

# Capítulo 20: PAUTAS Y PROCESOS DE EVOLUCIÓN EN EL LINAJE HUMANO

**Antonio Rosas González**

DEPARTAMENTO DE PALEOBIOLOGÍA. MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES. CSIC.

José Gutiérrez Abascal, 2, 28006-Madrid. E-mail: [arosas@mncn.csic.es](mailto:arosas@mncn.csic.es)

Se presenta una perspectiva de la evolución humana a la luz de los últimos avances. Nuevos fósiles y la interacción de la paleoantropología con otras disciplinas de la biología hacen el momento actual especialmente interesante. En la actualidad, se identifican 6 géneros y 16 especies de homínidos, si bien algunos de estos taxones están en fase de discusión. La característica física que diferencia a los homínidos es la locomoción bípeda y las modificaciones asociadas del complejo pélvico-femoral. No obstante, estos caracteres no son evidentes en los homínidos de edad próxima a la divergencia del grupo (entre 7 y 5 millones de años). Hoy en día se prefiere una definición estrictamente filogenética de lo que es un homínido: especies y organismos del linaje de *H. sapiens* surgidos desde su divergencia con el linaje del chimpancé desde un hipotético antepasado común. La evolución humana se puede ordenar en tres periodos. El período más antiguo, y más largo, corresponde a los llamados australopitecinos -un grupo diverso de homínidos exclusivamente africanos. Entre los australopitecinos se distinguen al menos dos configuraciones craneales: las formas gráciles y las formas robustas. El segundo periodo corresponde a la aparición del género *Homo*, evento éste aún muy oscuro (entre hace 2.5 y 1.8 ma). Y por último, la subsiguiente evolución de *Homo* y el origen de especies fuertemente encefalizadas como los Neandertales y las poblaciones humanas modernas. En los últimos años se han detectado graves problemas en la reconstrucción filogenética de los homínidos mediante el uso de caracteres esqueléticos debido a la aparición reiterada de homoplasia. Tal circunstancia está despertando un interés por la comprensión de los rasgos morfológicos en términos de sus procesos generativos. En relación con esto, la investigación de los cambios en el ciclo biológico de los homínidos es también un campo de intensa actividad.

## Introducción

El estudio de la evolución humana se encuentra en la actualidad en uno de los momentos más interesantes de su andadura. Tres factores coinciden en este interés. En primer lugar, el espectacular incremento del registro fósil de homínidos, tanto en el número de nuevos ejemplares como en su originalidad, entre otros los fósiles de edad miocena situados evolutivamente muy próximos al hipotético antepasado común del hombre y del chimpancé. En segundo lugar, y en cierto modo relacionado con lo anterior, los graves problemas detectados en la reconstrucción filogenética de los homínidos mediante el uso de caracteres esqueléticos. Diferentes análisis cladísticos han puesto de manifiesto, por un lado, la incongruencia entre las filogenias extraídas de datos moleculares y aquellas construidas con datos morfológicos y, por otro, la presencia ubicua de homoplasias, lo que dificulta sobremanera la elección de unas propuestas filogenéticas sobre otras. Al problema clásico de la distinción entre homología y homoplasia se le añade la cuestión de cómo identificar la independencia de los caracteres que entran en el análisis (un prerrequisito del método cladístico). Lejos de supo-

ner estos problemas una parálisis en la investigación, la detección de los mismos está dando lugar a un amplio programa de investigación que aborda el estudio de los caracteres desde una perspectiva morfogenética. Entra aquí el tercer elemento revitalizante; la poderosa influencia que los nuevos avances en genética del desarrollo está ejerciendo en la biología evolutiva, donde la paleoantropología es claramente sensible. Cuestiones clásicas como la integración morfológica, la estructura jerárquica de la organización fenotípica, la organización modular de los organismos, etc., encuentran en la moderna biología del desarrollo un substrato sobre el que desarrollarse. Los tres factores enunciados plantean de nuevo el viejo reto de comprender el registro fósil de los homínidos desde el estudio de las relaciones entre evolución y desarrollo.

En la práctica, el estudio de la evolución humana constituye un triple ejercicio: la caracterización de los eventos que han tenido lugar durante la filogenia de los homínidos, la determinación de los contextos ecológicos en los que han tenido lugar estos eventos y, por último, la investigación de los procesos evolutivos que nos han modelado (Wood 1996). La paleontología humana o paleoantropología se encarga del estudio del registro fósil de los homí-

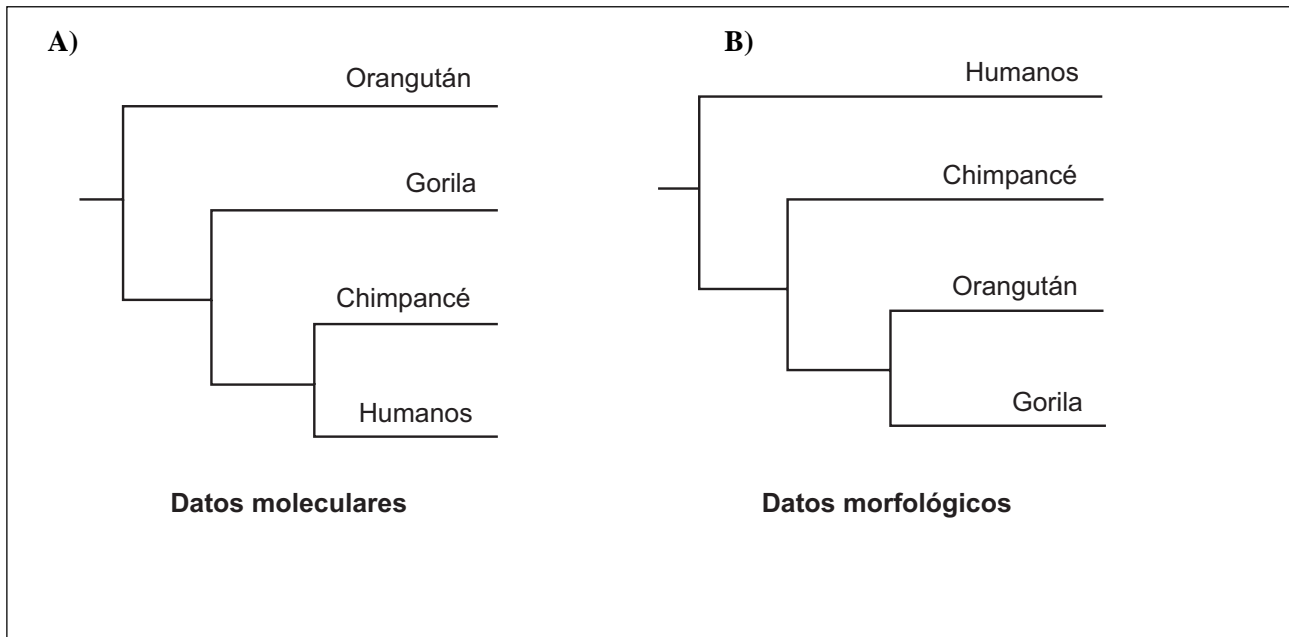


Figura 1. Relaciones filogenéticas de los hominoideos vivos de gran talla según caracteres moleculares (A) y caracteres morfológicos (B). Nótese en el cladograma A que el chimpancé es la especie más relacionada con los humanos. Por el contrario, en el cladograma B los humanos se sitúan separados del resto de los hominoideos vivos. En este último esquema de relaciones filogenéticas se basa el concepto antiguo que reconoce a las familias Pongidae y Hominidae. La clasificación actual, al margen de las categorías taxonómicas empleadas separa por un lado al orangután (*Pongo*) y por otro a los hominoideos de origen africano: gorila (*Gorilla*), chimpancé (*Pan*) y humanos (*Homo*).

nidos y en torno a esta disciplina se articula un ambicioso programa de investigación multidisciplinar que trata de construir un modelo coherente de nuestra evolución.

### ¿Qué es un homínido?

Un “homínido” es un miembro del grupo zoológico que incluye a todos los organismos, vivos o extintos, que están evolutivamente más próximos al ser humano (*Homo sapiens*) que al chimpancé común (*Pan troglodytes*).

Fue T. H. Huxley quien, en 1863, estableció las bases anatómicas que permiten afirmar que los antropoides africanos -gorila y chimpancé- son las especies vivas más próximas al ser humano. Con el desarrollo de las técnicas moleculares y el empleo de la sistemática filogenética (cladística) se puso de manifiesto la estrecha proximidad genética del hombre y los grandes simios africanos. Durante años, sin embargo, la tricotomía formada por *Gorilla*, *Pan* y *Homo* quedó sin resolver (Andrews 1992). Recientemente, diferentes estudios moleculares han concluido que la especie humana (*Homo*) y el chimpancé (*Pan*) están evolutivamente más relacionados entre sí que con cualquier otro primate vivo, incluido el gorila (Goodman *et al.* 1994, Ruvolo 1994), formando así un grupo monofilético. Como veremos, la resolución de esta tricotomía tiene importantes consecuencias, entre otras de tipo taxonómico, a la hora de comprender nuestra evolución.

La taxonomía tradicional, de base morfológica, clasifica a la especie humana como el único representante vivo de la familia Hominidae. Los grandes simios africanos:

*Gorilla* y *Pan*, se incluían en la familia Pongidae, junto con el otro gran simio asiático: el orangután (*Pongo*). La evidencia molecular sostiene, sin embargo, que chimpancés y gorilas están evolutivamente más próximos al hombre que al orangután (Sarich y Wilson 1973). A la luz de estos datos, la familia Pongidae resulta ser un grupo artificial, mientras que *Homo*, *Gorilla* y *Pan* sí forman un grupo monofilético. Esta circunstancia, sobre la base de una sistemática filogenética, exige una reorganización de las categorías taxonómicas previas (ver Cela-Conde 1998). Entre las varias soluciones propuestas, la más aceptada reserva el taxón Pongidae para clasificar a *Pongo* y su ascendencia, mientras que el clado formado por *Gorilla*, *Pan* y *Homo*, así como a sus más inmediatos antepasados, pasa formalmente a ser la familia Hominidae (Fig. 1). Así, humanos y chimpancés se agrupan en la subfamilia Homininae y los homínidos (en el sentido clásico) pasan a la subcategoría de tribu (Hominini). No obstante, dada la aceptación general del término homínidos en la literatura y por razones de claridad, en lo sucesivo hablaremos de homínidos para referirnos a los antepasados más directos del hombre.

Desde el punto de vista anatómico, la característica esencial que distingue a los homínidos del resto de los primates hominoideos es la posición erguida y la locomoción bípeda obligada. Este nuevo modo de locomoción, original en los primates, acarrea importantes modificaciones anatómicas en el plan corporal y muy en especial en la cintura pélvica, las extremidades inferiores y la columna vertebral. En lo que concierne al cráneo, la caracterización de los homínidos resulta menos evidente de lo

Tabla 1

*Especies de homínidos primitivos distintas del género Homo. Incluye cinco géneros: Orrorin, Ardipithecus, Australopithecus, Paranthropus y Kenyanthropus. El género Orrorin, recientemente descrito, no es unánimemente aceptado*

Especie	Antigüedad (en millones de años)	Origen geográfico	Peso (Kg.) m: macho h: hembra	Capacidad cranearna (en cc)	Publicación original
Género <i>Orrorin tugenensis</i>	6. Mioceno	Formación Lukeino, Baringo, Kenia	?	?	Senut et al. (2001)
Género <i>Ardipithecus ramidus kadabba</i>	5.2-5.8 Plioceno	Middle Awash (Etiopía)	?	?	
<i>Ardipithecus ramidus</i>	4.5-4.3 Plioceno	Middle Awash (Etiopía)	50-70 m 20-35 h	?	White et al (1994)
Género <i>Australopithecus anamensis</i>	4.1-3.9 Plioceno	Kanapoi, Allai Bay (Kenia)	55	?	Leakey et. (1995)
<i>A. afarensis</i>	3.9-3.0 Plioceno	Hadar, Laetoli, Koobi Fora, Omo, Middle Awash	37	400	Johanson et al. (1978)
<i>A. bahrelghazali</i>	3.3-3.1 Plioceno	Chad	?	?	Brunet et al. (1995)
<i>A. garhi</i>	2.5 Plioceno	Miembro Hata, formación Bouri, Etiopia	?	?	Asfaw et al. (1999)
<i>A. africanus</i>	3-1.7 Plio-pleistoceno	Sudáfrica (Taung, Sterkfontein, Gladysvale, Makapansgat)	45-60/25-35	457	Dart (1925)
Género <i>Paranthropus aethiopicus</i>	2.5 Plioceno	Africa del Este	?	410	Walker et al. (1986)
<i>Paranthropus robustus</i>	2.0-1.0 Plio-pleistoceno	Kromdraai, Swartkrans, Sterkfont in (M. 5)Gondolin, Drimolin	36		Broom & Schepers (1946)
<i>Paranthropus boisei</i>	2-1.2 Plio-Pleistoceno	Tanzania, Kenia, Etiopia, Malawi	44	513	Leakey (1959)
Género <i>Kenyanthropus platyops</i>	3.5-3.2 Plioceno	Lomekwi (Kenia)	?	?	Leakey et al. (2001)

que pudiera parecer a primera vista, sobre todo si tenemos en mente la originalidad del cráneo humano. A medida que se enriquece el registro fósil de hominoideos cronológicamente próximos al antepasado común *Homo/Pan*, la identificación de rasgos diagnósticos derivados resulta cada vez más problemática dado el carácter esencialmente primitivo del cráneo de las primeras especies de homínidos (lo que, a su vez, ha derivado en una descripción estrictamente filogenética de lo que es un homínido). En la actualidad, se acepta que los dos caracteres cráneo-faciales derivados comunes a todos los homínidos son: una posición adelantada del foramen magnum y de los cóndilos occipitales, probablemente consecuencia de la estación erguida, y caninos incisiformes con reducido dimorfismo sexual (Aiello y Dean 1990). La subsiguiente evolución del grupo da lugar, en fases más o menos tardías, a la diferenciación de configuraciones especializadas del cráneo y de la dentición propias de los diferentes taxones, incluida nuestra propia especie.

