

TEMA 1 Explicaciones Precientíficas sobre el Origen del los organismos.

La cuestión del origen de la Humanidad es un tema recurrente que ha intentado ser explicado en todas las culturas, pueblos de diversas formas con connotaciones políticas, religiosas, ideológicas, etc. Las explicaciones en ocasiones han sido míticas o religiosas, es decir, **precientíficas**; y en otras **científicas**. Respecto a la Arqueología o la Prehistoria la búsqueda del registro fósil de nuestros antepasados ha sido prioritario y ha tenido una gran repercusión social.

Esa búsqueda de los orígenes no es exclusivo de una disciplina, sino que ha corrido a cargo de equipos interdisciplinares, abordándose desde la Biología, la Geología, la Etología, la Antropología, la Prehistoria, la Paleontología. Esos estudios han posibilitado la construcción de marcos cronológicos cada vez más precisos y la consideración de los comportamientos de nuestros antepasados.

En cualquier caso, en la actualidad, no es posible explicar el complejo mundo de los seres vivos sin referirse a la Teoría de la evolución, según la cual todos los seres vivos pertenecen a una gran familia que se ha desarrollado en el transcurso de la historia de la Tierra.

El concepto de evolución se configuró en el siglo XIX a partir de trabajos previos de Lamarck y Darwin. Ese concepto se fue consolidando sobre datos paleontológicos y biológicos. Hoy en día se considera demostrada por la mayor parte de los biólogos, aunque los mecanismos aún son controvertidos. Antes de la aceptación y la configuración del concepto de evolución hubo otras explicaciones sobre el origen, la variedad de la vida y los organismos.

Hasta mediados del siglo XIX en la ciencia occidental se imponían explicaciones religiosas basadas en el Génesis. Es lo que se conoce como **Teología natural**. Aunque desde Galileo y Descartes se admitía la explicación de los fenómenos natural como consecuencia de mecanismos causa-efecto, había pocas explicaciones sobre el origen de la vida y del hombre y eran un apoyo para las explicaciones del Génesis. Solamente había dos explicaciones dada la complejidad del fenómeno:

% el azar (W. Paley), que es desechado por la aparición de estructuras complejas

% la intencionalidad de un artesano inteligente que dispusiese los elementos.

La primera posibilidad parecía inaceptable para explicar toda las causas de un ser vivo y solamente cabía aceptar la segunda. Ese artesano sólo podía ser dios. La existencia de organismos tan complejos servía para demostrar la existencia y bondad de Dios, que armonizaba el funcionamiento de cada ser vivo con los condicionantes de su medio.

Otro rasgo de esta **Doctrina creacionista** fue **el fijismo**, la inmutabilidad de las especies. El creacionismo mantiene que las especies son invariable y fijas y niega toda relación de filiación entre los seres. Ningún ser puede proceder de otro, ya que proceden del creador, que les da una forma y atributos propios e inmutables. Para los fijistas una prueba de esa inmutabilidad sería la esterilidad de los híbridos o **amixía**. Si ningún ser procede del otro, las especies fósiles del registro geológico son especies desaparecidas que no tienen ningún vínculo con las especies vivas. Esa presencia de fósiles se explica por dos razones:

% se han extinguido

% el Creador no se limitó a una sola creación, sino que hubo varias. Según D'orbigny hubo veinte.

Según estos postulados, la creación era una solución estática fija y ordenada. El mundo creado por Dios era un

continuo de formas desde la más simple a la más compleja y en la cúspide estaría el hombre. De esa *gran cadena del ser* no se infieren relaciones o derivaciones concretas entre las distintas especies, sino que son un conjunto de criaturas dispuestas por dios en ese continuo dentro de una jerarquía ancestral.

Esta explicación tenía deficiencias. Algunos investigadores habían observado en esa cadena lagunas y discontinuidades, como la que se ve entre el simio y el hombre. Por tanto, los científicos del siglo XVIII y XIX pretendieron llenar esas lagunas exagerando la humanidad de algunos simios o la simiez de algunas razas humanas inferiores.

Otra explicación que implica cambio de las especies es el **Transformismo radical**. Es una concepción precientífica relacionada con la metamorfosis y la generación espontánea. Según esa concepción, cualquier cosa inanimada o ser animado se puede convertir en otra cosa diferente. Todo puede proceder de todo; en consecuencia, las semejanzas que pueda haber entre especies no se pueden considerar como indicios de relación genética. El cambio no supone evolución, sino que es una forma de lo que se conoce como **saltación o transmutación**. Ese proceso de saltación fue considerado en algún momento por Darwin como mecanismo para la aparición de una nueva especie a partir de otra ya existente. Ese proceso se llama **especiación**.

A inicios del siglo XIX se produjeron unos cambios en disciplinas como la Geología; cambios que llevaron a la sustitución de las **Teorías catastrofistas** (Cuvier), base de las explicaciones de los procesos geológicos, por una teoría nueva desarrollada por Lyell conocida como **Teoría uniformista o de las causas actuales**. Esta teoría afirma que la historia geológica de la tierra se ha desarrollado a lo largo del tiempo de manera uniforme y lenta y a lo largo de la misma ha habido catástrofes pero no de amplitud planetaria, sino que han afectado a áreas geográficas más o menos extensas. La teoría uniformista tuvo dos implicaciones:

% la historia geológica de la Tierra era más extensa de los 4004 años que se señalaban hasta ese momento.

% los procesos uniformistas implicaban una evolución de la Tierra.

Estas dos ideas tuvieron como consecuencia la ampliación del espectro cronológico de la existencia de los seres vivos y que del pensamiento de la evolución geológica de la Tierra se podía derivar una evolución biológica de los seres vivos. Estos planteamientos fueron madurando desde inicios del siglo XIX haciendo cambiar la idea de seres vivos inmutables a seres que evolucionan. El evolucionismo trata de describir el proceso de desarrollo de la vida y los seres vivos así como las leyes y mecanismos del proceso de transformación de las especies.

En el siglo XIX hubo investigadores que encontraron pruebas de la evolución biológica de las especies a partir de estudios comparados y de estudios de fósiles. En el siglo XX ese tipo de pruebas se han ampliado. ¿Qué pruebas son esas? Hay varias clases.

En primer lugar hay **pruebas anatómicas**. La anatomía comparada, que estudia las relaciones de las estructuras anatómicas de distintas especies, manifiesta que las semejanzas anatómicas de distintas especies son consecuencia de un origen común. Hay datos y pruebas que hablan de la existencia de relaciones de parentesco entre distintas especies (**filogenias**). Las pruebas que manifiestan esas filogenias se llaman **homologías**. Las homologías son similitudes que distintas especies han heredado de un antepasado común. Los organismos evolucionan por un mecanismo de descendencia, con descendientes que aparecen con cambios. Esos cambios se suman en el tiempo. Cuanto más separado esté en el tiempo el antepasado, mayores serán las diferencias. Las homologías indican, de un modo relativo, más o menos la distancia de parentesco. Esto se puede establecer una secuencia filogenética, porque dentro de los *rasgos homólogos* se puede distinguir entre los *primitivos* y los *derivados*.

Al trabajar con estos datos hay que tener en cuenta que pueden darse similitudes formales entre las distintas especies que, desde el punto de vista, del parentesco pueden ser engañosas. Estas similitudes formales no son

consecuencia de una relación de parentesco, sino que son consecuencia de una evolución convergente. Lo que significa que funciones análogas suelen implicar la formación de estructuras análogas. Las semejanzas producidas por una misma función se llaman **analogías**.

Otra **prueba** viene de la mano de la biología molecular y se conoce como **la unidad del plano estructural**. La biología molecular ha ido tomando cuerpo en los últimos 30 años y ha descubierto el funcionamiento de enzimas, moléculas y el material genético. Ha descubierto que hay una notable uniformidad en los componentes moleculares de los organismos tanto en su naturaleza como en la manera en que están ensamblados.

En todos los organismos la información hereditaria está codificada en el ADN, el cual está formado por combinaciones de los cuatro mismos nucleótidos o bases: adenina, guanina, citosina y timina. La sucesión de pares de bases se llama **codón**. Ese codón sintetiza un aminoácido, que es una letra del ADN. Esas letras se unen formando palabras, que son proteínas. Cuando se da un error en la lectura se produce una mutación, favorable o desfavorable. Las células de todos los organismos muestran los mismos componentes y la misma organización. Las proteínas están invariablemente formadas por la combinación de los mismos 20 aminoácidos para todos los seres vivos. Algunos codones no sintetizan aminoácidos, son **codones de paro**, y otros que anuncian el reinicio de la síntesis.

Esto permite, a través del estudio de las diferencias de ADN y proteínas de los distintos organismos, establecer fechas para indicar el momento en que se ha producido la aparición de una nueva especie a partir de un tronco común.

También hay **pruebas de carácter geográfico**. Muchos biólogos se percataron de que los grupos de organismos evolutivamente relacionados se encuentran geográficamente conectados (pinzones de Darwin). Esto significa que las grandes barreras geográficas sirven para aislar los grupos entre sí y facilitan la aparición de diferencias entre los grupos separados. El nombre que recibe el proceso es el de **radiación adaptativa**. Esto significa que se produce un proceso rápido de evolución de una especie colonizadora o de pocas especies colonizadoras para transformarse en diferentes especies que ocupan hábitats distintos en áreas geográficas distintas. Cuando la especiación opera de este modo, como consecuencia de la existencia de barreras físicas, se habla de un proceso de **especiación alopatrica**.

La **prueba de la uniformidad en el ciclo reproductivo** se deriva del hecho de que todos los animales pluricelulares siguen el mismo ciclo reproductivo, que se inicia con la formación de las células sexuales o **gametos** mediante la meiosis y esas células contienen la mitad del número de cromosomas característicos de cada especie. Los cromosomas son pequeños filamentos donde están contenidos los genes. En cada gen va contenida información de ADN. Los cromosomas para los humanos son 46 en cada célula y se emparejan de dos en dos, excepto en las células sexuales, donde hay 23 cromosomas.

Los genes del mismo carácter se denominan **alelos**. Durante el proceso de meiosis el número de cromosomas se reduce a la mitad y durante el proceso de reproducción se reestablece el número de cromosomas de la especie. Esto sucede en todas las especies, lo que sólo puede darse si todas las especies tienen un origen común.

Hay **pruebas de carácter embriológico**. El proceso de desarrollo de un embrión se denomina **ontogenia**. Haeckel dijo que la ontogenia recapitula la filogenia. Esto quiere decir que los estadios sucesivos del desarrollo del embrión reflejan relaciones con otras especies (fase branquial del feto humano) y los embriones de diferentes especies no se distinguen apenas diferencias.

Existen **pruebas del campo de la selección artificial**, que realizan los criadores. Los criadores seleccionan los progenitores entre los individuos que se ajustan a sus preferencias en cada generación. Esto implica que las características de un individuo se transmiten a la descendencia. Esos progenitores generan descendencia

variable y el criador orienta la selección en una dirección determinada.

Hay **pruebas de carácter paleontológico**. En época de Darwin se hizo un importante descubrimiento: el ARCHAEOPTERYX, animal que se considera un eslabón perdido, que presenta características de los reptiles y de las aves. Huxley consideró que lo mejor que podía explicar o reforzar el carácter de la existencia de este individuo era la evolución. El registro paleontológico pone de manifiesto que los fósiles difieren notablemente de las especies actuales y cuanto más reciente es un estrato geológico más se parecen las formas de las especies que en él se encuentran a las actuales.

TEMA 2 El evolucionismo. Teorías evolucionistas. Mecanismos de la evolución.

El término evolución define una variación continua de una especie en el tiempo y en un sentido determinado. Sin embargo, a pesar de esta definición, no debe asociarse la evolución con un progreso inevitable de formas de vida inferiores a otras superiores. La evolución no tiene un sentido finalista.

Tal como se conoce hoy la evolución se debe a Darwin, que la enuncia en su obra *El origen de las especies*, aunque esas ideas ya estaban presentes en Lamarck y Erasmus Darwin. **Erasmus Darwin** llegó a la conclusión de que toda forma de vida derivaba de una única fuente, *filamento vivo*. También abordó los mecanismos de la evolución, sugiriendo la superpoblación, la competencia, la selección sexual de las especies como relacionados con la evolución. Emparentó al simio con los humanos.

Lamarck fue realmente el primero que propuso una teoría coherente de la evolución. Lamarck era un paleontólogo especialista en moluscos y había observado su continuidad en los estratos así como que algunos especímenes permanecían iguales y otros se habían transformado. Esto le llevó a la conclusión de que el mundo evoluciona y el mundo cambia de forma continua, originándose nuevas especies a partir de las anteriores. Ese cambio es continuo, lento y progresivo. Esto es la base del gradualismo darwiniano. Los organismos evolucionan de formas más simples a formas más complejas.

Para explicar por qué se produce el cambio Lamarck recurrió a las circunstancias o presiones medioambientales. Esas presiones crean en los individuos unas necesidades que, a su vez, comportan unas determinadas costumbres. Los supervivientes sólo es posible en un medio al que el ser vivo esté adaptado. Así se introducen los polos fundamentales de explicación de la evolución lamarckiana: factores ecológicos y factores genéticos, que implican la transmisión de los caracteres adaptativos.

Los organismos mejoran y se transforman gracias a sus propios esfuerzos. Una especie de fuego etéreo (la psicogénesis de Mivart) hace que los individuos sean capaces de reconocer sus deficiencias ante las presiones y, por esa *vis seminalis*, pueden generar desde dentro el propio cambio. Pueden legar esas mejoras a través de la herencia a sus descendientes. Es un proceso teleológico, dirigido y finalista con la adaptación como meta; no hay lugar al azar.

Lamarck piensa que el progreso de la naturaleza a especies más complejas es indiscutible y lleva a la aparición de un organismo tan perfecto como el hombre. El pensamiento de Lamarck se basa en las siguientes suposiciones:

% todos los organismos tienden instintivamente a su perfeccionamiento.

% las alteraciones en el entorno pueden propiciar nuevas necesidades

% por esas alteraciones, los organismos se ven obligados a usar determinados órganos con mayor o menor intensidad y en función de ello se desarrollan o se atrofian. Esto da lugar a diferencias en la constitución de los organismos.

% esas alteraciones son hereditarias.

Las teorías de Lamarck fueron objeto de polémica y no alcanzaron un éxito claro. Sufrió una fuerte crítica la idea de la herencia de caracteres adquiridos. Otra crítica se dirigió a la justificación de la existencia de distintas especies parecidas en medios distintos o viceversa. Algunos pensaban que mecanismos como el de Lamarck llevaría a una reducción de especies, por la necesidad de adaptarse a un mismo medio. La crítica más importante se relaciona con la incapacidad de Lamarck de explicar las ortogénesis rebasadas o hipertelias, que se dan en algunas especies.

La **ortogénesis** es la evolución de un carácter de un especie en una línea dada. Cuando la ortogénesis potencia un rasgo, que suele ser de carácter adaptativo, se llama **ortogénesis progresiva**. El desarrollo se detiene cuando se considera que esa especie ha conseguido el mayor grado de adaptación. Esto casa con los principios lamarckianos. Las **ortogénesis regresivas** implican la desaparición de un rasgo que se entiende que ya no es funcional. Esto también se explica con los principios lamarckianos. El problema son las **hipertelias**, que son ortogénesis progresivas que no se detienen. Estos desarrollos sin fin de un rasgo pueden llevarlos a situaciones comprometidas o a la extinción. Es el caso del desarrollo exagerado de determinados cérvidos, etc. Estos desarrollos exagerados no son explicables a través de la teoría lamarckiana.

La siguiente teoría evolutiva es **el darwinismo**. Darwin en *El origen de la especie* (1859) asumió algunos de los principios de la teoría de Lamarck como el principio de adaptación, pero rechazó la evolución finalista. La obra de Darwin es la síntesis de varias teorías y estudios realizados por él, como el viaje alrededor del mundo, que le permitió observar la diversidad en las formas de vida y las variadas adaptaciones ante variaciones ambientales (pinzones, restos de mamíferos de América del Sur). También es importante la observación de los trabajos de los criadores de caballos, perros en el entorno rural en el que vivía. Esto le permitió ver las variaciones que se daban en distintas cabañas y comprobar como se seleccionaban los animales con ciertos rasgos para mejorar una raza o crear otras nuevas.

Des estas experiencias captó una premisa fundamental: para poder elegir tiene que haber una cierta variedad. Muy importante en su trabajo fue la tesis del británico Tomas Malthus, un economista que preveía una catástrofe poblacional como consecuencia del crecimiento de la población y su presión sobre unos recursos limitados. Estas ideas podían extenderse a cualquier especie y, por ello, debía haber un mecanismo que controlase la superpoblación y la reproducción de algunos individuos solamente.

También fueron muy influyentes las ideas de su abuelo Erasmo Darwin sobre la competencia entre individuos y las ideas de adaptación del reverendo Paley. También tuvieron su importancia las ideas del geólogo británico Lyell, precursor del actualismo.

La principal aportación de Darwin fue el encontrar una explicación coherente para explicar la evolución: **la selección natural**, concepto del que se lo considera coautor, ya que ese concepto paralelamente fue compuesto por Wallace. El marco conceptual de la evolución de Darwin se puede diseccionar en cinco teorías:

% **teoría de la evolución** como tal. La idea de que el mundo no es constante, sino que está cambiando continuamente y los organismos se transforman con el tiempo.

% **la teoría del origen común**. La idea de que todos los organismos se remontan a un origen único.

% **la teoría de la diversificación de las especies**. Las especies se diversifican por gemación, asentamiento de especies aisladas que evolucionan en otras nuevas o especies hijas de otra especie.

% **el gradualismo**. El cambio evolutivo tiene lugar por variaciones graduales.

% **la selección natural**; El cambio evolutivo se produce a través de la variación genética abundante en cada generación; los que sobreviven gracias a unos genes heredables mejor adaptados dan lugar a la siguiente generación.

Los evolucionistas posteriores rechazaron una o varias de estas teorías. No se produjo un consenso para adoptar todas estas teorías que implica el evolucionismo como teoría monolítico.

Los componentes de la explicación de Darwin son cinco hechos y tres inferencias. Los hechos eran ya ampliamente conocidos en época de Darwin. Las inferencias las desarrolla Darwin. Los hechos deben ser relacionados adecuadamente y Darwin pudo hacerlo porque entre 1836 y 1838 sus ideas cambiaron en cuatro áreas:

% Darwin fue sustituyendo poco a poco la idea de que todos los individuos de una especie son similares por el concepto de unicidad de cada individuo. Existía la creencia de que la variabilidad que se ve en los individuos refleja un número constante de esencias. A esta concepción se la conoce como **esencialismo**, que fue reemplazado por el **pensamiento poblacional**. Este pensamiento poblacional es la creencia de la existencia de variación dentro de la población y la importancia que esas variaciones individuales tienen.

% Se produjo un cambio de la herencia blanda a la herencia dura. La **herencia blanda** es la que se suponía por el efecto de uso o desuso de un órgano y por la influencia directa del medio ambiente sobre el material genético o por una tendencia inherente de mejorar. El desarrollo del pensamiento poblacional de Darwin vino a suponer una creciente conciencia de la necesidad de postular una herencia dura, que no se encuentra afectada directamente por los factores ambientales

% Darwin cambió su concepción respecto al equilibrio de la naturaleza. Este equilibrio era más dinámico que estático y ese equilibrio se mantenía más por una confrontación constante entre individuos o entre especies que por un ajuste benigno.

