

REAL ACADEMIA DE CIENCIAS
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

EVOLUCIÓN HUMANA
DEBATES ACTUALES Y VÍAS ABIERTAS

DISCURSO

LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN POR EL
EXCMO. SR. D. EMILIANO DE AGUIRRE ENRÍQUEZ

Y CONTESTACIÓN DEL
EXCMO. SR. D. PEDRO GARCÍA-BARRENO

EL DÍA 24 DE MAYO DE 2000



MADRID
Domicilio de la Academia
Valverde, 22

ISBN: 84-87125-43-3
Depósito legal: M. 21.933-2000
Imprime: REALIGRAF, S. A.
Pedro Tezano, 26
28039 Madrid

ÍNDICE

	<i>Página</i>
Discurso del Excmo. Sr. D. Emiliano de Aguirre Enríquez	11
Siglo y medio de avances y debates en Paleantropología	12
<i>Clasificación y origen del grupo humano</i>	<i>12</i>
<i>Las revelaciones de Africa</i>	<i>16</i>
<i>Sitios y estudios de fósiles humanos en España</i>	<i>19</i>
<i>Problemas y debates actuales</i>	<i>24</i>
Registro paleantropológico actual y datos cronométricos fiables	24
<i>Técnicas de datación usuales</i>	<i>24</i>
<i>Fósiles humanos que conocemos y dónde faltan</i>	<i>26</i>
Categorías y nombres para fósiles humanos	35
<i>Conflicto y criterios taxonómicos</i>	<i>35</i>
<i>Diagnosís y contenidos de la Familia Hominidae</i>	<i>37</i>
<i>El género Homo</i>	<i>39</i>
<i>¿Cuántas especies hay que reconocer en el género Homo?</i>	<i>41</i>
Eventos señalados en la evolución humana	49
Condiciones ecológicas en las crisis de evolución humana	51
<i>Limitaciones de la Paleoecología humana</i>	<i>51</i>
<i>Ecología del origen de la bipedia</i>	<i>53</i>
<i>Escenario de la cladogénesis de parántropos y humanos</i>	<i>57</i>
<i>Primeras salidas de Africa: los de Java y los de Dmanisi</i>	<i>58</i>
<i>El éxodo a Tell Ubeidiya</i>	<i>62</i>
<i>Ecología y problemas entre hace 1,3 y 0,6 Ma.</i>	<i>62</i>

	<u>Página</u>
Fósiles humanos de Atapuerca TD6	65
<i>Hito en una encrucijada oscura de la evolución humana</i>	65
<i>¿Antecesor de quién o de quiénes?</i>	65
<i>Otras cosas sobre el «antecesor» y su tiempo</i>	72
La población de Atapuerca SH, la estirpe de los neandertales y el evento de 0,6 Ma.	73
<i>Magnitudes y causa del yacimiento SH</i>	74
<i>Ascendencia africana de los preneandertales</i>	77
Expansión de los modernos y final de los neandertales	81
<i>Varias cuestiones en una</i>	81
<i>¿Llegaron a ser «especie»?</i>	82
<i>Modernos más extendidos y variantes más antiguas</i>	84
El modelo evolutivo del género humano	84
Bibliografía	91
Discurso de contestación. Excmo. Sr. D. Pedro García-Barreno	119
Bibliografía	153

« Γνώθι σεαυτον »

= Conócete a ti mismo

Oráculo de Delfos, probable s. V a C.

«El hombre es el único producto de la evolución
que sabe que ha evolucionado
y que en tal evolución prosigue»

Theodosius DOBZHANSKY (1966)

DISCURSO
DEL
EXCMO. SR. D. EMILIANO DE AGUIRRE ENRÍQUEZ

Excmo. Sr. Presidente,
Excma. Sra. Presidenta del Instituto de España,
Excmos. Señores Académicos,
Señoras y Señores,

El saber sobre el ser humano es un saber particularmente apetecible pero también singularmente complejo. Las ciencias antropológicas cultivan puntos de vista muy diversos sobre un objeto tan entrañable y comprometedor como somos cada uno de nosotros y el colectivo de nuestros semejantes y próximos, ya sea en un marco cosmogónico, en el de lo trascendental, la ética, o en los sistemas de la naturaleza física y biológica a los que obviamente pertenecemos. La intriga de nuestro autoenigma es en especial ardua cuando, para responder a las preguntas sobre nuestros quiénes y cómo, vemos la necesidad de explorar la otra dimensión, la de los cuándo, y encontrar en su escala el nivel de cada escena. La Paleantropología, o Paleontología humana, es esta búsqueda científica del ser humano como ser histórico natural, implicado en la historia de las esferas del planeta Tierra, en particular de la biosfera, esto es en la historia evolutiva de la Vida.

Las incógnitas, pues, a que se enfrenta la Paleantropología son muchas y de índole muy diversa; los datos observables y de experiencia, muy escasos. Las constantes, rarísimas, pues la vida es no sólo esencialmente diversa sino generadora continua de diversidad; no de caos, pero sí polirrítmica, lo más refractario a la uniformidad, y propensa siempre, ya sea a la evolución o bien a la revolución. El ser humano en su desarrollo no atenuó ninguna de estas características, sino que las potencia. El discurso y la inferencia, por ello, en Paleontología humana es extremadamente delicado y exigente de rigor —de hecho es ésta una ciencia que genera en muchos pasmo, o verdadera desconfianza.

Creo no equivocarme al pensar que es en este campo en el que deberé ejercer mis actividades como académico, y para el que he sido elegido. No me sentiría tan honrado por la medalla y el título de académico como por la considerable responsabilidad que esta Real Academia de Ciencias ha querido confiarme.

Permitidme también confesar lo abrumador y exigente que es el ejemplo del Académico fallecido cuyo vacío me habéis llamado a ocupar, el Dr. Ing.

D. Angel Ramos Fernández. Hijo y discípulo del catedrático de Historia Natural Abel Ramos, Ingeniero de Montes y Profesor en la Escuela Técnica Superior de esta rama de la ingeniería, destacó hasta merecer el calificativo de «hombre singular» (Fernández-Galiano & González Alonso, 1999), en una labor creativa de los objetivos, estructura y métodos de la Ecología como ciencia, entre los años 1965 y el de su óbito 1998. Desarrolló conceptos para la valoración del entorno, creó métodos para evaluación de impactos ecológicos y para restaurar ambientes degradados, ideó sistemas de ordenación de espacios forestales y de planificación fisiográfica. Angel Ramos es recordado no sólo como eminente científico y tecnólogo del paisaje y el ambiente, sino también por su exquisita humanidad y humor, como creador de escuela y excelente comunicador con sus discípulos.

Por mi parte, si intento un estudio de la Paleontología del ser humano, tendré en cuenta que el conocimiento de la evolución humana es inseparable del estudio de presiones, vías y crisis ecológicas. Tengo asimismo presentes a los académicos D. Bermudo Meléndez Meléndez y D. José María Fúster Casas, fallecidos hace muy poco. Ambos esperaban con ilusión este trabajo; de uno y otro aprendí muchísimo. Quiero seguir siendo, siempre, su discípulo, y honrarlos con mi labor y cariño.

El acierto de Charles Darwin y de su olvidado contemporáneo Alfred Russell Wallace fue sin duda el reconocer y enunciar los dos campos de factores que animan y conducen la evolución de los organismos vivientes, uno intrínseco que reside en la labilidad o márgenes de variación de los fieles transmisores de la herencia biológica, otro externo constituido por los factores ambientales de selección o adecuación que condicionan el éxito o el fracaso de unas u otras variantes en la descendencia.

En lo que sigue, pues, tras recordar brevemente el arduo progreso de los conocimientos sobre el origen y desarrollo de la especie humana en los últimos 150 años, sobre todo los más recientes, trato de resumir los datos actuales con que cuenta esta investigación como base —el registro fósil humano y sus lagunas, con referencias cronométricas— y algunas vías metódicas que hoy se aplican, para hablar luego de las aproximaciones al modelo de variación en la evolución humana con algunas dificultades particulares de sus debates, y —como segundo tema principal— de los factores y cambios ambientales que han podido influir o condicionar la evolución y movimientos de las poblaciones humanas pretéritas que conocemos por los fósiles, hasta el punto de inflexión de las interacciones entre el ser humano y sus paisajes.

Siglo y medio de avances y debates en Paleantropología

Clasificación y origen del grupo humano

El paso del empirismo al positivismo exigió una clasificación sistemática de las entidades biológicas, y Linneo se vio confrontado a determinar el puesto

del ser humano en la naturaleza, esto es en relación con el contenido real que ordenaba en sus categorías taxonómicas. Lo clasificó como especie *Homo sapiens*, dentro del Reino Animal y en el Orden Primates.

A raíz de la presentación en 1857 de las teorías evolutivas de Darwin y Wallace, de la publicación del «*Origen de las especies*» del primero, de la identificación del fósil de neandertal como predecesor extinguido de la especie humana, y del hallazgo de utensilios líticos inequívocamente asociados a fósiles de especies extinguidas, cundió en la segunda mitad del pasado siglo la búsqueda de fósiles humanos como «eslabones perdidos» de nuestra cadena evolutiva. Ya en torno a 1870 se publicaron trabajos teóricos sobre el origen de la humanidad: el ensayo de J. Huxley sobre el puesto del hombre en la naturaleza, el de Haeckel introduciendo la figura del árbol genealógico para las relaciones filogenéticas, que incluía con nombres lineanos algunos antecesores humanos hipotéticos, y el del propio Darwin sobre la evolución del ser humano que vincula, más que a selección natural, a la elección de pareja y éxito reproductivo. Cabe añadir a Juan Vilanova y Piera, quien da cursos en los 1860s, con excursiones prácticas a yacimientos del Manzanares, y publica un libro «*Origen, naturaleza y antigüedad del hombre*» en Madrid (Vilanova, 1872), con enfoque interdisciplinar de la Paleantropología que presenta como nueva ciencia (Figura 1). Vilanova fue desacreditado por defender, contra la opinión general de los sabios, la autenticidad de las pinturas prehistóricas de Altamira, uno de los descubrimientos relevantes de aquellos años. Otro fue el de los «pitecántropos» de E. Dubois en Java, que publicó en 1891 como «*Pithecanthropus erectus*», intermedio y antecesor de la humanidad: hoy se le llama «*Homo erectus*», pero entonces fue también rechazado por sabios prestigiosos.

En el primer cuarto del siglo xx destacan varios importantes descubrimientos de fósiles de neandertal, sobre todo en Francia, y los debates sobre su situación filogenética en el árbol de la ascendencia humana. Varios autores tratan de compendiar los conocimientos sobre la evolución biológica y cultural de la humanidad fósil (Schwalbe, 1904; Obermaier, 1916; 1925²; Boule, 1923²).

Dos hallazgos de los años veinte sorprenden todavía y dificultan el discurso de los científicos, por lo inesperados y periféricos, ambos en depósitos cársicos: los del «Hombre de Pekín» en Zhoukoudian, por D. Black, y el primer australopiteco, «*Australopithecus africanus*» de R. Dart en Sudáfrica, que suscita un escepticismo casi general —nada nuevo en esta materia. Se emprenden excavaciones en ambos lugares y se reemprenden en Java con nuevos descubrimientos de pitecántropos a cargo de G.H.R. von Koenigswald en busca de nueva luz para los controvertidos fósiles del Lejano Oriente. También antes de la 2.^a Guerra Mundial, despertado el interés por esta encuesta científica, se descubren fósiles humanos en diversas regiones.