La aplicación de los relojes moleculares para el cálculo de las edades de divergencia del linaje humano motivó una de las grandes revoluciones en la concepción de la historia evolutiva del hombre. Sarich y Wilson (1973) propusieron que la divergencia de *Homo* del linaje de los grandes monos africanos tuvo lugar hace tan solo entre 3 y 4 ma. Hasta esa fecha, por el contrario, se manejaban cifras de más de 14 ma para la raíz del linaje humano (ver Pilbeam 1984). Numerosos análisis recientes tienden a converger en una edad de entre 5 y 7 millones de años para la divergencia *Homo/Pan* (Fig. 1). Este esce-

nario cronológico es, hoy por hoy, consistente con el registro paleontológico disponible (ver, no obstante, Gibbons 2002).

Darwin fue el primer investigador en plantear la hipótesis de un origen africano para los homínidos. La mayor similitud del hombre con los simios africanos que con la especie asiática indujo la idea de un origen geográfico común. A partir de los años sesenta, la larga lista de descubrimientos paleoantropológicos en el este de África terminaron por ratificar esta hipótesis.

### Origen y diversidad de los homínidos

La evolución del linaje humano, como la de otros grupos de mamíferos, ocurrió mediante una serie de radiaciones complejas, en las cuales muchas especies nuevas evolucionaron y se diversificaron rápidamente (Lieberman 2001). Una de las principales preocupaciones en paleoantropología consiste en el esclarecimiento de las relaciones filogenéticas y los procesos evolutivos que han modelado estas especies. La figura 2 recoge algunas de las últimas propuestas filogenéticas donde se puede apreciar acusadas diferencias entre los cladogramas.

De forma sencilla podemos ordenar la evolución del linaje humano en tres grandes periodos. El periodo más antiguo, y más largo, corresponde a los llamados australopitecinos –un grupo diverso de homínidos exclusivamente africanos– que abarca desde el origen del linaje, hace unos 6 millones de años, hasta hace algo más de

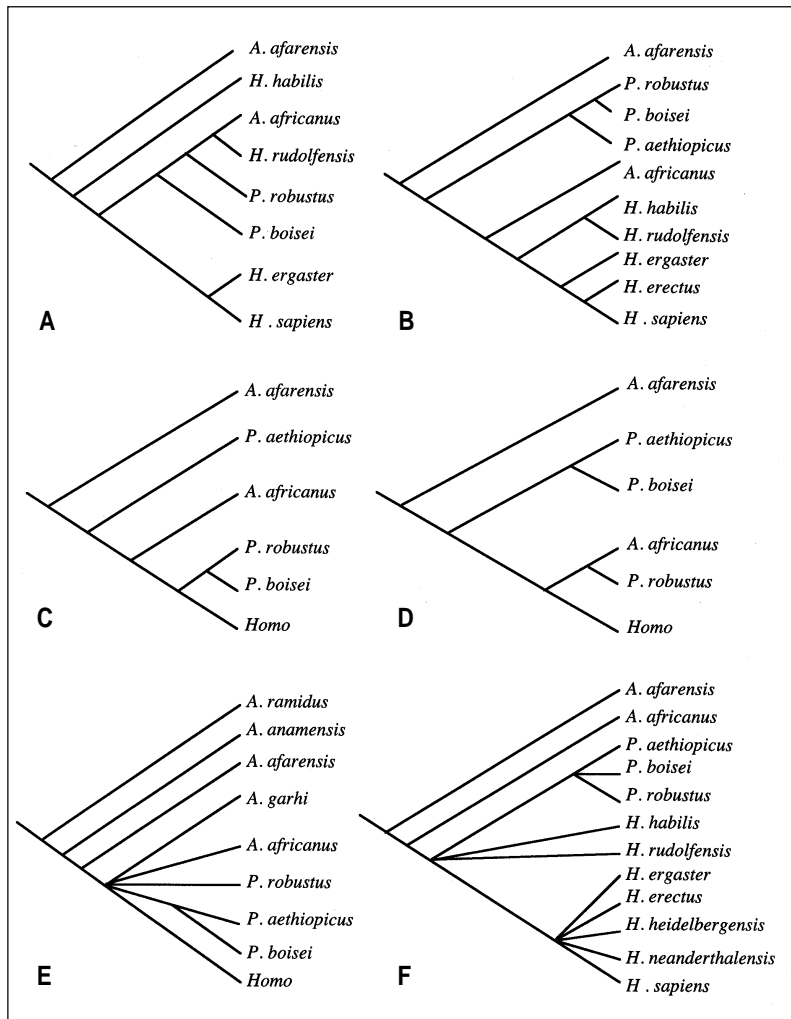


Figura 2. Propuestas filogenéticas defendidas por diferentes autores: A) cladograma más parsimonioso según Chamberlain y Wood (1987); B) cladograma más parsimonioso según Wood (1992); C) cladograma de Skelton y McHenry (1992); D) cladograma que representa las diferentes filogenias posibles que sostienen un origen distinto para las especies robustas de Sudáfrica (*P. robustus*) y del este de África (*P. boisei*); ver Lockwood y Fleagle (1999); E) solución propuesta por Asfaw et al. (1999); F) cladograma de consenso según Wood y Collard (1999). Los estudios originales citados no siempre incluyen los OTUs con los nombres de especies aquí representados. Las sustituciones taxonómicas realizadas corresponden a las más aceptadas.

un millón de años. Entre los australopitecinos se distinguen al menos dos configuraciones craneales. Las formas gráciles, que incluyen, entre otros, a *Australopithecus anamensis*, *A. afarensis* y *A. africanus*. Y las formas robustas, que se caracterizan por un gran tamaño de la dentición post-canina y esqueleto facial muy desarrollado. El segundo periodo corresponde a la aparición del género *Homo*, evento éste aún muy oscuro, cuya cronología podemos acotarla entre hace 2.5 y 1.8 ma. Y por último, el tercer periodo corresponde a la subsiguiente evolución de *Homo* y el origen de especies fuertemente encefalizadas como los Neandertales y las poblaciones humanas modernas. Las figuras 3 y 4 recogen el patrón de distribución temporal de los homínidos, siendo la figura 4 un detalle

ampliado de las especies del género *Homo* durante el Pleistoceno (entre 1.8 y 0.012 ma). La Tabla 1 recoge algunos datos sobre los géneros y especies considerados.

### Los primeros homínidos

Los homínidos más antiguos conocidos, y generalmente aceptados como tales, proceden de localidades etíopes del área del Middle Awash y se clasifican bajo el nombre de *Ardipithecus ramidus*. Esta especie es conocida por restos fragmentarios del cráneo y dentición que atestiguan una morfología primitiva muy similar a la chimpancé. Se trata de un animal de tamaño corporal pequeño (similar a un chimpancé hembra), que vivió, a juzgar por los datos paleoecológicos, en un ambiente selvático. Muy recientemente se han descubierto otros restos aún más antiguos datados en unos 6 ma, descritos bajo el nombre de *Orrorin tugenensis*. En opinión de sus descubridores (Senut et al. 2001), *O. tugenensis* representa al primer homínido, cronológicamente muy próximo al momento de la divergencia de los linajes de *Pan* y *Homo*. Sin embargo, esta interpretación no es, en modo alguno, generalmente aceptada, y la interpretación de este importante documento fósil está pendiente de evaluación. Haile-Selassie (2001) considera, entre otras posibilidades, que *Orrorin* pudiera representar incluso al antepasado común de *Homo*/*Pan*.

La base de estas discrepancias reside en gran medida en el tamaño de la dentición y el espesor del esmalte dentario, un rasgo al que se le ha conferido gran importancia al relacionarse con el tipo de dieta y de ahí con el nicho ecológico (actualmente, no obstante, el valor filogenético del rasgo es cuestionado al detectarse homoplasia). Una de las diferencias entre *Homo* y *Pan* reside, precisamente, en el espesor del esmalte, siendo delgado en *Pan* y grueso en los homínidos.

*A. ramidus* presenta un esmalte fino similar al chimpancé, más propio de un comedor de frutas, mientras que *Orrorin* tiene esmalte grueso, más propio de los homínidos. Según Senut et al. (2001), el tamaño de la dentición del antepasado común tendría dientes preya-gales pequeños y esmalte grueso. Desde el hipotético antepasado común, se aprecia un incremento en el tamaño de la dentición respecto al tamaño del cuerpo en *Australopithecus* y primitivos-*Homo*. Este rasgo comienza a descender en *H. ergaster* y continúa hasta las poblaciones humanas modernas.

La solución de este conflicto debe residir en la inferencia del tipo de locomoción de estas especies primitivas próximas a la divergencia *Homo*/*Pan*. *A. ramidus* pre-

senta un acortamiento de la base del cráneo que se interpreta como evidencia indirecta de una posición anterior del foramen magnum, lo que implicaría una postura erguida. Por su parte, el fémur de *O. tugenensis* pudiera indicar igualmente una locomoción bípeda aunque esta situación está sin confirmar. En este contexto, la reconstrucción de la anatomía y nicho ecológico del antepasado común del hombre y del chimpancé resulta crucial.

Hasta muy recientemente se disponía de escasa evidencia sobre la apariencia y naturaleza del antepasado común del clado *Homo/Pan*, aceptándose que el chimpancé sería un buen modelo donde basar la reconstrucción de este antepasado común. El descubrimiento de *A. ramidus* y *O. tugenensis* confirma que este antepasado común era más parecido al actual género *Pan* que a *Homo*. Sin embargo, este mayor parecido no excluye el hecho de que también los chimpancés actuales presenten importantes derivaciones respecto al hipotético antepasado común *Homo/Pan* (Wood y Brooks 1999), y de ahí la necesidad de seguir indagando en este problema.

**El antepasado común *Homo/Pan* y el origen de la locomoción bípeda**

Una de las cuestiones clave en paleoantropología concierne al cómo y cuándo apareció el bipedismo humano. Para contestar estas preguntas resulta muy importante conocer el modo de locomoción del que se originó el bipedismo y una perspectiva filogenética ayuda en este sentido.

Los géneros *Gorilla* y *Pan* comparten un elevado número de caracteres morfológicos que abarcan desde el cráneo hasta la forma de locomoción (en inglés: knuckle-walking, una forma de cuadrupedismo en la que los miembros anteriores se apoyan sobre los nudillos). Cuando estas similitudes se proyectan sobre un cladograma (Fig. 5) se pueden plantear dos alternativas: 1) los caracteres comunes de *Pan* y *Gorilla* son homoplasias que han surgido de forma independiente en la evolución de ambos géneros, o 2) estos caracteres compartidos proceden de un antepasado común y se han perdido subsiguientemente en la evolución del clado humano. Richmond y Strait (2000) y Richmond et al. (2001) sostienen que los primeros homínidos conservan en la articulación de la muñeca rasgos propios de una locomoción de tipo “andar sobre los nudillos” y estiman que el antepasado común de *Homo/Pan* se desplazaría según este tipo de locomoción. Esta interpretación no está exenta de problemas, especialmente porque el significado funcio-

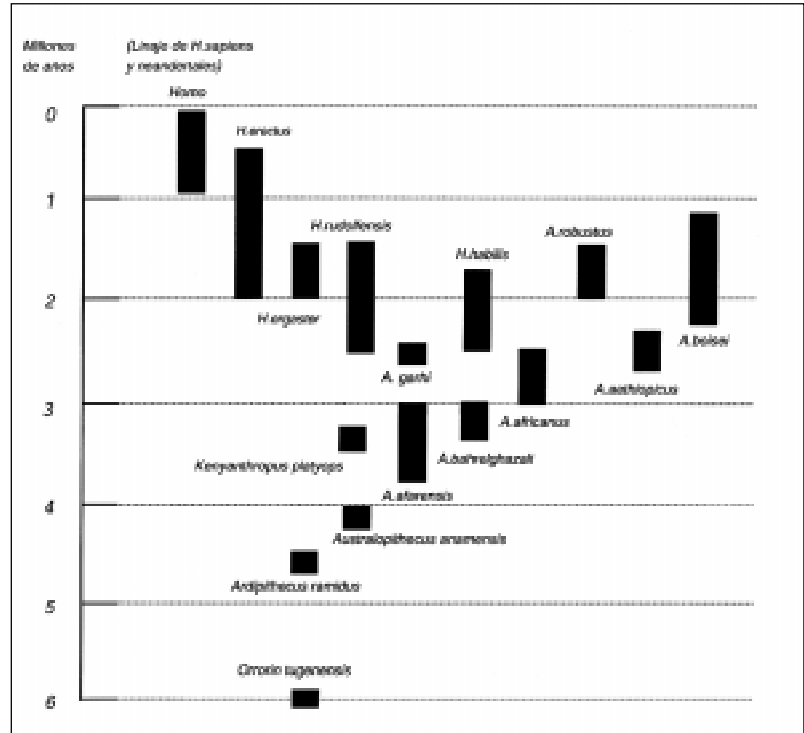


Figura 3. Cuadro cronológico de las distintas especies de homínidos.

