

que resultó hegemónica hasta la década de 1960, está muy relacionada con los prejuicios que situaban a nuestra especie como algo único y especial, pero si se incorporan al análisis múltiples homologías, el resultado es diferente. Estudios posteriores mostraron que, si se analiza la presencia del seno frontal (una pequeña fisura en la parte frontal del cráneo), se observa que los gibones y los orangutanes no presentan este carácter y, por lo tanto, no parecen estar tan emparentados con los humanos como los gorilas y los chimpancés, que comparten con nuestra especie la presencia de esta característica. A su vez, el análisis de la semejanza en un grupo de proteínas, denominadas fibrinópeptidos, muestra que los orangutanes tienen más similitudes con el grupo formado por gorilas, chimpancés y humanos que los gibones. En 1963, analizando los patrones de homología en proteínas de la sangre, M. Goodman, de la Universidad de Wayne, EE.UU., demostró que los humanos y los simios africanos forman un grupo natural en el que, del mismo modo que fuera anticipado por Darwin, chimpancés, gorilas y humanos están más cercanamente emparentados entre sí que cualquiera de ellos con el orangután, que ocupa una posición más distante. Por otra parte, utilizando la hipótesis del reloj molecular —un método que permite estimar el tiempo de divergencia entre dos taxones y que se describirá con mayor detalle en el capítulo 26—, se estimó que la divergencia entre el linaje de los humanos y el de chimpancés-gorilas habría ocurrido muy recientemente, en un intervalo de tiempo situado hace 5 a 8 millones de años.

A pesar de estas evidencias, tradicionalmente, hasta la década de 1980, los humanos eran situados en una familia diferente de la de los orangutanes, gorilas y chimpancés. En las actuales clasificaciones —basadas en recientes análisis de numerosos datos morfológicos, cromosómicos y moleculares— humanos, chimpancés, gorilas y orangutanes forman la misma familia Hominidae, todos descendientes de una especie ancestral próxima. Forman una rama o clado monofilético en el que se distinguen las subfamilias que integran los orangutanes (Ponginae) y la que integran gorilas, chimpancés y humanos (Homininae). Esta clasificación, en la que nuestra especie constituye una unidad taxonómica juntamente con los simios africanos, destaca que los integrantes de este grupo comparten un ancestro común más reciente que con cualquiera de los restantes grupos de primates (fig. 24-11).

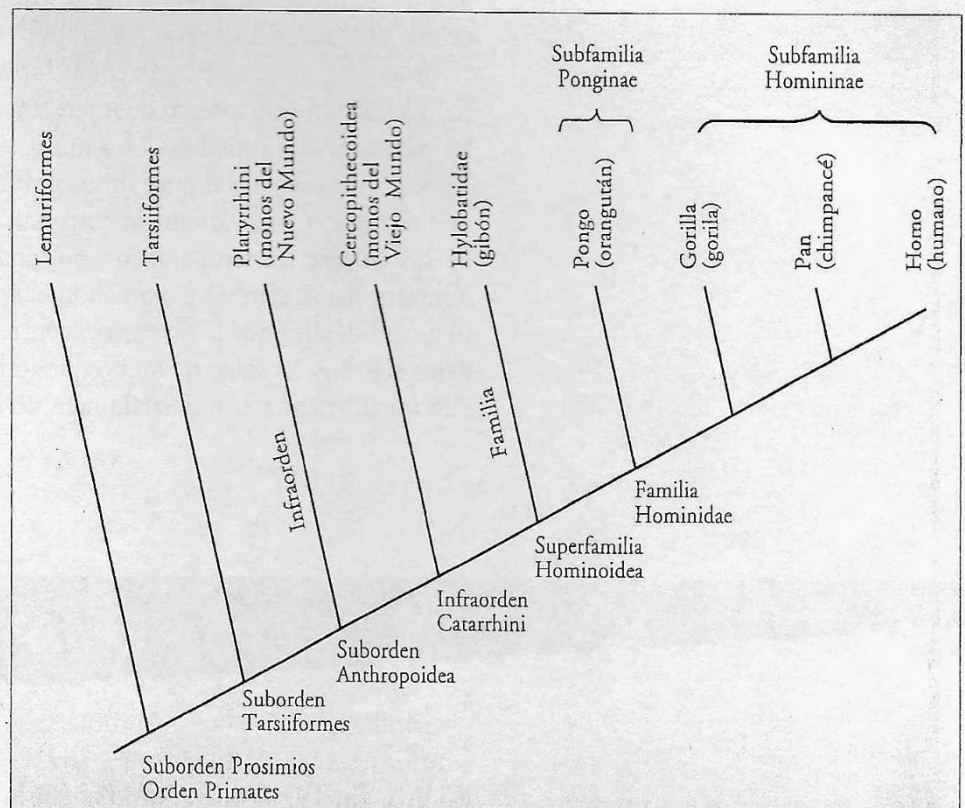


Fig. 24-11. Cladograma basado en el análisis de datos morfológicos y moleculares aportados por el grupo de Bailey, en 1991, y por el de Shoshani, en 1996. La superfamilia Hominoidea incluye a los gibones, a los grandes simios y a los humanos. Nótese que, en la actual clasificación, humanos, chimpancés, gorilas y orangutanes forman una rama representada por la familia Hominidae, la cual incluye a las subfamilias Ponginae (orangutanes) y Homininae (gorilas, chimpancés y humanos).

Sobre la base de las evidencias analizadas hasta aquí, hemos excluido de la esfera de nuestro parentesco más cercano a orangutanes y gibones, pero ¿cómo se resuelven las relaciones evolutivas existentes entre gorilas, chimpancés y humanos? Este problema es difícil de resolver, dado que el parecido a nivel molecular es muy alto. Las diferencias globales a nivel del DNA entre estos grupos son menores del 1%, y aun si se analizan pseudogenes, que evolucionan muy rápidamente (véase cap. 17, pág. 456), las diferencias no llegan al 2%. Sin embargo, las comparaciones a nivel cromosómico y algunos estudios moleculares más específicos, sugieren que chimpancés y humanos son grupos hermanos, más estrechamente relacionados entre sí que cualquiera de ellos con los gorilas. Estudios realizados por N. Takahata, en 1995, y M. Ruvolo, en 1997, han permitido realizar estimaciones más finas acerca del tiempo de estas divergencias, situando el momento de la separación entre los linajes de humanos y chimpancés en 4,6 a 5 millones de años y la divergencia entre el linaje de gorila y el de humanos-chimpancés 0,3 a 2,8 millones de años antes.

EL ORIGEN DE LOS HOMÍNIDOS

Los primeros homínidos

Hasta aquí hemos examinado las relaciones entre nuestra especie y los primates actuales. Sin embargo, para reconstruir el pasado evolutivo de nuestra especie debemos incorporar nuevas evidencias fósiles. ¿Qué puede decirse acerca de la evolución del linaje que incluye a nuestra especie a partir del momento en que divergió de los grandes simios? ¿Existen fósiles que estén más estrechamente relacionados con nuestra especie que con los gorilas y los chimpancés? Este problema tiene también interesantes antecedentes históricos. En 1924, una explosión en una cantera en Taung, Sudáfrica, aflojó un trozo de roca que contenía una porción del cráneo de un niño. Este espécimen, junto con muchos otros, fue enviado al anatomista sudafricano Raymond Dart, quien después de 73 días de raspar la capa de arena y piedra caliza que lo rodeaba, pudo apreciar que el pequeño cráneo tenía algunas características humanoides que lo distinguían tanto de los simios antropomorfos modernos como de sus antecesores. Estas características incluían la apariencia redondeada del cráneo, el tamaño y la configuración del cerebro (Dart era un experto neurólogo) y la forma de los dientes. Asimismo, la localización en la base del cráneo del orificio de inserción de la columna vertebral sugería que el joven animal caminaba erecto. Dart comunicó su hallazgo a la revista británica *Nature*, dándole a este nuevo fósil el nombre de *Australopithecus* ("antropomorfo del sur"). Si bien en ese momento la prensa popular lo proclamó como el "eslabón perdido", Dart recibió poco apoyo de sus colegas para incorporar este fósil al árbol genealógico humano. Ello quizá se debió a que Dart no era antropólogo y a que la comunidad científica no estaba todavía preparada para reconocer un antecesor de nuestra especie en este individuo con numerosos rasgos humanos pero con un cerebro tan pequeño. Además, era unánime la creencia de que la cuna de la humanidad se encontraría en Asia o en Europa, por su adelanto cultural, y no en la "atrasada" África. Debido a estas limitaciones en el marco de interpretación, el cráneo de Taung fue prácticamente ignorado por más de veinte años. Sin embargo, numerosos descubrimientos fósiles posteriores confirmaron la interpretación que Dart dio a este hallazgo. Hasta el presente, han sido hallados numerosos fósiles de varias especies del género *Australopithecus* en diferentes sitios de África, especialmente en la zona denominada valle del Rift, destacándose entre sus descubridores Donald Johanson y sus colegas, que trabajaron principalmente en Etiopía. En 1974, este equipo encontró en Hadar (Etiopía) un esqueleto muy

Fig. 24-12. Comparación de las estructuras de la pelvis, las piernas y los pies de: a) un chimpancé y b) Lucy. La adaptación de Lucy a la marcha en posición vertical era virtualmente completa. Era capaz de moverse hacia adelante grácilmente y el ángulo de su fémur (línea verde) mantenía las piernas bajo el cuerpo cuando se movía. Sin embargo, cuando un chimpancé camina, debe inclinarse de un lado a otro (flecha roja) para mantener su centro de gravedad por encima de la pierna que se adelanta.

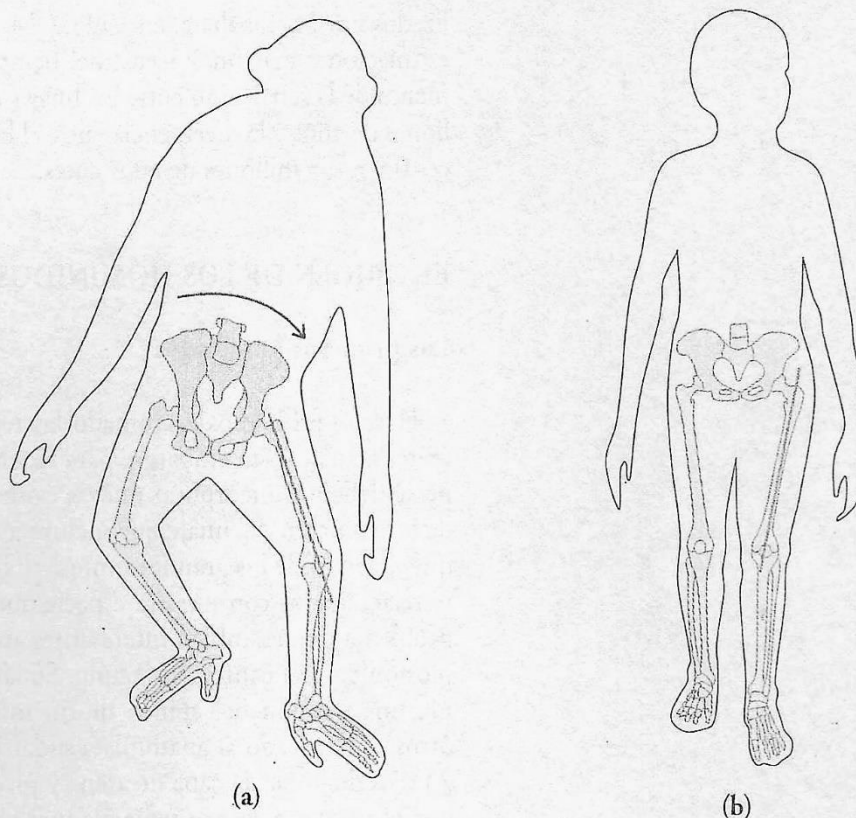


Fig. 24-13. Raymond Dart con el cráneo del niño de Taung, que fue encontrado en una cantera de piedra caliza en 1924 y al que dio el nombre de *Australopithecus africanus*. No fue hasta casi un cuarto de siglo después que el fósil fue generalmente reconocido por la comunidad paleoantropológica como el cráneo de un homínido. En 1985, durante la celebración de su nonagésimo segundo cumpleaños y en el sexagésimo aniversario de la publicación que informaba acerca de sus hallazgos, el profesor Dart dijo: "Saben ustedes, nunca me amargué por la forma en que me trataron... Yo sabía que la gente no me creería. Pero no tenía ninguna urgencia". Dart murió en noviembre de 1988, a los noventa y cinco años de edad.

completo de un australopitecino de más de tres millones de años. Este fósil fue denominado "Lucy" inspirándose en la canción de los Beatles que sonaba en la radio cuando fue hallado. Era una hembra adulta, que no medía más de 120 cm y cuya postura, teniendo en cuenta las características del fémur y la cadera, era indudablemente tan erecta como la de los humanos actuales (fig. 24-12). Otro hallazgo muy importante, que constituye una fuerte evidencia del andar erecto de australopitecinos, es el de las huellas fósiles de pisadas de hace 3,75 millones de años halladas por Mary Leakey en Laetoli, que muestran un andar bípedo y una estructura de la planta del pie casi idéntica a la de los humanos actuales (véase ensayo: *Las huellas de pisadas*).

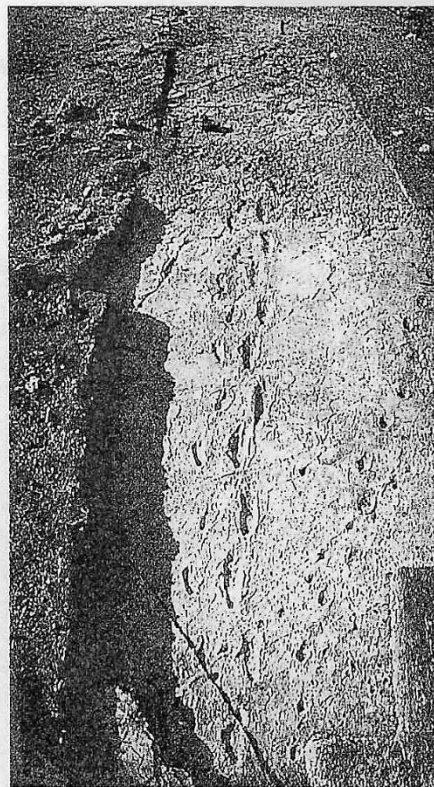
Este cúmulo de nueva información permitió extender el horizonte de nuestros ancestros recientes para incluir a los australopitecinos y a otras especies del género *Homo* que se fueron describiendo posteriormente. Estos grupos constituyen lo que se denomina homínidos. En este nuevo contexto, el profesor Dart celebró felizmente en 1985, no sólo su nonagésimo segundo cumpleaños, sino también las bodas de diamante del ahora aceptado niño de Taung (fig. 24-13).

Pero, ¿cuáles son las características que distinguen a los australopitecinos del linaje chimpancé-gorila y que justifican su posición dentro del linaje de los homínidos? Los humanos nos diferenciamos de gorilas y chimpancés por el andar erecto y por poseer un cerebro mayor que el de estos simios, en proporción con el tamaño corporal. También nos diferenciamos por el patrón morfológico del primer premolar que, en el caso de nuestra especie, tiene dos cúspides, mientras que los simios africanos presentan una sola. Los australopitecinos comparten con los humanos tanto el patrón bicúspide del premolar como el andar erecto, aunque el tamaño de su cerebro es aproximadamente similar al de los simios. Así, los australopitecinos son un grupo de homínidos en el que algunos caracteres distintivos, tales como el andar erecto, ya están bien establecidos mientras que otros, como el tamaño del cerebro, retienen el estado ancestral. Estas evidencias permitieron superar el difundido prejuicio que consideraba al desarrollo cerebral como un requisito excluyente para la incorporación de un fósil a nuestro linaje.

Las huellas de pisadas

La erupción de un volcán en el valle del Rift esparció una capa de cenizas sobre las planicies de Serengeti Meridional, en lo que actualmente es Tanzania. Poco después, hubo una lluvia leve y luego, mientras la capa de ceniza aún estaba húmeda, aproximadamente veinte clases diferentes de animales se deslizaron, corrieron y resbalaron sobre ella, estampando sus huellas sobre la superficie blanda y resbalosa. Estos animales incluían liebres, babuinos, un rinoceronte, dos tipos de jirafa, hienas, muchas aves, un caballo de tres dedos, un tigre de dientes de sable y tres homínidos. En cierto momento, uno de los tres homínidos se detuvo, hizo una pausa, giró hacia la izquierda y luego, acaso tranquilizado, continuó su marcha. Bajo el calor del sol ecuatorial, la ceniza se secó y solidificó como cemento y pronto las huellas de las pisadas fueron cubiertas por más ceniza y por limo arrastrados por el viento.