% Finalmente el último cambio fue la pérdida gradual de su fe cristiana. En sus publicaciones usa un lenguaje deísta, pero ya era un materialista.

¿Cuáles son los hechos y las inferencias? El primer **hecho** es la **capacidad reproductora** de los individuos. Darwin dejó muy claro que fue una frase concreta de Malthus, *la población tiene progresión geométrica*, el factor decisivo en su descubrimiento de la selección natural. El segundo hecho es la **estabilidad de las poblaciones**, que no era cuestionada; el número de especies e individuos mantenía una estabilidad estacionaria. Esto estaba implícito en el concepto de armonía de los teólogos naturales y de plenitud de los leibnizianos. Si había una extinción esta era equilibrada por una especiación y la elevada natalidad por la elevada mortalidad. El tercer hecho era el de las **restricciones ambientales**; esto es, la limitación de los recursos no era cuestionada.

La **primera inferencia**, basada en estos hechos, fue que el crecimiento geométrico de las poblaciones combinado con un volumen de recursos fijos derivaría en una **lucha por la existencia**. ¿Entre quienes se da esa lucha? En toda la tradición esencialista la lucha se da entre las especies; la lucha mantiene el equilibrio en la naturaleza, aunque esa lucha lleve a la extinción de alguna de ellas. En ese esencialismo la función de la lucha es corregir las perturbaciones en el equilibrio de la naturaleza y, en realidad, esa lucha es un mecanismo para mantener la situación de estado estacionario.

El cuarto **hecho** es el **pensamiento poblacional**. Sólo cuando se aplica el pensamiento poblacional a la lucha por la existencia se puede hacer un cambio para ver que la lucha no se da a nivel de especies, sino entre los individuos de una misma población. El concepto de competencia entre individuos carece de importancia si los individuos son tipológicamente iguales. El pensamiento poblacional indica que cada individuo es distinto.

El quinto **hecho** son las **variaciones heredables**. La variación puede tener un sentido evolutivo si al menos en parte es heredable. Darwin dio por garantizada esta hereditabilidad. Sin embargo, estaba confuso en el mecanismo de esa herencia. Pensaba que esas variaciones podían estar relacionadas con el mundo de la vida, etc. Pensaba como Lamarck.

La segunda **inferencia** derivada de la primera y estos dos hechos es la **selección natural**. Darwin tomó esta expresión del acto realizado por el ganadero o criador. Darwin no acertó en la elección del término, ya que da la idea de que un agente de la naturaleza tiene la capacidad de seleccionar lo mejor. Sin embargo, se refiere al hecho de que sólo unos pocos de todos los descendientes sobrevive para poder reproducirse. La selección natural no determina que variaciones deben surgir, sino que surgen diversas variaciones y sólo permanecen aquellas que permiten al individuo adaptarse mejor al medio. Existen diversas causas por las que unos individuos pueden tener éxito; unas son por azar, la mayoría por el mejor funcionamiento fisiológico del superviviente.

Un sexto **hecho** tiene una importancia secundaria para Darwin: las **variaciones medioambientales**. Para Darwin las variaciones surgen con independencia de las variaciones medioambientales. De la segunda inferencia más el sexto hecho se deriva la tercera **inferencia: la evolución**.

La explicación del origen de las especies por la selección natural se fue imponiendo, aunque siempre quedaron reductos reaccionarios que defienden posturas creacionistas ortodoxas como la derecha evangélica norteamericano. Sin embargo, al mismo tiempo que se imponía la concepción global de Darwin surgieron críticas y problemas que no quedaban bien resueltos en la teoría. Entre esas críticas están las variaciones, el papel el azar y la adaptación, la disolución de las variaciones, la cuestión de la herencia, cuyos mecanismos no se conocen bien en la época, y la cuestión de la selección natural y el azar en el éxito o fracaso de los individuos.

Algunas cuestiones se han solucionado con aportaciones de la Biología, la Genética y la Estadística que han dado lugar a un retoque del darwinismo que se conoce como **neodarwinismo** o **teoría sintética de la evolución**. El neodarwinismo es el resultado del darwinismo más las teorías genéticas. Rechaza la herencia de los caracteres adquiridos y este rechazo se produce a partir de 1892 tras unos trabajos de Weismann, quien aplicaba la mecánica mendeliana sin saberlo. Los trabajos de Weismann se refieren a los mecanismo de transmisión de los caracteres a través de la herencia. Weismann propuso separar el **plasma germinativo**, que se transmite inalterado de generación en generación, está en las células sexuales y contienen los caracteres determinantes del futuro individuo; y el **plasma somático**, que es la concreción del plasma germinativo en un individuo concreto. Ambos conceptos coinciden con los de genotipo y fenotipo de la genética moderna. El **genotipo** se refiere al conjunto de genes que determinan los caracteres hereditarios del organismo. El **fenotipo** designa al conjunto de caracteres físicos o fisiológicos concretamente desarrollados por el individuo y que son consecuencia de la información del genotipo.

Antes de Weismann, Mendel ya había descrito la forma en la que se transmiten los caracteres hereditarios en los seres sexuados. Según sus investigaciones, cada carácter está regido por un par de unidades independientes e inalterables que proceden del padre y la madre. A esas unidades desde 1909 se les llamó **genes**. Cada unidad posee o puede poseer diversas variantes que se llaman **alelos**. Esos genes están presentes en cada célula sexual de una especie dentro de los cromosomas. Cuando un óvulo es fecundado poseerá los genes de la especie por duplicado; por tanto se puede dar que un individuo tenga alelos distintos de un gen. En ese caso sólo se manifiesta uno, el alelo dominante, mientras que el otro es el gen o alelo recesivo. En ocasiones, un grupo de genes determinan un rasgo es lo que se conoce como supergen.

La teoría sintética de la evolución, haciendo uso de las leyes biológicas, plantea que las variaciones mencionadas por Darwin se deben a unos cambios que se dan en el material genético: **las mutaciones**. Se insiste en que sólo se transmiten aquellas mutaciones que se dan en el genotipo de un individuo y que pueden ser escogidas o no por la selección natural. Se descarta la herencia de los caracteres adquiridos. El cambio

ambiental no induce la mutación. Esas mutaciones pueden ser de dos tipos:

% **mutaciones génicas o puntiformes** se dan en los genes y afectan a uno o unos pocos nucleótidos o bases de un gen.

% **mutaciones cromosómicas o aberraciones** pueden afectar al número de cromosomas o al número o a la disposición de los genes dentro del cromosoma.

A partir de los años 50 los esquemas neodarwinianos se han enriquecido y modificado por aportaciones de la Genética como el **concepto de preadaptación**. Cuando las condiciones ecológicas cambian una población no espera a la aparición de mutaciones favorables sino que evoluciona gracias a la existencia de mutaciones preexistentes.

Otro aspecto del neodarwinismo es la **polimorfismo genético**. Cada individuo puede portar cientos de miles de genes heterocigóticos y, por tanto, hay muchos alelos invisibles, recesivos que pueden transmitirse, aunque no sean favorables para la evolución. Sólo cuando el individuo es homocigótico se manifiesta en el fenotipo y es seleccionado. Ese conjunto de rasgos se denomina **pool genético**. Aún se discute cuál es el objetivo de la selección natural. Para algunos el objetivo es la población entera, la especie. Para la mayoría el objetivo es el individuo y para otros, como Dawkins, el objetivo es el gen.

La especie es un concepto y una categoría taxonómica básica en la que se clasifican los seres vivos.. El problema está en determinar en que punto se separan las especies. Hay varios conceptos:

% **El concepto idealista** dice que la especie es una cosa ideal, no real; sería una concepción abstracta en la que a cada especie le corresponde un tipo ideal y cada individuo sería una copia de ese tipo. Es una concepción esencialista.

% **La concepción nominalista** dice que sólo hay individuos, las especies son nombres que los hombres adjudican.

% **El concepto evolutivo** se ha ido imponiendo desde que fue planteado por Bufón. Bufón señaló que pertenecen a una especie los individuos que son capaces de reproducirse entre ellos. La especie se define por su aislamiento reproductor. Es decir, las especies se definen por la imposibilidad de los acoplamientos (aislamiento precigótico) o la esterilidad de los cruzamientos (aislamiento postcigótico)

Las distintas especies surgen como consecuencia de la posibilidad de la selección natural de elegir rasgos diferentes que surgen en el seno de una especie. Las especies nuevas se forman por la transformación de las especies originales. Es la **especiación**. Ese proceso puede ser consecuencia de diversos mecanismos. Los modelos de especiación son dos:

% **Anagénesis** es el proceso de evolución de una especie que se transforma hasta dar lugar a otra en un progreso lineal. Esto implica habitualmente la desaparición de la forma parental. Se ha considerado que funciona, sobre todo, en el origen del hombre, porque se pensaba que en ningún momento hubo dos especies de homínido conviviendo juntas.

% **Cladogénesis** es un modelo de evolución ramificada. Tiene lugar cuando se produce una división o divergencia de relaciones. En el momento presente parece claro que el modelo de origen del hombre fue cladogenético.

Los dos modelos de especiación se pueden dar. Dentro de esos modelos, pero sobre todo en la cladogénesis, para que aparezca una nueva especie es fundamental que haya una barrera reproductiva. Esa barrera impide la mezcla de los genes de ambas especies. Esa circunstancia tiende a que cada una de ellas desarrolle su propio

pool genético. Cada pool lleva su propio destino evolutivo.

Desde esta perspectiva la solución para que tenga lugar una barrera reproductiva es la **especiación alopátrica**. La especiación alopátrica es un proceso de especiación geográfica que se da en tres etapas. La primera de ellas implica la separación accidental de un grupo de individuos de la población inicial. En un segundo momento las particularidades de los medios en que vive cada subpoblación hace que se seleccionen determinados rasgos. Desde ese momento se acumulan diferencias. En la tercera etapa esas poblaciones pueden encontrarse de nuevo. En este momento pueden ocurrir dos cosas: que no haya parecido barrera reproductiva, con lo que siguen siendo una única especie; o que son dos especies diferentes. Este proceso se considera como el que da lugar a más cantidad de especies.

Sin embargo, existe otro proceso: la **especiación simpátrica**. Este proceso está más en la línea del modelo de especiación anagenética, pero también puede dar lugar a la cladogénesis. En una población, por efecto de la mutación, surgen individuos que si se cruzan entre sí y son fértiles dan lugar a una nueva especie sin que desaparezca la especie parental.

Un factor importante asociado a estos procesos es el tamaño de la población. Para algunos biólogos, las poblaciones grandes tienen más probabilidades de generar cambios evolutivos, porque el pool genético es mayor. Para otros biólogos, son las poblaciones pequeñas las más adecuadas para el cambio evolutivo, porque esas subpoblaciones escapan de la inercia genética de un grupo poblacional grande bien asentado. Esas poblaciones debido a su aislamiento pueden experimentar cambios rápidos que conducen a una nueva especie. Algo similar ocurre cuando una población grande se reduce a un grupo pequeño y se reduce el pool genético. Esa reducción va seguida por unas reorganizaciones genéticas que dan lugar a la aparición de una nueva especie. Esto se denomina *cuello de botella*. Se cree que esto tuvo lugar con la aparición del hombre anatómicamente moderno.

Otro factor que afecta al potencial de especiación es el grado de especialización de una especie. Los biólogos no están muy de acuerdo, pero el registro fósil manifiesta que las especies muy especializadas tienen una mayor probabilidad de especiación que otras con adaptaciones más amplias. La razón es que cualquier cambio en las condiciones medioambientales pondrá a las especies especializadas en una situación límite: extinción o especiación. Sin embargo, las especies con adaptaciones generalistas se adaptan mejor a las variaciones.

Los ritmos con que se dan las variaciones y la naturaleza del proceso experimentado por esas especies han sido definidos de diversas maneras. Darwin y otros investigadores han defendido las transformaciones progresivas, continuas y rectas; es decir, **el gradualismo**. Según el gradualismo, el cambio de un linaje a otro es un proceso lento de acumulación de diferencias. Según esta concepción, una especie al completo se transforma a lo largo del tiempo, haciéndose tan diferente que se considera justificada su inclusión en otra especie, con la consecuente desaparición de la especie ancestral.

Sin embargo, el registro fósil indica etapas de gran estabilidad seguidas de otras de inestabilidad con cambio bruscos. Se trata del denominado **equilibrio punteado** de Eldredge Gould. Esto implica una ramificación y se dan dos o más especies donde antes había una sola. Esto encaja con el modelo cladogenético. Se tiende a considerar este modelo como el más generalizado, siendo el gradualismo una excepción.

TEMA 3 Los primates y su evolución.

Una vez que se estableció el concepto de evolución, los científicos tendieron a plantearse el origen del hombre como algo natural. El debate ha avanzado, pero muchas cuestiones tienen todavía base histórica. En los últimos cien años tres temas han sido los principales:

% Las relaciones entre los humanos y simios y el lugar de origen de los primeros seres humanos.

Respecto a esta cuestión ha tenido lugar un giro completo. En época de Darwin, Huxley, Haeckel y el propio

Darwin consideraron que simios y gorilas eran los parientes más cercanos y, por tanto, la transición debió darse en África. Más tarde, entre los años 20 y 60 del siglo XX, se pretendió distanciar a los humanos de estos simios, considerados como un grupo evolutivo singular. Como consecuencia del distanciamiento empezó a buscarse en así la cuna de la humanidad, cuya posibilidad se planteó a partir de los descubrimientos del *Homo Erectus*, *Pithecanthropus* en Java y el *Sinanthropus pekinensis*. En los años 60, con los estudios de biología molecular, se volvió a la visión darwiniana. La biología molecular señaló la relación con los póngidos africanos y disminuyó la fecha del distanciamiento.

% **El grado de humanidad de los primeros homínidos.** La trayectoria ha ido marcando la distancia entre ellos y los humanos actuales. Ese debate se enmarca en la determinación de los rasgos que diferencian a los humanos. Esos rasgos fueron identificados por Darwin en su libro. *Origen del hombre*, indicando que era: la inteligencia, destreza manual, la tecnología o cultura y el bipedismo. Argumentó que un simio con estas cualidades más desarrolladas tendría más ventaja y cuando se establecieran esas rasgos la selección natural haría lo demás. Con el cambio de siglo hubo varios debates, uno de ellos se refería al orden de los cambios que llevaron hasta el ser humano.

Tradicionalmente, los antropólogos reconocen cuatro hitos: terestralidad, bipedismo, cultura y encefalización. Sin embargo, el orden difiere en función de los autores. Existen varias posiciones. Una de ellas propone como primer paso la terestralidad seguida del bipedismo, la encefalización y la cultura. Esta es la posición de investigadores como Darwin. Otros, como Smith, proponen primero la encefalización. Keith, por su parte, propone primero el bipedismo y después la terestralidad. La teoría de Smith estaba vigente a principios de siglo y, por eso, no es de extrañar que se aceptase sin reparos la falsificación de Piltdown. Por otra parte, también se intentaba defender una separación temprana de las ramas que llevaron a los póngidos y a los humanos y se retrasó hasta los 60–50 millones de años. Estas teorías entraron en crisis en los años 50–60, cuando aparecieron más restos de primates antiguos y la biología molecular y se posibilitó la creación de la genealogía. Actualmente, se sitúa la separación de las ramas entre los 10 y 5 millones de años.

% **La importancia de la cultura, sobre todo, de la fabricación de herramientas y su uso en la caza, en el proceso de hominización.** Inicialmente los primeros descubrimientos de África del Sur daban una idea de que los homínidos tenían una tecnología que les permitían cazar y, en consecuencia, tenían desarrollada una cultura y una industria material. Como consecuencia de los descubrimientos de Coring Brace se pensaba que la Humanidad habría progresado en una única trayectoria (anagénesis) y, en un momento de ese proceso, la cultura aparecía como un mecanismo conductual de adaptación y, después de esto, no había más radiaciones adaptativas. Sin embargo, hoy en día el registro fósil rebate esos planteamientos, ya que muestra la coexistencia hace dos millones de años de dos especies de homínidos: *Homo Erectus* y *Australopithecus Boisei*. Esto ha derivado en que no se puede comparar el origen de los homínidos con los humanos. Es decir, los primeros homínidos no tienen comportamientos conductuales humanos.

• **Características de los primates y de los humanos.**

Los seres humanos se incluyen dentro de los primates junto a animales como lemures, monos y grandes antropoides. Dentro del orden de los primates se incluye a las especies extinguidas que dieron lugar a las actuales. Actualmente hay 187 especies. La denominación de primate deriva de primas y fue usada por Linneo en su obra *Sistema Nature*. ¿Qué tiene en común todas esas especies? La caracterización es un poco problemática, pero se toman en cuenta rasgos anatómicos, biológicos y conductuales. Los primates son mamíferos placentarios, vivíparos. Posee placenta. Generalmente son arborícolas y tienen rasgos que les diferencian de otras especies y alcanzan un notable grado de perfeccionamiento motriz, sensorial y psicológico.

Las características del hombre son prolongaciones de las de los primates. La mayoría de los primates se desarrollan en un medio arborícola y el 25% se sitúan en la selva tropical. Esa adaptación es la que ha configurado muchas de las características que presentan. Los primates se caracterizan por extremidades largas

y flexibles con cinco dedos (estructura primitiva), que ha desarrollado una capacidad prensil con un dedo oponible al resto en todas las extremidades, menos en el hombre y el tarsio. Estas extremidades terminan en yemas anchas que permiten una mayor sensibilidad y mayor capacidad de adherencia. Terminan en uñas planas, en vez de en garras, menos en los tarsios, los cuales tienen garras en el tercer y cuarto dedo de las extremidades inferiores. Esa vida en los árboles también aumentó la presión selectiva a favor de la capacidad de calcular distancia; por lo que la vista era un sentido predominante. Debido a esto las orbitas oculares se desplazaron hacia la parte delantera del rostro, lo que permitió una visión tridimensional muy correcta, que facilita el cálculo de las distancias y la visión. La visión es en color a partir de una radiación adaptativa que les llevo a hacerse diurnos y de un cambio alimenticio.

El modo de locomoción es variable. Suele dominar la participación de los cuartos traseros, menos en los hilobatidos (gibón) que usan la braquiación y, con ello, el tren superior. El centro de gravedad se localiza cerca de las extremidades inferiores; en consecuencia, se puede erguir, liberando las manos y pudiendo manipular y transportar objetos.

Con el progresivo desarrollo de los primates y su radiación adaptativa se constata un desarrollo del cerebro. Dentro de ese cerebro están especialmente desarrolladas las áreas sensorial (capacidad motora y coordinación) y de asociación. A lo largo de la evolución se tiende a ver un aumento de tamaño y complejidad. Ese aumento conlleva un desarrollo del esqueleto craneal y el desplazamiento hacia delante de las órbitas oculares. Eso conduce a una disminución del esqueleto facial; es decir, un menor prognatismo. Esto conlleva una debilitación del sentido del olfato con un acortamiento del hocico y una reducción mandibular, que implica, a su vez, una reducción del tamaño de los dientes o un descenso del número de piezas o ambas cosas.