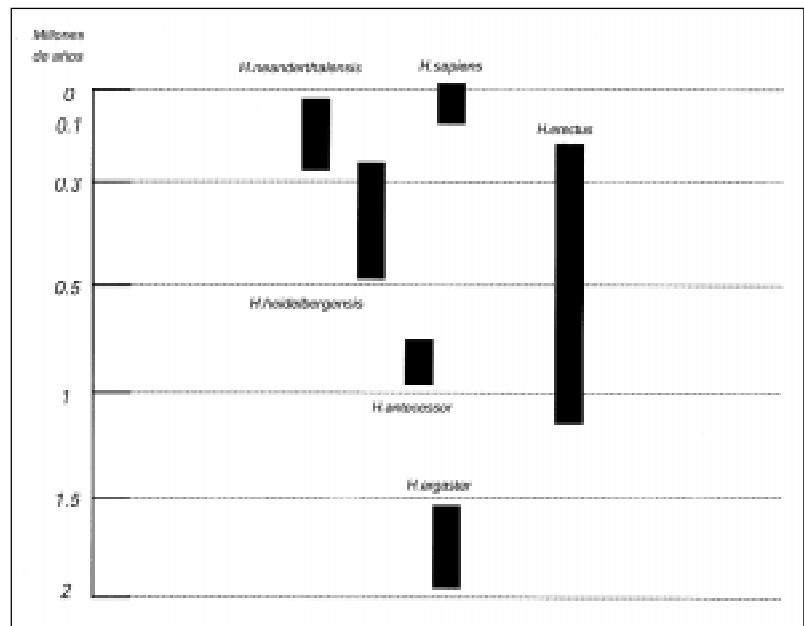


Figura 4. Cuadro cronológico ampliado de las distintas especies del género *Homo*.

nal de los caracteres óseos de las extremidades no es en modo alguno inmediato. Desde otra perspectiva, Dainton y Macho (2001) han observado que el desarrollo ontogénico del carpo de gorila y chimpancé siguen trayectorias muy distintas y consideran que la locomoción de tipo “andar sobre los nudillos” ha surgido evolutivamente en diferentes ocasiones. Esta hipótesis implicaría, a su vez, un caso de homoplasia verdaderamente espectacular. Una tercera opinión identifica un modelo más generalizado para el antepasado común caracterizado por un tamaño pequeño, de hábitos trepadores y arborícola bípedo. Des-

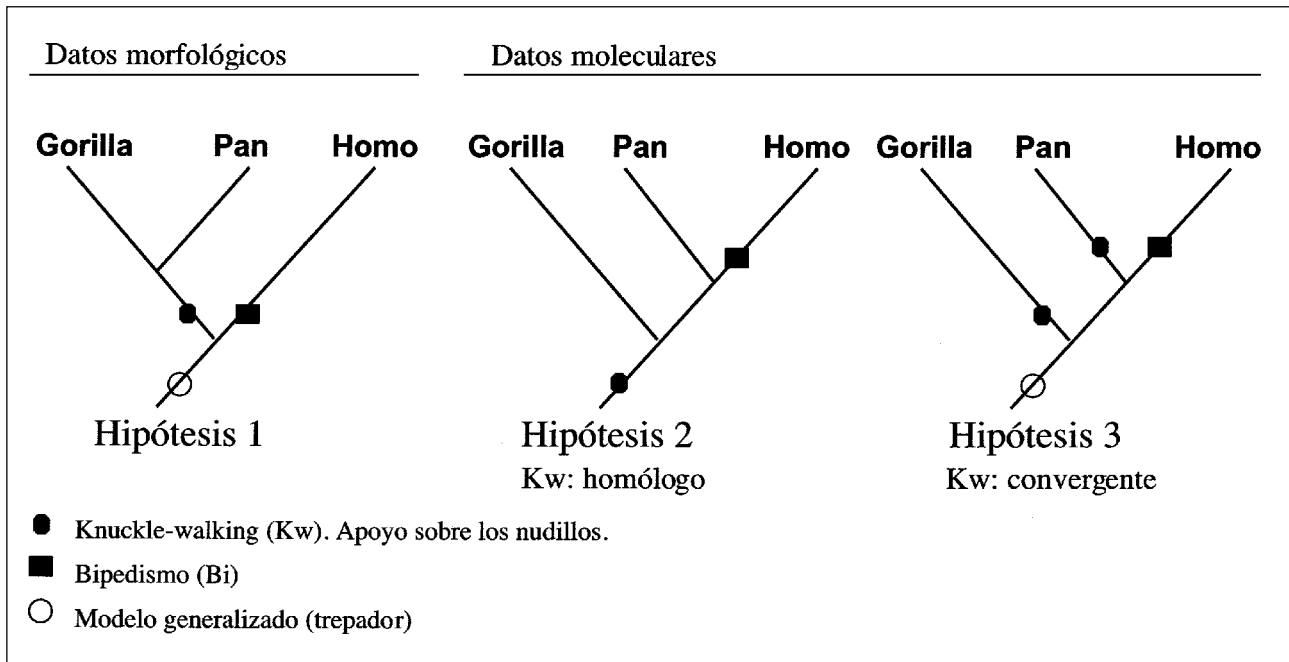


Figura 5. Proyección sobre diferentes hipótesis filogenéticas (cladogramas moleculares y morfológicos) del tipo de locomoción de las especies actuales de hominoideos africanos.

de este modelo generalizado surgieron diferentes especializaciones en medios cada vez más secos y en mosaico (Wolpoff 1999).

A lo largo de los años se han propuesto un elevado número de hipótesis para explicar la aparición de la postura erguida. Estas incluyen: liberar las manos para el transporte y uso de instrumentos, la posibilidad de ver a largas distancias en ambientes abiertos, ayudar al transporte de comida y de las crías, incremento en la eficacia locomotora, mejora de la termorregulación, entre otras. Desde una óptica bien distinta, autores de la escuela francesa (Anthony 1951, Dambricourt-Malassé 1988) han propuesto que la locomoción bípeda sería un resultado indirecto de la flexión de la base del cráneo en fases muy tempranas del desarrollo embrionario. Dicha flexión del basicráneo sería, a su vez, resultado de modificaciones en el crecimiento del sistema nervioso central.

Hasta muy recientemente, la hipótesis más extendida interpreta la aparición de la locomoción bípeda como una adaptación a un medio ecológico de tipo sabana. Este escenario evolutivo se apoya en el cambio climático iniciado en el Mioceno medio hacia climas más fríos y secos, lo que trajo consigo la retirada de los bosques tropicales lluviosos y la extensión de espacios cada vez más abiertos. Estas condiciones ecológicas implicarían fuertes presiones de selección sobre las especies de medios forestales, lo que impulsó a un grupo de primates hominoideos africanos a alejarse de su medio original y a conquistar nuevos hábitats. Desde mediados de los años 90 se ha producido un profundo cambio en la percepción de la locomoción bípeda como adaptación a medios más abiertos. El descubrimiento de homínidos primitivos asociados a medios selváticos y de características anatómicas en el complejo cráneo facial esencialmente idénticas al chimpancé

han dado lugar al concepto de antropoide bípedo (“bipedal ape” en inglés). Diferentes autores interpretan el bipedismo como una adaptación locomotora que surge en medios forestales. La posibilidad de ocupar simultáneamente medios cerrados y medios más o menos abiertos puede resultar una de las claves del proceso; pocos organismos son capaces de abarcar este rango de hábitats. Por otro lado, llega incluso a plantearse la cuestión de si el bipedismo es un rasgo diagnóstico de los homínidos ya que esta forma de locomoción podría haber ocurrido también en otros linajes de hominoideos extinguidos (Andrews 1995, Köhler y Moyà-Solà 1997, Gee 2001).

#### El género *Australopithecus*

Con algo más de 4 ma aparece en el registro africano la primera especie del género *Australopithecus* clasificada como *A. anamensis*. Sabemos poco de estos organismos pero la anatomía de su esqueleto postcranial parece indicar que se trataría de animales bípedos.

El bipedismo de los australopitecos tiene un soporte esquelético algo distinto al de *H. sapiens*, tanto en la configuración de la pelvis como en la proporción de las extremidades. Los datos disponibles en la actualidad sugieren que los australopitecos tenían piernas más cortas en relación a los miembros superiores. Además, diferentes detalles anatómicos de las extremidades y el tronco sugieren una combinación de bipedismo y ciertos hábitos arborícolas (Aiello y Andrews 2000).

Muy próximos a los 4 ma se encuentran los primeros restos de *Australopithecus afarensis*, la especie mejor conocida del género (Fig. 6). Sus características más básicas son un complejo pélvico-femoral propio de la locomoción bípeda, cráneo primitivo y reducido volumen en-

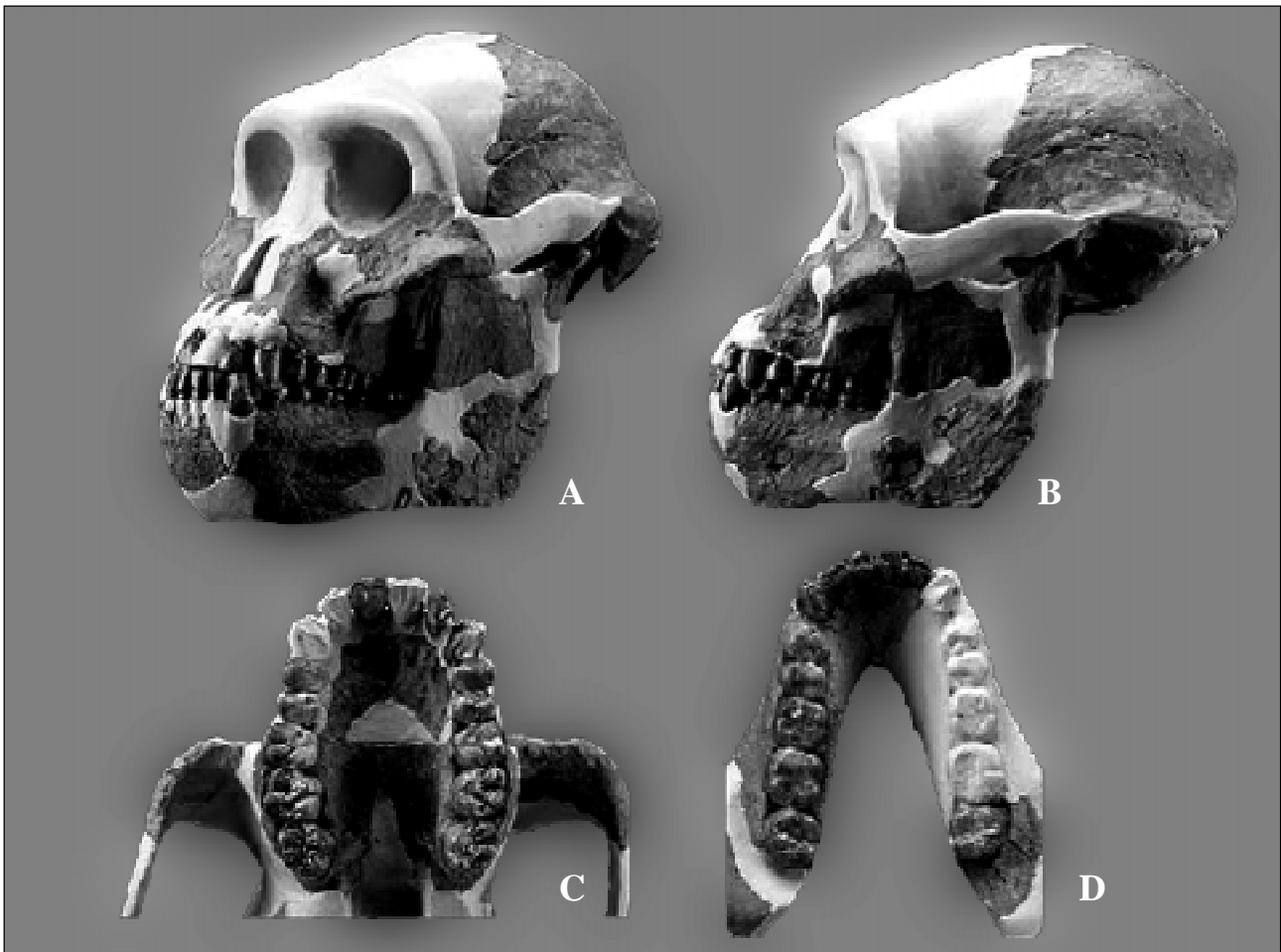


Figura 6. Distintas vistas del cráneo, maxilar y mandíbula de *Australopithecus afarensis*. A) vista oblicua; B) vista lateral; C) vista oclusal del maxilar y D) vista oclusal de la mandíbula y dentición inferior.

cefálico (similar al del chimpancé, 400-500 cm<sup>3</sup>) e incremento significativo del tamaño de la dentición. Se interpreta que *A. afarensis* fue la base de una radiación adaptativa durante el Plioceno, de la que surgirán al menos dos linajes: por un lado, las formas robustas clasificadas como género *Paranthropus*, y, por otro, los antepasados directos del género *Homo*. Sin embargo, si bien los diferentes análisis cladísticos coinciden en situar a *A. afarensis* como el grupo hermano del resto de los homínidos posteriores en el tiempo, no resulta del todo claro cómo se establecen las relaciones filogenéticas entre las especies derivadas. La figura 2E ilustra claramente esta situación. En ella aparecen como especies más primitivas *A. ramidus* y *A. anamensis*, interpretados como antepasados sucesivos de *A. afarensis*, y a partir de esta especie se detecta una politomía indicativa de la incertidumbre de las relaciones evolutivas entre estas especies.

