Particularly on Bovidae of Southern African Hominid-assotiated Assemblages: Makapansgat, Sterkfontein, Taung, Kromdraai, Swartranks; also Elandsfontein (Saldanha), Broken Hill (now Kabwe) and Cave of Hearths.* Ponencia presentada en el Primer Congreso Internacional de Paleongología Humana, Niza.
— (1984): «Evolutionary Patterns and Process in the Sister-group Alcelaphini-Aepycerotini (Mammalia: Bovidae)», en N. Eldredge y S. M. Stanley (eds.), *Living Fossils,* Nueva York, NY, Springer Verlag, pp. 62-79.
— (1985): «Ecological and Adaptive Changes Associated With Early Hominid Evolution», en E. Delson (ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 63-71.
Waddle, D. M. (1994): «Matrix correlation tests support a single origin for modern humans», *Nature,* 368, 452-454.
Wagner, G. A., Fezer, F., Hambach, U., von Koenigswald, W. y Zöller, L. (1997): «Das Alter des *Homo heidelbergensis* von Mauer», en B. K. Wagner G. A. (ed.), *Homo heidelbergensis von Mauer. Das Auftreten des Menschen in Europa,* Heidelberg, Universitätsverlag Winter, pp. 124-133.
—, Krbetschek, M., Degering, D., Bahain, J.-J., Shao, Q., Falguères, C., ... Rightmire, G. P. (2010): «Radiometric dating of the type-site for *Homo heidelbergensis* at Mauer, Germany», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 107(46), 19726-19730.
—, Maul, L. C., Löscher, M. y Schreiber, H. D. (2011): «Mauer – the type site of *Homo heidelbergensis:* palaeoenvironment and age», *Quaternary Science Reviews,* 30(11-12), 1464-1473. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.01.013
Walker, A. (1981): «The Koobi Fora Hominids and Their Bearing on the Origins of the Genus *Homo*», en B. A. Sigmon y J. S. Cybulski (eds.), *Homo erectus: Papers in Honor of Davidson Black,* Toronto, University of Toronto Press, pp. 193-215.
— (1988): «The Evolution of *Australopithecus boisei*», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 247-258.
— (1992): «Louis Leakey, John Napier and the history of *Procónsul*», *Journal of Human Evolution,* 22(4-5), 245-254.
— (1993): «Perspectives on the Nariokotome Discovery», en A. Walker y R. E. F. Leakey (eds.), *The Nariokotome Homo erectus Skeleton,* Berlín, Springer-Verlag, pp. 411-430.
— y Leakey, R. E. F. (1978): «The Hominids of East Turkana», *Scientific American,* 239, 44-56 [ed. cast.: «Los homínidos de Turkana oriental», *Investigación y ciencia,* 25, 26-39, 1978]
— (eds.) (1993): *The Nariokotome Homo erectus skeleton,* Berlín, Springer Verlag.
—, Harris, J. M. y Brown, F. H. (1986): «2.5 Myr *Australopithecus boisei* from West of Lake Turkana, Kenya», *Nature,* 322, 517-522.
Walker, J., Cliff, R. A. y Latham, A. G. (2006): «U-Pb Isotopic Age of the StW 573 Hominid from Sterkfontein, South Africa», *Science,* 314(5805), 1592-1594.
Wallace, J. A. (1975): «Did La Ferrassie I use his teeth as a tool?», *Curr. Anthrop.,* 16, 393-401.
Walsh, J. E. (1996): *Unravelling Piltdown: The Science Fraud of the Century and Its Solution,* Nueva York, NY, Random House.
Walter, R. C. y Aronson, J. L. (1993): «Age and source of the Sidi Hakoma Tuff, Hadar Formation, Ethiopia», *Journal of Human Evolution,* 25, 229-240.
Wang, W., Crompton, R. H., Carey, T. S., Günther, M. M., Li, Y., Savage, R. y Sellers, W. I. (2004): «Comparison of inverse-dynamics musculo-skeletal models of AL 288-1 Australopithecus afarensis and KNM-WT 15000 Homo ergaster to modern humans, with implications for the evolution of bipedalism», *Journal of Human Evolution,* 47(6), 453-478. doi: 10.1016/j.jhevol.2004.08.007
Wang, Y., Xue, X., Yue, L., Zhao, J. y Liu, S. (1979): «Discovery of Dali fossil man and its preliminary study», *Sci. Sin.,* 24, 303-306.
Ward, C. V. (2002): «Interpreting the Posture and Locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where Do We Stand?», *Yearbook of Physical Anthropology,* 85, 185-215.
—, Brown, B., Brown, F., Harris, J. y Walker, A. (1999): «South Turkwel: A new Pliocene hominid site in Kenya», *Journal of Human Evolution,* 36, 69-95.

—, Harmon, E. H. y Johanson, D. C. (2012): «New postcranial fossils of Australopithecus afarensis from Hadar, Ethiopia (1990-2007)», *Journal of Human Evolution,* 63(1), 1-51. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.11.012
— Kimbel, W. H. y Johanson, D. C. (2011): «Complete Fourth Metatarsal and Arches in the Foot of Australopithecus afarensis», *Science,* 331(6018), 750-753.
—, Leakey, M. G. y Walker, A. (2001): «Morphology of Australopithecus anamensis from Kanapoi and Allia Bay, Kenya», *Journal of Human Evolution,* 41, 255-368.
—, Plavcan, J. M. y Manthi, F. K. (2010): «Anterior dental evolution in the *Australopithecus anamensis – afarensis* lineage», *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* 365(1556), 3333-3344.
Ward, R. y Stringer, C. (1997): «A molecular handle on the Neanderthals», *Nature,* 388, 225-226.
Ward, S., Brown, B., Hill, A., Kelley, J. y Downs, W. (1999): «*Equatorius*: A New Hominoid Genus from the Middle Miocene of Kenya», *Science,* 285, 1382-1386.
Washburn, S. L. (1957): «Australopithecines; the hunters or the hunted?», *American Anthropologist,* 59, 612-614.
— (1967): «Behaviour and the Origin of Man», *Proc. Roy. Anthrop. Inst. Great Britain and Ireland,* 1967, 21-27.
Watanabe, H., Fujiyama, A., Hattori, M., Taylor, T. D., Toyoda, A., Kuroki, Y., ... Sakaki, Y. (2004): «DNA sequence and comparative analysis of chimpanzee chromosome 22», *Nature,* 429(6990), 382-388.
Watanabe, N. y Kadar, D. (eds.) (1985): *Quaternary geology of the hominid fossil bearing formations in Java*. Bandung, Indonesia: Geological Research and Development Center. Special publications, n.º 4.
Watson, E., Esteal, S. y Penny, D. (2001): «*Homo* genus: A review of the classification of humans and the great apes», en P. V. Tobias, A. A. Raath, J. Moggi-Cecchi y G. A. Doyle (eds.), *Humanity from African Naissance to coming Millennia: Colloquia in human biology and palaeoanthropology,* Florencia, Firenze University Press, pp. 307-318.
Watson, J. D. y Crick, F. H. C. (1953): «A structure for Deoxyribose Nucleic Acid», *Nature,* 171, 737.
Weaver, T. D. y Hublin, J.-J. (2009): «Neandertal birth canal shape and the evolution of human childbirth», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 106(20), 8151-8156.
Webb, S., Cupper, M. L. y Robins, R. (2006): «Pleistocene human footprints from the Willandra Lakes, southeastern Australia», *J. Hum. Evol.,* 50, 405-413.
Weber, J., Czarnetzki, A. y Pusch, C. M. (2005): «Comment on "The Brain of LB1, *Homo floresiensis*"», *Science,* 310(5746), 236b.
Weckler, J. E. (1954): «The Relationships between Neanderthal Man and Homo Sapiens», *American Anthropologist,* 56(6), 1003-1025.
Wei, L. (1984): «200.000-year-old skeleton unearthed», *Beijing Rev.,* 27, 33-34.
Weidenreich, F. (1927): «Der Schadel von Weimar-Ehringsdorf», *Verhandlungen der Gesellaschaft für physische Anthropologie,* 2, 34-41.
— (1933): «Über pithekoide Merkmale bei Sinanthropus pekinensis und seine stammesgeschichtliche Beurteilung», *Z. Anat. Entw. Gesh.,* 99, 212-253.
— (1936): «The mandibles of *Sinanthropus pekinensis:* a comparative study», *Palaeontologia sinica, Ser. D. 7 III*, 1-163.
— (1940): «Some problems dealing with ancient man», *Am. Anthropol.,* 42, 375-383.
— (1941): «The extremity bones of *Sinanthropus pekinensis*», *Palaeontologia sinica, New Ser. D,* 5, 1-150.
— (1943): «The skull of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study on a primitive hominid skull», *Ser. D,* 10, 1-298.
Weiner, J. y Stringer, C. (2003): *The Piltdown Forgery (50th anniversary edition),* Oxford, Oxford University Press.
Weiner, S., Xu, Q., Goldberg, P., Liu, J. y Bar-Yosef, O. (1998): «Evidence for the Use of Fire at Zhoukoudian, China», *Science,* 281(5374), 251-253.
Weinert, H. (1936): «Der Urmenschensch~idel von Steinheim», *Zeitschriftfiir Morphologie und Anthropologie,* 35, 413-518.
Weissman, A. (1889): *Essays upon Heredity,* Oxford, Clarendon Press.
Weiwen, H. y Yamei, H. (1997): «Archaeological evidence for the fisrt human colonisation of East Asia», *Indo-Pacific Prehistory Association Bulletin,* 16, 3-12.
Westaway, K. E., Roberts, R. G., Sutikna, T., Morwood, M. J., Drysdale, R., Zhao, J. X. y

Chivas, A. R. (2009): «The evolving landscape and climate of western Flores: an environmental context for the archaeological site of Liang Bua», *Journal of Human Evolution,* 57(5), 450-464. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.01.007

—, Sutikna, T., Saptomo, W. E., Jatmiko, Morwood, M. J., Roberts, R. G. y Hobbs, D. R. (2009): «Reconstructing the geomorphic history of Liang Bua, Flores, Indonesia: a stratigraphic interpretation of the occupational environment», *Journal of Human Evolution,* 57(5), 465-483. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.01.004

Weston, E. M. y Lister, A. M. (2009): «Insular dwarfism in hippos and a model for brain size reduction in *Homo floresiensis», Nature,* 459(7243), 85-88.

White, M. J. y Schreve, D. C. (2001): «Island Britain-Peninsula Britain: palaeogeography, colonisation and the Lower Palaeolithic settlement of the British Isles», *Proceedings of the Prehistoric Society for,* 66, 1-28.

White, M., Scott, B. y Ashton, N. (2006): «The Early Middle Palaeolithic in Britain: archaeology, settlement history and human behaviour» [10.1002/jqs.1034], *Journal of Quaternary Science,* 21(5), 525-541.

White, T. (2003): «Early Hominids-Diversity or Distortion?», *Science,* 299(5615), 1994-1997.

White, T. D. (1980): «Evolutionary Implications of Pliocene Hominid Footprints», *Science,* 208, 175-176.

— (1986): «*Australopithecus afarensis* and the Lothagam mandible», *Anthropos,* 23, 73-90.

— (1994): «Ape and hominid limb lenght», *Nature,* 369, 194.

— (1995): «Corrigendum. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia», *Nature,* 375, 88.

—, Ambrose, S. H., Suwa, G., Su, D. F., DeGusta, D., Bernor, R. L., ... Vrba, E. (2009): «Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of Ardipithecus ramidus», *Science,* 326(5949), 67-93.

—, Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G. y WoldeGabriel, G. (2009): «*Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids», *Science,* 326(5949), 29-40.

—, DeGusta, D., Gilbert, H., Richards, G. D., Suwa, G. y Clark Howell, F. (2003): «Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia», *Nature,* 423(6941), 742-747.

—, Hart, W. K., Walter, R. C., WoldeGabriel, G., Heinzelin, J., ... Vrba, E. (1993): «New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia», *Nature,* 366, 261-265.

—, —, Simpson, S. y Asfaw, B. (2000): «Jaws and teeth of Australopithecus afarensis from Maka, Middle Awash, Ethiopia», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 111, 45-68.

—, Johanson, D. C. y Kimbel, W. H. (1981): «*Australopithecus afarensis*: Its phyletic position reconsidered», *S. Afr. J. Sci.,* 77, 445-470.

— y Suwa, G. (1987): «Hominid Footprints at Laetoli: Facts and Interpretations», *American Journal of Physical Anthropology,* 72, 485-514.

—, — y Asfaw, B. (1994): «*Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia», *Nature,* 371, 306-312.

—, Wolde Gabriel, G., Asfaw, B., Ambrose, S., Beyene, Y., Bernor, R. L., ..., Suwa, G. (2006): «Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*», *Nature,* 440(7086), 883-889.

Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., ... Boesch, C. (1999): «Cultures in chimpanzees», *Nature,* 399, 682-685.

—, Horner, V. y De Waal, F. B. M. (2005): «Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees», *Nature,* 437(7059), 737-740.

Whitworth, T. (1966): «A fossil hominid from Rudolf», *South African Archaeological Bulletin*, 21, 138-150.

Widianto, H. y Zeitoun, V. (2003): «Morphological description, biometry and phylogenetic position of the skull of Ngawi 1 (East Java, Indonesia)», *Int. J. Osteoarchaeol.,* 13, 339-551.

Wiley, E. O. (1978): «The Evolutionary Species Concept Reconsidered», *Systematic Biology,* 27(1), 17-26.

Wilkinson, M. J. (1983): «Geomorphic perspectives on the Sterkfontein australopithecine breccias», *Journal of Archaeological Science,* 10, 515-529.

Williams, F. L., Godfrey, L. R. y Sutherland, M. R. (2002): «Heterochrony and the evolution of Neandertal and modern human craniofacial form», en N. Minugh-Purvis y K. McNamara (eds.), *Human Evolution through Developmental Change,* Baltimor, Johns Hopkins University Press, pp. 405-441.

— y Patterson, J. W. (2010): «Reconstructing the paleoecology of Taung, South Africa from low magnification of dental microwear features in fossil primates», *Palaios,* 25, 439-448.
Williams, M. A. J., Dunkerley, D. L., De Deckker, P., Kershaw, A. P. y Stokes, T. (1993): *Quaternary Environments,* Londres, Edward Arnold.
Williams, S. A. (2010): «Morphological integration and the evolution of knuckle-walking», *Journal of Human Evolution,* 58(5), 432-440.
Wilson, E. O. (1975): *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, MA, Harvard University Press [ed. cast.: *Sociobiología,* Barcelona, Omega, 1980].
Wintle, A. G. y Jacobs, J. A. (1982): «A Critical Review of the Dating Evidence for Petralona Cave», *Journal of Archaeological Science,* 9, 39-47.
WoldeGabriel, G., Ambrose, S. H., Barboni, D., Bonnefille, R., Bremond, L., Currie, B., ... White, T. D. (2009): «The Geological, Isotopic, Botanical, Invertebrate, and Lower Vertebrate Surroundings of *Ardipithecus ramidus*», *Science,* 326, 41-45.
—, Haile-Selassie, Y., Renne, P. R., Hart, W. K., Ambrose, S. H., Asfaw, B., ... White, T. (2001): «Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Afar Rift, Ethiopia», *Nature,* 412(6843), 175-178.
—, White, T. D., Suwa, G., Renne, P., De Heinzelin, J., Hart, W. K. y Heiken, G. (1994): «Ecological and temporal placement of early Pliocene hominids at Aramis, Ethiopia», *Nature,* 371, 330-333.
Wollstein, A. *et al.* (2010): «Demographic history of Oceania inferred from genome-wide data», *Curr. Biol.,* 20, 1983-1992
Wolpoff, M. H. (1971a): «Competitive Exclusion among Lower Pleistocene Hominids: the Single Species Hypothesis», *Man,* 6, 601-614.
— (1971b): «The evidence for two australopithecine lineages in South Africa», *American Journal of Physical Anthropology,* 39, 375-394.
— (1976): «Some Aspects of the Evolution of Early Hominid Sexual Dimorphism», *Current Anthropology,* 17, 579-596.
— (1977): «Some Notes on the Vértesszöllös Occipital», *American Journal of Physical Anthropology,* 47, 357-363.
— (1980): «Cranial remains of Middle Pleistocene European hominids», *Journal of Human Evolution,* 9(5), 339-358. doi: 10.1016/0047-2484(80)90047-0
— (1980): *Paleoanthropology,* Nueva York, NY, Knopf.
— (1981): «Cranial Capacity Estimates for Olduvai Hominid 7», *American Journal of Human Anthopology,* 56, 297-304.
— (1982): «*Ramapithecus* and Hominid Origins», *Current Anthropology,* 23, 501-510.
— (1984): «Evolution in *Homo erectus*: The Question of Stasis», *Paleobiology,* 10, 389-406.
— (1999): «The Systematics of *Homo*», *Science,* 284, 1773.
— (2002): «The species of humans at Dmanisi», *Am. J. Phys. Anthropol.* [Suppl.], 34, 167.
— y Caspari, R. (2000): «The many species of humanity», *Anthropological Review,* 63, 3-17.
—, Hawks, J. y Caspari, R. (2000): «Multiregional, Not Multiple Origins», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 112, 129-136.
—, Senut, B., Pickford, M. y Hawks, J. (2002): «Sahelanthropus or "Sahelpithecus"?», *Nature,* 419, 581-582.
—, Spuhler, J. N., Smith, F. H., Radovcic, J., Pope, G., Frayer, D. W., Eckhardt, R. y Clark, G. (1988): «Modern human origins», *Science,* 241, 772-774.
—, Thorne, A. G., Selinek, J. y Yinyun, Z. (1994): «The case for sinking *Homo erectus*: 100 years of *Pithecanthropus* is enough!», *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg,* 171, 341-361.
Woo, J. K. y Chao, T. K. (1959): «New discovery of *Sinanthropus* mandible from Choukoutien», *Vertebr. Palastiat,* 3, 160-172.
Wood, B A. (1974): «Olduvai bed I Post-cranial Fossils: a Reassessment», *J. Hum. Evol.,* 3, 373-378.
— (1984): «The Origin of *Homo erectus*», en P. Andrews y J. L. Franzen (eds.), *The Early Evolution of Man with Special Emphasis on Southeast Asia and Africa,* vol. 69, Frankfurt, Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, pp. 99-111.
— (1985a): «A review of the definition, distribution and relationships of *Australopithecus africanus*», en P. V. Tobias (ed.), *Hominid evolution: Past, present and future,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 227-232.
— (1985b): «Early *Homo* in Kenya, and Its Systematic Relationships», en E. Delson

(ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 206-214.
— (1988): «Are "Robust" Australopithecines a Monophyletic Group?», en F. E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines,* Nueva York, NY, Aldine de Gruyter, pp. 269-284.
— (1991): *Koobi Fora Research Project,* vol. 4: *Hominid Cranial Remains,* Oxford, Clarendon Press.
— (1992a): «Evolution of the Australopithecines», en S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution,* Cambridge, Cambridge University Press, pp. 325-334.
— (1992b): «Early hominid species and speciation», *Journal of Human Evolution,* 22, 351-365.
— (1992c): «Origin and evolution of the genus *Homo*», *Nature,* 355, 783-790.
— (1993): «Early *Homo*: how many species?», en W. H. Kimbel y L. B. Martin (eds.), *Species, species concepts, and primate evolution,* Nueva York, NY, Plenum Press, pp. 485-522.
— (1997a): «Mary Leakey 1913-1996», *Nature,* 385, 28.
— (1997b): «The oldest whodunnit in the world», *Nature,* 385, 292-293.
— (2005): *Human Evolution. A Very Short Introduction,* Nueva York, NY, Oxford University Press.
— (2011): «Did early Homo migrate «out of» or «in to» Africa?», *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 108, 10375-10376.
— y Chamberlain, A. T. (1987): «The nature and affinities of the «robust» Australopithecines: a review», *J. Hum. Evol.,* 16, 625-641.
— y Collard, M. (1999a): «The Changing Face of the *Homo* Genus», *Evolutionary Anthropology,* 8, 195-207.
— y — (1999b): «The Human Genus», *Science,* 284, 65-71.
— y — (1999c): «The Systematics of *Homo* – Response», *Science,* 284, 1773.
— y Constantino, P. (2007): «Paranthropus boisei: Fifty Years of Evidence and Analysis», *Yearbook of Physical Anthropology,* 50, 106-132.
— y Harrison, T. (2011): «The evolutionary context of the first hominins», *Nature,* 470, 347-352.
—, Li, Y. y Willoughby, C. (1991): «Intraspecific variation and sexual dimorphism in cranial and dental variables among higher primates and their bearing on the hominid fossil record», *J. Anat.,* 174, 185-205.
— y Lieberman, D. E. (2001): «Craniodental Variation in Paranthropus boisei: A Developmental and Functional Perspective», *American Journal of Physical Anthropology,* 116, 13-25.
— y Lonergan, N. (2008): «The hominin fossil record: taxa, grades and CLADES», *J. Anat.,* 212, 354-376.
— y Richmond, B. G. (2000): «Human evolution: taxonomy and paleobiology», *J. Anat.,* 196, 19-60.
— y Strait, D. (2004): «Patterns of resource use in early *Homo* and *Paranthropus*», *Journal of Human Evolution,* 46, 119-162.
— y Turner, A. (1995): «Out of Africa and into Asia», *Nature,* 378, 239-240.
—, Wood, C. y Konigsberg, L. (1994): «*Paranthropus boisei*: An Example of Evolutionary Stasis?», *American Journal of Phyisical Anthropology,* 95, 117-136.
Woodward, A. S. (1921): «A new cave man from Rodhesia, South Africa», *Nature,* 108, 371-372.
World Health Organization. (1992): *Bull. WHO,* 70, 801-806.
Wright, Sewall (1920): «The genetical theory of natural selection: a review», *Journal of Heredity*, 21, 349-356.
— (1931): «Evolution in Mendelian populations», *Genetics,* 16, 97-159.
Wu, L., XianZhu, W., YiYin, L., ChengLong, D., XiuJie, W. y ShuWen, P. (2009): «Evidence of fire use of late Pleistocene humans from the Huanglong Cave, Hubei Province, China», *Chinese Science Bulletin,* 54, 256-264.
Wu Liu, Zhang, Yinjun y Wu, Xinzhi (2005): «A middle Pleistocene human cranium from Tangshan, Nanjing of southeast China: a comparison with *Homo erectus* from Eurasia and Africa based on new reconstruction», *Am. J. Phys. Anthropol.,* 25, 253-262.
Wu Rukang (1964): «A newly discovered mandible of the Sinanthropus type-*Sinanthropus lantianensis*», *Scientia Sin.,* 13, 891-911.

— (1966): «The hominid skull of Lantian, Shensi», *Vertebr. Palasiat.,* 10, 1-16.
— (1980): «Palaeanthropology in the New China», en L. K. Königsson (ed.), *Current Argument on Early Man,* Oxford, Pergamon Press, pp. 182-206.
— (1985): «New Chinese *Homo erectus* and Recent Work at Zhoukoudian», en E. Delson (ed.), *Ancestors: The Hard Evidence,* Nueva York, NY, Alan R. Liss, pp. 245-248.
— (1987): «A Revision of the Classification of the Lufeng Great Apes», *Acta Anthropol. Sin.,* 6, 265-271.
— y Xingren, D. (1982): «Preliminary study of *Homo erectus* remains from Hexian, Anhui», *Acta Anthropol. Sin.,* 1, 2-13.
Wurz, S. (1999): «The Howiesons Poort Backed Artefacts from Klasies River: An Argument for Symbolic Behaviour», *The South African Archaeological Bulletin,* 54(169), 38-50.
—, Le Roux, N. J., Gardner, S. y Deacon, H. J. (2003): «Discriminating between the end products of the earlier Middle Stone Age sub-stages at Klasies River using biplot methodology», *Journal of Archaeological Science,* 30, 1107-1126.
Wymer, J. (1955): «A further fragment of the Swanscombe skull», *Nature,* 176, 426-427.
— (1958): «Further work at Swanscombe, Kent», *The Archaeological News Letter,* 6, 190-191.
Wynn, T. (1989): *The Evolution of Spatial Competence,* Urbana, Ill., University of Illinois Press.
Xinzhi Wu (1981): «A well-preserved cranium of an archaic type of early *Homo sapiens* from Dali, China», *Sci. Sin.,* 241, 530-539.
— (1999): «Investigating the Possible Use of Fire at Zhoukoudian, China», *Science,* 283, 299.
— (2004): «On the origin of modern humans in China», *Quaternary International,* 117(1), 131-140. doi: 10.1016/s1040-6182(03)00123-x
Xiujie Wu, Holloway, R. L., Schepartz, L. A. y Song Xing (2011): «A New Brain Endocast of *Homo erectus* From Hulu Cave, Nanjing, China», *American Journal of Physical Anthropology,* 145, 452-460.
—, Schepartz, L. A. y Wu Liu (2010): «A new *Homo erectus* (Zhoukoudian V) brain endocast from China», *Proceedings of the Royal Society of London – B,* 277(1679).
—, — y Norton, C. J. (2010): «Morphological and morphometric analysis of variation in the Zhoukoudian *Homo erectus* brain endocasts», *Quaternary International,* 211, 4-13.
Xu Qinqi y You Yuzhu (1984): «Hexian fauna: Correlation with deep sea sediments», *Acta Anthropol. sinica,* 1, 180-190.
Yamei, H., Potts, R., Baoyin, Y., Zhengtang, G., Deino, A., Wei, W., ... Weiwen, H. (2000): «Mid-Pleistocene Acheulan-like Stone Technology of the Bose Basin, South China», *Science,* 287, 1622-1626.
Yellen, J. E., Brooks, A. S., Cornelissen, E., Mehlman, M. J. y Stewart, K. (1995): «A Middle Stone Age Worked Bone Industry from Katanda, Upper Semliki Valley, Zaire», *Science,* 268, 553-556.
Yinyun, Z. (1998): «Fossil human crania from Yunxian, China: Morphological comparison with *Homo erectus* crania from Zhokoudian», *Human Evolution,* 13, 45-48.
Yuan, Z. X., Lin, Y. P., Zhou, G. X., Zhang, X. Y., Wen, B. H., Jiang, C., ... Wei, H. K. (1984): «Field report of an excavation at Yuanmou Man's site», en G. X. Zhou y X. Y. Zhang (eds.), *Yuanmou Man,* Kunming, China, Yunnan People's Press, pp. 12-22.
Zaim, Y., Ciochon, R. L., Polanski, J. M., Grine, F. E., Bettis Iii, E. A., Rizal, Y., ... Marsh, H. E. (2011): «New 1.5 million-year-old Homo erectus maxilla from Sangiran (Central Java, Indonesia)», *Journal of Human Evolution,* 61(4), 363-376. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.04.009
Zaitsev, A. N., Wenzel, T., Spratt, J., Williams, T. C., Strekopytov, S., Sharygin, V. V., ... Markl, G. (2011): «Was Sadiman volcano a source for the Laetoli Footprint Tuff?», *Journal of Human Evolution,* 61(1), 121-124. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.02.004
Zeitoun, V., Détroit, F., Grimaud-Hervé, D. y Widianto, H. (2010): «Solo man in question: Convergent views to split Indonesian *Homo erectus* in two categories», *Quaternary International,* 223-224(0), 281-292. doi: 10.1016/j.quaint.2010.01.018
Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D. y Fink, W. L. (2004): *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer,* Londres, Elsevier Academic Press.
Zeuner, F. E. (1945): *The Pleistocene period: Its climate, chronology and faunal succession,* Londres, The Ray Society.