Los primates se caracterizan por una notable longevidad y un ritmo reproductor lento. Utilizan la llamada **estrategia k**, que implica una notable inversión en cada descendiente e intervalos largos entre crías, así como pocos hijos. La edad e madurez sexual es elevada. El periodo de gestación es largo, aunque en el caso del ser humanos parece que debería ser de dos meses más. La mayoría de las hembras tienen una sola cría y ésta permanece largo tiempo junto a su madre, que la alimenta por medio de dos mamas. Esto favorece el desarrollo de grupos familiares e implica que muchos aspectos del comportamiento sean aprendidos antes que instintivos.

Otra característica es que la mayor parte de los primates e benefician de la vida en grupo, donde los individuos se dan información relevante, conductas aprendidas y se agrupan para la defensa.

• **Historia evolutiva de los primates.**

El primate más antiguo conocido es el **PURGATORIUS**, localizado en Montana en niveles del cretácico con una antigüedad que varía entre los 70 y 60 millones de años. Los restos localizados se componen de una mandíbula y dientes. Es pequeño, con tres premolares con cúspides interiores que amplían la superficie de masticación. Era insectívoro, característica de los mamíferos en sus inicios. Esto parece concordar con la hipótesis de Cartmill. Cartmill ha tratado de explicar por qué los primates han desarrollado esas adaptaciones específicas en medios arbóreos cuando otros animales no lo han hecho. Por tanto, debe haber otro factor que determine la adquisición de esos rasgos. Cartmill ha comparado algunas de las características primates con otras especies. Por ejemplo, primates y camaleones tienen extremidades inferiores prensiles y se aproximan a los insectos a través de ramas delgadas; los opusum capturan insectos con las manos y la boca. La visión frontal es característica de los animales predadores que necesitan calcular distancias. Por ello, Cartmill dice que son adaptaciones para la caza arbórea al acecho de insectos. Esto concuerda con la mandíbula del Purgatorius, que habría subsistido como lo hacen los társidos.

A partir de ese tronco hace aproximadamente 50 millones de años se debió producir una gran radiación adaptativa, que supuso un aumento del tamaño corporal. Este aumento probablemente fue paralelo a un cambio de dieta e insectívora y folívora a vegetariana. De esa radiación adaptativa se identifican dos grandes

grupos ancestrales, cuyo origen es el suborden de los prosimios: **OMOMIIDOS** y **ADAPIDOS**. Los primeros son un conjunto de especies pequeñas, nocturnos, frugívoros y que serían los antepasados de los tarsidos. Los segundos eran diurnos, frugívoros y folívoros y serían los antepasados de los lemures y los lorís.

En torno a los 40 millones de años aparecen los primeros representantes de otro suborden: simios o antropoides. Sus representantes presentan como característica un aumento del tamaño corporal, una ampliación del cráneo y un acortamiento del hocico. Por su sistema de locomoción tienen una mayor liberación de las extremidades anteriores. El origen de este suborden no está claro, se debate si procede de los Omomiidos o los Adapidos. Si bien recientes hallazgos, como el del **ARGHERIPITECUS MINITUS**, viene a añadir un tercer tronco que daría lugar a los antropoides muy tempranamente, aproximadamente hace 60 millones de años.

El suborden de los simios se divide en dos infraórdenes: **PLATIRRINOS** y **CATARRINOS**. Los primeros son los monos del nuevo mundo y presentan fosas nasales planas y separadas, cola prensil y fórmula dentaria arcaica de 36 piezas. Esta fórmula está compuesta de 2 incisivos, 1 canino, 3 premolares y 3 molares. Deben tener origen africano y, por alguna razón, llegaron a Sudamérica y evolucionaron de forma diferente, debido a las presiones tróficas. Los catarrinos tienen fosas nasales fusionadas, la cola no es prensil y, en algunos casos, carecen de ella. Tienen una fórmula dentaria que tiende a reducirse por la desaparición del primer premolar y la reducción del segundo. Entre los catarrinos están el **AEGYPTOPITHECUS** de El-Fayum con 32 piezas dentarias, que evocan las características de la dentición de los póngidos:

% molares de tipo bunodonte, es decir, con cúspides romas

% heteromorfismo de premolares inferiores con el primero sectorial y el segundo molarizado

% notable desarrollo de los caninos.

Este *Aegyptopithecus* parece que marca la línea de los simios y humanos y sus características derivan de la dieta.

Entre los 22 y 18 millones de años hay pocos restos de primates. Tras esta época se produce una radiación en la que se ven formas de paso a las actuales. Se constituye la superfamilia homínide y la cercopiteca. Entre los 17 y 18 millones de años se constata la separación entre los gibones, que son de la familia de los hilobátidos, y los póngidos y homínidos.

Dentro del tronco de los póngidos y los homínidos, los restos más antiguos son de hace 18 millones de años y pertenecen al género **PROCÓNSUL**, encontrados en Kenia. Parece que habitaban bosques tropicales húmedos, pero oscilando, en ocasiones, hacia medios más secos. Presenta dimorfismo sexual. Eran frugívoros, cuadrúpedos y arborícolas. Algunos investigadores sitúan al procónsul como antepasado común de póngidos y homínidos. Se sitúa también como antepasado al **AFROPITHECUS**.

En torno a los 18 millones de años se produce el contacto de la placa africana y la asiática, lo que habría permitido una considerable radiación adaptativa, sobre todo de antropomorfos. Como consecuencia, en torno a los 15 millones de años aparecen otros fósiles que se dividen en: **DRYOPITHECUS**, **RAMAPITHECUS** y **KENYAPITHECUS**. Los primeros se adaptan a la vida en el bosque y se pueden encontrar en África, Rusia, China, oriente Medio y Europa Occidental. Los ramapithecus y los Kenyapithecus son más importantes. Los ramapithecus son un grupo variado y se diferencian en dos especies: los **RAMAPITHECUS** y los **GIGANTOPITHECUS**, que se extinguieron hace un millón de años. Tenían en común una vida fuera de los bosques o en zonas mixtas y una dieta basada en frutos secos; en consecuencia tenían que comer mucho y poseer un considerable aparato masticatorio. Esto último implica una gruesa capa de esmalte y que comparten con los primeros homínidos. Esto hizo pensar que los ramapithecus eran los primeros representantes de los homínidos. Además, la primera reconstrucción de restos de ramapithecus, procedentes de individuos de escaso

diastema y piezas dentarias más pequeñas, dio lugar a una mandíbula parabólica. A los *kenyapithecus* se les atribuyó la fabricación de herramientas. Los *kenyapithecus* serían una variante africana de los *ramapithecus*, desde los 14 millones de años. Ahora se sabe que no son útiles sino eolitos, producto de la naturaleza. Actualmente, no se les considera los primeros representantes de los homínidos. (Ver figura 1)

La biología molecular estimó fechas entre los 8 y 5 millones de años para la aparición de homínidos y los *ramapithecus* quedaban muy lejos de esas fechas. Con el tiempo, se han hallado más restos, sobre todo, por D. Pilbeam. Estos restos revelan que la primera reconstrucción fue incorrecta, que la mandíbula tiene forma alejada del modelo humano; es decir, no es parabólica, sino en forma de u. En la actualidad los *ramapithecus* se consideran como los antecesores del antropomorfo asiático, es decir, del orangután. (Ver figura 2) Las piezas dentarias pequeñas y el escaso diastema correspondían a hembras; mientras que los machos tienen piezas dentarias y espacios semejantes a los de los antropomorfos actuales. Los *ramapithecus* incluyen a los *ramapitecos* (hembras) de antes y a los *sivapitecos* (machos) de antes.

La última etapa en la evolución de los primates (12–5 millones de años) es desconocida debido a los escasos fósiles. No se sabe exactamente el momento en que las líneas de gorilas, chimpancés y humanos se separan, aunque se piensa que esto tuvo lugar entre los 8 y 5 millones de años. De esos años se conocen un maxilar superior de Kenia (montes Samburu) y los restos del **OURANOPITHECUS** (Grecia), que parece una especie alejada del orangután y emparentada con el gorila.

Los datos que más información dan provienen de la genética y la bioquímica, que han contribuido a estimar los momentos de separación de las distintas ramas. Desde los años 60 se han desarrollado técnicas analíticas que permitían comparar a los primates. Se usan, actualmente, técnicas perfeccionadas como el ADN o el estudio de las proteínas. El chimpancé, el gorila y el hombre están más emparentados y el orangután menos.

Los primeros que plantearon el estudio de biología molecular fueron Zuckerkandl y Pauling en 1962, al asumir dos principios:

% cuando un linaje se separa en dos taxones diferentes se acumulan mutaciones genéticas, de manera que cuanto más antigua sea la separación más diferencias se pueden determinar en sus genes.

% los genes tienen cada uno un ritmo de mutación diferente, pero constante.

Esos dos conceptos sustentan los relojes moleculares y, en consecuencia, si se conoce el grado de diferencia entre dos especies es posible calcular el tiempo transcurrido desde su separación. Este método estudia una o varias moléculas complejas, cuenta las diferencias y cuanto mayores sean las diferencias antes se ha producido la separación. Para estimar cuándo se han separado es necesario contar con una escala temporal que diga cada cuantos millones de años se da una diferencia.

Una de las primeras aplicaciones de este método fue la desarrollada por Wilson y Sarich, que compararon la distancia genética, a través de la proteína de la albumina, entre humanos y antropomorfos africanos en relación con un grupo de primates de origen conocido como los primates del viejo mundo que se datan en los 30 millones de años. Las diferencias son de una sexta parte; luego se estimó la edad de separación en 5 millones de años.

En la actualidad, existen distintas técnicas bioquímicas para establecer las fechas de separación. La más aplicada es la técnica de hibridación de ADN, que separa las dos fibras de la hélice del ADN para refundir una de ellas con la de otra especie. Las bases de cada hebra tienden a unirse con la complementaria, a más uniones habrá mayor parecido genético. Entre el hombre y el chimpancé sólo falla una de cada cien y con los gorilas tres de cada cien.

Estas técnicas son objeto de debate, porque dependiendo de la técnica y la proteína usada las dataciones varían

y porque algunas técnicas, como los análisis de proteínas, proporcionan tablas disimétricas, hecho que no se comprende muy bien. Una tabla disimétrica da resultados distintos para las mismas especies y, por tanto, para una misma proteína se pueden calcular fechas distintas. Otro problema de los análisis bioquímicos es que sus resultados chocan con las ideas de que los tres grandes simios constituían un grupo con dos ramas; una para gorilas y chimpancés y otra para los homínidos. Existen coincidencias anatómicas exclusivas de gorilas y chimpancés que no se ven en los humanos ni en los homínidos primitivos. El esmalte dentario es más grueso en humanos y homínidos y el modo de locomoción cuadrúpedo sobre los nudillos de las manos es de gorilas y chimpancés. Esto hace pensar que descienden de un antepasado común de gorilas y chimpancés, que debió desarrollar esas características, y si los homínidos no lo presentan es porque el antepasado común a las tres ramas no las desarrolló. (Ver figura 3)

3.3 Características de la anatomía humana.

Las diferencias anatómicas se deben al bipedismo. El bipedismo es un criterio para identificar a los homínidos. Es una adquisición que determinó otras transformaciones fundamentales. La anatomía de los homínidos es un rediseño de la anatomía de los antropomorfos. El bipedismo supuso cambios en la columna, pelvis, piernas y cráneo.

% **El cráneo.** Uno de los primeros cambios fue la posición del agujero occipital o *foramen magnum*. Una posición erguida exige tener la cabeza en lo alto de la columna y, por ello, el agujero occipital está en posición horizontal en la base del cráneo; mientras que en los antropoides está ligeramente desplazado hacia fuera.

Tener la cabeza en lo alto implica que el cuello no necesita una musculatura demasiado desarrollada para sostener la cabeza. El cuello o las vértebras verticales se insertan en una protuberancia basal. Tiene lugar una reducción de los músculos del cuello y de los lugares de sujeción de los músculos en la base del cráneo.

A largo plazo, la posición erguida, con otros factores, favorecieron la encefalización. Como consecuencia, los seres humanos tienen un cerebro, grande, globuloso y sofisticado, sobre todo, en los lóbulos frontal y parietal, que se relacionan con el habla y el comportamiento social. Para los chimpancés y gorilas es aplanado y presentan una protuberancia occipital, toro supraorbital y una capacidad craneal menos.

Se produce una reducción facial en los humanos, debido a un menor desarrollo mandibular, como consecuencia del menor tamaño de las piezas dentarias. Los premolares inferiores humanos son homomorfos (mismo aspecto); se encuentran molarizados; mientras que los de los antropomorfos son el primero sectorial y el segundo molarizado. Los humanos no presentan diastema (espacio para alojar las caninos antagónicos). Tiene lugar una reducción progresiva de los molares del primero al tercero; al contrario que en los primates. El desgaste es diferente; las piezas dentarias de los primates se desgastan lateralmente y en los humanos el desgaste es horizontalmente. La posición bípeda permitió el alargamiento del cuello. Esto a su vez permite la separación de faringe y laringe, necesaria para emitir una gran amplitud de sonidos modulados.

% **La columna vertebral.** La columna humana es sinuosa, porque tiene una doble curvatura, con discos intervertebrales comprimibles; mientras que la de los antropoides es arqueada y básicamente rígida.

% **Pelvis.** Las diferencias son consecuencia del bipedismo. La humana es de estructura especializada con forma de cesto. Esta estructura permite sujetar el paquete intestinal, a la vez que es un punto de apoyo para los músculos de caderas y piernas. La pelvis humana es ancha, esvasada, mientras que la de los antropoides es dorsal, alargada y dificulta la posición bípeda.

% **Extremidades inferiores.** Son las únicas responsables de la marcha bípeda. Los fémures de los antropomorfos son cortos, curvados y paralelos entre sí o se orientan hacia el exterior y tienen una forma natural flexionada. Para los humanos los fémures son largos, rectos y convergen hacia las rodillas. Esas diferencias y el desarrollo de los músculos de los glúteos permiten mantener el centro de gravedad en la zona

de la pelvis y muy próximo al eje de simetría. Con ello no se produce un gran esfuerzo muscular y se mantiene la posición bípeda sin problemas.

El ángulo entre el fémur y horizontal a las rodillas es el *ángulo valgus* y al ser más abierto en los humanos reduce el desplazamiento del centro de gravedad al caminar.

El pie es importante para la locomoción y la sustentación. La estructura está doblemente incurvada, longitudinalmente y lateralmente, y soporta mejor el peso durante la marcha. Distribuye el peso sobre el talón, la planta y los dedos. En los póngidos el pie es plano, musculoso y tienen el pulgar oponible.

Toda esta estructura anatómica se dio progresivamente e incidió en aspectos conductuales, generando un proceso permanentemente retroalimentado, en el que en algún momento empezó a intervenir la evolución cultural.

Recientemente en el trabajo publicado por Chaline, *Del simio al hombre*, Se aborda la trayectoria de transformación del 10 a 8 millones de años, donde define un escenario hipotético. Las conjeturas se basan en las características cromosómicas de los géneros, significando que los compartidos son de un antepasado común y los diversos son consecuencia de mutaciones. Hay tres etapas en ese esquema:

% **Fase homogénea.** Existe un antepasado común a los tres géneros, sería una especie única, indiferenciada, monotípica, que aún no ha sido reconocida en el registro paleontológico, aunque los estudios de Lewin presentan sus características: arborícola, extremidades largas, zona lumbar indefinida, sistema de locomoción cuadrúpedo, dieta frugívora, cninos dimórficos, molares con gruesa capa de esmalte, dimorfismo sexual y estructura social poligínica. El núcleo geográfico sería las selvas ecuatoriales del norte del Congo en torno al lago Victoria.

% **Fase heterogénea.** El grupo se expande territorialmente y se diferencia en tres subgrupos, dando lugar a una especie politípica y esos subgrupos sólo se cruzarían entre sí a lo largo sus zonas de contacto. Los prechimpancés habrían mostrado una expansión en arco, ocupando la selva ecuatoriana poco húmeda, propiciando el aislamiento de las otras dos especies. Los pregorilas ocuparían la selva más húmeda en el occidente y los prehomínidos estarían hacia el rift, que es la zona más seca. De esta dispersión se deduce que los pregorilas y prehomínidos mantendrían un aislamiento reproductor, mientras que los prechimpancés se cruzarían con los otros dos grupos en las zonas de contacto.

% **Fase final** (4 millones de años). Supondría el aislamiento reproductivo final. Cada especie se especializa en prácticas tróficas y conductuales ligadas a sus nichos propios. Esto acumula barreras reproductivas que con unas mutaciones llevaría a la esterilidad de las distintas especies en sus cruces.

Chaline dice que para que se tuviese lugar el aislamiento geográfico debieron intervenir cambios medioambientales, cambios climáticos, fundamentalmente la dinámica de avance y retroceso del desierto del Sahara, cuya extensión fue variable y pudo alcanzar el río Congo. Este fenómeno se ha podido dar al menos en tres momentos. Otro cambio fue producido por la tectónica de placas con la aparición de la falla y el valle del Rift. Otra circunstancia es el límite natural del río Congo, que supone una barrera geográfica que no fue franqueada prácticamente nunca, salvo por un grupo de chimpancés, que lo hicieron río arriba en un momento de máxima expansión de los prechimpancés. Son los chimpancés pigmeos o bonobo.

Respecto al preaustralopiteco es de esperar que sería un animal cuadrúpedo y simiesco, aunque su sistema locomotor ya experimentaría adaptaciones a un ambiente menos húmedo.

Este esquema de Chaline presenta problemas como la carencia de datos en el registro paleontológico, que se relaciona con un problema tafonómico. Los suelos selváticos son muy ácidos y es difícil que se conserven los restos orgánicos. Las formas intermedias presentan una gran inestabilidad; aparecen como consecuencia de

aceleraciones en el proceso evolutivo y operan en grupos de individuos reducidos. Por tanto, la posibilidad de encontrar sus restos es reducida.

TEMA 4 El proceso de hominización. El bipedismo.

Los primates son arborícolas, cuadrúpedos y habitan medios boscosos, pero los humanos y los homínidos son la excepción. ¿Por qué decidieron llevar una vida básicamente terrestre? ¿Por qué comenzaron a erguirse? La respuesta dista de ser definitiva, aunque para entender esa adaptación se manejan tres tipos de factores: un factor externo relacionado con los cambios climáticos y dos factores internos relacionados, el primero, con la existencia de condiciones preadaptativas y, el segundo, razones de carácter conductual

• Cambios climáticos.

Durante el Mioceno, concretamente durante el Mioceno Medio, empezó a tomar forma la falla del Rift. Hacia finales del Mioceno final y comienzos del Plioceno (aproximadamente hace 6 millones de años) esa tectónica de placas configura la estructura fundamental de la falla en el sector meridional y en el sector Gregory Rift, en el este. Sin embargo, en ese momento en la zona del Rift occidental no había cambiado mucho. Esas modificaciones de la zona oriental conllevaron una alteración importante del paisaje en la zona. El cinturón intertropical africano se nutría de la humedad aportada por los vientos alíseos del Índico y de los vientos del Atlántico. La mezcla de esos vientos propició la creación de selvas entre ambos trópicos.