Todas las especies hasta ahora mencionadas están confinadas al Este de África. Hace en torno a unos 3.5 ma se asiste a una clara ampliación del área geográfica del género. *A. bahrelghazali* (Brunet et al. 1995, 1996) se encuentra en el Chad, más de 2500 km al oeste del Rift, del mismo modo que comienzan a aparecer los primeros restos de *A. africanus* en Sudáfrica. *A. africanus* fue descubierto en 1925 y desde entonces el devenir académico de

esta especie ha sido una auténtica peripecia. Tardó en reconocerse su estatus de homínido casi 25 años; una vez reconocido como tal ocupó durante algunos años una posición central en las reconstrucciones filogenéticas, pero con el descubrimiento de *A. afarensis* fue destronado de su privilegiada posición y paso a ser el hipotético antepasado del clado de los australopitecos robustos (*Paranthropus*, ver más adelante). Más aún, con el descubrimiento del cráneo KNM-WT 17000 -interpretado como representante de la especie basal del clado de los parántropos- su posición filogenética pasó a una clara indeterminación y, en la actualidad vaga sin posición fija en los análisis filogenéticos. Así, *A. africanus* aparece en algunas propuestas como miembro de un clado heterogéneo formado por *H. rudolfensis* y parántropos (Fig. 2A), como grupo hermano de *Homo* (Fig. 2B) y en otras como grupo hermano de parántropos y *Homo* (Fig. 2C). Como se ve, no existe acuerdo sobre la posición evolutiva de esta especie.

#### **Las formas robustas: ¿monofilia o convergencia?**

Hace unos 2.5 millones de años aparece en el registro fósil el primer representante de lo que se conoce con el nombre informal de australopitecos robustos. En la actualidad la mayoría de los autores coinciden en clasificar

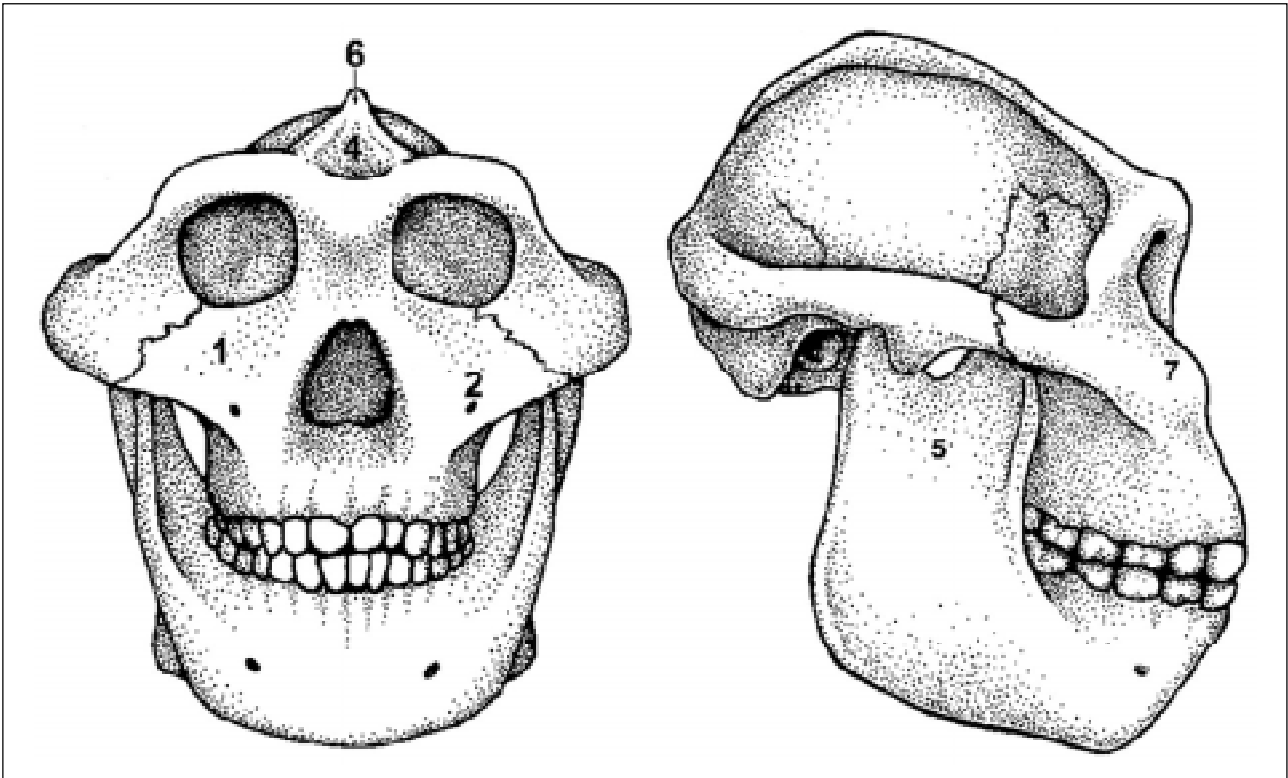


Figura 7. Caracteres distintivos del complejo craneofacial del género *Paranthropus* (según McCollum, 1999b). 1.- Región infraorbital alargada en la dimensión vertical. 2.- Posición baja del foramen infraorbital. 3.- Posición elevada de la cara sobre el neurocráneo. 4.- Presencia de trígono frontal. 5.- Cara posterior y rama de la mandíbula alargada en la vertical. 6.- Cresta sagital. 7.- Arco zigomático en posición muy adelantada.

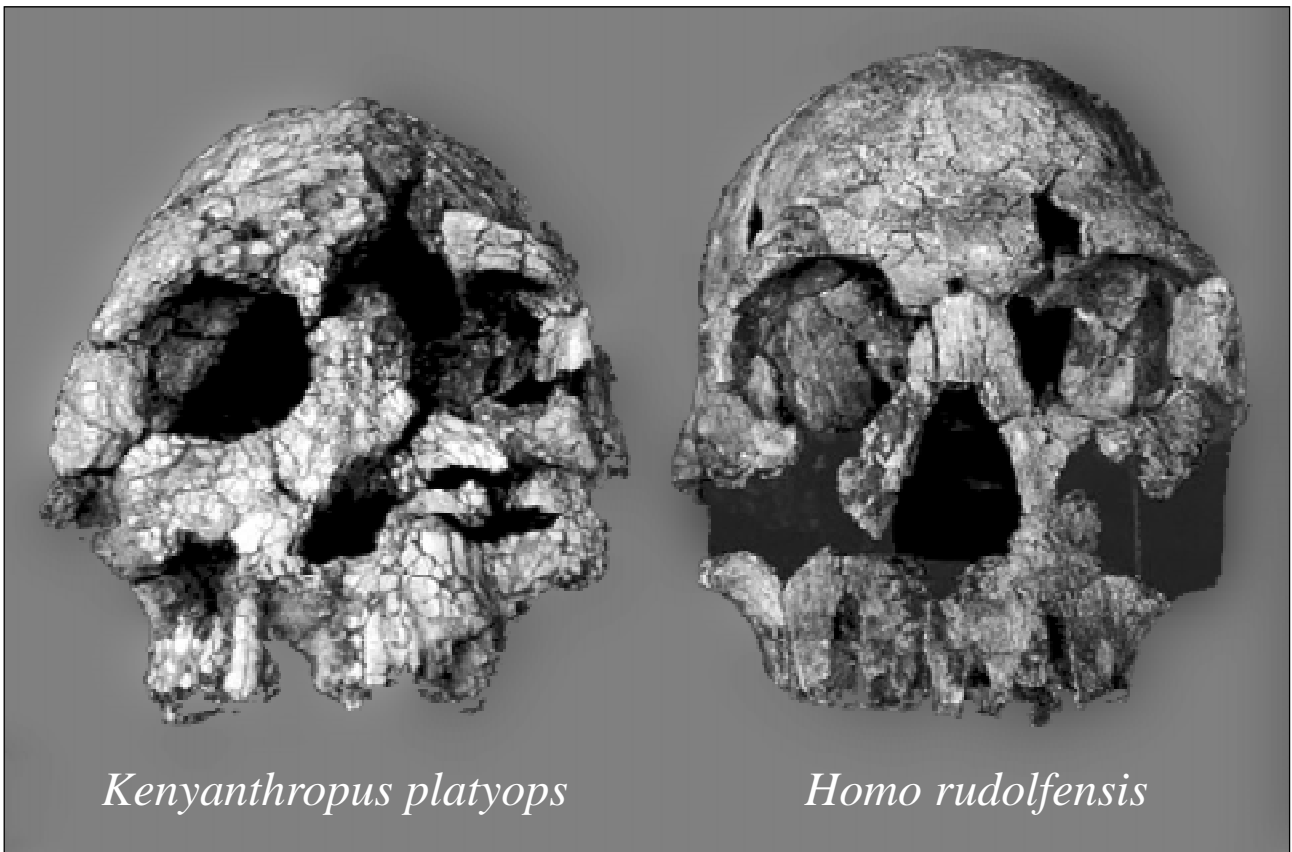


Figura 8. Vista frontal del cráneo KNM-WT40000 descrito como nuevo género y especie *Kenyanthropus platyops* (3.5 ma de antigüedad) comparado con el cráneo KNM-WT1470 asignado a *Homo rudolfensis* (2.2 ma de antigüedad). Se ha planteado la hipótesis de descendencia entre las especies representadas por estos ejemplares (modificado de Lieberman, 2001).



estas formas dentro del género *Paranthropus*. El mencionado género se caracteriza por una marcada megadontia post-canina y elevado desarrollo del esqueleto facial (Fig. 7). La especie más antigua, *P. aethiopicus*, conserva aún características primitivas (por ejemplo, prognatismo acentuado y base del cráneo extendida), siendo sus hipotéticas especies descendientes *P. robustus* en Sudáfrica, y *P. boisei*, en el este de África (con marcada flexión de la base del cráneo).

El grupo de los parántropos suele considerarse como un grupo monofilético. Sin embargo, algunos autores han cuestionado esta interpretación alegando que los caracteres derivados del clado, muy en particular la megadontia post-canina, puede ser convergente. De acuerdo con esta última posibilidad, *P. aethiopicus* habría originado a *P. boisei* en el este de África, mientras que en Sudáfrica *A. africanus* habría dado origen a la especie *P. robustus*. Obviamente, en este caso el género *Paranthropus* no tendría sentido filogenético. En opinión de McCollum (1999a) el patrón repetitivo de megadontia postcanina en homínidos ha frustrado los intentos de reconstruir su historia filogenética.

El estudio de las formas robustas pone de manifiesto la aparición convergente de características anatómicas usualmente asociadas a adaptaciones del aparato masticador a dietas duras. Por ejemplo, el cráneo KNM-WT 40000 recientemente descubierto y clasificado como nuevo género y especie *Kenyanthropus platyops* parece atestiguar una cierta diversificación de los homínidos durante el Plioceno medio. *K. platyops* presenta una combinación de caracteres primitivos y derivados (Fig. 8). Entre los derivados se manifiesta una cara aplanada con una reducción del prognatismo de la región subnasal (orthognatia) pero estas características no se acompañan de megadontia post-canina. En el extremo contrario, una especie tardía del género, *Australopithecus garhi*, aparece en el registro africano hace 2.5 ma, y manifiesta una peculiar combinación de caracteres (megadontia post-canina junto con dientes anteriores también grandes y marcado prognatismo pero sin hipertrofia de las superestructuras faciales). Se ha interpretado que pudiera tratarse del antepasado directo del género *Homo* (Asfaw et al. 1999). Un tema candente en el actual debate de la evolución humana concierne al origen y significado evolutivo del género *Homo*.

### ***El género Homo y los problemas de las filogenias morfológicas***

La evolución del género *Homo* ha sido entendida hasta muy recientemente como un proceso lineal (o anagénesis), mediante el cual nuestra especie se habría originado a través de tres fases sucesivas (Tobias, 1982). Según este modelo, la condición primitiva del género la define la especie *Homo habilis*, de pequeño tamaño encefálico y elevado desarrollo de la cara. En calidad de intermedio se sitúa la especie *Homo erectus*, caracterizada por un incremento del encéfalo respecto a la anterior. Finalmente, las diferentes variedades de la especie *Homo sapiens*, con un

gran volumen encefálico y una acusada reducción del esplanocráneo, serían los únicos representantes vivos del género *Homo*. Entre tanto, los conocidos Neandertales ocupaban una posición filogenética incierta. La intrigante combinación de caracteres de los Neandertales, tales como su acentuado prognatismo mediofacial asociado a un volumen encefálico similar al de nuestra especie, proporcionaba una de las incógnitas más persistentes de la paleoantropología. Para algunos, los Neandertales formaban parte de la ascendencia directa de los humanos modernos (Coon 1939, Wolpoff 1980). Para otros, los Neandertales eran “algo” distinto a nuestra especie (Le Gros Clark 1964), lo que dejaba su origen en un difuso limbo a la vez que hacía difícil explicar los parecidos con nuestra especie (p.ej. gran volumen encefálico).

Dentro de este escenario, el problema consistía en identificar el límite inferior de nuestro propio género y el criterio utilizado se basaba en asignar a *Homo* toda especie asociada a instrumentos líticos. Más recientemente se ha utilizado también el volumen encefálico como un criterio determinante. Según estos criterios, los primeros representantes del género *Homo* hacen acto de presencia en torno a hace 2.5 ma, representados por la especie *H. rudolfensis*, y poco después se encuentran los restos de *H. habilis* (Fig. 9). En ambas especies se aprecia un significativo incremento del volumen encefálico respecto a las especies del género *Australopithecus*, aunque presentan entre sí marcadas diferencias en el tamaño y forma de la cara y la dentición.