De Africa son: Fish Hoek, Florisbad, Asselar, Afalou, Diré Daua, Rabat, Kanam y Kanjera; de Europa: Ehringsdorf, Devil's Tower en Gibraltar, Cova

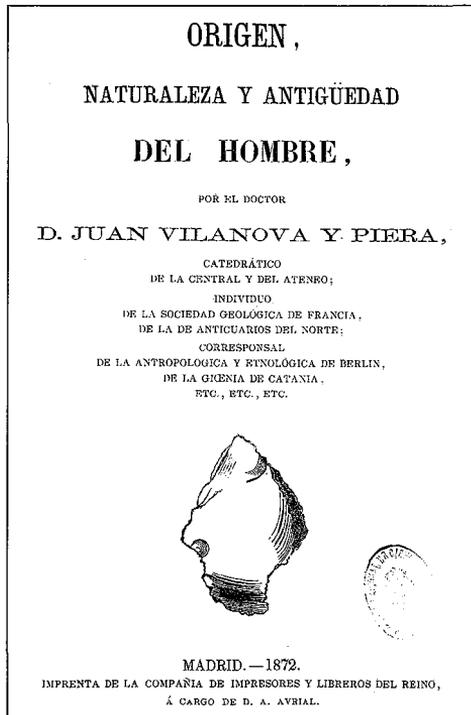


Figura 1. Portada del libro de VILANOVA y PIERA.
(Laboratorio de Fotografía, MNCN, Madrid).

Negra, Saccopastore, Monte Circeo, Swanscombe, y en el oeste de Asia: Teschik-Tash, Jebel Qafzeh. Las hostilidades impiden los trabajos de campo, y causan la pérdida de los valiosos fósiles humanos de Zhoukoudian. Las réplicas, rigurosos dibujos y mediciones de F. Weidenreich (1943; 1947) permiten tenerlos en cuenta en modernos estudios.

Tras la guerra se publican nuevas interpretaciones de la evolución humana. Teilhard de Chardin busca las relaciones filogenéticas entre todos los fósiles de la Familia humana, e inventa el modelo de origen monofilético reciente de la humanidad moderna, esto es a partir de fósiles de hace no más de 200 Ka (200.000 años), con extinción de todos los linajes fósiles humanos conocidos del Pleistoceno Medio y de los Neandertales del Pleistoceno Superior; F. C. Howell (1957) y S. Sergi (1948) son exponente de la preocupación por encontrar al antepasado común de neandertales y modernos como respuesta a la pregunta sobre el origen de la especie *Homo sapiens*, y poco después Breitinger (1955) incorpora el esquema reticulado con líneas de descendencia variantes que se cruzan en este desarrollo evolutivo hasta un punto de aislamiento genético (Figura 2). Más pesimista, H. Vallois comparaba la parvedad del registro fósil para reconstruir la filogenia humana con la pretensión de rehacer el plano de París a base de las torres sobresalientes de una inundación que lo anegara todo.

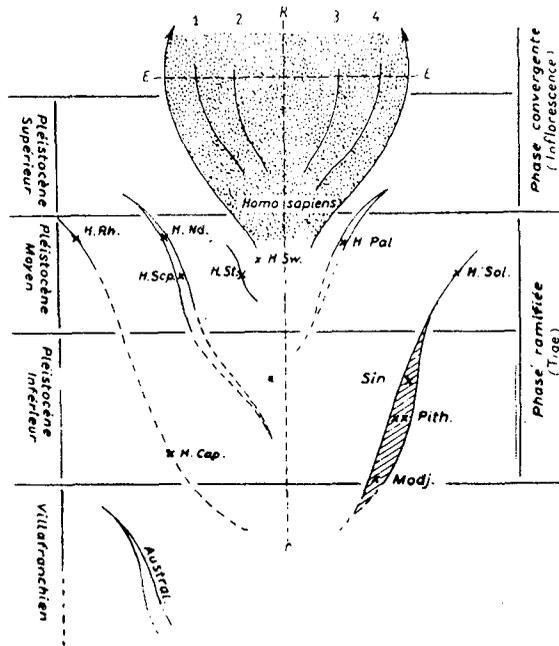


Figura 2a. Filogenia del grupo humano, según TEILHARD DE CHARDIN (1948).

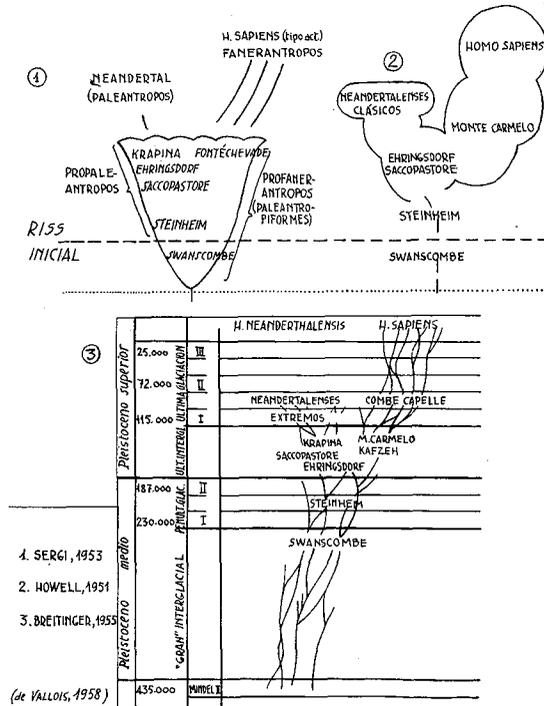


Figura 2b. Esquemas filogenéticos de varios autores sobre la relación filogenética y la divergencia entre neandertales y humanos modernos, según lo veían en los años de 1950.

En la década de 1950, los nuevos métodos cronométricos permiten descartar el fraudulento «hombre de Piltdown» (Weinert *et al.*, 1955), y dar el espaldarazo a las búsquedas emprendidas en la quebrada de Olduvai por L.S.B. Leakey (1965) con la datación de homínidos en hace más de 1,7 Ma (millones de años) (Evernden & Curtis, 1965). Se revisaba también críticamente la estratigrafía de otros yacimientos (Adam, 1954). La Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research comisionó a P. Theilhard de Chardin para que informara sobre el potencial de los yacimientos paleantropológicos de Africa y su positivo interés para desvelar la evolución humana, antes de enfocar a esta región sus inversiones patrocinadoras. Así, en los 60 se convierte Africa en el gran foco de prospección e investigaciones en Paleontología humana: hegemonía que se mantiene hasta el final del siglo. El problema racista suscitó trabajos sobre el origen de las razas, excluyendo (Boyd, 1950) o incluyendo (Coon, 1962) la aportación de la paleantropología.

Entre 1960 y 1980 se desarrollaron programas de prospección y excavación en Olduvai y borde del L. Eyasi (Tanzania), al Este del L. Turkana, áreas de Koobi Fora e Ileret (Kenya), en el valle bajo del río Omo y en el Hadar y Awash medio (Etiopía), con resultados sorprendentes y copiosos fósiles entre hace c. (cerca de) 4 Ma y menos de 0,5 MaAP (antes del presente) (L.S. B. Leakey, 1967; De Heinzelin, 1983; Clark *et al.*, 1984; Wood, 1991) (Figuras 3, 4 y 5).

Se empezó a reconocer la cuna de la humanidad en Africa, aunque se mantuvieron aún calientes debates sobre el asiático «*Ramapithecus*» y otros hominoideos fósiles afines de Grecia y Turquía como los antecesores remotos del género humano. Los *Dryopithecus* europeos del Mioceno aparecen hoy relacionados —como los *Sivapithecus*— evolutivamente en la familia del orangután (*Pongo*) (Moyá Solá & Köhler, 1997). Tardó en abrirse paso el descubrimiento del parentesco genético más próximo entre el gorila, chimpancés y humanos (Chiarelli, 1962) que con el asiático orangután; esto favorecía la hipótesis —impopular hasta los 70s— del origen africano de la familia humana. Comienzan a aplicarse nuevos conocimientos y métodos bioquímicos a las cuestiones de filogenia y tiempos —por el «reloj bioquímico» y «reloj genético»— de la evolución humana (Zuckerkandl, 1963; Gingerich, 1985).

Otra cuestión candente, con dos o tres caras problemáticas, deriva de nuevos hallazgos de humanos fósiles en el Pleistoceno Medio de Europa: en 1965 Vértesszöllös, Hungría (Thoma, 1966; 1969); sigue Le Lazaret, Niza (M.-A. de Lumley & Piveteau, 1969); Petralona, Grecia, en 1960 (Poulianos, 1971; 1974); el medio íleon de la Gruta del Príncipe, Liguria italiana en 1968 (M.-A. de Lumley, 1972a); dos mandíbulas, parte de un cráneo y varios fragmentos y dientes en la Caune de l'Arago, Tautavel, entre 1969 y 1971 (H. de Lumley & M.-A. de Lumley, 1971; 1975). Los precedentes estaban bien recogidos en una revisión a fondo de los fósiles del Pleistoceno Medio circunmediterráneos conocidos antes de esas fechas por F.C. Howell (1960).



Figura 3. Uno de los afloramientos de la Quebrada de Olduvai. Por encima de la cabeza del niño, las tobas a techo del Miembro I y base del Miembro II. Los depósitos oscuros del ángulo superior derecho son del Miembro III. (Foto E.A.).



Figura 4. Vista aérea de la Formación Shungura próxima a la desembocadura del río Omo en el Lago Turkana, frontera sur de Etiopía. Los relieves que destacan como crestas son de las rocas volcánicas datadas con el Argón, lo que permite calibrar con buena aproximación los fósiles que se encuentran en sedimentos más blandos entre ellas –de inferior izquierda a superior derecha: más antiguo a más moderno. (Cortesía de F.C. HOWELL).



Figura 5. Serie de pisadas fósiles (icnitas) de individuos bípedos, en una capa de cenizas volcánicas, Laetoli, Tanzania, de hace cerca de 3,7 millones de años. (Cortesía de INVESTIGACIÓN Y CIENCIA).

Las cuestiones debatidas eran: (a) número de especies humanas en el Pleistoceno Medio; (b) definición y extensión de «*Homo erectus*»; (c) origen de «*H. sapiens*», que incluía debate sobre el «*prae-sapiens*» o antecesor común más antiguo de la humanidad moderna (actual) y los neandertalenses. Fue necesaria una redefinición del Hombre de Neandertal (Howells, 1975). Los dos Lumley (1971;1973) colocan a Aragón con los otros europeos mesopleistocenos en *H. erectus*, aunque M.-A. de Lumley (1972a) distingue rasgos no neandertalenses en Grotta del Príncipe; más tarde agrupan estos fósiles en la denominación «ante-neandertalenses» sin prejuzgar la relación filogenética. Por otro lado Hemmer (1972) asigna Petralona, con otros predecesores de los neandertales, a la sola «especie» *H. erectus*, pero más tarde relaciona filogenéticamente a este grupo europeo —en el que ya incluye Atapuerca (Sima de los Huesos)— con la ascendencia de los neandertales (Hemmer, 1979). Trataremos estas cuestiones más adelante.

Por lo que toca a otros avances metódicos, recordemos que la estadística que se aplicaba en 1960 a estas cuestiones era, como en Paleontología desde 1956 (ver Truyols, 1966), de ecuaciones sencillas y parámetros muy elementales. La eclosión de los ordenadores abrió un nuevo campo de investigación y contraste en Antropología así como en Genética y otras ciencias biológicas, que tenía en Paleontología humana la dificultad de no disponer de muestras bastante numerosas. Campbell (1963) aplicó el cálculo a la clasificación de fósiles humanos: desde entonces se han ido enriqueciendo y afinando los programas;

en particular, cabe señalar la eficacia de análisis multivariantes para trabajos comparativos, y el uso de la cladística en filogenia.

Se vienen también aplicando métodos bioquímicos, tomográficos y de microscopía electrónica mediante réplicas ultrafinas a investigación en fósiles humanos de régimen dietario; procesos patológicos, función biomecánica, y modificación de la substancia ósea relacionada con el crecimiento (Bromage, 1985) y con agentes diagenéticos. Estas técnicas son parte de la fecunda investigación tafonómica contrastada con observación actual (Hill, 1984; 1988).

En los últimos 25 años, se han renovado y multiplicado los descubrimientos de fósiles humanos, no ya sólo en Africa, sino también en Indonesia y en China, interviniendo con mayor responsabilidad los científicos de estos países en su obtención y estudio; lo mismo en España. Se renovó la búsqueda del antecesor común de neandertales y modernos mezclada a la cuestión del origen de la especie *H. sapiens*, con un modelo sencillo y vistoso apoyado en una importante novedad genética, las variaciones del ADN mitocondrial (mDNA), de herencia exclusiva por la línea materna (Cann *et al.*, 1987). Se le opone un modelo de origen multilocal de nuestra especie, publicado poco antes, sin eco (Thoma, 1973; Thorne & Wolpoff, 1981).