La tectónica de placas había elevado la zona oriental de África y se creó un frente que frenó los vientos del Índico, que descargaban su humedad al llegar al continente. El descenso de humedad provocó una reducción de los espacios tropicales y la aparición de la sabana. Este cambio no fue brusco. Disminuyeron las zonas de selva tropical y esos espacios boscosos se combinaban con áreas despejadas, con zonas abiertas de gramíneas. De forma que tuvo lugar la aparición de las **sabanas mosaico**, dos nichos ecológicos que se mezclan. Este cambio supuso la fractura del bosque tropical, lo que condujo a una reestructuración de los criterios de selección natural y las adaptaciones de la fauna. Los espacios abiertos conllevaron la aparición de muchos herbívoros y, al mismo tiempo, carnívoros. Su presencia supuso un aumento de la competencia por los recursos y un aumento del riesgo de depredación.

A esos tres problemas tuvieron que hacer frente los primates. Eso significó en muchos casos la extinción. En algunos casos los primates se adaptaron cambiando su tipo de alimentación. En otros, (babuinos) adaptando la anatomía a dietas más duras experimentando, también, cambios físicos y de la estructura social, como una dentadura con potentes caninos, fuertes relaciones jerárquicas, que se acentuaron y a cuya cabeza estaba una oligarquía de machos, encargados de la defensa de grupo. Estos cambios en la estructura social se reflejan en un acusado dimorfismo sexual. Los grandes antropoides tuvieron más problemas y la mayoría desaparecieron, ya que estos animales tienen un coste energético alto. Dentro de ese grupo de antropoides se aportó una solución novedosa.

La adaptación del bipedismo parece que fue lo que permitió a los homínidos hacer frente a los cambios ecológicos y al encarecimiento de los recursos. Los primeros homínidos debieron ser moradores de las áreas boscosas de las sabanas mosaico. Algunas características de los primeros, como el **ARDIPITHECUS RAMIDUS** (4`6 millones de años) y **AUSTRALOPITHECUS ANAMENSIS** (4`4 millones de años), son una capa de esmalte fina. Los animales que se encuentran con ellos son del límite boscosa y la sabana. Esos homínidos debieron pasar por la sabana para buscar alimentos. En esas zonas de sabana adoptaron la deambulación bípeda. En principio, no parece que explotasen las zonas abiertas.

• Existencia de condiciones preadaptativas.

Una de esas condiciones preadaptativas sería la capacidad de mantener la posición bípeda durante algún tiempo. Los primates superiores, como los gorilas, pueden adoptar esa posición durante algún tiempo. Esa

posición bípeda no la pueden mantener de forma continuada porque supone un elevado coste energético y esfuerzo muscular. Los primeros antepasados humanos también podían hacerlo (preadaptación); una mutación podría conducir a que esa posición se adoptase de forma permanente. De esas mutaciones fueron importantes las que se refieren al desarrollo de la cronología del desarrollo del individuo, ya que podrían hacer que algunos rasgos se desarrollen o retrasen en las distintas etapas de la vida del individuo. Un desarrollo ralentizado implicaría que en la fase adulta tendría el mismo tamaño que su antecesor, pero un aspecto y forma más juvenil. Es lo que se denomina neotenia. Parece que la neotenia ha jugado un papel importante en el proceso de bipedismo y de encefalización.

Los grandes antropoides africanos presentan, cuando son individuos infantiles, unos rasgos que pierden en la madurez. Los chimpancés tienen un cráneo globuloso, el agujero occipital muy próximo a la base del cráneo; apenas tienen pelo y toro supraorbital; mantienen más habitualmente y por más tiempo la posición bípeda... Si los prehumanos, por neotenia, hubiesen mantenido esos rasgos la posición bípeda podría deberse a una mutación de este tipo.

• Razones conductuales.

¿Por qué pudieron adoptar la posición bípeda? Existen distintas hipótesis:

% La primera de esas **hipótesis** es la que insiste en el hecho de que esos prehumanos que se trasladaban tendrían la necesidad **de dominar el horizonte**, mirando por encima de las hierbas de la sabana como medios de defensa. Esta hipótesis se relaciona con la concepción lamarckiana de individuos que se mejoran a sí mismos. La crítica a esta hipótesis es que en muchas zonas la altura de esas hierbas supera a la alcanzada por los homínidos primitivos.

% Otra hipótesis es la que pone en **relación el bipedismo con las prácticas de caza y recolección** de los prehumanos. La posición bípeda a la hora de correr es más lenta y más costosa energéticamente, pero para andar da más resistencia y recorre distancias más largas y es mejor para el seguimiento y el acecho. Esta hipótesis se asocia al transporte de herramientas o alimentos (D. Pelbeam). Existen dos críticas. La primera es que no se puede asegurar que los prehumanos fueran cazadores y, rigiéndolos por los sistemas de caza de los chimpancés, éstos se basan en el aislamiento y acecho, no en el seguimiento. La aparición de herramientas se da mucho después de que en el registro fósil aparezca el bipedismo.

% Esta **hipótesis de forrajeadores de larga distancia** tiene una versión reciente. Pat Schipman dice que los primeros homínidos fueron **carroñadores**. De esta manera, tenían que andar largas distancias y después espantar a los carnívoros para hacerse con el botín y trasladarlo. Esto, probablemente no lo hicieron. Los análisis de desgaste de los dientes sugieren que no eran comedores de ARNE y parece que no estaban adaptados para hacerlo.

% Una extensión de la hipótesis de forrajeadores es **la hipótesis de la mujer recolectora**, planteada por Zihlman. Es una alternativa feminista frente al sexismo que subyace en la idea del hombre cazador. Esta hipótesis se plantea a partir de fines de los 70 y, según ésta, los cambios se vinculan a las hembras. Son las plantas y no la carne el principal producto alimenticio y, por tanto, son las plantas las productoras de los cambios conductuales. Los lazos sociales o conductuales relevantes dentro de los grupos de los primeros homínidos y dentro de esos lazos los que se relacionan con el bipedismo son los que tienen que ver las hembras y las crías. Los machos estarían al margen, como ocurre en los grupos de los grandes antropomorfos. Al vivir en un medio abierto, las hembras tuvieron que recorrer largas distancias usando utensilios, herramientas de madera, para su subsistencia y la de sus hijos. Estas hembras compartían el alimento con sus hijos, que se llevarían de forrajeo. Ahí radica la ventaja: usar útiles, andar largas distancias, poder transportar al bebé. Como consecuencia las hembras con mayor capacidad bípeda, tenderían a un mayor éxito reproductivo.

% Otro modelo es el planteado por N. Tañer y se conoce como **el modelo del bebé desvalido**. Tañer se basa

en el hecho de que los bebés humanos son incapaces de sostenerse y agarrarse por ellos mismos a sus madres. El bipedismo fue un modo de permitir que las madres pudiesen sostener a sus crías. Tañer piensa que los bebés nacen desvalidos porque tienen un cerebro menos desarrollado de lo que les correspondería al de nacer. Sin embargo, el registro fósil refleja que los primeros homínidos tenían un tamaño mínimamente superior al de los póngidos. Por lo que, nacerían con un cerebro desarrollado como les corresponden.

La crítica de este modelo tiene un importante fundamento, ya que se demuestra el **principio del actualismo**, que consiste en extrapolar criterios actuales a poblaciones del pasado. No se puede pensar que si el comportamiento de los primeros homínidos y póngidos adultos eran muy similares, lo mismo que sus cerebros, los bebés puedan ser muy diferentes en el cerebro y el comportamiento conductual. No se puede aplicar un principio actualista a una parte de la población. Además, el bipedismo conllevó una reestructuración de la pelvis, que estrechó el canal de parto; por lo que los bebés nacen con un desarrollo cerebral menos a lo que les corresponde, por que de otro modo el parto sería imposible. El desvaseamiento de los bebés sería consecuencia del bipedismo y no una causa.

% Otra teoría es la de Jabloski, que se conoce como **modelo de la demostración agresiva**. Jabloski dice que el bipedismo evoluciona en un clima cada vez más seco. Como consecuencia de la ruptura de las masas forestales, los recursos eran cada vez más escasos y, en consecuencia, se incrementa la competición por esos recursos. Una forma en que los gorilas compiten son las demostraciones agresivas, entre las que se incluye ponerse de pie. El bipedismo evoluciona porque los primeros homínidos estaban desarrollando continuamente demostraciones agresivas como consecuencia de la escasez de recursos. No se entiende por qué la necesidad continua de esas demostraciones. Además, si un individuo hace una demostración continuamente al final sería ignorada.

% **La hipótesis de Hunt** dice que el bipedismo se dio en un medio como el que describe Jabloski y que se adoptó como consecuencia de que esos primates se pondrían de pie para alcanzar la comida de las ramas más bajas de los árboles. Para algunos esta teoría es compatible con la de los forrajeadores de larga distancia.

% Otra **hipótesis** es la de Lovejoy y se conoce como **paternidad responsable, hombre forrajeador o atracción epigámica**. Es una teoría de carácter sistémica. El bipedismo es el resultado de una estrategia general de supervivencia en la que se ve implicada la reproducción y las conductas sociales.

Los grandes antropoides, salvo los hombres, son especies encaminadas a la extinción porque su tasa de reproducción es baja. Esta observación es correcta. Pero una tasa de reproducción rápida no tiene porque ser más ventajosa. Los grandes antropoides están encaminados a la extinción porque están perdiendo sus habitats naturales, no por su estrategia reproductiva, en la que tienen un descendiente cada 4 ó 6 años. Lovejoy dice que la tasa de mortalidad infantil es grande porque esos bebés tienen un periodo largo de inmadurez. La tasa de mortalidad se pudo incrementar si los homínidos mantuvieran esa misma tasa de reproducción y entrasen en un medio distinto (sabana). Lovejoy no tiene en cuenta que en sociedades humanas no agrícolas la tasa de reproducción viene a ser de un descendiente cada cinco años.

Lovejoy plantea que, para solucionar el problema de la baja reproducción y la elevada mortalidad, sería necesario aumentar la frecuencia de los nacimientos a uno cada dos años y los cuidados que se dan a esos descendientes. Ese cambio en las tasas de reproducción significaría un cambio en el comportamiento y la fisiología de la reproducción. Tener más crías limitaría la movilidad de la madre, ya que una de las causas principales de mortalidad infantil es la movilidad de la madre. Por esto, se debió dar un reparto de funciones entre padre y madre durante la lactancia y un sedentarismo de la madre. La pérdida de movilidad se compensaría con un compañero que llevaría alimento a las crías y a la madre.

En este punto se plantean un problema: ¿ese compañero sería fijo o no? Lovejoy señala que evidentemente es fijo y se estaría ante una monogamia de esos homínidos. De ser esto cierto, no tendría por qué haber grandes diferencias de tamaño entre machos y hembras. Excepto los gibones, los grandes antropoides tienen

estructuras poligínicas. El registro arqueológico pone de manifiesto la existencia de un dimorfismo sexual como el que se ve en los grupos de primates poligínicos. Por otra parte, el reparto de tareas que se observa en la actualidad en las sociedades preagrícolas demuestra que la mayor parte de la comida es recolectada por las mujeres, que, además, llevan consigo a sus bebés. Aunque las aportaciones de comida de los hombres son importantes en proteínas, las mujeres aportan más o menos el 80% el total de las calorías.

% Actualmente se tienden a imponer **hipótesis de tipo ecológico**. El bipedismo sería una consecuencia del cambio de distribución de los recursos. Wheeler hace referencia a la fisiología humana y a las posibilidades de explotación de la sabana. En este sentido, el bipedismo se une con la pérdida de pelo. Ambas adaptaciones serían soluciones que actuarían como reguladores térmicos y su objetivo sería mejorar las resistencias a las altas temperaturas. El bipedismo implica que sólo cabeza y hombros se exponen al sol, reduciéndose en un 60% el calor absorbido. Esto hubiese permitido forrajear en las horas del día en que los depredadores descansan. Ese proceso del bipedismo hubiese ido acompañado de una ordenación vertical del riego sanguíneo para permitir la refrigeración del cerebro. Esto permitiría, a su vez, su incremento.

Rodman y McHenry plantearon una hipótesis en los años 80, que se relaciona con los cambios climáticos que se dan a fines del Mioceno. El aprovechamiento de los recursos alimenticios exigiría recorrer largas distancias y, en función de ello, se dio una transformación en el sistema locomotor. El bipedismo es más eficaz, desde el punto de vista energético, para los desplazamientos. El sistema de desplazamiento chimpancé es 50% menos eficaz que el de cualquier otro cuadrúpedo y, aunque el bipedismo humano es menos eficaz, cuando se trata de correr, que los cuadrúpedos tradicionales, es más eficaz energéticamente a la hora de cubrir distancias largas.

TEMA 5 Los primeros homínidos. Los Australopithecus.

Hace varios millones de años debió existir un antepasado común, no bípedo, con rasgos y comportamientos generalmente no muy diferentes de los póngidos actuales y con dimorfismo sexual, cráneo pequeño... A partir de los 4 millones de años y hasta hace un millón de años, el conjunto de los homínidos ha estado constituido por géneros y especies diversas. A partir de ese antepasado desconocido habría derivado la familia homínida, compuesta por varias especies de la que sólo sobrevivió el Homo Sapiens Sapiens. Esta familia se caracteriza por:

% Los homínidos no son arborícolas, aunque ocasionalmente pueden desarrollar prácticas arborícolas.

% El sistema de locomoción es bípedo.

% Tienen una columna vertebral con una curvatura lumbar y una pelvis ancha y esvasada.

% No presentan dedo oponible en los pies.

% La dentadura está menos desarrollada que en los antropoides con caninos más pequeños y premolares inferiores tienen cúspide.

Los homínidos más antiguos se han encontrado en sedimentos de fines de la Edad Terciaria en el este de África. Algunos de estos restos superan los 4 millones de antigüedad y se han clasificado dentro del género **AUSTRALOPITHECUS**, formado por varias especies. Este término fue acuñado por Dart para designar restos fósiles de la región de Taung. Dart pensó que estaba ante el eslabón perdido al ver un cráneo de rasgos homínidos. La existencia de los australopithecus se extiende desde algo más de los 4 millones de antigüedad, el más antiguo es de hace 4 millones de años, hasta hace un millón de años.

El aspecto del cráneo es el de un simio antropoide, aunque en algunas partes como mandíbula y los dientes se ven características más humanas. La capacidad craneana varía entre los 350 y 650 cm³. Las especies robustas

tienen más capacidad craneana. Los 650 cm³ son el límite para pasar al género Homo. Esa variabilidad entra dentro de la franja de variación de los antropoides actuales, que oscilan entre los 280 y casi los 700 cm³. Entre los australopithecus se puede ver la posición erecta y el bipedismo, pero la pelvis no es humana, sino más plana y la marcha bípeda debió presentar cierto balanceo. Esto se deduce de la pelvis y de las pisadas del yacimiento de Laetoli. En la secuencia de pisadas se reconoce paso caroto y pies que se van cruzando.

No se sabe con exactitud cuantas especies o géneros ha habido desde su origen hasta su extinción, ya que los parantropos son australopitecos en versiones robustas y, en ocasiones, se incluyen como un especie dentro de los australopithecus o se establecen como un género a parte de ellos. Los hallazgos de White en Etiopía pueden señalar otro género más: **ARDIPITHECUS**, que podría ser un antepasado de los australopitecos. Con todo su posición taxonómica se discute.

Hasta los años 80 se diferenciaban muchas especies y varios géneros. Prácticamente cada nuevo hallazgo representaba un nuevo taxón, sin contar que dentro de una especie en la naturaleza hay una gran variabilidad. A partir de los 80 la tendencia cambió y tiende a simplificarse el panorama; se llegó a un consenso para reconocer unas pocas especies y sólo un género el de australopithecus, aunque algunos mencionan al género parantropo. El problema no está resuelto, porque los restos fósiles son escasos, fragmentarios de difícil diagnóstico y hay puntos de conflicto, ya que las diferencias anatómicas pueden ser cronológicas, geográficas o sexuales.

El representante más antiguo del género se ha reconocido en fecha reciente. En 1994 Tim White anunció el descubrimiento en el río Aramis (noreste de Etiopía) de un número suficiente de restos de hace 4 millones de años, que podían ser de un homínido inmediatamente posterior a la separación del antepasado común de póngidos y homínidos. Esos restos son reconocidos como pertenecientes a la especie **AUSTRALOPITHECUS RAMIDUS**. Éste presenta caracteres parecidos a los de los chimpancés, tal vez por la retención de rasgos antiguos y de rasgos de homínidos, como caninos como los de los homínidos, la forma del brazo o la posición anterior del foramen mágnun, que indica bipedismo. Falta restos de su cadera y no se sabe a ciencia cierta si era bípedo o no. Los restos manifiestan proximidad al género pan, que es el género de los chimpancés. Esto hace pensar a White en definir un nuevo género: **ARDIPITHECUS RAMIDUS**. Si se demuestra que no es bípedo se caerá del grupo homínido.

Parece que los Ardipithecus Ramidus vivían en un medio forestal, como lo demuestran los restos de animales mamíferos con que aparecen los fósiles: monos (colobos), antílopes tragelafinos (kudús y sitatungas) y antílopes con cuernos en espiral. Los dientes de los Ardipithecus Ramidus presentan un esmalte fino, como el de los chimpancés que se alimentan de productos blandos como tallos, que hay en los bosques. Son individuos que explotarían zonas boscosas, aunque tuviesen que desplazarse por zonas abiertas.

En 1995 un equipo dirigido por M. Leakey localizó en los yacimientos de Kanapoi y de Allia Bay, en ambas orillas del lago Turkana (Kenia), fósiles de homínidos de hace 4 millones de años (3.9 y 4.2 millones de años) y con esos restos crearon una especie nueva: **AUSTRALOPITHECUS ANAMENSIS**. En este caso se trata de unos homínidos muy primitivos a juzgar por un maxilar y un conjunto de dientes. Presentan esmalte grueso en los molares. La asociación de fósiles y de los restos sugiere un ambiente abierto o de sabana arbolada. Se atestigua la presencia de colobos y antílopes con cuernos en espiral, pero también gerbillos (ratones de estepas áridas). Se han encontrado las extremidades inferiores, pero para sus descubridores es suficientemente significativo como para firmar que los Australopithecus Anamensis eran bípedos. Con estos individuos aparece el bipedismo y la explotación de un nuevo nicho ecológico.

El siguiente millón de años corresponde al **AUSTRALOPITHECUS AFARENSIS**, también del África oriental. La mayor parte de los restos se han encontrado en Hadar (región de Afar en Etiopía) y en Laetoli (Tanzania). Entre los fósiles de Laetoli hay una mandíbula (LH4), que se considera como ejemplo de tipo u holotipo de una especie. Los Australopithecus Afarensis se datan entre 3.4 y 3 millones de años en Hadar y 3.5 millones de años en Laetoli.

Se llama tipo a aquello que sirve como modelo o patrón ejemplar. El tipo reúne un alto grado de rasgos que son característicos de un género o especie. Si la descripción de una especie se hace con un solo individuo o espécimen se llama holotipo. El primer ejemplar dentro del sexo opuesto que permita reconocer ciertas diferencias y que permite definir las características es el alotipo. Todos los demás ejemplares de la misma especie se denominan paratipo. Si la descripción se hace a partir de una serie completa, cada espécimen es un cotipo.