Wood y Collard (1999) han presentado una propuesta de redefinición de lo que significa ser *Homo*. Dos principios inspiran esta nueva propuesta. Por un lado, la consideración de que un género debe ser un grupo monofilético; es decir, todas sus especies deben compartir un único antepasado común. Por otro, que sus especies deben compartir un mismo régimen adaptativo. En opinión de estos autores, la inclusión de las especies *H. habilis* y *H. rudolfensis* en el género *Homo* hace que no se cumplan ninguno de los dos requisitos. Según sus resultados *H. habilis* aparece (Fig. 2A) en una politomía no resuelta junto con los parántropos (Fig. 2F). En la actualidad, diferentes autores aceptan esta propuesta y tienden a considerar a *H. habilis* como *Australopithecus habilis* (Collard y Aiello 2000). Lo mismo ocurre con *H. rudolfensis*, cuya megadontia postcanina en ocasiones lo agrega al clado de los parántropos y denota, en opinión de estos autores, un régimen adaptativo similar a éste. El reciente descubrimiento de *K. platyops*, de edad más antigua y morfología similar, hace pensar en una posible relación de antepasado descendiente entre ambas especies. Así, *H. rudolfensis* pasaría a ser *Kenyanthropus rudolfensis* (Fig. 8). Por tanto, según la redefinición propuesta, el género *Homo* queda restringido a las formas que comparten un origen africano desde hace unos 1.8 ma, con un claro incremento del encéfalo por encima de los 800 cm<sup>3</sup> y una explotación similar de los recursos alimenticios. *Homo ergaster* es la especie más antigua que cumple estos requisitos y es considerada, por lo tanto, la especie basal del género. Algunos autores diferenciaron a *H. erectus* como una especie

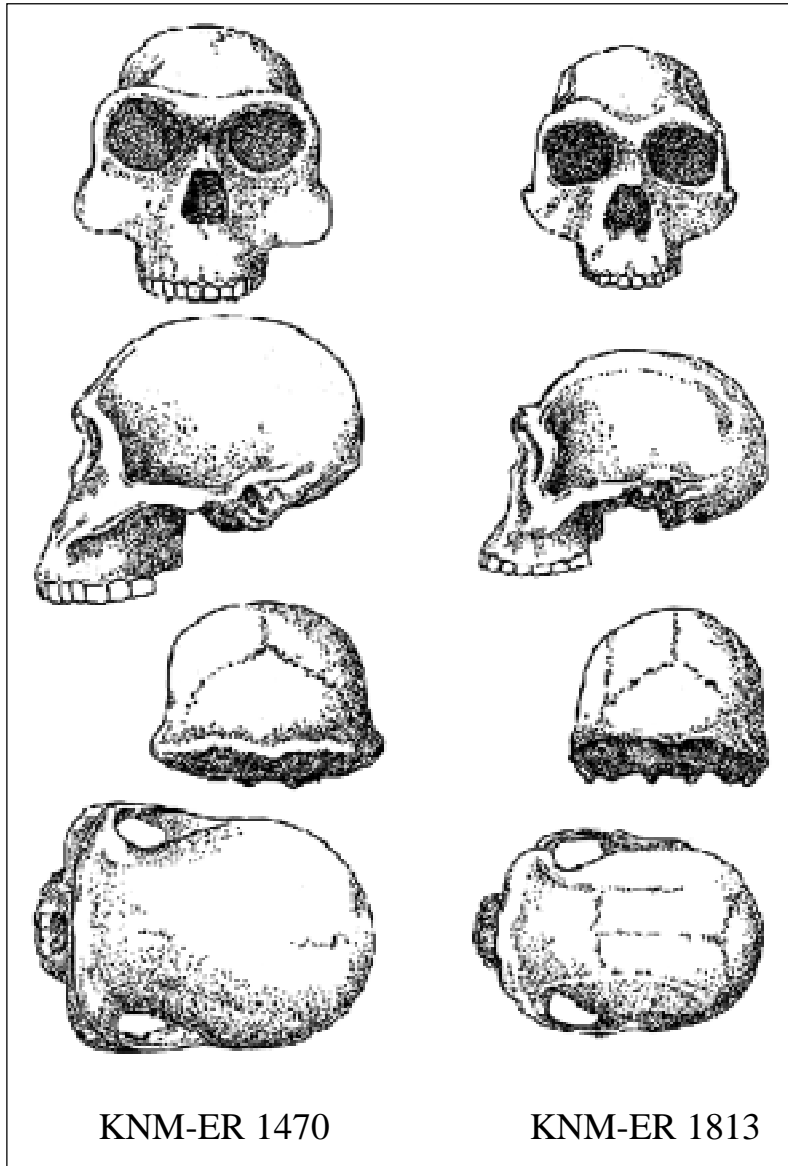


Figura 9. Comparación de varias vistas de dos cráneos representativos de las especies *Homo rudolfensis* (KNM-ER 1470) y *Homo habilis* (KNM-ER 1813). Obsérvese las diferencias en el desarrollo de la cara y la región nugal.

exclusivamente asiática, sobre la base de algunas autoapomorfias del hueso temporal y toro supraorbitario (Andrews 1984). Por su parte, *H. sapiens* y *H. neanderthalensis* parecen compartir un antepasado común próximo pero se discute la hipotética especie antecesora. Como alternativas se consideran *H. heidelbergensis* (Rightmire 1996) y *H. antecessor* (Bermúdez de Castro et al. 1997).

#### Problemas en la reconstrucción filogenética de los homínidos

Como se puede apreciar, no existe apenas acuerdo sobre la filogenia de los homínidos, habiéndose detectado importantes problemas metodológicos que han llevado a un escepticismo sobre el valor de los cladogramas construidas con datos esqueléticos (Asfaw et al. 1999, McCollum 1999a, ver réplica de Strait y Grine 1999). Collard y Wood (2000) han encontrado importantes dis-

crepancias al comparar los cladogramas moleculares de los hominoideos actuales, en los que aparece bastante congruencia, con aquellos derivados de caracteres del esqueleto craneofacial (Fig. 1). Asumiendo la validez de las filogenias moleculares, estos autores concluyen que, tal y como se emplean los caracteres esqueléticos, las filogenias deducidas desde ellos no ofrecen suficiente confianza (ver también Pilbeam 2000). Un número cada vez mayor de autores opina que con los datos actuales no es posible resolver la filogenia de los homínidos y, muy en especial, la politomía basal detectada (Asfaw et al. 1999). Ante esta situación se plantea la pregunta: ¿por qué no son fiables las filogenias morfológicas? En el caso de los homínidos concurren, al menos tres factores. En primer lugar, la presencia ubicua de homoplasia, siendo la megadontia postcanina un buen ejemplo. En segundo lugar, la aparición reiterada de evolución en mosaico. Y finalmente, el deficiente uso y definición de los caracteres que pueden entrar en los análisis. La conjunción de estos factores está llevando a la urgente necesidad de una mejor comprensión y un refinamiento de los datos morfológicos.

Comenzado por este último punto, un requisito metodológico de los análisis cladísticos es que los caracteres considerados sean independientes (circunstancia que se ha asumido con cierta ligereza), además de ser biológicamente relevantes. Muchos de los cladogramas comentados se han elaborado desde largas listas de caracteres sin que estos fueran sometidos a un escrutinio metódico de las dependencias genéticas, de desarrollo y funcionales recíprocas. Esta circunstancia, unida a la dificultad de identificar qué caracteres son realmente homó-

logos da paso a un renacimiento del estudio de los caracteres morfológicos en términos de sus procesos generativos (Gould 1977, Rosas 1992, Lieberman 1995). A modo de ejemplo, Lovejoy et al. (2001) reconsideran la evolución aparentemente saltacional de la pelvis de los homínidos a la luz de los nuevos avances en genética y biología del desarrollo. En su opinión, una simple modificación en la información posicional en las células que forman el campo morfogenético que da origen a la cintura pélvica puede explicar la reorganización evolutiva observada en la evolución de los homínidos. Esta forma de entender el cambio morfológico se opone a los modelos de base mecanicista en los que el sistema se describe en base a multitud de pequeños detalles anatómicos todos ellos supuestamente expuestos a selección. Desde este nuevo punto de vista, un sólo rasgo debería caracterizar esta región del esqueleto en los análisis filogenéticos. Una defi-

nición correcta de los caracteres, sin embargo, no resulta nada sencilla ya que las interacciones en múltiples niveles jerárquicos del desarrollo –desde genes individuales a módulos estructurales– dificulta y confunde los intentos de definir caracteres básicos independientes (Lieberman et al. 2002). En este mismo orden de cosas, el registro fósil de homínidos demuestra que los caracteres o conjuntos de caracteres parecen combinarse evolutivamente de un modo complejo, lo que da lugar a la aparición reiterada de fósiles en mosaico. Por ejemplo, una cara plana y robusta se consideraba funcionalmente asociada a megadontia postcanina como una adaptación a dietas duras. El nuevo género *Kenyanthropus* demuestra, sin embargo, que megadontia postcanina y una cara robusta pueden estar evolutivamente desdoblados. Igual-

mente, un elevado espesor del esmalte dentario se consideraba asociada a megadontia postcanina así como a una disposición particular de las cúspides de los molares, resultado también de una adaptación masticatoria. La también nueva especie *Australopithecus garhi* demuestra que este no es el caso. Este juego de asociaciones y disociaciones observado en la evolución de los homínidos hace resurgir el problema clásico de la integración morfológica y pone sobre la palestra la necesidad de no dar por asumidas determinadas asociaciones funcionales. Desde esta óptica, y como una actitud metodológica, la distribución de las características anatómicas presentes en las diferentes especies fósiles se percibe como un problema evolutivo pendiente de comprender sin asumir de antemano ninguna hipótesis funcional (ver por ejemplo Aiello y Collard 2001, Lieberman 2001).

Se plantea aquí un importante problema teórico y metodológico en biología evolutiva, donde el caso humano constituye un buen ejemplo. El organismo no es un simple sumatorio de rasgos. Gracias a los nuevos avances de la biología y a los problemas descubiertos en la reconstrucción filogenética, se atisba en paleontología humana un futuro debate sobre el modelo teórico de organismo que debemos manejar. Asumiendo que *Pan* y *Homo* son grupos hermanos, es decir sus diferencias fenotípicas parten de las modificaciones subsiguientes a la divergencia desde un hipotético antepasado común. Y si aceptamos que *Pan* y *Homo* comparten el 98.4% de su información genética (Goodman et al. 1994), entonces los cambios morfológicos experimentados por los dos linajes desde su divergencia debe recaer mayoritariamente en la modificación de los genes reguladores del desarrollo. Por esta razón, la aproximación al estudio de la evolución humana desde una perspectiva ontogenética adquiere cada vez más atención. En realidad, la mayor parte de los caracteres de los homínidos no pueden considerarse auténticas novedades evolutivas ya que cada uno de ellos representa una extensión o elaboración del desarrollo ontogenético observado en alguna de las especies de primates superiores (Wolpoff 1999).

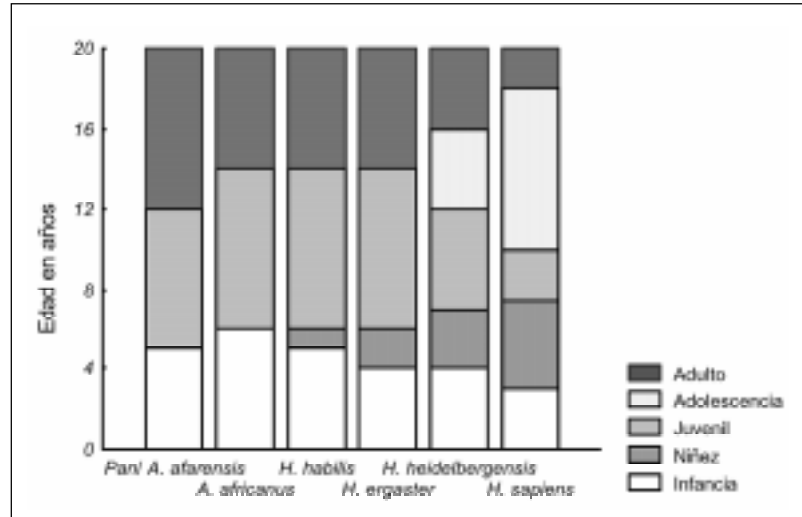


Figura 10. Evolución de las fases de vida post-natal en los homínidos. Modificado de Bogin y Smith (1996) y Bogin (1997).

### *Homo ergaster* y la transformación del ciclo biológico de los homínidos

El primer representante de *Homo* unánimemente aceptado corresponde a la especie *H. ergaster*, originaria de África, y muy posiblemente el primer homínido que comienza a colonizar Eurasia. El origen filogenético de esta especie no es bien conocido, siendo mucho más clara su vinculación con las especies de *Homo* posteriores en el tiempo que con sus posibles antepasados cronológicamente anteriores. *H. ergaster*, también llamado *H. erectus* africano, presenta ya una anatomía del esqueleto post-craNeal totalmente moderna, tanto en las proporciones de los miembros como en la arquitectura pélvico-femoral. El esqueleto craneofacial conserva aún caracteres primitivos (prognatismo y arcos supraorbitarios) pero con *H. ergaster* se asiste a una marcada reducción del tamaño de la dentición y, muy en especial, un significativo incremento del volumen encefálico que supera la barrera de los 850 cm<sup>3</sup>. Como veremos, esta última circunstancia plantea profundas consecuencias en la evolución del ciclo vital de los homínidos.

### *Evolución del ciclo biológico*

Las estrategias vitales de los seres vivos (lo que en inglés se denomina life-history, ver Capítulo 8) es uno de los aspectos más relevantes de la biología de los organismos (Stearns 1992). La definición de estrategias vitales es compleja debido a que, aparte de las variables temporales en las que se organizan los periodos de crecimiento, gestación, maduración sexual, edad de la primera cría, longevidad, etc., otros parámetros como el tamaño del adulto o tamaño de la camada, por citar solo algunos, forman también parte de dichas estrategias. En los mamíferos, y muy en especial en los homínidos, el tamaño del encéfalo es una variable determinante en su estrategia vital ya que el exigente metabolismo de este órgano actúa como marcapasos del crecimiento del resto de los tejidos

(Sacher 1975). Por ejemplo, Harvey y Clutton-Brock (1985) han detectado una elevada correlación entre el tamaño del cerebro y la duración de las fases ontogenéticas (periodo de gestación, edad de maduración sexual, longevidad) en los primates. La estrategia biológica parece estar basada en la posesión de cerebros grandes, maduración lenta y comportamiento complejo.

