

El estado de la cuestión

La filogénesis de los homínidos

Camilo José Cela Conde

La pregunta acerca de qué es un humano tiene una respuesta trivial: cualquier individuo perteneciente a la especie *Homo sapiens*. Pero si nos interrogamos por el *sentido* de lo que es un ser humano, cuáles son los rasgos distintivos respecto de otras especies, cómo evolucionaron y por qué, en qué medida los antecesores nuestros disponían de ellos y dónde y cuándo vivieron esos ancestros, entonces entramos en un terreno de difícil recorrido. En los últimos siete millones de años existieron varias especies a las que cabe llamar «humanas» o, por lo menos, «homínidas». Es éste un repaso breve y muy sintético de lo que supuso tal panorama diverso y dinámico que conduciría, a la postre, a los humanos actuales. Nuestras propias características adquieren una nueva luz cuando se contemplan a lo largo del proceso de su filogénesis.

La descripción e interpretación de la filogénesis de los homínidos –entendiendo así los antepasados de nuestra especie tanto directos como colaterales no compartidos con los chimpancés– ha alcanzado en los últimos años unas dimensiones que hubiesen sido difíciles de anticipar hace tan solo una década. A los géneros de homínidos corrientemente utilizados desde que al venerable *Homo* definido por Linneo se le uniesen en 1925 el de *Australopithecus* (Dart, 1925) y en 1938 el de *Paranthropus* (Broom, 1938), se les añadió en 1995 el *Ardipithecus* (White, Suwa, & Asfaw, 1995), y en 2001 nada menos que otros dos, *Orrorin* (Senut et al., 2001) y *Kenyanthropus* (Leakey et al., 2001). Ya estamos en que la tendencia de los antropólogos a elevar a la categoría de género cualquier ejemplar fósil hallado que muestre características un tanto distintivas respecto de los ya conocidos es grande, y que a lo largo del siglo XX abundaron las propues-

tas en ese sentido que han sido a la larga abandonadas. La poca fortuna del género atribuido en principio a los homínidos robustos de Olduvai (Tanzania), *Zinjanthropus*, o las muchas denominaciones que recibieron los ejemplares de neandertal deberían ponernos sobre aviso ante una dispersión de géneros como la que ha aparecido con el nuevo siglo. Pero no se trata sólo de una cuestión terminológica, que resultaría un tanto hermética y de poco interés para los lectores. Lo que estamos tratando de describir y entender es el tipo concreto de evolución que ha conducido hasta el *Homo sapiens*, amén de las alternativas en forma de adaptaciones diversas al medio ambiente que se fueron quedando por el camino.

La única especie de homínido que existe hoy en día es la nuestra, pero eso no quiere decir apenas nada. Si se mide en términos de presencia temporal, el *Homo sapiens* es un recién llegado con sus alrededores de 150.000 años de existencia. El lapso cubierto por otros parientes cercanos nuestros, ya sean vivos o fósiles, alcanza a menudo varias veces esa cifra. No obstante, existen otros criterios, como es el de la diversidad de hábitats colonizados o la población alcanzada, que pone a nuestra especie en un primer puesto muy notorio entre todas las de los primates. Somos, pues, al fin y al cabo peculiares. Esta aproximación muy resumida intentará ofrecer algunas claves acerca del por qué.

¿Qué somos los homínidos?

I. Los rasgos propios del linaje humano

Si aceptamos los seis géneros mencionados como los que forman parte de los homínidos –siendo así que no sería difícil encontrar autores que rechazan algunos de ellos–, nos faltaría saber cómo entendemos el conjunto de todos ellos. De acuerdo con un criterio técnico ampliamente aceptado, los homínidos son los seres humanos actuales y todos sus antecesores, tanto directos como colaterales, que no lo son a su vez de los chimpancés o de cualquier otro simio actual. Esa forma de ver las cosas está sesgada de forma muy clara por las especies que existen en estos momentos. Si no se hubiesen extinguido los australopitecos o los parántropos ¿los incluiríamos también como “homínidos”? La pregunta no es tan estúpida como parece. No se trata tanto de especular acerca de hasta dónde llegan nuestras capacidades de autocontemplación en el terreno de la taxonomía como de entender qué es lo que hay oculto bajo un término

como el de homínido. Si damos por bueno que los chimpancés y los humanos somos primates muy parecidos en bastantes cosas, pero también muy distintos en otras, se trataría de detallar primero en qué consisten esas diferencias y qué papel jugaron en el proceso de separación de los linajes. Por desgracia, casi todos los rasgos distintivos más notorios que nos separan de los chimpancés son funcionales. Hablamos con un lenguaje de doble articulación. Disponemos de códigos morales muy complejos. Nos extasiamos ante nuestras propias producciones artísticas. Se trata de diferencias tan importantes que el mismísimo Darwin, en su *Descent of Man* (1871) sostuvo que el sentimiento moral es la clave de la humanidad. Pero ni la moral, ni el lenguaje, ni las valoraciones artísticas se fosilizan (aunque sí quedan en el registro fósil o en el arqueológico algunas pruebas relacionadas con esas conductas). No obstante, dos rasgos anatómicos de cuya presencia en el camino de la filogénesis de los homínidos existen numerosos indicios son propios en exclusiva de los homínidos: el aparato locomotor necesario para la bipedia y el esmalte dental grueso en los molares. Se trata de rasgos a los que técnicamente se denomina “apomórficos”, es decir, derivados y propios de un linaje evolutivo, y en este caso también “sinapomórficos”, comunes en todas las especies de dicho linaje. Todos los homínidos son bípedos; todos ellos (con una excepción que discutiremos luego) cuentan con esmalte dental grueso. Para entender el sentido de algo así será necesario, no obstante, aclarar un poco más qué es un linaje y de qué manera interviene en la reconstrucción que hagamos del proceso evolutivo.

¿Qué somos los homínidos?

II. La clasificación de nuestro linaje

Desde los tiempos de Hennig, el autor que dio paso a la hoy muy influyente escuela cladística de interpretación de los procesos evolutivos, la clasificación se realiza tomando en cuenta como principal –y casi único– criterio la mayor o menor proximidad filogenética. Entendiendo la filogénesis como un proceso de evolución en el que van apareciendo nuevas especies que, a su vez, darán origen más tarde a otras, nos encontramos con una especie de arbusto en el que cada rama es un linaje separado (una especie originaria y todas aquellas a las que ha dado lugar con el paso del tiempo). Por razones que sería prolijo explicar aquí, Hennig (1965) consideró el

proceso de especiación de manera un tanto ideal como un acontecimiento instantáneo en el que una especie existente A da paso a dos nuevas, B y C, a la vez que A se extingue. De tal suerte, B y C son el comienzo de dos linajes que irán originando nuevas especies a su vez (vid. figura 1). El episodio (que Hennig da idealmente por instantáneo) de la especiación se denomina “nodo”, y cada linaje que se origina en un nodo es conocido como “clado”. Los linajes que se originan en cada nodo se denominan “grupos hermanos”, y la operación fundamental de la taxonomía basada en la cladística consiste en identificar en el registro fósil, dentro del maremágnum de especímenes con el que nos encontramos, cuáles son los grupos hermanos para poder entender cómo tuvo lugar el proceso de evolución.

La manera común de representar los grupos hermanos para poder entender cuáles son las relaciones de proximidad o lejanía entre distintas especies es por medio de cladogramas. Los cladogramas (vid. figura 2) representan sólo relaciones entre grupos hermanos. No son una imagen directa del proceso de evolución, aunque a menudo se confundan ambos aspectos. Así la figura 2 establece que el grupo hermano de nosotros, los humanos, es el de los chimpancés, y el grupo hermano de los chimpancés+humanos es el de los gorilas. Pero no dice nada acerca de cuáles son los antecesores de unos y otros. Para ello habría que entrar en la consideración de las especies fósiles y, llegado este punto, el cladograma puede convertirse muy pronto en algo controvertido y difícilísimo de establecer. Ya mencionaremos algo al respecto. Lo que el cladograma de los simios superiores nos indica es que, si cualquier taxonomía aceptable debe basarse en grupos homólogos, es decir, en clados o linajes –sin mezclar especies pertenecientes a distintos clados–, entonces la taxonomía clásica que separaba a los homínidos de los póngidos, entendiendo como tales al conjunto de todos los simios superiores (gorilas+chimpancés+orangutanes), es inadecuada. Las unidades taxonómicas correctas deben agrupar a los chimpancés y los humanos frente a los gorilas, al conjunto de los simios africanos más los humanos frente a los orangutanes, y así.