El registro fósil es razonablemente completo; se incluye el esqueleto de una hembra, la conocida como Lucy. Del yacimiento de Maka, que da fechas de 3'4 millones de años, procede un grupo de restos entre los que se incluye la mandíbula mejor conservada. También hay restos atribuidos a *Australopithecus Afarensis* en Fejej y Belohdedhie. En el yacimiento de Fejej la antigüedad es de 4 millones de años y en Belohdedhie es de 3'9 millones de años. Es posible que sean *Australopithecus Anamensis* y no *Australopithecus Afarensis*. Este punto se encuentra en revisión.

La especie se dio a conocer en 1978 por J. Johanson y Tim White y hubo investigadores, como Leakey, Walter y Coppens, que consideraron que los individuos incluidos en *Australopithecus Afarensis* no eran de una sola especie, aunque ésta tuviese un marcado dimorfismo sexual. Argumentaban que la diferencia de tamaño entre algunos cráneos era notable. Unos años después, el registro fósil dio a conocer un dato a favor de la unidad de *Australopithecus Afarensis*. En el yacimiento 333 de Hadar, hay muchos restos de homínidos de 3'2 millones de años sin mezcla con otros huesos. Estos restos pertenecen a un grupo de por lo menos trece individuos, que murieron juntos y a la vez, como consecuencias de una catástrofe natural. Se conoce como **La Primera Familia**. Este yacimiento manifiesta que existe un notable dimorfismo sexual dentro de la propia especie, que se traduce en notables diferencias anatómicas. Sin embargo, el hallazgo no resuelve la duda de que los fósiles de Laetoli y Hadar sean de la misma especie.

De momento, se puede llegar a la conclusión de que los primeros homínidos tienen un origen este-africano. Es lo que Coppens ha dado en llamar *la historia del lado oriental*. Sin embargo, a partir de 1995, el antropólogo M. Bonruneit localizó en la zona norte de N'Djamena los restos de un homínido de especie diferente: **AUSTRALOPITHECUS BARHELGHAZALI**. Tiene una antigüedad que se calcula entre los 3'5 y 3 millones de años. Esto sugeriría una temprana expansión de los homínidos, muy hacia el occidente de la zona este de África, si el origen se sitúa en esa zona.

Las diferencias con *Australopithecus Afarensis* se encuentran en la cara interna de la sínfisis, que en el caso de *Australopithecus Barhelghazali* es plana y vertical sin los fuertes refuerzos del *Australopithecus Afarensis*. Dichos refuerzos se denominan toros. Este es un rasgo más moderno. Sin embargo, los premolares tienen tres raíces, lo cual es un rasgo arcaico. A esto se añade el hecho de que la mandíbula tienen los premolares ensanchados.

Estas diferencias no bastan para separar las especies. Si se confirmara la existencia de dos especies, se estaría ante una situación nueva: dos especies diferentes de homínidos que coexistieron. La evolución humana se ha considerado como un proceso lineal de sucesión de especies. Esto era más o menos una excepción; porque la evolución se ramifica.

Se puede decir que los *Australopithecus Afarensis* son seres simiescos de cuello para arriba, mientras que el cuerpo es más humano. Es una evolución en mosaico; es decir, unas partes se modernizan y otras mantienen rasgos arcaicos. Es una especie de talla pequeña con notable dimorfismo sexual. En este sentido, algunos restos de Hadar manifiestan que el húmero y el radio de un macho pueden ser un 22% más grande que el de una hembra; mientras que en las poblaciones humanas actuales la diferencia ronda el 11%. Ese dimorfismo parece ser un rasgo arcaico que se va superando con el tiempo. Las hembras tienden a crecer. El cráneo es parecido al de los chimpancés, con una capacidad reducida. Es un cráneo bajo, con toro supraorbital, cresta occipital y cara ancha con la parte superior reducida y la inferior más desarrollada. La mandíbula es robusta con incisivos y caninos más desarrollados. El 50 % de la población presenta diastema retromolar.

El *Australopithecus Afarensis* era bípedo. Sigue teniendo unos miembros anteriores robustos con rasgos arcaicos. Esto hace pensar en un rasgo primitivo heredado de sus antepasados directos o que practicaban cierta vida arborícola y de braquiación. En el chimpancé el porcentaje de longitud de radio/húmero es igual a 98%, mientras que en los *Australopithecus Afarensis* es del 91%. También presenta huesos curvados ligeramente en las falanges y se observa una mayor movilidad de las articulaciones de la muñeca y los tobillos. Las extremidades inferiores son cortas y presentan un pie grande en relación a la pierna, lo que implica una flexión mayor de la rodilla y, en consecuencia, una menor eficacia locomotora.

En cuanto a los aspectos conductuales, parecen vivir en habitats diversos: zonas húmedas y arboladas y zonas secas y abiertas. Se alimentan por recolección de plantas, frutos y semillas. No hay constancia de la existencia estructurada del habitat, ni del uso y fabricación de instrumentos. El dimorfismo sexual parece intermedio entre chimpancés y gorilas y parece responder a grupos grandes con lazos de parentesco entre machos y no así entre hembras.

Los *Australopithecus* gráciles se complementan con los **AUSTRALOPITHECUS AFRICANOS**, que vivieron en Transvaal. Se han encontrado restos en cuevas como Sterkfontein y Makapansgat. También se han encontrado en el valle del río Omo y en Koobi Fora. La identificación de esta especie en el este de África es problemática. Las diferencias respecto a *Australopithecus Afarensis* no son muchas. El Australopiteco Africano tiene una apariencia más avanzada. No tiene rasgos exclusivos, que se denomina **automorfias**. Presenta un mayor peso y talla; un menos dimorfismo sexual y una mayor capacidad craneana. La arcada dental tiende más a la humana. La cadera es similar a la del *Australopithecus Afarensis*. El pie parece indicar habilidad para trepar. Se discute en cuanto a la alimentación. Para la mayoría la dieta sigue siendo vegetal, aunque en la década de los 30 Dart planteó que fuese cazador.

En 1998 el equipo de Tim White hizo en el Awash medio un hallazgo interesante, que dio lugar a la creación de otra especie dentro del género *Australopithecus*. Esa especie se denominó **AUSTRALOPITHECUS GAHRI**, con una antigüedad de 2'6 millones de años. Es un australopiteco que presenta rasgos simiescos y otros humanos con características dentales llamativas. La sorpresa más importante fue la presencia de huesos animales con marcas de haber sido descarnados con instrumentos de piedra. También se encontraron huellas de huesos rotos para acceder al tuétano. Tim White no puede concluir que *Australopithecus Gahri* sea el que hizo la cacería, pero de ser así sería la prueba más antigua de uso de herramientas y, en consecuencia, el género *homo* no sería el único que usa herramientas. La presencia de huesos con marcas implica que esos australopitecos tenían cierta capacidad de planificación, ya que usan recursos en zonas donde no es fácil obtenerlos. Esta capacidad se denomina comportamiento previsor, que se opone al comportamiento oportunista.

Hace aproximadamente 2'8 millones de años, comenzaron a darse oscilaciones climáticas asociadas a la expansión de los mantos de hielo del hemisferio norte. Esto tuvo consecuencias en la flora y fauna del este de África. Se reducen los medios arbolados. El registro fósil manifiesta un reemplazo de formas de medios húmedos por otras adaptadas a los medios secos. E. Vrba señala que esto pudo contribuir a la desaparición de Australopitecos Africanos y a la selección de nuevas formas adaptadas a medios más abiertos.

Vrba mantiene que esa adaptación al nuevo medio se dio más o menos simultáneamente de dos formas. Una serie de homínidos tuvieron una adaptación biológica que llevó a las formas robustas de *Australopithecus* o *Paranthropos*. Esto dio lugar a individuos muy especializados. La adaptación biológica y cultural dio lugar a individuos menos especializados, pero dotados de la cultura, un elemento adaptativo añadido. Se trata del género *homo*.

El término **parantropo** significa al lado del hombre y fue acuñado por R. Broom para definir a unos restos de cuevas de Sudáfrica, como en Kromdrai. El término es afortunado, porque *parantropos* y *homo* convivieron durante 1'5 millones de años. El origen de los *parantropos* se fecha entre 2'8 y 2'5 millones de años y su desaparición hace 1'5 millones de años. La opinión más extendida es la de aceptar y distinguir tres especies en

los parantropos. Dos son este africanos: **PARANTROPO AETHIOPICUS** y **PARANTROPO BOISEI**. La tercera es del Sur y sería el **PARANTROPO ROBUSTUS**.

Los parantropos difieren ligeramente entre sí. Las diferencias radican en el grado de robustez, sobre todo, del esqueleto craneal. Independientemente de esas diferencias, presentan una circunstancia idéntica y es que muestran unos rasgos propios que los distinguen. Esas características se relacionan con un imponente aparato masticador, que habla de una especialización de la dieta. Son organismos especialistas. Los organismos generalistas son de dieta variada.

Dentro de las tres especies hay una gradación de la especialización del aparato masticatorio. Australopiteco Boisei la presenta muy desarrollado, Australopiteco Robusto menos y se esboza en Australopiteco Aethiopicus. Durante el proceso de masticación los alimentos son triturados. La presión ejercida por la mandíbula inferior puede ser machacado su el desplazamiento es sólo vertical e implica molido si al movimiento vertical se le añaden movimientos horizontales. Tanto la presión como la dirección dependen de los músculos de la mandíbula.

Para los Australopitecos robustos parece que se aplicaron los dos sistemas de masticación. Eso se tradujo en las características siguientes. La dentición tiene una capa de esmalte gruesa, ligada a una dieta que produce un profundo desgaste, debido a una reiterada masticación o a un alimento con partículas duras. Podían alimentarse de gramíneas de escaso poder nutritivo y, por tanto, tienen que comer más o bien se podían alimentar de plantas mineralosas y fibrosas de tipo C4, que se dan en ambientes secos.

El proceso de molienda del alimento queda reflejado en el maxilar, que ocupa una posición más retrasada debajo del cráneo. Por tanto, molares y premolares se disponen más atrás y los molares avanzan hacia delante. Esto implica que pueden dar un mordisco más fuerte y dar el movimiento de rotación. Esas modificaciones esqueléticas condujeron a un rostro menos prognato, más plano e, incluso, cóncavo. La potencia del mordisco depende del músculo, al aumento del grosor del músculo fue posible de un aumento del arco cigomático o cipomático. Se da otra característica propia de los robustos: estrechamiento del cráneo justo después de la frente (estrechamiento postorbital). Las características de los parantropos se relacionan con su dieta.

El tamaño general es mayor. El dimorfismo sexual es acusado. La capacidad craneana supera los 500 cm³ y las manos y los dedos son característicos. Un estudio de R. Sussman concluye que las yemas de las manos eran más gruesas, tenían mayor aporte sanguíneo, más terminaciones nerviosas, más sensibilidad. Son manos más humanas que las de los Australopiteco anteriores. El pulgar gana tamaño y movilidad y pierde capacidad arbórea. Parece que Australopiteco Robusto tenía capacidad manipuladora suficiente para usar herramientas. (Ver figura 4).

Existen infinidad de interpretaciones y árboles filogenéticos. Dada su antigüedad y primitivismo el Australopiteco Ramidus sería el antecesor del resto de los homínidos. Australopiteco Anamensis presenta algún rasgo más moderno y si Ardipithecus no es bípedo, el bipedismo sería otro rasgo derivado y sería del sucesor de Ardipithecus. La mayoría de los autores considera a Australopiteco Afarensis como el último antepasado común de los homínidos posteriores. A partir de Afarensis se separa una línea robusta iniciada por Australopiteco Aethiopicus, que daría lugar a dos líneas: Australopiteco Boisei y Australopiteco Robusto. La otra línea a partir de Australopiteco Afarensis, sería la iniciada por Australopiteco Africano, que sería una especialización de Australopiteco Afarensis y llevaría a una línea muerta. Por tanto, otra línea daría lugar a Homo Habilis y Rudolfensis, juntos como especie o no. Luego saldrían dos líneas de Homo Habilis, una daría lugar a una vía muerta y la otra daría lugar a Homo Ergaster, que es el Homo Erectus de África. Otra posibilidad es que de Australopiteco Africano salga Homo Habilis.

Otra posibilidad (Arsuaga) es que de Australopiteco Afarensis no sea el antecesor de todos los homínidos, sino que por su amplitud de la base del cráneo que se desarrolla en los australopitecos robustos, pero no en Australopiteco Africano y los Homo. Por tanto, de Australopiteco Anamensis una línea iría a Australopiteco

Afarensis y de ahí a las líneas robustas y de otra línea saldrían, por un lado, Australopiteco Africano y, por otro Homo Habilis; o bien, de australopiteco Africano derivaría Homo Habilis.

Si no es bípedo no

pertenece a los

homínidos

sería el más antiguo

¿?

Línea robusta Línea grácil

¿?

Según Arsuaga

¿?

Línea robusta Línea grácil

¿?

TEMA 6 El género homo.

La definición del género Homo ha sido siempre algo polémica. Existen unas características exclusivas de Homo como las que se encuentran en la pelvis, los dientes, el cráneo... Pero el criterio más importante es la posesión, en palabras de Vercors, de materia gris, que es símbolo de un pensamiento reflexivo abstracto y se caracteriza por una capacidad craneal y por la adquisición de la cultura. Los Homo nos consideramos como la especie con mayor capacidad cerebral.

En términos absolutos los humanos no tienen el cerebro más grande. La capacidad craneana es casi igual al peso del cerebro. Aunque el tamaño promedio del peso del cerebro humano es mayor a la de los primates, no es el cerebro más grande de la naturaleza. Es inferior al peso del cerebro de un elefante o ballena azul. Sin embargo, nos consideramos los seres más encefalizados, inteligentes y reflexivos. Hay que contemplar el tamaño del cuerpo y el cerebro, hallándose la proporción. Cuanto más gramos de encéfalo tenga un animal por gramo de peso corporal mayor será su encefalización. Según este sistema, tampoco somos los más encefalizados; lo serían los mamíferos inferiores. Esto se debe a que el tamaño del cerebro crece más despacio que el tamaño del cuerpo. El crecimiento de este tipo de conoce como **ley de la disarmonía o de la alometría**; es el **crecimiento diferencial**.

Dado que el crecimiento es alométrico, la única forma de saber cuál es la especie más encefalizada es calcular el peso encefálico que debería tener cada especie según su peso corporal y comparar esos pesos ideales con los pesos encefálicos reales. Una regla matemática relaciona los dos pesos y el índice que resulta es el **índice de encefalización**, que es igual a tamaño observado / tamaño esperado. Buena parte de los mamíferos tienen un índice de encefalización 1. Los monos y los simios presentan un índice 2. Los simios no tienen cerebros más grandes que los monos, salvo el chimpancé que tiene 2'65. Los humanos somos los más encefalizados con un índice de proximadamente 7.

La razón del tamaño del cerebro y la inteligencia son complejas. Algunos atribuyen el aumento de tamaño a la

conversión en cazadores. Sin embargo, aunque el cerebro de los carnívoros es grande, no es tres o cuatro veces más grande que el de los herbívoros. Esa característica es probable que se debiese al manejo de la cultura. Hay una teoría de Wheeler y Aiello que relaciona el consumo de la carne con el desarrollo del cerebro y la reducción del intestino. Se basa en que todos los organismos tienen un **gasto energético basal**, que es la suma del fasto de los distintos órganos. Los órganos que más consumen son hígado, intestino, corazón y cerebro. El consumo de carne implica una reducción del intestino y, en consecuencia, del gasto energético que pudo ser trasladado al cerebro. Las expansiones cerebrales se dan con Homo Habilis, que seguramente fue el primer primate que comenzó a comer carne cruda, y con Homo Erectus, que fue el primer homínido que domestica el fuego y que, por tanto pudo cocinar la carne. Homo Erectus empezó a contar con un alimento predigerido, como consecuencia hay un menos consumo del intestino, que pasa al cerebro y este aumenta.

Se han realizado intentos de determinar la capacidad cerebral de los fósiles. La fórmula que se ha utilizado es la de los primates aprorinos, cuyo índice es 1. Los índices dan los números siguientes: Afarensis 1'3, siendo el de los chimpancés de 1'2, Africano 1'4, boisei 1'5, Habilis o Rudolfensis 1'8, Ergaster 1'9, Sapiens Sapiens 2'9. Según los datos de Tayloe, los primeros homo tendrían un 4'3.

Según esos datos, se ven dos cosas. La primera es que los Australopitecos y Parantropos tienen un grado de encefalización superior a chimpancés, pero inferior a homo y los índices de Homo son más de un 50% mayores que los de los chimpancés. Otra cuestión que se aprecia es que el aumento de tamaño cerebral de Homo Erectus en relación con Homo Habilis se compensó con un aumento del tamaño corporal. Por eso, el índice es similar.

En consecuencia, ser Homo implica ser un homínido con cerebro grande, más tecnología. Pero ¿qué expansión cerebral es la que marca la diferencia? Antes de 1964, había varias estimaciones, que oscilaban entre los 700 y 800 cm³. A fines de los años 40 Keith propuso que la capacidad mínima debía ser de 750 cm³. En 1964, Leakey, Tobías y Napier definieron la primera especie considerada como homínida y la denominaron Homo Habilis, a partir de los restos de Olduvai (Tanzania). Se concluyó que los rasgos más diagnósticos eran la reducción del aparato dentario y la ampliación del volumen encefálico. Aunque la capacidad craneal del holotipo (OH7) era de 680 cm³. Los hallazgos de Olduvai se completaron con los de Koobi Fora (Turkana) y con los de Omo-Shungura (Etiopía) y con otros de cuevas sudafricanas.

La datación de esos restos se sitúan entre 2 y 1'6 millones de años. Hill y Ward, dos paleoantropólogos, publicaron un fragmento de un hueso temporal hallado en 1965 en Chemeron (Kenia). Este resto ha sido atribuido a Homo Habilis y se le ha asignado una cronológico de 2'5 millones de años. La datación no es segura. También se atribuye a Homo Rudolfensis una mandíbula encontrada en la orilla occidental del lago Malawi datada en 2'5-2'3 millones de años. Para algunos es un parantropo. En 1994 en Adar Johanson encontró un maxilar, cuya asignación a Homo parece clara, de más de 2'3 millones de años. Junto al resto se encontraron útiles de piedra. En consecuencia, todo apunta a que la aparición de Homo puede ser más temprana de los que se creía e, incluso, coincidir con la aparición de los parantropos.

HOMO HABILIS tiene unas características anatómicas que marcan ciertas diferencias. Hay una reestructuración general del cráneo. La bóveda craneana se eleva; la frente se abomba; se redondea la parte posterior; se atenúan las inserciones musculares; las paredes del cráneo son más delgadas y hay una reducción del estrechamiento postorbital. Se atenúan los arcos supraorbitales. La cara se modifica; es más alta; más plana; es ligeramente más prognata; algo más estrecha con relación al cráneo. La mandíbula es más reducida con piezas dentarias comparables a las de los humanos modernos. Se reducen los molares. La dieta pudo ser bastante generalista con muchas especies vegetales y con presencia de la carne. Sin embargo, Walker cree que la dieta siguió siendo frugívora, similar a la del chimpancé y los Australopitecos.

En cuanto a las extremidades, los estudios de Sussman llevan a pensar que la mano es, esencialmente, moderna y poderosa con una gran capacidad manipuladora. El pie tiene aspecto de ser moderno.