Zhang, D. D. y Li, S. H. (2002): «Optical dating of Tibetan human hand- and footprints: an implication for the palaeoenvironment of the last glaciation of the Tibetan Plateau», *Geophysical Research Letters,* 29, 1072-1074.

Zhang, P., Huang, W. y Wang, W. (2010): «Acheulean handaxes from Fengshudao, Bose sites of South China», *Quaternary International,* 223-224(0), 440-443. doi: 10.1016/j.quaint.2009.07.009

Zhang, S. (1985): «The Early Palaeolithic of China», en W. U. Rukang y J. W. Olsen (eds.), *Palaeoanthropology and Palaeolithic Archaeology in the People's Republic of China,* Londres, Academic Press, pp. 147-186.

Zhisheng, A., y Kun, H. C. (1989): «New magnetostratigraphic dates of Lantian *Homo erectus», Quaternary Research,* 32(2), 213-221.

Zhu, R. X., An, Z., Potts, R. y Hoffman, K. A. (2003): «Magnetostratigraphic dating of early humans in China», *Earth-Science Reviews,* 61, 341-359.

—, Hoffman, K. A., Potts, R., Deng, C. L., Pan, Y. X., Guo, B., ... Hou, Y. M. (2001): «Earliest presence of humans in northeast Asia», *Nature,* 413, 413-417.

—, Potts, R., Pan, Y. X., Yao, H. T., Lu, L. Q., Zhao, X., ... Deng, C. L. (2008): «Early evidence of the genus *Homo* in East Asia», *Journal of Human Evolution,* 55(6), 1075-1085. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.08.005

—, Xie, F., Hoffman, K. A., Deng, C. L., Shi, C. D., ... Wu, N. Q. (2004): «New evidence on the earliest human presence at high northern latitudes in northeast Asia», *Nature,* 431(7008), 559-562.

Zipfel, B., DeSilva, J. M., Kidd, R. S., Carlson, K. J., Churchill, S. E. y Berger, L. R. (2011): «The Foot and Ankle of Australopithecus sediba», *Science,* 333(6048), 1417-1420.

Índice analítico y onomástico

$^{26}Al/^{10}Be$, 97, 204, 456, 598
$^{40}Ar/^{39}Ar$, véase datación-métodos
A.L. 128-1, 243, 245
A.L. 129-1, 243-244, 253
A.L. 137-50, 248, 250
A.L. 162-28, 295
A.L. 188-1, 245
A.L. 198-1, 245
A.L. 198-17a, 245
A.L. 198-18, 245
A.L. 199-1, 245
A.L. 200-1, 245, 260
A.L. 200-1a, 245
A.L. 211-1, 245
A.L. 228-1, 245
A.L. 277-1, 245
A.L. 288-1, 91, 149, 150, 153, 163, 165-167, 170, 221, 226, 244-246, 249-251, 253-254, 256, 269, 344, 346, 348, 610
A.L. 333, 245
A.L. 333-105, 250, 255, 256
A.L. 333-115, 152
A.L. 333-160, 253, 254
A.L. 333-28, 152
A.L. 333-45, 250
A.L. 333-54, 152
A.L. 333-55, 152
A.L. 333-8, 152
A.L. 417-1d, 248-249
A.L. 438-1, 248-251
A.L. 444-2, 248-249, 254, 267
A.L. 666-1, 245, 314-315, 318, 381
Abbate, E., 433, 435, 472-473, 480, 482-486, 518, 537, 675
abbeviliense (industria, cultura), 383
Abel (Australopithecus bahrelgazhali), véase KT 12/H1
Abell, Paul, 154, 310, 577
Abocador de Can Mata, 118
aborígenes australianos, 593, 650
Abrigo do Lagar Velho, 631
Academia Sinica, 453
acervo genético, véase genoma
acetábulo, 348, 610
achelense (cultura), 293, 371, 381, 383, 385-386, 388-390, 392, 401-402, 406-408, 437, 471, 522, 536, 538-539, 569
achelense (técnica), 387-388, 499
ácidos nucleicos, 32-33, 77, 622, 676
Adaba, 186
Adapidae (familia), 103
adápido, 103
Adapis, 64, 103
adaptación (proceso), 20, 46-47, 70, 101, 103, 107, 161, 178-179, 344, 457, 554
adaptación, éxito adaptativo, 20, 28-29, 39, 46-47, 49, 138, 408, 427, 673
Adcock, Gregory, 626-627
adenina, 33, 645
Adgantole, miembro de la formación Sagantole, 185, 259-260
Adhemar, Joseph, 474
Adi Chadi Wao, 401
Adu Asa, Formación de la región fosilífera de Middle Awash, 184, 225
Adu Dora, miembro de la formación Adu Asa, 184, 581
Aduma, 572-573, 576, 580-581
ADU-VP-1/3, 580-582
Aegyptopithecus, 105
Aepycerotini (tribu), 83
Afar, 176-177, 181-182, 184-185, 221-222, 226, 254, 395, 424, 433, 481-483, 574
África, 32, 67, 91-93, 106, 108, 122-123, 135-136, 152, 173, 176-181, 186, 188, 202-203, 211, 213, 215, 274-275, 284, 293-294, 287, 320, 323-324, 341, 347-350, 371, 383-384, 389, 392-395, 412, 415, 418-421, 429, 445-447, 461, 463-464, 467, 471, 479-486, 499, 505, 510, 513-514, 519, 521, 536, 539, 559, 569-570, 585-586, 593, 595, 600, 612-613, 634-635, 639-642, 652-653, 665-669, 677, 680, 683
afropitecino, 113

Afropithecinae (subfamilia), 111-114, 121
Afropithecus, 109-110, 119, 121, 128, 131-133
Agassiz, Louis,
Agnew, N., 158
agotamiento endocrino, 174
agresividad, 94
agricultura, 427, 523
Aguirre, E., 272, 419, 457, 487, 510, 515, 531, 534
Agustí, J., 129-130, 396
Ahern, J. C. N., 317, 550
Ahlquist, J. E., 77, 80
AHS (yacimiento, miembro I de la formación Kibish), 577
Aiello, L. C., 59-60, 151, 221, 230, 250, 291, 343-344, 357, 397
Aïn Hanech, 481
aislamiento reproductivo, 58-59, 63, 68, 466, 633, 648
Aka Aiteputh, 115
Alaska, 463, 553
ALA-VP-2/10, 224
ALA-VP-2/11, 224
ALA-VP-2/120, 224
Alayla (miembro de la formación Adu Asa), 184, 224-225, 581
Alba, D. M., 114, 117-120, 125, 235
Alcelaphini (tribu), 83,179-180
Alces, 517
alelo, véase gen
Alemania, 472, 504, 518, 537, 543, 613, 629
Alemseged, Zeresenai, 149, 183, 254-256, 292
Alexeev, V. P., 331-332
Allahendu, Maumin, 314
Allia (Formación), 177
Allia Bay, 174, 192-193, 258-259, 261, 351-353, 363
alopátrica (especiación, separación), 58, 135, 354
alotaxa, 467
Alpes, 473, 504
Altai, 633, 639-640
altruismo recíproco, 51
altruismo, 50
ALU (gen),
Am-Ado, 183-184, 260
Amarillo, río, 449-450
Amba East, 184-185, 224
ambiente boscoso, 522
Ambrona, 537
AME-VP-1/71, 224
aminoácidos, 31, 34, 36-38, 43, 77, 195, 565, 576, 639, 642, 646, 656
Amphipithecus, 104
Amud I, 562, 564, 677
Amud (localidad), 535, 559, 562, 564-565, 567-568, 579
An Zhisheng, 449
anagénesis, 20, 558
anagénesis/anagenético, 20, 558
Anagni, 495-496
Análisis de Componentes Principales (PCA), 579-580
análisis multivariante, 336, 440, 462, 579, 593, 674
Análisis Procusteano Generalizado (*Generalized Procustes Analysis,* GPA), 464
analogía, 39, 54-56, 60, 179, 349, 654
Anatolia, 407, 419
Ancestro, 65-66, 75, 83, 89-90, 107, 110, 118, 121-122, 124-125, 127-128, 221, 231, 268, 322, 340, 347, 353, 356, 358, 360, 363, 365, 507, 509-512, 515, 534, 545, 559, 625, 639, 653-654
anchura biilíaca, 424
Andersson, Johan Gunnar, 452
andesita, 398, 403
Andreae, Achilles, 515
Andrews, P., 78, 83, 106-108, 111-114, 117, 119-121, 124-127, 129, 195, 223, 259, 291, 343
anemia falciforme, 48-49
Anfatiana (trasgresión marina), 575
Anglianense, 501
Angola, 199
Ankarapithecus, 109, 112, 120, 128, 131-133
Anoiapithecus, 109, 114-115, 118, 120
antílope azul (mtDNA fósil recuperado), 623
Antilopini (tribu), 179-180
Antón, Susan, 176, 394-395, 420, 430, 438, 445, 452, 467, 514, 557, 575, 587-590, 594, 602
antropoideos, 73, 85, 104, 227
antropoides, véase antropoideos
Antropopìthecus, 442
AP 6267, 672
AP 6268, 672
AP 6276, 672
aparato locomotor, locomoción, 107, 112, 124, 134, 146-147, 152, 165, 221, 228, 230, 235, 242-243, 279, 306, 344, 347-348, 610
aparato masticatorio, masticación, 66, 70, 107, 110, 112, 117, 119-120, 128, 243, 277-279, 285, 289, 294, 343, 348, 353, 606
apareamiento, 44, 50, 94, 553, 654
Apeninos, 484
Apidima (localidad), 525
Apidima 1, 525
Apidima 2, 525
Apidium, 105
apófisis estiloidea, 493
apófisis mastoidea, 439, 550, 607
apomorfia (rasgo derivado), 60, 90, 105, 107
ApSimon, A. M., 547
aptitud (*fitness*), 46-47, 608
aptitud biológica (*fitness*), véase eficacia biológica,
Aptornis defossor (mtDNA fósil recuperado), 623
Ar. kadabba, 216, 236, 352-354, 364, 465
Ar. ramidus, 216, 236, 353-354, 364, 465
Ar. ramidus kadabba, 224-225
Aragai, 219-220
Arago (Caune de l'Arago), 416, 518, 526-529, 535, 537, 592
Arago G, 537
Arago II, 527
Arago LI, 529
Arago LIII, 529
Arago XIII, 527
Arago XLIV, 423, 529
Arago XLVII, 527
Arago XLVIII, 529
Arago XXI, 527-528
Aralee Issie, 183-184, 260
Arambourg, C., 185, 295, 363, 435
Aramis, miembro de la formación Sagantole, 149, 174, 184-185, 221-227, 260, 352, 367, 368 ARA-VP-1/4, 221, 233
ARA-VP-1/125, 221
ARA-VP-1/128, 221
ARA-VP-1/129, 221, 223
ARA-VP-1/401, 353
ARA-VP-1/500, 221
ARA-VP-6/1, 221, 223
ARA-VP-6/500, 149, 233, 226-227, 230, 232
ARA-VP-7/2, 221, 232-233
ARA-VP-7/2-A, 233
ARA-VP-14/1, 259, 363
Árbol de la Vida, 58, 348
árbol evolutivo, 127, 329
árbol filogenético, 61, 66, 87-88, 132-134, 240, 265, 278, 329, 340-341, 359, 609, 611, 629
Arca de Noé, véase también Eva mitocondrial e Hipótesis del Reemplazamiento
arcada dental, véase también paladar
arcaico, véase *Homo sapiens* «arcaico»

Archantropinae (subfamilia), 286
Archipiélago Malayo, 614
arcilla laminada, 490, 577
arcilla limosa, 490
arco glabelar, arco supraciliar, arco supraorbital, véase también glabela y torus supraorbital
arco temporal, 572
Ardipithecina, 86-87
Ardipithecus kadabba, 184-185, 225, 611
Ardipithecus ramidus, 134, 147, 165, 170, 185, 221-225, 227, 230, 232, 234-235, 237, 259, 283, 375, 611
Ardu Beds, 580
área de ocupación *(home range),* 175
área neumatizada, véase neumatización
áreas 100-104 de Koobi Fora, 159, 189, 426
Arenas de Mauer, 515, 517
arenisca, 187-188, 191, 398, 489, 515, 577
Arensburg, B., 562, 564
Argue, Debbie, 609, 612-613
Armelagos, G. J., 427
Aronson, J. L., 182-183, 244-245, 247, 254
Arribas, A., 485
Arsuaga, J. L., 93, 170, 266, 472, 487, 491-492, 508-512, 530-533, 536, 579, 582
articulación (ósea), 118, 127, 143, 152, 164, 166, 168, 170, 230, 232-233, 235, 234-244, 268, 270-271, 273, 346, 348, 652
articulación central-medio-carpal (ACMC), 233
articulación dorsal, 233
articulación mastoidea, 146
articulación palmar, 233
articulación radiocarpal, 233
articulación temporomandibular, 146, 268
Arubo, 404
Arusha, 194
Asa Duma, 222-223, 352
Asa Koma, miembro de la formación Adu Asa, 184, 224-225, 581
Ascenzi, A., 495-497, 507, 509
Asfaw, Alemayehu, 261, 574
Asfaw, B., 60, 67, 124, 134, 185, 221-222, 226-227, 240, 258, 261, 263-264, 293, 346, 348, 353-355, 357-359, 363, 390, 435, 437-438, 458-459, 461, 574, 576, 580-582
Ashton, Nick, 500-502
Asia, 108-109, 130, 180, 211, 320, 392-398, 400-402, 407, 409, 415, 419-422, 435, 450, 457, 460-461, 463-467, 471, 473, 475, 480-481, 484, 486, 513-515, 518-519, 539, 572, 586-588, 595, 600, 612, 616, 634, 642, 653, 666, 677, 680, 683-684
asimetría hemisférica, 591
ASI-VP-2/334, 260
ASI-VP-5/154, 260
ASK-VP-3/78, 224
ASK-VP-3/160, 224, 225
ASK-VP-3/400, 225
ASK-VP-3/403, 225
Asturias, 630, 638, 643
Atapuerca, 95, 170, 416, 422, 424, 439, 458, 472-473, 486-487, 490, 492, 499, 502, 504, 508-512, 518, 529-530, 532, 534-535, 551, 579, 630, 677
ATD6-14, 492
ATD6-15, 491-492
ATD6-5, 492, 494
ATD6-58, 491
ATD6-69, 491
ATD6-96, 494, 508, 510
ATD6-112, 494
ATD6-113, 494-495
ATE9-1, 488, 490, 510, 511
Atlanthropus mauritanicus, 435
auriñaciense (cultura), 371, 536-537
auroch (mtDNA fósil recuperado), 623
Aurora, estrato de la Gran Dolina, Atapuerca, 490-492, 494
Austen, Frank, 521
Australasia, 586, 594, 677
Australia, 159, 514, 553, 587, 614, 626, 667
australopitecino, 73, 82, 86-87, 211, 241-242, 269, 281, 290, 295, 297, 308-310, 312, 317, 332-333, 335, 340-341, 343, 349-351, 356-357, 359, 360, 362, 365, 367, 383, 412, 423, 440, 465, 606, 608
australopiteco, 86, 89, 91-93, 123, 125, 135, 149, 152-154, 157-158, 163, 165-170, 218-219, 221, 225, 228-229, 239, 241, 243, 247, 250, 252, 256, 258-259, 262-263, 265, 267-268, 271-272, 274, 280-281, 285, 289, 303, 307, 317, 343-344, 348, 353, 356-357, 372-374, 378
Australopithecina, 86-87
Australopithecus (Kenyanthropus) platyops, véase *Kenyanthropus platyops*
Australopithecus aethiopicus, véase *Paranthropus aethiopicus*
Australopithecus afarensis, 58, 94, 147, 150-151, 158, 166, 185, 198, 215, 242-243, 247, 251-252, 270, 294, 310, 325, 340-341, 356, 424, 610, 618, 635
Australopithecus africanus, 58, 147-148, 168, 239, 241, 253, 255, 263, 265-267, 272, 281, 289, 294, 302-303, 307, 310, 340-341, 343, 360, 374-375, 608
Australopithecus africanus aethiopicus (Australopithecus afarensis), 253, 263, 294
Australopithecus africanus transvaalensis, 253, 266
Australopithecus anamensis, 147, 185, 192, 225, 243, 258-259, 375
Australopithecus bahrelghazali, 274-275
Australopithecus boisei, véase *Paranthropus boisei*
Australopithecus garhi, 147, 185, 263-264, 383
Australopithecus platyops, 357
Australopithecus prometheus, 286
Australopithecus robustus, véase *Paranthropus robustus*
Australopithecus sediba, 271
autapomorfia, 62, 120, 417-418, 549-550, 553-554, 569, 651
autismo, 647
Aurora Stratigraphic Set (ASS), 492
autosoma, 654
AUTS2 (gen), 647
Aventura (banco), 484
Avery, 500
Awash, río, 182, 390, 574, 613
Awash, véase Middle Awash
Ayala, F. J., 20, 23-24, 28, 30, 33-34, 36-37, 41-43, 70, 78, 241, 263, 265, 332, 341, 465, 654-655, 657, 660, 662-663, 666, 682
azar, azaroso, 32, 40, 44-45, 56, 70-72

B:OR-14:8-005, 607
B:OR-15:18-001, 607
Baab, Karen, 464-468, 609
Bab el Mandeb, 481-482
Baba, Hisao, 447, 594
babuino, 115, 129, 151, 226, 372, 465, 467, 658
Backwell, Lucinda, 211, 373
bacteria, 622, 625
Bad Canstatt, 518
Bae, Christopher, 600-602
Bahr el Ghazal, 217, 274, 363
Bailey, W. J., 79, 81-82, 397, 483-484
Baksoka, 405

balance energético de la bipedia, véase también eficacia
Balcanes, 502-503
Balter, Michael, 270, 606
bandicot de pies de cerdo (mtDNA fósil recuperado), 623
Banshan, 405-406
bantú (etnia), 664
Bapang (Formación; antes Kabuh), 442, 444, 446-447
BAR 1000'00, 220
BAR 1001'00, 220
BAR 1002'00, 220
BAR 1003'00, 220
BAR 1004'00, 220
BAR 1215'00, 220
BAR 1390'00, 220
BAR 1425'00, 220
BAR 1426'00, 220
BAR 1900'00, 220
BAR 349'00, 220
Barbujani, G., 681
Bardon, L., 546
Baringo (distrito, lago), 315
Barnfield, 522
Barranc de Can Vila, 117
Barranco León, 472, 480, 502, 504
barrera geográfica, 135, 391, 394-395, 481, 499, 614
Barsky, Deborah, 518, 528-529, 537
Barton, R., 80, 548
Bartstra, Gert-Jan, 588-589
Barbetti, Michael, 409-411
Bar-Yosef, O., 385, 395-396, 407, 467, 560-562, 564-566, 568
basalto, 211, 214, 377-378, 381, 388, 392, 397-398, 409
base del cráneo, véase también foramen magnum
bases nitrogenadas, de los ácidos nucleicos, 33-34, 37, 77, 636-637, 639, 645-646
basion, 337
Basmajian, John, 130
Bastir, Markus, 551
Bate, Dorothy, 561, 565, 568
Beaulieu, Christophe, 200, 356
Bednarik, Robert, 614
Begun, D., 69, 71, 114-115, 118-122, 125, 128, 229
Behrensmeyer, A. K., 159-160, 179, 185-187, 190, 203, 426, 438
Belfer-Cohen, A., 395, 467
Bélgica, 544-545, 628
Belmaker, Miriam, 392, 396, 407
Belogradchik, 502
Belohdelie, 258
BEL-VP-1/1, 258
Benjamina, 532
Bennett, Mathew, 159-161, 426-427
Berckhemer, Fritz, 519-521
Berge, C., 157, 161, 166-167, 272
Berger, L. R., 159, 167, 203, 210, 240, 267-268, 271-273, 287, 361, 363, 503, 607, 669
Bergström, T., 657
Bermúdez de Castro, J. M., 321, 457, 472, 487, 491-493, 495, 498-500, 504, 508-512, 531-532, 536, 551-552, 630, 641-642
Bettis, Arthur, 408, 453, 455-456
Betzler, Christian, 198
BG-K, 115
Bianka (etnia), 675
Biddittu, Italo, 495
bifaz, 384, 387, 408, 529, 538
Bika, 403
Bilzingsleben (localidad), 518, 525-526, 535, 537
Binford, L. R., 375, 379
biocronología, 95, 103, 202, 222, 502
bioestratigrafía, 122, 186, 449
biomecánica, 148, 150, 157, 161, 166, 233, 556-557
biota, 179
bipedia «parcial», 149, 165, 167
bipedia, véase bipedismo
bipedismo (o bipedestación), 141, 145-151, 153, 156-158, 161-162, 165-166, 168, 223, 227-228, 246, 265, 343
Bischoff, James, 518, 531-532
Bison, 526
Bizat Ruhama, 393
Bjorkman, P. J., 656
Black, D., 124, 412, 414, 452-453
Blake, C. C., 543
Bloemfontein, 583
Blomquist, Gregory, 553
Bloubank Valley, 285
Blumenschine, R. J., 307-308, 310, 313, 339, 375, 379
Boaz, N. T., 313, 413-414, 452-454
Bobe, René, 179, 186-187, 203
Bodmer, J. G., 656
Bodo (cráneo), 435, 439, 575, 580, 584, 675
Bodo (localidad), 177, 519, 571-572, 574, 581-582
Bodo, miembro de la formación Weahietu, 184-185, 411, 458, 574
Bodo-A4, 411
Boesch, C., 369-370
bonobo, véase chimpancé
Bontrop, R. E., 656
bootstrap, 68
Border Cave, 571, 582, 669
Bordes, François, 536-537
Bos, 526
boscoso (ambiente), 123, 129-130, 199, 203, 210, 517, 522, 524, 527
Bose (cuenca), 406-408
bosque de coníferas, 478
bosque tropical, 103, 107-108, 110, 128, 161-162, 167, 177, 180, 223, 236, 374-375, 457, 478
bosquimano San, véase Khoe-San
Boswell, Percy, 521
Bostwana, 199
Boule, Pierre Marcelin, 546-547, 533
Bouri Vertebrate Paleontology, 579
Bouri, Formación de la región fosilífera de Middle Awash, 184-185, 263-264, 357, 359, 363, 372, 383, 437, 458, 461, 466, 578-581
BOU-VP-2/66
BOU-VP-12/130, 263, 363
BOU-VP-16/1, 579-580
Bouyssonie, J., 546
bóveda craneal, 319, 418, 438, 440, 443, 455, 495, 522, 549, 574, 576, 578-579, 590, 652
bóvido, 83, 154, 179-180, 195, 200
Bowen, D. Q., 103
Bowers, Eevelyn, 148
Bowler, Jim, 626
Boxgrove, 422, 418
Boyn Hill Terrace, 522
Bpg 2001.04, 445-446
BPRP#2, 315
Brace, C. L., 304, 310, 331, 546-547, 558
Braga, José, 266
Brain, C. K., 201, 207, 283, 286, 316, 374, 380, 412
Bramble, Dennis,162-165, 396
braquiación, 108-110, 116, 119, 125, 127, 130, 146, 227-233
Bräuer, G., 322, 519, 572, 575-576, 585, 675-676
brecha, véase también espeleotema
Brecha Gris (de Makapansgat), 205
bregma, 337, 582, 591
Breuil, abate, 412, 670
Brillanceau, Abel, 274
Brn-1996.04, 446
Brno 2, 677
Broadfield, Douglas, 591, 594
Brock, A., 205
Broken Hill, véase también Kabwe
Bromage, T. G., 198, 313, 331, 551
Bronn, Heinrich Georg, 515
Brooks, A. S., 226, 374, 519, 571-572, 574, 675
Broom, R., 207, 241-242, 266, 279, 285-287, 340, 363, 436, 440, 616-617