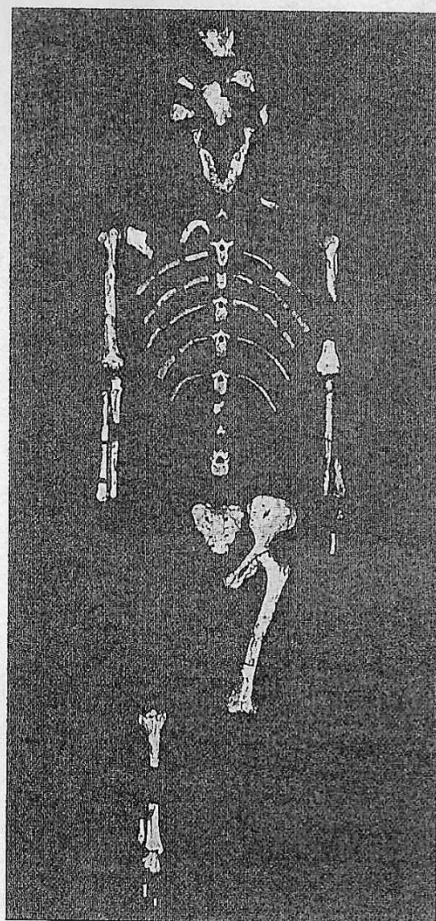
En el mismo sitio, por una feliz coincidencia, alrededor de 3,75 millones de años después, otros homínidos jóvenes se estaban entreteniendo, arrojándose estiércol seco de elefante. Uno de estos homínidos (un científico de Harvard, que estaba visitando las excavaciones de Mary Leakey en Laetoli) se tambaleó y cayó al suelo, descubriendo al nivel de sus ojos unas huellas extrañas. Así, fueron descubiertas las pisadas de Laetoli, uno de los hallazgos más significativos de toda la paleoantropología. Desde ese momento, fueron halladas miles de pisadas individuales en la misma área general —probablemente una mayor cantidad de huellas fósiles de animales que todas las que fueron encontradas hasta ahora en todo el mundo—, ofreciendo un panorama extraordinario del número y variedad de los antiguos animales africanos y, junto a ellas, el registro de pisadas casi humanas cuyas marcas del arco, del dedo grande y del talón del pie son la prueba más clara de que hace 3,75 millones de años existían homínidos que caminaban en posición completamente vertical, con una marcha característica del ser humano bípedo.



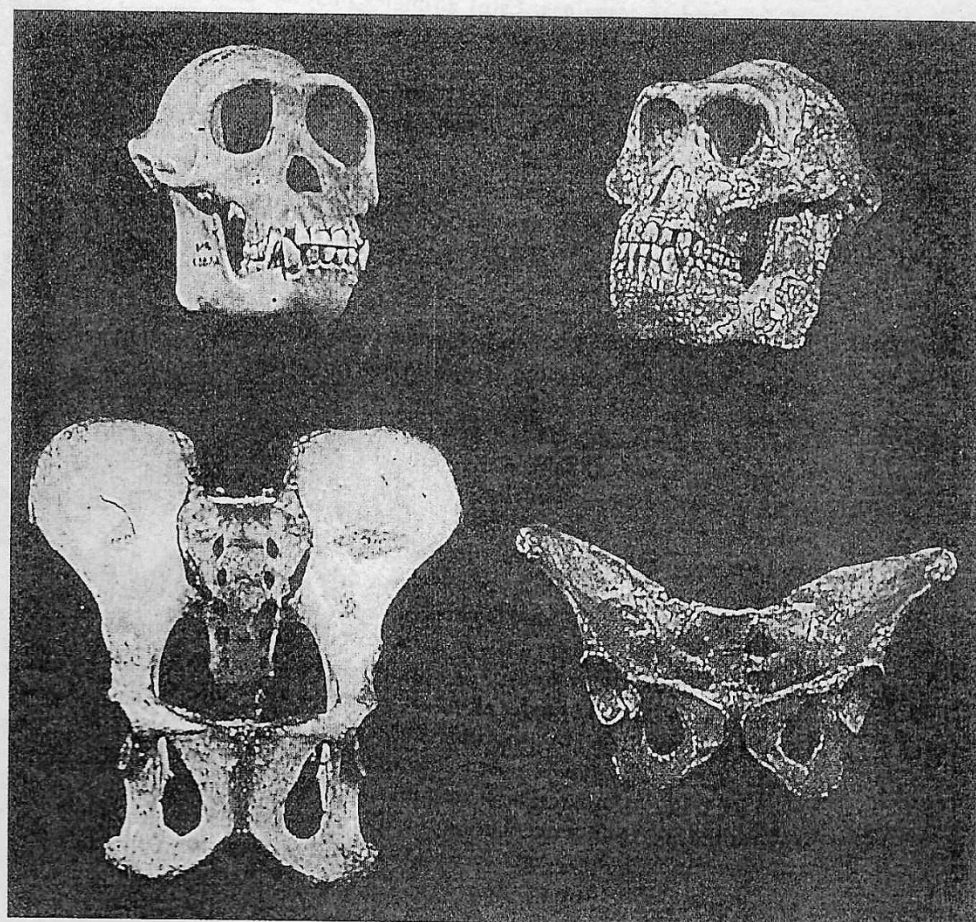
Huellas de pisadas de homínidos en la ceniza volcánica de Laetoli. Estas huellas fósiles se extienden paralelamente a lo largo de 25 metros. El rastro de la izquierda fue hecho por el más pequeño de los homínidos, que tal vez caminaba asido a la mano del de la derecha. Éste, de mayor tamaño, era seguido por otro homínido más pequeño, que caminaba sobre sus pisadas, obliterándolas parcialmente. Las huellas de la derecha son las de un caballo de tres dedos.

Estado actual de los australopitecinos

El género *Australopithecus*, que tuvo una existencia de por lo menos 3 millones de años, incluye diversas especies, algunas de las cuales coexistieron. En la actualidad se acepta que todas ellas evolucionaron exclusivamente en África, ya que no se conocen registros de este género en otros continentes. La especie más antigua reconocida hasta el presente es *Australopithecus anamensis*, hallada por Meave Leakey y sus colaboradores en Kenya, en 1995, que ha sido datada entre



(a)



(b)

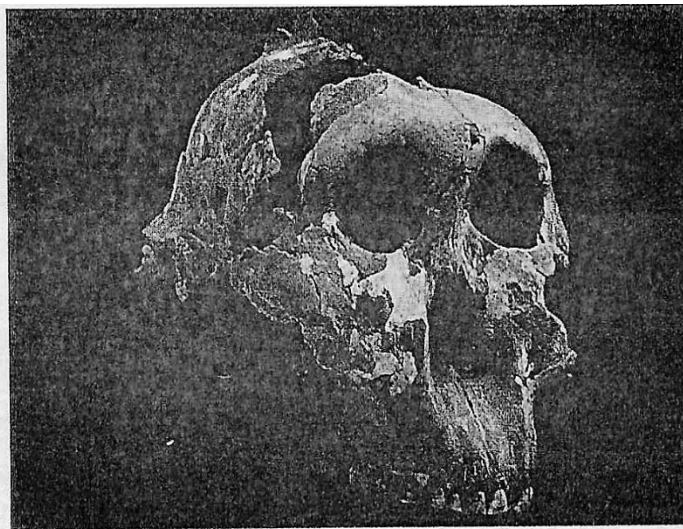
Fig. 24-14. a) Uno de los homínidos primitivos más completos hallado hasta el momento llamado Lucy por su descubridor, Donald Johanson. Lucy, la "primera familia" (una notable colección de fósiles, representada por 13 individuos) y otros homínidos fósiles bien conocidos fueron descubiertos en el Triángulo de Afar, en Etiopía. Johanson sostiene que representaban una especie distinta de los previamente conocidos y los denominaron *Australopithecus afarensis*. Los fósiles atribuidos a la misma especie fueron descubiertos por el grupo de Leakey en Laetoli, a 1.600 km de distancia, junto con las pisadas que se muestran en la pág. 654. **b)** Comparación del cráneo y de la pelvis de un chimpancé (izquierda) y de un miembro de la "primera familia" (derecha). Nótese que los cráneos son semejantes, pero las pelvis son totalmente distintas y producen las diferencias en el andar ilustradas en la figura 24-12. La pelvis de la derecha se asemeja mucho más a la pelvis humana actual. Conclusión: los homínidos caminaban en posición completamente vertical antes de que se produjera cualquier incremento significativo en el tamaño del cerebro.

4,2 y 3,8 millones de años. Casi al mismo tiempo, ha sido descrita otra especie denominada *Ardipithecus ramidus*, hallada en 1994 por el equipo de Tim White en Etiopía y datada en 4,4 millones de años. Si bien *A. ramidus* presenta características craneodentarias que la sitúan como un posible ancestro de *A. anamensis*, no es posible definir en forma concluyente su posición respecto del grupo de los homínidos, dado que poco se conoce aún acerca de su esqueleto excepto el cráneo. Lo que sí resulta claro es que el descendiente de *A. anamensis* es probablemente *Australopithecus afarensis*, especie muy bien conocida a la que pertenece Lucy, cuyos fósiles tienen entre 3,7 y 3 millones de años (fig. 24-14). Las especies mencionadas hasta aquí representan una etapa temprana en la evolución del linaje, en la que la presencia de rasgos simiescos ancestrales pone de manifiesto que la divergencia del ancestro común con el linaje de los chimpancés es aún muy reciente.

Los australopitecinos posteriores comprenden una serie de especies que se han clasificado en dos grandes grupos: gráciles y robustos. Los gráciles, que se registran en el sur de África entre 3 y 2 millones de años atrás, están representados por *Australopithecus africanus* (especie a la cual pertenece el niño de Taung). Estos australopitecinos son de tamaño pequeño (se estima que pesaban entre 30 y 50 kg), tienen dientes y muelas reducidos, andar erecto y la parte frontal de cráneo de forma redondeada, semejante a la de los humanos actuales. Tanto la talla general (alrededor de 120 cm) como el tamaño del cerebro (unos 450 cm³) es menor en este linaje que en el de los australopitecinos robustos.

Los australopitecinos robustos están presentes en el período que abarca desde 2,4 hasta 1,2 a 1 millón de años. El primero de estos homínidos robustos, denominado originalmente *Zinjanthropus*, fue hallado por Mary Leakey en Olduvai, Tanzania, en 1959, y fue datado en 1,8 millones de años (fig. 24-15). La datación se llevó a cabo mediante la técnica de potasio-argón, que es la más utilizada en la actualidad para los estudios paleoantropológicos. Esta técnica se basa en que el

Fig. 24-15. El cráneo del *Zinjanthropus*, el "hombre rompenueces", asignado ahora a la especie *Australopithecus boisei*. Este descubrimiento, hecho por los Leakey, enfocó la atención sobre África como la cuna de la humanidad y marcó el comienzo del ininterrumpido interés en la investigación de la historia evolutiva de los homínidos.

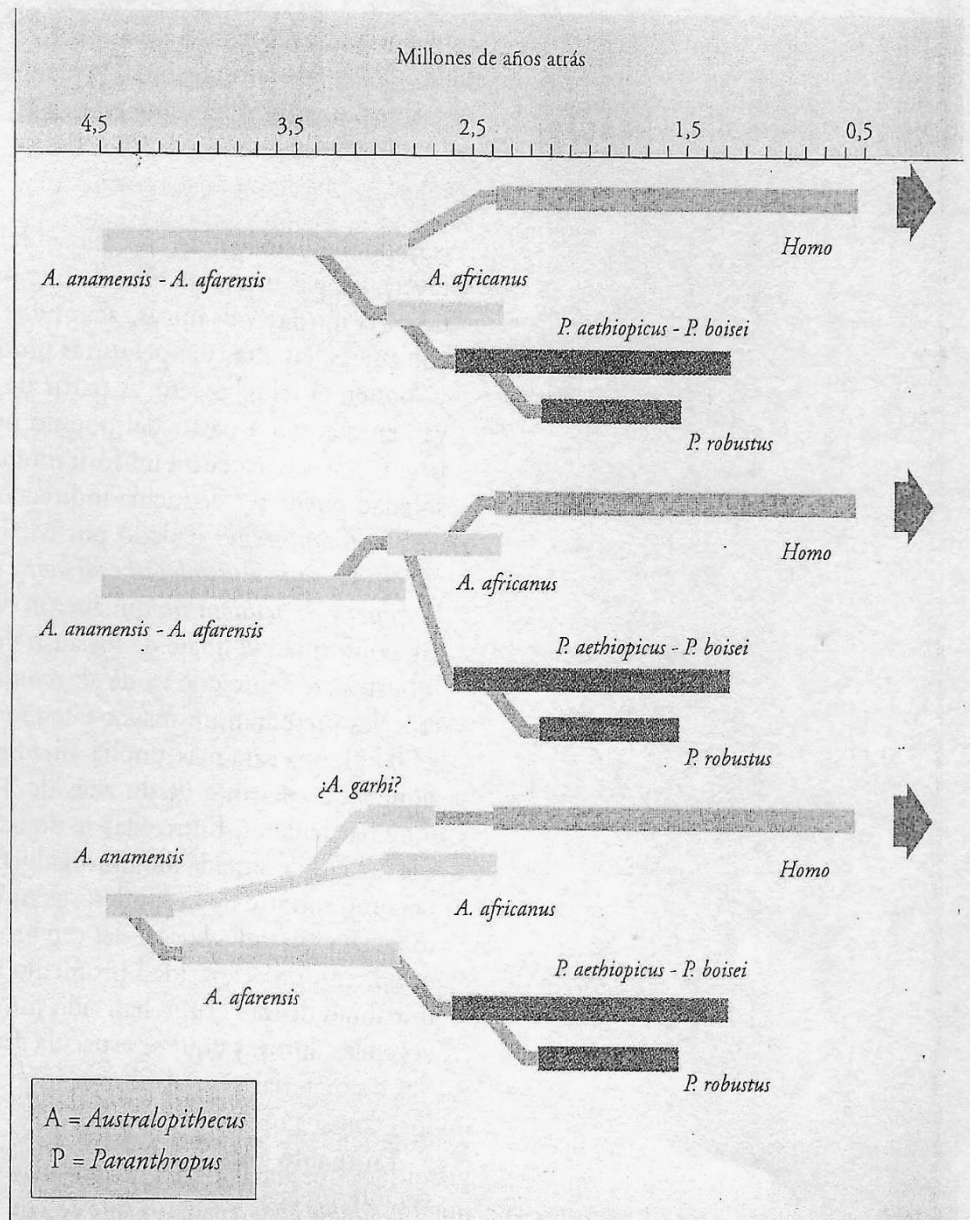


isótopo radioactivo del potasio (^{40}K) se desintegra radiactivamente en argón (^{40}Ar), un gas inerte. A medida que pasa el tiempo, las rocas que contienen potasio, como las volcánicas, acumulan lentamente ^{40}Ar . Durante las erupciones volcánicas, las altas temperaturas producidas hacen que se expulse todo el argón y "ponen el reloj" a cero. A partir de ese momento empieza a acumularse nuevamente argón a partir del potasio por desintegración radiactiva (véase cap. 1, pág. 6). Si se encuentra un fósil intercalado entre dos capas de ceniza volcánica, su edad puede ser deducida indirectamente a partir de esas cenizas.

El *Zinjanthropus* hallado por M. Leakey representa a la especie actualmente conocida como *Australopithecus boisei* de África meridional. *A. robustus*, junto con *A. boisei* y *A. aethiopicus*, que fueron descubiertos posteriormente en África oriental, conforman el linaje de los australopitecinos robustos. Si bien se observa una robustez creciente que va de *A. robustus* a *A. boisei* y a *A. aethiopicus*, todas estas especies presentan un mayor tamaño que los australopitecinos gráciles (entre 40 y 80 kg), una cara más amplia, dientes pequeños pero molares de grandes dimensiones (que llegan a medir más de 3 cm de sección) y características craneanas muy particulares. Entre ellas se destaca la presencia de una cresta ósea semejante a la del gorila, situada longitudinalmente en la parte superior del cráneo, que opera como soporte de los poderosos músculos de la mandíbula. Aunque el esqueleto facial es grande, la caja del cerebro es apenas un poco mayor que la de *A. africanus*, con una capacidad promedio de aproximadamente 500 cm³. Las especializaciones de este grupo han sido interpretadas como adaptaciones a una dieta de vegetales duros, ya que se especula que estos australopitecinos trituraban cantidades de material vegetal fibroso (nueces, frutos de cáscara dura, raíces y tubérculos) con sus molares macizos.

En cuanto a las relaciones entre las especies gráciles y robustas, existen diferentes interpretaciones. Durante varios años, en los que del linaje de los robustos sólo se conocían *A. robustus* y *A. boisei*, una de las hipótesis más generalmente aceptadas, era que *A. africanus* era el ancestro de *A. robustus*, especie que en el curso de la evolución filética se transformó en *A. boisei*, la cual finalmente se extinguió. Este esquema se volvió obsoleto con el descubrimiento hecho en 1986, en el norte de Kenia, por Alan Walker —un miembro del equipo de Richard Leakey—, de la Universidad Johns Hopkins, de los Estados Unidos. El nuevo hallazgo fósil, conocido como WT 17.000 y fechado en 2,5 millones de años, fue el cráneo de un australopitecino robusto más macizo, pero más antiguo que cualquier otro ejemplar encontrado hasta ese momento. WT 17.000 hizo añicos de un solo golpe la hipótesis de una evolución lineal y progresiva, ordenada hacia una mayor robustez y una posterior extinción, ya que este nuevo cráneo era el más antiguo y, a la vez, el más robusto. En la actualidad, *A. robustus* y *A. boisei* se consideran como dos ra-

Fig. 24-16. Diferentes hipótesis filogenéticas que representan las relaciones entre australopitecinos y el género *Homo*. Las especies robustas son referidas como un género diferente: *Paranthropus*.



mas separadas del árbol genealógico, y WT 17.000, que se proponía como una forma temprana de *A. boisei*, es reconocida como una nueva especie: *A. aethiopicus*. Por otra parte, la gran cantidad de especializaciones que los distinguen del resto hacen que diversos especialistas consideren que estas especies robustas deban ser reconocidas como un género diferente, al que han denominado *Paranthropus*. También es motivo de discusión la relación que existe entre gráciles (*A. africanus*), robustos y el tronco ancestral, representado actualmente por *A. afarensis*. Existen al respecto variadas hipótesis que se representan en la figura 24-16.