La evolución del ciclo biológico humano viene marcada, entre otros aspectos, por la extensión del periodo de crecimiento y por la aparición de nuevas fases ontogenéticas post-natales. Así, las estrategias vitales de *Pan* y *Gorilla*, con un volumen encefálico de 400 cm<sup>3</sup>, se caracterizan por una vida post-natal dividida en sólo tres fases: infantil, juvenil y adulta. En contraste, los 1400 cm<sup>3</sup> del cerebro de *H. sapiens* se asocian a un patrón de estrategias vitales claramente derivado que se desarrolla en cinco fases post-natales: infancia, niñez, periodo juvenil, adolescencia y adulta (Bogin 1997) (Fig. 10) ¿Cómo y cuándo han evolucionado estas características? ¿Se puede establecer en los homínidos una relación entre el tamaño del encéfalo y la duración y estructura de su ciclo vital?

Abordar el análisis del ciclo biológico desde el estudio de los fósiles puede resultar algo escurridizo a simple vista. Sin embargo, las diferencias en la composición de fases del ciclo vital encuentra una estrecha correspondencia en el desarrollo de la dentición, un sistema muy integrado en el proceso de crecimiento del organismo. Por ejemplo, en primates aparece una alta correlación entre los tiempos de formación de los dientes y algunas variables del ciclo biológico tales como el tamaño del cerebro, la edad de inicio de la reproducción, la longevidad, etc. (Smith 1989). Más en concreto, se ha detectado una alta correlación entre el tamaño del encéfalo y la edad de erupción del M1. Este molar hace erupción a los 3.1 años en chimpancé y a los 5-6 años en humanos: a mayor volumen encefálico más tarda en hacer erupción el primer molar (Smith 1989). Una regresión de la edad de erupción del M1 sobre el tamaño del cerebro en antropoides actuales predice una edad para la erupción del M1 para los australopitecinos gráciles (con 400 cm<sup>3</sup>) de entre 3 y 3.4 años, similar a los simios africanos, mientras que los primitivos *H. habilis* y *H. rudolfensis* (con 800 cm<sup>3</sup>) y *H. ergaster* (con 800-900 cm<sup>3</sup>) no tiene similitud con ninguna especie viva. Por otro lado, en *Pan* y *Gorilla* la dentición anterior (incisivos y caninos) tarda más en formarse en relación a la dentición posterior (molares y premolares), mientras que en humanos modernos se acorta el desfase temporal en la formación de los dos campos dentales. Estos hechos hacen que la determinación de la secuencia y edad de formación de las distintas piezas dentarias constituya una importante fuente de datos para el estudio de la evolución del ciclo biológico de los homínidos. En la actualidad, después de un largo debate, se acepta que *Australopithecus*, *Paranthropus* y primitivos *Homo* tenían un patrón de crecimiento y desarrollo más similar al crecimiento rápido de los antropoides (chimpancé y gorila) que al ritmo más lento de los humanos modernos. Por su parte, *H. ergaster* ocupa una posición intermedia de desa-

rollo dental entre la expresión primitiva ("ape-like") y la derivada de *H. sapiens* (Bermúdez de Castro et al. 1999). La evolución subsiguiente del género *Homo* incluiría la aparición de nuevas fases y un alargamiento del periodo de desarrollo (Bogin y Smith 1996, Leigh y Park 1998). Muy en particular, en la evolución de *Homo sapiens* aparece como novedad evolutiva la continuación de la fase intrauterina de rápido crecimiento del encéfalo durante doce meses después del nacimiento.

En opinión de Martin (1983), el patrón de crecimiento del cuerpo y el cerebro humanos se hizo necesario una vez que el tamaño del cerebro adulto alcanzó los 850 cm<sup>3</sup>. Teóricamente, este tamaño del cerebro adulto se podría alcanzar mediante una prolongación del periodo de crecimiento fetal. Sin embargo, las modificaciones de la arquitectura pélvica derivadas de la locomoción bípeda juegan aquí un papel capital al reducir fuertemente las dimensiones del canal del parto y representan una clara limitación a como la naturaleza puede modelar los ritmos y el tamaño de los órganos durante el periodo embrionario. Así, con un cerebro de volumen superior a los 850 cm<sup>3</sup> las dimensiones del canal del parto hacen inviable la extensión del crecimiento fetal. Por lo tanto, para alcanzar el tamaño del cerebro adulto se necesita un nuevo periodo post-natal de rápido crecimiento del cerebro acompañado de un bajo crecimiento somático. El hecho de que el humano nazca poco desarrollado, en comparación con otros primates, representa una condición secundariamente derivada para impedir que la cabeza del feto llegue a ser demasiado grande y no pueda pasar por un canal del parto evolutivamente constreñido. El inicio de estas importantes modificaciones del ciclo biológico y sus consecuencias fisiológicas aparecen por vez primera en la especie *H. ergaster*.

El incremento del cerebro tiene múltiples consecuencias sobre la biología evolutiva de los homínidos. Entre otras, la relación de un cerebro grande con el tipo de dieta y ciclo biológico. Aiello y Wheeler (1995) han desarrollado la "hipótesis de los tejidos de alto coste" con la que pretenden explicar cómo han gestionado los homínidos el alto coste biológico que supone el progresivo aumento del cerebro.

La posesión de un gran cerebro implica un elevado consumo metabólico (el 20% del metabolismo basal humano lo consume el cerebro, en comparación con el 9% de un chimpancé). Ya hemos comentado que el tejido nervioso experimenta durante las primeras fases del desarrollo una elevada tasa de crecimiento, lo que requiere gran cantidad de aportes nutricionales. Sería lógico suponer que el incremento en la encefalización experimentado en la evolución del género *Homo*, llevase emparejado un mayor aporte energético para el desarrollo del embrión. Sin embargo, en los homínidos no se observa ningún aumento en la tasa metabólica que pudiera compensar el coste de su gran cerebro ¿Qué se ha modificado para compensar el gasto? Aiello y Wheeler (1995), basándose en un modelo de balances energéticos, han propuesto la reducción de la masa de los intestinos (el intestino es otro de los tejidos de alto coste).

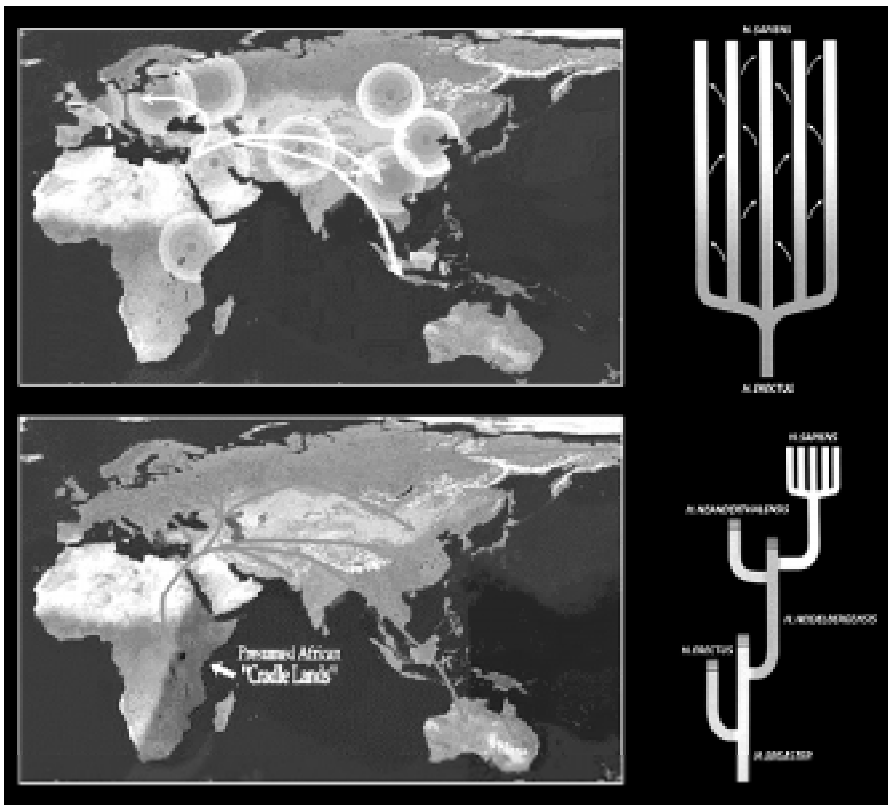


Figura 11. Modelos alternativos para la explicación del origen de *Homo sapiens*. A la derecha la distribución geográfica de los hipotéticos acontecimientos. A la izquierda una representación filogenética de los modelos. En la parte superior, el modelo multirregional donde se reconocen varios focos geográficos de evolución con intercambio genético entre las distintas poblaciones. En la parte inferior, el modelo “Out-of-Africa” o “Eva negra” que sostiene un origen único de la especie *H. sapiens* localizado en África y posterior migración a las diferentes regiones del planeta.

Una consecuencia inmediata de la hipotética reducción del aparato digestivo sería la necesidad de un aumento en la calidad de los nutrientes, incluyendo un mayor número de proteínas y grasas, con el fin de mantener el equilibrio energético. La consecución de una dieta rica en proteínas -mediante caza o consumo de carroña- implica, además, un cambio en la estructura social de los grupos humanos y en el propio patrón de crecimiento de los primeros representantes de *Homo*. Un aspecto relacionado con lo dicho afecta al aumento de longevidad en nuestra especie. El elevado gasto metabólico del cerebro conlleva una disminución de los nutrientes consumidos por el resto de los tejidos del cuerpo, lo que determina un retraso en la maduración y un aumento en la longevidad. Ante este conjunto de relaciones se puede plantear la cuestión de si existe algún proceso que las englobe.

**¿Heterocronía humana?**

Existe un prolongado debate sobre el proceso de heterocronía que puede explicar los cambios experimentados en la evolución de los homínidos y que han dado lugar a *H. sapiens*. Gould (1977) planteó la hipótesis que el proceso de heterocronía llamado neotenia había operado de forma continuada en la historia de nuestros antepasados desde la divergencia con el linaje del chimpancé. Más en

concreto, la diferencia entre el desarrollo humano y el de otros primates radica en que los humanos maduran sexualmente cuando todavía están en un estado infantil de desarrollo somático. Según esta hipótesis, tal proceso de heterocronía resultó en la aparición de las características del fenotipo de los humanos modernos. En esta línea de razonamiento, Vrba (1996) predijo que manteniendo las tasas de crecimiento de las piernas, brazos, torso, cráneo y cerebro, y prolongando el tiempo total de crecimiento, sería posible derivar una morfología humana moderna partiendo de la forma de un antropoide africano. Esta hipótesis ha dado lugar a una larga serie de observaciones y réplicas. En oposición a la hipótesis de neotenia, algunos autores han argumentado que la prolongación del desarrollo humano obedece a un proceso de hiper morfosis: la extensión o mayor duración de las diferentes fases del desarrollo (McKinney y McNamara 1991).

Ambas hipótesis se han contrastado a la luz del registro fósil y se llega a la conclusión de que ningún proceso único general puede explicar las diferentes modificaciones del fenotipo acontecidas en la evolución humana (Bromage 1989, Wood 1996, Bogin 1997). Lo que diferencia a los humanos de los antropoides africanos no se explica por un único proceso de heterocronía. Es decir, no es el resultado de retraso, prolongación o aceleración de un patrón de crecimiento evolutivamente previo. La conclusión hoy día aceptada es que el modelo de la evolución humana debe contemplar una naturaleza heterocrónica multiprocesual más que la singularidad de un único proceso explicativo.

**El origen de *Homo sapiens* y los éxodos africanos de la humanidad**

Por los datos disponibles en la actualidad *H. ergaster* fue la primera especie de homínido que abandonó los límites del continente africano. Los restos más antiguos encontrados fuera de África se encuentran en el Cáucaso, en el yacimiento de Dmanisi (Georgia). Se trata de dos cráneos bastante completos y dos mandíbulas. La datación de estos restos se estima en 1.7 ma. Tanto la anatomía de estos homínidos como su cronología indican una similitud muy grande con la especie *H. ergaster*, especie que hasta el descubrimiento de estos restos se pensaba que era exclusivamente africana. Por otro lado, el hallaz-

go de restos de *H. ergaster* en la República de Georgia, en lo que se ha denominado las puertas de Europa, suscita una pregunta inmediata ¿llegó la especie *H. ergaster* a colonizar Europa? Al parecer no. A juzgar por los datos disponibles en la actualidad, los primeros colonos del continente europeo formaban parte de una especie anatómicamente más evolucionada: *H. antecessor*, de la que hablaremos más adelante.

Otras evidencias que confirman la antigüedad del primer gran éxodo de la humanidad proceden de Java. La aplicación de técnicas de datación basadas en el paleomagnetismo afirman que los restos más antiguos de homínidos encontrados en la isla pueden alcanzar una edad de 1.8 ma. Por otro lado, el yacimiento chino de Longgupo ha deparado restos de un primate interpretado como homínido con una edad que asciende a más de 2 ma. De confirmarse que estos restos pertenecen a un homínido, no está claro a que especie deberían atribuirse. La mayor parte de los autores coinciden en asignar los restos de homínidos encontrados en Asia anteriores a unos 200.000 años a la especie *H. erectus*. Sin embargo, los caracteres primitivos presentes en los restos de Dmanisi parecen encajar mejor con la diagnosis de la especie *H. ergaster*. Al parecer, esta especie una vez que alcanza Asia, o en el tránsito, sufre un proceso de especiación (ver Capítulo 18) y se convierte en *H. erectus*, que persiste en este continente hasta finales del Pleistoceno medio. Es este un tema muy especulativo pendiente de una revisión profunda. En Asia se han descubierto multitud de restos de homínidos, incluidos los famosos restos de Trinil (Java) hallados por E. Dubois en 1891, interpretados en su día como el eslabón perdido; o los numerosos restos procedentes del yacimiento chino de Zhoukoudian, entre otros. Sin embargo, por diferentes circunstancias no es clara ni la procedencia precisa, ni la antigüedad de la mayor parte de los fósiles recuperados en Asia, lo que dificulta sobremanera construir un esquema coherente de la evolución humana en ese continente. En este sentido, una de las cuestiones que más debate ha suscitado se refiere al destino evolutivo de los homínidos asiáticos. La contestación a esta pregunta se incluye en un marco más general y que afecta al modelo de evolución que pueda explicar nuestra propia especie. Veamos por qué.