Falta por establecer cuál es el rango que daremos a cada uno de esos linajes. Los humanos formamos una única especie (*Homo sapiens*) frente a las dos (*Pan troglodites*, *Pan paniscus*) de los chimpancés. Pero si añadimos los ejemplares fósiles, en el clado humano aparecen muchas otras especies distintas a la nuestra. Todas ellas se agrupan como hemos visto en un mismo grupo hermano al de los chimpancés pero ¿qué somos todos los homínidos? ¿Una familia

–Hominidae–, como propuso Simpson (1931)? ¿Una tribu –Homini–, de acuerdo con Schwartz y colaboradores (1978)? Esas dos alternativas son las más corrientes hoy, pero existen otros puntos de vista como el de Goodman y colaboradores (1998) que reducen todos los homínidos a un subgénero, *Homo homo*¹, paralelo al de los chimpancés –*Homo pan*. El problema es serio, porque aun cuando todos los especialistas están bastante de acuerdo en cuanto al contenido del taxón de los homínidos (no se está diciendo que los chimpancés sean una especie a considerar dentro del clado humano), la dispersión de nombres confunde y, salvo que sepamos quién es el autor que firma un trabajo, resulta hoy imposible, por ejemplo, saber a qué se refiere cuando habla de “la familia de los homínidos.” ¿Entran en ella los simios africanos o no? Un coloquio internacional celebrado en 2000 en la Universidad de las Islas Baleares, al que acudió gran parte de los especialistas actuales en sistemática humana, hizo público un documento final en el que se solicitaba tratar con prudencia y de forma conservadora la taxonomía de los homínidos (Cela-Conde et al., 2001), aunque no sin animar a que se avanzase en el estudio de otras categorías como la de tribu. Si hay que hacer caso a ese documento, los homínidos, en espera de que se imponga otro tipo de acuerdo, deberían ser clasificados como una familia, Hominidae, tal como se ha hecho tradicionalmente, pero sin agrupar a los simios en una familia Pongidae que vulneraría las reglas de la cladística. Los chimpancés, como grupo hermano, deben contar con una familia propia, Panidae.

Mirando en el sentido opuesto, nos falta detallar cuáles son las especies que forman parte de los géneros mencionados. Aquí el consenso es mucho más difícil, y las distintas posturas se dispersan hasta la saciedad. Como hay que optar por alguna clasificación entre las muchas que proliferan, me permitiré echar mano aquí de la que se incluye en un volumen reciente (Cela Conde & Ayala, 2001) (ver tabla 1).

¿Qué somos los homínidos?

III. Alternativas en la hominización

A mediados del siglo XX el panorama más común de la filogénesis de nuestra familia era bastante simple. Una única especie de

¹ Se trata de una postura a mi entender exagerada (las razones acerca del por qué pueden encontrarse en (Cela-Conde, 2001).

homínido había sido la protagonista en cada momento de la evolución lineal, de forma que se había producido una sucesión ordenada de estadios desde los australopitecinos, pasando por los pitecantropinos, hasta llegar a neandertales y, por fin, a los humanos de aspecto moderno (Brace, 1965, por ejemplo). El proceso había sido gradual, a la manera de una escala en la que se van ascendiendo peldaños ordenados, y muy largo. Se creía disponer de pruebas fehacientes acerca de la presencia de homínidos en el Mioceno medio, entendiéndolo como tales los ejemplares procedentes de los yacimientos de Siwaliks, Pakistán, atribuidos al género '*Ramapithecus*' (Pilbeam, 1966). Los ejemplares más antiguos de '*Ramapithecus*' podrían tener unos 12,5 millones de años de edad.

Autores como Goodman, Sarich y Wilson, procedentes del campo de la genética, impusieron un cambio profundo en esa forma de ver las cosas. Por un lado, las semejanzas del sistema inmunológico de los diversos simios y los humanos y la propia distancia genética que existe entre todos ellos hacían inviable tanto una historia muy antigua de los homínidos como una clasificación de todos los simios en un clado hermano al nuestro. Humanos y chimpancés éramos tan semejantes en nuestros genes que debíamos habernos separado tan solo alrededor de cinco millones de años atrás, es decir, a comienzos del Plioceno.

Por su parte, los descubrimientos de Koobi Fora, en la orilla de Levante del lago Turkana (Kenia), se encargaron por sí solos de desmontar la idea de una evolución simple y lineal. Tres y quizá hasta cuatro especies distintas de homínidos habían coincidido allí en el entorno de unos dos millones de años atrás (Leakey & Walker, 1976). La proliferación posterior de excavaciones en todo el valle del Rift terminaría ampliando el panorama de géneros y especies de los homínidos del Mioceno tardío y el Plioceno hasta convertirlo en una maraña difícilísima de interpretar. La tabla 1 incluye cinco géneros –*Orrorin*, *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Kenyanthropus*, *Paranthropus* y *Homo*– y hasta dieciocho especies en nuestro linaje, siendo así que no costaría demasiado trabajo encontrar propuestas aun más diversificadoras. ¿Hay que renunciar, pues, a ofrecer un esquema asequible de lo que sucedió en la filogénesis de los homínidos?

A título de paradoja, los últimos géneros propuestos en 2001 contribuyen a que el panorama se aclare un tanto. Si nos ajustamos a la sucesión de los géneros, la filogénesis de los homínidos más antiguos puede representarse mediante algo parecido a la letra griega Ψ . Un primer género muy cercano al momento de separación de

los clados chimpancé y humano, el *Orrorin*, de seis millones de años de edad, daría paso a los australopitecos que se prolongarían desde los 4,4 m.a. del *A. anamensis* a los 2,5 del *A. garhi*. Se trata de seres que habían colonizado el suelo del bosque tropical gracias a su locomoción bípeda. Pero a medio camino de la evolución de los australopitecos, en el entorno de los 3,5 m.a. atrás, tuvo lugar una cladogénesis que haría aparecer la gran alternativa de adaptación de los homínidos a las condiciones de las sabanas de África, surgidas a causa del enfriamiento del planeta. Por un lado, unos seres que desarrollaron mandíbulas y dientes aptos para aprovechar las plantas y raíces duras de la sabana: los *Paranthropus*. Por otro, el grupo de homínidos que mantuvo una alimentación menos especializada, con probable incremento del consumo de carne y dueños de un cerebro en expansión: los *Kenyanthropus*. Estos últimos darían lugar más tarde a la rama que explotó los recursos del carroñeo mediante la construcción de herramientas: los miembros de nuestro género, *Homo*².

Más adelante veremos con mayor detalle las razones que justifican un esquema así. Vaya por delante que deja de lado a los *Ardipithecus ramidus*; las razones del olvido se verán también al describir los ejemplares de ese taxón.

Los homínidos más antiguos: *Orrorin*

El miembro más antiguo que conocemos hoy de nuestra familia es, de hecho, uno de los últimos descubiertos. En los meses de octubre y noviembre de 2000, el equipo de investigación dirigido por Brigitte Senut y Martin Pickford encontró en las colinas Tugen, Kenia, materiales dentales y postcraneales de homínidos de 6 millones de años de antigüedad. En la presentación de los hallazgos, Senut y

² Por razones que tienen que ver con las reglas de la taxonomía, la denominación correcta de los géneros debería ser otra. Los *Australopithecus afarensis* deben ser denominados *Praeanthropus africanus*, (Senyürek, 1955) y, en consecuencia, todos los demás ejemplares atribuidos a *Australopithecus* (*A. anamensis*, *A. babrelghazali*, *A. garhi*) habrían de trasladarse al género *Praeanthropus*. La excepción sería el *Australopithecus africanus* definido por Dart en 1925 y que se ha tenido aquí por un parántropo. Siendo así, todos los demás parántropos (*P. aethiopicus*, *P. robustus*, *P. boisei*) deben ser clasificados como *Australopithecus* también. Seguir esas normas correctas habría llevado, no obstante, a una cierta confusión, así que se ha optado por mantener las denominaciones más comunes.

Pickford se refirieron a esos especímenes –por motivos patentes– como *Millenium Man*, y poco después las noticias científicas acerca del descubrimiento quedaron adornadas por matices sensacionalistas cuando las autoridades keniatas detuvieron a Pickford acusándole de intrusismo y excavación ilegal. Si dejamos de lado esos aspectos secundarios, el *Millenium Man* supone un descubrimiento de enorme importancia tanto por la edad de los especímenes, muy cercana a la de la separación de pánidos y homínidos, como por la presencia de materiales dentales y postcraneales que permiten aclarar cuáles son los rasgos primitivos de nuestra familia, los heredados de antecesores compartidos con los simios.