El género *Homo*

Las relaciones filogenéticas entre los australopitecinos y *Homo* constituyen una cuestión ampliamente discutida. En torno a este problema se han propuesto varias hipótesis, ya que el mosaico de caracteres que muestran los linajes grácil y robusto de los australopitecinos no permite vincular preferentemente a ninguno de ellos con nuestro ancestro inmediato. Ambos grupos tienen especializaciones particulares que no se observan en humanos. Es posible que los ancestros inmediatos de *Homo* se remontan más atrás del punto de divergencia de los australopitecinos y *Homo* y que se hayan originado a partir de un tronco australopitecino

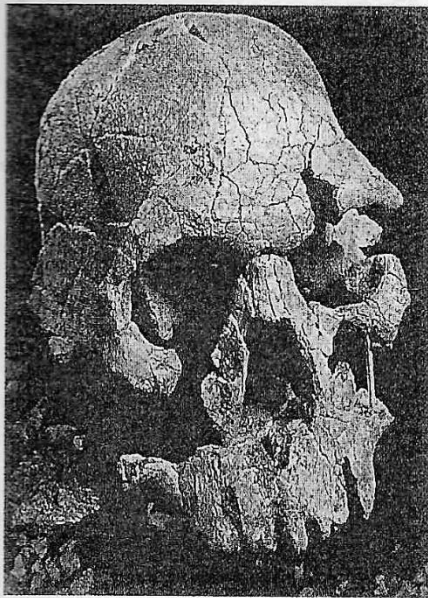


Fig. 24-17. Este cráneo, notablemente completo, conocido como 1470, fue reconstruido a partir de unos 300 fragmentos fósiles encontrados por el equipo de Richard Leakey en el norte de Kenia, cerca del límite con Etiopía. Ha sido fechado en 1,9 millones de años de antigüedad. Aunque el cráneo 1470 era contemporáneo con cráneos de australopitecinos, debido a su capacidad mucho mayor y a la ausencia de cresta ósea, se lo asigna a la especie *Homo habilis*, la especie humana más antigua.

muy antiguo o a partir de un ancestro común con este tronco, anterior al más antiguo de los australopitecinos. Los antropólogos que describieron a *A. afarensis*, por ejemplo, consideran que esta especie es directamente ancestral a *Homo*. Sin embargo, también es posible que un hallazgo realizado muy recientemente represente la respuesta a este problema. En 1999, el equipo de Tim White, de la Universidad de Berkeley, descubrió en el este de Etiopía los restos de un australopitecino de 2,5 millones de años, al que denominaron *Australopithecus garhi*, que en el lenguaje de una tribu etíope significa "sorpresa". Dada su antigüedad, su localización geográfica y sus características craneodentarias, este fósil podría representar el nexo entre los australopitecinos y *Homo*. Información más completa sobre este hallazgo o el descubrimiento de nuevos fósiles permitirán fortalecer alguna de las hipótesis vigentes o quizá generar nuevas interpretaciones.

Homo habilis

Homo habilis, que hasta el presente es la especie de *Homo* más antigua que se conoce, aparece en el registro fósil hace aproximadamente 2 millones de años. Su nombre, que significa "hombre hábil" se debe a que, aparentemente, éstas fueron las primeras criaturas que fabricaron herramientas. Del mismo modo que los humanos actuales y que los australopitecinos, *H. habilis* caminaba erecto y tenía molares con dos cúspides. Pero esta especie tiene dos características que la vinculan más estrechamente con los humanos que con los australopitecinos: la capacidad de construir herramientas—sugerida por el hallazgo de utensilios junto a los restos fósiles— y el tener cerebros de mayor tamaño, en relación con las dimensiones corporales.

La primera mención de esta especie fue hecha por Louis Leakey, quien en 1972 anunció el descubrimiento, también en Olduvai, de un homínido que había vivido hace aproximadamente 1,75 millones de años, más o menos al mismo tiempo que *Zinjanthropus*. Considerando el mayor tamaño de su cerebro, Leakey lo asignó al género *Homo* y, dada su posible asociación con utensilios de piedra primitivos que databan del mismo período, llamó a su hallazgo *H. habilis*. Dado que los *Homo* más antiguos que se conocían hasta ese momento tenían no más de 500.000 años, el hallazgo de *H. habilis* triplicaba la antigüedad estimada para el género, de modo que *Homo* y *Australopithecus* resultaban contemporáneos. Su idea no fue fácil de aceptar y los opositores a la propuesta de Leakey insistían en clasificar al nuevo fósil como otro ejemplar de *A. africanus*.

Afortunadamente el hallazgo de nuevos especímenes permitió afianzar el lugar de *H. habilis* en el árbol genealógico. El más convincente fue el cráneo 1470, descubierto por el grupo de Richard Leakey en el norte de Kenia, que tiene una antigüedad de 1,9 millones de años (fig. 24-17). Este cráneo grande, de estructura liviana, tiene una capacidad aproximada de 775 cm³ (alrededor de un 50% más que la de los australopitecinos robustos), y en él, la cresta ósea, tan notable en el cráneo de los robustos, está ausente.

Otro hallazgo importante fue el realizado por Tim White, que formaba parte del grupo de Johanson. En 1986, encontró en Olduvai un nuevo espécimen (OH 62) cuya datación es de 1,8 millones de años. Este fósil, que corresponde a una hembra adulta, resulta especialmente informativo porque, junto a los fragmentos del cráneo, se encontraron huesos de los miembros. El cráneo y la dentición de OH 62 son similares a los de otros especímenes de *H. habilis*, tales como el cráneo 1470, mientras que los fragmentos de los miembros muestran que, del mismo modo que Lucy, este ejemplar medía sólo unos 90 a 110 cm de altura y presentaba brazos particularmente largos. Estas semejanzas son notables si se considera que ambos ejemplares están separados por más de un millón de años de evolución.

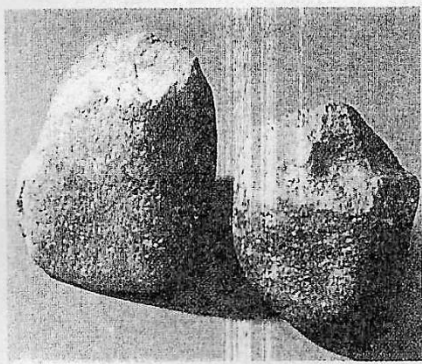


Fig. 24-18. Utensilios como éstos han sido encontrados en estratos fósiles de Olduvai y otros sitios de África oriental. Se calcula que los más antiguos tienen 2,5 millones de años y aparecen asociados con los fósiles de *Homo habilis*. A partir de guijarros de lava y cuarzo, se tallaron lascas en dos direcciones; en una punta, haciendo un implemento aguzado, o en un costado, haciendo una cuchilla. Estos utensilios median hasta 10 cm de longitud. Probablemente eran utilizados para preparar alimentos vegetales, cazar pequeñas presas y, tal vez, para carnear animales de mayor tamaño. Basados en el análisis de los restos animales y en la ausencia de armas para matar presas de mayor tamaño, se cree que los animales que servían como alimento no eran cazados sino que eran obtenidos como carroña. La evidencia reciente sugiere que no sólo se utilizaba como utensilio el meollo (el "corazón") como se ve en la figura, sino también las lascas, es decir, los filos desprendidos de estos guijarros.

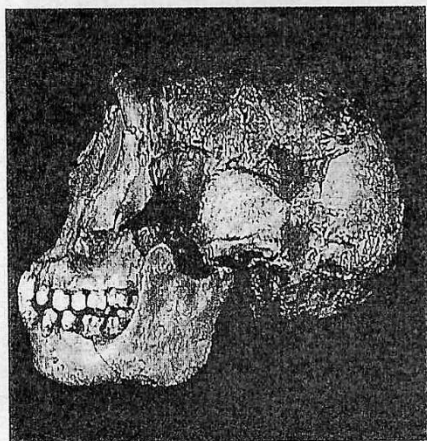


Fig. 24-19. El cráneo de este niño de 12 años de edad, cuyo esqueleto se encontró notablemente completo, fue descubierto en el lago Turkana, en 1984, y fue asignado a *H. erectus*. De mucho mayor tamaño que los primeros homínidos, *H. erectus* tenía un cerebro significativamente mayor. Sin embargo, en la actualidad, algunos investigadores consideran que el cráneo de este fósil no presenta especializaciones tan marcadas como otros fósiles pertenecientes a *H. erectus*, de modo que lo asignan a la especie *Homo ergaster*, que estaría más directamente vinculada a nuestro linaje que *H. erectus*.

Para profundizar el conocimiento acerca de *H. habilis*, resultó muy importante el estudio de las herramientas asociadas a los fósiles. En Olduvai (Tanzania) se hallaron una serie de herramientas que incluyen distintos raspadores y cortadores desprendidos del núcleo de la roca (fig. 24-18). El sitio en el que se descubrió esta colección da su nombre a la cultura de piedra —o lítica— de hace 2 millones de años, que se ha denominado "cultura oldowense". Las herramientas generalmente se encuentran formando "juegos" que incluyen diferentes formas. Es posible que *H. habilis* no haya sido el único *Homo* en África (que también coexistía con especies de australopitecinos robustos). Algunos antropólogos consideran que ciertos fósiles contemporáneos a *H. habilis* corresponden a una especie hermana denominada *H. rudolfensis*, que se extinguió y constituye otra de las ramas truncales del árbol de los homínidos.

Una pregunta que surge a partir de la descripción de *H. habilis* es si esta especie puede ser considerada humana. La respuesta es que, pese a las diferencias anatómicas existentes, la capacidad de construir herramientas es tan distintiva y relevante que, probablemente, *H. habilis* deba ser considerado humano. Por otra parte, aun si nos centramos en la comparación de características anatómicas entre *H. habilis* y *H. sapiens*, las diferencias se relativizan si se toma en cuenta la gran diversidad que existe actualmente a este nivel entre individuos de nuestra especie.

Homo erectus

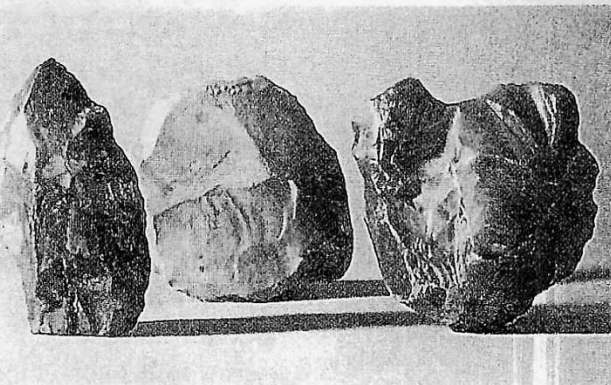
Los fósiles de australopitecinos y los de *H. habilis* fueron hallados exclusivamente en África. Sin embargo tanto en África como en Asia existen fósiles más recientes, datados en un intervalo de 1,6 a 0,3 millones de años, que pertenecen a otra especie denominada *H. erectus*.

Los primeros de ellos fueron encontrados en Java, en 1896, y se denominaron "hombre de Java". A partir de 1929, se encontraron nuevos fósiles correspondientes a más de 40 individuos en Pekín, que se conocieron como "hombre de Pekín" (hoy Beijing), seguidos por descubrimientos hechos en África, China y el sudeste de Asia. El ejemplar más antiguo, así como el más completo, de *H. erectus* descubierto hasta el momento fue datado en 1,6 millones de años y corresponde a un niño de aproximadamente 12 años. Este fósil fue hallado en el lago Turkana, Kenia, por Kamoya Kimeu, viejo amigo y colega de Richard Leakey. El muchacho, que medía 165 cm, era sorprendentemente alto para su edad y se estima que podría haber alcanzado los 183 cm al completar su desarrollo. Su esqueleto es sólo sutilmente diferente del esqueleto del hombre moderno y los huesos de sus piernas indican que tenían un andar semejante al nuestro. Sin embargo, el grosor de su cráneo, los arcos superciliares prominentes, la frente estrecha y el mentón deprimido lo vinculaban con otros miembros previamente hallados de la especie *H. erectus* (fig. 24-19).

Las dataciones de los fósiles de diferentes sitios indican que *Homo erectus* se habría originado en África hace 1,6 millones de años y migró a Asia hace por lo menos un millón de años. Es probable que, luego de colonizar algunas regiones de Asia, se haya dispersado hasta llegar a Medio Oriente y Europa, donde recientemente se han hallado fósiles que pertenecerían a esta especie. ¿Cuál es la característica que permitió a *H. erectus* ampliar tan notablemente su capacidad de dispersión y efectuar largas migraciones?

Anatómicamente no hay grandes diferencias entre *H. habilis* y *H. erectus*, excepto que en *H. erectus* se advierte un aumento de la talla y, especialmente, del tamaño del cerebro, que alcanza en promedio 1.000 cm³, variando de 700 a 1.200 cm³ (valores que se superponen en parte con el intervalo de volúmenes cerebrales de los humanos modernos). Existe, sin embargo, una característica distintiva que aparece por primera vez en *H. erectus*: en algunos asentamientos

Fig. 24-20. El hacha de mano es una piedra que ha sido trabajada en todas sus superficies para proveer lo que parece ser una zona para aferrar y varias combinaciones de bordes, a veces con una punta más o menos afilada, para cortar. Las hachas de mano comenzaron a utilizarse hace aproximadamente 1,5 millones de años y están asociadas con *H. erectus*.



en los que se hallaron fósiles de *H. erectus*, se encontraron también capas de cenizas, trozos de carbón, piedras que muestran quebraduras características de haber estado expuestas al fuego y huesos quemados. Se ha sugerido que la habilidad de utilizar el fuego puede haber sido la clave del éxito de esta especie, ya que les habría permitido solucionar el problema de proveerse de calor en los climas más fríos de las nuevas regiones colonizadas. Es muy probable que el fuego también fuera utilizado para cocer alimentos y mantener alejadas a las fieras y que este nuevo tipo de vida involucrara el establecimiento de vínculos grupales más estrechos. El dominio del fuego requiere inteligencia e imaginación, de modo que la presencia de esta aptitud única de los humanos resulta una evidencia indirecta de que *H. erectus* poseía una capacidad mental más avanzada.

La aparición en el registro fósil de *Homo erectus* coincide además con una modificación significativa en el registro arqueológico, es decir, en el conjunto de evidencias vinculadas con el desarrollo cultural. Hace 1,5 millones de años, después de 1 millón de años en que sólo se hallan instrumentos pertenecientes a la cultura oldowense, aparecen nuevas herramientas llamadas *bifacies*, que están trabajadas de ambos lados. Entre estas herramientas, la más representativa es el hacha de mano en forma de lágrima. Este período de la cultura lítica se conoce como "cultura acheulense" en alusión a Saint Acheul, Francia, que es el sitio donde estas herramientas fueron halladas por primera vez (fig. 24-20). Curiosamente, en Asia no se han hallado este tipo de herramientas; la cultura lítica asociada a *H. erectus* en este continente es de tipo oldowense.

Relaciones entre las especies de *Homo*

Examinaremos ahora las relaciones existentes entre *Homo erectus*, *Homo habilis* y los humanos modernos, *Homo sapiens*. Todos ellos presentan premolares bicúspides, andar bípedo, postura erecta, cerebro grande y capacidad para construir herramientas. Considerando características como la talla y el tamaño del cerebro, por largo tiempo se ha propuesto a *H. erectus* como especie ancestral de los humanos modernos. Sin embargo, en la actualidad esta idea ha sido puesta en duda.

Como hemos visto, el cráneo de *H. erectus* presenta ciertas características particulares tales como el engrosamiento de la región de los arcos superciliares, que forma una especie de "visera" ósea, la presencia de una cresta en la región media superior del cráneo y ciertas diferencias en la morfología de la base. Dado que estos rasgos constituyen especializaciones exclusivas de *H. erectus*, que no se encuentran en *Homo habilis* ni en los humanos actuales, algunos investigadores plantean que no resulta aceptable considerar a *H. erectus* como ancestro directo del hombre moderno. Según estos especialistas, *Homo erectus* no se vincula con nuestros orígenes sino que representaría una rama colateral que evolucionó principalmente en Asia, hasta extinguirse quizás en tiempos relativamente recientes.