Sitios y estudios de fósiles humanos en España

En la segunda mitad del siglo XIX se ocupó de paleontología humana Juan Vilanova y Piera, que fue el primer catedrático de Paleontología en España, y autor del primer libro que trató de recopilar los datos existentes en el mundo sobre fósiles humanos, datos arqueológicos y paleontológicos, y divisiones estratigráficas correlacionados (Vilanova, 1872). Vilanova descubrió el yacimiento de la Cueva del Parpalló, y en ella, en 1867, los primeros fósiles humanos de España, un fragmento mandibular y dos dientes, en un nivel magdalenienense (Vilanova, 1893; Garralda, 1975) y sin tener esa suerte exploró el primero la Cueva del Bolomor.

Por esos años (1887), la perspicacia del obrero L. Roura y del farmacéutico Pere Alsius salvaron para la ciencia la mandíbula humana de Bañolas (Cazurro, 1909), primero estudiada por E. Hernández-Pacheco y H. Obermaier (1915), más tarde considerada anteneandertalense por M.-A. de Lumley (1972b). Su edad ha sido discutida (Yokoyama *et al.*, 1987; Julià & Bischoff, 1993) así como la atribución taxonómica. La edad avanzada del individuo hizo exagerada una asimetría oclusal y una deformación consiguiente (Figura 6).

El antropólogo Manuel Antón y Ferrándiz, que había buscado y publicado algunos cráneos prehistóricos en el entorno de Madrid antes de acabarse el s. XIX, escribió un manual de Antropología (Antón, 1903). En él calificaba los intentos de reconstruir en su época «los rumbos de las primeras dispersiones de la especie humana», como «atrevidas algaradas de la vanguardia de la Antropología en un campo que la observación no tardará en

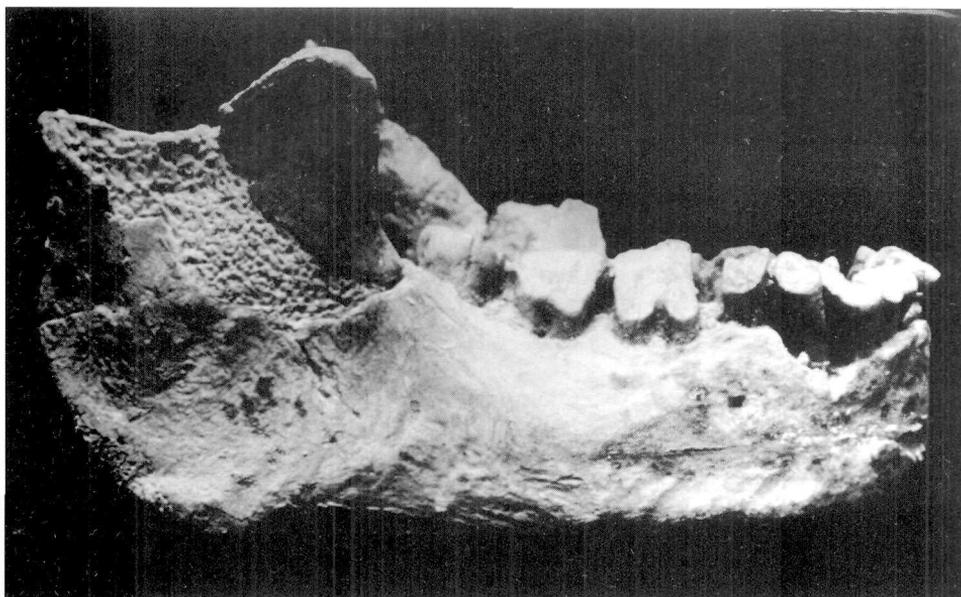


Figura 6. *La mandíbula fósil de Bañolas (Gerona). Individuo de edad avanzada, con desgaste total de las coronas dentarias.* (Cortesía de J. MAROTO).

conquistar». Y venía a concluir, tras una escueta alusión a «la dispersión de las razas de Neanderthal, Cro-Magnon y otras prehistóricas», que «estos ensayos, aunque plausibles, son prematuros, porque ni conocemos de un modo cierto el centro de aparición de la especie humana, ni tampoco todas las razas prehistóricas que han poblado las diferentes y apartadas regiones, ni menos, por consiguiente todas sus relaciones genealógicas (...); mas el problema está planteado y despejada alguna de sus muchas incógnitas, aunque las restantes se esconden todavía en los arcanos de un larguísimo pasado que se remonta a las últimas etapas del período geológico terciario (...), y a su solución camina la prehistoria reconstruyendo lentamente los anales de la humanidad por los métodos de la Historia Natural» (Antón, o.c.; 2.^a ed. 1927: p. 304).

En el primer tercio del siglo xx varios clérigos descubrieron fósiles humanos en España: Camargo en 1908 se debe a Lorenzo Sierra; Colombres y El Pendo en 1926 a J. Carvallo; Axlor 1932, a J. M. Barandiarán; Cova Negra en 1933, a G. Viñes. En El Castillo intervinieron Obermaier y Breuil con Weinert.

Otros descubrimientos se añadieron a éstos. Cuatro dientes del Abric Agut que descubren Vidal y Romaní en 1912, y fragmentos humeral y craneales en Parpalló revisitado en 1930 por L. Pericot, en nivel Solutrense. No son hallazgos muy importantes, sino fragmentarios. Aparte las brevísimas alusiones a los dos fragmentos craneanos, de su nivel *b*, interpretados como «cráneos-copa»,

por Obermaier (1925), el cráneo de Camargo fue publicado en su tiempo (Saller, 1926); otros hubieron de esperar. El cráneo fragmentario de El Pendo es publicado por Basabe y Bennasar (1980); los dientes neandertalenses de Axló por Basabe (1973) y los del Abric Agut por M.-Á. de Lumley (1973); los nuevos fósiles de Parpalló por Alcobé (1942). De Cova Negra, el parietal es estudiado 20 años más tarde por Fusté (1953; 1958) y otros restos hubieron de esperar mucho más (Arsuaga *et al.*, 1989). El estudio de los dos frontales de El Castillo es de M.D. Garralda (1989a). Se hallan datos en Carvallo (1960).

En la segunda mitad del siglo, tras la descripción de Barranc Blanc por Alcobé (1954), una nueva generación de paleantropólogos españoles da a conocer nuevos hallazgos: el frontal de niño neandertal y otras piezas de varios niveles hallados en 1955 por Spahni en La Carrihuella (Fusté, 1956; García Sánchez, 1960) (Figura 7); 4 esqueletos solutrenses en Nerja (Fusté, 1964; Turbón *et al.*, 1994); el húmero y dos dientes de neandertal descubiertos por J.M. Barandiarán en Lezetxiki (Basabe, 1966); un metacarpiano de posible neandertal en Los Casares (Basabe, in I. Barandiarán, 1973), un M¹ en Mollet (Cortada *et al.*, 1987); fragmentos de maxilar, de mandíbula y dientes de La Chora (González Echegaray *et al.*, 1962); dos inclusiones arcillosas en Cueva Morín se interpretan como moldes naturales de cadáveres (González Echegaray & Freeman, 1978); descubrimientos de Balmorí en 1969 (Garralda, 1981), Tito Bustillo (Garralda, 1976), el cráneo quizá ya Holoceno de Cuartertero (Garralda, 1982), el maxilar de La Pasiega descubierto por González Echegaray en 1953, y el esqueleto de Los Azules en 1975 (Garralda, 1986a).

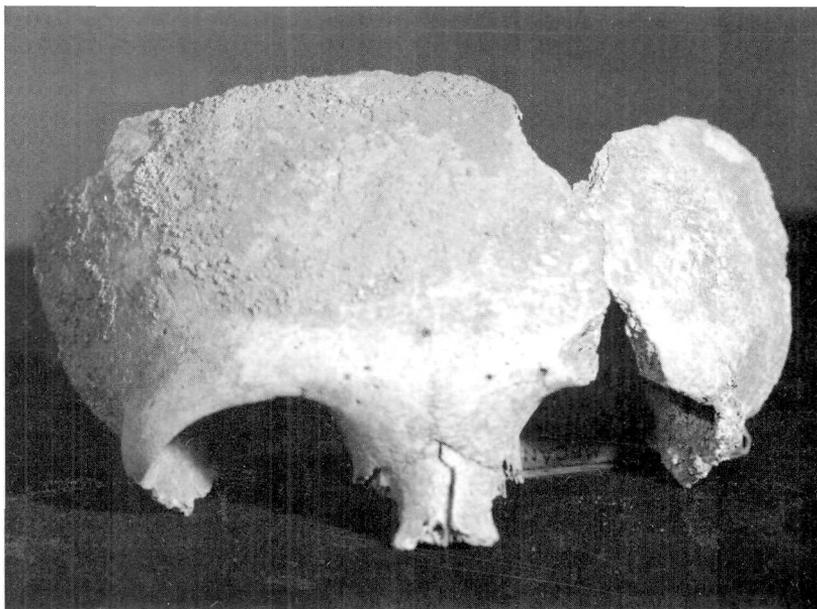


Figura 7. Frontal infantil neandertalense de la cueva de la Carrihuella, Piñar, Granada. Se aprecia el desarrollo inicial de los rebordes («toros») supraorbitarios. (Foto Manuel GARCÍA SÁNCHEZ).

Cuarenta años después de la monografía «*El Hombre fósil*» de Obermaier (1916) se publica un libro (Andérez, 1956) (Figura 8) y un ciclo de conferencias sobre evolución humana (Crusafont *et al.*, 1961), además de varios capítulos en la obra «*La Evolución*» (Crusafont *et al.*, 1966); se imparten cursos sobre «Evolución humana» en la Universidad Complutense de Madrid, se dota en ésta la Agregación «Paleontología de Vertebrados y Humana» en 1968. En el Ateneo de Madrid fue concurrido un ciclo sobre «La naturaleza evolutiva del hombre» en 1963-1964.

Desde el comienzo de los trabajos en el karst de Sierra de Atapuerca (Aguirre *et al.*, 1976; Aguirre *et al.*, eds., 1987) hasta hoy, ha crecido el número de personas dedicadas a la Paleantropología en España en sus diversos aspectos y subdisciplinas, y el interés público por este sector de las Ciencias. Además de numerosas publicaciones sobre diversos aspectos y detalles en progreso, obras monográficas versan sobre el conjunto del área y temas (Aguirre, ed., 1998), sobre el yacimiento SH (Arsuaga *et al.*, eds., 1997a), sobre Gran Dolina (Bermúdez de Castro *et al.*, 1999b) y sobre el sitio Galería (Carbonell *et al.*, eds., 1999b). Se añaden obras de divulgación (Domingo, ed. 1993; Cervera *et al.*, 1998), ediciones de video y en red electromagnética, exposiciones (Bermúdez de Castro *et al.*, eds., 1999a); un museo local y Aula arqueológica en Ibeas de Juarros con guías y programas didácticos que contribuyen a la extensión cultural de estos conocimientos en amplia variedad de sectores sociales.

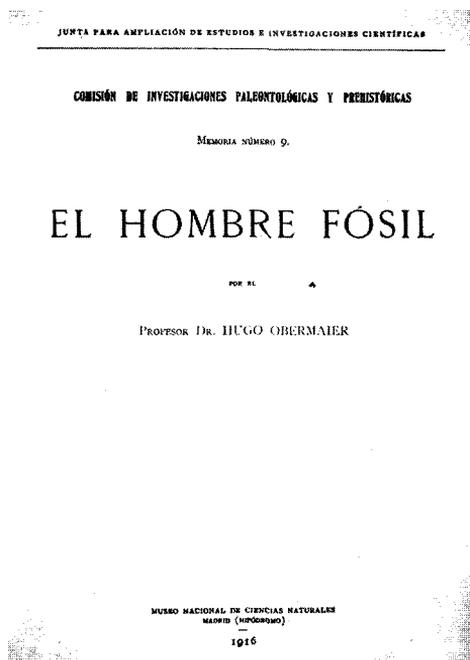


Figura 8. Portada del libro de H. OBERMAIER «*El Hombre fósil*». (Laboratorio de Fotografía, MNCN, Madrid).