Brose, D. S., 536, 554
Brown, Barbara, 189, 192, 214, 214, 215, 292
Brown, F. H., 179, 186, 189, 191-192, 203, 210, 257, 258, 292, 332, 423-424, 432, 577-578,
Brown, W. M., 653
BRT-VP-2/73, 183, 261, 355-356
Bruce, E. J., 78, 150, 226-227, 230
Bruckner, Eduard, 473-474
Brumm, Adam, 615-616
Bruner, Emiliano, 438, 575, 595
Brunet, M., 199, 217-219, 240, 274-275, 356, 363, 365-366
Brunhes (subcrón), 98-99, 191, 209, 408, 412, 439, 451, 456, 473, 488-491, 505, 517, 615
BSC, concepto biológico de especie, 57-59, 62-64, 348, 454, 467-468
BSNN49/P27, 424-425
Budapest, 526
Bukit Bunuh, 404
Bukuran, 445
Bulgaria, 472, 502
Bunn, H. T., 375
burnt cave earth, 412
Burtele, localidad de Hadar, 183-184, 261, 355
Bush, M. E., 149
Busidima, 242
Butler, D., 219
Butzer, K. W., 210
Bye, B. A., 390

^{13}C, 247, 557
$^{13}C/^{12}C$, 283
^{14}C, 96, 384, 604-605, 643
C1-C5 (nivel de Sangiran), 444
C/P3 (complejo funcional dental), 219, 225, 257
caballo, 63-64, 179, 528
cabeza del fémur, 286
CADPS2 (gen), 647
calcáneo, 152, 164, 255, 270, 273-274
calcarenita, 490
calentamiento, véase cambio climático
caliza, 211, 270, 489-490, 492, 526, 560
calota, 144, 284, 291, 322, 403, 423, 430, 434, 437, 441-442, 445-447, 449, 495-497, 532, 541-542, 575, 577, 583, 588, 590-591, 597, 623, 679
Camarina (umbral batimétrico), 486
Camarinal (cabo), 486
cambio climático, 70, 134, 176-177, 181, 277, 285, 391, 395, 474, 504
Cameron, David, 115
Campbell, B. G., 521, 541
Campogrande, 496
Can Llobateres, 114-115, 125
canal pélvico, 169-170, 250, 534
caníbal, canibalismo, 414, 521
canino (diente), 91-93, 123, 127, 139-141, 143, 217-221, 223-225, 248, 250, 260, 265, 268, 274, 280, 285, 287, 289, 292, 305, 309, 315, 323, 326, 354, 423, 433, 493, 516, 532, 552, 557
Canis, 517
Cann, Howard, 682-683
Cann, R. L., 514, 587, 653, 663
capacidad
  cognitiva, 371, 375, 608, 614, 618
  craneal, volumen craneal 139, 143, 169, 217, 256, 263, 267, 272, 278, 293, 295, 302, 307-310, 312, 323, 334, 336-338, 376, 378, 381, 423, 429-431, 435-436, 441, 447, 449, 457, 493, 495, 519, 521, 526, 532, 552, 563, 572, 576, 593, 597, 603
  de carga (K), 175-176
  estética, 139
  moral, 142
Capas de Laetoli, 155, 197
Cape Hangklip, 670
Capreolus, 526
cara, forma facial, 119, 125, 139, 169, 218, 245-246, 248, 255, 262, 266, 273, 279-281, 285, 288, 291, 293, 307-308, 311, 333-334, 429-430, 432-433, 436, 491, 519, 521, 527, 556-557, 572, 575-576, 578, 590, 593, 596, 607, 651-652, 681
carácter
  análogo, véase analogía
  derivado, véase apomorfia
  homólogo, véase homología
  primitivo, véase plesiomorfia
Caramelli, David, 627-628
Carbonell, E., 371, 396-397, 472-473, 487-492, 494, 498-499, 508, 510-512, 531, 536
Carlson, Kristian, 229, 273
carnicería, 374-375, 379, 390, 584
carnívoro, 55, 96, 151, 195, 199-200, 281-283
Carotenuto, Francesco, 609
Carpolestes, 104
carrera, marcha rápida, 162-165, 167-168
Carroll, Sean, 138-139, 651, 681
carroñeo, carroñero, 163, 277, 283, 305, 375, 557
Caspari, Rachel, 513-514, 585, 650
Castel di Guido, 518, 537
Castor, 517, 526
catarrino, 73, 85, 127
caucásico, 45, 613
Cáucaso, 397, 407, 623, 629
Caune de l'Arago, véase Arago
Cavalli-Sforza, L. L., 655
Cave of Hearths, 572
caverna dolomítica, 201-202, 211, 603
cavidad nasal (nariz), 106, 319, 521, 556-557
caza, 141, 163, 176, 277, 305, 369, 375, 515, 557-558
cazadores-recolectores, 175, 282, 664, 675
Cela Conde, C. J., 20, 36-37, 42-43, 58, 67, 70, 81-82, 241, 263, 265, 341, 465, 666
Célebes, 614
cenizas volcánicas, véase también toba e intrusión volcánica
Cenozoico, 99
Ceprano (cráneo), 439, 458-459, 496-498
Ceprano (localidad), 472, 480, 486, 507, 518
Ceprano 1 (yacimiento), 495, 502, 507, 537
Ceprano 2 (yacimiento), 495, 502, 507, 537
Ceprano, 439, 458-459, 472, 480, 486, 495-498, 502, 506-509, 518, 537
Ceratotherium, 200
Cercocebus, véase mangabey
cercopiteco, véase mono cercopiteco
cercopitecos, véase Cercopithecoidea
Cercopithecoidea (familia), 73-74, 85, 101-102, 106
cerdo, 182
cerebro, 42-43, 81, 138-139, 141-142, 144, 236, 246, 256, 305, 325, 374, 378, 426-427, 546, 552-553, 608-609, 618, 665
Cerling, Thure, 190, 285
Cervus, 522, 526
Chad (lago), 173, 198-200, 215, 218, 240, 274, 330, 341, 351, 356, 363-368, 481-482
châine opératoire, 385-387, 398, 400, 408, 502-503, 538
Chaline, J., 78, 134, 275
Chalkidiki, 523
Chamberlain, A. T., 279, 310, 343
Champs-de-Chaume, 537
Chang, Kenneth, 633
Chao, T. K., 453

Chaplin, George, 685
Charente-Maritime, 547
Chari, 190-191
châtelperroniense (cultura), 536-537, 547
Cheboit, 219-220
Checoslovaquia, 545
Chemeng, 590
Chemeron, 174, 177, 366-368
Chemeron (Formación), 193, 315, 318, 363,
Chemoigut (Formación), 293
Chen, T., 596
Chenchiawo (Chen-Chia, o Jia,-Wo), 449
Chesowanja, 92, 174, 290-291, 293, 297, 363, 366-368, 411
Chiarelli, B., 78
Chilhac, 472-473, 502
chimpancé, 61, 75, 79-81, 85, 88, 107, 118, 127, 134-135, 138, 140, 142, 145-146, 148, 158, 163, 169, 214, 223, 225, 235, 246, 269, 275-276, 324, 344, 370, 417, 425, 441, 629, 643, 645-646, 657-658, 667
Chimpanzee, Sequencing and Analysis Consortium,
China, 402, 404, 406-408, 412, 416, 421, 441, 444, 447-449, 451-452, 457, 475, 510, 587, 588, 591, 593-596, 598, 600, 667
Chiwondo (región fosiífera), 198, 313
Chiwondo Beds, 198, 293, 313
chopper, 378, 381, 383, 385, 388, 397, 399-400, 407, 412, 503, 527, 536
Chororapithecus, 109, 112, 123-124, 129, 134, 213
Churchill, Steven, 557, 671
ciclo climático, 395-397
cigomático (hueso), 106, 123, 262, 269, 279, 295, 311, 318, 334-335, 337, 376, 430, 439, 508, 524, 527, 549, 576
Cinderella, véase OH 13,
Ciochon, R. L., 84, 215, 408, 450, 455-457
Circeo, monte, 535, 579
circulación de Walker, 177-178
citocromo c, 31
citosina, 33, 38, 645
clactoniense (cultura), 501, 527, 539
cladística, 57, 61-63, 65, 68, 85, 87, 89, 132-133, 178, 227, 301, 329, 354, 369, 417-418, 461, 594
cladística transformada/reformada, 63, 65-67, 88, 133, 340, 354, 418
clado, 62-63, 78-79, 82-83, 89, 116, 118, 124-125, 137-138, 145, 166, 214, 229, 233, 235-236, 250, 294, 339, 349-350, 362, 365, 550, 583, 610
cladogénesis, 20, 64, 88, 213, 221, 225, 240, 263, 277, 285, 313, 315, 358, 366, 416, 418, 558, 585
cladograma, 62, 65, 67-69, 76, 83, 86, 88, 121-122, 132-133, 147, 227-228, 230-231, 235, 277, 316-317, 340-342, 431, 459, 469, 558, 639
Clark Howell, F., 302, 310, 313, 517, 520-521, 525, 549-550, 554, 557, 568
Clark, Geoffrey, 536
Clark, J. Desmond, 371, 389-390, 409, 411, 440, 574, 579
Clark, Le Gros, 84, 129, 143, 302, 442
Clarke, R. J., 151, 158, 202, 204, 267, 269-272, 287, 306, 316-317, 343, 363, 374, 440, 467, 495, 497, 507, 572, 584
clásico, véase neandertal «clásico»
clasificación, véase taxonomía
clasto, 411, 490
clavícula, 117-118, 153, 224, 248-249, 255, 268-269, 302, 306, 377, 403, 508, 613
Cliff, Robert, 204, 206, 269
clima frío (adaptación), 171, 555
clonación, 31, 624
Close, A., 675
Clyde, William, 131-133
coalescencia, 629, 652-656, 660, 662
COB 101, 284
Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, 332, 341
codón, véase triplete
Coe, Robert, 491
coeficiente de difusión, 176
coeficiente de dispersión poblacional (DQ, *dispersion quoficient*), 394, 420
coeficiente de variación del volumen craneal, 335-336
Coffing, Katherine, 347-348
Cohen, M. N., 427
Cohuna, 677
colágeno, 557
Collapsed Fill (CF, relleno colapsado. Drimolen), 211
Collard, M., 60, 83, 221, 230, 236, 252, 303, 312, 331, 341, 343, 347, 357, 418, 465, 585
Collard, Nicole, 323
colonización
de África, 348, 409
de América, 665
de Asia, 320, 407, 419, 422, 444, 634
de Australia, 587, 614
de China, 408, 448
de Europa, 471, 473, 481, 486, 498, 500-502, 506, 518, 527, 536, 631
de Java, 402, 442-443, 445
Colobinae, 85, 199
color de la piel, 685
columna lumbar, columna vertebral, espina dorsal, 109, 138-139, 145-146, 532, 546, 549, 577
Combe-Capelle, 677
comparación faunística, véase biocronología
competencia, 94, 281, 499
complejo antígeno del leucocito humano (*Human Leukocyte Antigen,* HLA), 656
complejo histocompatible principal (*Main Histocompatibility Complex;* véase MHC), 656
Comstock, J. A., 77
concepto adaptativo de género, 69-70, 236
concepto biológico de especie, 57, 59, 648
concepto evolutivo de especie, 57, 59, 466-467
conchas perforadas, 669
Condemi, S., 512, 535
conducta arbórea, 115, 119, 131, 251, 256, 271, 344
Conroy, G. C., 267, 310, 436, 543-544, 562, 574, 600
consistencia (de las especies), 330
constricción postorbital, 334, 594, 597
contaminación (del DNA), 627, 629, 642-643, 645
continuidad, véase hipótesis multirregional
convergencia (de rasgos), 72, 348-349
convergencia, 70-72, 110, 119, 348-349, 600
Cook, J., 544
Cooke, Basil, 190, 198, 205
Cooper, Alan, 622, 626, 630-631
cooperación, 375, 427
Coppens, Y., 134, 161-162, 185-186, 240, 243, 251, 275, 288, 292, 295
Corea, 600-601
corredor levantino, 211, 320, 392, 397, 481-484
Corrèze, 546
Corruccini, R., 116, 215

costilla, 117, 164, 255, 403, 423, 495, 508, 533, 541, 595, 623
coxal, 595-596, 610
Cracraft, J., 66
cráneo 14 (Sima de los Huesos), 532-534
cráneo 4 (Atapuerca), 532
cráneo 5 (Atapuerca), 532-533
cráneo 5 (Sima de los huesos), 532-533
cráneo 6 (Sima de los Huesos), 532
cráneo V (Zhoukoudian), 598
craneosinostosis, 532
Creniana (fauna), 524
cresta occipital, 265, 310, 455, 495
cresta petrosa del timpánico, 607
cresta sagital, 67, 266, 269, 278, 280, 285, 287-289, 292, 294-296, 350
cresta supramastoidea, 439, 462
Cretácico, 99
Croacia, 543, 545, 557, 628-629, 638, 642-643
Crocodylus, 198, 574
Crocuta, 179
Croll, James, 474
Cro-Magnon (localidad), 579
Cro-Magnon 1, 677
Cro-Magnon 3, 677
cromañón (fósil), 627-628, 670
Cromeriense, 477, 500-501, 517-518
cromosoma Y, 645-646, 662, 677
Crompton, Robin, 116, 118, 121, 161, 233
Cronin, J. E., 106
cronoespecie, 64-65
cronología corta *(short chronology),* 471, 473, 498, 506-507, 512, 525
Crow, T. J., 647
Crozant, 274, 505
Crummett, Tracy, 450
Crusafont, M., 130
CT, véase tomografía computacional
cuadrupedia arbórea, 115-116, 119, 127-128, 146
cuarcita, 388, 398, 489, 492
cuarzo, 97, 371, 377-378, 398, 527, 604
cúbito, 101, 117, 224, 233, 248-251, 263, 270-271, 423, 430, 595-596, 606, 671
cuello de botella, véase también efecto fundador
cuello de botella poblacional, 652, 663
Cuesta de la Bajada, 537
Cueva del Silo (Atapuerca), 487, 529
Cueva Mayor (Atapuerca), 487, 529-530
Cúllar Baza 1, 480
cultura, 21, 90, 140-142, 162, 169, 172, 181, 193, 196, 197, 277, 283, 288, 289, 293, 305, 347, 369-376, 378, 380-386, 388-392, 394-398, 400-402, 404, 405, 407-409, 411, 412, 416, 419-421, 427, 461, 466, 467, 469, 473, 484, 499, 502, 503, 527, 536-539, 546, 554, 565-571, 584, 615, 616, 621, 630, 632, 633, 651, 670, 674, 681, 686, 687
cultura de los chimpancés, 369-370
cultura osteodontoquerática, 373
cuneiforme, 151-152, 270
Curnoe, Darren, 61, 207, 315-319, 365-366, 375, 584, 678-680
Corruccini, Robert, 116, 215
Curtiss, G. H., 96, 195, 388
curva logística del crecimiento de poblaciones, 175
Czarnetzki, Alfred, 472, 497-498, 506, 608

d'Errico, F., 211, 313, 373
D211, 211, 321-322
D2280, 322-323, 458-459, 463-464, 466, 613
D2282, 322-323, 459, 613
D2700, 323-324, 613
D2735, 323
D3900, 324, 326
D3901, 325
D4167, 325
D4507, 325
Dainton, M., 229
Daka, 67, 185, 432, 437-439, 458-459, 461, 466, 468, 579
Dakanihylo (miembro de la formación Bouri), 185, 437
Dakanihylo, véase Daka,
Dal (Formación), 177
Dali (cráneo), 458, 592, 596-597, 600
Dali (localidad), 601
Damasio, H., 140
Danakil (Formación), 433, 435, 481, 483, 675
Danubio, río, 473-474, 502
Dar-es-Soltane, 678-679
Dart, R. A., 166, 200, 210, 239-241, 253, 265, 272, 281, 303, 305, 341, 360, 372-375, 673
Darwin, Charles, 19-26, 29-30, 46, 49-50, 117, 122, 140-142, 144, 174, 215, 347, 441, 543, 681
darwinismo, 27
darwinismo social, 26
datación (métodos), 95, 97, 114, 195, 251, 307, 408, 433, 437, 507, 524, 532, 567, 604, 626, 673
Davidson, I., 370
Davis, P. R., 150, 346
Dawson, Charles, 142-143
Day, M. H., 153, 156-157, 169, 195, 201, 222, 251-252, 287, 302, 341, 423, 430, 435, 442, 449, 516, 522, 529, 547, 558, 571-572, 574, 576-578, 610, 675
DD, véase Denen Dora
De Bonis, L., 122, 125
De Heinzelin, J., 185-186, 263-264, 383, 437, 579
De Lumley, H., 518, 527-529, 537
De Lumley, M. A., 441, 457, 495, 527-529, 534
De Ruiter, Darryl, 203, 285-287
De Villiers, H., 669
De Vos, J., 443
De Waal, F. B. M., 370
De'e, 678
Deacon, H. J., 669-673
Dean, D., 291, 322, 534-535, 544, 551
Dear Boy, véase OH 5
decoración, véase también ornamento
Dederiyeh, 553
dedo gordo, 151-152, 154, 156, 158, 161-162, 164, 302, 306, 343
Deeb, S. S., 655
Deinard, A., 79
Deino, Allan, 184, 193, 197-198, 251, 313, 315, 363, 438
delección (del material genético), 37, 41-42, 80
Deloison, Y., 147, 152-153, 158, 346
Delson, E., 66, 81, 126, 207, 209-210, 322, 350, 363, 548-549, 590-591
demanda energética, 553-554
Demas, M., 158
deme, 354, 458-459, 506
DeMenocal, Peter, 180, 203, 395-396
Denen Dora, miembro de la formación Hadar, 182-183, 247
Denisova (falange), 640
denisovanos, 666-668, 675
Dennell, R. W., 400, 457, 473, 500, 504, 511, 641-642
denticulado (musteriense), 536
Denton, G. H., 475
deriva continental, 73
deriva genética, 45-46, 70, 462, 557, 606, 629, 631, 681
desaminación, 645
desarrollo ontogenético, véase ontogénesis

desde África, véase también Hipótesis de reemplazamiento, Arca de Noé y Eva mitocondrial
desértico (ambiente), 188, 198, 664
DeSilva, Jeremy, 169-170, 253, 354
Desmond Clark, J., 371, 389, 411, 574, 579, 664
Dewey, Henry, 521
diabase, 398
Diamond, J., 614
diastema, 103, 549-550
Dicerorhinus, 526
DID-VP-1/80, 224
Didwana, 401-402
Die Kelders Cave, 669
diente, 210, 225, 279, 315, 432, 449, 575-576, 584, 605-606, 672
dientes de dragón, véase también huesos de dragón
dieta, ingesta, 277, 279, 281-283, 285, 294, 347, 353-354, 374, 394, 427, 557, 598
Díez Martín, Fernando, 371, 539
Digiba Dora, miembro de la formación Adu Asa, 184, 224
Dik Hill (formación), 177, 307
Dik-1-1, 254-256
Dik-2, 254
Dikika, localidad de Hadar, 183, 254, 264, 363, 372
dimorfismo sexual, 93, 218, 250, 287, 291, 333-334, 336, 426, 446, 534, 550, 671
Dina y Jalalpur, 401-402
Dinofelis, 199
discoide, 379, 383, 504
dispersión poblacional, 394-395, 420
dispersión, dispersiones, véanse también oleada migratoria y migración
displasia cleidocraneal, 647, 665
distancia genética, 61, 80, 559, 642
distancia inmunológica, 77
Distribución de Poisson, 654
diversidad genética de la humanidad, 681
Djebel Irhoud, véase Irhoud, 491, 551, 572-573, 576, 581-583, 671, 674, 677
Djourab, 218, 274-275
DK1 (miembro de Die Kelders), 672
Dmanisi, 211-212, 320, 322-325, 338, 348, 363-364, 367, 392, 397, 399-400, 416, 419, 422, 439, 446, 458, 463, 506
DNA fósil, 622, 639
DNA mitocondrial, véase también mtDNA, 621-622, 625, 639, 653-654, 656
DNH 1 a DNH 6, 284
DNH 7 y DNH 8, 279, 284
DNH 10, 284
DNH 12, 284
DNH 14, 284
DNH 15, 284
DNH 16, 284
DNH 17, 284
DNH 18, 284
DNH 19, 284
DNH 20, 284
DNH 21, 284
DNH 22, 284
DNH 23, 284
DNH 25, 284
DNH 26, 284
DNH 27, 284
DNH 29, 284
DNH 36, 284
DNH 38, 284
DNH 40, 284
DNH 41, 284
DNH 42, 284
DNH 44, 284
DNH 46, 284
DNH 47, 284
DNH 51, 284
DNH 54, 284
DNH 56, 284
DNH 58, 284
DNH 59, 284
DNH 60, 284
DNH 67, 284
DNH 68, 284
DNH 70, 318
DNH 72, 284
DNH 73, 284
DNH 74, 284
DNH 75, 284
DNH 77, 284
DNH 78, 284
DNH 80, 284
doble articulación del lenguaje humano, 168
Dobson, Seth, 268
Dolni Vestonice 2, 677
dolomita, véase caverna dolomítica
Domínguez-Rodrigo, M., 375, 379-380, 576
Dong Xingren, 597
Dong, X., 597
Donggutuo, 449, 451
Dordogne, 547
Dorit, R. L., 662
Dorn-Dürkheim, 472-473, 518
dosis UVMED, 685
Douglas, Rodney, 584
DQ, véase coeficiente de dispersión poblacional
Dragon Bone Hill, 452
dragón de Komodo, 609
DRB1 (gen), 657-662
Drennan, M. R., 575
Dreyer, Thomas, 519, 583
Drimolen (caverna dolomítica), 200, 210-211, 287-288, 318, 366-368, 373
driopitecinos, 112, 115, 119, 122, 125-126, 128-129
Drosophila, 35, 138
Drummond, Alexei, 630
Dryopithecinae (subfamilia), 114, 117, 119, 121
Dryopithecus, 108-109, 111-112, 114-115, 117-118, 120-122, 127, 129-134, 233
Duarte, C., 631
Dubois, E., 144, 165, 301, 417, 423, 441
Durband, Arthur, 462, 593-594
Dursunlu, 419
Düssel, río, 541
Düsseldorf, 541
DYRK1A (gen), 647

E7 (nivel de la Sima del Elefante), 488
E9 (nivel de la Sima del Elefante), 488-490, 510
E14 (nivel de la Sima del Elefante), 488
E18 (nivel de la Sima del Elefante), 488
E691, 573-574
East Side Story, 134
East Turkana, 466
Eastern Cape, 663, 673
Eck, G. G., 163, 165
Edad de Piedra Media africana (MSA, *Middle Stone Age*), 569-570, 674
Edad de Piedra Superior africana (LSA), 570
Edad del Bronce, 486, 529
edéntulo (cráneo, maxilar, mandíbula), 295, 324, 326, 420
Edey, M. A., 245-247
efecto fundador, véase también cuello de botella o deriva genética
eficacia biológica *(fitness),* 46-47, 608
eficacia de la bipedia, véase también balance energético
Egipto, 105, 108, 393, 463, 613, 675, 678
EH 06, 576
Ehringsdorf, 526, 535, 544
El Hamra, 435, 575