En los últimos años, se han hallado fósiles en Asia que se extienden hasta épocas muy próximas la presencia de *Homo erectus* en ese continente (algunos de ellos podrían tener sólo 25.000 años), y si esta datación es correcta, esta especie habría convivido en Asia con el hombre moderno. Si *H. erectus* es otra de las ramas truncas del árbol de los humanos, nuestros ancestros directos pertenecerían probablemente a un linaje de *Homo* que permaneció en África y que evolucionó localmente incorporando los rasgos característicos del hombre moderno.

Estudios recientes han propuesto la existencia de especies africanas de *Homo* que parecen estar más directamente vinculadas con nuestro origen. Una de ellas es *Homo ergaster*, de 1,6 millones de años, tal vez el último ancestro común de *Homo erectus* y nuestra línea evolutiva. El niño del lago Turkana, entre otros fósiles, ha sido reinterpretado por quienes sostienen esta hipótesis como un representante de *H. ergaster*. Fósiles más recientes, de 600 mil a 200 mil años de antigüedad, asignados a la especie *Homo heidelbergensis*, también formarían parte de nuestro linaje directo ya que presentan características muy similares a los hombres modernos y no poseen las especializaciones de *Homo erectus*. Existe consenso entre varios paleoantropólogos acerca de que *Homo heidelbergensis*, cuyos representantes han sido hallados en África, Europa y Medio Oriente, sería la especie ancestral a las dos ramas terminales del linaje de los humanos: *Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis* (fig. 24-21).

Homo neanderthalensis

Los neandertales vivieron en Europa y Medio Oriente en un período que abarca desde 250 mil años atrás, hasta su extinción, hace 35 mil años. El nombre de esta especie, *Homo neanderthalensis*, se debe a que los primeros fósiles que la representan fueron hallados en una cueva del valle de Neander, en Alemania. Existen evidencias de que estos hombres fueron los primeros que celebraron ceremonias relacionadas con la muerte. Estos rituales reflejan una estructura social compleja, que representa una parte distintiva de la cultura humana (fig. 24-22).

Si bien existe una gran similitud entre esta especie y los humanos actuales, el esqueleto de los neandertales presenta una mayor robustez general y los cráneos muestran algunas diferencias. Una de ellas es la forma general de la cara que, además de ser más larga en los neandertales, presenta una proyección en la parte media que está ausente en los humanos modernos. También se nota un engrosamiento en la zona de los arcos superciliares y la presencia de dos protuberancias en la base del cráneo que no se observan en humanos. El volumen del cerebro es, en promedio, algo mayor que el de los humanos modernos.

Durante las primeras décadas del siglo XX, algunos antropólogos consideraban que los esqueletos de neandertales pertenecían a hombres que habían sufrido enfermedades óseas o malformaciones congénitas. Cuando se reconoció que estos fósiles no eran individuos anormales sino que correspondían a un grupo humano que habitó previamente Europa, se pasó a considerar alternativamente que constituían parte de nuestra especie o que representaban una subespecie a la que se llamó *Homo sapiens neanderthalensis*. En ambos casos se consideraba que las diferencias eran poco importantes y que los neandertales representaban una forma antigua de nuestra especie. Sin embargo, recientemente se ha evaluado que las particularidades de los neandertales constituyen características derivadas del ancestro que son exclusivas y distintivas y que, del mismo modo que en el caso de las especializaciones de *Homo erectus*, no tienen continuidad en nuestra especie. Sobre la base de estos argumentos, se ha atribuido a los neandertales el rango de especie: *Homo neanderthalensis*. En la actualidad, la mayor parte de los antropólogos ya no sitúa a esta especie como

Millones de años transcurridos

0

1

2

3

4

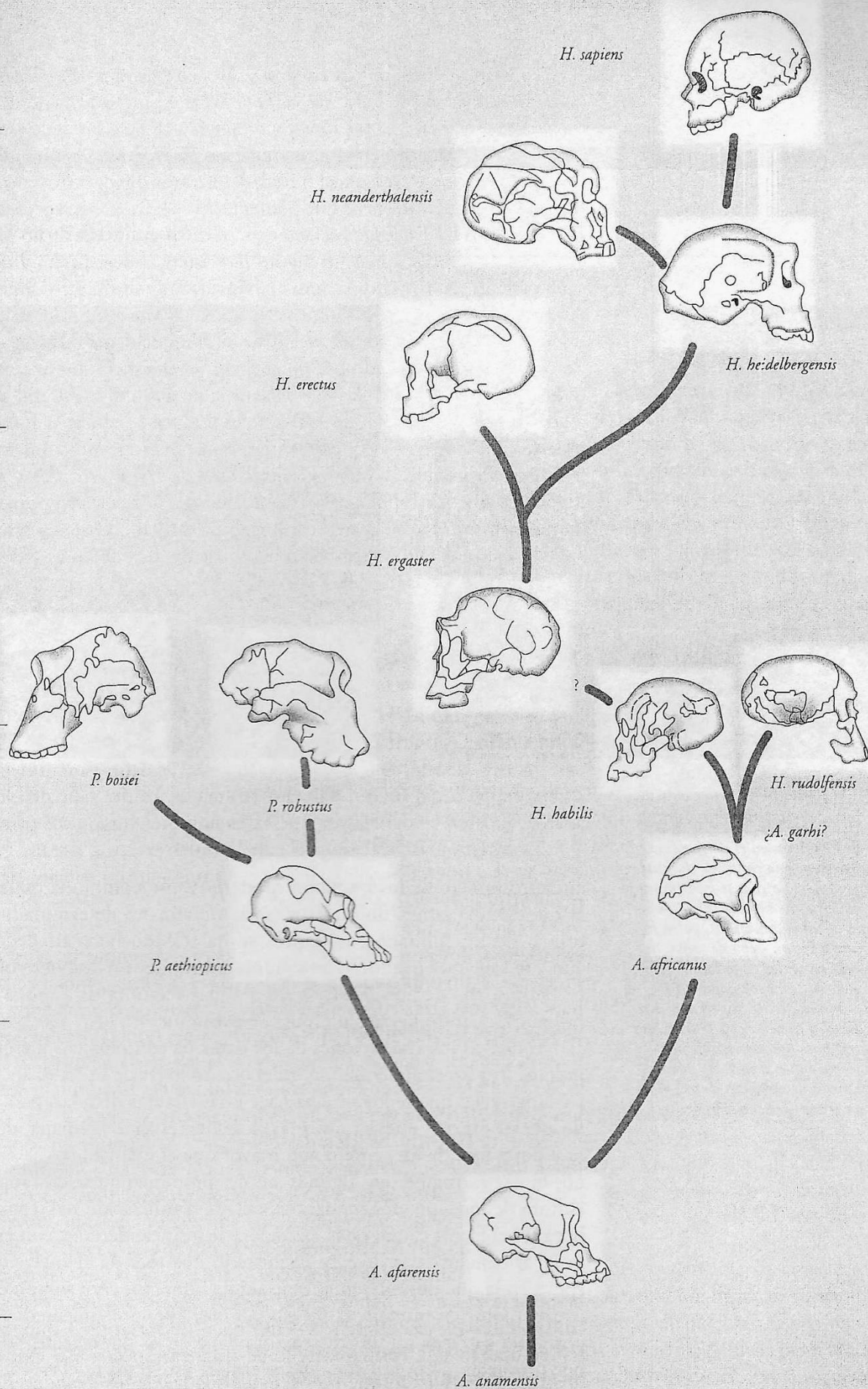
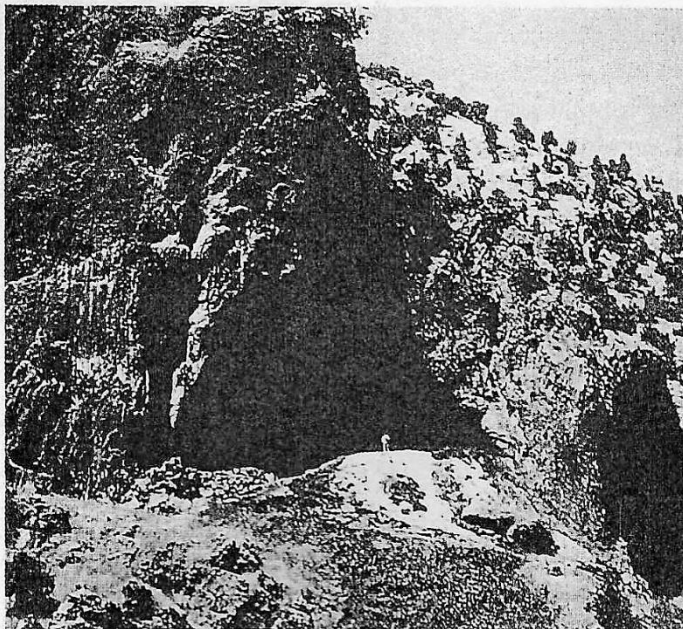
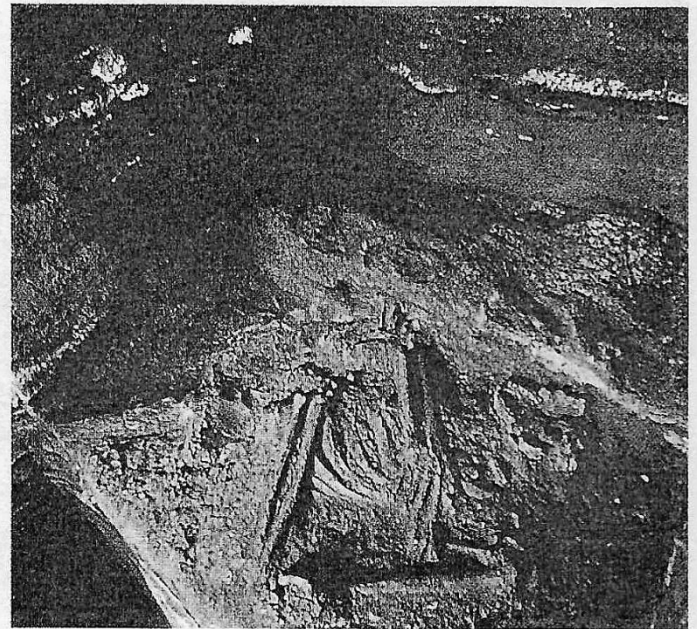


Fig. 24-21. Una posible filogenia de los homínidos (tomada de I. Tattersall, 1993).



(a)



(b)

Fig. 24-22. a) Esta gran cueva cerca de la pequeña aldea de Shanidar, en el norte de Irak, ha sido habitada en forma continua durante más de 100.000 años. En ella, se han encontrado nueve esqueletos de neandertales, incluyendo uno que, según el análisis del polen fósil, fue enterrado sobre un lecho de ramas de árboles y violetas, recogidas en la ladera vecina. b) El sepulcro de un joven hombre de Neanderthal excavado, en 1986, en el monte Carmelo, en Israel. Después de su muerte, que se estima ocurrió hace aproximadamente 50.000 años, se dejó que la carne se descompusiera y el cráneo se quitó antes de que el resto del esqueleto se cubriera con tierra.

ancestro directo de los humanos modernos sino como una rama colateral, con la que compartimos un ancestro reciente aún no determinado. Dado que el origen de los humanos modernos se ha situado hace alrededor de 130 mil años, se sabe que neandertales y humanos modernos convivieron durante cierto tiempo en Medio Oriente y en algunas regiones de Europa hasta hace 35 mil años, cuando los neandertales se extinguieron.

Las nuevas interpretaciones de los datos paleontológicos y arqueológicos han permitido a los neandertales salir del oscuro lugar de brutales ancestros de nuestra especie, en que se los situaba hace unas cuantas décadas, para pasar a ocupar un nuevo sitio en nuestra historia: el de una especie hermana, dotada de cultura y portadora de un cerebro aun mayor que el nuestro. No se sabe ciertamente por qué se extinguieron. Algunos autores proponen que cierta superioridad en la cultura de los humanos modernos, tal vez la utilización del lenguaje, puede haber sido el factor causal de la extinción de los neandertales. Sin embargo no hay pruebas concluyentes de ello. El misterio que todavía envuelve esa apasionante época en la que dos diferentes especies de humanos convivieron es en la actualidad el motor de numerosas investigaciones que, probablemente, aportarán importantes datos en un futuro próximo. Una de las nuevas líneas de investigación que prometen datos apasionantes acerca de este tema es el estudio del DNA fósil. En 1997, se logró aislar y secuenciar un fragmento de DNA mitocondrial (véase cap. 16, pág. 432) de un hueso de un hombre neandertal. La comparación de esta secuencia con la del mismo fragmento en humanos actuales sugiere que la hipótesis que sitúa a *H. neanderthalensis* como una especie hermana de *H. sapiens* sería acertada.

El origen de los humanos modernos

Abordaremos ahora el último tramo de la evolución humana, es decir, la identificación del momento y del proceso por el cual se originó *Homo sapiens*. Como indicamos antes, los fósiles de *H. erectus* se han encontrado no sólo en África, sino también en Asia y Europa. Sobre la base de estas evidencias, diversos expertos, que consideran a *H. erectus* como el ancestro de *H. sapiens*, han propuesto el llamado "modelo del candelabro" de la evolución del hombre mo-

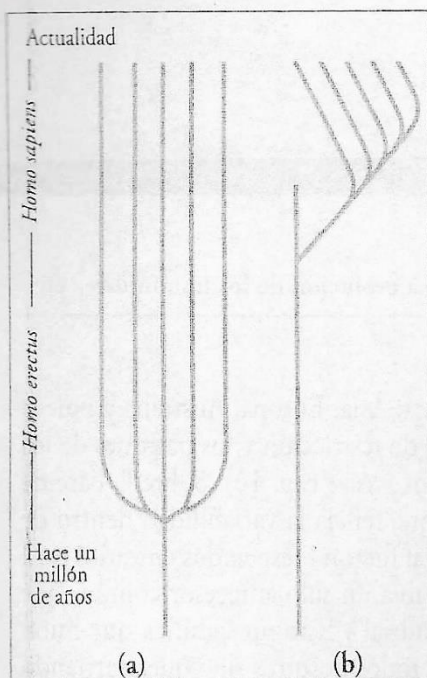


Fig. 24-23. Dos modelos de la evolución de los humanos modernos (*Homo sapiens*). a) De acuerdo con la hipótesis del candelabro, las poblaciones de los humanos modernos se separaron de formas más tempranas hace aproximadamente un millón de años y evolucionaron en forma paralela. b) Por el contrario, el modelo del Arca de Noé propone un origen único y más reciente para los humanos modernos, con la extinción (por razones desconocidas) de las poblaciones humanas más primitivas.

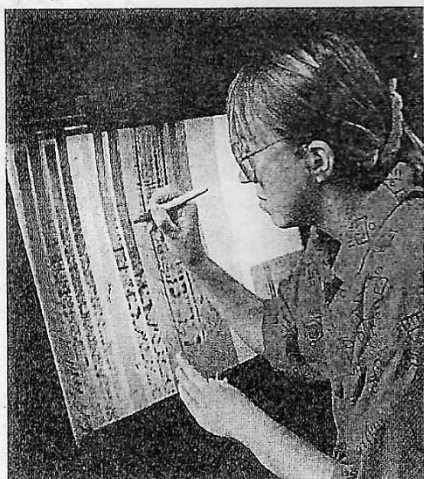


Fig. 24-24. El análisis del ADN mitocondrial de las mujeres de cuatro continentes ha llevado a la conclusión de que los humanos modernos dejaron África hace menos de 200.000 años. Esta investigación fue llevada a cabo por Rebecca Cann, quien aparece aquí, y sus colegas de la Universidad de California, en Berkeley.

dermo (fig. 24-23 a). De acuerdo con este modelo, hubo múltiples migraciones tempranas desde África a Asia y Europa, que comenzaron tal vez hace un millón de años y que dieron como resultado el establecimiento de diferentes poblaciones locales de *H. erectus*. Estas poblaciones, que evolucionaron en forma gradual, separadas unas de otras, habrían originado las distintas variantes de *Homo sapiens*, que en la actualidad estarían representadas por las diferentes razas humanas modernas. Según este modelo, la integridad de la especie se mantuvo debido al flujo de genes que evitó que se produjera la especiación en estas poblaciones.

En contraste con la hipótesis del candelabro, se ha propuesto el modelo conocido como "Arca de Noé" (fig. 24-23 b). De acuerdo con este modelo, un pequeño grupo de humanos modernos, previamente diferenciados como *Homo sapiens*, migró hacia Europa probablemente desde algún sitio de África, en épocas más recientes—hace aproximadamente 100 mil años—y colonizó todo el mundo, reemplazando a las poblaciones previamente existentes (que se extinguieron). Algunos hallazgos fósiles sustentan este punto de vista. Se han encontrado restos de humanos modernos en algunas localidades antes que en otras, de acuerdo con las rutas de migración de los hombres modernos a partir de su centro de dispersión. Por ejemplo, los más antiguos cráneos humanos inequívocamente modernos que datan de ese período han sido encontrados en África meridional y oriental. Los siguen en antigüedad los cráneos del grupo de Qafzeh, en Israel, en la ruta hacia el Viejo Mundo, fechados recientemente en 92 mil años. Los humanos modernos de Europa aparecen en el registro fósil de hace sólo unos 40 mil años, lo cual sugiere que o bien nos tomó un largo tiempo abrirnos paso hacia el norte, o bien que aún faltan descubrir evidencias más antiguas. Esta hipótesis también es coherente con el hecho de que no han sido encontrados fósiles que parezcan inequívocamente intermediarios entre los humanos modernos y *H. erectus* u *H. neanderthalensis*, que es lo que cabría esperar según la transformación filética gradual local que propone la hipótesis del candelabro. Por último, las proporciones de las extremidades de los primeros humanos modernos de Europa parecen ser típicas de individuos ecuatoriales, provenientes de África, y no de individuos adaptados a un clima frío, como lo fueron los hombres de Neanderthal. Esto también corrobora que la población fundadora es africana.