Otros descubrimientos y trabajos a partir de 1976 incluyen (Orban, ed., 1991; Basabe, 1982) un esqueleto incompleto en Roc del Migdia (Turbón, 1983) y fósiles escasos de humanos modernos en Mazaculos II, La Riera, Tossal de la Roca (Garralda, 1981;1986b;1989), Cingle Vermell (Turbón, 1985), Cova Beneito (Garralda & Vandermeersch, 1994; Carrión *et al.*, 1993) y Erralla (De la Rúa, 1985); de neandertales un húmero y pelvis en Tossal de la Font (Arsuaga & Bermúdez de Castro, 1984), mandíbula y fémur en el Boquete de Zafarraya (García Sánchez, 1986), otra mandíbula y dientes en Valdegoba (Díez, 1991), un diente y una falange en Moros de Gabasa (Lorenzo, 1992), un M₁ en Cueva del Bolomor (Fernández Peris *et al.*, 1997), dos mandíbulas y partes de tres esqueletos en El Sidrón (Rosas & Aguirre, 1999); dientes de anteneandertales en Pinilla del Valle (Alférez, 1985); mandíbulas y otros restos de neandertales y anteneandertales en Cabezo Gordo, y una falange humana en Cueva Victoria (Gibert & Pons-Moyà, 1984; Pérez-Pérez, 1987) de estratigrafía incierta. El fragmento craneano problemático de Orce, del Pleistoceno Inferior, ha promovido estudios valiosos en anatomía craneal y bioquímica, varias monografías (Gibert *et al.*, eds., 1989; Gibert, 1992) y un museo local exponente del interés y extensión cultural. La Paleopatología se cultiva a un alto nivel (Campillo, 1993; Pérez *et al.*, 1997; Pérez & Gracia, 1998).

En 1977 se reúne en Burgos y visita Atapuerca la Subcomisión para Europa Occidental de la Comisión «*Ecology of early Man*» de Inqua; en 1987 se celebra en Bañolas el centenario de su mandíbula fósil con un Coloquio Internacional (Maroto, ed. 1993); en Medina del Campo 1992, un Simposio Internacional sobre «Evolución humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca» (Bermúdez de Castro *et al.*, eds., 1995); en 1995, un Congreso Internacional de Paleontología Humana en Orce (Gibert *et al.*, eds., 1999); en 1996 un Seminario «La Evolución humana» en Palma de Mallorca (Cela-Conde *et al.*, eds. 1997) y un Simposio Internacional sobre «Atapuerca y la evolución humana» en Madrid (Aguirre, ed., 1998); otro también en Madrid en 1998 sobre «Evolución de la Familia humana: estado de la cuestión». Para el año 2003 está convocado en Barcelona el V Congreso Internacional de Paleontología Humana, que se prepara con una serie de Mesas Redondas anuales organizadas por D. Turbón: la primera ya se ha celebrado, en dos partes, 25-26 de Octubre y 4-5 de Noviembre de 1999 sobre «*The down of Humanity*». A comienzo de este año (6-9 febrero, 2000) 18 expertos de varios países han discutido, en Palma de Mallorca, y llegado a una decena de acuerdos de principio y método sobre clasificación y nomenclatura del grupo zoológico humano.

Florecen, además, como eco y apertura real de las mentes populares a estas cuestiones científicas, asociaciones con dedicación a actividades de no-profesionales implicadas en los quehaceres de la Paleantropología y su difusión: así, el grupo «*Hominidae*» de Barcelona, y la ACAHIA (Asociación Cultural de Amigos del Hombre de Ibeas y Atapuerca) constituida por los jóvenes de Ibeas de Juarros en 1990.

En resumen las principales cuestiones hoy debatidas en Paleontología humana son: primero las taxonómicas, contenido y clasificación de la Familia Homínidos, ídem del género *Homo*, número y definición de especies dentro de este género; segundo, posibilidad de fijar fechas para los principales eventos en la evolución humana y sus contextos ecológicos a fin de investigar las interacciones ambientales con ésta empezando por el origen de la bipedia; tercero, cuándo por primera vez y cuántas veces se produjeron pasos de grupos humanos entre África y Eurasia; en cuarto lugar, se discute el modelo morfogenético y de comportamiento de la evolución humana. De estas cuestiones trataremos brevemente a continuación. Notemos que se discute hoy día poco o nada el origen remoto de los neandertales, la evolución antigua de los humanos en Eurasia, y los movimientos posibles de éstos. Por otra parte están en progreso los estudios interdisciplinarios de los yacimientos y sus contextos, detallando el tipo de ocupación de un lugar según su duración y actividades (H. de Lumley *et al.*, 2000; Moigne, 2000).

Otras cuestiones, como el desarrollo de la mente, que hoy suscita trabajos importantes, el lenguaje, primer uso del fuego, el comportamiento funerario, la demografía de las poblaciones fósiles, el origen de las razas actuales, la expansión por y en torno al Océano Pacífico, son muy relevantes, pero exceden los límites que debemos aceptar para este trabajo. Por supuesto, todo lo relacionado con el estudio del genoma humano, el origen y curso de variaciones génicas y la identificación de cada gen y su efecto orgánico debe ser atendido, pero excede mi capacidad el explicarlo.

Registro paleantropológico actual y datos cronométricos fiables

Técnicas de datación usuales

Todo fósil y objeto que se estudia para conocer la historia de la tierra y de la vida necesita ser referido a un dato cronométrico, tanto para ser situado en la secuencia evolutiva de sus semejantes como para ser referido con precisión al conjunto de circunstancias que afectaron en vida, o en la fase operativa que se estudia, al organismo o al conjunto faunístico del que formó parte. Desde mediados del siglo XX se dispone de técnicas geocronométricas que permiten averiguar y expresar la edad de los fósiles y objetos arqueológicos en números de años solares con márgenes de error determinados también numéricamente. No son, pues, datos «absolutos», como erróneamente muchos siguen diciendo; sí muy calibrados y fiables, con las reservas pertinentes en cada caso, y expresados con términos no de escalas convencionales sino con cifras de escala de años astronómicos o sus múltiplos.

Son las técnicas hoy usuales en geocronometría: radiométricas, basadas en cambios moleculares y «químicas» (Aitken, 1995). Entre las primeras, se aplican en series del Plioceno y Pleistoceno Inferior las de potasio/argón (K/Ar), también Ar^{39}/Ar^{40} , en rocas de origen volcánico intercaladas en las secuencias sedimenta-

rias (McDougall, 1985; Brown *et al.*, 1985). Para edades no superiores a 350 KaAP (350.000 años antes del Presente) se recuentan isótopos de la «familia del Uranio» (U-s = «*Uranium-series*»), especialmente en espeleotemas y restos esqueléticos. La técnica TIMS emplea la ionización térmica para la espectrometría de masas: se ha empleado en arrecifes de coral para secuencias paleoclimáticas con fiabilidad hasta 500 Ka. Para evitar sesgos por impurezas o pérdidas, se ha introducido el calentamiento por láser de un solo microcristal, TLSC, y se ha aplicado en varios yacimientos paleantropológicos (Swisher *et al.*, 1994).

La espectrometría de radiaciones Gamma emitidas por un fósil expuesto en una platina tiene la ventaja de no requerir extracción de la menor partícula de la muestra (Yokoyama, 1989). En los primeros ensayos de este método se dató un fósil humano de la Sima de los Huesos (SH) de la Sierra de Atapuerca; el dato central, 320 KaAP, ha sido confirmado en el reciente estudio combinado con técnicas afinadas (Bischoff *et al.*, 1997). El isótopo del Carbono, ^{14}C , es muy usado y con gran precisión en arqueología holocena y es fiable hasta edades que no pasen de 50.000 años (50 Ka).

El segundo grupo de técnicas radiocronométricas comprende las que se basan en medidas de diversos efectos de la radiación. Entre éstas mencionaré, primero, el recuento de trazas de fisión nuclear del U^{238} —*Fission Tracks* (FT)—. La termoluminiscencia (TL) y sus modificaciones más recientes: OSL que mide la luz emitida con lámparas halógenas y la IRSL que utiliza diodos emisores de rayos infrarrojos, tienen margen global de varios cientos de miles de años. Su aplicación en distintos tipos de materiales se presta a diversos sesgos y exige especiales precauciones. La Resonancia de Espín Electrónico (ESR), se ha aplicado en espeleotemas y en esmaltes dentarios (Grün *et al.*, 1987; Grün, 1996), y tiene un margen amplio, desde pocos miles hasta varios millones de años: su recuento puede ser afectado por factores externos, y por eso se combinan dos lecturas, EU y LU. Dado que resultaban diferencias notables en edades numéricas ESR y edades U-s, se ha tratado de apurar la detección de fuentes de error en ambas técnicas (Falguères *et al.*, 1988), y hoy se atribuye alta fiabilidad a un combinado de ambas: para estas correcciones ha trabajado en los últimos años un equipo internacional con muestras de sitios de Atapuerca (Bischoff *et al.*, 1997; Falguères *et al.*, 1999).

Entre las cronometrías de dato químico, se emplea la racemización de aminoácidos (AAR) hasta hace no mucho más de 100 Ka; la epimerización con isoleucina permite llegar hasta c. (cerca de) 500 Ka: los cambios en condiciones paleotérmicas del ambiente pueden afectar al proceso que se analiza.

A falta de materiales básicos para las técnicas de datación numérica, o como contraste, se recurre a datos indirectos, de correlación, o al dato paleomagnético. Este último se basa en las inversiones del polo magnético terrestre que son rápidas y globales: las muestras tomadas en series de rocas eruptivas datables por radiocronometría directa han permitido establecer una escala de alternancias entre edades o magnetozonas de polaridad normal (Norte geográfico) o inversa (apuntando al Sur). Como una y otra se repiten alternadamente en

el tiempo, es difícil identificar el episodio de que se trata, si no es mediante correlaciones de otros hechos irreversibles que se conocen datados cronométricamente en otros lugares: tales pueden ser conjuntos de mamíferos con dato de tefras o volcanitas. La fluctuación de temperaturas en las aguas oceánicas es detectable por el contenido en el isótopo del Oxígeno, O^{18} , en conchas de especies microplanctónicas. El fenómeno es también alterno y aproximadamente periódico (C. Emiliani, 1966); se ha conseguido obtener datos numéricos para los picos positivos y negativos (más del centenar) de una Escala Isotópica del Océano (OIS), con calibración de pocas decenas de milenios (Shackleton *et al.*, 1990;1995) en las curvas principales, y cuatro o cinco veces más fina en fluctuaciones menores, para el Pleistoceno y el Plioceno. Con ella se correlacionan las series de fluctuaciones térmicas obtenidas en sondeos de glaciares polares y en diversas series paleotérmicas de medios continentales. Una revisión combinada y crítica de varios datos base y procedimientos proporciona una escala de referencia bastante fiable (Berggren *et al.*, 1995).

Las precauciones y correcciones de cada técnica o escala cronométrica son competencia de los especialistas en cada una de ellas. El paleantropólogo debe conocer bien la relación de cada material datado con los fósiles, casos y contextos que desea datar, hacer constar junto al dato la técnica que lo califica, mejor si cita al autor responsable del dato, el laboratorio y sigla de la muestra, y evitar la tendencia a redondear el dato por lo alto. No nos engañemos. Por una parte, las técnicas cronométricas proporcionan cifras dentro de límites más o menos estrictos de aproximación. Por otra, los cambios evolutivos no son ni uniformemente continuos («graduales») ni a saltos. Tanto la extinción de una especie o linaje como el éxito adaptativo de otro nuevo no sólo llevan tiempo sino que se producen con ritmos distintos y cambiantes, así como las variaciones y las crisis ambientales que les afectan. No buscamos hechos instantáneos, sí procesos diacrónicos, y, al paso que las técnicas nos van ofreciendo escalas de referencia cronológica cada vez más finamente calibradas, vale la pena saber con qué precisión podemos ir refiriendo a sus términos los fósiles humanos que conocemos y lo que pudieron ser sus escenarios ecológicos.