### Dos modelos opuestos

Uno de los debates más enriquecedores de la paleoantropología en las dos últimas décadas ha sido la discusión sobre el origen de la especie humana actual. Su resolución pasa por la comprensión de la evolución del género *Homo* en, al menos, el último millón de años. En este sentido, los fósiles de Europa, y muy especialmente los de Atapuerca, representan una pieza clave en la solución del problema.

El mencionado debate se ha centrado en dos modelos alternativos, hoy ya clásicos: el modelo multirregional y el modelo del origen único, ampliamente debatidos en la literatura (Lahr 1994, Lieberman 1995) (Fig. 11). El modelo multirregional sostiene que la especie *H. sapiens*

surge como evolución anagenética de una especie basal, *H. erectus* en los distintos continentes donde habita (África, Asia y según este modelo también Europa) (Wolpoff et al. 1989). Así, según esta forma de interpretar el registro fósil, los diferentes grupos humanos actuales surgen de la evolución local de las distintas poblaciones de una especie basal durante el último millón de años (Wolpoff et al. 1989, 2001).

Por el contrario, el modelo del origen único sostiene que la especie *Homo sapiens* se habría diferenciado en África, a través de un evento de especiación cladogenético, en un tiempo relativamente reciente (hace no más de 300.000 años) y desde allí habría colonizado las restantes áreas del planeta (Stringer y Andrews 1988), protagonizando el último de los grandes éxodos del hombre. Esta interpretación encuentra una base sólida en los análisis genéticos de ADN mitocondrial que han estimado un tiempo muy corto (no más de 300.000 años) para la formación de la variabilidad humana actual. La consecuencia más inmediata de esta hipótesis es que los homínidos mesopleistocenos de Asia (*H. erectus*) y de Europa (*H. neanderthalensis*), se habrían extinguido sin dejar descendencia. En este sentido, el significado de los Neandertales de Europa ha sido y es vital para esclarecer en que modo y bajo que procesos se resuelve la evolución humana. De este modo, las preguntas de cómo se relacionan filogenéticamente la especie *Homo sapiens* y los Neandertales, cuál es su grado de parentesco y cuál ha sido su último antepasado común son claves para el modelo de evolución humana.

Desde el punto de vista paleontológico, los defensores de un origen único y reciente de *H. sapiens* han desarrollado un escenario evolutivo en el que los Neandertales y los humanos actuales compartimos un antepasado común, representado por la especie *H. heidelbergensis* (Rightmire 1996, Stringer 1996) (Fig. 12). El análisis de los restos del Pleistoceno Inferior y Medio ha llevado a estos autores a considerar que en algún momento, hace al menos 600.000 años, tuvo que producirse un evento de especiación que modificó a los primitivos *H. erectus* y dio lugar a una especie nueva, intermedia entre *H. erectus* y *H. sapiens*. Durante algunos años estas poblaciones intermedias vinieron a llamarse *H. sapiens* arcaicos. El cambio más espectacular experimentado en el tránsito *H. erectus* - *H. heidelbergensis* reside en el incremento del volumen encefálico, así como en una serie de detalles morfológicos relacionados en mayor o menor medida con este incremento del encéfalo.

Según este modelo, *H. heidelbergensis* se habría originado en África, a través de un cuello de botella genético (Rightmire 1996). Desde este hipotético origen, esta nueva especie experimentó una nueva dispersión desde África que colonizó Europa, alcanzando una distribución afro-europea. Los restos de Bodo y Broken Hill son sus mejores representantes en África, en tanto que el cráneo de Petralona ha representado a los *H. heidelbergensis* de Europa. Existen algunos restos en Asia, muy en particular el cráneo fósil de Dali, con una antigüedad estimada de unos 300.000 años, cuyos rasgos avanzados han lleva-

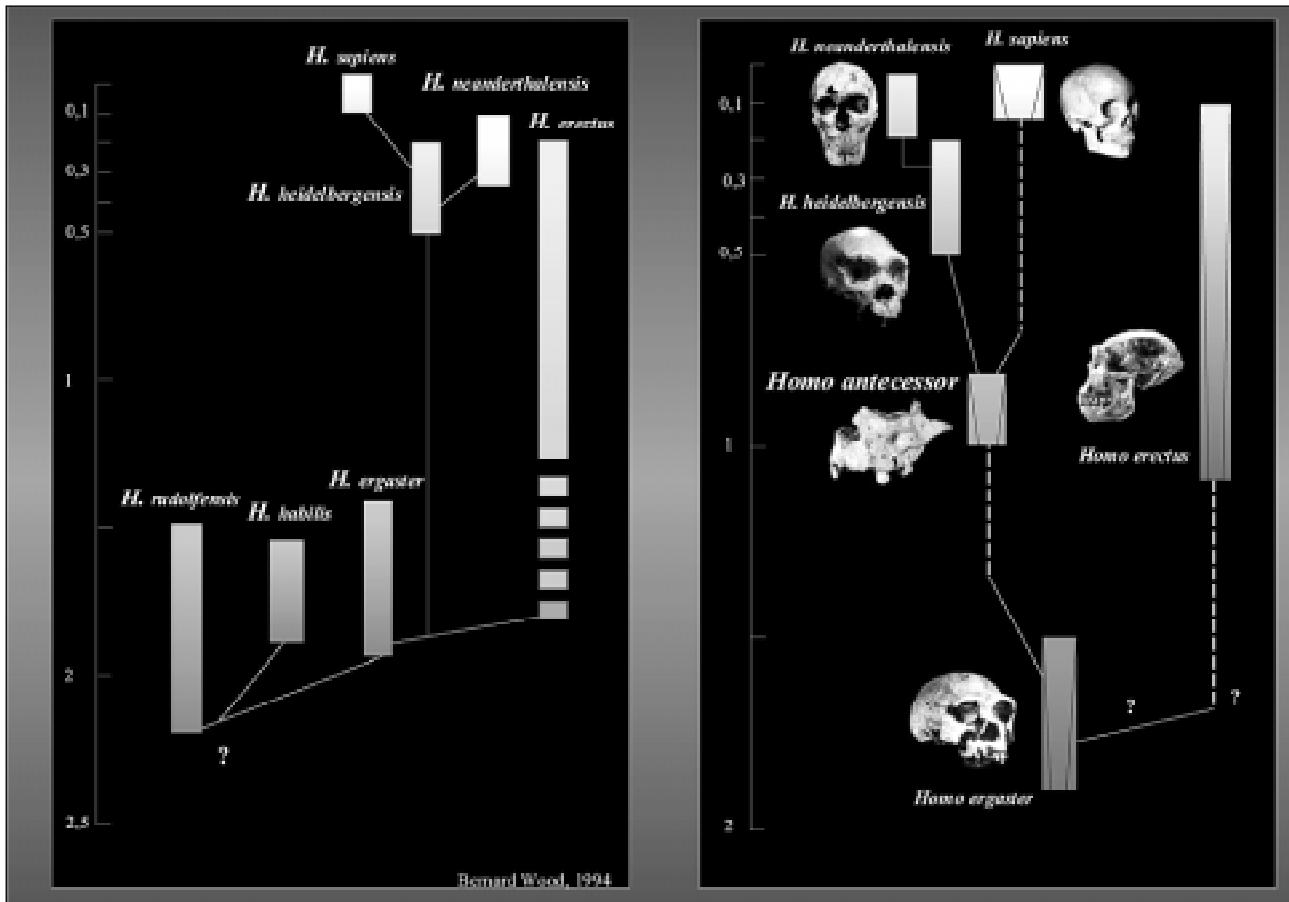


Figura 12. Esquemas filogenéticos de la evolución del género *Homo*. A la izquierda el modelo que propone a *H. heidelbergensis* como antepasado común de Neandertales y hombres modernos. A la derecha, el modelo propuesto por el equipo investigador de Atapuerca en el que *H. antecessor* pasa a ocupar la posición de antepasado común de *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*.

do a proponer que podría tratarse de un representante asiático de *H. heidelbergensis*.

El esquema que acabamos de resumir presenta, sin embargo, algunos problemas. Una importante objeción al modelo de *H. heidelbergensis* es la presencia de caracteres Neandertales en algunos restos del Pleistoceno Medio de Europa, de edad comprendida entre 0.5 y unos 0.2 millones de años. A juzgar por estos datos, en los que los fósiles de la Sima de los Huesos (Atapuerca) son fundamentales (Arsuaga et al. 1993), la conclusión a la que se llega es que los antepasados de los Neandertales ya existían hace al menos 0.5 ma. Por tanto, el nombre *H. heidelbergensis* debe usarse sólo para definir los antepasados más directos de los Neandertales, y no debe ser aplicado para las poblaciones del Pleistoceno Medio de África ¿Cuál es entonces el origen de los Neandertales y de *H. sapiens*?

Los restos humanos recuperados en el nivel TD6 de Gran Dolina (Atapuerca) han permitido al equipo investigador de Atapuerca proponer un escenario evolutivo que ofrece una respuesta a esta pregunta. Los mencionados restos, de una edad de unos 800.000 años, presentan una combinación de características anatómicas única entre los homínidos. El conjunto de rasgos craneales, dentales y de la mandíbula sugiere que estos homínidos pertenecen a

una especie de *Homo* inédita, que fue denominada *Homo antecessor* (Bermúdez de Castro et al. 1997). La morfología de la cara media es quizá el rasgo más importante de los que definen a *H. antecessor* ya que presenta la configuración propia de *H. sapiens*. La combinación de caracteres detectada en los fósiles de TD6 ha llevado a plantear la hipótesis de que *H. antecessor* representa al último antepasado común de *H. sapiens* y Neandertales (Fig. 12). Según este modelo, *H. antecessor* se debió originar en África hace alrededor de 1 millón de años, como descendiente de poblaciones de *H. ergaster*. Una vez diferenciado en África, algunas de las poblaciones de *H. antecessor* abandonarían este continente para dirigirse a otros lugares del planeta. Hasta la fecha conocemos su presencia en Europa, aunque cabe la posibilidad de que alcanzara también algunas regiones de Asia. De acuerdo con esta opinión, los primeros representantes de *H. antecessor* llegados a Europa evolucionaron a lo largo del Pleistoceno Medio, en la línea que da origen a los Neandertales. Las poblaciones de *H. antecessor* que permanecieron en África evolucionaron durante el Pleistoceno Medio para dar lugar a una especie, cuyo nombre debe corresponder a *H. rhodesiensis* u *H. helmei* (Stringer 1996). Tiempo después esta especie daría lugar a *H. sapiens*. Todos estos aspectos abren un gran número de preguntas y ofrecen a

la paleoantropología europea un escenario de investigación imprevisto.

Una vez que *H. sapiens* se diferencia en África, mediante lo que aparece como un evento de especiación rápido, se asiste a un flujo de migración a través del cual distintas poblaciones van colonizando las diferentes regiones del planeta. En este proceso, *H. sapiens* desplaza a las distintas poblaciones de homínidos originales allí donde las había. El caso más estudiado corresponde a Europa. La llegada de *H. sapiens* al continente europeo hace unos 45.000 años, los conocidos cromañones, desemboca en el desplazamiento y extinción final, hace unos 30.000 años, de las poblaciones neandertales, habitantes de Europa desde su mismo origen evolutivo. La imparable expansión de los hombres anatómicamente modernos los ha llevado a ocupar las áreas más inhóspitas del planeta, desde los ambientes polares a los desiertos pasando por las selvas amazónicas.

### Una nota final

En este capítulo hemos tratado algunos de los aspectos más importantes de la evolución de los homínidos aunque otros muchos los hemos dejado en el tintero. Hemos explorado la historia evolutiva del linaje humano a lo largo de unos 6 ma a la vez que hemos constatado que la diversidad de los homínidos ha sido mucho mayor en el pasado, a pesar de que *H. sapiens* sea la única especie viva del grupo. Además, la diversidad de los australopitecinos es apreciablemente mayor que la observada en el género *Homo*. Se ha propuesto que la cultura (manufac-

tura de industria lítica, lenguaje articulado, etc.) ha absorbido la necesidad del organismo a adaptaciones somáticas, haciéndose, por tanto, mucho menos necesaria su diversificación.

La escasa diferencia genética entre el hombre y el chimpancé sugiere que la evolución fenotípica de los homínidos radica en los genes reguladores del desarrollo (esta circunstancia esta siendo confirmada como una constante en la evolución de los metazoos). Cuándo y por qué se ha modificado esta información genética y cómo se expresa en las cualidades que identificamos como humanas es el desafío de un vibrante campo de investigación. Sin embargo, una cosa sí podemos constatar: la evolución humana, lejos de ser un proceso lineal y simple, es un complejo entramado del que han surgido múltiples especies y formas de relacionarse con la naturaleza. Debemos tener claro que la humanidad actual es una de las muchas que han sido posibles.