El modelo del Arca de Noé ha recibido también el apoyo de datos obtenidos mediante técnicas de biología molecular. Los resultados más significativos no provienen del estudio de las proteínas o del DNA cromosómico, sino del análisis de los genes mitocondriales. Como vimos en el capítulo 17, estas organelas tienen su propio DNA. Al igual que el DNA cromosómico, el DNA mitocondrial acumula cambios al azar a lo largo del tiempo a un ritmo constante, de modo que la magnitud del cambio puede servir como una medida del tiempo de divergencia y, así, de las distancias evolutivas. Dado que no hay enzimas que reparen el DNA como ocurre en el núcleo de las células, la acumulación de errores en el DNA mitocondrial es 10 veces superior y, por lo tanto, éste evoluciona a una tasa más alta que la del núcleo de la célula. Esto significa que, según se estima, el reloj mitocondrial funciona aproximadamente 10 veces más rápido que el reloj molecular nuclear (véase cap. 26, pág. 730). El reloj molecular es adecuado como herramienta para analizar hechos recientes que se miden en miles en lugar de millones de años. Además, dado que en los vertebrados, la mayor parte—o quizá todas las mitocondrias—son de origen materno, se excluye la posibilidad de que los cambios en la secuencia de nucleótidos sean el resultado de recombinación sexual y no del funcionamiento del reloj molecular. Un par de individuos que se reproducen pueden transmitir únicamente un solo tipo de DNA mitocondrial. Uno tiene 16 tatarabuelos, pero todo el DNA mitocondrial proviene de uno solo de ellos. En consecuencia, los linajes mitocondriales son más fáciles de trazar.

Rebecca Cann (fig. 24-24) y sus colegas, de la Universidad de Berkeley, en California, extrajeron el DNA mitocondrial de 147 individuos que provenían de

cinco poblaciones geográficas diferentes —África, Asia, Europa, Australia y Nueva Guinea—. Este DNA fue cortado con enzimas de restricción y los patrones de los fragmentos fueron determinados y comparados (véase cap. 16). Sobre la base de estos datos, se construyó un árbol evolutivo que refleja la variabilidad dentro de la especie. Los resultados del árbol mitocondrial fueron inesperados en varios sentidos. En primer lugar, en la base del árbol había un solo antecesor común, que popularmente se conoció como “Eva mitocondrial”. Esto no significa que hubo una única mujer de la cual hemos descendido todos nosotros sino que, partiendo de una población constituida quizá por varios miles de individuos, por azar sólo se transmitió un único conjunto de genes mitocondriales —que poseía la hembra metafóricamente llamada “Eva mitocondrial”—. El resto de los linajes de DNA mitocondrial presentes en esa población original se habrían extinguido. Este hallazgo, tal vez el más sorprendente para nosotros, es el menos discutido por los genetistas de poblaciones y otros especialistas familiarizados con la dinámica de procesos tales como la deriva genética. En segundo lugar, el reloj molecular indica que esta mujer vivió hace sólo unos 200 mil años (con un error de 50 mil años por encima o por debajo de esa cifra). En tercer lugar, los resultados sugieren que el grupo fundador vivió en África. Si se considera el hecho de que la población africana presenta una mayor variabilidad que las otras, esto indica simplemente que ha existido durante más tiempo. En cuarto lugar, sobre la base del grado de variación existente entre los grupos no africanos, se estima que las poblaciones fundadoras originales dejaron África probablemente hace poco más de 100 mil años. Finalmente, no existe evidencia de ninguna introducción de nuevo DNA mitocondrial en las poblaciones que permanecieron en África o en aquellas que colonizaron los otros continentes.

Si estos hallazgos son corroborados por datos posteriores, podremos sostener que toda nuestra especie descende de una única población de *Homo sapiens* que se originó en África hace aproximadamente 200 mil años que comenzó a migrar a través de Asia y Europa hace aproximadamente 100 mil años, reemplazando en su avance a todas las poblaciones de homínidos previamente establecidas.

El impacto de estos nuevos hallazgos puede ser interpretado de diversas maneras. De acuerdo con Stephen Jay Gould, “...nos permiten comprender que todos los seres humanos, a pesar de las diferencias en la apariencia externa, son realmente miembros de una sola entidad que ha tenido un origen muy reciente en un único lugar. Existe así una clase de hermandad biológica que es mucho más profunda de lo que hayamos comprendido jamás”. Por otra parte, el modelo de Arca de Noé replantea la cuestión no resuelta de la desaparición de las poblaciones de *H. erectus* y *H. neanderthalensis*. Además de las hipótesis previamente consideradas sobre la extinción de los neandertales, otra explicación posible es que los humanos modernos migrantes llevaran consigo enfermedades a las que no eran inmunes las poblaciones locales de otras especies que iban siendo desplazadas. Frente a esta alternativa, Milford Wolpoff, de la Universidad de Michigan, indica que si el modelo del Arca de Noé fuera verdadero —y él cree que no lo es—, el símbolo bíblico apropiado de la evolución humana no sería Eva o Noé, sino más bien Caín.

En suma, desde sus comienzos, el estudio de la historia de la evolución humana nos ha obligado no sólo a mirar los huesos secos de nuestros antepasados, sino también a examinar lo que significa *ser* humano. Según nuestra interpretación del pasado y nuestra visión del presente, podemos hallar en nuestra historia biológica las justificaciones para nuestros actuales defectos o las esperanzas para un cambio superador. Alternativamente, podemos concluir que, sobre la base de nuestro conocimiento actual, el comportamiento humano en el pasado parece haber sido tan complejo y contradictorio como sabemos que es en el presente, y que, por lo tanto, guarda poca relación con nuestro futuro. En estas circunstancias, lo mejor que podemos hacer es confiar en nuestra capacidad craneana recientemente aumentada y delinear nuestro futuro entre las múltiples posibilidades que ha generado nuestra cultura.

El arte de las cavernas

Las pinturas rupestres del oeste de España y del sur de Francia, muchas sorprendentemente inalteradas a pesar del paso del tiempo, son parte de una rica tradición artística que duró, al menos, 20 mil años. La mayoría de los animales dibujados son de presa, y las pinturas están en lugares profundos de las cavernas, de modo que deben haber sido vistas (de la misma forma en que deben haber sido pintadas) a la luz de lámparas de aceite o antorchas.

El significado de estos dibujos y pinturas fue durante largo tiempo cuestión de debate. Algunos de los animales están marcados con dardos o con heridas (aunque muy pocos parecen seriamente heridos o a punto de morir). Estas marcas han llevado a sugerir que las figuras son ejemplos de magia simpática, la creencia de que se puede controlar a otra criatura emprendiendo una acción simbólica contra su imagen. El hecho de que algunos animales parezcan preñados sugiere que estas representaciones pueden simbolizar la fecundidad. Muchos también parecen estar en movimiento. Tal vez estos animales, tan vitales para el bienestar de los cazadores, migraban a estas áreas y parecían desvanecerse en ciertas épocas del año, retornando misteriosamente, grávidos, en la primavera. Este regreso de los animales puede haber sido un acontecimiento que era recibido con el mismo espíritu con que los pueblos más recientes celebran los ritos de primavera o de Pascua. Cualquiera que sea su significado, estas imágenes nos emocionan, del mismo modo que las huellas de pisadas en Laetoli y el entierro de Shanidar, ya que nos proporcionan la sensación de compartir, a través del tiempo, algo de lo que significa ser humano. El arte de las cavernas en el Paleolítico de Europa finalizó hace aproximadamente 8.000 a 10.000 años, al término de la última era Glacial. No solamente los utensilios y



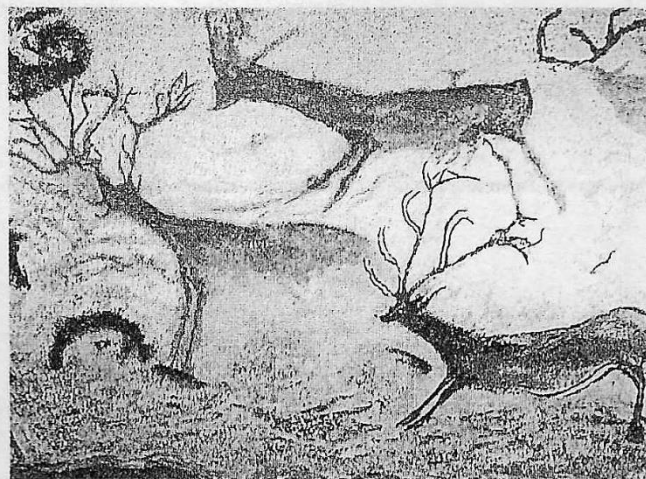
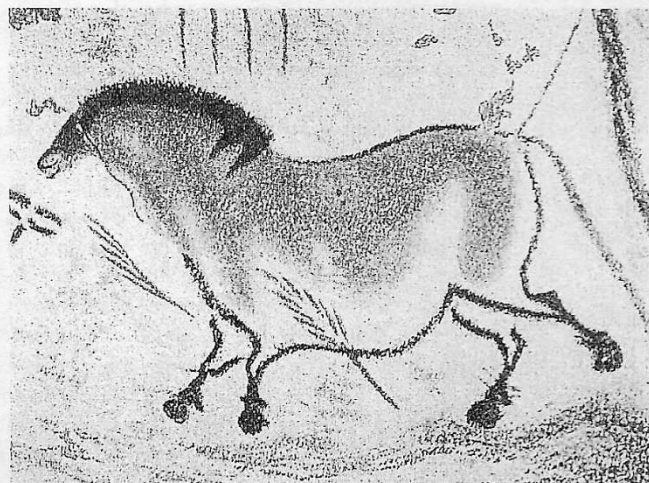
los pigmentos fueron dejados de lado, sino que los lugares sagrados —pues tal cosa parecen haber sido— ya no fueron visitados más.

La gran expansión, el arte y el lenguaje

A partir de su primera gran migración desde África, *Homo sapiens* comenzó a invadir nuevos territorios, mientras el ritmo de los cambios demográficos y culturales se aceleraba notablemente. Hace algo más de 100 mil años, aparece en el registro arqueológico una nueva tecnología lítica que se conoce como “cultura musteriense”, caracterizada por presentar un mayor número de herramientas (alrededor de 40) elaboradas con técnicas más refinadas y diseñadas para usos más específicos. Un nuevo cambio se produjo hace 60 mil o 70 mil años, cuando probablemente, debido al nivel de capacidad técnica alcanzado, nuestra especie se expandió rápidamente por toda la superficie del globo, colonizando ambientes muy variados. Este cambio se asocia al reemplazo de la cultura musteriense por una nueva tecnología denominada “cultura auriniense”, que amplió a más de 100 el conjunto de herramientas e incorporó nuevos materiales. En ese momento, de acuerdo con es-



En casi todas las cuevas, un pequeño número de animales presenta heridas. Aunque los animales se muestran con un detalle realista, las armas y los cazadores —en el caso en que se representen— son abstracciones, tal vez para mantener su identidad en secreto. La ilusión de movimiento está notablemente acentuada por los patrones de luz y sombra presentes en los estrechos y oscuros pasadizos de la caverna.



timaciones realizadas sobre la base de datos genéticos, se considera que la población humana mundial puede haber tenido entre 10 mil y 100 mil habitantes. Conforme a los hábitos de vida de estas poblaciones, que tomaban de la naturaleza su sustento alimenticio mediante la caza y la recolección, es posible que se hubiera alcanzado una densidad próxima a la saturación de los recursos, lo cual habría estimulado las migraciones en busca de nuevos ambientes. Hace 30 mil años, *Homo sapiens* ya se había dispersado por todo el mundo, quintuplicando su tamaño poblacional. Cazaba animales de gran tamaño y había incursionado en la expresión artística.

Existen numerosos testimonios de que los cazadores de la última Edad del Hielo, hace unos 20 mil años, usaban una gran cantidad de símbolos: representaron los animales que cazaban pintándolos en las paredes de las cuevas, tallaron figuras de mujeres en piedras y huesos o las moldearon en arcilla y construyeron instrumentos musicales (véase el ensayo: *El arte de las cavernas*). No

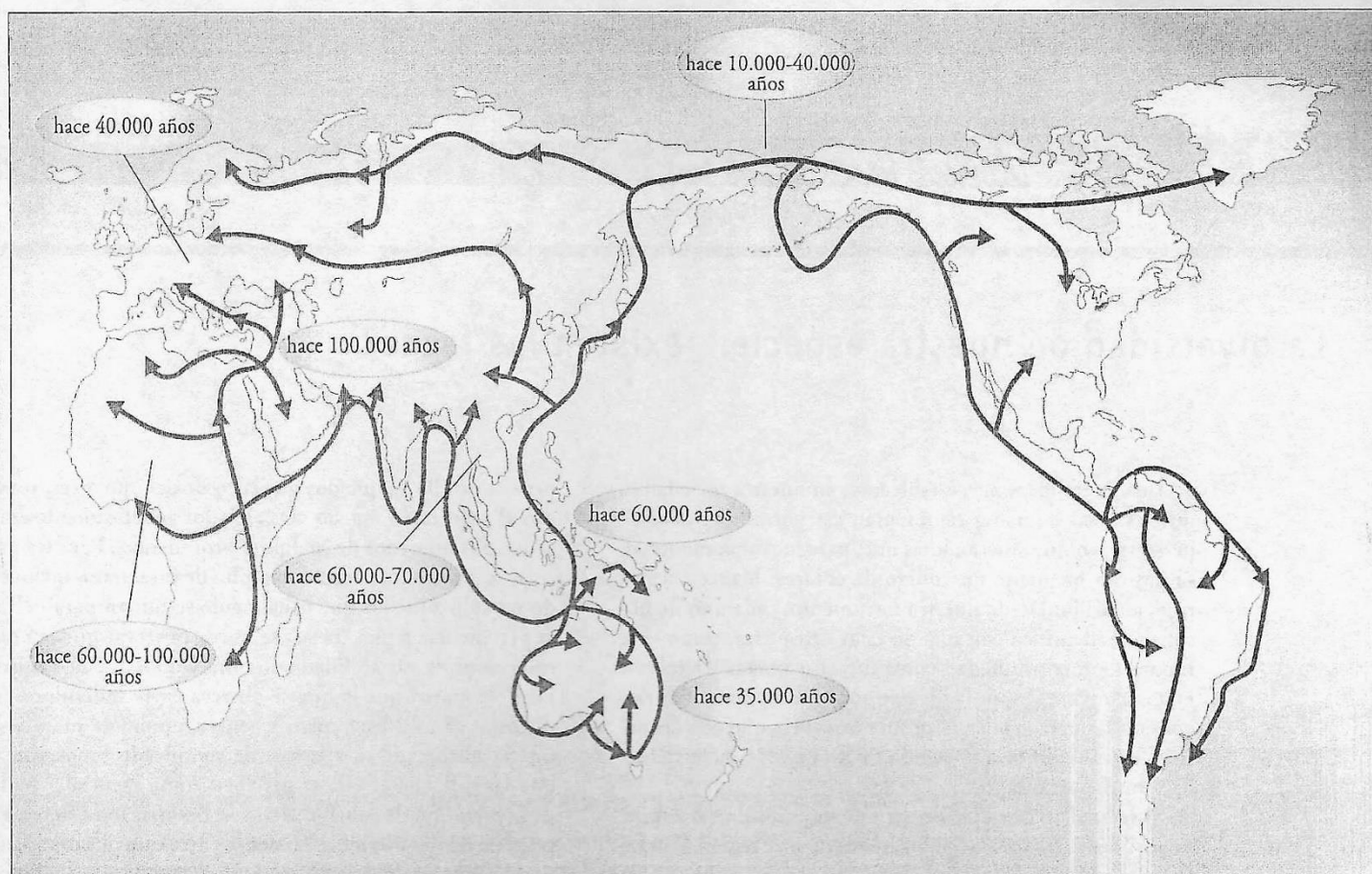


Fig. 24-25. En el mapa se ilustran las posibles rutas migratorias de Homo sapiens y las dataciones tentativas de su ingreso en los distintos continentes estimadas sobre la base de datos genéticos, antropológicos y lingüísticos.

hay manera de saber cuándo los humanos comenzaron a utilizar el lenguaje oral, pero la mayor parte de los antropólogos coinciden en afirmar que los hombres que realizaron todas estas producciones artísticas ya usaban el lenguaje. El arte y la comunicación están muy ligados, ya que ambos involucran el uso de símbolos que permiten expresar sentimientos e ideas. En ese sentido, el arte de estos cazadores es una evidencia indirecta, pero muy fuerte, del uso del lenguaje.