En la descripción de los fósiles, Senut y colaboradores (2001) indican que su esmalte dental grueso, su dentición pequeña en comparación con el tamaño del cuerpo y la forma de los fémures indican que se trata de homínidos que se diferencian tanto de *Ardipithecus* (con esmalte dental fino) como de *Australopithecus*, cuya dentición es más grande y cuyo fémur se acerca menos que el de *Orrorin* al de *Homo*. En consecuencia Senut y colaboradores (2001) definieron el nuevo género y especie *Orrorin tugenensis*, con la mandíbula fragmentaria en dos piezas BAR 1000'00 como holotipo (el ejemplar que define el taxón). *Orrorin* significa “hombre original” en Tugen y la especie honra el topónimo de las colinas en las que fueron descubiertos los fósiles.

Orrorin cuenta con una mezcla de rasgos primitivos –los caninos, incisivos y premolares son semejantes a los de los simios y el húmero y la falange tienen la anatomía propia de un ser trepador– y rasgos derivados –el fémur indica que se trata de un ser bípedo y los molares, relativamente pequeños, cuentan con esmalte dental grueso. De acuerdo con la idea original de Darwin acerca de nuestros antepasados remotos, eso es del todo previsible por la cercanía de los ejemplares de Tugen al proceso de separación de los linajes evolutivos de pánidos y homínidos. Pero las características del *Millenium Man* ¿justifican todo un género nuevo? Quizá fuese más prudente considerarlo como un miembro fundador del género *Australopithecus* que no ha desarrollado todavía de manera notoria sus rasgos derivados propios, como es la megadontia. El énfasis puesto por Senut y colaboradores (2001) en un aparato locomotor más moderno que el de los australopitecos sería un argumento en contra de la consideración de *Orrorin* como un australopitecino primordial, pero Aiello y Collard (2001) proporcionan argumentos que ponen en duda la presencia de una separación tan antigua entre dos

tipos diferentes de locomoción, sosteniendo que el rango de variación de ése carácter es muy similar entre los distintos australopitecinos, los *Orrorin* y los *Homo*.

¿Qué son los ardipitecos?

En términos de antigüedad, los siguientes ejemplares que han sido atribuidos, no sin controversia, a los homínidos proceden de Etiopía y tienen un millón y medio de años menos que el *Millenium Man*. Un lapso tan enorme de tiempo hace suponer que sus rasgos serían por necesidad un tanto distintos a las de los *Orrorin*. Pero si se toma la evolución como un vector direccional en el que los rasgos derivados se van desarrollando a la vez que los primitivos se pierden, entonces nos encontramos con un problema difícil de resolver.

En el año 1994 White y colaboradores publicaron el descubrimiento en Aramis (Etiopía) de hasta diecisiete ejemplares de supuestos homínidos muy antiguos, de 4,4 m.a. (White, Suwa, & Asfaw, 1994), a los que clasificaron como *Australopithecus ramidus*. Un año más tarde incluyeron esos seres en un nuevo género de la familia Hominidae, *Ardipithecus*. Los ardipitecos son, entre todos los homínidos, los únicos con una capa fina de esmalte dental en sus molares, como los simios africanos. De ahí que no tardase en plantearse si estaríamos en realidad ante unos seres pertenecientes a linaje evolutivo de los chimpancés (cosa que convertiría a los ardipitecos en unos fósiles del todo excepcionales, por cierto, dado que no se conoce antepasado directo alguno de nuestros más cercanos parientes primates).

El rasgo del esmalte dental es un tanto peligroso para establecer filogenias en función de ese único carácter, y ha dado pie, en la historia de la antropología, a confusiones de tanto calibre como la que atribuyó al '*Ramapithecus*' el carácter de homínido. Tanto White y colaboradores (1994) como Fischman (1994) recordaron, a propósito de los ardipitecos, la necesidad de tomar en cuenta aspectos globales y coordinados de la forma de los dientes y los aspectos de la alimentación siempre que se trate de clasificar los especímenes. En cualquier caso, el descubrimiento de *Orrorin* parece forzar la colocación de los ardipitecos en una rama lateral de nuestro linaje si no deben salir del todo de él. Así piensan Senut y colaboradores (2001). Un punto de vista por completo diferente es el de Haile-Selassie, quien en julio de 2001 describió 11 ejemplares pertenecientes al me-

nos a cinco individuos distintos hallados en la zona paleontológica de Middle Awash (Etiopía), y atribuibles al taxón *Ar. ramidus* (Haile-Selassie, 2001), aunque a una subespecie distinta a la de Aramis, *Ar. ramidus kadabba* (kadabba significa antecesor basal de la familia, en la lengua de Afar). Su edad está comprendida entre 5,2 y 5,8 ,m.a., lo que añade un millón de años más a los ardirpitecos. Y aunque el estudio del espesor del esmalte de los nuevos ejemplares no está terminado, parece ser más grueso que el de los *Ar. ramidus* anteriormente descritos. Los rasgos postcraneales de estos nuevos (y más antiguos) ardirpitecos muestran para Haile-Selassie que eran bípedos, lo que les otorga en pleno derecho su emplazamiento como miembros de nuestro linaje.

Los australopitecos

Ya sea por medio sólo de *Orrorin*, o de este género y el de *Ardipithecus*, los especímenes cercanos a la aparición de los homínidos están hoy bastante bien documentados. Se trata de unos seres de bipedismo incipiente, que conservarían una buena parte de su capacidad anterior de trepa a los árboles. De hecho, desde el año 1979 se contaba con una prueba fehaciente de la existencia de una locomoción bípeda muy antigua. Fue entonces cuando se describieron las series de huellas dejadas en una capa de cenizas del yacimiento de Laetoli (Tanzania), hace nada menos que tres millones y medio de años, por al menos dos individuos que caminaban sobre sus dos pies (Leakey & Hay, 1979). Pero ¿de qué seres se trataba? Un yacimiento etíope a unos 300 kilómetros al nordeste de Addis Abeba, el de Hadar, proporcionó la posible respuesta. Allí se encontró en noviembre de 1974 una gran cantidad de restos de un mismo ejemplar, A.L. 288-1, más conocido como *Lucy*. Con una edad de 3 m.a., *Lucy* –una hembra adulta y de un tamaño de alrededor de un metro de estatura– es uno de los ejemplares más completos que existen de los homínidos del Plioceno, proporcionando pruebas valiosísimas acerca de esa etapa en la evolución de nuestro linaje. Las diferencias con los demás australopitecos conocidos hizo que los descubridores del A.L. 288-1 otorgasen a ese ejemplar y otros de los yacimientos de Hadar y Laetoli la clasificación de *Australopithecus afarensis* (Johanson, White, & Coppens, 1978). Los afarensis son bípedos, aunque no de manera completa, muestran un gran dimorfismo sexual y cuentan con una capacidad craneal semejante a la de los chimpancés. Lo completo del ejemplar A.L. 288-1 permitía, así, disponer de una

prueba directa que confirmaba la idea, viva desde la época en que Raymon Dart describió el *Niño de Taung*, de que los homínidos habían alcanzado mucho antes la postura bípeda que los cerebros de gran tamaño.

Veinte años después del hallazgo de *Lucy*, Meave Leakey y colaboradores describieron otro tipo de australopiteco un millón de años más antiguo que el afarensis y procedente de los yacimientos de Kanapoi y Allia Bay (Kenia), el *A. anamensis*, cuyos rasgos se parecen más a los de los homínidos posteriores que los de *Lucy* y sus congéneres (Leakey et al. 1995). Otros australopitecos distintos, el *A. garhi* (Asfaw et al., 1999) y el *A. babrelghazali* —único hallazgo fuera de Sudáfrica o el Rift— (Brunet et al., 1995), completan un panorama muy diverso durante el final del Mioceno y el Plioceno. El comienzo de nuestro camino evolutivo parece que dio muchos pasos en distintos sentidos y siguió no pocos recovecos.

Homínidos robustos y gráciles

Hemos hablado de los australopitecos sin hacer apenas justicia a Dart, quien nada menos que en 1925 propuso la existencia de homínidos de ese género al describir al *Niño de Taung* como *Australopithecus africanus* (Dart, 1925). Por aquella época el fraude de Pilt-down había confundido no poco a los antropólogos, como prueba —amañada— de que un gran cerebro era la primera conquista de nuestros antepasados al separarse de los simios. También se creía entonces que el proceso de la evolución primera de nuestro linaje había tenido lugar en Asia, así que la propuesta del *A. africanus*, un ser de Sudáfrica y capacidad craneal muy pequeña, obtuvo un eco bastante hostil. Pero los trabajos de Robert Broom encaminados a demostrar la existencia de homínidos muy antiguos en los yacimientos sudafricanos, amén de lograrlo, dieron con otro tipo diferente de ser, mucho más robusto que el *A. africanus*, al que Broom denominó *Paranthropus robustus* (Broom, 1938). Se ponía en marcha así una de las interpretaciones más extendidas de los pasos claves de la evolución de los homínidos: la separación en un clado robusto y otro grácil producida como resultado de la adaptación a las sabanas abiertas. En su versión más extendida, el modelo une el bipedismo, la colonización de las sabanas y la aparición de las herramientas líticas como medio de adaptación de una de las dos ramas, la grácil, en tanto que la rama robusta —que no construye herramientas— se especializa en la alimentación vegetal más dura de las praderas abiertas.