El Sidrón (localidad neandertal), 553, 628, 630, 638, 642-643
Elandsfontein, 572, 575
Elberfeld, 541
Eldredge, N., 65-66, 81
elefante enano, véase *Stegodon*
elefantes, 32, 182, 199, 515, 614, 617
elementos-traza, 191
Elephas, 179, 515, 517, 520, 522, 574
Eliye Springs, 582
el-Wad, 560
embriología, 32, 54
empujón evolutivo, 88
enanismo, 606, 608-609
encefalización, 142, 551
enfriamiento, véase cambio climático y glaciación
Engis (cráneo infantil), 544
Engis (cueva), 543, 545
Engis 2, 628
Ennouchi, E., 583
enterramiento, véase también tumba
enzima, 31, 37-38, 625, 638, 645
Eoceno, 64, 102-105, 658
EP 1000/98, 295
EP 1500/01, 295-296, 299
época, 82, 94, 99, 153, 216, 415, 475, 477, 524
Equatorius, 109, 113-117, 119, 121, 129, 131-134, 235
Equus, 64, 176, 517, 522, 526, 574
Equus Cave, 571, 669
Eritrea, 244, 433-434, 439, 458, 483
Erk-el-Ahmar (Formación), 392
Erlich, H. A., 657
error de muestreo, véase deriva genética
ES-11693, 519, 582
ESC, concepto evolutivo de especie, 57-59, 64, 466-469
escafoides, 151-152, 233
Escalante, A., 657, 660, 662-663
escama frontal, 572
escáner, 256, 521, 584, 607
esfenoides, 146, 576
eslabón perdido, 27
esmalte dental, espesor, 110, 120, 123, 125-126, 128-131, 220, 223-224
espacio retromolar, 678
España, 95, 105, 114, 117, 120, 125, 234, 391, 424, 439, 458, 472, 480, 486-487, 499, 502, 504, 506, 518, 537, 543, 553, 628, 630, 638, 642-643, 654
especiación alopátrica, 58, 354
especiación simpátrica, 58, 372, 466
especie, 17, 29, 39-40, 54-55, 57-64, 68-69, 122, 131, 216, 218
especie basal, 62-64
especie hermana, 62-63, 66, 352
especie hija, 65
especie madre, 62, 65
especie única (hipótesis), 331-332
espectrometría de masas con ionización térmica (*Thermal-ionization mass-spectroscopy,* TIMS), 532
espeleotema, véase también brecha
espesor dental relativo (RET), 120
espín electrónico, 97, 405, 451, 544, 565, 588, 596, 604
esquirla, véase también lasca
esquizofrenia, 647
ESR, véase resonancia de espín electrónico
Estado Libre, 583
estratigrafía, 94, 103, 124, 183, 185, 187, 190, 202, 207-209, 211, 259, 296, 360, 433, 444, 490, 494, 516, 528, 565, 577, 641, 678
estratocladística, 66, 132-134
estratocladograma, 132
estudios inmunológicos, 60, 74-76, 78, 82, 133
Etiopía, 116, 165, 174, 176, 182, 186-187, 223, 226, 244, 254, 256, 259, 271, 290, 294, 307, 314, 363, 364, 380, 416, 439
Etler, D. A., 450, 595, 600
etnocentrismo, 650
etología, 32
euprimates, 103-104
Eurasia, 105, 108, 122, 178, 406, 415-416, 420-421, 458, 463, 479-480, 483, 614, 668, 674, 678-679, 683-684
Europa, 103, 105, 108-109, 125, 129-130, 173, 176, 320, 371, 383, 407, 409, 415-416, 420-423, 427, 460, 463, 465, 471-473, 475, 477-482, 484-486, 488, 498-500, 502-506, 509-510, 513-515, 519-521, 525, 527, 536, 538-539, 543-544, 546-547, 549, 553, 558, 568-570, 572, 585-586, 588, 595, 611, 616, 626, 630-635, 642, 653, 665-666, 671-672, 674, 683-684
EV 9001, 595
EV 9002, 595
Eva mitocondrial, véase también Arca de Noé, Desde África e Hipótesis de reemplazamiento
Eva mitocondrial, véase hipótesis «desde África»
Evernden, J. F., 96, 195, 388
evolución divergente, 655
evolución en mosaico, 217, 228, 246, 577, 585, 631, 675
evolución filética, véase anagénesis
evolución lineal, véase anagénesis
exaptación, 60, 231
excentricidad terrestre (variación), 474
exclusión competitiva, véase principio de la exclusión competitiva
expansión, véase dispersión poblacional
Extension Site, 374
extinción (de los neandertales), 20, 105, 130, 178-179, 415, 498, 500-504, 511, 547-549
extremidades inferiores, 142, 145, 147, 150, 242-243, 268, 346, 555, 561
extremidades superiores, 116, 127, 150, 232-233, 254, 267, 344, 554, 610-611
Eyasi (localidad), 197
Eyasi (meseta), 197
Eyasi I, 576-577

F.L.K., 376
F203, 291
facies D (Malapa), 211
falange, 118-119, 152, 210, 220, 223-224, 235, 259, 268, 270-271, 302, 306, 344, 346, 355, 508, 631, 640, 672
Falk, D., 607-608, 618
familia, 35, 53-55, 57, 69, 73, 76
Fan, W., 657
Farrand, W. R., 565
fauna, 95, 108, 125, 176, 180-181, 190, 195, 198-200, 202-204, 207, 209-210, 214, 218, 247, 258, 372, 396, 420-421, 433, 435, 437, 442, 449, 478-480, 485, 488, 504, 517, 524-526, 531, 555, 565, 573-574, 583, 588, 614
fauna Villafranquiense, 179, 196
Fayum, 105
Feibel, C. S., 186
Feldhofer (cuevas), 541-543, 624
Feldhofer 2, 628
Felis, 55, 204
fémur, 109, 144-145, 147, 166-167, 219-221, 243-245, 250, 253, 255, 257, 260, 263, 268-269, 272, 286, 299, 307-308, 325, 331, 344-346, 379, 417, 423, 430, 437, 441, 508, 561-562, 605-606, 610, 631, 634, 675
fenética, 57, 69

Fengshudao, 406
fenotipo (diferencias, características, 80, 83, 647, 651-652, 654
Ferembach, D., 674
Fernández-Jalvo, Y., 196
Ferring, Reid, 212, 322, 325, 397, 419
feto, 146, 169
Figueroa, F., 656-657
Filipinas, 404, 654
filo, 64, 378-380, 384, 386-388, 518, 538
filogénesis (proceso general), 20, 61, 68-71, 80, 89-91, 128, 146, 149, 151, 173, 213, 227, 267, 331, 343, 461, 467, 648, 668
filogenia (de un linaje), 60
Finarelli, John, 131-133
Finlayson, Clive, 511-512, 548
Fischman, J., 223
Fish Hoek, 465, 667
fisura escamotimpánica, 593
fisura mastoidea, 423
Fitch, F. J., 190
fitness, véase aptitud biológica
Fleagle, J. G., 85, 102-103, 146, 577-578
flexión basicraneal, flexión de la base craneal, 66, 268, 447, 594
Flexor largo (tendón), 232
FLK (Frida Leakey Korongo), 195, 288, 301, 307
FLKNN, 301
flora, 478, 526, 555, 614
Flores (isla), 404, 485, 602-603, 612, 614-615, 617
Florisbad (calota), 584
Florisbad (localidad), 583, 671
Florisbad, 519, 571-573, 576-577, 582-584, 671
flujo genético, 45, 427, 514, 630, 634-636, 644, 653, 667-668
fluvial (ambiente), 574
focha de Nueva Zelanda (mtDNA fósil recuperado), 623
Foley, Robert, 479-480, 611
folívoro, 110, 120
fonolita, 377
Fonollosa-13, 105
Fontana Ranuccio, 480, 507, 537
Fontana Ranuccio 1 (yacimiento), 495, 496
Fontana Ranuccio 2 (yacimiento), 495, 496
foramen magnum, véase también base del cráneo
Forbes (cantera), 535, 545
Forbes Quarry, 543, 546, 549, 556
forma facial, véase cara
Formicola, V., 427
forrajeo, 167, 176, 373, 395
Fort Ternan, 107, 113, 129
fosa canina, 493
fosa nasal, 123, 557
fosa temporomandibular, 593
FOXP2 (gen), 80
Fragenberg, Karl-Werner, 497
Fragenberg, Otrud, 497
Francia, 117, 122, 219, 371, 384, 423, 465, 472, 480, 486, 504-505, 518, 527, 537, 543, 545-547, 552, 557, 559, 628, 642-643, 667
Franciscus, Robert, 170-171, 557, 610
frente, frontal, 248, 258, 263, 280, 289, 292-293, 432, 437-439, 446, 453-454, 491-492, 497, 508-509, 526, 544, 553, 572, 576, 591, 598, 671-672
frugívoro, 281, 283
FS-158 (KNM-ER 406), 291-292, 296, 298, 430
FS-210, 308
fuego (uso del), 408-414
Fuente Nueva, 472
Fuente Nueva 3, 480, 505
Fuhlrott, Johann, 541-543
Fuller, Chad, 577-578
FwJj14E, 161, 426
FxJh 5, 192
FxJj50, 411
FxJj20 (Koobi Fora), 411
FxJj50, 411

Gabunia, L., 211, 321-325, 363, 397, 416
Gadeb (Formación), 186-187, 411
Gadeb (meseta), 177, 390, 409
Gadeb 2A (depósito de herramientas líticas), 187
Gaillard, Claire, 403-405
GaJi10, 159-161
Galería (Atapuerca), 95, 487
Galiana, A., 663
Gamble, C. S., 544, 559, 563, 567-568
Ganopolski, A., 177
Gao Shijun, 596
Garralda, M. D., 424, 547
Garrod, D. A. E., 544, 560-561, 565, 568
Gaudzinski, Sabine, 472, 497
Gauss (cron), 99-100, 203-204
Gauss, G. F., 99, 204
Gauteng, 210-211
GDA-2, 284
Gebo, D. L., 109-110
Gee, H., 143, 223-224
Geffen, Eli, 553
Gehring, Walter, 71
gelada, 129
Geleijnse, Vera, 670-671
gen ortólogo, 71, 138
gen, 35-37, 39-40, 42-43, 48, 50, 71, 78, 80, 646-647, 653-658, 660-662, 668
GenBank, 625, 643
genealogía de genes, 653-654, 658, 660
genealogías de genes y genealogías de individuos, véase también parentesco genético y familiar
género, concepto adaptativo, 69-70, 72
genes HLA, véase también complejo antígeno del leucocito humano
genoma, 33, 35, 79-80, 467, 510, 568-569, 625, 636, 639, 642-647, 655, 664, 666-668
genotipo, 44, 47-49
Georgia, 211-212, 320, 322, 324-326, 338, 363-364, 392, 416, 439, 446, 458, 463, 506, 613
Gesher Benot Ya'aqov, 393, 412, 480
Giannecchini, M., 427
Gibbons, A., 221, 226, 356, 435, 631
Gibbs, S., 83
gibón, 85, 144
Gibraltar (localidad), 481, 543, 579
Gibraltar, cruce por parte de los homininos, 481, 484-485
Gicheru (Formación), 177
Gicheru, lago, 177
Gigantopithecus, 109, 112, 124, 126
Gil, E., 489
Gilbert, W. Henry, 67, 100, 204, 437, 459,
Gillespie, Richard, 626
Gilligan, Ian, 554-555
Ginzburg, Avishag, 553
Giorgini, M. S., 675
Giraffa, 576
glabela, 106, 119, 265, 287, 319, 334, 337, 491, 550, 591, 674
glabela, punto de medición craneal, véase también arco supraciliar y torus supraorbital,
glaciación, 177, 474-475
glaciar, véase glaciación
Gladysvale, caverna dolomítica, 210
Glazko, Galina, 78, 80, 213
Global Polarity Time Scale (GPTS), 489
globular (cráneo), globularidad craneal, 552

glúteo, 166
gneis, 398
Goldstein, D. B., 655-656
Gomboré, 433
Gomboré IB, 433
Gómez-Olivencia, Asier, 554
Gommery, Dominique, 220, 266
Gona, 171, 177, 222, 264, 372, 380-383, 385, 424-426
González-José, Rolando, 66, 468-469
Goodall, J. M., 369
Goodman, M., 60, 75-79, 81-84, 89, 133, 230
Goodwin, John, 670
Goodwin, W., 633
Gordon, Adam, 323, 609
Goren-Inbar, N., 412
Gorham, 486, 548
gorila, 74-76, 78-79, 81-86, 108, 111, 118, 120, 123-124, 127, 129, 133-135, 138, 140, 142, 147, 213-214, 218, 221, 223, 227, 229-232, 235, 323-324, 334, 351, 370, 614, 629, 658
gorílidos, véase Gorillidae
gorillini, gorilido, 86, 215, 221, 223
Gorilla, véase gorila
Gorillidae, familia, 85
Gowlett, J. A. J., 175
Grace, Laurie, 155
Gracia, Ana, 530-533, 575
grácil (australopiteco) véase hominino grácil
grado erectus, 435, 464, 465, 468, 549, 550
grado, 465, 519, 549-551, 572-574, 576, 581, 584, 668, 675
Grado I (humanos arcaicos africanos), 572-574, 584
Grado II (humanos arcaicos africanos), 573, 576, 580, 584
Grado III (humanos arcaicos africanos), 573, 581, 584
Grafenrain, 515, 517
Gran Dolina (Atapuerca), 472, 480, 486-488, 490, 492, 495, 498, 504, 507-512, 529, 551
Grand Coupure, 105
grava, 158, 182, 244, 489-490, 506, 515, 521
Graves, Ronda, 424
gravetiense (cultura), 371
Gray Sands, 576
Green, Richard, 642-648, 665-668
Greenfield, L. O., 215
Grenzbank, 403, 444, 446
Grine, F. E., 263-264, 279, 281, 294, 316-318, 336, 340-341, 343, 349-350, 354, 357, 460-461, 577, 669, 672-674
Groenlandia, 667
Grossman, Ari, 110
Grotte des Enfants 4, 677
Grouais-de-Chicheray, 537
Groves, C. P., 78, 81-83, 214, 310, 331, 335, 431, 436, 461, 544, 671-672
Grün, Rainer, 203, 453, 456, 524-525, 544, 566-567, 583, 588-589
grupo monofilético, 69, 76, 350
grupo parafilético, 69, 75-76, 81, 339-341
grupo polifilético, 69
Guangxi, 678
guanina, 33, 645
guano de murciélago, 489-490
Guattari, 545, 677
Guipert, Gaspar, 528
Gunther, E., 657
Günz (glaciación), 473, 475, 477, 500-501, 512, 517
Gunz, Phillipp, 552, 554, 676-677, 679
GVED *(Gladysvale Internal Deposit),* 210
GVH-1, 210
GVH-2, 210
GVH-7, 210
GVH-8, 210
GWM-10/P1, 223
GWM3/P1, 222
GWM5sw/P56, 222
Gwn-1993.09, 446
Gyllensten, U., 657

H 18 (Laetoli), 519
H1 *(H. antecessor),* 508
H2 *(H. antecessor),* 508
H3 *(H. antecessor),* 508
H4 *(H. antecessor),* 508
H5 *(H. antecessor),* 508
H5 (mandíbula), 508
H6 *(H. antecessor),* 508
Haberer, K.A., 452
habla, véase también lenguaje
hacha, 384, 386-387
Hadar (Formación), 94, 149, 182-184, 244, 247, 255, 264
Hadza, etnia, 664
Haeckel, Ernst, 141, 442, 650
Haesaerts, P., 186, 472
Haeusler, Martine, 306, 344-345
Haidle, Miriam Noël, 472-473, 506, 518, 521, 537
Haile-Selassie, Johannes, 183-184, 221, 224-225, 253-254, 261-263, 354-356, 433, 576, 580-582
Haleaka, 491
Hallgrimsson, Benedikt, 346
hamate, 232
Hammer, M. F., 662, 675-676
Han (población), 667
Han, río, 595
Han, etnia, 667
Hanish, 483
Hanoman 1, 445
Happisburgh, 472, 555
Har-A3 (formación Dawaitoli), 411
Harcourt-Smith, Will, 610-611
Hardy-Weinberg (ley), 44
Harris, J. M., 198, 251, 411
Harris, James, 198
Harris, John, 411
Harrison, T., 108, 111, 121, 126-127, 197, 234-235, 295-297, 349
Hartmann, Daniel, 515-516
Hartwig-Scherer, S., 344
Harvati, Katherina, 472, 516, 523, 525, 548-549
Hata (Formación), 264
Hatayae («Hata»), miembro de la formación Bouri, 184-185, 263-264, 579
Hathnora, 403
Hawai, 491
Hawks, J., 513-514
Hay, R. L., 154, 156, 195, 197, 302
Hayonim, 566
HCRP RC 911, 291, 293, 313
HCRP UR 501 (véase también UR 501), 313
Heads, Michael, 103
Heaton, Jason, 204
Hedenström, A., 374
Hedges, S. B., 80
Heidelberg, 515
Heim, J. L., 541, 555
Heinzelin, J., 185-186, 263-264, 383, 437, 579
Heiple, K. G., 229
Hejaz-Asir-Hadramaut, 483
Hellman, M., 108
hembra, 35, 44, 49-50, 91, 123, 162-163, 166, 169-170, 218, 221, 225, 245, 248-249, 255, 266, 272, 279, 287-288, 291, 306, 323, 332-335, 394, 422, 424, 426, 431, 446, 463, 494, 521, 532, 547, 561, 563, 568, 591, 593, 595, 603, 613-614, 645-646, 654, 663, 667, 671
hendidor *(cleaver),* 389, 402
Hennig, W., 61-66, 87-88, 133, 418
herencia de los caracteres adquiridos, 22, 28
herencia, mecanismos de la, 27-29, 58

Hermann, Esther, 370
herramienta, véase también cultura, tradición y talla lítica,
herramientas, 139-141, 187, 192, 209, 264, 289-290, 303, 305, 314-315, 348, 358, 369-383, 385-392, 395-397, 399-400, 402-403, 406, 411, 413, 419, 421, 445, 451, 481-482, 484, 495, 499, 512, 522, 528, 536, 547-548, 574-577, 579, 584, 616-618, 669-670, 673
Herries, Andy, 203, 205-207, 268-269, 317
Herto, 572-573, 576, 579-581
heterocigosis, 48-49
Hexian (cráneo), 458, 462, 593, 597, 599
Hexian (localidad), 422, 458, 462, 596, 600, 601
hibridación DNA, 77
hibridación neandertal/humano, 559, 631
híbrido (erectus y humano moderno), 680
híbrido (neandertal y humano moderno), 633
Hienidae, 199
Higgs, E. S., 563, 565
Hill, A., 135, 193, 198, 214-215, 313-315
Himachal Pradesh, 402
Hinton, Martin, 143
hioides, 562
hipodigma, 93, 147, 219-220, 222, 226-227, 230, 247, 251, 253, 256, 266, 290-292, 294, 298, 306, 312, 314, 318, 331, 333, 351, 357, 417, 436, 440, 451, 461, 494-495, 508-509, 511, 545, 606, 611
hipopótamos, 196
hipótesis
de la Asimilación, 680-681
de la especie única, véase especie única
de la Microcefalia, respecto de los homininos de Flores, 606
de reemplazamiento, véase también «desde África», Arca de Noé y Eva mitocondrial
del Aislamiento, respecto de los homininos de Flores, 606
del Reemplazamiento (HR), 513-514, 539, 559, 585, 587, 653, 667
Multirregional (HM), 513-514, 539, 559, 564, 585, 587, 593, 595, 600, 621, 627, 629, 653, 667, 677, 680
Hipparion, 155, 200
Hippopotamus, 176
Hispanopithecus, 109, 114-115, 118-119, 125
HM, véase Hipótesis Multirregional
Ho, C., 449
Hodotermitidae, 199
Hoedjiespunt, 669
Hofmeyr (cráneo), 673-675
Hofmeyr (localidad), 673, 678
Hofreiter, Michael, 622-623, 629
Hoggar-Tassili (región), 482
Hohlenstein 1, 677
Hohlenstein 2, 677
hoja, 106, 113, 282-283, 395, 503, 538, 570, 617
Holden, C., 557
Holliday, T. W., 610
Holloway, R. L., 263, 334, 337, 429-430, 534, 544, 618
Holoceno, 99, 102, 198, 402, 602-603, 617-619, 677
Holstein, 526
Holsteiniense (fauna), 525
Holton, Nathan, 557
hombre
de Bodo, 675
de Chemeron, 315, 318, 363, 366-368
de Mauer, 515-518, 525, 526, 535
de Pekín, véase Zhoukoudian y *Sinanthropus pekinensis*
de Piltdown, 142-143, 247
de Solo, véase Ngandong 7
de Tabarin, véase KNM-TH 13150
de Tautavel, véase Arago XXI
hombro (articulación), 109, 164, 256
home range, véase tamaño del territorio ocupado
Hominidae (familia), 54, 73-75, 81-82, 84-85, 87, 132, 416, 649
homínido, 55, 59, 74, 76, 81, 84, 127, 134, 155-156, 182, 212, 217-218, 244, 270, 272, 282, 324, 343, 376
Hominini (tribu), 54-55, 81, 85-87, 90, 137, 173, 193, 213, 222, 225, 229, 415-416, 649
hominino «grácil», 86, 193, 240-242, 252, 262, 272, 279, 281, 285, 289, 293, 308-309, 333, 340-341, 359
hominino «robusto», 86, 89, 193, 240-242, 252, 272, 279, 281, 283, 285, 287, 289-291, 297, 310, 317, 341, 349-350, 362-363
Hominoidea (superfamilia), 73, 76, 85, 101, 105, 107-108, 137, 649
hominoideo, 60-61, 73, 75-81, 83-84, 86, 89-90, 101, 105-119, 121-124, 127-130, 132, 134-136, 140, 146, 168, 213, 223, 227-228, 230-232, 234-235, 256, 275, 658, 660
Homo,
(Javanthropus) soloensis, 447, 519, 585, 588, 594
antecessor, 216, 465, 492-494, 498, 507-512, 536, 552, 611
breladensis, 544
calpicus, 543
cepranensis, 507, 519
diurnus, 650
erectus, 58, 62, 64, 67, 82, 93, 144, 147-148, 163, 165, 168, 176, 186, 218, 241, 256-257, 265, 282, 288, 290, 301-303, 305, 309-310, 312-313, 316, 320-325, 331, 333, 338, 343-344, 347-348, 362, 366, 383, 390, 394, 404, 414, 416-426, 429-432, 435-447, 449-452, 455, 457-462, 464-468, 485, 491, 495-496, 510, 513-515, 518-519, 521, 526, 529, 534-536, 539, 553, 569, 571-572, 574-576, 578-580, 584-585, 587-602, 606-612, 615, 634-635, 651, 668, 675, 680-681
erectus newyorkensis, 591
erectus pekinensis, 452, 454, 597-598
erectus sensu lato, 165, 312, 415, 419, 431-432, 435-437, 440, 461, 466, 468, 513
erectus sensu stricto, 312, 323, 419, 431, 449, 464, 466, 491, 495-496, 510, 513, 515, 580, 596, 612
ergaster, 58, 147, 185, 188, 192, 288, 293, 310, 322-324, 393, 404, 419, 427, 435-436, 438, 440, 449, 464, 466-467, 491, 507, 509, 513
floresiensis, 165, 178, 216, 441, 465, 511, 515, 606-607, 609-613, 617-619, 649
gautengensis, 216, 317-318, 320, 330, 363-366, 375, 460, 468
georgicus, 216, 320, 324, 330, 347-348, 363-364, 366-367, 392416, 429, 461, 610-611, 613
habilis, 58, 82, 90, 147, 149, 151-153, 168, 193, 247, 265, 268, 272, 282, 289, 301-310, 312-317, 319, 323-324, 330-339, 343-344, 346-347, 359, 361, 366, 376-377, 381, 383, 394, 420, 424, 429, 436-437, 439, 449, 457, 461, 491, 493, 585, 603, 611-612

habilis sensu stricto, 312-313, 324, 331-336, 491, 493
habilis sensu lato, 312-313, 317, 331-333, 335-339, 347
heidelbergensis, 517, 519, 534-535, 585, 600, 611, 630
helmei, 519, 571, 583, 585
leakeyi, 572
neanderthalensis (véase también neandertal), 82, 418, 506, 513, 515, 525, 534, 539, 541, 544, 546-547, 549, 553-554, 558-559, 568, 570, 585, 601, 611, 630, 634-635, 642, 649, 667, 669
nocturnus, 650
primigenius, 544
rhodesiensis, 507, 509, 519, 571, 573, 575, 585, 612-613
rudolfensis, véase *Kenyanthropus rudolfensis*
saldanensis, 575
sapiens «arcaico», 185, 403, 441
sapiens daliniensis, 585
sapiens idaltu, 579
sapiens neanderthalensis, 513, 558, 564, 601, 635
sapiens rhodesiensis, 575
sapiens, 54, 61, 63, 82, 87, 137, 153, 157, 166-167, 178, 196, 253, 315-316, 335-336, 338, 343-344, 347, 415, 417-418, 435, 438, 440, 447, 457, 462, 465, 510, 513-514, 519, 529, 536, 539, 541, 543-547, 549-551, 553, 558-559, 564-565, 568-569, 571-572, 575-578, 581, 583-587, 590, 593-595, 598-602, 607-611, 618-619, 626-627, 635, 646, 649-650, 652, 658, 663, 665-669, 671, 674-681
soloensis, 447, 519, 585, 588, 594
swanscombensis, 519
transprimigenius, 544
Homo VI (Qafzeh), 561
Homoioceras, 574
homoiología, 56, 60
homología, 54-55, 60, 71, 595
homoplasia, 56, 60, 71-72, 595
Homotherium, 179, 517
hongo, 625
Hooton, Earnest, 544
Hopefield, 572
Hopfield, 575
Hopwood, Arthur, 107
Horai, S., 654, 656, 662
Horai, Satoshi, 654, 656, 662
hornablenda, 444, 446
Hoshiarpur (región arqueológica), 402
Höss, M., 625, 631
Hostalets de Pierola, 114
Hou Yamei, 406-407
Howell, F. C., 67, 186, 302, 310, 313, 315-316, 517, 520-522, 524-525, 545, 549-550, 554, 557, 568, 575
Howells, W. W., 258, 432, 462, 558, 564, 579-580, 651
Howiesons Poort (MSA),
HOX (gen), 148
HOXB6 (gen), 79
Hoxne, 303, 537
Hoxniense, 477, 500-502, 520, 522
Hoxniense (fauna), 525
HR, véase Hipótesis del Reemplazamiento
Hrdlika, Ales, 573
Hrvatsko Zagorje, 643
*Hs*0302* (gen), 657-659, 661
*Hs*1103* (gen), 657, 659, 661
Huang Pei-Hua, 456
Huang, W. P., 406, 449-450, 597
Huanglong, 412, 678
Hubei, 595
Hublin, J. J., 170-171, 418, 435, 519, 534, 544, 575, 583, 650, 665, 674, 677
huellas de fisión,
huellas fósiles, 152-154, 156-157, 159-161, 198, 251, 419, 426
huesos de dragón, véase también dientes de dragón
hueso
calcáneo, 152, 164, 255, 270, 273-274
carpal, 232-233
carpo (región ósea), 232
cigomático, 106, 123, 269, 279, 295, 311, 318, 334, 376, 430, 508, 527, 549
clavícula, 117-118, 153, 224, 248-249, 255, 268, 302, 306, 377, 403, 508, 613
columna vertebral, 109, 138-139, 145-146, 546, 549, 577
costilla, 117, 164, 255, 403, 423, 495, 508, 533, 541, 595, 623
cresta sagital, 67, 266, 269, 278, 280, 285, 287-289, 292, 294-296, 350
cúbito, 101, 117, 224, 233, 248-251, 263, 270-271, 423, 430, 595-596, 606
cuneiforme, 151-152, 270
falange, 118-119, 152, 210, 220, 223-224, 235, 259, 268, 270-271, 302, 306, 344, 346, 355, 508, 631, 640, 672
fémur, 109, 144-145, 147, 166-167, 220-221, 243-245, 253, 255, 257, 260, 263, 268-269, 272, 307-308, 325, 344-346, 379, 417, 423, 430, 441, 508, 561-562, 605-606, 610, 631, 634, 675
hioides, 562
húmero, 117, 149, 220-221, 224, 233, 245, 248-251, 255, 257-260, 263, 268, 270, 307, 325, 344-346, 433, 574, 578, 606, 610, 613
ilion, 147-148, 166, 169, 269, 273, 348, 425
metacarpo, 232, 508
metatarso, 152, 255, 302, 347, 355-356, 508, 671
muñeca (conjunto óseo), 118, 229-230, 232-235, 270-271, 273, 610, 613
os capitate, 232
radio, 101, 117-118, 233-235, 248-249, 263, 270-272, 302, 307, 344, 488, 508, 543, 610, 671
vértebra, 117-118, 147-148, 267-268, 423-425, 508, 595
Huffman, O. Frank, 442-444
Hughes, A. R., 151, 315
Hulu, 455, 510, 597
humano «arcaico», véase sapiens «arcaico»
humanos modernos, 60, 91, 93, 137, 139, 146, 148-149, 152-153, 158, 163, 166, 169, 171, 236, 247, 250-251, 253-254, 256, 267, 269-270, 323-324, 326, 336, 338, 343-344, 346-348, 351, 371, 418, 425-427, 435, 447, 462, 465, 491, 507, 509-510, 512, 514-515, 519, 526, 534, 536, 539, 543, 545-547, 549-559, 561, 563, 565-570, 572, 576-581, 583-585, 587-588, 591-592, 595, 598-600, 602, 605-608, 610-611, 617-618, 621, 625-632, 634-636, 639-641, 643-644, 646, 647, 649
Humbu (Formación), 389
húmero, 117, 126, 149, 220-221, 224, 233, 245, 248-251, 255, 257-260, 263, 268, 270, 286, 307, 325, 344-346, 433, 574, 578, 610, 613
Hungría, 27, 114, 117, 463, 518, 537, 545
Huxley, J., 31, 464
HWKE, 377
Hyaena, 517
Hylobates, 85, 111-112, 121, 131-133, 174, 228-231, 358
Hylobatidae (familia), 74, 85