Hacia el fin de la última glaciación, hace unos 18.000 años, el hombre comenzaba a cultivar la tierra en diferentes partes del mundo, y hace aproximadamente 7.000 años, ya cosechaba trigo y cebada y criaba animales como ovejas, vacas y cerdos. Estos asentamientos estables, en los que se comenzaron a practicar regularmente el cultivo de la tierra y la cría de animales, constituyen los antecedentes de núcleos humanos que luego dieron origen a pueblos y ciudades.

El curso de la historia humana de los últimos 100.000 años ha sido profundamente analizado por Luigi Cavalli Sforza, de la Universidad de Stanford, EE.UU., quien ha integrado los resultados que surgen del estudio de centenares de genes a nivel mundial con una enorme cantidad de datos arqueológicos, demográficos y lingüísticos. Su análisis conjunto permite reconstruir las rutas migratorias de aquellas poblaciones y generar árboles que representan las relaciones entre diferentes pueblos. Resulta significativo que la superposición de las genealogías obtenidas a partir de estos diferentes tipos de datos muestra una notable concordancia y permite que estos datos se confirmen entre sí, reflejando que, en este período de la historia humana, los genes, los pueblos y las lenguas se han diferenciado conjuntamente a partir de una serie de migraciones que tuvieron su origen en África (fig. 24-25) (véanse los ensayos: *Evolución genética y lingüística en humanos*, cap. 26 y *La diversidad de nuestra especie: ¿existen las razas?*, en este capítulo).

La diversidad de nuestra especie: ¿existen las razas?

Una de las ideas más establecidas en nuestra sociedad es que las razas humanas representan categorías naturales de personas, como si fueran lotes que, para mayor comodidad, se indican mediante un código de colores: blanco, negro, rojo, amarillo. Desde nuestro nacimiento, cada uno de nosotros se identifica con una de estas categorías, como si se tratara de una propiedad constitutiva o innata. Detrás de esta noción se esconde la idea de que se comparten más rasgos con las personas de la propia categoría que con las demás. Veamos ahora si la noción de raza puede ser sustentada científicamente.

Si se analiza la variación en un conjunto de caracteres, es posible hallar que las poblaciones de una región geográfica determinada se parecen más a sus vecinos que a otras poblaciones geográficamente más alejadas. Sin embargo, nuestra especie no puede subdividirse en compartimientos estancos como las subespecies zoológicas. Tanto si se observan las características externas como si se estudian los genes, los resultados concuerdan: la variación es gradual, conforme a un gradiente geográfico y resulta arbitrario establecer cualquier límite. Nuestros arquetipos raciales no describen antepasados puros, sino que constituyen representaciones simbólicas de la variación actual en sus expresiones extremas. No es posible establecer con certeza cuándo aparecieron los gradientes de variación pero, como hemos analizado previamente, tanto los datos paleontológicos como los datos moleculares sugieren que la diversidad que hoy se observa en nuestra especie es reciente. Una

prueba de ello es que dos gorilas o dos chimpancés, tomados al azar, están mucho más alejados genéticamente entre sí que dos humanos de cualquier procedencia. Por otra parte, si se analiza un conjunto amplio de caracteres, incluyendo no sólo aquellos que usualmente se toman para definir la pertenencia a una "raza", se puede observar que, en muchos casos, la variabilidad entre individuos "de una misma raza" es mayor que la que se observa entre individuos "de distintas razas". Este análisis genético pone de manifiesto que la noción de raza carece de significado biológico, ya que las diferencias que se perciben como esenciales (color de la piel, tipo de cabello, etc.) son despreciables frente a la gran variabilidad global existente entre individuos.

Más que cualquier otra especie animal, la especie humana es un continuo en el cual las únicas fronteras verdaderas son de orden cultural. Actualmente la mayoría de los antropólogos coinciden en que las razas biológicas son un mito. Sin embargo, la idea persiste en muchas formas: el hecho de que las razas no existan no impide que exista el racismo. La fobia hacia las minorías, el impacto de la coyuntura económica, el deterioro de la trama social, la desconfianza hacia los inmigrantes, las diferencias religiosas, entre otras causas, están en la base de las posturas racistas. En vista de los actuales conocimientos de la diversidad genética humana, desde la biología, es necesario dejar en claro que no existe ningún fundamento científico de posturas que invoquen la existencia de "razas" como una categoría natural o biológica.

PROCESOS Y PATRONES EN LA EVOLUCIÓN HUMANA

La nomenclatura de las especies involucradas en la evolución humana es aún muy controversial y sus relaciones filéticas no han sido completamente clarificadas. Sin embargo, sobre la base de las evidencias mencionadas anteriormente, se puede reinterpretar la información y las hipótesis incorporadas en las últimas décadas. Éstas han consolidado tres nuevas ideas ampliamente aceptadas que reemplazan concepciones previas acerca de la evolución de los homínidos.

Escaleras o árboles

Uno de los conceptos principales que fue puesto a prueba es la hipótesis de la especie única. Ésta sostenía que existía una sola especie de homínido y que hubo una progresión filética en línea recta, gradual y continua, desde el primer antropomorfo que caminó en posición bípeda hasta los humanos modernos. Sobre la base de este patrón en "escalera" de la evolución humana, las evidencias fósiles se ordenaban en una secuencia única, que generalmente involucraba: Australopitecos -

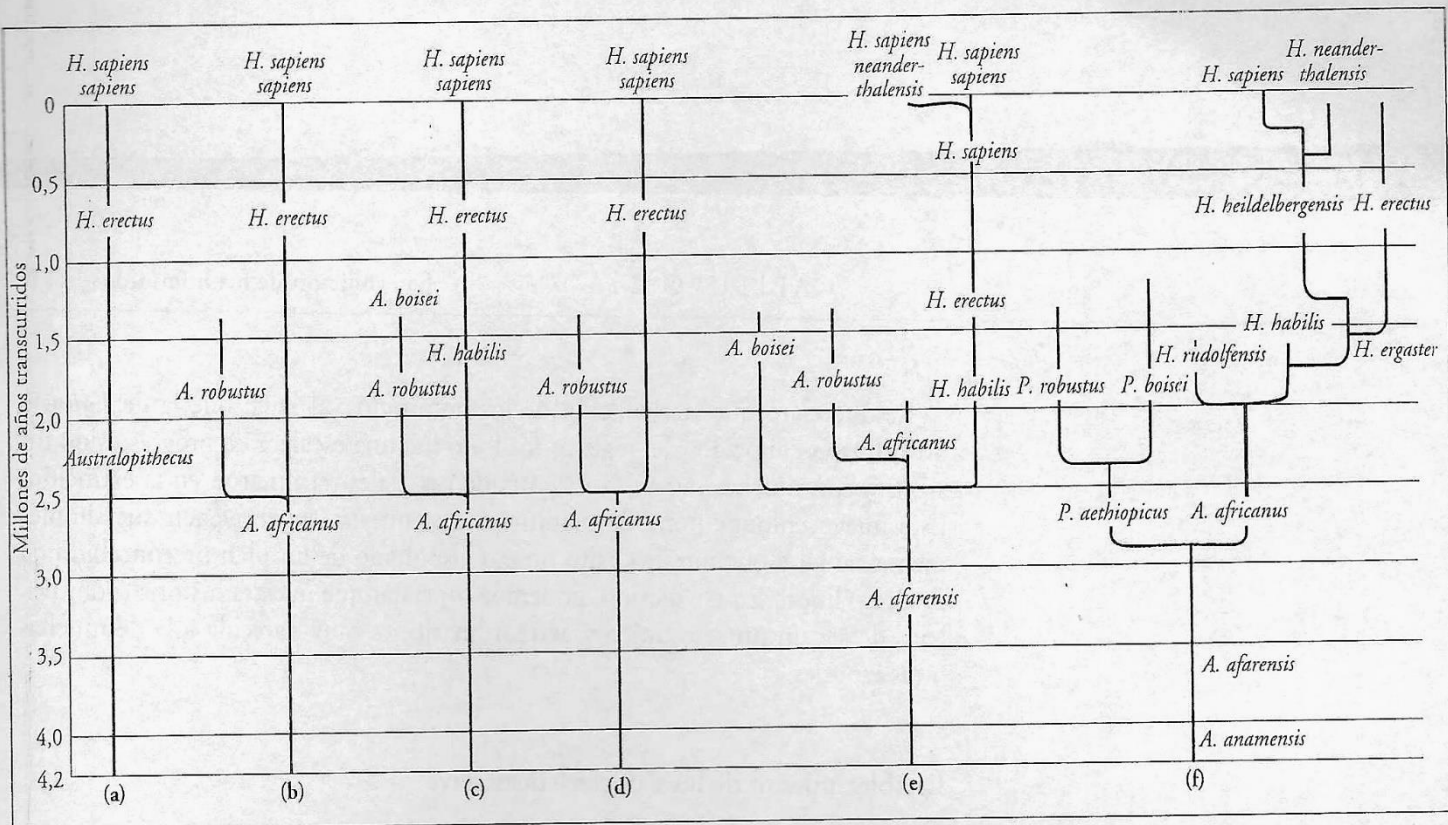
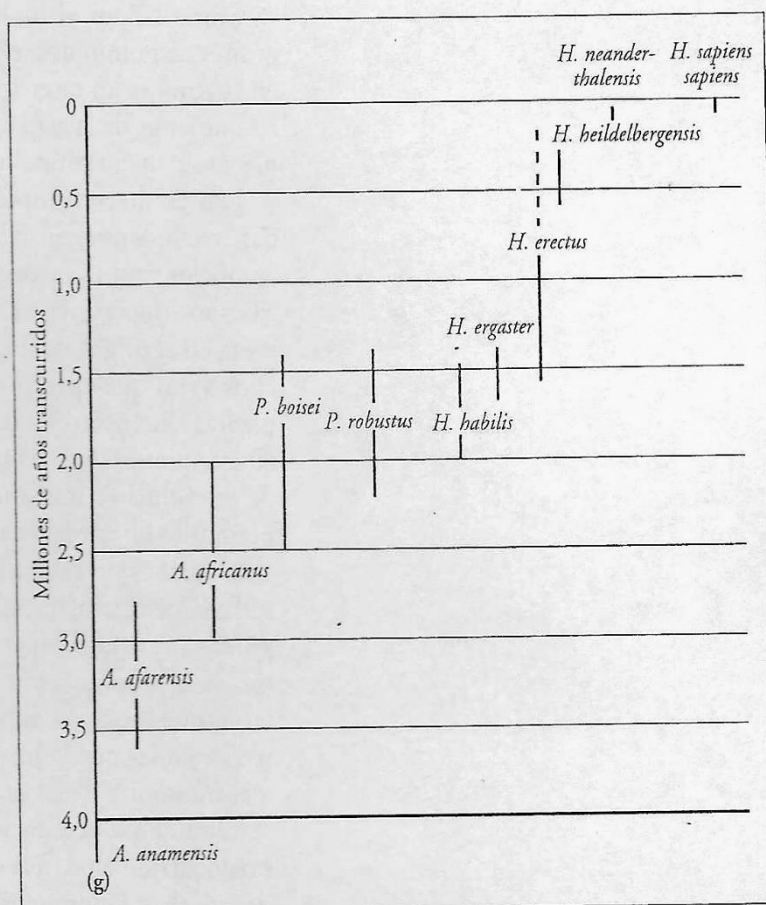


Fig. 24-26. Varios modelos de los orígenes humanos. a) Hasta hace poco más de 25 años, se creía que la línea de los homínidos era un linaje único que había evolucionado gradualmente desde Australopithecus, pasando por Homo erectus, hasta Homo sapiens. b) Luego, sobre la base de la evidencia fósil disponible, se aceptó que había dos tipos de australopitecinos, uno robusto (*A. robustus*) y uno grácil de estructura más liviana (*A. africanus*), y que el robusto representaba un callejón sin salida evolutivo. c-e) Subsisten interrogantes acerca del estatus de *H. habilis* y *A. afarensis*. f) Este modelo incorpora los hallazgos más recientes. Nótese que los modelos se han vuelto crecientemente "ramificados". g) Los partidarios del equilibrio intermitente (pág. 634-637) se complacen en señalar que cuantos más fósiles se descubren, mejor se puede apreciar que ha existido un buen número de especies diferentes de homínidos que coexistieron. Ellos señalan que el modelo de selección de especies se ajusta mejor a la evidencia que el de cambio filético gradual en el que una especie da lugar a otra.



Homo habilis - *Homo erectus* - Neandertales - *Homo sapiens*. Esta concepción, que fue sostenida por algunos expertos hasta hace unos veinticinco años, aún se expresa en la divulgada idea de la "búsqueda del eslabón perdido". Hemos visto, sin embargo, que los nuevos hallazgos fósiles y la reinterpretación de los previos sugieren un panorama muy distinto. La evolución de nuestro linaje, lejos de constituir un ejemplo de transformación filética, parece más bien estar signada por numerosos eventos de ramificación, es decir, por *eventos cladogenéticos* (fig. 24-26).

Resulta claro que la evolución de los homínidos, al igual que la de *Equus* y otros linajes conocidos del registro fósil, no fue una escalera de progreso sino un arbusto con muchas ramas, la mayoría de las cuales terminaron en la extinción. Este nuevo enfoque pone de manifiesto que nuestra supervivencia fue simplemente casual y que nuestro éxito no es el resultado de un plan preconcebido de progreso lineal. En ese sentido, podemos constatar que nuestra historia evolutiva, lejos de ser un proceso único y extraordinario, es muy parecida a la de muchas otras especies.

Establecimiento de las características clave

Como hemos visto, así como el tamaño del cerebro es variable en diferentes grupos de homínidos, el bipedalismo —la capacidad para caminar en dos pies y no en cuatro— es un rasgo que caracteriza a todo el linaje. Así, otra de las ideas centrales que surge de la actual evidencia fósil es que la marcha bípeda fue el carácter que nos puso en el camino hacia la humanidad, y no nuestra inteligencia superior.

Existen diversas hipótesis para explicar el origen de la postura bípeda y el andar erecto. Una afianzada creencia de antigua data relacionaba a este patrón de locomoción con la “necesidad de liberación de las manos para usar herramientas”. El conocimiento actual permite desterrar esta idea, ya que la postura erecta se presenta en el origen del linaje hace más de cuatro millones de años, dos millones de años antes que aparezcan en el registro fósil los primeros utensilios sencillos de piedra. Dart y otros antropólogos, (incluyendo a Robert Ardrey, quien popularizó este punto de vista) en las décadas de 1950 y 1960, propusieron que el motor de la evolución humana es el régimen carnívoro, ya que el bipedalismo habría permitido liberar las manos y así poder usarlas para sostener armas a fin de matar a las presas y derrotar a los enemigos, incluyendo a otros seres humanos. Aunque todavía perduran vestigios de este punto de vista, podemos apreciar que esta hipótesis ya no es compatible con las evidencias disponibles. Una hipótesis alternativa es la propuesta por Owen Lovejoy, de la Universidad Estatal de Kent, Inglaterra, que relaciona al bipedalismo con el desarrollo de estructuras sociales complejas, en las que la liberación de las manos permitía la recolección de alimentos y el transporte de las crías.

Otra de las explicaciones más conocidas alude a un cambio de clima que habría ocurrido en África cuando el linaje se originó, lo cual provocó una retracción de las selvas y bosques y un avance de la sabana. Como consecuencia, los primates que vivían en los árboles iban perdiendo muchos de sus hábitat, de manera que aquellos capaces de desplazarse también en tierra habrían tenido la ventaja de poder atravesar las zonas desprovistas de bosques en busca de alimento. Otra hipótesis, conocida como “teoría del radiador”, alude a la ventaja que representa la postura bípeda frente al cambio climático, como un modo de recibir menor irradiación solar. Actualmente no existe una única explicación para el establecimiento del andar bípedo y muchos investigadores abordan este problema desde enfoques integrados que incluyen la anatomía funcional comparada, el estudio del comportamiento y la paleoecología.

Otra de las características clave del linaje es el aumento del tamaño del cerebro en sucesivas especies de *Homo*. Sin embargo, si consideramos el linaje en su conjunto, veremos que coexistieron especies con cerebros mayores y menores ocupando diferentes ambientes. En este sentido, así como es incorrecto proponer la existencia de una “tendencia evolutiva” que condujo a un andar más erecto, tampoco sería válido afirmar que se observa una tendencia lineal y continua hacia cerebros mayores.

La adquisición de cerebros mayores en *Homo* ha sido interpretada por algunos investigadores como una consecuencia de procesos heterocrónicos (véase cap. 22,

pág. 604), es decir, de cambios en las velocidades y en los tiempos de desarrollo. Esta hipótesis se sustenta en que durante los primeros años de vida, los humanos retienen una alta velocidad de crecimiento, semejante a la tasa de crecimiento fetal. Al mismo tiempo, si se los compara con otros primates, se observa una prolongación del período de crecimiento y un retraso de la madurez sexual. Este tipo de cambios, sumados a fuertes presiones selectivas que favorecerían la inteligencia, serían factores causales de la adquisición de nuestro gran cerebro.