La separación en las ramas robusta y grácil coincidiría, según este modelo muy ampliamente aceptado, con el episodio de enfriamiento del planeta que, hace 2,5 m.a., forzó la aparición de grandes espacios abiertos. Habrían aparecido entonces los dos brazos laterales de aquella letra a la que nos referíamos antes (figura 3).

Con distintas precisiones y adaptaciones, el modelo bipedismo-cultura-sabana ha sido el que mejor ha descrito durante muchos años el proceso de evolución del linaje humano en el Plioceno (vid. Cela-Conde, 1996). Siempre que separemos el episodio de la aparición del bipedismo del de la colonización de las sabanas (transcurren alrededor de tres millones de años entre uno y otro), entendamos que los ejemplares tenidos hoy por “gráciles” no son los que describió Dart, y maticemos el papel de la alimentación de los distintos linajes, el único pero que cabe poner al modelo clásico es el que ya hemos mencionado al principio del artículo. Es posible que el nodo que separa los clados robusto y grácil tenga 3,5 millones de años y no los 2,5 dados por buenos antes de la aparición del *Kenyanthropus*. Con la descripción de esos seres gráciles muy antiguos (Leakey et al., 2001), el *Niño de Taung* (*A. africanus*) puede ser considerado el primer homínido del clado robusto dando lugar al esquema contenido en la figura 3.

El linaje robusto

En 1938 Robert Broom identificó un fragmento craneofacial con cinco dientes y algunas otras partes del esqueleto asociadas (TM 1517) que procedía del yacimiento sudafricano de Kromdraai como propio de un homínido muy masivo, distinto a los *Australopithecus africanus* hallados antes en la localidad muy próxima de Sterkfontein y en la más alejada de Taung. Broom (1938) propuso el taxón *Paranthropus robustus* para albergar ése y otros ejemplares que fueron apareciendo, siempre en Sudáfrica. Pero a los homínidos robustos sudafricanos se les uniría en 1956 el ejemplar OH5, *Dear Boy*, descubierto por Mary Leakey en 1956 en Olduvai (Tanzania), clasificado por su marido, Louis Leakey inicialmente como *Zinjanthropus boisei* (Leakey, 1958), y tenido hoy por un parántropo, *P. boisei*.

La mayor parte de lo que se sabe hoy de los parántropos del Rift, los boisei, procede de los ejemplares de Koobi Fora (Kenia). Desde 1966, ejemplares como el KNM-ER 406 indican que en un entorno cercano a los 2 millones de años los homínidos robustos habían colonizado la orilla Este del lago Turkana. Se trata de unos seres aún

más masivos que los parántropos de Sudáfrica, con molares más anchos y cresta sagital acusada como indicios del desarrollo del aparato masticatorio necesario para el tipo de alimentación especializada del linaje robusto.

De la otra orilla del lago, la Oeste, procede un ejemplar muy antiguo y muy robusto que provocó en su día una de las muchas tormentas del mundo de la paleoantropología. En 1985, Alan Walker y sus colaboradores encontraron en la cuenca de Lomekwi, West Turkana, un ejemplar al que se dio el número de registro KNM-WT 17000 con una edad de 2,50 m.a. (Walker et al. 1986). Se trata de un cráneo muy masivo, con un esqueleto facial muy ancho. La capacidad craneal es muy baja, de unos 410 cm³, pero la cresta sagital es, por contra, enorme, la más grande de todos los homínidos. La impresión que da el cráneo es, desde luego, la de un ejemplar hiperrobusto. Al clasificar el hallazgo, Walker y colaboradores plantearon que quizá se tratase de una especie diferente a la de *P. boisei*. En ese caso, y teniendo en cuenta que Arambourg y Coppens habían clasificado veinte años atrás una mandíbula robusta hallada en el yacimiento Omo de la Formación Shungura como *Paraustralopithecus aethiopicus*, los ejemplares de West Turkana pertenecerían, en opinión del equipo de Walker, a esa misma especie, aunque no se justificaría asignarla a un género diferente del de los parántropos. De todas formas, Walker y colaboradores sólo otorgaron al KNM-WT 17000 el rango de *P. aethiopicus* de forma tentativa y siempre que no se tratase de un *P. boisei*, sin más.

La cuestión que, para Walker y colaboradores (1986), resuelve el ejemplar KNM-WT 17000 es la del sentido que puede tener la presencia de rasgos comunes en los ejemplares robustos de Sudáfrica y África del Este. Las características comunes que comparten los robustos sudafricanos y los de África del Este serían pues, para Walker y colaboradores (1986), homoplasias –rasgos análogos que se han fijado por separado en los dos linajes– y no cabría por tanto hablar de la existencia de un “clado robusto”. Los australopitecinos robustos formarían en realidad dos clados: uno con la sucesión *P. aethiopicus* - *P. boisei* y otro con *P. robustus*. Las distintas especies clasificadas así pertenecerían a dos linajes separados y no cabría agruparlos en un único género.

No obstante, en la conclusión del volumen editado por Grine sobre la historia evolutiva de los australopitecinos robustos este autor sostiene que el hallazgo del KNM-WT 17000 tiene el efecto contrario del que apuntan Walker y colaboradores (1986): indica que algunos

de los rasgos compartidos por los *P. robustus* y los *P. boisei* deben ser considerados sinapomorfias (caracteres homólogos compartidos filogenéticamente) y no homoplasias (convergencias por analogía) (Grine, 1988). Para Grine la alternativa más fuerte continúa siendo todavía la de un sólo clado, un grupo monofilético que agrupa a todos los australopitecinos robustos y justifica el clasificarlos dentro del género común de *Paranthropus*.

Puede verse, pues, que la polémica acerca de si los australopitecinos robustos forman un grupo monofilético o no sigue en el aire. No obstante, ha dado un giro —el último, por ahora— gracias al hallazgo de un ejemplar muy completo de cráneo de *P. boisei*, KGA10-525, en el yacimiento de Konso (Etiopía), que supone la primera asociación completa de cráneo y mandíbula de *P. boisei* (Suwa et al., 1997). KGA10-525 incorpora algunos rasgos, como el comienzo de la cresta sagital, impropios de los *P. boisei* y *P. robustus* conocidos hasta entonces y que sólo estaban presentes en el KNM-WT 17000, *P. aethiopicus*. Otros rasgos se encuentran también en los límites o incluso fuera de los rangos de variación de los ejemplares robustos anteriores. Para Suwa y colaboradores, eso demuestra que ciertos rasgos considerados antes como funcional y adaptativamente significativos, hasta el extremo de ser considerados como fundamentales para atribuir la pertenencia a una u otra especie, podrían ser en realidad polimorfismos que proporcionan una variación grande entre las diversas poblaciones. El ejemplar-tipo de *P. boisei*, OH 5 de Olduvai, sería, así, un espécimen “extremo” (Delson, 1997) de la especie, mientras que tanto los *P. boisei* de Turkana como los descubiertos en Konso supondrían seres de morfología intermedia entre los de Olduvai y los *P. robustus* sudafricanos.

El linaje grácil

A través de una evolución no lo bastante conocida por el momento, los miembros más antiguos del linaje grácil de los homínidos, los *Kenyanthropus* dieron lugar al género que alberga nuestra especie actual, los *Homo*.

Kenyanthropus es un género propuesto hace muy poco tiempo para albergar los ejemplares de 3,5 m.a. de West Turkana (Kenia) como el KNM-WT 40000, un cráneo muy completo con menor proyección facial (prognatismo) que los australopitecos o los parántropos y que, por ese motivo, recibió el nombre de *Kenyanthropus platyops* (M. Leaky et al 2001). La cara del *K. platyops* recuerda bas-

tante a la de un ejemplar grácil de la orilla Este de Turkana hallado con anterioridad y que protagonizó un sonoro debate acerca de su edad hasta situarse ésta en unos 1,9 m.a., el KNM-ER 1470 (Leakey, 1973). El 1470 se clasificó –con dudas acerca de su especie– como perteneciente al género *Homo*, aunque su parecido con el *K. platyops* justifica el situarlo ahora en ese linaje.