Al poco de darse a conocer *Homo Habilis*, algunos investigadores plantearon problemas y consideraron que dentro de esa especie o **hipodigma habilis** (todos los restos fósiles que se consideran representantes de *Homo Habilis*) se observaba una gran variedad morfológica. Esto hacía pensar que se habían mezclado restos de más de una especie. Se decía, también, que los restos eran muy fragmentarios, lo que llevaba a clasificaciones confusas entre los investigadores. Esto hizo pensar que faltaba **espacio morfológico**, entre los últimos *Australopitecos Africanos* y los *Homo Erectus*.

Este argumento descansaba en la propuesta de que *Australopithecus Africanus* es el antepasado de *Homo Erectus*. Existen algunas diferencias anatómicas, pero son muy semejantes. Por ello, para algunos autores es difícil imaginar que pudiese existir algo intermedio que no pueda ser descrito como una variante normal del primero o del segundo.

Para algunos no existiría *Homo Habilis*. La tendencia generalizada es la creencia en que existe *Homo Habilis* y que dentro del hipodigma hay variedad morfológica. Esta variedad es explicada por algunos, como Tobías, diciendo que hay una especie, pero que las diferencias se deben al dimorfismo sexual. Otros, como Wood, explican dicha variedad por la existencia de dos especies distintas dentro del mismo género. Por una parte, estaría un grupo compuesto por los restos de Olduvai y algunos de Koobi Fora. El cerebro estaría entre 500 y 600 cm³ y los individuos serían de talla pequeña. El esqueleto postcraneal indica un bipedismo limitado y capacidad arbórea y, en algunos casos, con una relación intermembral superior a la de los *Australopitecos* y próxima a la de los chimpancés. Presentaría cierto prognatismo. El otro grupo serían los restos del yacimiento de Koobi Fora (cráneo 1470). El tamaño es mayor, no se registra un dimorfismo acusado y el cerebro es de 750 cm³. No tiene toro supraorbital; la cara es más ortognata. El bipedismo es total y las proporciones intermembrales más armonizadas. Algunos, como Leakey, consideran al primero un *australopiteco*; otros por la estructura dentaria similar a la humana lo incluyen en el género *Homo*.

¿Cómo se denomina a ambas especies? Para Wood, la especie pequeña podría ser un miembro terminal de la rama grácil de los *Australopitecos* con dieta frugívora. Podrían vivir en habitats boscosos. Debe llamarse *Homo Habilis*. La especie grande recibiría el nombre de *Homo Rudolfensis*. Otros, como Stringer, prefieren la denominación de *Habilis* para la especie grande, por la capacidad de usar herramientas y por características encefálicas y biomecánicas. La especie pequeña no tiene denominación y se clasifica como *Homo Sp.*

Respecto a la capacidad craneal, hay que indicar que el aumento no deriva de que el cerebro de un *Australopiteco* se haga mayor. El cerebro de *Homo* no es una versión más grande de otro, sino que experimentó una reorganización. No todas las áreas se desarrollan proporcionalmente. En relación con esto, se sitúa un aspecto como es la aparición del lenguaje y de las primeras manifestaciones industriales. Se ha intentado reconstruir la forma y la organización de esos cerebros de *Homo* para reconstruir y conocer como era el riego sanguíneo... A partir de ahí Falk ha desarrollado hipótesis sobre como era esa constitución craneal.

En los cerebros de estos primeros *Homo* se ve una lateralización. Con esto se relaciona una protuberancia en el lóbulo izquierdo donde se encuentran las áreas de Broca y de Wernicke. Esto no se percibe en la especie de menor tamaño, pero sí en la de mayor tamaño. De esto se deriva la suposición de que la especie de mayor tamaño poseía la capacidad de articular palabras, ya que posee esta zona especializada. Además, estos centros controlan los movimientos de precisión. Algunos investigadores señalan que el lenguaje y la industria estarían relacionados. Plantean la tesis de que la realización de útiles, su diversidad y simetría es necesaria para el desarrollo del lenguaje. Otros investigadores opinan que los datos endocraneales no son concluyentes y no tiene porque haber una relación entre tecnología y lenguaje.

Definen al *Homo* el bipedismo, la encefalización y la dentición. Los *Homo* son únicos en cuanto a su dentición y una característica que se aprecia es la pérdida del complejo canino–premolar. El complejo canino–premolar implica al canino, el diastema y al premolar. Se desarrolla en dos fases:

% La primera fase implica la pérdida del dimorfismo sexual en el tamaño de los caninos. Esta pérdida se

explica porque los caninos ya no serían necesarios para desarrollar determinadas funciones, ya que se usan los utensilios. El problema de interpretación es que esta fase se ve también en los Australopitecos y no se han encontrado útiles de suficiente antigüedad.

Otra explicación es que el proceso de masticación desarrolló un componente rotacional. Unos grandes caninos impedirían este proceso. Esto choca con que en el proceso de masticación de los Homo actual no se observa un componente rotacional importante. Una tercera hipótesis es que esa pérdida sería consecuencia del hecho de que ya no sería necesario la demostración agresiva. Esto sería así por el hecho de que se había desarrollado un sistema de comunicación de información alternativa.

% La segunda fase es la reducción de los caninos en ambos sexos. Esa reducción implicaría una pérdida del diastema, que se ve en un 50% en Australopiteco Afarensis. Esto implicaría una reorganización del resto de los dientes, que llevaría a la forma parabólica de las mandíbulas. Al mismo tiempo aparece un premolar inferior bicúspide.

Los Homo Habilis presentan una disposición de sus piezas dentarias, plenamente humanas. Sin embargo, esos primeros Homo eran individuos megadontos. Tenían piezas molares y, en ocasiones, premolares de un tamaño superior al que cabría esperar en función de su tamaño corporal. El proceso de hominización puede definirse como un proceso de reducción de las piezas dentarias y actualmente somos microdontos. Esta disminución se debe al uso de las herramientas. Para otros, la reducción de la megadontia es el resultado de un cambio en el tipo de alimentación. La megadontia es propia de una masticación pesada y previene el desgaste dentario. A su vez, esa masticación poderosa habría sido el origen de otra característica del esqueleto facial de Homo: el ortognatismo.

TEMA 7 Primeras manifestaciones de la cultura.

Hay muchas definiciones de qué es cultura. En 1952 Kroeber publicó un libro en que se recogen 150 definiciones. Nosotros nos centraremos en los planteamientos normativos de Harris y Taylor y los planteamientos sistémicos de Steward y Binford.

Para Taylor la cultura es todo complejo que incluye derecho, creencias, moral, arte... y otros hábitos y conocimientos adquiridos. Para Harris es el conjunto de tradiciones adquiridas por una sociedad. La cultura para ambos es un todo, un conglomerado de rasgos compartidos por una sociedad. Se entiende como algo adquirido que se transmite. Esta transmisión se da a través del aprendizaje. La cultura es general y al mismo tiempo específico, según ambas definiciones.

Para Steward la cultura es un mecanismo de adaptación extrasomático. Para Binford es un sistema extrasomático de adaptación usado por un grupo para integrarse en su ambiente y con otros sistemas culturales. Es adquirida y sirve para adaptarse. La perspectiva es funcionalista. Es un conjunto de subsistemas interrelacionados que funcionan como un todo.

¿Cuáles son las características diagnósticas que se usan para definir un sistema cultural? ¿Cómo se conoce la existencia de cultura? De entre todos los subsistemas es el material o tecnológico el único que aparece representado en el registro arqueológico y, por tanto, se basa en ese rasgo. Es un rasgo limitado, pero fundamental.

Las primeras culturas humanas se identifican por la aparición de herramientas. Partiendo de esta base, ese subsistema material da una información parcial sobre la tecnología de esos grupos. Los materiales pudieron ser variados, pero sólo se han conservado los artefactos de piedra. Con todo, éstos son útiles fundamentales para la subsistencia y para otros procesos tecnológicos. Por tanto, el estudio de la tecnología a partir de la industria lítica da una información valiosa sobre la subsistencia y la capacidad de aprovechamiento del medio.

Los estudios de industrias líticas tradicionales pretendían establecer características culturales. Actualmente, los objetivos van más allá y el estudio se integra en la subsistencia, la organización social y la psicología. Se busca conocer la función de cada útil, conocer los procesos tecnológicos y el abastecimiento territorial o extraterritorial, para conocer datos de la organización territorial (previsión–oportunismo). Se busca conocer la existencia de lugares centrales a los que se llevan los materiales.

La primera de las industrias líticas del registro arqueológico es simple y se conoce como **olduvaiense o modo 1**. Se encuentra en los primeros momentos en pocos yacimientos y va de 2'5 a 1'5 millones de años sin experimentar apenas transformaciones significativas. Con todo, el olduvaiense muestra una variedad de tipos desconocidos en el mundo animal y es posible establecer grupos tipológicos, destacando núcleos parciales tallados por una o dos caras conformando una punta o filo más o menos rectilíneo; lascas o fragmentos de las mismas (40%) o lascas con algún tipo de retoque en forma de raspador o raedera y piedras con huellas de golpe que se clasifican como percutores.

En principio parece que esa industria surge formada, sin que se pueda hablar de un preolduvaiense, aunque algunos investigadores señalan diferencias mínimas en los conjuntos más antiguos: uso más oportunista en la utilización de las materias primas, menor diversidad de tipos y ausencia de soportes (lascas) retocados.

Este complejo industrial continuó fabricándose en Europa hasta el Pleistoceno Medio coincidiendo con el achelense y en Asia hasta el Pleistoceno Final. A lo largo de los años 80 y 90 se han desarrollado investigaciones de interés sobre las formas de producción y uso de estas piezas. Destacan los trabajos de L. Keeley y N. Toth. Han concluido varias cosas. La primera es que hay una selección intencional de materia prima; se usa sobre todo lava volcánica como basalto, cuarzo y cuarcita. EL segundo hecho es la presencia de lascas con bulbos marcados, que implica la existencia de una clara comprensión de los mecanismos de fractura concoidea de ciertas rocas. Por último, se observa un comportamiento previsor en cierta medida, es decir, un uso diferenciado de los artefactos. Esto difiere del comportamiento de los chimpancés, que son oportunistas. La previsión se ve en el hecho de que en algunos sitios se encuentran lascas, pero no los núcleos; esto implica que las lascas se transportan. Esto se aprecia también en la presencia de piezas con córtex menor al que cabría esperar si el tallado se hubiese hecho en el lugar.

El tallado es simple y directo. No existe un plan previo de talla. La estandarización de los artefactos es consecuencia de las características del material y del sistema de percusión. Hay múltiples planos de percusiones. El tamaño de los útiles es variable y depende sólo de la materia prima. Los auténticos artefactos son las lascas simples obtenidas por percusión con filos y los cantos trabajados son los núcleos de los que salen las lascas.

Los estudios de Toth han permitido conocer las capacidades cognitivas de estos grupos. Eran diestros y, por tanto, tenían una estructura cerebral lateralizada, es decir, está más desarrollada la parte izquierda del cerebro. Esto se ha comprobado por la relación de lascas de segundo orden con córtex en su lateral izquierdo o derecho. Un diestro deja más córtex en el borde lateral izquierdo. Los porcentajes se ajustan a los obtenidos en tallas experimentales de diestros y concuerdan con los datos actuales: 90% de diestros. El dextrismo se infiere de las marcas y cortes identificados en los huesos.

Entre los 2'5 y los 1'5 millones de años, en África conviven hasta cuatro o más especies de homínidos. Hay dos Australopitecos: *Aethiopicus* y *Boisei* y dos o tres *Homo*: *Habilis* y *Erectus* (1'9 millones de años). Los *erectus* son más tardíos que el olduvaiense. Esos restos se asocian a industrias líticas. Los argumentos a favor de *Homo Habilis* son que en Hadar en un nivel de 2'3 millones de años se encontró un resto de mandíbula *H* (*Rudolfensis* probablemente) asociada a industria lítica; que su capacidad cerebral es mayor y su estructura neuroencefálica apunta a que algunos rasgos de la industria son consecuencia de la lateralización del cerebro.

A favor de los Australopiteco está la capacidad manipuladora muy desarrollada de los Robustos y también está la estabilidad del complejo durante un millón de años. Por eso, se debe relacionar con un homínido que se

desarrolla en ese mismo rasgo temporal. Según Wood, sólo un homínido demuestra una vida coincidente con esa industria: el Australopiteco Robusto.

TEMA 8 Prácticas de subsistencia.

Los aspectos relacionados con la forma de vida y comportamiento de los primeros homínidos es difícil. Las fuentes recaen en líneas de investigación como la Etnoarqueología, la Arqueología Experimental, la Tafonomía... Las hipótesis son contradictorias y se defienden posiciones opuestas. En cuanto a las estrategias de subsistencia, son un modelo de predación no previsor. Se trata de oportunismo casual, inmediato. No hay control previsor, algo que se ve también en el chimpancé. Esto pudo durar al menos un millón de años.

Han sido debatidas las prácticas tróficas, en especial la caza y el consumo de carne. Las conclusiones de la investigación tradicional valoran que Australopiteco y Homo Habilis eran frugívoros; algunos estaban especializados en vegetales duros. El consumo de carne se generalizaría con la aparición de Homo Erectus. Sin embargo, estudios recientes apuntan a que el consumo de carne pudo ser más habitual de lo que se creía. Este cambio se debe a tres tipos de evidencia:

% presencia de cortes realizados con instrumentos líticos y fracturas intencionadas presentes en huesos de Koobi Fora y Olduvai; esto indica que se produce descarnamiento.

% estudios químicos de dientes y huesos sobre Australopitecos Robustos y Homo Habilis, en los que se analizan los niveles de estroncio y calcio e isótopos de C12 y C13. Estos estudios sugieren una dieta omnívora; los niveles más altos de herborismo aparecen en Australopiteco Robusto.

% el estudio hecho por Milton (1984) sobre el aparato digestivo de humanos y antropomorfos. Los estudios manifiestan que estos últimos tienen más desarrollado el intestino grueso. Los humanos estamos adaptados a un tipo de ingesta rápida de alimentos, que dan muchos nutrientes y de calidad (carne, grasa y vegetales escasos). La conclusión es que los homínidos tuvieron que comer carne y conocer donde recolectar esos vegetales; en consecuencia, debía haber movilidad, conocimiento territorial y comunicación entre ellos. La segunda conclusión es que Australopiteco Robusto se habría extinguido al entrar en competencia con los ungulados de la sabana y por depender de alimentos de baja calidad.

Aiello y Wheeler retomaron **la hipótesis** de Milton y desarrollaron otra bastante sugerente: **tejido caro**. Relaciona el consumo de carne con la reducción del intestino y el desarrollo encefálico. Se plantea que el tejido cerebral es metabólicamente caro y exige una gran energía en su desarrollo. El metabolismo basal es el gasto energético de un órgano en reposo. Los seres humanos tenemos una tasa metabólica igual a la de los grandes antropoides, es decir, no generamos la energía necesaria para mantener el tejido cerebral. Por tanto, se extrae de otro órgano. Otros órganos como corazón, hígado e intestinos son caros. Éstos, en el hombre, se han reducido mucho en relación con el tamaño; por tanto se puede aprovechar la energía que sobra en el desarrollo del cerebro. Para mantener esa tasa equilibrada es necesaria una estrategia alimenticia basada en productos de alta calidad y absorción rápida y esa dieta sería el consumo de carne, grasa y determinados vegetales. Se propone que un cambio de dieta conlleva la reducción del intestino y la energía sobrante facilitó la encefalización.

Aiello y Wheeler dicen que su teoría está confirmada por el hecho de que los dos puntos de inflexión en el aumento del tamaño del cerebro: Homo Habilis, que sería el primer consumidor importante de carne, y la transición entre Homo Erectus y Homo Sapiens arcaico, cuando se llega a los 12000 cm³, que se relaciona con una reducción intestinal gracias a alimentos cocinados. La domesticación del fuego se da en torno al 4000 mil en varios puntos, también en esas fechas aparecen los primeros homínidos arcaicos.

Actualmente una serie de hipótesis reflejan las distintas tendencias. La aparición de artefactos líticos asociados a huesos de animales hizo plantearse las causas y las implicaciones de ello. En los años 60 se creía

que eran restos de lugares de acampada a donde los homínidos habían llevado los restos de animales y vegetales. Se consideraba que **los primeros Homo** eran **cazadores**. La caza había sido la adaptación primaria humana y las adaptaciones requeridas por la caza había sido la línea de la evolución. Esta hipótesis implicaba un modelo social propio de cazadores-recolectores y una perspectiva socio-económica compleja.

Esa idea fue modificada hacia los años 70 por L. Isaac, que propuso la **teoría del alimento compartido**; para Isaac lo que nos hizo humanos no fue la cooperación en la caza, sino la cooperación para compartir recursos animales y vegetales llevados hacia el campamento. El modelo es básicamente humano, pero la perspectiva socio-económica era simple. Isaac consideraba que no era posible decir la importancia de la caza para obtener carne con el carroñeo.

En ese grado de detrimento de la perspectiva social aparecieron las **teorías de Binford**. Según él, los huesos o **la pauta de composición de esos huesos** no se diferencia de la pauta de composición de los huesos de yacimientos actuales de carnívoros y, por tanto, no son obra de los Homo sino de los carnívoros y a ella fueron los Homo en busca de carne y del tuétano. No había, pues, actividad cinegética. Los primeros Homo habrían desarrollado un papel de carroñeo marginal. El modelo es un modelo animal de búsqueda de alimento y la perspectiva socio-económica es animal.

Actualmente, la mayor parte de los investigadores están de acuerdo en afirmar que esos sitios referenciales no son campamentos estables sino de corta duración. Ninguno parece estar de acuerdo con la tesis de Binford. La mayoría de los investigadores consideran que son acumulaciones realizadas por Homo y que, a veces, fue ocasionada por los carnívoros. Sí difieren en cómo se hizo esa acumulación: ¿fue consecuencia de una práctica cinegética o carroñera?

Hoy el debate es bastante intenso y no parece que vaya a terminar pronto. Hay varias formas de aproximación para dilucidar el tema. Los tipos de análisis son el estudio de los perfiles de edad o patrones de mortandad; estudio de las dimensiones corporales de los animales ahí aparecidos; variedad taxonómica; de representaciones esqueléticas y del estudio de los patrones de alteración ósea.

El **estudio de los perfiles de edad** en las acumulaciones óseas se hace para elaborar modelos acumulativos que indiquen las estrategias por las que fueron obtenidos. Esos modelos se definen según los perfiles de edad de cada conjunto. Los perfiles son de dos tipos: catastrófico y atricional. El catastrófico se define como la documentación en una comunidad fósil de una gama de edades que resulta comparable a la de una comunidad de este tipo en estado vivo. Eso implica que esa comunidad murió de forma sincrónica o en poco tiempo y que ese suceso es consecuencia de un proceso que repercutió en todo el grupo debiéndose a una catástrofe natural. Dentro de esto se pueden incluir prácticas cinegéticas de los primeros Homo (barrancos...) El atricional se caracteriza porque las edades pertenecen a los segmentos de población más susceptibles de ser regulados por elementos naturales aislados.