En suma, el conocimiento actual acerca de los patrones de establecimiento de los caracteres clave de nuestro linaje permite desterrar la popular representación de la evolución humana, en la que una secuencia lineal de primates, con cerebros cada vez mayores, van adoptando gradualmente la postura erguida.

Especies biológicas y cambio cultural

Hemos visto que, con *Homo habilis*, se inicia la construcción de herramientas y que la tecnología oldowense de estos primeros utensilios se mantuvo sin cambios durante un millón de años. Junto con *Homo erectus* aparece la tecnología acheulense de las herramientas bifacies que, al igual que la oldowense, se mantuvo por otro millón de años, hasta hace aproximadamente 100 mil años. Aproximadamente al mismo tiempo que *Homo sapiens*, aparece en el registro arqueológico la cultura musteriense. Si nos limitáramos a esta descripción, parecería que cada especie de *Homo* se corresponde con una cultura lítica diferente. Sin embargo, esta correlación no se corrobora en varios casos. En África, después de establecida la tecnología acheulense, siguen apareciendo en el registro arqueológico posterior herramientas oldowenses, pese a que *Homo habilis* aparentemente ya se había extinguido. Al mismo tiempo, como ya se ha mencionado, en Asia no se han hallado herramientas acheulenses durante el período en que allí habitaba *Homo erectus*. Tampoco se encontraron en ese continente herramientas musterienses en registros temporalmente más recientes; de modo que sólo se han registrado utensilios oldowenses durante un período que abarca más de dos millones de años. Por otra parte, es una única especie biológica, *H. sapiens*, la que introdujo la cultura musteriense, la auriñaciense y todos los vertiginosos cambios tecnológicos posteriores.

Como puede apreciarse, el patrón de evolución biológica y el de cambio cultural se encuentran "desacoplados". Más allá de las múltiples hipótesis que explican cada uno de esos desajustes, lo que pone de manifiesto esta falta de correspondencia es que los mecanismos que explican la evolución biológica no son los mismos que permiten interpretar el cambio cultural.

Hemos visto en estos últimos capítulos que la evolución biológica opera fundamentalmente a partir de la reproducción diferencial de los organismos portadores de variantes genéticas que les confieren alguna ventaja. En este caso, lo determinante es el programa genético, que se transmite verticalmente de padres a hijos, de generación en generación. La cultura, por el contrario, se propaga de muchas maneras y en múltiples direcciones: la recibimos de los demás y se la transmitimos a otros. La transmisión es vertical y horizontal: de padres a hijos, o entre individuos emparentados o no emparentados, que pertenecen, por ejemplo, a una misma generación. La forma de transmisión vertical es lenta, pues el tiempo que transcurre entre generaciones es grande, pero la transmisión horizontal puede llegar a ser muy rápida, tanto como lo es una epidemia de una enfermedad muy contagiosa.

El investigador M. Feldman, de la Universidad de Stanford, ha propuesto que pueden reconocerse tres principales vías de transmisión cultural, una vertical y dos horizontales, cada una de las cuales tiene sus reglas y su dinámica. La

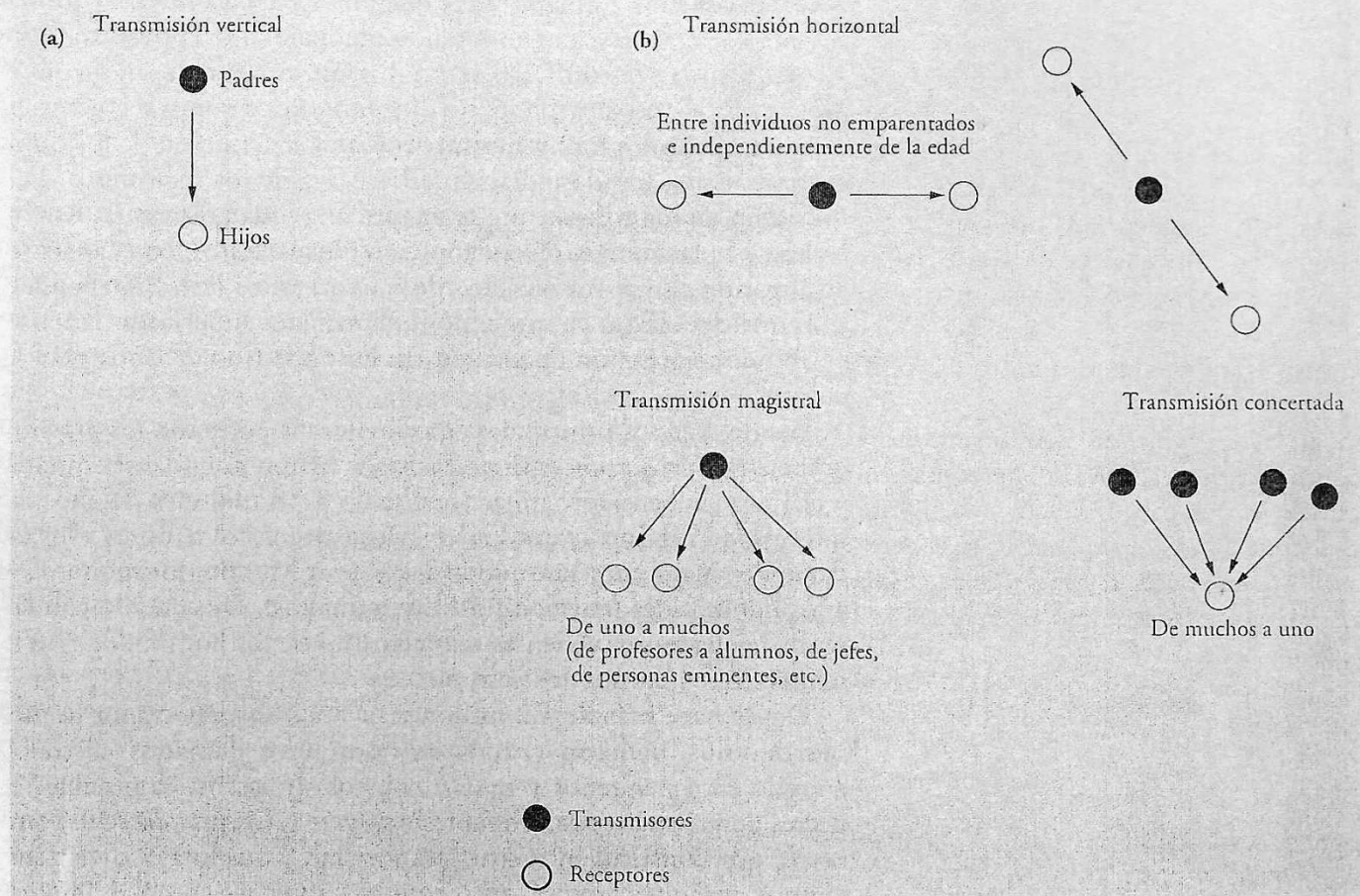


Fig. 24-27. Representación de distintos patrones de transmisión cultural: a) Transmisión vertical, de padres a hijos. b) Distintos tipos de transmisión horizontal: entre individuos no emparentados, transmisión magistral y transmisión concertada.

vertical se refiere, como ya mencionamos, a la transmisión de padres a hijos. Entre las horizontales se distinguen la transmisión magistral, de uno a muchos individuos, que es lo que ocurre de profesores a alumnos, de jefes, personas eminentes o políticos a su auditorio. Por último, el proceso inverso, de muchos a un individuo, se refiere a los mandatos concertados que constituyen, por ejemplo, las reglas de convivencia de una sociedad que influyen sobre los individuos (fig. 24-27).

Algunos científicos han planteado, recurriendo a una analogía, que la transmisión cultural presenta un patrón de propagación semejante a la "herencia lamarckiana", ya que las novedades culturales adquiridas por un individuo pueden ser transmitidas a sus descendientes. En realidad, todos los mecanismos mencionados se articulan y se retroalimentan, dando como resultado una tasa cada vez más acelerada de cambio cultural.

Debido al tipo de procesos que motorizan los cambios culturales, éstos no ocurren generalmente en forma gradual. Cuando se establece una tecnología, se difunde rápidamente y se mantiene durante un período sin mayores cambios, ensayando múltiples variantes sobre un mismo tema, hasta que una nueva tecnología es inventada y reemplaza rápidamente a la anterior. En este sentido, se ha propuesto que, a pesar de responder a diferentes mecanismos, los patrones del cambio cultural y los patrones del cambio biológico macroevolutivo resultan análogos: largos períodos de estasis y breves momentos de cambio profundo.

Los primeros mamíferos se originaron a partir de un grupo de reptiles primitivos hace aproximadamente 200 millones de años y coexistieron con los dinosaurios durante 130 millones de años. La extinción de los dinosaurios fue seguida por una rápida radiación adaptativa de los mamíferos. Los primates son un orden de mamíferos que se adaptó a la vida arborícola. Este orden se caracteriza por presentar extremidades con cinco dígitos, con capacidad de asir, uñas en lugar de garras y miembros de movimientos libres. Dependen más de la visión que del olfato, ya que todos los primates superiores tienen visión estereoscópica con foveas que permiten un enfoque fino y conos para la visión de los colores.

Los dos grupos principales de primates vivientes son los prosimios y los antropoides. Los prosimios se diseminaron y fueron abundantes durante el Paleoceno y el Eoceno, hace aproximadamente 65 a 38 millones de años atrás. Los prosimios modernos incluyen a los lorís, los galagos, los lémures y los tarseros. Los antropoides incluyen a los monos del Nuevo Mundo, los monos del Viejo Mundo y los homínidos (antropomorfos y humanos). De acuerdo con la evidencia presente, los parientes vivientes más cercanos de los homínidos —los miembros de la familia humana— son los chimpancés.

Desde hace más de 4,2 millones de años hasta hace por lo menos 1,2 millones de años, vivieron grupos de homínidos llamados australopitecinos que, aunque eran pequeños y tenían cráneos simiescos, caminaban erectos. Las especies descritas hasta el presente incluyen a *Australopithecus anamensis* y *A. afarensis*, que constituyen el tronco ancestral, y dos linajes divergentes: australopitecinos gráciles como *A. africanus*, y robustos, como *A. robustus*, *A. boisei* y *A. aethiopicus*. Los australopitecinos robustos han sido actualmente asignados al género *Paranthropus*. La primera especie representante del género *Homo* es *H. habilis*, primer constructor de herramientas, que aparece hace 2 millones de años. Otra especie posterior es *H. erectus*, que vivió desde hace unos 1,6 millones de años hasta hace unos 300 mil años, o quizás 25.000 años. Los individuos eran altos, tenían esqueletos óseos que se asemejaban mucho a los de los humanos modernos, pero sus cráneos eran mucho más pesados, aplanados, con arcos superciliares prominentes, dientes y maxilares grandes y mentón deprimido. El hacha de mano, que caracteriza a la cultura acheulense, está asociada con *H. erectus*, aunque en Asia se mantuvo la cultura oldowense. Algunos grupos, al menos ocasionalmente, ocuparon cavernas y, en etapas posteriores, dominaron el fuego, dos desarrollos que probablemente estén relacionados. Debido a sus especializaciones anatómicas, se considera que podrían representar una rama colateral, siendo el ancestro de los humanos una especie africana denominada *H. ergaster*. Fósiles más recientes —de 600.000 a 200.000 años— han sido clasificados como *H. heidelbergensis*. Esta especie sería el último ancestro común a las dos especies terminales del linaje: *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. Los neandertales controlaron el fuego, habitaron en cavernas, utilizaron instrumentos de piedra, cazaron animales grandes y enterraron a sus muertos con rituales característicos. Coexistieron con *H. sapiens* y desaparecieron hace aproximadamente 35 mil años.

El origen de los humanos anatómicamente modernos está en discusión. El modelo del candelabro sugiere que evolucionaron a partir de diferentes poblaciones locales de *H. erectus*, mientras que el modelo del Arca de Noé propone que *H. sapiens* se originó a partir de una única población. La mayor parte de las evidencias, que incluyen el análisis genético, sugieren que los humanos modernos evolucionaron a partir de una población africana que migró hace aproximadamente 100 mil años y que, a medida que se expandía, fue reemplazando a las poblaciones europeas y asiáticas del género *Homo* establecidas previamente.

CUESTIONARIO

1. Distinga entre los siguientes términos: primate/prosimio; monos/antropomorfos; homínidos/hominoides/antropoides.

2. Nombre cuatro tendencias evolutivas observables en el linaje de los primates y exponga el posible valor selectivo de cada una de ellas.

3. Suponga que usted se encontrara en una reunión con: *Homo erectus*, *Homo sapiens*, el hombre de Pekín, *Homo neanderthalensis*, *Australopithecus aethiopicus*, Lucy, *Zinjanthropus*, *Australopithecus robustus* y *Australopithecus africanus*. ¿Cómo los distinguiría?

4. ¿Por qué considera usted que el ritmo del cambio biológico y del cambio cultural son muy diferentes?

5. Si bien los fósiles de *H. erectus* presentan rasgos comunes, se han observado ciertas diferencias regionales. Supongamos que usted es un antropólogo. Si comparara las características particulares de los fósiles de *H. erectus* de diferentes regiones de Asia y África con los rasgos peculiares de las poblaciones actuales de *H. sapiens* de esas mismas zonas, ¿qué esperaría encontrar si fuera acertada la hipótesis del candelabro? ¿Y si la correcta fuera la hipótesis del Arca de Noé?

1. EL SISTEMA NERVIOSO

1. RASGOS EVOLUTIVOS DEL SISTEMA NERVIOSO

En los animales, el sistema nervioso se va haciendo progresivamente más complejo, a medida que avanzamos en la escala evolutiva.

Las tendencias evolutivas más sobresalientes son:

- a) Aumento del número de células nerviosas.
- b) Cefalización o concentración de neuronas en el extremo anterior del animal.
- c) Aumento del número de interneuronas y de los contactos entre ellas (sinapsis).
- d) Especialización o diversificación de las células nerviosas para realizar distintas funciones.

2. LOS SISTEMAS NERVIOSOS MENOS EVOLUCIONADOS: INVERTEBRADOS

La actividad vital de los animales está íntimamente relacionada con la organización y complejidad de su sistema nervioso. Existen distintos modelos de organización, en forma de red (reticular), de tipo radial o con simetría bilateral.

2.1. Estructura reticular

Los **celentéreos** poseen un sistema nervioso primitivo que consta de una serie de células interconectadas formando una red [Fig. 1a].

2.2. Estructura radial

La forma más elemental de organización nerviosa es la que poseen los **equinodermos** con estructura radial, como las estrellas de mar. Consiste en una red de células nerviosas, entrelazadas de forma difusa, y fibras que permiten el paso de impulsos de una zona a otra del animal [Fig. 1b].

2.3. Simetría bilateral

En animales más complejos, como **platelmintos** y **nematodos**, empieza a hacerse patente la tendencia evolutiva a la concentración de neuronas en el extremo anterior del animal [Fig. 1c].

La cabeza de una planaria (platelminto) contiene **ganglios cerebrales**, o grupos de células nerviosas, que constituyen una especie de cerebro primitivo. Esta incipiente **cefalización** está relacionada con la capacidad para desplazarse hacia delante. Estos animales poseen también órganos de los sentidos concentrados en la cabeza.

A lo largo del cuerpo, en posición ventral, poseen fibras nerviosas incipientes que llevan información desde la zona periférica a los ganglios de la cabeza, así como las órdenes elaboradas por éstos, hacia los músculos, permitiendo la reacción del animal.

En **anélidos** y **artrópodos**, la organización del sistema nervioso experimenta un nuevo avance:

- a) Los axones neuronales se unen en haces, formando **vías nerviosas**.
- b) Aparece una cadena lateral de pequeños **ganglios periféricos**, situados a ambos lados del cuerpo del animal, que colaboran con los ganglios cefálicos en la coordinación de las regiones alejadas de la cabeza.

Si a una lombriz de tierra se le extirpan los ganglios cefálicos, puede seguir moviéndose hacia delante con tanta eficacia como antes. Sin embargo, si encuentra un obstáculo en su camino no es capaz de rectificar la dirección de desplazamiento. El cerebro le sirve, por tanto, para adaptar las respuestas a los cambios ambientales [Figs. 1d y 1e].

En los ganglios alejados de la cabeza se conectan neuronas distintas, de forma que una neurona lleva la información hasta ese punto y otra, que sale de allí, transmite esa misma información hacia un lugar más alejado. Se podría comparar con una carrera de relevos.

Estos ganglios representan la segunda tendencia evolutiva: *los animales más complejos tienen más interneuronas* (neuronas que sirven para conectar con otras neuronas). Asimismo, cuantas más interneuronas posee un animal, más complejo es su comportamiento.

El aumento del número de interneuronas va acompañado del **desarrollo del cerebro**, encargado de producir los mensajes que circulan por las neuronas. El cerebro de los vertebrados representa la culminación de esta tendencia evolutiva.

Los moluscos son un buen ejemplo de la correlación que existe entre la complejidad del sistema nervioso y los hábitos de vida. Los sésiles y los de movimientos lentos, como las almejas, tienen poca o ninguna cefalización y órganos de los sentidos muy sencillos. Por el contrario, los cefalópodos poseen el sistema nervioso central más sofisticado de todos los invertebrados.