Homo es un género definido nada menos que por Linneo, y alberga la única especie de homínido que sobrevive hoy. Pero ¿cuál es su origen? En 1964 Louis Leakey, Tobias y Napier propusieron el taxón *Homo habilis* como correspondiente a diversos ejemplares gráciles del yacimiento de Olduvai (OH 7, OH 8, OH 13, OH 6 y OH 4) con algo menos de 1,8 m.a. de edad (Leakey, Tobias, & Napier, 1964). “Habilis” significa en latín “capaz, habilidoso, mentalmente desarrollado, vigoroso” como apuntaron los propios autores, de tal manera que el nombre reflejaba la convicción de que se trataba del primer fabricante de utensilios líticos, siendo esa manipulación de herramientas la clave adaptativa de su supervivencia como carroñero en las sabanas abiertas. Tras las discusiones que adornan siempre la propuesta de cualquier nueva especie de homínido, el *H. habilis* se ganó su lugar en la evolución humana, aunque recientemente Wood y Collard han objetado la pertinencia de incluirlo dentro del género *Homo* (Collard & Wood, 1999; Wood & Collard, 1999). Desde entonces se han encontrado ejemplares de ese taxón en diversos yacimientos del valle del Rift y quizá también lo son algunos de Sudáfrica. La más antigua asociación de utensilios líticos y restos de homínidos en un mismo yacimiento corresponde a un *H. habilis*, AL 666-1, de Hadar (Kimbel et al., 1996).

Más importante todavía que la propuesta del *Homo habilis* es la idea de la evolución humana que encierra el hecho en sí de considerar miembros del género *Homo* a todos aquellos seres que construyeron herramientas, tanto por el hecho de tallarlas como por los cambios cognitivos necesarios para poder llegar a hacerlo. Los *H. habilis* no habían desarrollado aún unos grandes cerebros pero, al decir de Tobias, y mediante el examen de las huellas dejadas por sus córtex en algunos moldes interiores fósiles que se conservan de los cráneos, sí que habría comenzado en ellos la reorganización cortical responsable del lenguaje (Tobias, 1971). De ahí a obtener el lenguaje de doble articulación habrían sido necesarios muchos otros cambios que cuesta relacionar con formas fósiles determinadas. Más adelante veremos algunas pruebas indirectas de lo que pudo ser la

evolución del sistema mental capaz de utilizar el lenguaje tal como lo conocemos nosotros³.

A partir del *Homo habilis* la tendencia inmediata del género es la del crecimiento del tamaño del cuerpo, el aumento de la capacidad craneal, el desarrollo de estructuras de locomoción idénticas a las nuestras y, como factor de enorme importancia, la salida por primera vez de los homínidos fuera de África. Entre cerca de dos y menos de medio millón de años atrás los homínidos del género *Homo* colonizan todo el Viejo continente (Asia y Europa, junto a África) y desarrollan tradiciones culturales mucho más complejas –con los magníficos bifaces achelenses– que las del *Homo habilis*. ¿Qué especie es ésa tan viajera y capaz? De nuevo difieren los especialistas, que o bien engloban todos los miembros de *Homo* de ese lapso en *Homo erectus* o bien distinguen entre los erectus asiáticos (*H. erectus strictu sensu*) y los africanos (*H. ergaster*). Para evitar tener que pronunciarse se puede hablar de los homínidos del grado erectus que, en el Pleistoceno Medio, eran ya los únicos miembros de la familia supervivientes. Gracias al ejemplar KNM-WT 15000 de Nariokotome, en la orilla Oeste del lago Turkana (Kenia) (Brown et al. 1985), sabemos que los homínidos del grado erectus eran seres de gran tamaño corporal, superior en mucho al promedio de los humanos actuales. También eran grandes viajeros. Si los yacimientos africanos en que se encuentran erectus son los mismos que hemos ido examinando en el Rift y Sudáfrica, se les añaden ahora otros fuera de África como los de Java (Trinil, Solo, Ngandong, Sangiran, Modjokerto), con el famosísimo *Pithecanthropus erectus* descubierto en Trinil por Eugene Dubois a finales del siglo XIX (Dubois, 1894) como mejor ejemplo. Fue ése el primer ejemplar de homínido buscado expresamente para confirmar las ideas de Darwin. También en China existen *H. erectus* en diversos lugares de los que la cueva de Zhoukoudian, cerca de Pekín (o Beijing, como se transcribe ahora) es el más conocido.

¿Hay *Homo erectus* en Europa? Esa pregunta se contesta de manera muy distinta antes y después de los descubrimientos de Atapuerca. Gracias a ellos se ha confirmado la existencia de homínidos de unos 800.000 años en uno de los yacimientos de allí. Pero Bermúdez

³ El KNM-ER 1470 al que aludíamos antes es un ejemplar de capacidad craneal superior incluso a la de los *Homo habilis*, pero con una morfología facial y dental de aspecto más antiguo. En base a esas diferencias se ha propuesto incluirlo en una especie algo distinta, el *Homo rudolfensis* (Alexeev, 1986). Como hemos visto, existen hoy motivos para considerarlo un keniantropo.

de Castro y colaboradores prefirieron adjudicar una nueva especie a los ejemplares como ATD6-69, un cráneo parcial juvenil (Bermúdez de Castro et al., 1997), enfatizando que se trata del antecesor común de los homínidos posteriores (neandertales y humanos de aspecto moderno).

La transición a nuestra especie

El problema de cómo dieron lugar los homínidos del grado erectus a nuestra propia especie es uno de los que más ha animado el panorama reciente de la antropología, con dos hipótesis excluyentes entre sí. Para la hipótesis de la evolución multirregional, se produjeron evoluciones múltiples en muchos lugares diferentes del mundo antiguo, con intercambio genético entre las poblaciones existentes. El pase de erectus a sapiens puede detectarse casi en todas partes, y todos esos eslabones contribuyen a la formación de nuestra especie (Wolpoff, 1989, por ejemplo). De acuerdo con este punto de vista, los neandertales se suelen considerar como una subespecie propia de Europa, *Homo sapiens neanderthalensis*.

La hipótesis opuesta, a la que se suele llamar “Desde África”, entiende que el paso de erectus a sapiens tuvo lugar mediante una evolución muy localizada, en el Este africano, a partir de una población no demasiado amplia de la que surgen los primeros seres humanos de aspecto moderno. De tal suerte ni los homínidos asiáticos de la fase erectus ni los neandertales habrían contribuido genéticamente a la aparición de *Homo sapiens*. El *Homo neanderthalensis* europeo y el *Homo erectus* asiático se extinguen ambos en presencia de los seres humanos de aspecto moderno, pero sin mezclar los patrimonios genéticos de los erectus asiáticos o de los neandertales europeos con el de nuestra propia especie (Stringer & Andrews, 1988, por ejemplo).

Ya sean antepasados directos nuestros o unos simples parientes colaterales, los neandertales nos han fascinado desde que en 1856 se realizó el descubrimiento accidental de una calota y otros huesos asociados en las cuevas Feldhofer, cerca del río Düssel (Alemania) de un ser al que en ese momento –antes de la aparición del *Origen de las especies*– no se supo, por supuesto, entender como un miembro de nuestro linaje. Los neandertales recibieron la consideración de especie diez años después (King, 1864) y desde entonces han sido interpretados de todas las formas posibles, atribuyéndoles hasta

34 nombres distintos de especies y 6 géneros, cuando no tachándoles de idiotas patológicos o ermitaños avergonzados de su aspecto.

Los neandertales eran unos seres más corpulentos que nosotros y de mayor capacidad craneal. Algunos aspectos de su morfología sugieren una adaptación al frío, cosa nada extraña en seres que sobrevivieron en Europa a los glaciares. Su cultura, la musteriense, alcanzó un extraordinario nivel tecnológico, cuidaban de sus ancianos y enfermos y, al margen de los motivos que tuvieran para ello, enterraron en ocasiones a sus muertos. Es posible que fuesen caníbales, pero también lo somos algunos de nosotros. Eran seres, pues, muy próximos a los humanos actuales. ¿Cuánto?

Si nos atenemos a la proximidad genética, la puesta a punto de una técnica para clonar DNA antiguo permite, dentro de ciertos límites, comparar el material genético de las mitocondrias de los neandertales con el de los humanos actuales. A partir de los trabajos de Pääbo (1984) con momias egipcias, se ha conseguido obtener DNA mitocondrial de ejemplares de neandertales (Ingman, Kaessmann, Pääbo, & Gyllensten, 2000; Krings et al., 1997) que, de acuerdo con la distancia genética respecto de nosotros mismos, apunta a la hipótesis de las dos especies. Los resultados no son del todo concluyentes pero refuerzan sin duda la idea de una salida de África de los humanos de aspecto moderno y una sustitución de las demás poblaciones en Europa y Asia.