Hyodo, Masayuki, 443, 445
Hypperion, 179

Ibeas de Juarros, 487
Ileret, 159-161, 292, 426-427
ilion, 147-148, 166, 169, 269, 273, 348, 425
IMMR, véase *infant-mother mass ratio*
Inbar, Moshe, 412, 584
incisivo (diente), 55, 102, 106, 117, 126, 219-220, 223, 261, 265, 274, 281, 287, 289, 305, 309, 326, 392, 433, 436, 445, 449-451, 493, 524, 532, 547, 552, 572, 652
India, 32, 400-404, 407, 411, 441, 613
índice craneal, 337-338
índice de reflectancia, 685
Indonesia, 144, 400, 423, 441, 463-464, 575, 588-591, 593-594, 602-603, 613, 615
Indriati, Etty, 445, 589
industrias de transición, 536
infant-mother mass ratio (IMMR), 170
infraorden, 69, 73, 85, 101-102
Ingman, M., 655
insecto, 23, 25, 32, 39, 55-56, 71, 198, 283, 625
instrumentos líticos véase herramientas
interglaciar (periodo), 181, 395, 457, 473, 475, 477-479, 482, 499-502, 504, 526
interglaciar Günz-Mindel, 477, 500-501, 517
interglaciar Mindel-Riss, 501, 519-522, 526
interglaciar Riss-Würm, 477, 520, 544, 565
International Human Genome Sequencing Consortium, 79
International Stratigraphic Chart (ISC), 98-100, 475-477
Into Africa (hipótesis), 612
intrusión volcánica, véase también toba y cenizas volcánicas
inuit (etnia), 557
IPS-18800, 114
IPS-21350.1, 114, 117-120
IPS-35026, 114, 118-120
IPS-43000, 114, 120
IPS-80000, 125
Irak, 472, 484, 502-504, 544, 559, 562
Irán, 47, 58, 76, 172, 174, 240, 257, 277, 473, 484, 624, 637
Irhoud (Djebel Irhoud), 551, 571-573, 576, 581, 583, 671, 674, 677
Irhoud 1, 491, 582, 583, 674, 677
Irhoud 2, 583, 674, 677
Irhoud 3, 583, 674
Isaac, G. L., 175, 375, 383, 385-386, 388-390, 411
Isampur, 401
ISC, véase International Stratigraphic Chart
Isernia La Pineta, 472, 518
Ishida, H., 113, 115-116, 122-123, 214
Isimila, 384
isóbata, 478, 480, 485
isquion, 147-148, 166, 273
Israel, 392-393, 412, 419, 424, 425, 480, 486, 491, 559, 572, 669, 671, 678
Italia, 159, 439, 458, 472, 480, 484, 486, 495, 502, 504-506, 518, 537, 543, 545, 627
Iwo Eleru, 577, 678

Jabbour, Rebecca, 146
Jablonski, Nina, 137, 214, 276, 685-686
Jacob, T., 588-589, 591, 594, 607
Jacobs, J. A., 524-525
Jacovec (gruta, Sterkfontein), 202, 204-205, 268-269
Jaeger, J. J., 435, 575
Jakovec, véase Jacovec
James, Aronson, 182-183, 244-245, 247, 254
Jandori, 402
Jaramillo (subcrón), 98-99, 191, 433, 443, 445, 451, 488, 490-491, 505, 510
Java, 144, 165, 400, 402-405, 408, 412, 416, 421-422, 429, 441-450, 452, 457, 493, 588-590, 593-595, 600, 603, 614
Jean Dausset (fundación), 683
Jia Lanpo, 452
Jiefang, 596
Jiménez-Arenas, Juan Manuel, 337-338
Jinniushan (cráneo, coxal y cúbito), 595, 596, 600, 601
Jinniushan (localidad), 412, 424, 595, 601, 602
Johanson, Donald, 182, 207, 222, 240-241, 243-252, 254, 257-258, 307, 362, 597
Johnny's Child, véase OH 7,
Jolly, C. J., 285, 467
Jolly, Keith, 575
Jones, Peter, 154
Jordán, río, 393, 419
Jordán, valle, 181, 392, 397, 419, 484
Jorde, L. B., 681
Jouffroy, F., 148-149, 346
Jungers, W. L., 149, 158, 221, 316-317, 336, 610-611
junta temporomandibular, 439
Juu (lenguaje), 664

$^{40}K/^{40}Ar$, véase datación-métodos
K, véase capacidad de carga
Kabarnet, 193
Kabua, 675
Kabuh, formación; véase Bapang
Kabwe, véase también Broken Hill
Kabwe, 439, 458, 571, 573-574, 577, 579-580, 582, 591, 613, 671
Kabwe 1, 677
Kada Hadar, miembro de la formación Hadar, 182-183, 245, 247-248, 251, 254, 314, 381
Kaena (inversión paleomagnética), 99, 191, 205
Kahn, P., 631
Kaitio, miembro de la formación Nachukui, 192, 431
Kalahari, 664
Kalambo Falls, 384, 412
Kalb, J. E., 389, 574
Kaldevanhalli, 401
Kaletepe Deresi 3
Kalibeng (Formación), 442
Kalochoro, miembro de la formación Nachukui, 192
Kamikatsura (subcrón), 491
Kamoya's Hominid Site (KHS), 578
Kanapoi (Formación), 123, 174, 177, 192-193, 258-259, 261, 351-353, 363, 366-368
Kanellis, A., 524
Kangatukuseo, 294
Kaparaina, 193
Kapcheberek, 193, 219-220
Kappelman, J. J., 254, 427
Kapsomin, 219-220
Kapthurin (Formación), 137, 276
Kapthurin (lechos), 433
Karari, 160
Karat, miembro de la formación Konso, 187-188, 433
Karavanic, I., 643
Karen Behrensmeyer Site, véase KBS
Kariandusi (Formación), 177
Kariandusi, lago, 177
Karkanas, Panagiotis,
Kärlich, 472, 502, 504
Karpero, 472
Kataboi, miembro de la formación Nachukui, 192
Katoh, Shigegirho, 124, 187-188, 433

Kattwinkel, Wilhelm, 193
Kaufertsberg, 677
Kaufman, J., 657
Kaufmann, Erle, 130
Kay, R. F., 104, 160, 190, 281
Kayek, K. W., 673
Kayle, miembro de la formación Konso, 188, 433
Kayle, Richard, 187
KBS (edad de la toba), 189, 191, 309
KBS (toba), 97, 189-191, 308, 311, 332
KBS, miembro de la formación Koobi Fora, 189-191, 291-292, 332
KDS-VP-1-1, 256
Kebara (localidad), 385, 424, 554, 559, 562, 564-567
Kebara 2, 554
Kedung Cumpleng, 403
Keilmesser (complejo), 506
Keilor, 607
Keith, A., 142-143, 227, 543, 545, 561, 563-565, 575
Kelders Cave, 669
Kelley, Jay, 126-127
Kending Hills, 441
Kennard, A. S., 519
Kennedy, G. E., 332, 417-418, 422
Kent, Dennis, 99, 189, 191, 473, 480, 522
Kenyanthropus platyops, 147, 178, 262, 330, 341, 357, 611
kenyapitecino, 113, 116
Kenyapithecinae (subfamilia), 111-115, 121
Kenyapithecus, 109, 111-116, 121, 126, 129, 131-134
Keyser, A. W., 210-211, 279, 287-288
KGA (yacimiento), 188, 291
KGA4-14, 433
KGA7-395, 433, 434
KGA8-150, 433
KGA10-1, 433, 434
KGA10-188, 350-351, 433
KGA10-620, 433
KGA10-656, 433
KGA 10-1455, 284, 299
KGA 10-1720, 284, 299
KGA 10-2705, 284, 299
KGA 10-2741, 284, 299
KGA 10-506, 284, 299
KGA 10-525, 284, 293, 299, 350, 351
KGA 10-565, 284, 299
KGA 10-570, 284, 299
KGA 10-900, 284, 299
KGA11-350, 433
KGA12-970, 433
KH, véase Kada Hadar
Khoe-San (lengua), 664
Khoe-San (población), 663-664, 665, 671, 674
Khoisan, véase Khoe-San
Khoratpithecus, 109
KHS (Kamoya's Hominid Site; miembro de la formación Kibish), 578, 675
Kibish (Formación de la región fosilífera de Omo), 185, 577-578, 675
Kidd, K., 79
Kidder, James, 462
Kimbel, W. H., 207, 248, 250, 254, 310, 314, 317, 353, 362, 381, 464, 613
Kimeu, Kamoya, 309, 432
Kimura, M., 31
kinemática, análisis kinemático, 163
King, W., 541, 543
Kingston, J. D., 135
Kipsamaron, 113
Kirschvink, Joseph, 209
Klasies River, 572-573, 584, 669-673, 678
Klein, J., 656, 657
Klein, R. G., 569-570, 574, 669
KNM-BC 1, 315
KNM-BG 35250, 113-117
KNM-CH 1, 293
KNM-CH 302, 291, 299
KNM-CH 304, 291, 299
KNM-ER 403, 290-291, 298
KNM-ER 404, 290-291, 298
KNM-ER 405, 291, 298
KNM-ER 406, 291-292, 296, 298, 430
KNM-ER 407, 291, 298
KNM-ER 725, 291, 299
KNM-ER 726, 291, 298-299
KNM-ER 727, 291, 299
KNM-ER 728, 291, 299
KNM-ER 729, 291, 299
KNM-ER 730, 436
KNM-ER 731, 436
KNM-ER 732, 267, 291, 299
KNM-ER 733, 291, 299
KNM-ER 734, 436
KNM-ER 737, 423
KNM-ER 741, 150
KNM-ER 801, 291, 299
KNM-ER 802, 291, 299
KNM-ER 803, 436
KNM-ER 805, 291, 299
KNM-ER 806, 436
KNM-ER 807, 436
KNM-ER 808, 436
KNM-ER 809, 436
KNM-ER 810, 291, 299
KNM-ER 812, 291, 299
KNM-ER 813, 313, 333
KNM-ER 814, 291
KNM-ER 818, 291, 299
KNM-ER 819, 313, 333
KNM-ER 820, 282, 436
KNM-ER 992, 390, 436
KNM-ER 999, 675
KNM-ER 1170, 291, 299
KNM-ER 1171, 291, 299
KNM-ER 1467, 291, 299
KNM-ER 1468, 291, 299
KNM-ER 1469, 291, 299
KNM-ER 1470, 190, 267, 308-313, 316-317, 331-335, 337-339, 612-613
KNM-ER 1472, 308, 313, 331, 333
KNM-ER 1474, 308
KNM-ER 1475, 308
KNM-ER 1477, 291, 299
KNM-ER 1478, 313, 333
KNM-ER 1479, 291, 299, 334
KNM-ER 1480, 436
KNM-ER 1481, 313, 331, 333
KNM-ER 1483, 313, 333
KNM-ER 1500, 291, 299
KNM-ER 1501, 313, 333
KNM-ER 1502, 313, 333
KNM-ER 1509, 291, 299
KNM-ER 1590, 313, 331, 333, 451
KNM-ER 15930, 284, 291, 298
KNM-ER 15940, 284, 298
KNM-ER 15950, 284, 291, 298
KNM-ER 16841, 284, 291, 298
KNM-ER 17760, 284, 291, 298
KNM-ER 1801, 313, 331, 333
KNM-ER 1802, 313, 331, 333
KNM-ER 1803, 291, 299
KNM-ER 1804, 284, 291, 299
KNM-ER 1805, 310-311, 313, 333, 436
KNM-ER 1806, 291, 299
KNM-ER 1808, 344-345
KNM-ER 1813, 267, 309-313, 316-317, 323, 331-335, 338, 458, 612-613
KNM-ER 1816, 291, 299
KNM-ER 1819, 291, 299
KNM-ER 1820, 291, 299
KNM-ER 3228, 331, 348, 423
KNM-ER 3229, 291, 299
KNM-ER 3230, 299
KNM-ER 3729, 291, 299, 363
KNM-ER 3732, 313, 331, 333
KNM-ER 3733, 316, 338, 430, 438-439, 44, 458, 462, 466, 579, 613, 677

KNM-ER 3735, 310, 313, 333, 344-346
KNM-ER 3737, 291, 298
KNM-ER 3883, 431, 438-439, 462-463, 466, 579, 610, 613
KNM-ER 3884, 675
KNM-ER 3885, 291, 298
KNM-ER 3890, 291, 298
KNM-ER 3954, 298
KNM-ER 5429, 298
KNM-ER 5679, 291, 298
KNM-ER 5877, 298
KNM-ER 6082, 291, 298
KNM-ER 6128, 291, 298
KNM-ER 13750, 284, 298
KNM-ER 23000, 284
KNM-ER 25520, 284, 298
KNM-ER 30745, 260
KNM-ER 42700, 432, 439-440, 594
KNM-ER 60000, 188, 311, 313, 339
KNM-ER 62000, 188, 311, 313, 339
KNM-ER 62003, 188, 311, 313
KNM-KP 271, 258-259
KNM-KP 29281, 258-259, 353
KNM-KP 29283, 260
KNM-KP 29285, 258-259
KNM-KP 29287, 259
KNM-KP 31712, 258
KNM-KP 34725, 258-259
KNM-LT 329, 214
KNM-LU 335, 219-220
KNM-NA 46400, 123
KNM-NA 47594, 123
KNM-OL 45500, 438-439, 459-460
KNM-RU 7290, 107
KNM-RU 16000, 107
KNM-SH 8531, 122, 214
KNM-TH 28860, 114, 115, 117, 235
KNM-TH 45519, 137
KNM-TH 45520, 137
KNM-TH 45521, 137
KNM-WT 15000, 165, 256-257, 316, 326, 344-345, 394, 423-425, 432, 451, 459, 463, 574, 599
KNM-WT 16005, 294, 296, 298, 362
KNM-WT 16006, 257-258
KNM-WT 17000, 257, 292, 294-296, 298, 349-350, 362-363, 608
KNM-WT 17396, 284, 292, 298
KNM-WT 17400, 284, 296, 298, 362
KNM-WT 18600, 284, 292, 298
KNM-WT 22936, 258
KNM-WT 22944, 258
KNM-WT 38350, 262, 263
KNM-WT 40000, 257, 262-263, 357
KNM-WT 42718, 315
KNM-WT 8556, 257-258, 262-263
KNM-WT 8557, 258
knuckle-walking, véase nudilleo
Koboran, 405
Kobus, 574
Köhler, M., 105, 114, 118-119, 124-125
Kokiselei, 292
Kokiselei 4, 192, 390, 391
Kokiselei 5, 192
Kokkoros, P., 524
Konigsberg, L., 350-351
Konso (Formación), 174, 177, 187-188, 433
Konso-Gardula, 188, 390
Koobi Fora (Formación), 159-160, 188-189, 191
Koobi Fora, región fosilífera, 150, 159-160, 189, 308, 380, 411, 430
Koppe, Thomas, 555-556
Kordos, L., 114
Koro Toro, región fosiífera, 198, 200
Korolevo, 472
Korsi Dora, 183-184, 254
Koru, 107
Kow Swamp 5, 607, 677
Kozarnika, 472, 502-504
Kramer, A., 335-336
Kramer, P. A., 163, 165, 253
Kramers, Jan, 204
Krapina, 535, 545-546, 550
Krause, Johannes, 545, 633-634, 639-642, 665
Kretzoi, Miklós, 524, 527
Krings, M., 623, 625, 628
KRM 13400, 671-672
KRM 14695, 672
KRM 16424, 671-672
KRM 16425, 672
KRM 21776, 671, 672
KRM 41815, 671, 672
Kroll, E. M., 397
Kromdraai A, 207
Kromdraai B, 207, 209, 210
Kromdraai, caverna dolomítica, 174, 180, 200, 207, 209-210, 241-242, 279, 285-256, 289, 363, 336-368, 374
Ksar Akil, 559-560
KSD-VP-1/1, 149, 253-254, 354
KT 12, 200, 274
KT 12/H1 *(Abel),* 274, 275
KT 12/H2, 274
KT 13, 200
Kullmer, O., 291, 293-294
Kuman, Kathleen, 202, 317, 584
Kummer, B., 145
Kungwangling (Gongwangling), 449
Kunimatsu, Yukata, 123-124
Kunming, 678
Kurashina, H., 390, 409
Kurtén, Björn, 304, 456, 524
Kuseralee, miembro de la formación Sagantole, 185

L7A-125, 295-296, 298, 362, 363
L55-33, 297-298
L64-2, 291
L74A-21, 291
L338y-6, 291
L427-7, 291
L628-1, 291
L628-2, 291
L628-5, 291
L704-2, 291
L726-11, 291
La Celle, 537
La Chaise-de-Vouthon, 552
La Chapelle-aux-Saints (La Chapelle), 535, 545-546, 592, 628, 677
La Ferrassie I, 547, 677
La Ferrassie II, 547
La Ferrassie (locaidad), 535-536, 545-547, 568, 580
La Genetiere, 472
La Micoque, 537
La Morandiére, 472, 537
La Naulette, 546
La Noira, 472
La Quina 5, 677
La Quina, 535-537, 545-546, 579
La Terre-des-Sablons, 472
LA1, 380
LA2A, 380
LA2B, 380
LA2C, 380
LA2D, 380
lacustre (ambiente), 159, 195, 199, 405, 574
Laetoli Beds, unidad inferior, 296
Laetoli H 18, 519
Laetoli Hominid 18
Laetoli, región fosiífera, 296,
Laetolil (capas), 197
Laetolil Beds, unidad superior, 296
Lagar Velho 1, 631, 632, 636
Lagar Velho, 631-633
Lahr, Marta Mirazón, 479-482, 485, 611
Laitman, J. T., 591
Lake Mungo (localidad), 626-628
Lake Mungo 3, véase LM3
Lalueza-Fox, Carlos, 553, 628, 630
Lamarck, J. B., 22, 27-28, 54, 141
Langebaan Lagoon, 159
Lantian (Lan-T'ien) (distrito), 412, 416, 422, 449

Lantian 1, 449
Lantian 2, 449
Lapedo, 632
Laporte, L. F., 159-160, 426
Large Cutting Tools (LCT), 386
Larick, Roy, 444-446
Larsen, Kohl, 251, 576
Larson, Susan, 610, 613
Lartet, E., 117
lasca, véase también esquirla, 370, 374, 378-379, 381-382, 386-387, 390, 397, 399, 401-403, 406, 412, 488, 502-503, 529, 536, 615-617, 619
Lashkari, D., 657
Late Stone Age, 570, 674
Latham, Alfred, 204-207, 269
Latimer, B., 60, 150, 165, 183-184, 227-228, 230-231, 234, 253-254, 354
Lawlor, D. A., 657
Lawu (volcán), 443
LB1, 603, 605-61, 613, 617-618
LB4, 610
LB6, 610
LB8, 610
LB9, 610
LB10, 610
LB11, 610
LB13, 610
LB14, 610
LBS (miembro de Klasies River), 670
LCA, véase también antepasado común *(last common ancestor),* 76-78, 83, 123, 231-235, 507, 509, 512, 534, 536, 630
Le Fur, Soizic, 218
Le Gros Clark, W. E., 84, 129, 143, 302, 442
Le Moustier 1, 677
Le Moustier, 371, 535, 545-546
Le Pont-de-la-Hulauderie, 472
Le Pont-de-Lavaud, 472
Le Vallonet, 472, 502, 504
Leakey, Louis S. B., 113, 129, 153, 194-197, 242, 262, 289-290, 301-303, 305, 346, 376-377, 384, 390, 521, 545
Leakey, Mary D., 154, 156, 194-195, 197, 251-252, 262, 290, 295, 301, 306, 341, 376, 383-384, 388, 429-430, 576
Leakey, Meave G., 109, 188, 192-193, 240, 258-259, 262, 311, 339, 352-353, 356-357, 363, 375
Leakey, Richard E. F., 96, 109, 188, 190, 290-291, 296-297, 308-310, 344, 423, 430-431, 436
Lecho A (Dmanisi), 322
Lecho B (Dmanisi), 322
Lecho I (Olduvai), 153, 195, 301-307, 338, 376, 388, 429
Lecho II (Olduvai), 195-196, 288-289, 301, 307, 383, 388-389, 392, 429-430
Lecho III (Olduvai), 195, 430
Lecho IV (Olduvai), 195, 429-430, 574
Lecho V (Olduvai), 196
Lee-Thorp, J. A., 283, 285
Leigh, Steven, 553
lenguaje, véase también habla
lenguaje de clicks, véase también Khoe-San
leo, 55, 517
Leonard, William, 175-176, 394-395, 420
Lepre, Christopher, 189, 191-192, 390-391
Leroi-Gourhan, A., 385
Les Rochers-de-Villeneuve, 628
Lesotho, 608
Lettenbanck, 515
Levallois (cultura), 537
Levallois, técnica, 371, 537-538
Lévêque, F., 547
Levi, Shaul, 392
Lewin, R., 143, 190, 252, 309, 363
Lewis, G., 127
Lewis, O. J., 153
ley de Hardy-Weinberg, 44
ley mendeliana, 28-29
Lézignan-le-Cèbe, 472, 504-505
LH-18, 581-582
Li Tianyuan, 595, 600
Li, W. H., 159, 467, 664
Liang Bua, 602-607, 609, 612, 615-619
Liaoning, 595
Líbano, 393, 559
librería de DNA, 667
Lieberman, Daniel, 150, 162-165, 331, 334-335, 346, 351, 357, 396, 602, 609, 611
Lieberman, David, 550
Lijiang, 678
limolita, 490, 577
linaje evolutivo, 67, 69, 73, 84, 340
linaje filético, véanse también cronoespecie y anagénesis
linaje, véase anagénesis
línea de Lydekker, 614
línea de Movius, 407-408, 421, 461, 616
línea de Wallace, 614
línea de Webber, 614
linfocito (célula T), 656
Linnaeus, Carolus (Linneo), 53-54, 649
Lisowski, P., 153, 346
Lister, Adrian, 609-610
Little Foot, véase StW 573
Liu Wu, 414
Liujiang, 678
LL1 (Longlin 1), 678
LM3 (Lake Mungo 3), 626, 627
Loango, 370
lobo marsupial (mtDNA fósil recuperado), 623
Localidad 1, véase Zhokoudian 1
localidad 8 (Gadeb), 390
Lockwood, C. A., 266-267, 464
locomoción, 80, 87, 90, 107-112, 115-119, 125, 127-130, 132, 146-151, 161-163, 165-169, 218-219, 221, 223, 227-237, 246-247, 250-251, 253, 259, 265, 267, 279, 343, 346-347, 355
locus E (Zhoukoudian), 452
locus G (nivel 7, Zhoukoudian), 413-414
locus L (Zhoukoudian), 453
Lokalalei, 190, 294, 380-381, 400
Lokochot (Formación), 190-191, 262
Lokochot, lago, 177
Lomekwi, miembro de la formación Nachukui, 192, 262-263, 294, 357
Lonergan, Nicholas, 465
Longgupo, 405-406, 449-451
Longlin (cueva), 602, 678
Longtanshan, 678
Lonsdorf, Elizabeth, 370
Lordkipanidze, David, 322, 324-327, 396-397, 420, 610
Lorenzo, C., 266, 508, 511, 530-531, 533
Löscher, Manfred, 518
Lothagam I, 214
Lothagam Hill, 185, 214
Louys, Julien, 457
Lovejoy, Owen, 60, 150, 156, 165-166, 169-170, 227, 229, 231-235, 250, 346
Lowe, Clarence van Riet, 665, 670
Lowenstein, J. M., 653
Lower Laetoli Beds, 197-198
Lower Ndolanya Beds (Laetoli), 197
loxodontes, 199
Lozoya, marqués de, 654
LRAT (gen), 665
LSA (nivel del miembro DK 1, Die Keders), 672
Lucy, véase A.L. 288-1
Luengas Otaola, V. G., 654