En los pulpos, las neuronas están concentradas en el centro del cuerpo. Los ganglios forman un anillo alrededor del esófago, formando un cerebro que contiene alrededor de 168 millones de células nerviosas.

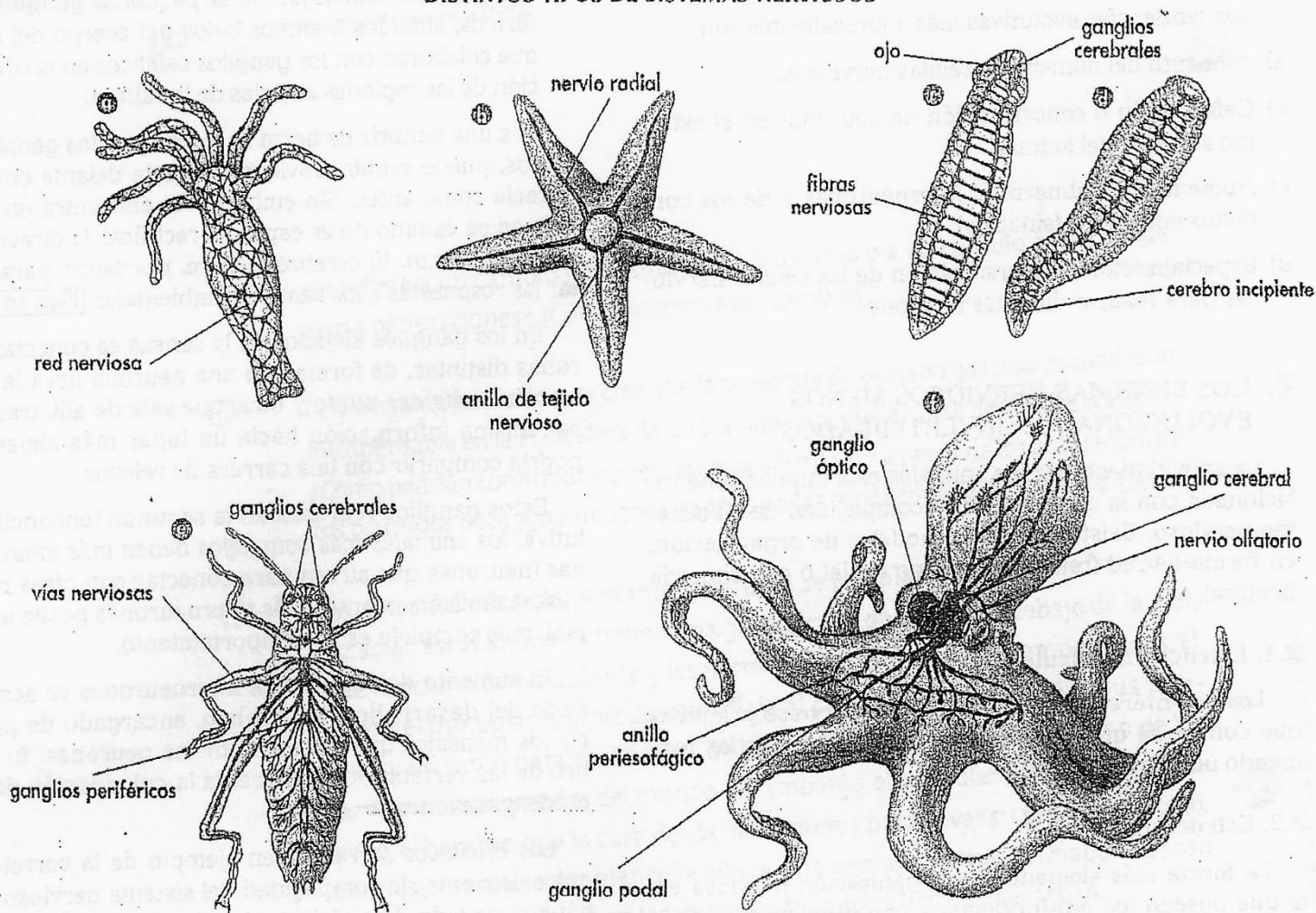
Este complejo sistema nervioso incluye, además, órganos de los sentidos bien desarrollados y permite que estos animales sean depredadores muy eficaces. Los pulpos tienen capacidad para aprender nuevos comportamientos y se les considera como los invertebrados más inteligentes [Fig. 1f].

Muchos **moluscos** tienen, al menos, tres pares de ganglios:

- **Ganglios cerebrales.** Situados a los lados del esófago. Controlan las respuestas complejas y motoras.
- **Ganglios viscerales.** Distribuidos por todo el organismo, controlan la apertura y cierre de las valvas.
- **Ganglios podales.** Situados en el pie, controlan los movimientos de esta región.

Fig. 1

DISTINTOS TIPOS DE SISTEMAS NERVIOSOS



3. ORIGEN DEL SISTEMA NERVIOSO DE LOS VERTEBRADOS

Todos los sistemas nerviosos de los vertebrados, desde los peces hasta los mamíferos, tienen la misma estructura básica.

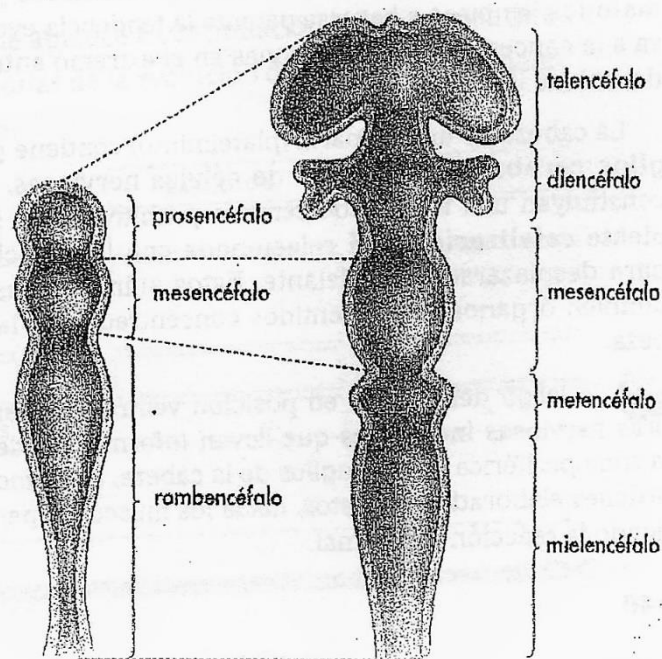
El sistema nervioso se origina a partir del ectodermo, la capa más externa del embrión, que constituye una estructura denominada **tubo neural**. Este tubo se expande y se diferencia. La parte anterior origina las estructuras del encéfalo y la parte posterior se convierte en la médula espinal. El encéfalo y la médula espinal se continúan y sus cavidades se comunican.

A medida que el encéfalo comienza a diferenciarse surgen tres protuberancias en el extremo anterior:

- Encéfalo anterior o prosencéfalo.** Se subdivide y forma el **telencéfalo**, que da origen al cerebro, y el **diencéfalo**, que se diferencia en tálamo e hipotálamo.
- Encéfalo medio o mesencéfalo.**
- Encéfalo posterior o rombencéfalo.** Se subdivide para formar el **metencéfalo**, que origina el cerebelo y el puente de Varolio, y el **mielencéfalo**, de donde deriva el bulbo raquídeo (Fig. 2).

Fig. 2

ESTRUCTURA BÁSICA DEL SISTEMA NERVIOSO DE LOS VERTEBRADOS



El estudio comparado del encéfalo de los vertebrados revela similitudes y rasgos evolutivos adquiridos. En primer lugar destaca el diferente grado de desarrollo que tienen las distintas porciones del encéfalo en los diversos grupos.

Por ejemplo, en los tiburones, la parte más desarrollada del encéfalo son los lóbulos olfatorios (a), esenciales para que este gran depredador tenga muy desarrollado el sentido del olfato. En las figuras b a f se observa que, a medida que los vertebrados son más evolucionados, el cerebro y el cerebelo se hacen cada vez mayores y más complejos. En los mamíferos (f), el cerebro es la parte más desarrollada del encéfalo y su superficie, o corteza cerebral, está muy replegada, lo que aumenta enormemente el tamaño de esta importante zona cerebral [Fig. 3].

4. EVOLUCIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO DE LOS VERTEBRADOS

4.1. El encéfalo anterior o prosencéfalo

El encéfalo anterior consta de telencéfalo y diencéfalo.

El telencéfalo

Da origen al cerebro y, en casi todos los grupos de vertebrados, a los *bulbos olfatorios*. El sentido del olfato es el predominante en la mayoría de los vertebrados, hasta el punto de que, en los peces y anfibios, el cerebro está dedicado casi por completo a la integración de la información sensorial olfatoria.

Las aves, por el contrario, tienen poco desarrollado el sentido del olfato y, en contraposición, tienen muy desarrollada otra parte del cerebro, el *cuerpo estriado*. Esta estructura se relaciona con el control de los patrones de comportamiento innato, adquirido y comportamientos complejos de las aves.

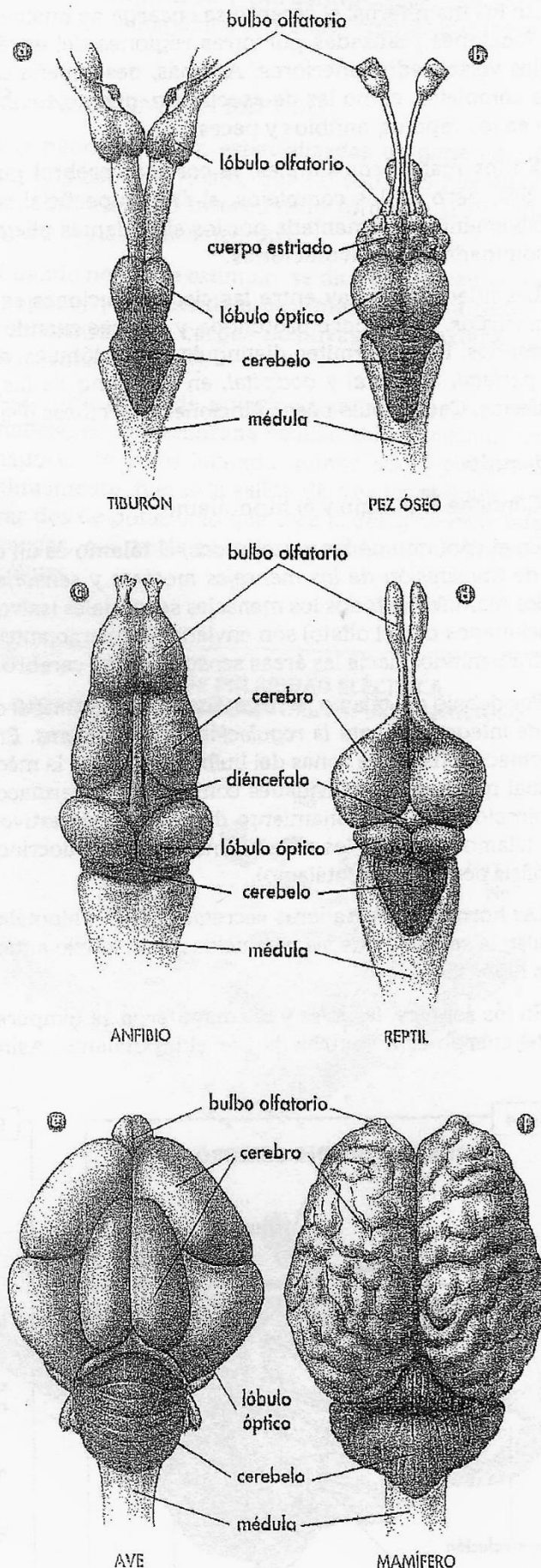
En casi todos los vertebrados el cerebro se divide en **hemisferios derecho e izquierdo**. La mayor parte del cerebro está formada por axones con mielina, o materia blanca, que conectan las distintas zonas del cerebro.

En casi todos los reptiles y en los mamíferos hay una capa de materia gris, constituida por cuerpos neuronales y dendritas sin mielina, llamada **corteza cerebral** porque constituye la porción más externa del tejido cerebral. Ciertos reptiles, y todos los mamíferos, poseen un tipo distinto de corteza, que no se observa en los vertebrados inferiores, llamada **neopallio**.

Esta corteza funciona como área de asociación que relaciona la información sensorial y motora y es el lugar donde se localizan las funciones superiores, como el aprendizaje. El neopallio es mucho más abundante en los mamíferos y constituye la mayor parte del cerebro (en humanos, el 90% de la corteza cerebral es neopallio). En el desarrollo embrionario de los mamíferos el cerebro se expande y crece hacia atrás, cubriendo muchas de las otras estructuras cefálicas.

Fig. 3

EVOLUCIÓN DEL ENCÉFALO DE LOS VERTEBRADOS



En los mamíferos, el cerebro se encarga de muchas de las funciones realizadas por otras regiones del encéfalo en los vertebrados inferiores. Además, desempeña otras más complejas, como las de asociación, que no se observan en los reptiles, anfibios y peces.

En los mamíferos simples, la corteza cerebral puede ser lisa, pero en los complejos, el área superficial se ve notablemente incrementada por los abundantes pliegues, denominados **circunvoluciones**.

Los huecos que hay entre las circunvoluciones se llaman **surcos**, si son poco profundos, y **cisuras** cuando son profundos. Éstas permiten distinguir cuatro lóbulos: *frontal*, *parietal*, *temporal* y *occipital*, en cada uno de los hemisferios. Cada lóbulo posee funciones específicas [Fig. 4].

El diencefalo

Contiene el **tálamo** y el **hipotálamo**.

En el conjunto de los vertebrados, el **tálamo** es un centro de transmisión de los mensajes motores y sensoriales. En los mamíferos, todos los mensajes sensoriales (salvo los relacionados con el olfato) son enviados al tálamo antes de ser transmitidos hacia las áreas sensoriales del cerebro.

Por debajo del tálamo, el **hipotálamo** es el principal centro de integración para la regulación de las vísceras. Envía información hacia las zonas del bulbo raquídeo y la médula espinal que regulan actividades como el ritmo cardíaco, la respiración y el funcionamiento del aparato digestivo. El hipotálamo relaciona los sistemas nervioso y endocrino (la hipófisis pende del hipotálamo).

Las hormonas liberadoras secretadas por el hipotálamo regulan la secreción de las producidas en el lóbulo anterior de la hipófisis.

En los reptiles, las aves y los mamíferos, la temperatura del cuerpo está controlada por el hipotálamo. Asimismo,

esta región controla el apetito y el equilibrio hídrico del cuerpo, y se relaciona con las reacciones emocionales y sexuales.

4.2. El encéfalo medio o mesencéfalo

El **encéfalo medio** es la parte más prominente en los peces y en los anfibios. En esta región se recibe e integra la información sensorial, y se envían las instrucciones a los nervios motores adecuados.

La porción dorsal del encéfalo medio se diferencia, originando, por ejemplo, los **lóbulos ópticos**, que se especializan en las interpretaciones visuales. En los reptiles, las aves y los mamíferos, muchas de las funciones de los lóbulos ópticos las realiza el cerebro.

4.3. El encéfalo posterior o romboencéfalo

El **cerebelo** coordina la actividad muscular. La extirpación del cerebelo no origina una parálisis, sino una mala coordinación muscular. Un pájaro sin cerebelo es incapaz de volar, pues sus alas se agitan desordenadamente.

El desarrollo del cerebelo se relaciona con la magnitud y complejidad de la actividad muscular, por lo que su forma y tamaño varían considerablemente en las diversas clases de vertebrados. En ciertos peces, aves y mamíferos, el cerebelo está muy desarrollado, mientras que en los anfibios y los reptiles tiende a ser pequeño.

El **bulbo raquídeo**, el **punte de Varolio** y el **encéfalo medio** constituyen el **tallo encefálico**. Es la porción alargada del encéfalo que se asemeja a un pedúnculo que sostiene el cerebro.

Aunque todos los vertebrados tienen la misma estructura encefálica fundamental, ciertas partes del encéfalo, como el cerebelo y el cerebro, se especializan y son más complejas en los vertebrados superiores [Fig. 5].

Fig. 4

MORFOLOGÍA DEL CEREBRO

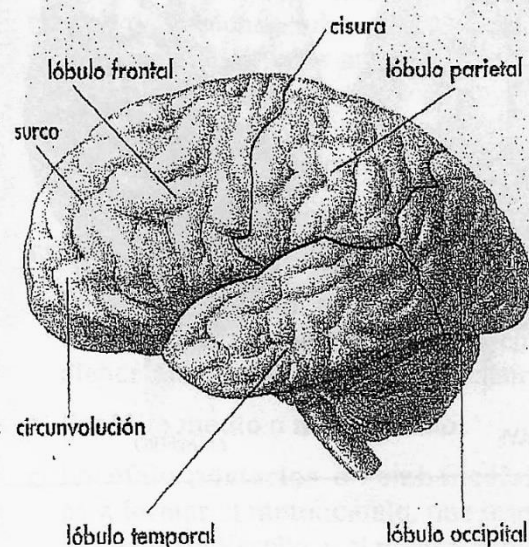


Fig. 5

CORTE SAGITAL DEL CEREBRO