Para Klein cualquiera de los dos modelos si se vieses en esos lugares referenciales sería indicador de prácticas cinegéticas por parte de los humanos prehistóricos, cambiando la forma de la práctica. La primera sería un acto que afecta a uno o varios individuos simultáneamente y la segunda sería una consecuencia de actos aislados.

La variedad taxonómica. Algunos investigadores, como Foley, consideran que la selección natural favorece a aquellas especies que se adaptan obteniendo un mayor beneficio con el menor coste en su inversión cinegética y, consecuencia de ello, es la especialización en el espectro taxonómico. Por tanto, una actitud predatoria de los primeros Homo se constataría si los restos de esas acumulaciones óseas mostrasen una escasa diversidad específica. Algunos investigadores consideran erróneo el planteamiento, porque si la selección natural favorece a los que obtienen más beneficios con menos esfuerzo, debería producirse una caza indiscriminada. Este tipo de análisis no soluciona que la aparición de un número reducido de especies no demuestra si los Homo obtuvieron esos animales a través de la caza o del carroñeo, activo o pasivo, pero

especializado en un determinado tipo de predador.

El carroñeo activo implica el acceso al animal muerto por otro predador antes de que dicho predador empiece a consumirlo. El carroñeo pasivo implica acceder al animal una vez el carnívoro lo ha abandonado. Si los Homo fueron carroñeros activos o pasivos y se especializaron en un determinado tipo de carnívoro, la variedad taxonómica del yacimiento es reducida y eso no implica prácticas cinegéticas.

Patrones de alteración ósea. Existen una serie de huellas en los huesos como son las fracturas, puntos de impacto y marcas de corte o descarnado. Las dos primeras no sirven para dilucidar si fueron cazados o no. Las dos segundas sí. Las marcas de corte manifiestan que esos primeros Homo accedieron a grandes paquetes de masa muscular. Las marcas se registran en el esqueleto apendicular (patas). Este tipo de evidencia no soluciona la duda, pero si manifiesta que esos Homo tuvieron un acceso temprano al animal completo. Se resuelve que si no fueron cazadores, sí, por lo menos, carroñeros activos o primarios. El conjunto de animales de los yacimientos es diverso. Algunos opinan que los Homo podían haber accedido a través de la caza a animales de menos de 500 kilos y habrían carroñeado aquellos que pesasen más. Otros, como Bunn y Eso, creen que esos primeros homínidos fueron cazadores de presas de 150–300 kilos y carroñeadores de animales mayores.

El debate está lejos de resolverse, se acepta que los Homo accedieron tempranamente a las carcasas; en consecuencia, eran cazadores o carroñeadores activos y eso se ve por las marcas de corte en el esqueleto apendicular.

Uno de los inconvenientes para quienes defienden el carroñeo es que no hay perspectiva evolutiva para la caza. Esta ausencia, que algunos mantienen, se debe a la concepción de que los homínidos contemporáneos a los primeros homínidos eran pacíficos vegetarianos. La inclusión de carne en la dieta sería progresiva y un estadio inicial de carroñeo sentaría las bases del desarrollo posterior de la caza y habría así una perspectiva evolutiva. Para algunos esta concepción parte de una concepción errónea de las presiones tróficas y de los ecosistemas de la sabana. Se argumenta que la mayor dispersión de los recursos hace que los chimpancés de la sabana sean más agresivos, usen más veces herramientas y consuman más carne que los de los bosques tropicales. Esto se traduce en que los chimpancés de la selva son casi totalmente vegetarianos y los chimpancés de sabana cazan con regularidad monos, pequeños bóvidos y suidos. De ello se deduce que existe una tendencia a incluir carne y obtenerla mediante la caza y esa tendencia aumenta en entornos de sabana. Por tanto, tal vez sea incorrecto decir que hay falta de perspectiva evolutiva.

• **Estructura social.**

Es poco lo que se sabe de la estructura social y conductual de los primeros Homo. ¿Vivían en grupos? ¿De qué tamaño? ... Es un error incluir a todos esos homínidos en el mismo grupo. Cada especie se comporta de una forma diferente, tiene una organización propia...

Se ha realizado una aproximación filogenética, para identificar algunos rasgos característicos. Se han identificado rasgos compartidos por chimpancés, gorilas y humanos y se han determinado esos rasgos como propios de esos homínidos. Wrangham estudió 18 rasgos de los cuales ocho son comunes a las tres especies. Sobre esa base se infieren rasgos que tendrían esas sociedades homínidas:

% Estrechas relaciones sociales con una red social cerrada en la que resulta difícil incluir un individuo nuevo.

% Las relaciones entre grupos son hostiles.

% Protagonismo de los machos en los encuentros intergrupales y, en relación con esto, se encuentran las interacciones de relaciones de acecho y ataque entre machos.

% Presencia, a veces, de machos solitarios.

% Machos manteniendo relaciones con varias hembras. Se da la poliginia.

% Exogamia de las hembras, es decir, salen de su grupo de nacimiento y su fijación territorial se relaciona con los machos.

% Ausencia de alianzas entre hembras emparentadas.

Todos los rasgos no son generalizables a todos los grupos humanos, pero si se dan en determinados ámbitos. Esto excluiría la tesis de Lovejoy de la monogamia y la cooperación en unidades familiares.

TEMA 9 La expansión del Género Homo. Homo Erectus u Homo Ergaster.

El origen de los primeros Homo Erectus se puede remontar a hace 2 millones de años. Los restos más antiguos que se conocen tienen una edad de 1'8–1'6 millones de años. Se trata de restos africanos. Las fechas que ofrecen algunos yacimientos asiáticos y la distancia entre África y Asia hacen pensar que los primeros representantes de Erectus pueden ser de hace dos millones de años.

En esos homínidos de 1'8 millones de años aparecen unas características anatómicas que se encuentran en toda la especie, aunque el dilatado espacio temporal en que se desarrolló y el amplio marco geográfico hace que el grupo tenga cierta diversidad. La estatura era semejante a la de los humanos actuales y la anatomía es robusta. El dimorfismo sexual se atenúa y los machos sólo son, como mucho, un 20% mayores que las hembras. La forma craneal es alargada, se trata de un cráneo dolicocéfalo, estrecho, achatado y prolongado hacia atrás. La frente es estrecha y presenta marcados toros supraorbitales que forman un continuo. Se aprecia, en algunos ejemplares, una ligera cresta sagital. La capacidad craneal va de 800 a 1200 cm³ y las paredes craneales son espesas.

La cara es menos prognata. La nariz está más pronunciada. Los huesos nasales por primera vez tienen un aspecto prominente, pareciéndose a una nariz humana, externa y con las fosas nasales dirigidas hacia abajo. Las mandíbulas son grandes y macizas con piezas dentarias de tamaño aún notable, pero menores que en las anteriores especies. La mandíbula inferior no tiene mentón. Las piezas dentarias presentan un patrón parecido al humano.

Entre la serie africana y la serie asiática hay diferencias. Los asiáticos presentan características propias. Los africanos tienen unas peculiaridades, incluso los más antiguos, que les acercan a los Sapiens arcaicos. Por eso, se suele hacer una distinción; Homo Erectus designa a los asiáticos y Homo Ergaster a los africanos.

Los primeros restos encontrados se localizaron en el siglo XIX en Java. Sin embargo, se supone que los más antiguos son los africanos, que han sido recuperados en el siglo XX. En África los más antiguos son de Olduvai, como el cráneo OH9 (1'4–1'3 millones de años) con capacidad craneana de 1000 cm³ y toros supraorbitales grandes. En el lago Turkana también hay varios restos como R3733, que probablemente es una hembra, localizada cerca de un Australopithecus Boisei. Se calcula 1'5 millones de años de antigüedad. El descubrimiento más importante de Homo Erectus corresponde a 1984, localizado por **la Banda de los Homínidos** y que corresponda a los restos del esqueleto casi completo de un adolescente. Es un individuo de 1'62 metros y con una capacidad craneana de más o menos 800 cm³. Este fósil se conoce como WT15000. Los toros supraorbitales eran más voluminosos que los de R3733.

En estos yacimientos africanos los fósiles se asocian a indicios de carnicería de animales y a aparatos líticos (cantos trabajados o achelense) que corresponden al Modo 1 o Modo 2. También aparecen adecuaciones espaciales a modo de parapetos.

En Asia los restos más antiguos dan fechas similares o anteriores a las africanas. Las nuevas dataciones de Java dan fechas de 1'5 millones de años. Estas fechas se han obtenido por el sistema Argón40/Argón 39, similares a las del sistema Argón/Calcio. No hay consenso sobre la fiabilidad de estas dataciones. Para algunos investigadores no hay por qué no tenerlas en cuenta porque coinciden con los estudios sedimentológicos y bioestratigráficos, etc. Para otros, son demasiado antiguas y la bioestratigrafía no debe ser tomada en cuenta porque la isla de Java tiene animales propios para los que es difícil establecer una cronología.

Más antiguos son los restos de Djetis. Se han obtenido fechas de 1'8 millones de años de antigüedad, aunque las fechas son más inseguras que las de Java porque han sido sacadas de lugares que no afectan directamente a los restos. Hay una mandíbula de un individuo **MEGANTHROPUS** más antigua del 1'8 millones de años y que presenta características australopitecinas, pero no en los dientes. Igual de incierta sería la fecha del **PI TECANTROPUS IV**, que tiene un toro occipital y un espesor craneal como Homo Erectus, pero presenta diastema como algunos Australopithecus Afarensis. A pesar del diastema, los dientes son como los de Homo Erectus y tiene 780 cm³, menor capacidad craneana. También se encuentra próxima la edad del **HOMO MODJOKERTENSIS** (Modjokerto), próximo a Djetis. Tiene menos de 600 cm³, pero se trata de un niño. A pesar de que de este individuo se conservan pocos restos, investigadores chinos y americanos observan características más próximas a Homo Habilis.

También hay problemas con las fechas de otros yacimientos asiáticos como Lantian (China). En Lantian las fechas para cráneo y mandíbula son de 1'8 millones de años y la capacidad craneal es parecida a Djetis, límite inferior de Homo Erectus. En las cuevas de Longuppo (China) se han dado fechas de 2–1'8 millones de años. Para los antropólogos chinos y americanos son restos con características muy arcaicas como para ser Homo Erectus. Esos restos serían una forma temprana de Homo. Esta interpretación plantea un problema importante: ¿Asia pudo jugar algún papel en la aparición de los modernos homínidos? La teoría ortodoxa dice que el origen humano fue único; actualmente se plantea que pudiese haber dos lugares de origen: África y Asia.

Esta opinión hace que se estudien con mayor atención los restos de Ramapithecus y Sivapithecus y, concretamente, los restos de **LUFENGPI THECUS** de Siwalik (Pakistán). También chinos y con 1'7 millones de antigüedad son los restos de Yuamou, que representan a un homínido próximo a la base del género Homo.

El homo Erectus más conocido de Oriente es el **SINANTHROPUS PEKINENSIS**, cuyos restos, aparecidos en la Colina del Dragón o Choukoutien, se conocen desde 1921. Estos restos se datan en más o menos medios millón de años. Las excavaciones sacaron a la luz una importante cantidad de restos, asociados a una importante industria lítica, donde predominan los cantos trabajados y raederas sobre lascas. Se documenta el fuego y también una extraña conservación de los restos humanos. Dan la impresión de haber sido seleccionados, sobre todo, calotas y mandíbulas, que tiene huellas de cortes y golpes. La cara y la base del cráneo no aparecen. Esto hace pensar que se hizo un agujero para extraer el seso. Las mandíbulas están fracturadas en la zona medial, igual que los fémures. Esto hace pensar en un posible canibalismo ritual. Algunos estudios realizados para neandertales de Krapina manifiestan que no es demasiado rentable proteínicamente el canibalismo. Estos casos de canibalismo casi siempre son rituales.

En cuanto a Europa, no se considera europeo, pero están a las puertas del continente los restos de un cráneo y una mandíbula del yacimiento Dmanisi (Georgia) de 1'5 millones de años. La datación no es fiable, porque podría ser más moderna. El contexto estratigráfico es poco claro. Aparecen asociados a industrias líticas y restos animales.

Posiblemente el resto más antiguo puede estar en Murcia en la cueva Victoria, donde se encontró una falange primate que podría ser humana. Sin embargo, también podría pertenecer al gran mono **THEROPITHECUS OSWALDI**. Si la falange es humana dataría de más de un millón de años, aunque fue recogida fuera de su lugar original y la certeza del estrato de procedencia no es completa. En la Península Ibérica J. Gibert presentó como humanos unos restos del Orce (Granada). Es de algo más de un millón de años, pero para la mayor parte

de los investigadores corresponden a un asínido (asno). En Cullar–Baza aparecen restos líticos, pero no son antrópicos.

Desde 1907 el fósil humano tenido por más antiguo en Europa era la mandíbula de Mauer en Heidelberg (Alemania), que correspondía a un anteneandertal. Desde 1993 a ese resto se unió otro en Inglaterra (Boxgrove), que se data también en torno a 600 mil años o medio millón de años. La antigüedad de los primeros europeos aumentó a partir de 1994 con los hallazgos de la Gran Dolina en Atapuerca (Burgos). Atapuerca es un complejo cárstico. En 1993 en la Gran Dolina se hizo un sondeo y en 1994 se alcanzó un nivel (TD6), donde se encontraron restos humanos (80) y un par de centenares de restos líticos. No se sabía exactamente su antigüedad, pero eran más viejos que la mandíbula de Mauer. Esto se supo por la presencia de un roedor, *MIMOMYS SAVINI*, que en torno al 500 mil dio lugar al *ARVICOLA CANTANA*. El *Mimomys Savini* se asocia a los restos de TD6 y los de Mauer a *Arvicola Cantana*.

El comienzo del Pleistoceno se sitúa en torno a 1'8 millones de años. Esta fase se divide en inferior, medio y superior. El final del Pleistoceno Inferior coincide con un cambio de polaridad ocurrido hace 780 mil años. El Pleistoceno Inferior corresponde con un cron de polaridad invertida (Matuyana) y el Pleistoceno Medio se corresponde con un cron de polaridad normal (Bruhnes). Los estudios de magnetismo de la Gran Dolina manifiestan que el cambio de polaridad se da por encima del nivel TD6. Por tanto, los restos son anteriores a hace 780 mil años, aunque no se les conoce datación absoluta concreta.

Los restos de TD6 son de al menos 6 individuos de diferentes edades de defunción. El conjunto de piezas líticas es del Modo 1, es decir, cantos trabajados. Esta atribución al Modo 1 plantea problemas. El Modo 2 se ve en yacimientos africanos a partir de 1'5 millones de años y en Ubeidiya (Israel) poco más tarde. ¿Si los restos europeos son más modernos por qué no aparecen asociados a Modo 2? Algunos investigadores sostienen que adoptaron el modo ; de sus antepasados. En Asia se plantea que cambiaran las piedras por otros materiales y, por eso, la industria lítica tiene un módulo pequeño y es más apropiada para los cantos trabajados. Eudal Carbonel (Atapuerca) piensa que la industria de Modo 2 de África tenía una cultura más avanzada que las poblaciones que fabricaban Modo 1. Esos habitantes del Modo 2 podrían haber tenido un desarrollo poblacional importante, forzando a los de Modo 1 a ocupar zonas marginales y, finalmente, a salir, llegando las poblaciones de Modo 1 a colonizar Asia y Europa.

La forma de obtención de la materia lítica ha sido siempre la misma: aprovechar cantos de ríos, barrancos... Otra explicación, sobre todo, para los restos de Asia y del Cáucaso es que seguramente los primeros asiáticos y los primeros europeos abandonaron África antes de que se llegase al Modo 2. Aunque no hay restos humanos más antiguos en Europa que los de Atapuerca, hay sitios donde sí aparecen restos líticos más antiguos como Fuentes Nueva III, donde se han localizado industrias líticas de Modo 1 más antigua que la Gran Dolina. Es posible que los *Homo* africanos salieran antes de que llegase el Modo 2.

¿Cómo llegó Modo 2 a Europa? ¿Consecuencia de una oleada de gentes? ¿Llegó la técnica pasando de una población a otra sin desplazamiento de gentes?

En 1997 el grupo de Atapuerca (Castro, Arsuaga y Carbonel) definen con los restos de TD6 una nueva especie a la que denominan **HOMO ANTECESSOR**. Para ese grupo, los restos de Gran Dolina no se parecen a los restos posteriores europeos. El *Homo Antecesor* tendría características más arcaicas que la mandíbula de Mauer. Tampoco consideran que la especie sea *Homo Erectus*, ya que carece de algunas especializaciones de *Homo Erectus* y tampoco lo sería de una población tardía de *Homo Ergaster*, porque no tiene su robustez, porque el tercer molar es reducido y, sobre todo, porque la cara sería más moderna y mayor capacidad cerebral.

Una vez definida la especie ¿cuál es su posición filogenética? Los investigadores de Atapuerca le han dado una posición importante. El árbol genealógico que establecen es el siguiente:

Sustituye a

Los Erectus

Homo Antecessor sería el antecesor de todas las demás especies humanas arcaicas de Europa Occidental y de los humanos anatómicamente modernos.

Se plantea que las poblaciones de Europa y Asia evolucionan de forma diferente. El Homo Erectus de Asia se mantuvo más o menos estable, no así los europeos. En algún momento en África Homo Antecessor dio lugar a humanos anatómicamente moderno y de ahí se dio la expansión a partir del 800 mil.

Aparentemente la presencia de restos en TD6 se debe al canibalismo. No se sabe si ritual o por necesidad. Los restos presentan evidencias de manipulación como fracturas intencionales.

En Europa el siguiente paso de la evolución se ve en los fósiles del Pleistoceno Medio, que va del 780 mil hasta el estadio isotópico 5 (127 mil), que es un estadio cálido. Hasta hace poco, los yacimientos europeos se asociaban a los periodos de las glaciaciones, pero hoy se usan las curvas de paleotemperatura, que permiten establecer una secuencia climática, denominada global. Se han generado unas curvas se ha dividido 17 estadios, siendo los impares los cálidos.

Los fósiles son los de Arago y la calota de Ceprano (Italia), que datan de más de 450 mil. Esta calavera de Ceprano es importante por su morfología, pero se duda de su cronología, y por su posición filogenética. Otro conjunto de fósiles de edad intermedias se sitúan entre 415–245 mil (isótopos 11–8), destacando los restos de Petralona, de Reiligen, de Steinheim, de Vertesszollos. A estos se añaden los de la Sima de los Huesos de Atapuerca. Los últimos fósiles del Pleistoceno Medio van del 245 mil al 127 mil (isótopos 7–6).

De todo el conjunto de fósiles los más importantes son los de la Sima de los Huesos. En la Sima de los Huesos se han recuperado al menos restos de 32 individuos de los que se conservan partes de todo el cuerpo. Los huesos están mezclados con huesos de carnívoros completos como oso de Deningeri o leones, lobos, lince... No aparecen ningún resto de herbívoros ni restos de industria lítica. La sima de los Huesos actuó como trampa natural para los animales. La presencia humana se debería a un depósito intencionado de los cuerpos. Según Arsuaga, sería la primera expresión de tratamiento de los difuntos. Por el tipo de fauna (oso) y, por la aplicación de sistemas como series de uranio, se han datado huesos que dan una fecha en torno a los 300 mil años.