### Agradecimientos

Agradezco al Dr. Manuel Soler el ofrecimiento de publicar este trabajo y su cortesía y paciencia ante mis reiteradas demoras, además de sus sugerencias sobre el manuscrito. A mis compañeros del Departamento de Paleobiología del Museo Nacional de Ciencias Naturales con los que he tenido ocasión de discutir algunos aspectos de los temas aquí recogidos, especialmente a José M. Bermúdez de Castro, Markus Bastir y Cayetana Martínez-Maza. La investigación del autor se inscribe en el proyecto BXX2000-1258-CO3-01.

## Bibliografía

- AIELLO, L.C. y DEAN, C. 1990. An Introduction to Human Evolutionary Anatomy. Academic Press, London.
- AIELLO, L.C. y WHEELER, P. 1995. The expensive-tissue hypothesis. *Curr. Anthropol.* 36: 199-221.
- AIELLO, L.C. y ANDREWS, P. 2000. The Australopithecines in review. *Hum. Evol.* 15: 17-38.
- AIELLO, L.C. y COLLARD, M. 2001. Our newest oldest ancestor? *Nature* 410: 526-527.
- ALEXEEV, V. P. 1986. The origin of the human race. Progress Publishers, Moscow.
- ANDREWS, P. 1984. An alternative interpretation of the characters used to define *H. erectus*. En P. Andrews y J.L. Frazer (eds.): The early evolution of man, with special emphasis on Southeast Asia and Africa. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 69: 167-175.
- ANDREWS, P. 1992. Evolution and environment in Hominoidea. *Nature* 360: 641-646.
- ANDREWS, P. 1995. Ecological apes and ancestors. *Nature* 376: 555-556.
- ANTHONY, J. 1951. L'influence des facteurs encéphaliques sur la brisure de la base du crâne chez les Primates. *Ann. Paléont.* 58: 3-11.
- ARSUAGA, J.L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A., CARRETERO, J.M. y CARBONELL, E. 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362: 534-537.
- ASFAW, B., WHITE, T., LOVEJOY, O., LATIMER, B., SIMPSON, S. y SUWA, G. 1999. *Australopithecus garhi*: a new species of early hominid from Ethiopia. *Nature* 284: 629-635.
- BERMÚDEZ DE CASTRO J.M., ARSUAGA J.L., CARBONELL E., ROSAS A., MARTÍNEZ I. y MOSQUERA M. 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276: 1392-1395.
- BERMÚDEZ DE CASTRO J.M., ROSAS A., CARBONELL E., NICOLÁS E., RODRÍGUEZ J. y ARSUAGA J.L. 1999. A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 4210-4213.
- BOGIN, B. 1997. Evolutionary hypotheses for human childhood. *Yrbk Phys. Anthropol.* 40: 63-89.
- BOGIN, B. y SMITH, H. 1996. Evolution of the human life cycle. *Am. J. Phys. Anthropol.* 8: 703-716.
- BROMAGE, T.G. 1989. Ontogeny of the early hominid face. *J. Hum. Evol.* 18: 751-773.
- BROOM, R. y SCHEPERS, G.W. 1946. The South Africa fossil apes. The australopithecinae. Part I. The occurrence and general structure of the South African ape-men. *Transvaal Museum, memoir* 2.
- BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., COPPENS, Y., HEINTZ, E., MOUTAYE A.H.E., y PILBEAM D. 1995. The first australopithecine 2,500 kilometres west of the rift valley (Chad). *Nature*, 378: 273-5.



- BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., COPPENS, Y., HEINTZ, E., MOUTAYE, A.H.E. y PILBEAM, D. 1996. *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espece d'Hominide ancien de la region de Koro Toro (Tchad). C.R. Acad. Sci. Paris, Earth and Planetary Sciences 322: 907-913.
- CELA-CONDE, C.J. 1998. The problem of hominoid systematics and some suggestions for solving it. S. Afr. J. Sci. 94: 255-262.
- COLLARD, M. y WOOD, B. 1999. How reliable are human phylogenetic hypotheses? Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97: 5003-5006.
- COLLARD, M. y AIELLO, L.C. 2000. From forelimbs to two legs. Nature 404: 339-340.
- COON, C.S. 1939. The Races of Europe. Macmillan, Nueva York.
- CHARBERLAIN, A. y WOOD, B. 1987. Early hominid phylogeny. J. Hum. Evol. 16: 118-133.
- DAINTON, M. y MACHO G.A. 1999. Did knuckle walking evolve twice? J. Hum. Evol. 36, 171-194.
- DAMBRICOURT-MALASSÉ, A. 1988. Hominisation and foetalisation (Bolk, 1926). C.R. Acad. Sci. Paris 307: 199-204.
- DART, R. A. 1925. *Australopithecus africanus*: the ape-man of South Africa. Nature 115: 195-197.
- GEE, H. 2001. Return to the planet of the apes. Nature 412: 131-132.
- GIBBONS, A. 2002. In search of the first hominids. Science 295: 1214-1219.
- GOODMAN, M., BAILEY, W.J., HAYASAKA, K., STANHOPE, M.J., SLIGHTOM J. y CZELUSNIAK J. 1994. Molecular evidence on primate phylogeny from ADN sequences. Am. J. Phys. Anthropol. 94: 3-24.
- GOULD, S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Harvard University Press, Cambridge.
- GROVES, C.P. y MAZÁK, V. 1975. An approach to the taxonomy of the Hominoidea. Casopis pro Mineralogii a Geologii 20: 225-247.
- HARVEY, P.H. y CLUTTON-BROCK, T.H. 1985. Live history variation in primates. Evolution 39: 559-581.
- HAILE-SELASSIE, Y. 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. Nature 412: 178-181.
- JOHANSON, D., WHITE, T. D. y COPPEN, Y. 1978. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates; Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. Kirtlandia 28: 1-14.
- KING, W. 1864. The reputed fossil man of the Neandertal. Quarterly J. Sci. 1: 88-97.
- KÖHLER, M. y MOYÀ-SOLÀ, S. 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94:11747-11751.
- LAHR, M.M. 1994 The multiregional model of modern human origins: a reassessment of its morphological basis. J. Hum. Evol. 26:23-56.
- LEAKEY, L.S.B. 1959. A new fossil skull from Olduvai. Nature 184: 491-493.
- LEAKEY, L.S.B., TOBIAS, P.V. y NAPIER, J.R. 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai gorge. Nature 209: 1279-1281.
- LEAKEY, M.G., FEIBEL, C.S., MCDUGALL, I. y WALKER, A. 1995. New 4-million year old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. Nature 376: 565-571.
- LEAKEY, M.G., SPOOR, F., BROWN, F.H., GATHOGO, P.N., KIARIE, C., LEAKEY, L.N. y MCDUGALL 2001. New hominid genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. Nature 410: 433-440.
- LE GROS CLARK, W.E. (1964). The Fossil Evidence for Human Evolution, 2nd ed. Chicago University Press, Chicago.
- LEIGH, S.R. y PARK, P.B. 1998. Evolution of human growth prolongation. Am. J. Phys. Anthropol. 107: 331-350.
- LIEBERMAN, D.E. 1995. Testing hypotheses about human evolution from skulls: integrating morphology, function, development, and phylogeny. Curr. Anthropol. 36: 159-197.
- LIEBERMAN, D.E. 2001. Another face in our family tree. Nature 410: 419-420.
- LIEBERMAN, D.E., MCBRATNEY, B.M. y KROVITZ, G. 2002. The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99:1134-1139
- LINNAEUS, C. 1758. Systema Naturae. Laurentii Salvii, Estocolmo.
- LOCKWOOD, C.A. y FLEAGLE, J.G. 1999. The recognition and evaluation of homaplasmy in primate and human evolution. Yrbk Phys. Anthropol. 42: 189-232.
- LOVEJOY C.O., HEIPLE K.G. y MEINDL, R.S. 2001. Palaeoanthropology: Did our ancestors knuckle-walk? Nature 410: 325-326.
- MARTIN, B.D. 1983. Human brain evolution in an ecological context. Fifty-second James Arthur Lecture. American Museum Natural History, New York.
- McCOLLUM, M. 1999a. Response to "Cladistics and early hominid phylogeny". Science 285: 1211.
- McCOLLUM, M. 1999b. The robust australopithecine face: a morphogenetic perspective. Science 284: 301-305.
- McKINNEY, M.L. y McNAMARA, K.J. 1991. Heterochrony: The Evolution of Ontogeny. Plenum Press, New York.
- PILBEAM, D. 1984. Origen de Hominoideos y Homínidos. Investigación y Ciencia 92: 48-58.
- PILBEAM, D. 2000. Hominoid systematics: the soft evidence. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97: 10684-10686.
- RICHMOND, B.G. y STRAIT, D.S. 2000. Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. Nature 404: 382-385.
- RICHMOND, B.G., BEGUN, D.R. y STRAIT, D.S. 2001. Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. Yrbk Phys. Anthropol. 44:70-105.
- RIGHTMIRE, P. 1996. The human cranium from Bodo: evidence for speciation in the Middle Pleistocene? J. Hum. Evol. 31: 21-39.
- ROSAS, A. 1992. Ontogenia y Filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles de Atapuerca. Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid.
- RUVOLO, M. 1994. Molecular evolutionary processes and conflicting gene trees: the hominoid case. Am. J. Phys. Anthropol. 94: 89-113.
- SACHER, G.A. 1975. Maturation and longevity in relation to cranial capacity in hominid evolution. En R. Tuttle (ed.): Primate functional morphology and evolution. Pp. 417-441. Outon, La Hague.
- SARICH, V. y WILSON, A.C. 1973. Generation time and genomic evolution in primates. Science 179: 1144-1147.
- SCHOETENSACK, O. 1908. Der Unterkiefer des *Homo heidelbergensis* aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. W. Engelmann, Leipzig.
- SENUT, B. PICKFORD, M., GOMMERY, D., MEIN, P., CHEBOI, K. y COPPENS, Y. 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). C.R. Acad. Sci. Paris, Earth and Planetary Sciences 332: 137-144.
- SKELTON, R.R. y McHENRY, H.M. 1992. Evolutionary relationships among early hominids. J. Hum. Evol. 23: 309-349.
- SMITH, B.H. 1989. Dental development as a measure of life history in Primates. Evolution 43: 683-688.
- STEARNS, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- STRAIT, D.S. y GRINE, F.E. 1999. Cladistics and early hominid phylogeny. Science 285: 1210.
- STRINGER, C.B. y ANDREWS, P. 1988. Genetic and fossil evidence for the origins of modern humans. Science 239: 1263-1268.
- STRINGER, C.B. 1996. African Exodus: The Origins of Modern Humanity. Jonathan Cape, London.
- TOBIAS, P.V. 1982. The antiquity of man: Human Evolution. En Human genetics, Part A: The Unfolding Genome. Pp 195-214. Alan R. Liss, Inc, New York,
- VRBA, E.S. 1996. Climate, heterochrony, and human evolution. J. Anthropol. Res. 52: 1-28.
- WALKER, A., LEAKEY, R., HARRIS, J.M. y BROWN, F.H. 1986. 2.5 myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya. Nature 322: 517-522.
- WHITE, T.D., SUWA, G. y ASFAW B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. Nature 371: 306-307.
- WOOD, B. 1992. The origin and evolution of the genus *Homo*. Nature 355: 783-790
- WOOD, B. 1996. Hominid Paleobiology: have studies of comparative development come to age? Am. J. Phys. Anthropol. 99: 9-15.
- WOOD, B. y BROOKS, A. 1999. We are what we ate. Nature 400: 219-220.
- WOOD, B. y COLLARD, M. 1999. The Human genus. Science 284: 65-71.

WOLPOFF, M. 1980. Cranial remains of Middle Pleistocene European hominids. *J. Hum. Evol.* 9: 339-358.

WOLPOFF, M. 1999. *Paleoanthropology*, 2nd edition. McGraw-Hill, Boston.

WOLPOFF, M., WU XIN ZHI y THORNE, A.G. 1989. Modern *Homo sapiens* origins: A general theory of hominids involving the fossil

evidence from east Asia. En *The Origins of Modern Human: A World Survey of the Fossil Evidence*. Pp 411-483. Alan R. Liss, New York.

WOLPOFF, M., HAWKS, J., FRAYER, D.W. y HUNLEY, K. 2001. Modern human ancestry at the peripheries: a test of the replacement theory. *Science* 291: 293-297.

.....

## Lecturas recomendadas

- (1) ARSUAGA, J.L. y MARTÍNEZ, I. 1998. *La especie Elegida*. Temas de Hoy, Madrid. Se trata de un libro general de evolución humana con una introducción a los primates. De fácil lectura, toca los diferentes aspectos de la anatomía humana en un marco cronológico.
- (2) BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. 2001. *El chico de la Gran Dolina*. Crítica, Madrid. Especialmente útil para los interesados en la evolución del ciclo biológico de los homínidos. Con información actualizada sobre desarrollo de la dentición y su utilidad en la reconstrucción de los patrones de crecimiento en especies fósiles.
- (3) CARBONELL, E. Y SALA, R. 2000. *Planeta humano*. Barcelona. Aborda la evolución cultural del hombre y ofrece una crítica de los fundamentos epistemológicos sobre los que se fundamenta el conocimiento del hombre sobre el hombre.
- (4) BOYD, R. y SILK, J.B. 2001. *Cómo evolucionaron los humanos*. Ariel Ciencia, Barcelona. Útil en aspectos generales de ecología y comportamiento de los primates, menos fundado en lo referente a la paleontología humana y fósiles humanos. Contiene CD con vistas en 3D de reconstrucciones del cráneo de diferentes especies fósiles.
- (5) SHREEVE, J. 1995. *The Neandertal Enigma*. William Morrow, New York. Texto de divulgación centrado en la investigación del origen y fin de los neandertales. Combina los datos técnicos con anécdotas producidas alrededor de los científicos y los descubrimientos. Trata también la discusión de los datos cronológicos y moleculares del origen de *H. sapiens*.