Lufengpithecus, 109, 112, 129, 131-133, 450
Lukeino (Formación), 193, 219-220
luminiscencia de estimulación óptica (OSL), 626
Luzón, 404
Lyell, C., 26

M1 (miembro de Swartkrans), 207
M1 (miembro de Yuanmou), 406
M2 (miembro de Sterkfontein), 202-206
M2 (miembro de Yuanmou), 406
M3 (miembro de Makapansgat), 205
M3 (miembro de Yuanmou), 406
M4 (miembro de Makapansgat), 207
M4 (miembro de Sterkfontein), 202-203, 205-206
M4 (miembro de Swartkrans), 209
M4 (miembro de Yuanmou), 406
Maaños, Ernst, 442, 663
Maba, 601, 678
Maboko, 113, 116
Macaca mulatta, 658
Macaca nemestrina, 658
macaco, 645, 658
Macchiarelli, R., 435, 552
macho, 35, 49-50, 91, 93, 115, 128, 156, 162, 166, 169, 217, 249, 254, 259, 266, 278-279, 287, 289, 292-293, 296, 323, 333-335, 394, 431, 446-447, 463, 494, 547, 593, 595, 597, 613-614, 644, 654
MacLatchy, Laura, 128
Macrotermitinae, 199
Madhya Pradesh, 441
Magee, John, 626
magnetismo natural remanente (NRM, *Natural Remanent Magnetism*), 410
magnetismo termorremanente (TRM, *Thermoremanent Magnetism*), 410
magnetoestratigrafía, 103, 186, 203, 392, 443
Magori, Cassian, 576-577
Magreb, 429, 484, 583
Mahler, P. E., 304
majority rule, 68, 458, 460
Majuangou, 405-406, 449, 451
Maka, 149, 174, 184-185, 193, 256-257, 363, 366-368, 581
Makah Mera, 183-184, 261
Makapansgat, caverna dolomítica, 174, 180, 200-201, 205, 207, 210, 240-241, 253, 265-266, 272, 283, 363, 366-368, 374
MAK-VP-1/3, 149
MAK-VP-1/12, 256-257, 353
Malapa, caverna dolomítica, 149, 198, 200, 211, 271-274, 363
Malasia, 404
Malawi, 181, 198, 240, 244, 290, 293-294, 299, 313, 315, 331, 363-364, 416
Malema, 174, 198, 290-291, 293-294, 299, 313, 363, 366-368
Malez, Mirko, 643
Malkotsis, Ioannis, 523
Mallegni, Francesco, 495, 507, 509, 518, 537
Maludong (cueva), 602, 678-680
Mammal Neogen Biozone, 114, 125
Mammal Neogene Biozone (MNB), 505
Mammal Zones (MNQ), 505
Mamut (inversión paleomagnética), 205
mamut (mtDNA fósil recuperado), 623
Mandenka (etnia), 675
mandíbula, 91, 105, 123-124, 141-143, 210-211, 219-220, 222, 224, 236, 248, 250-252, 255, 259, 261, 265, 268, 271-274, 278-279, 284, 286-296, 302, 305, 307, 310-311, 323-324, 326, 331, 339, 353-354, 374, 390, 430, 432-436, 440, 449, 452-453, 494, 526-527, 531, 544, 547, 549-551, 561-562, 564, 575, 577, 593, 602-603, 606, 670-671, 674, 678-680
mandíbula de Mauer, 515-518
mandril, 658
Mandrillus, véase mandril
mangabey, 129
Mania, Dietrich, 525-526
Mania, Ursula, 526
mano, 20, 116-119, 127, 140-141, 148-150, 153, 220, 224, 231-235,258-259, 268-271, 273, 286, 302, 304, 306, 344, 346, 374, 376-380, 384, 423, 595,
Manson, R. J., 374
Manthi, Fredrick, 353-354
Manzi, Giorgio, 436, 438, 459, 495-496, 507, 509, 512, 518, 595
MAR, véase mecanismo de aislamiento reproductivo
marcas de corte, 371, 375-376, 379, 392
marcas de desgaste, véase microestrías
Marchal, François, 512, 535
Marchal, François, 515, 535
Marcus, L. F., 163
Margulis, Lynn, 622
marine isotope stage, véase MIS
Marino, B. D., 135
Márquez, Samuel, 590, 594
Marruecos, 435, 465, 551, 572, 575, 581, 671, 674, 677-678
Marsh, S. G. E., 65,
Marston, Alvan, 521-523
martillo blando (técnica de talla), 387, 402
martillo, 371, 378, 386, 406, 491-492, 615
Martin, L. B., 83, 281, 350
Martin, R. D., 83, 85, 108, 124, 344, 608-609
Martínez Fernández, G., 391
Martínez Navarro, B., 176, 433
Martínez, J., 530-531, 533
Martinón-Torres, María, 457, 500, 504, 508, 511, 642
masa corporal, 170, 250, 253, 325, 394, 420, 423-424, 427, 554, 557, 609-610
masavera (basaltos), 211, 397
Masek (lecho de Olduvai), 195, 388, 430
Masters, J. C., 375
Masters, P., 656, 669
mastodonte (mtDNA fósil recuperado), 623
mastoideo, 265, 291, 315, 318-319, 440, 594
Mata Menge, 404, 612, 615-617
Matabaietu (Formación de la región fosilífera de Middle Awash), 184, 185
Mateos, Ana, 173, 392
Matuyama (cron), 99, 204, 393, 412, 451, 488, 490, 510
Mauer, 515-518, 525-526, 535
Maui, 491
Mauritania, 482
máximo alcance de los hielos, 478
Mayer, W. E., 657, 660
Mayr, E., 21, 28-29, 31, 57, 62-63, 70, 72-73, 82, 86-87, 115, 236, 331
Mazák, V., 310, 436
Mazza, Paul Peter Anthony, 473
MC ICP-MS (*Multi-Collector Inductively-Coupled Plasma Mass-Spectrometry*), 531-532
McBrearty, S., 137, 276, 571-572, 675
McCarthy, R. C., 550
McConnell, T. J., 657
McCown, T., 561, 563-565
McCrossin, M. L., 110, 113, 115, 669
McDermott, F., 566, 669
McDevitt, H., 656

McDougall, I., 186, 190-191
McFadden, P., 205
McGrew, W. C., 370
McHenry, H. M., 116, 215, 267-268, 306, 344, 347-348
McNulty, Kieran, 60, 108, 110-111, 115, 129, 133, 609
MDLG 1679, 680
MDLG 1706, 680
media euclidiana, 462
Mediterráneo, 395, 478, 481-482, 484-486, 504, 548, 569, 578
Mega-Chad, 198
Megantereon, 176
Meganthropus, 341, 442
Mehlman, M. J., 576, 675
Mein, P., 114, 505
Meindl, R. S., 229
Meiri, Shai, 609
melanina, 685
Melentis, J. K., 524-525
Melka Kounturé (parietal), 433
Mellars, P., 665
Menozzi, P., 655
mentón, barbilla,
Mercier, N., 567, 669
Mesgid Dora, 183-184, 260
Mesiniense, 485
metabolismo, 557, 647
metacarpo, 232
metatarsiano, 151-152, 247, 253-254, 306, 578
metatarso, 152, 255, 302, 347, 355-356, 508, 671
Mezmaiskaya, 553, 623-625, 628-629, 638
Mfwangano, islas, 107
Mgeladze, Ana, 321, 398-400
MH 1, 149, 271-273
MH 2, 149, 272-274
MH 11/12, 363
MHC, véase complejo histocompatible principal
micoquiense (cultura, tradición), 506, 538
microcefalia, 606-607, 665
Micro-CT, 124
microcuchillas, 617-619
microestrías dentales, 354
microestrías, marcas de desgaste, 354
microfósiles calcáreos (coral fósil), 475
microsatélites (SSR), 35, 655-656)
microtomografía (micro-TC), 551, 594
Middle Awash, región fosilífera, 184, 221-222, 256, 258, 380-381, 389, 581
Miembro 1 (Swartkrans), 180, 206-209
Miembro 2 (Sterkfontein), 204-209, 269, 271
Miembro 3 (Makapansgat), 180, 205-207, 210, 265
Miembro 4 (Sterkfontein), 205-210, 265-267, 269, 283, 317, 374
Miembro 5 (Sterkfontein), 180, 206, 207, 265, 315, 318, 374-375, 438
Miembro 6 (Olorgesailie), 438
Miembro 7 (Olorgesailie), 438
miembro 8 (Gadeb), 438, 439
Miembro Sidi Hakoma, 183
Miembro Superior (*Upper Member,* Klasies River), 670-671
migración, véanse también oleada migratoria y dispersión
Milankovitch, Milutin, 474
Millard, Andrew, 575
Millenium Man, véase *Orrorin tugenensis*
Miller, John, 190
Miller, Joseph, 336-338
Mindel (glaciación), 456, 473, 475, 477, 512, 517, 526-527
Mindel-Riss (interglaciar), 475, 501, 519-522, 526-527
Mio Goro (Formación), 187
Mioceno
  Inferior, 99, 102, 106-111, 128, 180
  Medio, 99, 102, 106, 108-111, 113-117, 121, 123, 126-130, 136, 234, 475
  Superior, 99, 102, 106, 109, 111, 114-116, 119, 122-125, 127, 193, 199, 215-216, 235, 330
Miri, 403
MIS 1 *(marine isotope stage),* 475
MIS 2, 475, 477
MIS 3, 506, 537
MIS 6, 475, 477, 501, 506, 583
MIS 7, 500-501, 518, 534, 537
MIS 8, 500-501
MIS 9, 500-501
MIS 10, 477, 500-501, 508, 537
MIS 11, 477, 500-502, 507, 518, 520, 522, 526, 536-537
MIS 12, 475, 477, 501
MIS 13, 501, 518
MIS 14, 477, 518, 527-528, 536-537
MIS 15, 472, 477, 518, 534, 537
MIS 16, 475, 477, 512, 518, 598
MIS 22, 480, 503-504
MIS 23, 472, 504
MIS 31, 504
MIS 35, 510
MIS 36, 510
Mishra, Sheila, 385, 387, 404, 407-408
mitocondria, 621-622
MJG-I (Majuangou), 405-406
MJG-II (Majuangou), 405-406
MJG-III (Majuangou), 405-406
MLD 6, 92, 307
MLD 7, 149
MLD 252, 149
MLDG 1706, 680
*Mm*0302* (gen), 658
MNB, véase Mammal Neogene Biozone
MNKCF, 377
MNQ, véase Mammal Zones
moa (mtDNA fósil recuperado), 623
moa-nalo (mtDNA fósil recuperado), 623
modelo de acumulación *(accretion model),* 534-535, 544
Modjokerto, 416, 422
modo 0 (cultura), 371
modo 1 (cultura), 264, 371, 376-377, 382-383
modo 2 (cultura), 371, 383
modo 3 (cultura), 371, 384
modo 4 (cultura), 371
modo 5 (cultura), 371
molar (diente), 120, 122-124, 126, 128, 130, 137, 153, 213, 215, 220, 222-223, 261-263, 280-281, 285, 287, 289, 294-295, 299, 302, 307, 310-311, 314-315, 318, 323, 350, 390, 392, 447, 452, 493-494, 516, 526, 549, 551-552, 563, 672, 674-675
Molefe, Nkwane, 270
Molepole, David, 151
Möller, Hugo, 515
molusco, 405, 526, 577
Moncé, 472
Monferrato, 472, 502, 504
mongoloide, 624
Moniz, M. A., 340-341, 343, 349
mono araña, 129
mono aullador, 129
mono cercopiteco, 101, 108, 129, 182, 210, 269
Mono del Nuevo Mundo (platirrino), 85, 101, 109, 129, 232
Mono del Viejo Mundo, véase Cercopithecoidea
monofilia, 339-340, 343, 348-350, 417
monogamia, 94, 250
Montagu Cave, 412
Monte Carmelo, 559-560, 562, 566
Monte Circeo, 535, 579

Monte Verde, 665
Moon, B. P., 375
Moore, Mark, 616-618
moral, 17, 142, 543
Moravia, 543
morfología neandertal, 549-550
morfotipo, 84
Morgado Rodríguez, A., 391
Moroto I, 109-110
Moroto II, 109-110
Morotopithecus, 109-110, 131-134
Morwood, M. J., 404, 420, 443, 602-603, 605-606, 610-611, 615, 617-618
mosaico (de ambientes), 223
mosaico (de rasgos), 220, 267
Mosquera, Marina, 371
Mounier, Aurélien, 512, 535
movilidad de las articulaciones, 101, 103, 343
movimiento poblacional, véase dispersión poblacional
Movius, Hallam, 499
Moya, A., 663
Moyà-Solà, S., 105, 114-115, 117-121, 124-125, 234, 304
Mrs Ples, véase Sts 5
MSA, véase Edad de Piedra Media africana
MSA I, 670
MSA II, 670
MSA III, 670
MSA IV, 670
MSD-VP-5/16, 261-262, 355
MTA, cultura musteriense de tradición achólense, 536
mtDNA ancestral (véase también Eva Mitocondrial y Arca de Noé),
mtDNA cromañón, 627-628
mtDNA neandertal, 623, 625, 627-629, 631, 634, 636, 639, 643
mtDNA, véase DNA mitocondrial
Mturi, Amini, 389
Mugharet el-Kebara (véase también Kebara),
Mugharet es-Skhul (véase también Skhul),
Mumba Rock Shelter, 675
Mumba Rock Shelter (yacimiento, fósiles, Tanzania), 675
Mungo Unit (Lake Mungo), 626-628
Mungo, lago, 626-628
muñeca (articulación), 118, 229-230, 232-235, 270-271, 273, 610, 613
Murrill, R. L., 519
Muruyur (Formación), 115
musteriense (cultura), 371, 384-385, 503, 536, 538, 546, 548, 554, 561, 569-570, 630, 632, 639, 643
mutación génica, 37-38
mutacionismo, 28-29
Muttoni, Giovanni, 472-473, 480, 496, 502-504, 507, 510, 518, 537
MUZ-M 60, 109
MUZ-M 80, 109
Mwngzi, 678
Myosin (gen), 81
Myotragus balearicus (mtDNA fósil recuperado), 623

^{15}N, 557
Nachola, 113-116
Nacholapithecus, 109, 113-117, 121, 129, 134
Nachukui (Formación), 189, 191-192, 210, 262, 315, 390-391, 431
Nahoon Point, 159
Naibadad Beds (Laetoli), 197, 296
Nairobi, 116, 188, 219, 613
Naisiusiu, lecho de Olduvai, 195
Nakali, 123
Nakalipithecus, 109, 112, 123-124, 129, 134, 213
Nakatsukasa, Nasako, 113-116
Narmada (cuenca, fósiles), 403, 441
Namurungule (formación), 214
Nangal (región arqueológica), 402, 403
Nangal, 402-403
Nanjing (localidad), 597
Nanjing 1, 455, 510, 597-598
Napak, 107
Napier, J. R., 146, 148, 153, 167, 229, 242, 301-302, 305, 309, 343, 376-378
Nariokotome, miembro de la formación Nachukui, 192, 326, 423, 432, 458, 574
nariz (véase cavidad nasal), 262, 521, 549, 557, 563, 572, 652
Narmada (cuenca), 403
nasion, punto de medición craneal, 119, 334, 337
Natoo, miembro de la formación Nachukui, 192, 292
Natron (Formación), 389
Natron, lago, 177, 290, 299, 389
Nazaret, 393, 559, 561
Nazl et Khater, 678
Ndolanya Beds, 197-198, 295-296
Ndutu, 195, 458, 571-572
Ndutu (cráneo), 433, 439, 675
Ndutu, lecho de Olduvai, 195, 576
Neander (valle), 144, 543, 623
neandertal, véase *Homo neanderthalensis*
neandertales «clásicos», 544-545
neandertales «progresivos», 544-545
Nei, Masatoshi, 78, 213, 654
Nelson, Andrew, 551
Nelson, G. J., 40, 66
Nenguruk Hill,
neodarwinismo, 28
neolamarckismo (véase también neolamarckismo), 27-28
neonato, 170, 552
neumatización (área neumatizada), 123, 423
neurocráneo, 164, 315, 337, 598, 679
Nevasa, 401
Nevell, Lisa,
Newton, primera ley, 44
Ngadirejo, 590
Ngaloba (lecho, Laetoli), 677
Ngaloba Beds, 296, 576
Ngaloba, 296, 571, 576, 582, 677
Ngandong (localidad), 98, 435, 438-439, 491, 514, 588-589, 594, 601
Ngandong 1-8, 588
Ngandong 6, 462-463, 466, 590, 592-593
Ngandong 7, 462-463, 588, 592-593, 677
Ngandong 9, 588
Ngandong 10, 592
Ngandong 11, 462, 466, 592
Ngandong 11-14, 588
Ngandong 12, 462-464, 466
Ngandong 15, 588
Ngandong 16, 588
Ngawi (localidad), 593
Ngawi I, 591-593
Ngebung, 402-405
Ngorongoro, volcán, 154, 194-195, 377
nicho alimentario, 354
Nichols, Mary, véase Leakey, Mary
Nicolás, M. E., 511, 532,
Níger, río, 481-482
Nigeria, 49, 174, 678
Nihewan, 405, 449-450, 457
Nilo, río, 481-482
Niño de Mojokerto, 442-443
niño de Nariokotome, véase KNM-WT 15000
Niño de Taung, 200, 210, 241, 255, 265, 303, 341, 374
Niujiangbao, 406, 449, 451
nivel 7 (Zhoukoudian), 413
nivel 11 (Denisova), 640
nivel G (Arago), 527
NK 3, miembro de la formación Nachukui, 192
No1 Kopje, 573
nodo, 62, 64-66, 68-69, 85, 137

Noonan, James, 625
Norfolk, 384, 555
Norton, Christopher, 453, 455-456, 601-602
Notarchirico, 480, 518
Notopuro (Formación), 442
NRG3 (gen), 647
NRM, véase magnetismo natural remanente
nucleasa lisosomal, 625
núcleo, 31, 37, 97, 108, 378, 381, 385, 387, 406, 488, 492, 503, 529, 570, 615, 621-622
nudilleo *(knuckle-walking),* 134, 232, 235
Nueva Guinea, 613, 667-668
Nulbaki, 404

$^{18}O/^{16o}$, véase oxígeno
O. tugenensis, 193, 216, 220-221, 225, 236, 465, 611, 635
O'Huigin, C., 656
O'Rourke, Dennis, 622
Oakley, K., 143, 409
Oakley, Kenneth, 143, 409
Oberkassel 1, 677
Oberkassel 2, 677
occipital (córtex), 618
occipital (zona del cráneo), 265, 287, 289, 305, 310, 318-319, 417, 423, 433-436, 438, 440, 445-446, 453, 455, 462, 495, 497-498, 508, 518, 522-524, 526-527, 551, 564, 575-577, 580-581, 583, 591, 594, 597
Ochoz, 545
ofrenda floral, 563
Ogan, 404
Ogol Lavas, 296
OH 1, 196-197
OH 3, 290, 297, 299
OH 4, 302, 313, 333
OH 5 *(Dear Boy),* 92, 288-291, 295-296, 299, 302-303, 350, 376-377
OH 6, 150, 302, 313, 333, 346
OH 7, 149, 301-302, 304, 308, 333, 337, 339, 346
OH 8, 152-153, 164, 301-302, 313, 333, 346, 377
OH 9, 429-430, 438-439, 442, 447, 458-459, 461-467, 491, 496, 526, 571
OH 10, 302, 313, 333
OH 12, 429-430, 439, 462, 571
OH 13, 289, 302-303, 309-310, 312-313, 333, 465
OH 16, 302, 313, 333
OH 22, 430, 493, 571
OH 23, 430, 571
OH 24 *(Twiggy),* 267, 305-307, 313, 316-317, 333, 335, 338, 612-613
OH 26, 299
OH 28, 423, 430, 529, 571
OH 30, 92, 299
OH 35, 302, 313, 333
OH 36, 299, 430
OH 38, 290, 297, 299
OH 43, 302
OH 48, 302, 313, 333
OH 49, 302
OH 51, 430, 571
OH 62, 306-307, 310, 313, 333, 344-346
OH 65, 306-307, 313, 338-339
Ohman, J. C., 150, 165, 424
Okavango, 199
Okladnikov, 545, 555, 633-634, 642
Okote, miembro de la formación Koobi Fora, 160, 189-191, 332, 426, 432
Olduvai (subcrón), 98-99, 209, 211, 274, 322, 392, 405, 443, 451, 488
Olduvai, región fosiífera, 193-196, 288
Olduvaiense, cultura desarrollada, 264, 283, 288-289, 305, 308, 313-314, 371, 376-381, 383-384, 386, 388-392, 398, 400, 411, 421, 449, 499, 536
olduvaiense (técnica), 383-384, 386
oleada migratoria (véanse también migración y dispersión),
Oligoceno, 102, 105, 108, 181, 658
Oligopithecidae, 104
Olorgesailie (Formación), 177, 375, 384, 386, 389, 408, 411, 432, 437-439, 459, 468, 574
Olorgesaillie, yacimiento, 384
Olpiro Beds (Laetoli), 197, 296
Olson, T. R., 250, 341
omnívoro, 285
Omo 1 (asociación faunística), 186
Omo 2 (asociación faunística), 186
Omo 3 (asociación faunística), 186
Omo 18-18, 297-298
Omo 18-31, 297-298
Omo 47-46, 291, 298
Omo 75-14, 331
Omo 76-37, 291, 298
Omo 84-100, 297-298
Omo 141-2, 291, 298
Omo 323-896,
Omo I, 571-572, 577-578, 582, 675
Omo II, 519, 571-572, 577-580, 582, 675
Omo III, 577-578
Omo, región fosilífera, 185-187
Omo-323, 292
Omomydae (familia), 103
Onotragus, 574
ontogénesis, ontogenia, desarrollo ontogenético, 422, 552-554, 609
Operational Taxonomic Unit (OTU), 67, 460
opistocráneo, punto de medición craneal, 319, 337
Oppennoorth, Willem, 447, 519, 585, 588-589
Orange, 583
orangután, 19-20, 85, 126-127, 130, 140, 142-143, 214, 233, 270-271, 450, 645, 650, 658, 667
orbitofrontal (córtex), 618
Orce, 504-505, 511
orden, 54-55, 73, 101-103, 142, 228, 649-650
Oreopithecus, 109, 112, 121, 124, 129, 131-134
Oreshets, 502
Orgnac, 537
Oriente Medio, 320, 480, 544, 553, 559-560, 566, 581, 583, 665
Oriente Próximo, 320, 392, 395, 425, 515, 544-545, 547, 554-555, 559-560, 562-568, 580, 583, 588, 632, 665, 667, 669, 671, 679-680
Origen de las especies (Darwin), 24, 26-27, 144
Origen del hombre (Darwin), 681
ornamento (véase también decoración), 652
Orrorin tugenensis, véase *O. tugenensis*
ortógrada, locomoción, 115
os centrale, 233
oso de las cavernas (mtDNA fósil recuperado), 623, 625, 637
Osteodontoquerática (cultura), 373
Osteodontoquerática, véase cultura osteodontoquerática
Otte, Marcel, 389, 407-408, 485, 538
OTU *(Operational Taxonomic Unit),* véase unidad taxonómica operativa
Ouranopithecus, 109, 111-112, 119, 123-126, 129, 131-134, 213-214
*Out of Afric*a, véase Hipótesis del Reemplazamiento
Ovchinnikov, Igor, 623-626
Owen, Richard, 54
oxígeno (isótopos), 180, 456, 475
Oxnard, C., 153