Fósiles humanos que conocemos, y dónde faltan

El registro de fósiles humanos en Africa es hoy día singularmente rico, resultado de un conjunto de programas de investigación en toda la segunda mitad del s. xx (Figura 9). Es también desigual, con unos 40 sitios, varios de ellos múltiples, entre hace 4 y hace 1,3 Ma; un tremendo vacío entre este último dato y hace cerca de 0,8 Ma; pocos hasta hace menos de 0,5 Ma, y más numerosos desde hace cerca de 0,4 Ma (Figura 10).

Taborin y Chemeron inferior en Kenya (5,0-4,5 Ma) tienen homínidos no clasificados (Hill & Ward, 1988); Aramis, Etiopía, dio más de 40 fósiles del homínido *Ardipithecus ramidus* (4,4 Ma) (White *et al.*, 1996). Entre 4,3 y 3,8 Ma, Kanapoi y Allia Bay, Kenya, dieron en total 22 fósiles de *Australopithecus ana-*

ensis (M.G. Leakey *et al.*, 1995); de 3,88 es el frontal de Belohdelie, de otro australopiteco, *A. afarensis* (White *et al.*, 1993).

Cerca y menos de 3,8 Ma tienen varios sitios junto al Lago Eyasi incluida la pista de huellas bípedas de Laetoli, Tanzania (White, 1985; White & Suwa, 1988), y parte de un fémur en Maka, Etiopía (White *et al.*, 1993). Entre 3,8 y 2,8 Ma más de 6 localidades de Afar (AL) en el Hadar al NE de Etiopía, entre éstas AL-333 (más de 3,18 Ma) con más de un centenar de fósiles de hasta NMI (Número Mínimo de Individuos) = 13, y AL-288 (quizá menos de 3,0 Ma) con el esqueleto incompleto de «Lucy» (Kimbel, 1988; Kimbel *et al.*, 1994; 1997). Entre 3,5 y 3 Ma, Bahr-el-Ghazal, en Chad, con un nuevo australopiteco (Brunet *et al.*, 1995), y el esqueleto de otro australopiteco indeterminado que se está extrayendo en el Miembro 2 de Sterkfontein (St2) (Tobias & Clarke, 1996; Clarke, 1998). Cerca de 3 Ma, por correlación paleomagnética, tiene la Brecha Gris de Makapansgat, con lo que sigo creyendo es ya un parántropo, o australopiteco robusto, también en Sudáfrica (Figuras 11 y 12).

El nivel 4, o sitio tipo de la cueva de Sterkfontein en Sudáfrica, con unos 500 fósiles de *A. africanus* se data vagamente en torno a 2,6 Ma, entre 2,3 y 2,8 Ma (Figuras 13 y 14). En este intervalo, en Lomekwi (c. 2,5 Ma) y Kagatuseo (c. 2,45 Ma) al W del L. Turkana, y en niveles B superior, C y D de Omo-Shungura (entre 2,85 y 2,3 Ma) hay fósiles del australopiteco robusto-

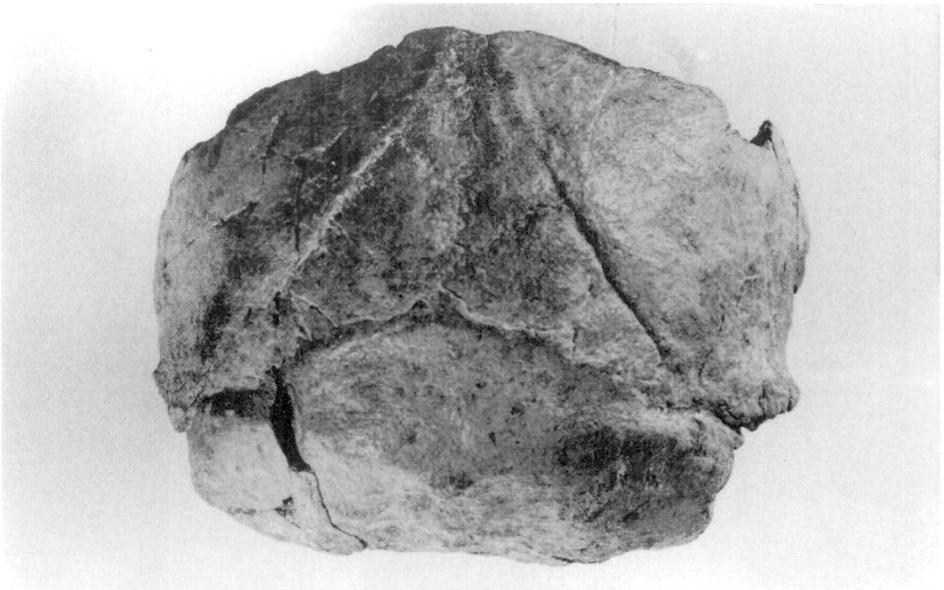


Figura 11. Parte posterior de caja craneana, MLD-1, de la Brecha Gris de Makapansgat, Sudáfrica. Australopitecino de especie y género indeterminados, individuo inmaduro. (Obsequio de A. HUGHES).

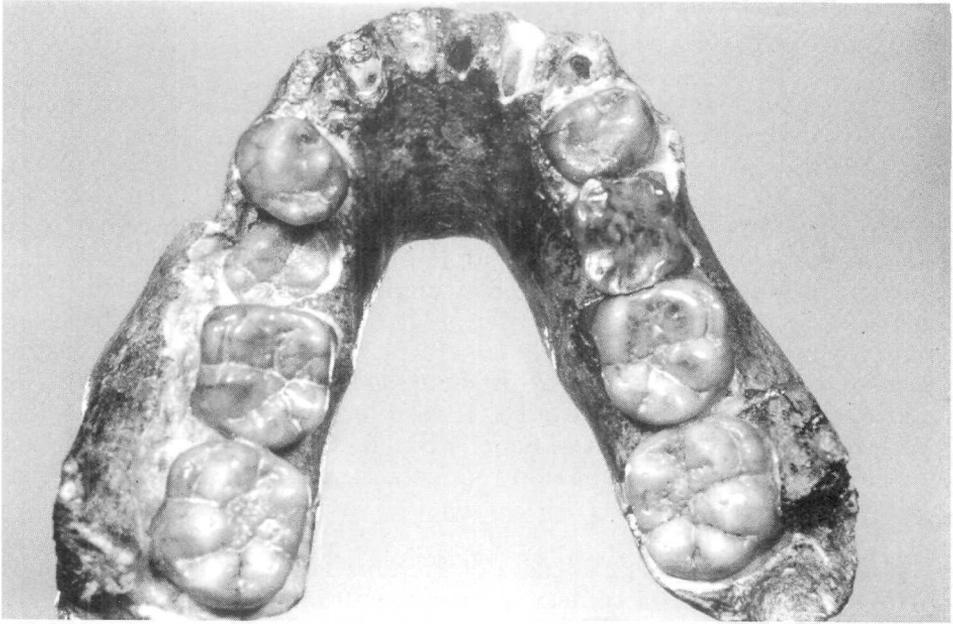


Figura 12. Mandíbula MLD-2, de la Brecha Gris de Makapansgat, Sudáfrica, hace cerca de 3 Ma. Individuo inmaduro. Australopithecino indeterminado, con tendencias características de Paranthropus. (Obsequio de A. HUGHES).



Figura 13. Australopithecus africanus, Sts 5, de la cueva de Sterkfontein, Nivel 4 (o Nivel tipo), Johannesburgo, Sudáfrica. Edad aproximada alrededor de 2,6 millones de años. Cráneo adulto, de frente (Foto E.A.).

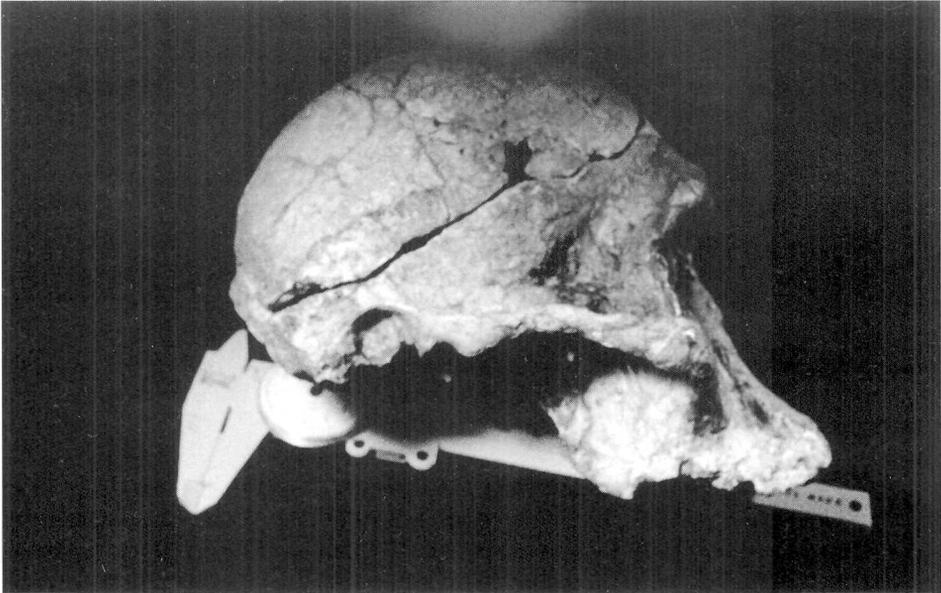


Figura 14. El mismo cráneo de la figura anterior, visto de lado.

to, *A. aethiopicus* (SUWA *et al.*, 1996). En la Fn. Bouri, Etiopía, otro australopiteco grácil tardío, *A. garhi* (c. 2,5 Ma) se halla en proximidad de industria lítica (ASFAW *et al.*, 1999). También de este tramo son los primeros fósiles atribuidos al género *Homo* sp. indet., a techo del Mb C de Shungura, c.2,6 Ma, en el Hadar AL-666 (2.4 Ma) y en capas superiores de Chemeron, Kenya (c.2,4 Ma). Los sitios del Hadar suman más de 300 fósiles de homínidos; los del bajo valle del Omo, Fn. Shungura más de 200; los del Este del L. Turkana más de 170, pero más completos que los precedentes (McDougall, 1985; Wood, 1991); Olduvai más de 60, en diversas localidades. Hay cierto vacío sedimentario en varias de éstas series entre cerca de 2,4 y cerca de 2,2 Ma. Una mandíbula en Chiwondo Beds, Malawi, se data entre 2,5 y 2,3 Ma (Bromage *et al.*, 1995).

Los fósiles de australopitecos robustos (parántropos) (Figuras 15 y 16) y del género *Homo* abundan entre más de 2 y más de 1,3 Ma, y las formaciones sedimentarias están subdivididas por tramos de depósitos de origen volcánico que han sido datados sobre todo con técnicas de K/Ar, y con FT; se han verificado las correlaciones entre los de distintas formaciones por el estudio petrológico, y también con las tefra en muestras de sondeos submarinos en el Océano Índico, lo que aporta datos para reconstrucciones paleoclimáticas.

En Omo-Shungura no hay vacío sedimentario en el tramo 2,3-2,0 Ma, y se conocen hasta 20 localidades con fósiles. En Sudáfrica, se datan por correlación faunística y estimación de tasa de sedimentación, con muy amplio margen de error, los yacimientos en cuevas cerca de Johannesburgo: Kromdraai B-E, con



Figura 15. Cráneo de *Paranthropus boisei* KNM-ER 406, de la formación al este del lago Turkana, visto de frente. Edad, algo más de 1,5 Ma. (Museo Nacional de Kenya).