Los rasgos “verdaderamente humanos”

Se decía al principio de este repaso a la hominización que los caracteres derivados de nuestra especie más notorios son funcionales. Sólo nosotros hablamos, sólo son nuestros los códigos morales, sólo nos extasiamos nosotros ante el arte. Cierto es que esas afirmaciones pueden ponerse en duda si entendemos de una forma amplia el lenguaje (muchos otros animales se comunican de manera vocal), el comportamiento moral (la sociobiología ha detectado la existencia de un altruismo muy desarrollado no sólo en los primates sino en los insectos sociales (Hamilton, 1963), en las ratas-topo (O’Riain, Jarvis, & Faulkes, 1996, e incluso en las gambas parasitarias de los arrecifes coralinos –Duffy, 1996) y el arte (los chimpancés pintan cuadros del todo comparables a los del expresionismo abstracto –Lenain, 1995). Pero restringiendo el lenguaje al de doble articulación, la conducta moral a aquella que genera códigos explícitos y discute acerca de ellos, y el arte a lo que, sobre ser creado, se con-

templa con aprecio, se exhibe e incluso se vende, entonces esos tres rasgos son apomorfias nuestras únicas entre todas las especies vivientes.

¿Qué decir de las fósiles? ¿Hubo moral, lenguaje o arte en otros homínidos distintos a nosotros? Por el propio carácter de esas conductas, es muy difícil decir gran cosa acerca de su evolución. Pero intentémoslo al menos.

La teoría de la selección de parentesco, que es el nombre que recibió el modelo de Hamilton (1963), fue durante las últimas décadas la explicación preferida por los genéticos de poblaciones a la hora de justificar la existencia de individuos altruistas. Ciertamente es que el propio concepto de altruismo salió un poco tocado de ese éxito. ¿Cabe llamar “altruista” a un individuo que se sacrifica porque sus genes se lo ordenan? ¿Es “altruista” o más bien “egoista” un gen que produce esos sacrificios en su propio bien? Pero recordemos que “altruista” es un concepto técnico. Se define como aquel individuo que invierte recursos propios en la supervivencia de otro. No entra, pues, ni en cuestiones de intención, ni en valoraciones de la conducta. La teoría de Hamilton puede librarse de los reproches filosóficos.

No está, sin embargo, a salvo de otro tipo de críticas. ¿Sirve la teoría de la selección de parentesco para explicar las conductas altruistas en seres de capacidades cognitivas muy desarrolladas? Visscher y Camazine (1999) han comprobado que el tipo de conducta cooperativa de las abejas depende de tareas cognitivas muy simples, pese a que los insectos –las moscas de la fruta, *Drosophila*, al menos– son capaces de realizar tareas más complejas de las que cabría suponer en un principio. Pero nos consta, en cualquier caso, que tanto los chimpancés como los seres humanos son capaces de engañar, evitar deberes y aprovecharse de las circunstancias en favor propio. Para ello cuentan con capacidades de identificación facial muy desarrolladas, tal y como han documentado Parr y de Waal (1999) mediante la manipulación en computadora de rostros de esos animales.

La mejor respuesta que existía hasta hace pocos años para explicar la conducta moral de seres con capacidades cognitivas altas era el modelo del altruismo recíproco de Trivers (1971, etc). Dicho de forma muy resumida, Trivers sostuvo que la conducta grupal se basa en estrategias acerca de la conducta previsible de los demás: yo rasco tu espalda, y tú rascas la mía. Es evidente que un modelo así sólo es efectivo en especies capaces de hacer ese tipo de planes respecto del futuro. Pero también es notorio que el altruismo recíproco no se

excluye mutuamente con la teoría de la selección de parentesco. Entre los primates, la manera de comportarse de miembros de una horda cambia mucho si se trata o no de una hembra y sus hijos. La maternidad no busca reciprocidades.

La etología, la sociobiología y la ecología de los últimos años están repletas de interpretaciones en las que se explica la conducta social por medio de la selección de parentesco y del altruismo recíproco. El apoyo matemático de la teoría de juegos ha permitido alcanzar modelos tan elegantes como sofisticados, al estilo del de Nowak y Sigmund (1998) que, mediante simulaciones hechas en la computadora explican la existencia de conductas sociales muy sutiles, basadas en la ventaja que supone el contar una “imagen” de cooperador para obtener el aprecio del grupo.

Pese a la sofisticación de los modelos de conducta altruista, algunas conductas sociales parecen poder explicarse sin necesidad de recurrir a modelos demasiado complejos: la idea venerable de Darwin de la eficacia individual basta para ello. Sirva de ejemplo el comportamiento vigilante de las mangostas africanas (*Suricata suricatta*) (Clutton-Brock et al., 2001). Otras conductas, por el contrario, parecen ser muy complicadas e ir mucho más allá del alcance de la reciprocidad simple o del parentesco, como sucede con la llamada “conducta maquiavélica” de algunos primates (Byrne & Whiten, 1988). Aun a riesgo de caer en posturas adaptacionistas extremas, un fenómeno así suele ser entendido como dependiente en gran medida de la información genética. Pero el problema que continúa en pie es el de explicar cuál es la clave biológica de esa tendencia a comportarse más o menos de acuerdo con las normas morales de una sociedad. Podría ser cierto que la tendencia a obrar así estuviese genéticamente determinada y que fuera, a la vez, imposible de explicar con los medios con que contamos ahora. La necesidad, por otra parte, de entender que la selección natural actúa a los distintos niveles del gen, el individuo y el grupo (Sober & Wilson, 1998) añade complejidad al asunto.

¿Qué puede decirse de las evidencias procedentes de los yacimientos acerca de las conductas altruistas? Los neandertales enterraron en ocasiones a sus muertos y cuidaron de algunos miembros enfermos, o tullidos, o ancianos del grupo. Interpretar el sentido de tales conductas es difícil, sobre todo porque Wittgenstein ya nos advirtió acerca de lo imposible que resulta entrar en la mente de otro. Los posibles enterramientos de neandertales han sido detectados en los yacimientos como La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie y Le

Moustier (Francia), Shanidar (Irak) o Teshik-Tash (Uzbekistán). Autores como Trinkaus atribuyen una intencionalidad que sugiere ciertas creencias religiosas (Trinkaus, 1983). Otros creen que se trata de operaciones más bien higiénicas (Noble & Davidson, 1996).

La evolución del lenguaje y el arte

Por lo que hace al lenguaje, sus signos de evolución suelen rastrearse en tres fuentes: la laringe y el basicráneo, el cerebro y los objetos manufacturados capaces de indicar un pensamiento simbólico.

La evolución del conducto vocal supralaríngeo, responsable de poder articular las consonantes y vocales de nuestras lenguas, ha sido estudiada sobre todo por Laitman (1984) y Lieberman (1984, etc.). La conclusión de ambos autores apunta a un lenguaje desarrollado sólo en *Homo sapiens*, aunque los puntos de vista al respecto son cualquier cosa menos compartidos por todos los autores. Entre Holloway (1983) que, tras el examen de los endocráneos fósiles (marcas dejadas por la superficie del córtex) disponibles considera que *Homo erectus* pudo hablar y Krantz (1988), que atribuye a una última mutación de hace menos de 50.000 años el último paso necesario para hacerlo, existe una diferencia notable.

Fue Phillip Tobias el primer autor que recordó que se habla con el cerebro. Sus estudios de los endocráneos de *Australopithecus africanus* y *Homo habilis* detectaron una expansión incipiente en las áreas de Broca (prefrontal) y Wernicke (temporal) del hemisferio izquierdo del cerebro que le llevaron a sostener que esa especie fue la protagonista del inicio del lenguaje (Tobias, 1987, por ejemplo). Tobias, no obstante, ha aclarado muchas veces que el inicio no es el lenguaje del todo desarrollado.

Son las manufacturas las que pueden indicar una mayor diferencia entre la posible existencia de símbolos en homínidos anteriores a nuestra especie. Los objetos que muestran acción antrópica y van más allá de su utilidad tecnológica suelen considerarse decorativos o simbólicos. Así las rayas geométricas realizadas en un metatarso de elefante de unos 350.000 años hallado en Bilzingsleben (Alemania) (Davidson, 1990) o la lámina de Quneitra (Siria) de 54.000 años (Marshack, 1996) apuntan a una representación abstracta en épocas muy antiguas. Pero la explosión de las representaciones artísticas del arte auriñaciense hace alrededor de 30.000 años no parecía comparable a nada de lo anterior, introduciendo un enigma en la aparición de la mente simbólica. ¿Cómo es posible que surgiese de golpe se-

mejante revolución? Si nuestra especie cuenta con al menos 130.000 años, ¿qué sentido tiene el que sólo se manifestase como creadora en el último tramo? Mithen (1996) llegó a proponer una última mutación capaz de desencadenar la mente moderna, pero la suya es una especulación sin prueba alguna.