El hecho de que la población sea tan amplia, permite hacer diversos estudios como paleodemografía por Bermúdez de Castro. Esa población plantea incógnitas. La incógnita es que a mayor parte de los individuos son adolescentes (13–19) y adultos jóvenes (menores de 30). Sorprende que si es un cementerio, no haya ancianos ni niños. Se plantean varias cosas: ¿podían morir en aquella época antes de los 40? Se han hecho cálculos de edades de fallecimientos con Homo Neandertal y pocos individuos superaban los 40. Actualmente, esta hipótesis es difícil de aceptar por dos razones:

% Arsuaga y Bermúdez de Castro argumentan que el ritmo de desarrollo de esas poblaciones era similar a las poblaciones actuales. Consideran que la longevidad potencial debería ser próxima a la actual. Esto es un poco discutible.

% Argumenta también que chimpancé, cuyo desarrollo es más rápido, alcanzan edades superiores a los 40.

No se sabe porque faltan los niños y los adultos. Algunos piensan que ese grupo pudo fallecer por una catástrofe o que fueron depositados allí a lo largo de mucho tiempo y que los infantiles y los adultos viejos podían tener otro tratamiento funerario. La idea de que no hubo un modelo funerario unificado se mantiene desde hace mucho tiempo. Se conocen prácticas funerarias de los neandertales. La mayor parte de los

enterramientos pertenecen a una facies en concreto: charetiense. Otros neandertales podían tener otro tipo de prácticas.

El hecho de que todos estos homínidos (desde la salida de África) se expandieran por medios geográficos tan diversos fue posible por determinados aspectos culturales, en los que Homo Erectus y Homo Ergaster obtuvo importantes logros. Las estrategias de subsistencia debieron corresponder al modelo previsor, que se hace necesario en zonas geográficas dominadas por la estacionalidad (latitudes medias) con abundancia o escasez de recursos según las épocas. El aprovechamiento de carne es capital, sobre todo, en las zonas más septentrionales. También lo fue en África. 1808, hembra de Koobi Fora, presenta alteraciones óseas por exceso de vitamina A.

Esos modelos de depredación previsor se plasman en el registro por la existencia de yacimiento de diversas función:

% áreas de despedazado o carnicería como el yacimiento de Áridos (con más de 200 animales) o Torralba y Ambrona. En Áridos no hay huellas de caza, en Torralba sí.

% yacimientos base de larga duración con actividad diversa en cuanto a las funciones y en los que se dejan restos estructurales.

% existencia de zonas explotadas intensamente y durante mucho tiempo como Ubeidiya (Israel).

% existencia de sitios que manifiestan ocupaciones breves pero repetidas como Terra Amata o la cueva de Lazaret en Niza. En Lazaret se han encontrado estructuras excavadas en la tierra que se consideran fuegos.

Desde el punto de vista tecnológico, el útil típico de estas gentes del Paleolítico Inferior y del Modo 2 o Achelense es el bifaz. Son elementos polifuncionales, aunque en opinión de Toth eran aptos para desmembrar. Experimentan una evolución. Los primeros son rudimentarios y asimétricos, para pasar a ser simétricos, menos espesos y con bordes menos quebrados. Finalmente se pasa a tipos más evolucionados que son perfectamente simétricos, más planos, con bordes rectos y la talla final se realiza con percutor blando.

Otra adquisición fundamental es el **uso del fuego**. Se han señalado indicios de fuego en yacimientos del este de África como Koobi Fora o Chesowanja, que han dado evidencias de combustión. Estos lugares se asocian a homínidos antiguos de en torno a 1'6 millones de años. Por esto, algunos han señalado que algunos homínidos africanos, incluso Australopitecos, domesticaron el fuego. Bellomo ha estudiado esa evidencia para determinar si eran fuegos intencionales o no. Ha aplicado una metodología estricta y llega a la conclusión de que se debieron a intervenciones antrópicas. Sin embargo, no se acepta la antigüedad de Bellomo de 1'6 millones de años. Las fechas que se estiman para la domesticación del fuego se sitúan en torno a los 500 mil y fue un fenómeno que surgió a la vez en diversos lugares.

Cabe destacar que Homo Erectus es el primero en manifestar un comportamiento simbólico, si se acepta que los individuos de la Sima de los Huesos fueron enterrados, por el uso de colorantes. También hay evidencias de caza cooperativa y trabajos de piedra con un modelo regularizado, desarrollando la técnica levalois.

TEMA 10 Homo Sapiens.

Hacia fines del Pleistoceno Medio hace su aparición Homo Sapiens, que tanto en sus formas arcaicas como en las modernas, es el último eslabón de la evolución humana. Su origen parece remontarse a una fecha indeterminada tal vez próxima a los 500 mil años o en torno a los 300 mil. Es posible que se solapara con poblaciones de Homo Erectus. La diferenciación entre ambos es compleja. Últimamente se considera Homo Sapiens arcaicos a Homo Erectus de menos de 400 mil años. Algo parecido sucede con la separación entre los Homo Sapiens arcaicos más modernos y los neandertales. Con los Sapiens se alcanza la mayor expansión

craneana (1450 cm³) y la forma del cráneo irá alcanzando el aspecto moderno.

Los restos de esta etapa son polimorfos, tanto como las poblaciones actuales. Por tanto, tienden a diferentes formas o variedades locales con adaptaciones propias como los neandertales y, por tanto, desde el punto de vista temporal y espacial es difícil hablar de una entidad única. Cronológicamente y anatómicamente se diferencian dos grupos:

% **Sapiens Arcaicos**. Dentro de ellos están los Sapiens entre 400 y 200 mil años y variedades extintas posteriores como los Homo Erectus de cronologías avanzadas en Asia y los neandertales en Europa.

% **Sapiens Modernos**, donde están los Homo Sapiens Sapiens y los humanos anatómicamente modernos, que en algunas zonas de África podrían remontarse hasta unos 200 mil años.

• **Los Sapiens Arcaicos. El hombre de Neandertal.**

Este grupo se encuentra bastante bien perfilado en los inicios del Pleistoceno Superior. Es un grupo bien conocido que se denomina Homo Sapiens Neandertalensis u Homo Neandertalensis. Esta última nomenclatura se usó hasta los años 50. El nombre deriva del hallazgo en 1856 en una cueva del valle de Neander (Alemania). Actualmente se señala la posibilidad de que haya neandertales tempranos de 230 mil años, fecha del cráneo de Ehringsdorf. El momento de máximo auge se sitúa entre el 120 y el 35 mil. Se distribuyen por casi todo el continente europeo y también por el Próximo Oriente. En ese periodo no parece haber en el Occidente europeo ninguna otra variedad humana. Se distinguen dos tipos de neandertal:

% los denominados **clásicos** son los estrictos. Viven en Europa y en el Próximo Oriente.

% los denominados **progresivos** se presentan una estructura corporal grácil, más próxima a la de los humanos anatómicamente modernos. Esto puede ser por una adaptación a un clima menos frío y se localizan en el Próximo Oriente.

Eran individuos de estructura corporal robusta, pesados, con una gran masa muscular como lo demuestran las líneas de inserción en los huesos largos y en el ligero arqueamiento por las tensiones y un mayor grosor y robustez de esos huesos. La estatura se estima entre 1'60 y 1'70 metros. Estimaciones recientes sobre la masa corporal estiman que era del 25 al 40% superior a la de los hombres actuales. Algunos estudios, como los de Kappelman, dicen que sería similar a la masa muscular de los atletas de lanzamiento de peso o alterofilia. Tenían una notable capacidad endocraneal; su media para cráneos femeninos es de 1300 y para los hombres es de 1600, con individuos con más de 1700 cm³. Tienen mayor capacidad craneal que los Homo Sapiens Sapiens. Se suele considerar a los neandertales como torpes porque la morfología del cráneo es diferente: alargado y aplanado; aunque la anchura máxima es considerable. Es dolicocéfalo. La zona más desarrollada es la parte occipital, relacionada con la memoria y la capacidad visual y se corresponde con actividades primarias, y la zona frontal está menos desarrollada. Dicha zona es la que se asocia a capacidades de síntesis y razonamiento. Por eso, se le consideraba más torpe.

La cara es más ancha que en los Homo Sapiens Sapiens. Tiene moño occipital y una mayor área de inserción muscular para el mayor tamaño del cráneo. Los toros supraorbitales están marcados, pero son huecos. Las órbitas son grandes, redondeadas y relativamente separadas; la nariz es grande y prominente. El hueso nasal es casi horizontal. Toda la zona nasal y facial están notablemente desplazadas hacia delante. La mandíbula es espesa y robusta, con incisivos grandes y ligeramente desplazados hacia fuera. Ese desplazamiento facial hacia delante conlleva la presencia de un **espacio retromolar** (hueco entre la última pieza dentaria y el ascenso de la mandíbula), que algunos denominan diastema. Además, ese desplazamiento facial hace que el incipiente mentón pase desapercibido y está escasamente desarrollado. Son más prognatos que las especies anteriores.

La razón de ese prognatismo ha sido respondida por dos hipótesis:

% que los neandertales usasen los dientes como una tercera mano. Una característica de los restos es que los dientes están muy desgastados. Las muelas se llaman **taurodontas**, porque las raíces casi se enlazan y se pueden seguir usando hasta la raíz. Los estudios de desgaste revelan la existencia de marcas, cortes en los dientes y, en ocasiones, rasguños. Esos rasguños manifiestan que eran básicamente diestros. El uso de los dientes se debería a lo reducido de la caja de herramientas de los neandertales. Sin embargo, en el Próximo Oriente a partir del 90 mil se encuentran neandertales con industria musteriense y a poblaciones anatómicamente modernas con industria musteriense. Es difícil sostener esta explicación.

% otros investigadores consideran que se trata de una característica adaptativa que habría sido consecuencia de la adaptación de los neandertales clásicos a climas fríos. En la glaciación Würm I, II y III se da esa adaptación y los neandertales vivieron principalmente en Europa. Disponer de este rostro habría permitido al neandertal vivir en este clima, por separar la cavidad nasal del encéfalo. Esa cavidad nasal habría permitido calentar y humedecer el aire. Su morfología general también sería una adaptación bioclimática. La menor estatura se debe a que algunas partes de su cuerpo, sobre todo, los extremos de las extremidades eran más cortas. Esta característica (reducción de apéndices y extremidades) se ve en todos los animales que se adaptan al frío. Esta hipótesis la desarrolló Coon. No es aceptada por todos los investigadores. La crítica es que en el Próximo Oriente había neandertales clásicos y allí no había unas características climáticas tan frías.

En 1997 se informó sobre la recuperación de ADN mitocondrial extraído de los restos fósiles de un neandertal. Para que se pudo aislar una secuencia y fue comparada con mil secuencias de ADN humano moderno y una decena de chimpancés. Los resultados establecieron que las diferencias entre ADN mitocondrial neandertal y ADN de humanos modernos es casi cuatro veces superior a la que se encuentra entre los humanos actuales. La conclusión es que la distancia genética entre humanos y neandertales implica una divergencia evolutiva antigua (555 y 690 mil años). Debió haber medio millón de años de separación entre la línea neandertal y la línea moderna. Otra conclusión, no compartida por algunos, es que, según ese análisis, la distancia genética y cronológica es suficientemente importante como para que se esté ante especies en las que el mestizaje fuese imposible.

La esperanza de vida de estas gentes era baja, aproximadamente unos 40 años de edad. Los porcentajes de población más representados entre los fallecidos son niños y hombre de 25–29 años. Son frecuentes las lesiones y los procesos degenerativos en las articulaciones. Se observa la aparición de sentimientos a otras personas, ya que se cuida de individuos viejos o personas con problemas que no les hubiesen permitido sobrevivir, como *el hombre de Shanidar*. En algunas tumbas se ven lesiones, probablemente debidas a confrontaciones (lanzadas...). El tipo de heridas manifiestan que eran poblaciones básicamente diestras.

Aparecen indicios de un pensamiento simbólico; que se plasma en la presencia de enterramientos y, dentro de ellos, de ajuares, como el tipo de la fosa principal con fosas satélites, con comida y algunos artefactos. Esto puede indicar la creencia en el Más Allá. Se evidencia el uso de ocre y el desarrollo de ciertos rituales.

Actualmente se dispone de un medio bastante eficaz para calcular la edad de individuos. Es el **PERIKYMATA**. Sólo se puede aplicar a aquellos individuos que tienen incisivos intactos, los que solamente tiene lugar en los niños. Desde el momento del nacimiento se forman los dientes. Las perikymata son las líneas de crecimiento, contando la línea de la raíz. Ese sistema se ha usado para calcular los restos neandertales de Gibraltar. El resultado es que el ritmo de crecimiento de los niños neandertales era superior al ritmo de crecimiento de los niños actuales. Se le calculaban unos 5 ó 6 años; sin embargo, según las perikymata, tendría 3 ó 4 años.

- **Homo Sapiens Sapiens.**

Su aparición es controvertida. El único punto de encuentro es la situación de su origen a partir de Homo

Erectus. ¿Cuándo?, ¿Dónde?, ¿Cómo? No está claro. Hay posiciones intermedias, pero dos son los posicionamientos básicos:

% **Modelo de continuidad regional** o modelo multirregional o del candelabro... es defendido por norteamericanos como Wolpoff. Se basan en el estudio de las características anatómicas de los restos. Wolpoff dice que un cráneo de un chino moderno se parece más al de un Homo Erectus chino que a cualquier otro. Según esta teoría los Sapiens actuales habrían evolucionado localmente de los fósiles más antiguos de Homo Erectus localizados en cada región. Se trata de líneas evolución paralelas que conducen a las razas actuales y, por tanto, las diferencias raciales actuales tienen una larga historia. En Europa de Homo Erectus evolucionarían los neandertales y éstos darían lugar a los humanos modernos.

% **Modelo de sustitución de población** o dispersión desde África 2, Eva africana o Arca de Noe postula una población única ancestral en una sola región del mundo y todas las poblaciones modernas derivarían de ella por procesos de evolución y dispersión. África sería el lugar original de los humanos modernos. Desde allí habrían emigrado a las diferentes regiones del mundo, sustituyendo a las poblaciones anteriores, que derivaban de los Homo Erectus. Esta teoría es defendida por Stringer. Se basa en los estudios de análisis del ADN mitocondrial, realizados por R. Cann y su equipo.

Los análisis de ADN mitocondrial parecen manifestar que la composición genética de las poblaciones actuales es tan parecida que necesariamente tienen que descender de un antepasado común muy próximo. Puesto que de entre todas las poblaciones, las mayores diferencias se dan siempre con los africanos, debió ser en África donde surgieron los primeros humanos modernos y donde ha habido más tiempo para desarrollar diferencias. Los análisis pueden dar, en teoría, una fecha. Se piensa que el ADN mitocondrial se transforma a un ritmo regular; sin embargo hay discrepancias entre 135 ó 220 mil años. Entre las poblaciones africanas estarían las responsables de esa segunda migración. Por tanto, las diferencias raciales serían muy próximas. En el Próximo Oriente se registran esos humanos modernos hacia el 90 mil. Por las mismas fechas se encuentran en Sudáfrica. Por tanto, es posible que el núcleo original se sitúe aquí. Los humanos del Próximo Oriente llegaron a la vez o un poco antes que los neandertales. A Europa no llegan hasta hace 40 ó 35 mil años y los neandertales desaparecen rápidamente.

Wolpoff plantea una pregunta: ¿cómo se da la sustitución? Las poblaciones locales serían más numerosas que la emigrante y aún tiene lugar la glaciación Würm, es decir, aún hacia frío, al que los neandertales estaban adaptados. Se barajan varias posibilidades. Una dice que los humanos modernos llegan con una tecnología nueva y, supuestamente superior. Como no resultaba posible la hibridación, fueron poblaciones separadas y los que tenían una tecnología peor desaparecieron. Sin embargo, el hombre de neandertal desaparece muy rápido en Europa. Otra explicación es que, aunque estuviesen mejor adaptados y la industria del hombre moderno no presentase mejoras espectaculares, si podría haber ocurrido que las nuevas poblaciones llevasen consigo una enfermedad que resultase letal para los neandertales.

Para Leakey Quizás su aparición coincide con la de los

Sería un A. grácil Parantropos. Para algunos Habilis no existe sería

Habilis una variación de Africano o Erectus, siendo éste

2'5/2-1'6 millones el sucesor de Africano.

500-600 cm3

= Para Wood esta clasificación distingue a la

especie pequeña de la grande

Rudolfensis

750 cm³

Erectus Diferencias entre los restos asiáticos y africanos

Homo 2 millones de años

800–1100 cm³

= Variante africana. Se supone que es más

Ergaster

antiguo

Se discute su posición. Restos de TD6. Para

Antecesor el grupo de Atapuerca es anterior a Erectus y

Ergaster. Antecesor de Neandertales y Sapiens

Sapiens arcaico europeo. Se dividen en

Neandertal

Clásicos y progresivos

Sapiens Sapiens modernos

Figura 1.

separación

8–5 millones

de años

Figura 2.

Póngidos y homínidos

15 millones de años

Ramapithecus

Póngidos

8–5 millones de años

Orangután

Antropomorfos Homínidos

africanos

Figura 3.

Según los análisis bioquímicos

Gorilas

Chimpancés

Homínidos

Según la anatomía comparada

Gorilas

Chimpancés

Homínidos

Figura 4.

Ardipithecus Posición discutida

Ramidus Puede no ser

4'4 millones de años homínidos.

Anamensis

Australopitecos 4 millones de años

350–650 cm³ Podría haber dos

4'4–1 millones de años **Afarensis** especies en

3'5–3 millones de años Laetoli y Hadar

Podría ser

Barhelghazali afarensis. Si no lo

·3'5–3 millones de años es, coexisten

Homínidos No tiene

Africanos características

propias

Gahri Pudo usar útiles

¿? 2'6 millones de años

para algunos son género

aparte

Aethiopicus Formas robustas

De australopitecos

Parantropos Boisei Convivieron con

2'8/2'5–1'5 millones de años los homo 1'5

Robusto millones de años.

Del oeste

Homo

H. Antecessor

(África)

Sería igual a Erectus o Ergaster pero en Europa.

H. Ergaster

H. Heidelbergensis

(Europa)

H. Erectus

(Asia)

H. Rhodesiensis

(África)

H. Neandertal

H. Ergaster

A. Ramidus o Ardipithecus

H. Sapiens Sapiens

H. Habilis y/o H. Rudolfensis

A. Robusto

A. Afarensis

A. Africanos

A. Aethiopicus

A. Boisei

A. Ramidus o Ardipithecus

A. Anamensis

A. Anamensis

A. Afarensis

A. Africano

A. Aethiopicus

A. Boisei

A. Robusto

H. Habilis y/o Rudolfensis

H. Ergaster

Primate

Purgatorius es el más antiguo. 70–60 millones de años

Simios (y antropoides)

40 millones de años

Antropoides.

Argheripithecus minitus 50 millones de años

Prosimios

50 millones de años

Platirrinos

Monos americanos

Catarrinos

Aegyptopithecus

Hominoidea

18 millones de años

Cercopiteca

18 millones de años

Póngidos

(antropomorfos)

Homínidos

Hilobatidos

Gibones

18–17 millones de años

Dryopithecus

Ramapithecus

Dan al antropomorfo asiático actual: orangután

Kenyapithecus

Variante africana de Ramapithecus