P. aethiopicus, 147, 178, 192, 198, 216, 257, 263, 279, 291-292, 294-298, 330, 342, 349-351, 358, 360, 362-365, 460, 608

P. boisei, 149, 178, 185, 188-189, 192, 211, 216, 267, 283, 285, 288-298, 304, 307, 313, 320, 330-331, 342, 349-351, 358, 360-365, 376, 381, 383, 394, 429, 432, 460, 465, 592
P. robustus, 147, 178, 207, 209-210, 216, 242, 265, 267-268, 279, 281, 283, 285-288, 294, 307, 330, 342, 348-351, 356, 358-360, 362-365, 373, 394, 412, 460, 465
Pääbo, S., 621-622, 624, 627, 636, 683-684
Paderborn 1, 677
Pakefield, 472
Pakistán, 125-127, 144, 400, 402, 442, 683
paladar, 106, 123, 128, 245, 249, 262, 280, 289, 291, 295, 307, 314, 320, 557, 572
Palaeoloxodon, 526
palau, 607
paleoambiente, 135, 198, 482
Paleoceno, 101-103
paleoclimatología, registro paleoclimático, 197
paleoecología, 107, 131
paleolago, secuencia lacustre, 186, 198-199
paleomagnetismo (columna paleomagnética), 98, 114, 117, 182, 184, 186-187, 193, 201, 204-207, 209, 222, 244, 263, 274, 285, 381, 390, 392-393, 401, 405, 410, 419, 437, 439, 445, 451, 456, 488, 491, 502, 524, 596, 615
Paleolítico
  Inferior, 386, 389, 499, 504
  Medio, 209, 373, 383, 407-408, 536-537, 562, 632, 640
  Superior, 373, 427, 513, 536, 538, 546, 563, 632, 670, 672, 674, 677
paleomagnetismo, 98, 114, 117, 182, 184, 186-187, 193, 201, 204-207, 209, 222, 244, 263, 274, 285, 381, 390, 392-393, 401, 405, 410, 411, 419, 437, 439, 445, 449, 451, 456, 488, 491, 502, 524, 596, 615
palmigradia, 115-116, 118-119, 121, 128-129, 233, 235
Palmqvist, P., 176, 337-338, 485
Pan, 61, 74, 79-81, 85, 88-89, 112, 121, 124, 129, 131-133, 137, 147, 214, 228-231, 233-235, 240, 256, 278, 282, 316-317, 329, 335-336, 338, 340, 344, 369, 417, 460, 463, 465, 658
Pan paniscus, véase chimpancé
Pan troglodytes, véase chimpancé
Panagopoulou, Eleni, 523, 525
panel de diversidad CEPH (Centre d'Étude du Polymorphisme Humain), 683-684
Panidae (familia), 85
pánidos, véase Panidae
panino, 87, 137, 145
Panthera, 204
Papio, véase papión
papión, 85
Papúa (etnia), 667
paradoja de la abundancia, 630
paralelismo (de rasgos), 70-72, 134, 349, 391, 408, 595
paranthropitecina, 86
Paranthropus aethiopicus, 147, 198, 294-295, 297, 608
Paranthropus boisei, 147, 178, 211, 288-290, 292, 294, 313, 381, 383, 592
Paranthropus crassidens, 286
Paranthropus robustus, 147, 207, 210, 242, 265, 285, 287, 294, 635
Parantropitecino, 86
parántropo, 90, 168, 241, 260, 263, 279, 285, 293, 301, 357, 373
Parapapio, 204
Parapithecidae, 104
Parelephas, 526
parentesco genético y familiar, véase también genealogías de genes y genealogías de individuos), 654
Parés, J. M., 487-491
Parfitt, S. A., 472, 555
parietal (córtex, zona del cráneo), 258, 263, 269, 292, 302, 305, 308, 310, 318-319, 324, 339, 433, 435-438, 455, 497-498, 508, 519, 522-523, 526-527, 531, 553, 572-574, 576, 580-581, 583, 594, 598
Parkington, J. E., 669
parsimonia (principio, método, análisis),
parto, 168-171, 426, 534, 552
Partridge, T. C., 97, 202-205, 207, 210, 268-269
Passarello, Pietro, 438
Pasteur, Louis, 21-22
Pataky, Todd, 161
Patel, Biren, 110, 116, 119, 121, 229, 235
Paterson, J. F., 78, 210, 545
patrilocal, 553
Patterson, B., 185, 209, 214-215, 258
pauta morfológica total, 84, 418
pauta patrilocal, 553
pauta Y-5, 107-108
Pavlov 1, 677
Pawlik, Alfred, 472-473, 504, 506, 518, 521, 537
Pax6 (gen), 71
PCR (reacción en cadena de la polimerasa; *Polimerase Chain Reaction*), 622, 624-625, 636-637, 642
Pearson, Osbjorn, 577-578, 671
PEC (secuenciación de alto rendimiento), 636, 638, 642, 667
pelvis 1 de Atapuerca, 170
pelvis BSN49/P27 de Gona, 171
pelvis de Tabun, 170-171
pelvis, 91, 139, 145, 147-148, 162, 164, 166-167, 169-172, 227, 234, 246, 250, 254, 273, 424-426, 532, 534, 550, 564, 577, 603, 610
pelvis, cadera, cavidad pélvica, véase también canal pélvico, 91, 139, 145, 147-148, 162, 164, 166-167, 169-172, 227, 234, 246, 250, 254, 273, 424-426, 532, 534, 550, 564, 577, 603, 610
Penal (Atapuerca), 487
Penal Trinchera del Ferrocarril, 487
Penck, Albrecht, 473-474
Peninj, 174, 290-291, 297, 363, 366-368, 375, 379-380, 384, 386-387, 389, 408
Península Arábiga, 108, 395, 420, 481, 483-484
península Escandinava, 555
península Ibérica, 499, 511-512, 545, 559, 631-632
Pérez-Claros, Juan, 338
Pérez-González, A., 489-491, 537
perezoso de Shasta (mtDNA fósil recuperado), 623
perezoso gigante (mtDNA fósil recuperado), 623
perfil sagital, 439
perforador, 617-619
periodo glaciar, véase glaciación
periodo interglaciar, véase interglaciar
Perm, 483
petalia, 591
Petralona, 416, 458, 518, 523-526, 535, 579, 591-592, 677
PHS (miembro de la formación Kibish), 675
PHYLIP, 78
Piazza, A., 655
Pickering, Robyn, 201, 204-206, 210, 274, 313, 314 315, 317, 341, 361
Pickering, Travis, 204, 375-376
Pickford, M., 122-123, 193, 219-220
piedra pómez (pumita), 187, 437-438, 443-445, 577

Pierolapithecus, 109, 112, 114-115, 117-121, 128-129, 134, 233-234
pies, 60, 74, 106, 145, 148-151, 157-158, 231, 246, 346, 377, 508, 546, 595, 623
pigmeo, 606-608, 658
Pilbeam, D. R., 126-127, 141, 223, 302, 334-336, 343
Pilgrim, Guy, 125
Piltdown, 142-144, 247, 573
Pinasauri, 211, 397
piopío de South Island (mtDNA fósil recuperado), 623
pirámide glenoidea, 607
Pirro Nord, 472-473, 504-505
Pithecanthropus erectus, 144, 301, 417, 429, 441-442, 506
Pithecanthropus I (véase también Trinil I), 443, 445
Pithecanthropus II, 445
Pithecanthropus IV, 445
Pithecanthropus VII, 442, 526
Pithecanthropus VIII, véase Sangirán 17
Pitu, 593
Piveteau, Jean, 535
placa timpánica, 417-418, 423, 607
plagioclasa, 444
plano nucal, 265, 550
Plasmodium, 48
platicefalia, 263, 423, 549, 583
platirrino, 73, 85
Plavcan, J. Michael, 59, 91, 93-94, 250, 353-354
Pleistoceno
  Inferior, 94, 99-100, 170, 179, 201, 216, 276, 323, 330-331, 364, 405, 409, 412, 415-416, 419, 425, 427, 429, 435, 439, 441, 443, 452, 457, 467, 480, 483, 491, 504, 509, 551, 555, 574, 612, 615
  Medio, 68, 72, 93, 99, 135, 177-178, 216, 290, 302-303, 380, 402, 405, 407, 412, 415, 416, 419, 422-424, 432, 435, 438-439, 441-444, 452, 457, 459, 461, 464, 466-467, 469, 473, 475, 477-478, 482, 487, 491, 493, 498-499, 506-507, 513, 515, 524-525, 527, 531-532, 534, 539, 550, 571, 573-575, 579, 581-582, 587-588, 594-595, 597, 600, 602, 614-615, 634, 672, 676
  Superior, 98-99, 380, 402, 415, 427, 473, 477-478, 491, 506, 508-509, 513, 518-519, 527, 536, 539, 544, 553, 559-560, 564, 567, 571, 574, 581-583, 587-588, 600, 603, 629-630, 634, 639, 674, 678
Plesiadapis, 102
Plesianthropus, 266, 286
plesiomorfia, rasgo primitivo, 60, 63, 69, 101, 104-105, 107, 115, 117, 119-121, 126, 130, 134, 224, 227-228, 230-235, 259, 267, 306, 314, 343, 346-347, 359, 362, 391, 417, 423, 433, 508, 550, 572, 576, 581, 584, 646, 651, 672, 675, 678
Plettenberg, 669
Plinio el Viejo, 173
Plioceno
  Inferior, 99-100, 216, 227, 485-486
  Medio, 99-100, 216
  Superior, 98-100, 179, 216, 330-331, 468, 612, 614
población, 39, 43-49, 59, 91, 173-176, 391, 393-394, 396, 446, 452, 457, 495, 499, 510-511, 514, 532, 549, 558, 563-564, 578, 593-594, 611-612, 629, 631-635, 654, 656, 660, 662-663, 666, 667, 679-682
Poggiolo, monte, 472, 502, 504-505
Poinar, Hendrik, 622
Poirier, F. E., 147, 249, 449, 600
polaridad inversa, 98-99, 203, 211
polaridad normal, 98-99, 187, 203-204, 211, 488-489, 507
Polemistra, 472
polen fósil, 397
poliedro, 379, 401, 406, 529
poliginia, 94
polimorfismo de nucleótido único *(symple nucleotide polymorphism),* véase SNP
polimorfismo del MHC, 656
poliploidía, 42
polo geomagnético virtual (VGP), 489
Poloyo, 590
Ponce de León, Marcia, 553
Pondaungia, 104
Pongidae (familia), 73-75, 84-85
póngidos, véase Pongidae
Pongo brevirostris, 120
Pongo, véase orangután
Pontzer, Herman, 344, 347
pool genético, 175, 629, 631
postcraneales, 124-127, 131, 218-220, 230-232, 234, 236, 247-250, 255, 258, 261, 263, 265, 267, 269, 302, 306-307, 312, 325, 331, 343-347, 354, 357, 423, 430, 432, 453, 462, 508, 532, 544, 547, 561, 562, 573, 583, 603, 610, 612, 633, 671, 678
postura bípeda, véase bipedia
postura erguida, véase bipedismo
Potasio/Argón, véase K/Ar
potasio/argón, método de datación, 95, 183, 195
Potts, R., 157, 438-439, 459
Potwar, 125-126
Poulianos, A. N., 523-524
Poulik, E., 60
Poulik, M. D., 60
Praeanthropus africanus, véase *Australopithecus afarensis*
Predmostí 3, 579, 677
Predmostí 4, 677
prefrontal (córtex), 618
premolar (diente), 106, 127, 219-220, 223, 225, 260, 261-263, 268, 272, 274, 279-280, 289, 298-299, 305, 349, 356, 430, 433, 436, 452, 488, 490, 493, 516, 521, 532
Prentice, M. L., 475
presión migratoria, 174, 395, 499, 504
primates, 101-105, 108, 138, 145-146, 148, 151, 161-162, 168, 176, 196, 251, 281-282, 325, 333, 372, 394, 465, 478, 645, 649-651, 658-659
primates arcaicos, 101, 103
principio de la exclusión competitiva, 332
proceso mastoideo, 291, 440, 524
proconsul, 107-108, 110-111, 113, 115-116, 121, 126, 130-134, 232-233
prognatismo facial, 423, 550, 564
progresivo, véase neandertal «progresivo»
prominencia metópica, 462
Propliopithecus, 105
Prossinger, Hermann, 520-521
prostion, punto de medición craneal, 334, 337
proteína, 31-32, 35-38, 57, 75-80, 138, 379, 557, 621, 625, 638-639, 646, 656, 664
protobifaz, 385-386
Proto-Cromagnon, 568
protosabana, 129
proyección facial, véase prognatismo facial
Pseudoloris, 105
*Pt*0302* (gen), 657
*Pt*0309* (gen), 657
Pu Zhang, 406
pubis, 147, 166
Pucangan (Formación; hoy conocida como Sangiran), 442-445

Pucung, 445
pulgar (dedo), 57, 101, 103-104, 139, 148, 151, 232, 270-271, 273, 343, 631, 652
pulgar oponible, 104
pumita, véase piedra pómez
Punjab, 402
puntas, 373, 617
Punung, región fosiífera, 404-405
Purfleet, 500-501
Pusch, Carsten, 472, 497-498, 608
Pyongyang, 601

4qMB179 (locus), 676
13qMB179 (locus), 676
18qMB60 (locus), 676
Qafzeh, 491, 541, 553, 561, 563-567, 572-573, 576, 582, 584, 669, 671, 678
Qafzeh 1-7, 561
Qafzeh 6, 465, 563, 579, 677
Qafzeh 9, 563, 579-580, 677
Qafzeh 11, 561-562
Quagga, 621, 623
Quan, Y., 596
quilla craneal, 440, 574
quilla ectocraneal, 422-423
quilla frontoparietal, 439
quilla medial, 572
Quina-Ferrassie (musteriense), 536

R106, 107
Rabat, 435, 572
racemización, 195, 565, 576, 642
radio (hueso), 101, 117-118, 233-235, 248-249, 263, 270-272, 286, 302, 307, 344, 488, 508, 543, 610, 671
Rae, Todd, 55-557
Rahmstorf, S., 177
Raia, Pasquale, 609
Raichlen, Dave, 157
raíz dental, 280
Rak, Y., 248, 294, 317, 362, 550, 553, 557
Ramapithecus, 127, 141, 223
Ramirez Rozzi, F., 223, 551-552, 630
Rampasasa, 607
Rangwapithecus, 107, 134
rasgo análogo, véase analogía
rasgo convergente, véase homplasia
rasgo derivado, véase apomorfía
rasgo homólogo, véase homología
rasgo primitivo, véase plesiomorfía
raspador, 379, 386, 397, 402, 406, 498, 527, 570
Raub, Thimothy, 209
Ravin de la Pluie, 125
Rayner, R. J., 375
rayos X, 124, 516, 528
RC 911, 284, 299
RdV 1, 628
reacción en cadena de la polimerasa, véase PCR
Read, D. W., 77
Reader, J., 143
Ready, Elspeth, 557
Reck, Hans, 195-196
recolección, 189, 245, 268, 285, 370, 441, 531
recursos (del ecosistema: ambientales, alimenticios, etc.), 103, 161, 175, 394, 672
Redi, 21
reemplazamiento, véase hipótesis «desde África»,
región control (del mtDNA), 621-622
registro fósil, 60, 64-66, 77-78, 86, 90-91, 94, 122, 139, 142, 148, 163-164, 170, 176, 180-181, 215, 279, 294, 323, 338, 358, 394, 402, 420, 466, 507, 532, 591, 622, 633, 668
Reiningen, 518
reloj molecular, 31-32, 77-78, 646, 658
Renania del Norte-Westfalia, 541
resonancia de spin electrónico (ESR), 97, 203, 205, 207, 401, 455-456, 524, 527, 565-567, 583-584, 588-589, 604-605, 626
RET, véase espesor dental relativo
retracción facial, 66
Rhinoceros, 517
Richards, G., 146
Richards, Michael, 557
Richards, R. J., 26
Richmond, B. G., 87, 215, 221, 229-230, 260, 280, 295, 331-332, 341, 351, 651
Rift, valle del, 96, 135, 173, 181, 193, 215, 239, 284, 330, 429
Rightmire, G. P., 331, 333, 335-336, 417, 429-430, 436, 457, 534, 572-576, 580, 584, 613, 668, 670-672
Ring, Uwe, 198
rinion, 119, 334
Riss, glaciación, 473, 475, 501, 517, 520, 527
Riss-Würm, interglaciar, 477, 520, 544, 565, 567
RNA, 33, 35, 37, 621
Robbins, L. M., 154, 156, 370
Roberts, Richard, 159, 603, 626
Robertson, Marcia, 175-176, 394-395, 420
Robinson, J. T., 91, 207, 266, 279-281, 286-287, 289, 302, 343, 371, 374, 380, 436, 440
robusto (australopiteco), véase hominino robusto y véase también parnántropo
Roccamonfina, 159
Roche, H., 380-381
rodilla, articulación, 166, 244
Rodríguez, Xosé Pedro, 371
Roebroeks, W., 471, 473, 518
Rogers, Michael, 385, 389
Rolian, Campbell, 150, 346
Ron, Hagai, 392
Roncal Los Arcos, M. E., 391
Rook, L., 124, 323
ROR2 (gen), 665
Rosas, A., 321, 457, 511, 551
Rose, M. D., 128
Rosen, R. B., 304
Rosenberg, Karen, 595-596, 602
Rosenberg, Noah, 682-684
rótula, 508, 595
RUD 200, 114
Rudabánya, 114-115, 117
Rudolf, lago, 188, 436
Ruff, C. B., 170, 344-345, 424, 427, 595-596
Rukang, W., 128, 448-449, 455-456, 596-597
Runnels, Curtis, 523
RUNX2 (gen), 647, 665
Rusinga, 107
Ruvolo, M., 79-80, 653, 656, 662
Ryan, A. S., 547
Ryonggok, 601-602

S. tchadensis, 147, 216, 218-219, 225, 236, 239, 274, 356, 358, 365, 460, 465, 481, 611
sabana, 87, 123, 135, 141, 156, 161-162, 177-181, 277, 281
Sabater Pi, Jordi, 271, 369
Saccopastore, 535, 579
sacro, 147-148, 170-171, 267, 269, 273, 425
Sadab, 401
Sadiman, 154, 197, 377
Sagantole, Formación de la región fosilífera de Middle Awash, 184-185, 224, 259
Sagri, Mario, 473, 480, 482-486, 518, 537
Sahara, 181, 198, 395, 435, 480-482, 583, 667
Sahelanthropus tchadensis, véase *S. tchadensis*
Saint Acheul, 371, 384
Saint-Gaudens, 117
Saitune Dora, miembro de la Formación Adu Asa, 184, 224
Sala (localidad), 472, 504, 545

Sala de las Oseras (Atapuerca), 530
Sala de los Cíclopes (Atapuerca), 530
Sala, R., 472, 504, 545
Salawasu, 678
Saldanha (calota), 439, 458, 571, 575-577, 582
Saldanha (localidad), 575, 671
Salé (cráneo y maxilar), 435, 571-572, 575
Salé (localidad), 422, 435, 572, 575
Sambugmacan (localidad), 463, 491, 590
Sambugmacan 3, 423, 440, 462-463, 466, 590-594, 599
Samburu Hills, 214
Samburupithecus, 109, 112, 122-123, 129, 134, 213-214
San (etnia; véase también Khoe-San), 426, 663-665, 667, 671, 674-675
Sánchez de Ayala, Lope, 654
Sandawe (etnia), 664
Sang-Hee, Lee, 323-324
Sangiran (formación), véase Pucangang
Sangiran (yacimiento), 402-403, 422, 442, 444-445, 463, 465
Sangiran 2, 458-459, 462, 491, 527, 592, 599, 613
Sangiran 3, 462
Sangiran 4, 313, 458-459, 462-463, 527
Sangiran 9 (véase también Tjg-1993.05), 446
Sangiran 12, 458-459, 527, 592
Sangiran 17 (vid Pithecanthropus VIII)
Sangiran 17, 445-446, 458, 462-463, 491, 526-527, 575, 591-592, 599, 613, 677
Sangiran 38, 445, 592
Santa Luca, A. P., 550, 588, 593
sapiens «arcaico», 322, 403, 447, 518-519, 544, 572, 579, 584, 591-593, 601, 652, 671, 677
sapropel, 578
Sariannidis, Cristos, 523
Sarich, V. M., 75-77
Sarmiento, E. E., 163
Sarstedt, 472, 486, 497-498, 502, 506
Sartono, S., 445
SAS (nivel del miembro LBS de Klasies River),
satélites autosómicos, 682
Satta, Y., 660
Sautpan, 583
Sbk-1996.02, 446
Scardia, Giancarlo, 480
Schaaffhausen, Hermann, 542-544
Schaeffer, Bobb, 65
Schepers, G. W. H., 266
Schick, K. D., 387-389, 499
Schlanger, N., 385
Schlebusch, Carina, 665
Schlosser, Max, 452
Schmerling, Phillip Charles, 543
Schmid, C. W., 210
Schmid, P., 250
Schoetensack, Otto, 515-517, 519
Schrenk, Friedemann, 198, 313, 363, 416
Schreve, Daniel, 499, 501
Schultz, Michael, 322
Schultz, A. H., 148
Schultz, J., 316-317, 336
Schuster, Stephan, 198-199, 664-666
Schwarcz, H. P., 203, 568, 588
Schwartz, J. H., 81, 82, 83, 323-324, 440, 450, 459-460, 468, 555-556, 595, 632-633, 647
Scott, Beccy, 500-501
SDCCAG8 (gen), 665
SE 255, 318
SE 1508, 318
Sección Clásica (de Makapansgat), 205
sector I (Liang Bua), 617-618
sector III (Liang Bua), 603
sector IV (Liang Bua), 617
sector IX (Liang Bua), 617
sector VII (Liang Bua), 617
sector XI (Liang Bua), 617
secuencia de referencia de Anderson (mtDNA), 623, 628
secuenciación aleatoria *(shotgun sequencing),* 636
secuenciación de alto rendimiento (*Primer extensión capture,* véase también PEC), 636, 638, 642, 645, 667
selección
  familiar, 50
  natural, 20, 24-30, 32-33, 37, 39-40, 44-47, 49-50
  positiva (de genes), 70, 80, 569, 646-647, 665
  sexual, 26, 49-50, 681
Selopuro, 591
Sémah, François, 402-405
semántica, 90
Semaw, S., 222, 381-383, 385, 389
Sembiran Bali, 404
Semendeferi, K., 140
Semliki, valle, 374
Sendangbusik, 445
Senegal (país), 482
Senegal, río, 481-482
seno frontal, 495, 549, 556
seno maxilar, 556
seno nasal, 556
Senut, B., 130, 161-162, 219-221, 223-224, 230
separación chimpancés/humanos, 79-87, 89-90, 93
Serengueti, 194, 283
Serrallonga, J., 271
Serre, David,
Sesé, C., 489
Sexo, véase dimorfismo
SH 1, 458, 532, 534
SH 2, 182, 244, 458
SH 4, 458
SH 5, 458
SH 8, 458
SH, véase Sidi Hakoma
Shaanxi, 449, 596
Shanidar I, 563-564
Shanidar I-VI, 563
Shanidar VIII, 563
Shanidar (localidad), 559, 562-563
Shanxi, 457
Shaw, John, 203, 205-207, 268-269, 317
Shen Guanjun, 456
Sherwood, Richard, 113, 229, 315, 374
Shipman, P., 541, 543
Shreeve, J., 250
Shungura, Formación de la región fosilífera de Omo, 177, 179, 185-189, 198, 210, 292, 294-295, 313, 315, 380
siamango, 85, 120, 229
Siberia, 544, 633-634, 665
Sibley, C. G., 77, 80
Sicilia (canal), 481, 484-485
Siddall, M., 66
Sidi Abderraman, 435
Sidi Hakoma, miembro de la formación Hadar, 94, 182-183, 243-244, 246-248, 254-255, 264
Sidrón 1253,
Sigrist (gravera), 519, 520
Sigrist, Kart, 520
Silal Artum, 295
Silberberg, gruta, (Sterkfontein), 202, 204-207, 269-270
sílex, 377-378, 391-392, 409, 488-489, 616
Sill, W. D., 185
Sillen, A., 207, 281-282, 412
Silverman, Nicole, 295, 351
Sima de los Huesos (Atapuerca), 93, 170, 424, 486-487, 510-512, 518, 527, 529-535, 544, 630
Sima del Elefante (Atapuerca), 487-490, 508, 510-511, 529
Simanjuntak, Truman, 403-405