El trabajo de McBrearty y Brooks (2000) resolvió el misterio. Existen pruebas de creación artística y de tecnología que anticipa la etapa auriñaciense europea a lo largo de los últimos cien mil años, o incluso antes, pero en la llamada Edad de Piedra Media Africana. Procediendo de allí nuestra especie, es natural que sea así, aunque los prejuicios etnocéntricos nos hicieran volver las miradas hacia Europa. Recientemente se han descrito piezas de ocre rojo con marcas geométricas con una antigüedad de 77.000 años procedentes del yacimiento de Blombos Cave (Sudáfrica) (Henshilwood et al., 2002).

¿Cómo es el cerebro humano?

Las adquisiciones últimas relativas al arte y al lenguaje se relacionan con unos cambios en el cerebro. El aumento de su tamaño es una constante en la evolución de nuestro linaje a partir del género *Homo* –los australopitecinos y los parántropos tenían un cerebro similar en tamaño al de un chimpancé (Tobias, 1975). Pero ¿qué decir de su organización? ¿Qué cambio se produjo en el cerebro para conseguir las manifestaciones propias de *Homo sapiens*?

Se apunta de manera muy generalizada a una expansión del córtex frontal (Deacon, 1997), de tal suerte que es difícil encontrar antropólogos que no mantengan esa “idea correcta”. Sin embargo, Semendeferi y Hanna Damasio (2000) sometieron a prueba la hipótesis mediante la comparación en distintos hominoideos de los volúmenes relativos de tres áreas cerebrales, la frontal, la temporal y la parieto-occipital (definidas por el sulcus central y la fisura de Silvio) para concluir que en ninguna de las tres existe una expansión extralométrica en nuestra especie. Tenemos el área frontal que corresponde al tamaño de nuestro cerebro.

Por fortuna Rilling e Insel (1999) han rescatado en alguna forma la “idea correcta” gracias a su estudio acerca de la girificación. La girificación es la relación que existe, en cualquier sección del córtex, entre la longitud del perímetro cortical exterior (trazando el contorno más externo del córtex sin seguir sus recovecos) y la del perímetro total (midiendo el interior también de los plegamientos que hacen que el córtex humano parezca algo similar a una coliflor,

salvadas sean todas las distancias). Rilling e Insel descubrieron que la girificación es, en términos generales, alométrica en los homínidos: cuanto más grande es el cerebro, más girificado está el córtex. Pero en las secciones longitudinales horizontales Rilling e Insel detectaron una girificación extraalométrica en la “rebanada” que corresponde en gran parte al córtex frontal y prefrontal en *Homo sapiens*. Eso indica que el desarrollo último del lenguaje, la capacidad estética y los juicios morales puede tener que ver con esas áreas, aunque están por realizar los experimentos de localización que sean capaces de sacarnos de las dudas. Entretanto, Zeki (1999) sugiere que el arte pictórico podría deberse a ciertos cambios producidos en las mismas áreas visuales, es decir, en la zona occipital del cerebro.

Referencias

- ALEXEEV, V. P. (1986). *The Origin of the Human Race*. Moscow: Progress Publishers.
- ASFAW, B., WHITE, T., LOVEJOY, O., LATIMER, B., SIMPSON, S., & SUWA, G. (1999). *Australopithecus garhi*: A New Species of Early Hominid from Ethiopia. *Science*, 284, 629-635.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., ARSUAGA, J. L., CARBONELL, E., ROSAS, A., MARTÍNEZ, I., & MOSQUERA, M. (1997). A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans. *Science*, 276, 1392-1395.
- BRACE, C. L. (1965). *The Stages of Human Evolution*. (References are from the third edition, 1988 ed.). Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-hall.
- BROOM, R. (1938). The Pleistocene Anthropoid Apes of South Africa. *Nature*, 142, 377-379.
- BROWN, F., HARRIS, J., LEAKEY, R., & WALKER, A. (1985). Early *Homo erectus* Skeleton From West Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 316, 788-792.
- BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., COPPENS, Y., HEINTZ, E., MOUTAYE, A. H. E., & PILBEAM, D. (1995). The First Australopithecine 2.500 Kilometres West of the Rift Valley (Chad). *Nature*, 378, 273-275.
- BYRNE, R. W., & WHITEN, A. (Eds.). (1988). *Machiavellian Intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans*. Oxford: Clarendon Press.
- CELA CONDE, C. J., & AYALA, F. J. (2001). *Senderos de la evolución humana*. Madrid: Alianza Editorial.

- CELA-CONDE, C. J. (1996). Bipedal/savanna/cladogeny model. Can it still be held? *History and Philosophy of the Life Sciences*, 18, 213-224.
- CELA-CONDE, C. J. (2001). Hominid Taxon and the Systematics of Hominoidea. In P. V. TOBIAS, M. A. RAATH, J. MOGGI-CECCHI, & G. A. DOYLE (Eds.), *Humanity from African Naissance to Coming Millennia* (pp. 271-278). Firenze: Firenze University Press & Witwatersrand University Press.
- CLUTTON-BROCK, T. H., BROTHERTON, P. N. M., RUSSELL, A. F., O'RIAIN, M. J., GAYNOR, D., KANSKY, R., GRIFFIN, A., MANSER, M., SHARPE, L., MCILRATH, G. M., SMALL, T., MOSS, A., & MONFORT, S. (2001). Cooperation, Control, and Concession in Meerkat Groups. *Science*, 291(5503), 478-481.
- COLLARD, M., & WOOD, B. (1999). Grades among the African Early Hominids. In T. G. BROMAGE & F. SCHRENK (Eds.), *African Biogeography. Climate Change & Human Evolution* (pp. 316-327). New York, NY: Oxford University Press.
- DART, R. (1925). *Australopithecus africanus*: The Man-Ape of South Africa. *Nature*, 115, 195-199.
- DARWIN, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- DAVIDSON, I. (1990). Bilzingsleben and early marking. *Rock Art Res.*, 7, 52-56.
- DEACON, H. J. (1997). *The Symbolic Species*. New York, NY: W.W. Norton & Company.
- DUBOIS, E. (1894). *Pithecanthropus erectus. Eine menschanähnliche Übergangsform aus Java*. Batavia: Landsdruckerei.
- DUFFY, J. E. (1996). Eusociality in a Coral-Reef Shrimp. *Nature*, 381, 512-514.
- FISCHMAN, J. (1994). Putting Our Oldest Ancestors In Their Proper Place. *Science*, 265, 2011-2012.
- GOODMAN, M., PORTER, C. A., CZELUSNIAK, J., PAGE, S. L., SCHNEIDER, H., SHOSHANI, J., GUNNELL, G., & GROVES, C. P. (1998). Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 9, 585-598.
- GRINE, F. E. (1988). Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines: A Summary and Historical Perspective. In F. E. GRINE (Ed.), *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines* (pp. 509-520). New York, NY: Aldine de Gruyter.

- HAILE-SELASSIE, Y. (2001). Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 412, 178-181.
- HAMILTON, W. D. (1963). The Evolution of Altruistic Behavior. *American Naturalist*, 97, 354-356.
- HENNIG, W. (1965). Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, 10, 97-116.
- HENSHILWOOD, C. S., D'ERRICO, F., YATES, R., JACOBS, Z., TRIBOLO, C., DULLER, G. A. T., MERCIER, N., SEALY, J. C., VALLADAS, H., WATTS, I., & WINTLE, A. G. (2002). Emergence of Modern Human Behavior: Middle Stone Age Engravings from South Africa. *Scienceexpress*, www.sciencexpress.org / 10 January 2002 / Page 4/ 10.1126/science.1067575.
- HOLLOWAY, R. (1983). Human paleontological evidence relevant to language behavior. *Human Neurobiology*, 2, 105-114.
- INGMAN, M., KAESSMANN, H., PÄÄBO, S., & GYLLENSTEN, U. (2000). Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature*, 408, 708-713.
- JOHANSON, D., WHITE, T., & COPPENS, Y. (1978). A New Species of the Genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. *Kirtlandia*, 28, 1-14.
- KIMBEL, W. H., WALTER, R. C., JOHANSON, D. C., REED, K. E., ARONSON, J. L., ASSEFA, Z., MAREAN, C. W., ECK, G. G., HOVERS, E., RAK, Y., VONDRA, C., YEMANE, T., YORK, D., CHEN, Y., EVENSEN, N. M., & SMITH, P. E. (1996). Late Pliocene *Homo* and Oldowan Tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 31, 549-561.
- KING, W. (1864). The reputed fossil man of the Neanderthal. *Quarterly Journal of Science*, 1, 88-97.
- KRANTZ, G. S. (1988). Laryngeal descent in 40,000 year old fossils. In M. E. LANDSBERG (Ed.), *The genesis of Language* (pp. 173-180). Brelin: Mouton deGruyter.
- KRINGS, M., STONE, A., SCHMITZ, R. W., KRAINITZKI, H., STONEKING, M., & PÄÄBO, S. (1997). Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans. *Cell*, 90, 19-30.
- LAITMAN, J. (1984). The Anatomy of Human Speech. *Natural History*, 92, 20-27.
- LEAKEY, L. S. B. (1958). Recent Discoveries at Olduvai Gorge, Tanganyika. *Nature*, 181, 1099-1103.
- LEAKEY, L. S. B., TOBIAS, P. V., & NAPIER, J. R. (1964). A New Species of the Genus *Homo* from Olduvai. *Nature*, 202, 7-9.