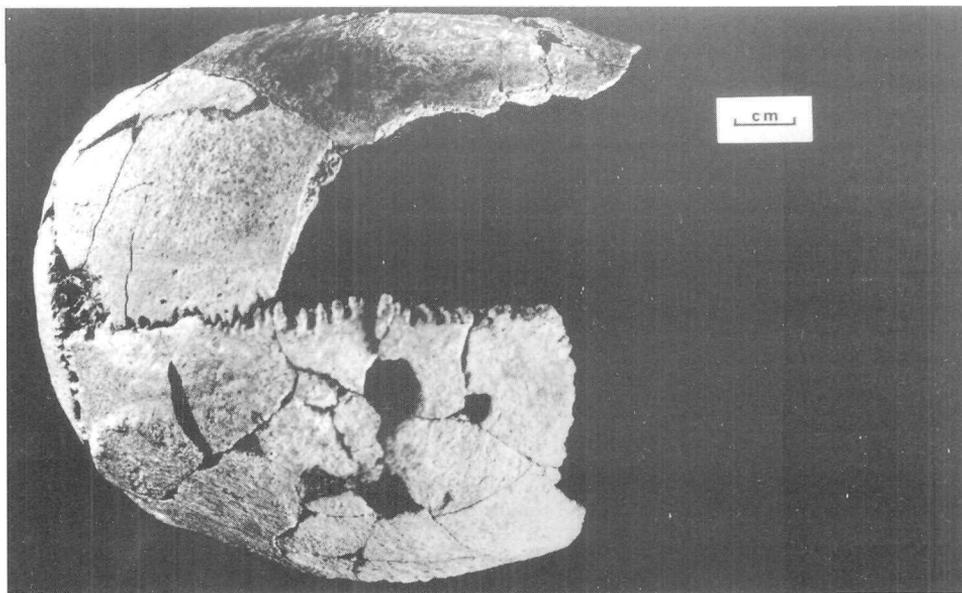


Figura 16. Cráneo de individuo inmaduro de *Paranthropus*, de Omo-Shungura, en el que se ven orificios producidos por los colmillos de chita (*Acinonyx*) que lo mató. Hay otros casos semejantes. Los parántropos prosperaron como consumidores primarios de alimento vegetal, pero fueron presa de estos félicos predadores. (Obsequio de F.C. HOWELL).

fósiles de *Homo*, puede tener en torno a 2 Ma; el Mb5 de Sterkfontein entre c.1,8 y 1,6 Ma, y Swartkrans 1 con varios cientos de fósiles de parántropo, y algunos de *Homo*, entre c.2 y 1,7 Ma (Cooke, 1997).

Entre edades próximas a 2,0 y a 1,3 Ma tienen los niveles I y II de Olduvai (Hay, 1967), los del E de Turkana desde por debajo de la Toba KBS (1,88 Ma) hasta la Toba Chari (1,4 Ma) (McDougall, 1985) y en los miembros sobre las tobas H, J y K de Shungura se han recogido copiosos fósiles de primitivos *Homo* y de parántropo. Del último, también en Peninj (c.1,6Ma) y en Chesowanja (c.1,3), y del género humano en Garba IV (entre 1,4-1,3Ma), Konso (entre 1,5-1,4Ma), Barogali (c.1,5Ma), Gomboré IB (c.1,6 Ma) de Etiopía (Chavaillon, 1982; Suwa *et al.*, 1997). Entre 1,6 y 1,35 Ma es la edad del esqueleto de un joven humano en Nariokotome, al W del L. Turkana (Walker & Leakey, 1993).

Dentro del mismo tramo, se conocen los primeros fósiles humanos de fuera de Africa: Dmanisi (c. 1,7 Ma) (Gabunia, 1992; Gabunia *et al.*, 1999) y Ubeidiya (c. 1,4/1,3 Ma) (Tchernov, 1992) en el Próximo Oriente; entre 1,81 y 1,1 Ma los más de 30 fósiles de pitecántropos en varios sitios aflorantes en el Domo de Sangirán, además de Trinil y Kedung-Brubus, según cronología revisada con el método TLSC (Swisher *et al.*, 1994) —otras cronometrías los datan entre c. 1,2 o menos de 1,6 Ma, y c. 0,78 Ma (Leinders *et al.*, 1985; Hyodo *et al.*, 1993; Semah, 1997)— Aunque subsisten razones para dudar, algunos admiten presencia de *Homo* sp. en Orce, Granada (Tobías, 1998c): la edad del fósil podía ser 1,4/1,3 Ma.

El tramo entre 1,3 y 0,8 Ma queda vacío, por ahora, de fósiles humanos, si no es ésa la edad de los de Java. En China Qu Yuanhekou (Yunxian) tendría c.0,85 Ma por correlación paleomagnética (Wu & Poirier, 1995; Howell, 1999). No faltan algunos yacimientos arqueológicos en Etiopía, en Europa y en Asia.

Escasos son los fósiles humanos datados entre 0,8 y 0,5 Ma. Próximos al primer dato son: el Mb3 de Swartkrans, con los últimos parántropos, e. 0,9 y 0,7 Ma (Cooke, 1997); varios humanos en Olduvai Mb4 —OH12, OH22?, OH28, OH34—, y Gomboré IIc; también el cráneo de Gongwangling y los dientes de Yuanmou en China, por correlación faunística (Wu & Poirier, 1995; Zhang, 1997). El nivel «Aurora» en Atapuerca TD6 (Carbonell *et al.*, 1995) puede ser muy próximo a 0,795 Ma, si representa el paso de frío a cálido entre los episodios OIS 22-21, antes de la inversión magnética M/B (0,78 Ma) (Parés & Pérez González, 1995). Algo inferiores son los datos de las dos mandíbulas de Baringo, Kapthurin Beds, BK 67 y BK 8518, con polaridad magnética normal, un dato entre 0,82 y 0,66 Ma, y otro de menos de 0,7 Ma (Wood & Van Noten, 1986); las mandíbulas de Ternifine, entre 0,7 y 0,5 Ma por correlación aproximada; el cráneo de Bodo con 0,6 Ma (Clark *et al.*, 1994) y próxima a este último dato la mandíbula de Chenjawo (Lantián, China) (Wu & Poirier, o.c.). El cráneo de Ceprano sin contexto estratigráfico directo se dató en más de 600 Ka, y hoy en cerca de 800 Ka (Ascenzi *et al.*, 1996; 2000). En los Masek Beds, de Olduvai, entre c.0,6 y algo menos de 0,5Ma la mandíbula OH23.

Puede tener 0,55 Ma un fósil del nivel 11 de Zhoukoudian, China (Wu & Poirier, o.c.) y más de 700 Ka los de G.-B.-Yaiakov (Geraads & Y Chernov, 1983).

Ya con menos de 0,5 Ma (=500 Ka) y más de 128 Ka, segunda mitad del Pleistoceno Medio - entre el episodio cálido OIS 13 y el comienzo del OIS 5 - se conocen numerosos sitios con fósiles humanos, en general pocos en cada sitio, en Africa, Asia y Europa. Cabe mencionar los más estudiados.

De Africa: Saldanha (o Elandsfontein) en torno a 300 Ka y Kabwe (antes Broken Hill) más de 200 Ka con amplio margen ambos, Cave of Hearths cerca de 200 Ka y Florisbad menos, probablemente, de 150 Ka en el Sur. Las capas de Ndotu en Olduvai y las de Ngaloba junto al L. Eyasi entre 400 y menos de 100 Ka, y el miembro sobre la Toba Silbo en Ileret, Kenya, en el Este. Salé y Cantera Thomas de Casablanca próximos a los 400 Ka, Sidi-Abderrahman algo menos y Rabat-Qebibat c. 200 Ka en el NW, Marruecos. Más imprecisa es la edad de dos nuevos sitios en Eritrea, Danakil, y Somalia, Dagadlé, y Nyabusosi en Uganda (Senut *et al.*, 1987). Eliye Springs tiene cerca de 150 Ka.

En Java, Sambungmacan tiene datos muy inciertos: la correlación con capas superiores a Kabuh (Matsu'ura *et al.*, 1990) lo sitúa más próximo a Ngandong, no mucho más de 300 Ka, con los 12 cráneos del río Solo estudiados por Weidenreich (1951). Otros datos marcan más de 150 Ka para ambos sitios (Falgüeres, fide Howell, 1999). De este intervalo es el fósil de Hathnova (Narmada, India).

En China, el Nivel 10 del sitio principal de Zhoukoudian tiene en torno a 465 Ka; los niveles 8-9 poco más y el Nivel 7 poco menos de 400 Ka; el Nivel 4 poco más y el Nivel 3 poco menos de 300 Ka. A Hexian se le han atribuido varios datos en torno a 200, y recientemente cerca de 410 Ka. Jinniushan tiene en torno a 280 Ka, Dali 200±40 Ka, alrededor de 200 Ka Changyang, algo menos Chaoxian, y 150±30 Ka Tongzi. Es significativa la representación con 8 sitios en el Pleistoceno Medio, de los 65 que hoy se conocen con fósiles humanos en China: de ellos 30 con cráneos, 10 con mandíbulas, 12 con piezas poscraneales, 3 con esqueletos más o menos completos, y 28 con sólo dientes aislados; 39 contienen fósiles anatómicamente modernos; más del 58% (38) han sido descubiertos desde 1976 (Wu & Poirier, 1995).

De Europa se citan, entre 500 y 300 Ka: Mauer, Fontana Ranuccio, Boxgrove (Roberts *et al.*, 1994), Visogliano, Cava Pompei, Arago (Yokoyama & Van Nguyen, 1981), Vértesszöllös, Bilzingsleben, Azij, posiblemente Orgnac, y cerca de 320 Ka el copioso sitio de Atapuerca-SH (Sima de los Huesos). Incierta es por ahora la edad de Cabezo Gordo (Torre-Caballero, Murcia). En torno a 300 Ka (episodio OIS 9): Reilingen (Dean *et al.*, 1994), Casal de Pazzi, Castel di Guido y Steinheim. Del episodio OIS 7 Swanscombe, Pinilla del Valle, Sedia del Diavolo, Monte delle Gioie, Congosto, Biache-St-Vaast (Tuffreau *et al.*, 1978) y Petralona (Hennig *et al.*, 1981); quizá más modernos Ehringsdorf; Vergranne y La Chaise; Lazaret y Gruta del Príncipe, del OIS 6, así como Apidima; Montmaurin se asigna al OIS 5.

Categorías y nombres para fósiles humanos

Conflicto y criterios taxonómicos

Pienso que lo importante es tratar de conocer el modo de evolución de la especie viviente de la que somos parte. Ahora bien, antes de ahondar en el entorno real que pudo condicionar o influir como presión selectiva en los cambios evolutivos que nos ha hecho ver el registro fósil, es preciso discurrir, breve pero seriamente, sobre una cuestión y tarea cuyo valor, naturaleza y eficacia en este discurso es muy grande, pero que se puede distorsionar con grave daño para el progreso científico: me refiero a la taxonomía, o clasificación y nomenclatura de los fósiles humanos.

Para algunos la Taxonomía o clasificación jerárquica de los seres vivos era el fin último de las ciencias biológicas, como conocimiento discriminante y sistemático. No obstante, un saber sistemático sobre los seres de la naturaleza ha de incluir los análisis comparativos, de interacciones y dependencias entre poblaciones contemporáneas y sobre todo de los desarrollos evolutivos diacrónicos, y éstos muestran que de hecho se da continuidad entre unidades que la taxonomía considera netamente distintas. Ello, porque un taxón no es el ser viviente que pretendemos conocer —y que representa realmente nuestro fósil—: los taxones son entidades abstractas, producto de una operación racional, término de un lenguaje técnico. Es cierto, por tanto, que la Taxonomía y la Nomenclatura son disciplinas auxiliares, indispensables y hasta esenciales para un conocimiento distinto de las entidades animales —en nuestro caso antrópicas— presentes y pasadas, y para saber en cada caso de qué se habla mediante un lenguaje común.

La disparidad entre propuestas taxonómicas en Paleantropología es hoy exagerada: desde incluir en el género *Homo* a los chimpancés y gorilas —*Homo troglodytes* y *Homo gorilla* (Watson *et al.*, 1998)—, hasta excluir del género *Homo* al «*H. habilis*» (Wood & Collard, 1999). Ya parece superada la costumbre de distinguir con nombres genéricos los nuevos fósiles humanos que se descubrían: «*Pithecanthropus erectus*», «*Telanthropus capensis*», «*Atlantropus mauritanicus*», pero se debate entre distinguir una a tres especies del género *Homo* en Africa entre más de 2 y 1,9 Ma —*H. habilis*, *H. rudolphensis*, y una más— o pasar alguna a otro género; también, en tiempos de menos de 1,8 Ma, entre distinguir como buenas especies a *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. heidelbergensis*, *H. rhodesiensis*, *H. mauritanicus*, *H. neanderthalensis*, *H. antecessor*, y más, o bien incluirlos como subespecies de una sola especie politípica, *Homo sapiens*.