simbiosis, 622
simbolismo, símbolo, 386, 526, 563, 570, 652
simios, 73-74, 76, 81-85, 106-113, 116-119, 121-130, 132, 134, 146-149, 227-235
simios africanos, 61, 76, 81, 83-85, 106, 108, 110-112, 116, 121-125, 134, 134, 148, 166, 170, 214-215, 217-218, 227-231, 233-235, 254, 256, 258-259, 369, 417, 422, 610, 628-629, 660
simios asiáticos, 85, 106, 110, 121, 125, 128, 227, 229, 450
simios superiores, 73-75, 78, 84-85, 87-89, 118, 121, 123-125, 128, 165, 168-169, 228, 230-231, 233, 257, 344, 353, 608
Simons, E. L., 105, 126-127, 141, 302
simpátrica (especiación, separación), 58, 332, 372, 466
simplesiomorfia, 120, 417
Simpson, G. G., 28, 31, 57, 73-75, 81-82, 84, 227,
Simpson, J. J., 568
Simpson, Scott, 424-426
Sinaí, 483
Sinanthropus, véase *Homo erectus*
Sinanthropus lantianensis, 449
Sinanthropus pekinensis, 452, 454, 597-598
sinapomorfia, 62, 90, 108, 138-139, 145, 161, 168, 349, 417, 550
síndrome de Down, 647
Singa, 571, 577, 582
Singer, R., 575, 669-670
Sipka, 545
Sirakov, Nikolay, 472, 502-504
Sivapithecus, 109, 111-112, 119-121, 125-127, 129, 131-134, 233
Siwaliks (región fosilífera), 400, 441-442
six1 (gen), 71
six3 (gen), 71
Sixun, Y., 456, 596
SK 6, 286
SK 15, 318
SK 23, 92, 287
SK 27, 92, 318
SK 45, 318, 440, 468
SK 48, 92, 287-288
SK 50, 149
SK 52, 92, 287
SK 847, 315-320, 361, 440, 460, 468
SK 2598, 284
SK 3121, 284
SK 3135, 348
SK 3155, 348
SK 14131, 284
SK 14133, 284
SK 24601, 284
SK 25600, 284
Skelton, R. R., 263, 348
Skhul (localidad),425, 553, 559-560, 565-566, 573, 669, 671-672, 678
Skhul 5, 561, 579, 582, 674, 677
Skhul 6, 465
Skhul I, 561
Skhul III, 561
Skhul II-VII, 561
Skhul IV, 563
Skhul V, 563
Skhul VIII, 561
Skhul X, 561
Skinner, Matthew, 323
SKW 5, 284
SKW 6, 284
SKW 8, 284
SKW 10, 284
SKW 11, 284
SKW 14, 284
SKW 15, 284
SKW 19, 284
SKW 29, 284
SKW 2581, 284
SKW 3114, 318
SKX 339, 318
SKX 610, 318
SKX 10641, 284
SKX 15468, 284
SKX 19495, 284
SKX 257/258, 318
SKX 267/268, 318
SKX 38653, 284
Sm 1, 591
Sm 3, 466, 590-591, 594
Sm 4, 447, 594
Smilodon, 179
Smith, B. H., 547
Smith, C. M., 671
Smith, F. H., 558
Smith, G. E., 142
Smith, Heather, 316, 460-461
Smith, Tanya, 551-552
Smouse, P. E., 78
Smuts, B., 5
SNP (polimorfismo de nucleótido único), 644, 646-647, 664-665, 667
Soa, 612, 615
soaniense (cultura), 400, 402
sobredominancia, 48
sociobiología, 32
Soejono, Raden, 603
Soergel, Wolfgang, 517
Solana, 472
Soleb, 571, 675
Solecki, R., 544, 562
Soleihac, 472, 502
Solo, río, 441, 588, 591, 593
solutrense (cultura), 371
Sonakia, A., 441
Sondaar, P. Y., 615
Sondaar, P., 443
Songhor, 107
source and sink (modelo), 457
Sponheimer, M., 285
Spoor, F., 168, 439-440
SPTLC1 (gen), 665
Spy 1, 677
Spy 2, 677
Sr/Ca (proporción), 281-282
SRGAP2 (gen), 42
SSR (microsatélites), 35, 655-656
Sst I, 497-498, 506
Sst II, 497-498, 506
Sst III, 497-498, 506
Sst IV, 498, 506
Sst V, 498, 506
St. Acheul, 537
St. Césaire, 547, 642
St. Eble, 472-473, 502
St. Francis (cabo), 669
STD-VP-2/61, 225
Steele, J., 175, 381
Stegodon, 604-605, 609, 612, 614, 617
Stehlin, Hans Goerge, 105
Steinheim (cráneo), 520-523, 525-526, 529, 579
Steinheim (localidad), 416, 518-519
Steinheim, 416, 518-523, 525-526, 529, 535, 579
Steinrine (localidad), 525
Steele, James, 175, 381
stem species, véase especie basal
stem species, 63, 65, 110, 111
Stephen, Motsumi, 270
Sterkfontein, caverna dolomítica, 202-205
Stern, J. T., 149-151, 153, 158, 168, 346
Stewart, T. Dale, 562
Still Bay (cultura), 573
Stone, N., 81
Stoneking, M., 514, 653, 663, 665, 677
Stout, Denis, 385, 389
STR, véase SSR
Strait, D. S., 146, 176, 229-230, 252, 263-264, 279, 281, 283, 340-341, 343, 349, 357
Straus, William, 485, 575
Stringer, C. B., 143, 335-336, 418, 423, 436, 457, 515, 518-519, 524-525, 534, 544, 550, 555-556, 559,

563, 566-568, 572-573, 578, 625, 650, 666, 668-669, 681
Structure (algoritmo), 682-684
Sts 5 *(Mrs. Ples),* 92, 266-268, 307, 548, 592, 608, 613
Sts 14, 91, 148-149, 170, 266, 268, 348
Sts 17, 92, 267
Sts 19, 315, 317
Sts 52, 92, 267
Sts 52b, 265
Sts 65, 149
Sts 71, 92, 267-268
Stuttgart, 519-520
StW 13, 307
StW 19b/33, 318
StW 53, 206, 268, 315-320, 338, 361, 375-376, 460
StW 75-79, 318
StW 80, 268, 318
StW 84, 318
StW 151, 317-318
StW 252, 267
StW 255, 267
StW 431, 149, 267-269
StW 504, 266
StW 505, 266-268, 613
StW 566, 268, 284
StW 569, 284
StW 573 *(Little Foot),* 151-152, 202, 204, 206, 268-272, 363
StW 578, 268
StW 584, 268
StW 585, 268
StW 590, 268
StW 598, 268-269
StW 599, 268
StW 600, 268
StW 601a, 268
StW 601b, 268
StW 602, 268
StW 603, 268
StW 604, 268
StW 605, 268
StW 606, 268-269
StW 1813, 267
Subalyuk, 545
suborden, 73, 85, 101-102, 104
Sudáfrica, 78, 86, 91, 96-97, 148-150, 152, 159, 165, 173-174, 179, 181, 193, 200-201, 204-205, 207, 209-211, 215, 239-242, 250, 265, 267, 269, 272, 274, 281, 283, 285-286, 289-290, 303, 315, 317-318, 330, 338, 351, 360-368, 373-375, 412, 429, 439-440, 458, 465, 570, 572, 575, 583-584, 664, 669, 671-674, 676, 678
Sudán, 116, 174, 244, 290, 675
suidos, 198-199, 207
Sulawesi, 404
SULF2 (gen), 665
Sumatra, 404
superfamilia, 69, 73, 85, 101-102, 105, 107-108, 137, 649
supramastoideo, 594
Surobo, 187
Sus, 526
Susman, R. L., 149-150, 152-153, 156, 158, 168, 286, 302, 346
suspensión, 109, 112, 116, 118-119, 121, 128-130, 230-233
Sutton, Morris, 208-209, 287, 570
sutura lamboidal, 532
Suwa, G., 124, 153-156, 158, 188, 221-222, 225, 227, 231-232, 234-235, 279, 291, 293-294, 315, 322, 346, 350-351, 353-354, 375, 433-434, 437
Suzuki, H., 562, 564
Swanscombe (cráneo), 521-523, 526-527
Swanscombe (localidad), 416, 518, 522
Swartkrans, caverna dolomítica, 200-201, 207
Swisher III, C. C., 443, 444, 445, 588, 589, 590, 595
Sylvester, Adam, 165, 253
Szalay, F. S., 81-82

Tabarin, 193
Tabun (localidad), 171, 559-561, 563-567, 579
Tabun B (nivel), 171, 565
Tabun C (nivel), 171, 565-566
Tabun C1, 568, 677
Tabun D (nivel), 171, 565-566
Tabun I, 561, 563, 566
Tabun II, 553, 561, 563
Thackeray, Francis, 209, 266
Tague, R. G., 169-170
Taieb, M., 182-183, 243, 245, 248, 381, 389
Tailandia, 128, 600
Takai, F., 562, 564
talla lítica (véase también cultura, tradición y herramienta),
tamaño corporal óptimo (*optimal body size,* OST), 608
tamaño de la población, 631, 654, 660
tamaño del territorio ocupado (HR, *home range size*),
tamaño eficaz de la población, 394, 420
Tangi Talo, 612, 615
Tangshan, 455, 510, 597, 601
Tanzania, 107, 116, 149-150, 152-154, 159, 165, 174, 176-177, 193, 197, 242-244, 251, 256, 290, 295, 297, 299, 308-309, 363-364, 366-368, 371, 380, 389, 416, 423, 433, 439, 458, 463, 465, 572, 576, 675
Taodian, 596
Taramsa, 571, 675
tasa de mortalidad, 174-175
tasa de natalidad, 174-175
Tasmania, 335, 607
Tattersall, I., 66, 81, 156, 450, 515, 555-556, 591, 595, 602, 632-633, 636
Taung (caverna dolomítica), 174, 180, 210, 239, 363, 366-368, 372, 374-375
Taung (niño), véase Niño de Taung
Taung 1 (a menudo mencionado sólo como «Taung»), 210, 265-266
Taurus, 484
taxonomía linneana, 53, 68
taxonomía, 53-55, 57, 61, 67-70, 73, 83, 86-87, 115, 124, 130, 132, 241, 258, 295, 305, 312, 349, 418, 436, 464, 466, 585, 591, 650
Tchernov, E., 392, 565
TD3 (nivel de la Gran Dolina), 488
TD4 (nivel de la Gran Dolina), 488
TD5 (nivel de la Gran Dolina), 488
TD6 (Atapuerca), 491, 499
TD6 (nivel de la Gran Dolina), 480, 488-489, 492, 495, 498, 508, 510, 551
TD7 (nivel de la Gran Dolina), 488, 490
TD10 (nivel de la Gran Dolina), 488
TD11 (nivel de la Gran Dolina), 488, 490
Teaford, M. F., 107, 126, 353-354
técnica 454, 636-637
Teggihalli, 401
Teilhard de Chardin, Pierre, 142
tejido cerebral (costes), 609
Telanthropus capensis, 436, 440, 442
Témara, 571, 678-679
temporal (zona del cráneo), 146, 262, 266, 292, 315, 319, 436, 438-439, 464, 493, 497-498, 508, 527, 550, 572, 576, 583, 608, 618, 671
teoría sintética, 29-31
Terhune, Claire, 463-464, 466-467
termoluminiscencia, 98, 456, 524, 562, 565-567, 581, 584, 602-605
Ternifine (también conocido como Tighenif), 416, 422, 435
Teropithecus, véase babuino
Terra Amata, 537

terra rossa, 490
terraza 20 (Ngandong), 588-589
Terus, 404-405
Teshik-Tash, 562, 633-634, 642
Thackeray, Francis, 209, 266, 285
Theopetra Cave, 159
Theropithecus, 176, 354, 465
Thessaloniki, 523
Thoma, Andor, 526
Thomas (fósil), 572
Thompson, Jennifer, 551
Thorne, A. G., 61, 588, 626, 671-672
Thüringen (cuenca), 525
Tianshuigou, 596
Tianyuan, L., 595, 600
Tibesti (región), 482
Tíbet, 159
Tobias, Phillip, 77, 78, 84, 88, 90, 142, 146, 151-153, 179, 203, 210, 242, 253, 266, 267, 269, 277, 289, 294, 301-310, 312, 315-317, 333, 337, 339, 343, 363, 376, 377, 392, 346, 365
Tiemei, C., 456, 596-597, 600
Tighenif, véase Ternifine
tigre de dientes de sable (mtDNA fósil recuperado), 623
Tillier, A. M., 583, 674
timina, 33, 38, 645
Timor Occidental, 404
TIMS, véase espectrometría de masas con ionización térmica *(Thermal-ionization mass-spectroscopy)*
Tipo Ferrassie, cultura musteriense tipo Ferrassie, 536, 545
Tipo Quina, cultura musteriense tipo Quina, 536, 545
Tjg-1993.05, véase Sangiran 9
TL (véase también termoluminiscencia)
TM 247, 200, 219
TM 247-01-02, 219
TM 266 (Toros-Menalla), 200, 217
TM 266-01-60-1, 217, 218-219
TM 266-01-60-2, 219
TM 266-02-154-1, 219
TM 266-02-154-2, 219
TM 266-01-447, 219
TM 266-01-448, 219
TM 266-01-462, 219
TM 292, 200, 219
TM 292-02-01, 219
TM 1517, 92, 149, 207, 209, 285, 363
toba (véase también cenizas volcánicas e intrusión volcánica)
Tobias, P. V., 77, 78, 84, 88, 90, 142, 146, 151-153, 179, 203, 210, 253, 266-267, 269, 277, 289, 294, 301-310, 312, 315-317, 333, 337, 339, 343, 363, 376-377, 392, 436, 465
Tocheri, Matthew, 610, 613
tomografía computacional (CT), 168, 490, 552
Toth, Nicholas, 379, 380, 387, 388, 389
tórax, 106, 118, 139, 164, 247, 554
torio, 576
Toros-Menalla (región fosiífera), 198-199, 217-219
Torralba, 537
Torre in Pietra, 537
Torres, Trinidad, 530-531
torus angular, 462
torus glabelar, 423, 495, 590, 594
torus parietal, 572
torus supraorbital, véase también glabela y arco supraorbital
Toth, N., 379-380, 387-389
Toussaint, Michel, 267
tradición, véase también cultura, herramienta y talla lítica
traducción, véase funciones de los ácidos nucleicos
transcripción, véase funciones de los ácidos nucleicos
Transvaal, 253
Trauth, Martín, 176-178
trepa arbórea, 109, 118-119, 151, 168, 227, 232, 235, 251, 278
tribu, 46, 54-55, 69, 81-83, 85-88, 90, 137, 173, 179-180, 193, 213-215, 219, 222, 225, 229, 285, 363, 374, 415-416, 543, 649, 687-688
tricotomía, chimpancés/gorilas/humanos, 78-79
Trinil (localidad), 412, 422, 441
Trinil I (véase también Pithecanthropus I)
Trinil I, 441-442, 506
Trinil II, 441-442, 458, 462, 599
Trinkaus, E., 67, 515, 541, 543, 549-551, 554-555, 557-558, 562, 574, 598, 629, 631-633
triplete, 34, 36-38
TRM, véase magnetismo termorremanente
Trogontherium, 517, 522, 526
tuberosidad postcondiloidea, 593
Tugen Hills (región fosiífera), 193
Tulu Bor, 185, 190, 191, 262
tumba (véase también enterramiento)
tundra, 478
Túnez, 484-485
Turkana, lago (región fosilífera), 188-189, 191-192
Turner, A., 176, 451, 457
Turoha, 187
Turquía, 122, 128, 180-181, 212, 320, 419, 484
Turrittin, Tom, 521
Tuttle, N. I., 156-157
Tuttle, R. H., 130, 156-157, 161-162
Tutu, Desmond, 664
Tuu (lenguaje), 664
Twiggy, véase OH 24,
Tzedakis, P. T., 548, 558

$^{238}U/^{206}Pb$, 269
UA 31, 433-435, 458
UA 173, 433
UA 222, 433
UA 369, 433
Ubeidiya, 392-393, 419, 421
último antepasado común (*last common ancestor,* LCA), 89, 654
umbral batimétrico, 486
Umrethi, 401
Ungar, Peter, 281-282, 285, 289, 353-354
unidad 7 (Liang Bua), 605
unidad estratigráfica A (Dmanisi), 397
unidad estratigráfica B (Dmanisi), 397
unidad G3 (Vindija), 643, 645
unidad I (Arago), 527
unidad I (Vindija), 645
unidad II (Arago), 527
unidad III (Arago), 527
unidad IV (Arago), 527
unidad taxonómica operativa, 67
unidad V (Arago), 527
unidad XII (Kebara), 562
Untermassfeld, 472, 502, 504
Upper Bodo Sand Unit (UBSU), 574
Upper Burgi, miembro de la formación Koobi Fora, 189-190, 292, 309-310
Upper Laetoli Beds, 197-198
Upper Ndolanya Beds (Laetoli), 197-198, 295
Upper Semliki Valley, 373-374
UR 501, 293, 313, 315, 331, 363, 416
UR 591, véase HCRP UR 501
uracilo, 33
Uraha, 198, 240, 313, 363
Ursus, 179, 517, 526
Usno (Formación de la región fosilífera de Omo), 185
UW-88-8,
Uzbekistán, 562, 633, 642-643

V1519, 449, 451
vaca marina de Steller (mtDNA fósil recuperado), 623
Valdarno, 472-473, 537
Valladas, H., 566, 669
valle del Jordán, 181, 392, 397, 419, 484
Vallesiense (fauna), 130
Vallès-Penedès, 117-118
Vallois, H. V., 526, 561, 593, 675
Vallois, Henry-Victor, 526, 561, 675
Vallparadís, 472, 502, 504
Van der Made, Jan, 173, 175, 180, 392, 396, 420
Van der Merwe, Nikolaas, 283
Van Kolfschoten, T., 471, 473, 518
Vandermeersch, B., 424, 519, 535, 547, 561-562, 564-568, 650
variabilidad (de la muestra fósil), 59, 248-249, 253, 269, 331, 333, 351, 440, 465, 527, 567, 591, 599
variabilidad (de la población), 27, 323, 678
variación de los rasgos, véase variabilidad
variación genética, 43, 48, 644, 665, 682
vasconiense (musteriense), 536
Vaufrey, Raymond, 520
vector direccional, 40, 227
VEK (Vivien Evelyn Korongo), 195
Vekua, A., 211-212, 321-325, 397
Velasco, Joel, 58
vello corporal, pelo, 140
Verhoeven, T., 603, 612
Vermeersch, P. M., 675
vértebra, 117-118, 148, 267-268, 423-425, 508, 595
Vertés, László, 527
Vértesszöllös, 416, 518, 524, 526-528, 535, 537
vestido, vestimenta, 686
Vi33.16 (antes conocido como Vi.80),
Vi33.25, 645
Vi33.26, 645-646
Vi-77, 642-643
Vi-80 (hoy Vi33.16), 642-643
Victoria, lago, 107, 116
vida arbórea, 103-104, 152-153, 228
Vieillevigne, Emmanuelle, 536-537
viejo (neandertal de La Chapelle-aux-Saints), 546
Vietnam, 600
Vigilant, L., 514, 587, 653, 663
Villa, P., 485
Villafranquiense (fauna), 179, 196, 211, 436
Villmoare, Brian, 462, 464-465
Vindija 75, 628-629
Vindija 77, 628
Vindija 80, 628
Vindija (localidad), 545, 557, 628-629, 638, 643-645
Viscerocráneo, 315, 679
Visogliano, 537
vitamina D (síntesis), 39, 685
Vlcek, Emanuel, 526
Vogel, J. C., 370, 384
Völk, H., 657
Volman, T. P., 669
volumen craneal, véase capacidad craneal
Von Koenigswald, G. H. R., 124, 402, 416, 442-443, 445, 452, 465, 493
Vrba, E. S., 83, 179-180, 202, 277
Vsz. I, 526
Vsz. II, 526-527
Vuelta a África (modelo de migración de los hominoideos), 122-124

Wadi Amud, véase también Amud
Wadi el-Mugharah, 560
Wadjak 1, 677
Wae Racang, 603
Wahlwies, 677
Walker, A. C., 107, 109, 126, 146, 189, 192, 193, 258, 291, 292, 294-297, 308, 310, 335, 349-350, 353, 362-363, 423-424, 430-431)
Walker, Joanne, 204, 206, 269
Wall, H. J., 657
Wallace, J. A., 25-26, 547, 614
Wallanae, 404
Walter, R. C., 107, 182-183, 244-245, 254, 431
Wang, Y., 596, 600
Wangjiashan, colina, 596
Wanpo, H., 405, 449-450, 452, 497
Ward, Carol, 119, 121-122, 128, 167, 168, 193, 228, 247, 251, 253, 254, 258, 259, 353, 354
Ward, R., 534, 625
Ward, S., 113-117, 214-215, 258
Washburn, Randall, 166
Washburn, S. L., 166, 299, 374
Waterbolk, H. T., 384
Watson, E., 31, 33, 82
Watt, I. B., 202
Watualang, 593
Weahietu (Formación de la región fosilífera de Middle Awash), 184-185
Weaver, Timothy, 170-171
Webb, D. M., 156, 159
Weber, Jochen, 608, 614
Weckler, Joseph, 545
Wei, L., 423
Wei (periodo), 452
Wei Wang, 165, 406
Weidenreich, F., 417, 445, 452-453, 513-514, 544, 587, 593-594, 598
Weiner, Joseph, 143
Weiner, Steve, 412
Weinert, H., 341, 521
Weiweng Huang, 406
West Turkana, región fosilífera del lago Turkana, 188, 191-192, 257, 262, 291, 315, 390, 431
Westaway, Kira, 603-605
Weston, Eleanor, 609-610
Wheeler, P., 397
White, Mark, 499-501
White, T. D., 60, 67, 134, 149, 153-156, 158, 182, 185, 193, 198, 207, 215, 221-227, 230, 233-234, 240, 242, 245-247, 249-250, 252, 257, 259-260, 263, 310, 315, 346, 353-355, 357, 362-363, 459, 576, 579-582
Whiten, A., 370
Whitfield, L. S., 662
Wickens, E. H., 156-157
Widianto, Harry, 592-593
Wiley, D. C., 57, 467
Willandra Lakes, 159
Willerslev, Eske, 630
Williams, M. A. J., 187, 477
Wills, C., 662
Wilson, A. C., 75-77, 133, 514
Wilson, E. O., 174
Wintle, A.G., 524-525
Wipper, río, 526
Witkrans Cave, 669
Witwatersrand, 78, 151, 210, 269, 303, 673
WoldeGabriel, G., 184-185, 221-222, 225-226
Wolpoff, M. H., 83, 91-93, 218, 281, 310, 324, 331-332, 431, 435-436, 442, 450, 513-515, 523-524, 526, 536, 550, 554, 558, 564, 585, 655
Woo, J. K., 453
Wood, B., 60, 83, 87, 146-147, 153, 157, 168, 176, 195, 215, 218, 236, 252, 260, 279-281, 283-284, 286, 290-291, 295, 298, 302-303, 308, 310, 312-313, 317, 331-336, 341-343, 347-351, 361, 383, 418, 420, 431, 436, 451, 457, 465, 467, 515, 585, 609, 612, 651-652
Wood, C., 350-351
Woodward, A. S., 143, 519, 573

Woranso-Mille, área fosilífera de Hadar, 149, 184, 254, 256, 260-261, 354-355, 363
World Health Organization, 656
Wu Liu, 414, 456, 597-598
Wu Rukang, 448-449, 455-456, 597
Wu, X., 412, 600
Würm, glaciación, 473, 475, 544-545, 547, 557, 565, 568, 670
Wushan, 449
Wymer, J., 522, 669-671

Xenocyon, 176
Xiaochangling, 449
Xihoudu, 405, 412
Xinzhi Wu 412, 448, 597, 600
Xirochi, 125
Xiujie Wu, 453, 455-456, 598-599
Xu, Q., 597
Xujiayao, 601, 678

Y (cromosoma), 645-646, 654, 662, 667
Y-5, véase pauta Y-5
Yager (Formación), 177
Yakarta, 590, 613
Yamei, H., 405-407
Yangtzé, río, 405, 449-450, 596
Yedurwadi, 401-402
Yellen, J. E., 374
Yesuf, Ali, 314
Yin Gongming, 596
Yin Man Lam, 671
Yingkou, 423
Yinkou, 595
Yinyun, Z., 597, 600
Yiron, 392-393, 419
Yokoyama, Yuji, 403, 590
Yoruba (etnia), 667
Yoruba (población), 667
You, Y., 597
Yuan Sixun, 596
Yuanmou, 405, 412, 449-451, 457
Yunnan, 449, 678
Yunxian, 595, 600-601

Zagros, 484
Zaim, Yahdi, 445-447
Zaire, río, 135, 275
Zaitsev, Anatoli, 154
Zambia, 244, 290, 439, 458, 572-574, 671
Zdansky, Otto, 452
Zeitoun, Valery, 447, 592-594
ZFY (gen), 662-663
Zhang Yinyun, 597, 600
Zhao, J., 406, 456
Zhiredong, 678
Zhoukoudian 1 (localidad), 413-414, 452-453
Zhoukoudian G (locus), 413-414
Zhoukoudian II, 452, 455
Zhoukoudian III, 452, 455-456, 458, 462-463, 466
Zhoukoudian L (locus), 453
Zhoukoudian Upper Cave 103, 677
Zhoukoudian V, 455-456, 458, 462, 466, 598
Zhoukoudian X, 453, 455, 458, 462
Zhoukoudian XI, 453, 455, 458, 462-463, 466, 677
Zhoukoudian XII, 453, 455, 458, 463, 466, 677
Zhoukoudian, 412-414, 416, 422, 439, 444, 446-448, 452, 457, 462, 465, 579, 597, 600, 677-678
Zilhão, J., 631
Zinjanthropus boisei, véase *Paranthropus boisei*
Zipfel, Berhard, 273-274
Ziyang, 678
ZKD III, 452, 456, 458
ZKD V, 456, 458, 598-599
ZKD X, 453, 458
ZKD XI, 453, 458
ZKD XII, 453, 458
Zonneveld, F., 168
Zouhrah, 675
Zukur, 483
Zuné, Lü, 595-596
Zwigelaar, Tom, 573