- LEAKEY, M. D., & HAY, R. L. (1979). Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature*, 278, 317-323.
- LEAKEY, M. G., FEIBEL, C. S., McDOUGALL, I., & WALKER, A. (1995). New four-million-year-old Hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 376, 565-572.
- LEAKEY, M. G., SPOOR, F., BROWN, F. H., GATHOGO, P. N., Kiarie, C., LEAKEY, L. N., & McDOUGALL, I. (2001). New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature*, 410, 433-440.
- LEAKEY, R. E. F. (1973). Evidence for an Advanced Plio-Pleistocene Hominid from East Rudolf, Kenya. *Nature*, 242, 447-450.
- LEAKEY, R. E. F., & WALKER, A. C. (1976). *Australopithecus*, *Homo erectus* and the Single Species Hypothesis. *Nature*, 261, 572-574.
- LENAIN, T. (1995). Ape-painting and the problem of the origin of art. *Human Evolution*, 10, 205-215.
- LIEBERMAN, P. (1984). *The Biology and Evolution of Language*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- MARSHACK, A. (1996). A Middle Paleolithic Symbolic Composition from the Golan Heights: The Earliest Known Depictive Image. *Current Anthropology*, 37, 357-365.
- MCBREARTY, S., & BROOKS, A. S. (2000). The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution*, 39, 453-563.
- MITHEN, S. (1996). *The Prehistory of the Mind*. London: Thames and Hudson.
- NOBLE, W., & DAVIDSON, I. (1996). *Human Evolution, Language and Mind*. Cambridge: Cambridge University Press.
- NOWAK, M. A., & SIGMUND, K. (1998). Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature*, 393, 573-577.
- O'RIAIN, M. J., JARVIS, J. U. M., & FAULKES, C. G. (1996). A Dispersive Morph in the Naked Mole-Rat. *Nature*, 380, 619-621.
- PÄÄBO, S. (1984). Über den Nachweis von DNA in altägyptischen Mumien. *Das Latertum*, 30, 213-218.
- PARR, L. A., & DE WAAL, F. B. M. (1999). Visual kin recognition in chimpanzees. *Nature*, 399, 647.
- PILBEAM, D. R. (1966). Notes of *Ramapithecus*, the Earliest Known Hominid. *American Journal of Physical Anthropology*, 25, 1-6.
- RILLING, J. K., & INSEL, T. R. (1999). The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution*, 37, 191-223.

- SCHWARTZ, J. H., TATTERSALL, I., & ELDREDGE, N. (1978). Phylogeny and Classification of the Primates Revisited. *Yb. phys. Anthrop.*, 21, 95-133.
- SEMENDEFERI, K., & DAMASIO, H. (2000). The brain and its main anatomical subdivisions in living hominoids using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution*, 38, 317-332.
- SENUT, B., PICKFORD, M., GOMMERY, D., MEIN, P., CHEBOI, K., & COPPENS, Y. (2001). First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *CR Acad. Sci.*, 332, 137-144.
- SENYÜREK, M. (1955). A note on the teeth of *Megantropus africanus* Weinert from Tanganyika Territory. *Bulleten*, 19, 1-57.
- SIMPSON, G. G. (1931). A New Classification of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 59, 259-293.
- SOBER, E., & WILSON, D. S. (1998). *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- STRINGER, C. B., & ANDREWS, P. (1988). Genetic and Fossil Evidence for the Origin of Modern Humans. *Science*, 239, 1263-1268.
- SUWA, G., ASFAW, B., BEYENE, Y., WHITE, T. D., KATOH, S., NAGAOKA, S., NAKAYA, H., UZAWA, K., RENNE, P., & WOLDEGABRIEL, G. (1997). The first skull of *Australopithecus boisei*. *Nature*, 389, 489-492.
- TOBIAS, P. V. (1971). *The Brain in Hominid Evolution*. New York, NY: Columbia University Press.
- TOBIAS, P. V. (1975). Brain Evolution in the Hominoidea. In R. H. TUTTLE (Ed.), *Primate Functional Morphology and Evolution* (pp. 353-392). The Hague: Mouton Publishers.
- TOBIAS, P. V. (1987). The Emergence of Spoken Language in Hominid Evolution. In J. D. CLARK (Ed.), *Cultural Beginnings. Approach to Understanding Early Hominid Life-Ways in the African Savanna* (pp. 67-78). Bonn: Dr. Rudolf Habelt GMBH.
- TRINKAUS, E. (1983). *The Shanidar Neandertals*. New York, NY: Academic Press.
- TRIVERS, R. L. (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46, 35-57.
- VISSCHER, P. K., & CAMAZINE, S. (1999). Collective decisions and cognition in bees. *Nature*, 397, 400.
- WALKER, A., LEAKEY, R. E., HARRIS, J. M., & BROWN, F. H. (1986). 2.5 Myr *Australopithecus boisei* from West of Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 322, 517-522.

- WHITE, T. D., SUWA, G., & ASFAW, B. (1994). *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, 371, 306-312.
- WHITE, T. D., SUWA, G., & ASFAW, B. (1995). *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, 375, 88.
- WOLPOFF, M. H. (1989). Multiregional Evolution: The Fossil Alternative to Eden. In P. MELLARS & C. STRINGER (Eds.), *The Human Revolution. Behavioural and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans* (pp. 62-108). PRINCETON, N.J.: Princeton University Press.
- WOOD, B., & COLLARD, M. (1999). The Human Genus. *Science*, 284, 65-71.
- ZEKI, S. (1999). *Inner Vision. An exploration of Art and the Brain*. Oxford: Oxford University Press.

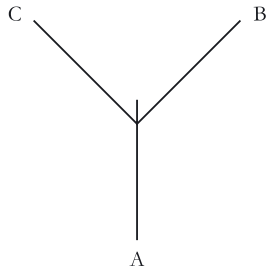


Fig. 1. La operación básica de la especiación, según Hennig (1965). Una especie A da lugar a dos especies hermanas B y C a la vez que se extingue la original

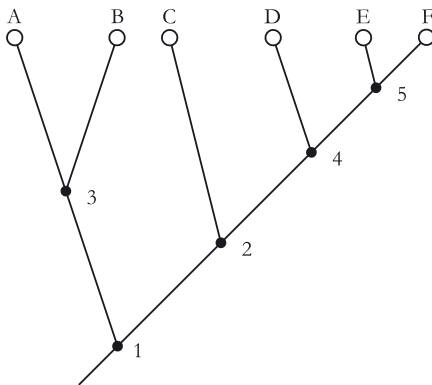


Fig. 2. Cladograma de las relaciones existentes entre seis especies (A-F) con cinco nodos (1-5)

La filogénesis de los homínidos

géneros	especies	datación
<i>Ardipithecus</i>	<i>A. ramidus (incertae sedis)</i>	4,4 m.a.
<i>Orrorin</i>	<i>O. tugenensis</i>	6 m.a.
<i>Australopithecus</i>	<i>A. anamensis</i>	4,0 m.a.
	<i>A. afarensis</i>	3,5 m.a.
	<i>A. babrelghazali</i>	3,5 m.a.?
	<i>A. garhi</i>	2,5 m.a.
<i>Paranthropus</i>	<i>Australopithecus (Paranthropus) africanus</i>	3,5 m.a.
	<i>P. aethiopicus</i>	2,5 m.a.
	<i>P. robustus</i>	2,0 m.a.
	<i>P. boisei</i>	1,7 m.a.
<i>Kenyanthropus</i>	<i>K. platyops</i>	3,5 m.a.
	<i>K. rudolfensis</i>	2,5 m.a.
<i>Homo</i>	<i>H. habilis</i>	2,5 m.a.
	<i>H. ergaster</i>	1,8 m.a.
	<i>H. erectus</i>	1,6 m.a.?
	<i>H. antecessor</i>	0,8 m.a.
	<i>H. neandertalensis</i>	0,3 m.a.
	<i>H. sapiens</i>	0,2 m.a.

Tabla 1. La familia de los homínidos

Enero 2002