Está claro que lo dispar es el criterio de clasificación. Así se opone una «taxonomía evolutiva» que pondera grados de semejanza y monta de divergencias, frente a «taxonomía cladística» que valora la proximidad entre grupos en función de la cercanía o distancia estadística convertida en tiempo de los antecesores comunes (Groves, 1998). El segundo caso es el de Czelusniak y Goodman

(1998), según los cuales la Familia Homínidos se habría dividido en subfamilias hace 23/22 Ma, éstas en tribus entre hace 20 y 14 Ma, así las sucesivas tribus en subtribus entre hace 14 y 10 Ma, los géneros *Homo* y *Gorilla* se habrían separado entre hace 11 y 7, y el género *Homo* entre los subgéneros *H. (Pan)* y *H. (Homo)* hace 6/4 Ma. Como se ve, tampoco tienen muy calibrado el reloj cladístico estos autores, y no aclaran en qué categoría clasifican a los separados hace entre 4 y 3, o 3 y 2 Ma, a los *Australopithecus* y *Paranthropus*, ni cuánto tiempo es necesario para que sus subgéneros se dividan a su vez en especies y éstas en subespecies.

Ciertamente, se multiplicarían hasta el infinito las categorías taxonómicas, si en cada horquilla cladística y por razón de la inferida distancia cronológica va ascendiendo también —o bajando— el nivel o rango de la agrupación, dejando aparte toda consideración morfofuncional. A los «relojes bioquímicos» cabe objetar que siempre es posible obtener una media aproximada de los períodos entre un cambio y otro cambio; pero no son siempre idénticas las duraciones de los lapsos evolutivos, por lo cual hay fósiles-*guía* útiles al estratígrafo y «fósiles-reliquia» inmutados en largas edades, y que no son del mismo orden las mutaciones génicas y los cambios fenogénéticos que éstas generan. También se apela a criterios de afinidad genética para rehacer las divisiones taxonómicas (Tobias, 1998a). Por ello conviene preguntarse si un sistema de clasificación —esto es, de distinciones y afinidades— entre organismos vivientes lo es de fenotipos o de genotipos; y en qué medida ha de atenderse a unos y a otros para establecer un sistema coherente que facilite el reconstruir su historia evolutiva, y el saber de qué se habla en cada caso; pues al atender cada disciplina a un objeto formal distinto, es distinto lo que cada disciplina puede y debe clasificar. Una disciplina eficaz puede ayudar mucho a otra, con crítica, pero sin desplazar su objetivo ni su tarea.

Los autores que más se han dedicado a la taxonomía zoológica también reconocen la indefinición de los distintos rangos o categorías taxonómicas, en particular las que aquí tratamos —familia, género, especie—, y la frecuente incidencia de factores subjetivos. Entre éstos, G.G. Simpson (1945), quien sostiene el carácter esencialmente práctico y de lenguaje común de la Taxonomía, y la naturaleza convencional de los taxones. Este autor mantenía que las especies paleontológicas, o extinguidas, no son en la práctica definibles con criterios genéticos, sino sólo con criterios morfológicos, y recomienda para su delimitación atender a que en su extensión y variaciones observadas guarden analogía con las de especies genéticas actuales (Ibid.: p.16). Obviamente, las especies se definen sobre conjuntos de individuos que comparten rasgos comunes, pero también incluyen variantes. Por otra parte, el concepto lineano es el de especie genética, basado en la interfecundidad, y éste es sólo aplicable en la horizontalidad, no verificable en el tiempo, donde siempre será más cuestionable la distinción de especies. En un supuesto continuo evolutivo y sobre el registro fósil humano, G.G. Simpson (1963) ejemplifica varios modos de establecer divisiones con categoría de especies.

Para la definición del género, Simpson (1945: p. 16 y p. 21) es más impreciso, requiriendo un mínimo (no definido) de rasgos diagnósticos compartidos por un número (tampoco definido) de especies contemporáneas o sucesivas. La familia debe incluir varios linajes (excepcionalmente uno solo), con algunos rasgos comunes a todos o a la mayoría, un modo de variación que los incluya a todos, algunas diferencias características a lo largo del tiempo dentro de cada uno, y diferencias en el tiempo con influjo de la herencia común observable en el conjunto (Ibid.: p. 22).

Según H. D'Ancona (1966), las categorías taxonómicas corresponden a grados de semejanza, que deben reflejar también grados de afinidad filogenética. Por otra parte, es de antiguo conocido el fenómeno de la «convergencia» adaptativa, que ofrece parecidos morfológicos entre organismos con tipos básicos estructurales diversos, y desde siempre se ha tratado de que los conjuntos morfo-funcionales que se comparan y se jerarquizan propiamente en sistemática o taxonomía zoológica, respondan también a las trayectorias históricas reales de afinidad evolutiva. Como control o comprobación de esto es útil y necesario el contraste con los conocimientos y el método genético además del modelo estructural y embrionario, a nivel de orden, clase o tipo.

Si se plantea como dilema escoger, para una clasificación en familias, entre diferencias y afinidades morfofuncionales, o los tiempos y números de cambios genómicos (Cela Conde, 1998), tratándose de Zoología sistemática y no de índice genético estrictamente, ha de prevalecer el primer criterio. No hay que olvidar que los efectos fenogenéticos de las mutaciones cromosómicas son realmente diversos, y los ritmos y calibraciones cronológicas de las mutaciones o cambios genéticos de uno u otro orden, aun cuando se acerquen a una cierta frecuencia o periodicidad, no son regularmente idénticos y están sujetos, para su éxito, a distintos factores. Las magnitudes de los efectos fenogenéticos de la mutación parecen depender no sólo y no tanto de la función de genes estructurales sino de reguladores génicos, y queda estudiar las interacciones entre la regulación génica y la evolución adaptativa y sus efectos en morfología, comportamiento y emparejamiento o aislamiento reproductivo (Ayala & Kiger, 1984). La diversidad es de hecho una propiedad radical de lo que llamamos «vida»: sin ser caótica, no es regular y exacta.

Diagnosis y contenido de la Familia Hominidae

En el caso concreto de la Paleontología humana, y de la asignación de otros primates fósiles y actuales a la Familia *Hominidae* cambiando la diagnosis de ésta, tengo por más conforme y segura la que da prioridad a la bipedia erguida habitual, y excluye por tanto a los géneros *Pan* y *Gorilla*, y otros hominoideos. Se ha invocado la capacidad de inteligencia de los chimpancés y en particular bonobos suscitada en experimentos y adiestramiento, y también la observada en el medio natural, así como la estrecha afinidad genética y pequeñas variantes anatómicas con inferidos hábitos trepadores (Tobias, 1998a), para incluir aquellos en la Familia Homínidos y dejar a los australopitecos y

humanos en rango de Tribu *Hominini*; pero estas proximidades no salvan las distancias anatómicas de la bipedia erguida y sus secuelas que hacen a los últimos singularmente distintos de todos los otros Hominoideos.

Me refiero a la novedad del permanente hábito de postura y andar erguidos y de su múltiple versatilidad en la danza, el deporte, las manualidades, los cambios anatómicos implicados y el alcance de sus secuencias en nuevos niveles operativos. Me parece más conforme con la metodología científica retener como rasgo diagnóstico de la familia *Hominidae* la bipedia erguida, que es patente en australopitecos gracias a las huellas de Laetoli, aun cuando las proporciones de los miembros, algunas articulaciones, o inserciones musculares no hayan alcanzado en fósiles más antiguos de esta familia el estado que vemos en la humanidad presente; y el clasificar en familia distinta los géneros *Pan* y *Gorilla*, sin que esta separación taxonómica signifique ignorar la gran proximidad de la composición molecular y genética entre ellos, que seguiremos considerando emparentados con mayor proximidad en la Superfamilia *Hominoidea*. Esto parecen recomendar Aiello y Dean (1990), siguiendo a Simpson (1963), y el criterio de tener en cuenta no sólo el tiempo o proximidad de divergencia sino en especial la magnitud de nuevos resultados morfofuncionales.

La Familia *Hominidae* así entendida comprende los géneros *Homo*, *Australopithecus*, también *Paranthropus*, y con duda el género *Ardipithecus* (ver más arriba): una diversidad de primates más parecidos a los humanos modernos, que vivieron entre éstos y el antecesor común con los chimpancés, hace menos de 5 Ma.

Otra divergencia pendiente en nomenclatura, la de considerar y usar el término *Paranthropus* como género distinto o como subgénero de *Australopithecus*, puede asimismo decidirse por el criterio de reconocer la categoría genérica para una especie o grupo de especies que se distinguen de otras de la misma familia y sistemas morfofuncionales semejantes por un conjunto menor de rasgos que prolongan en el tiempo como «tendencia adaptativa» y permite inferir parentesco genético próximo. Esto es lo que ocurre entre los australopitecos robustos «*A.*» *aethiopicus*, «*A.*» *robustus* y «*A.*» *boisei*: los dos últimos prolongan un conjunto adaptativo de rasgos del primero, que ya se distingue por ellos de los australopitecos gráciles *A. africanus* y *A. garhi*, que subsisten como contemporáneos del «*aethiopicus*» entre, al menos 2,9 y 2,5 (o menos) Ma. Para muchos, lo que acabo de exponer se reconoce bien en la distinción a nivel de subgénero, lo que hace resaltar más la diferencia genérica de *Homo*; otros preferirán seguir usando *Paranthropus* como genérico por resultar más práctico y simple en el lenguaje, o por un criterio estrictamente taxonómico, hoy en debate. Para más detalles en la evaluación de las variaciones y la taxonomía dentro de los australopitecos, dados los límites de este trabajo, cabe citar, entre otros a Kimbel y otros (1988), Rak (1983), Aiello & Dean (1990), Tobías (1998b).

Del hallazgo de utensilios líticos en el área de Bouri y Esa Dibo (Asfaw *et al.*, 1999; de Heinzelin *et al.*, 1999) no se desprende que *A. garhi* fuera su au-

tor, toda vez que ya se conocen fósiles del género *Homo* de la misma edad. La autoría de las primeras industrias líticas debe, pues, seguirse investigando con rigor, así como su valor selectivo en la época entre 2,5-2,4 Ma.

El género *Homo*

Lo que precede nos introduce en la cuestión de la diagnosis y contenido del género *Homo*. Los autores nos recuerdan que no hay criterio claro, unívoco y válido o aceptado para tal definición (White *et al.*, 1996; Wood, 1996; Asfaw *et al.*, 1999). Afirmando esto mismo, Wood & Collard (1999), sugieren que un género debe representar a la vez «un clado y un grado». Puede parecerse este criterio al de Simpson citado más arriba, y al que seguí hace años para la taxonomía de los Elefántidos fósiles (Aguirre, 1969ab). La aplicación de este criterio es problemática en el momento de diversidad de primitivos humanos en Africa hace en torno a 2-1,9 Ma. Parece más diagnóstico para el género *Homo* el mayor desarrollo cerebral y craneal, aun con diferencias, pues no es rasgo de herencia común que compartan australopitecos ni parántropos, y sea lo que fuere en otros rasgos (Comas, 1966). Así tengo por más claro, práctico y conforme a presumible filogenia dejar al «*habilis*» en el género *Homo*. Máxime habida cuenta que no hay acuerdo sobre las diagnosis e hipodigmas de *H. rudolfensis*, *H. habilis* y alguna otra posible *H.sp.* indeterminada (Wood, 1992). Ciertamente no encuentro diferencias entre los cráneos KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813 que justifiquen clasificarlos como especies distintas (Figuras 17 y 18).

Los argumentos por los que Wood & Collard (1999) excluyen a *H. habilis* y a *H. rudolfensis* del género *Homo* no sólo no son concluyentes, sino que son inadecuados y parecen falaces. Los autores citados exigen una proximidad de la especie, cuya pertenencia genérica se discute, a *H. sapiens* más que a *Australopithecus*, olvidando que no se trata tanto de equidistancias numéricas cuanto de continuidad en la tendencia evolutiva para reconocer especies filética o evolutivamente relacionadas. En todo comienzo de un linaje evolutivo se está más cerca del antecesor que experimenta la mutación, que tras un número de generaciones sucesivas que la portan. Si los cráneos de *H. habilis* y *H. rudolfensis* son más capaces absoluta y relativamente que los de *Australopithecus* contemporáneos y más que los de todos los *Paranthropus*, es inapropiado exigirles una capacidad como la que alcanza *H. sapiens* casi dos millones de años más tarde. El tipo de *Australopithecus africanus* es de hace c. 2,5 Ma, los *rudolfensis* y *habilis* de entre 2,2 y 1,8/1,7 Ma, y el tipo de *H. sapiens* que consideran es de hace menos de 0,1 Ma. El argumento de que el esqueleto de OH62 (Olduvai I) conserve capacidades trepadoras, como el de *A. afarensis* o en particular el de AL-288 tampoco es decisivo para una atribución genérica de *H. habilis* (Johanson *et al.*, 1987; Johanson, 1989). Es normal que aun después de establecido como ventaja adaptativa un modo de resolver una función vital, no es inmediata sino que tarda un tiempo la pérdida de la capacidad alternativa heredada; todavía nosotros trepamos a árboles, por escaleras de mano y a riscos que nos gustan como refugio. Por último, el constatar ciertas diferencias en la

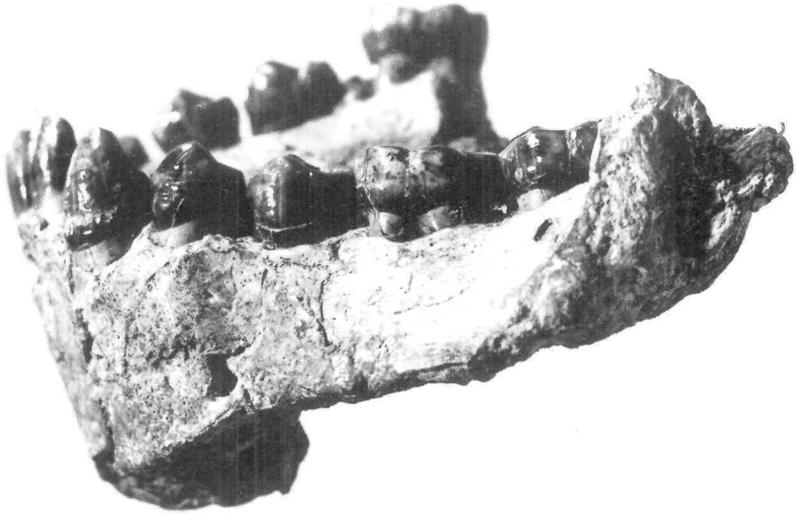


Figura 17. Mandíbula OH7, tipo de *Homo habilis*, del Miembro I de Olduvai, Tanzania, entre 1,9 y 1,8 millones de años, en sedimento lacustre, con marcas de dientes de cocodrilo. (Foto A. HUGHES).

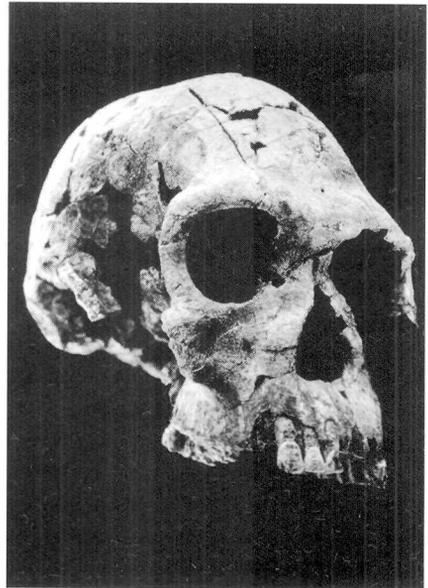
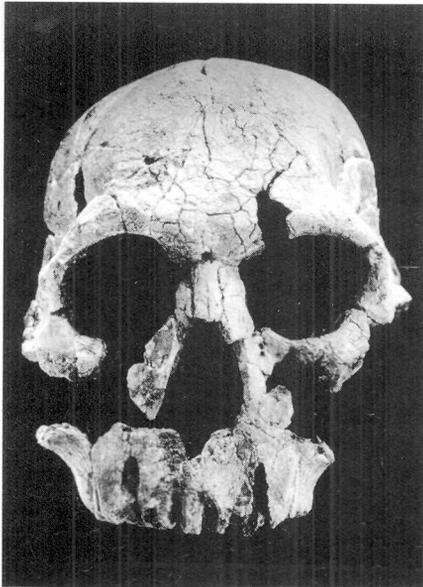


Figura 18 (a,b). Cráneos de *Homo habilis* de la Formación Koobi Fora, al este del lago Turkana, Kenya. A la izquierda (a), individuo masculino, ER-1470, cerca o poco más de 2 millones de años; a la izquierda (b), individuo femenino, ER-1813. Algunos los clasifican en especies distintas. (Museo Nacional de Kenya).

expresión de un rasgo común heredado o en una tendencia evolutiva característica del género nuevo también es un cuadro frecuente y totalmente normal en la dinámica y escenarios evolutivos. Todas las tablas y cálculos de Wood & Collard (o.c.) son favorables a la inclusión de *habilis* y *rudolfensis* en el género *Homo*, al contrario de lo que pretenden —con independencia de la identidad del primer autor de industrias líticas, cuyo valor diagnóstico no es claro y que es difícil establecer (Anton *et al.*, 1998).

No se sostiene, por la misma razón, la inclusión de los australopitecos gráciles en el género *Homo*, como subgénero, *H. (Australopithecus) africanus* (Olson, 1978).

¿Cuántas especies hay que reconocer en el género Homo?

Varía mucho el número de especies que los autores reconocen en los fósiles humanos, los nombres que les dan y cómo los aplican al registro. No cabiendo en esta ocasión un estudio taxonómico riguroso, me limité a señalar algunos de los casos que crean confusión y afectan al debate sobre el modelo evolutivo.

La denominación *Homo erectus* (DUBOIS 1892) reúne hoy a los fósiles indonesios que recibieron otros nombres además del de «*Pithecanthropus erectus*» de Dubois: así «*Meganthropus palaeojavanicus*», «*Pithecanthropus robustus*», «*Pithecanthropus dubius*», y «*Homo modjokertensis*». Se llamó *H. erectus* a los anteneandertalenses europeos, y más recientemente al cráneo de Ceprano (Ascenzi *et al.*, 1996). En la denominación *Homo ergaster* GROVES & MAZAK 1975, se incluyen fósiles de África que en un principio fueron llamados «*H. erectus* africanos» (Turner & Chamberlain, 1989), algunos clasificados como *H. habilis*; más tarde también se les ha llamado «*H. sp. aff. erectus*» y «*H. erectus sensu lato*» (Figuras 19, 20, 21 y 22).

Las formas atribuidas al género *Homo* en yacimientos de Sudáfrica del Plioceno y Pleistoceno inferior han sido clasificadas con varios nombres. El de «*Telanthropus capensis*» BROOM & ROBINSON 1949, ha caído en desuso. En la extensión «W» de Sterkfontein, Mb5, se ha identificado *H. habilis* —el cráneo Stw 53 como masculino y la mandíbula Stw 84 como femenina (Clarke, 1985) (—o especie afín a *H. erectus/ergaster*. En Swartkrans 1, cráneo Sk847, y otros (Grine *et al.*, 1996), y en Kromdraai KBE, se reconoce *Homo* especie indeterminada. En Swartkrans 2 hay menos duda en reconocer *H. ergaster* («*H. erectus*» *sensu lato*, según otros), si bien se ha propuesto que se trata de una especie nueva.

Hay semejanzas suficientes para agregar a *H. ergaster* los fósiles de Dmanisi (Gabunia, *et al.*, 1999): por prudencia, puede quedarse en *H. sp. cf. ergaster*, más bien que *sp. aff. ergaster* (Rosas & Bermúdez de Castro, 1998a), en espera del estudio de los restos craneales recién descubiertos. Dmanisi fue llamado *H. erectus sensu lato*, y *H. sp. aff. erectus* (Bräuer & Schultz, 1996) (Figuras 23 y 24).

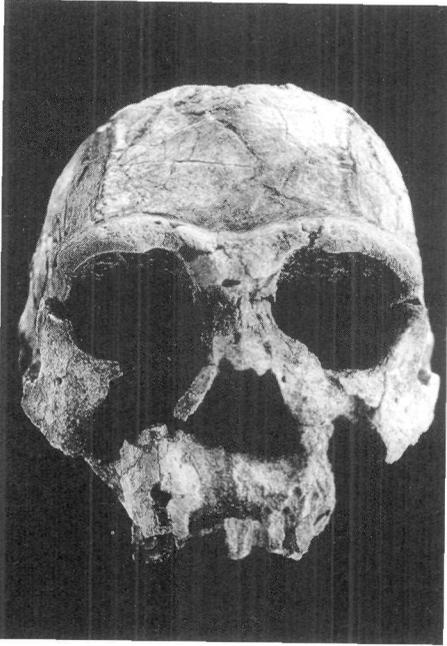


Figura 19. Cráneo ER-3733 de *Homo ergaster*, de la Formación Koobi Fora, entre 1,7 y 1,8 millones de años (por debajo de las tobas Okote). (Museo Nacional de Kenya).

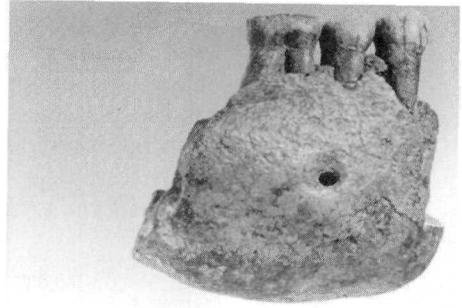


Figura 20. Fragmento mandibular de *Homo erectus* (antes «*Meganthropus*»), de Java; cerca de 1 millón de años. (Obsequio de G.H.R. VON KOENIGSWALD).

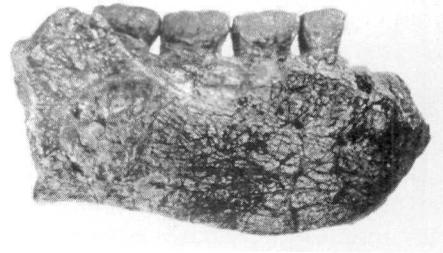


Figura 21. Hemimandíbula de Sangirán, Java. Algo más de 1,100.000 años. *Homo erectus*. (Obsequio de G.H.R. VON KOENIGSWALD).

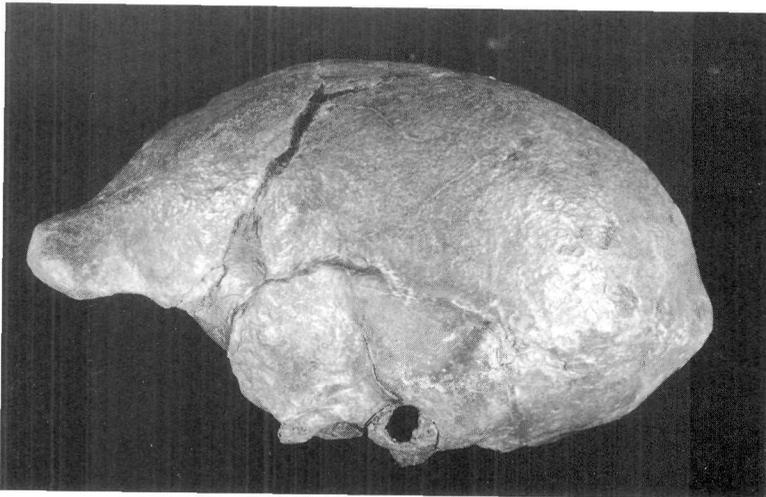


Figura 22. Caja craneana (neurocráneo) S2 de *H. erectus* de Sangirán, Java (Obsequio del Forschungsinstitut Senckenberg).

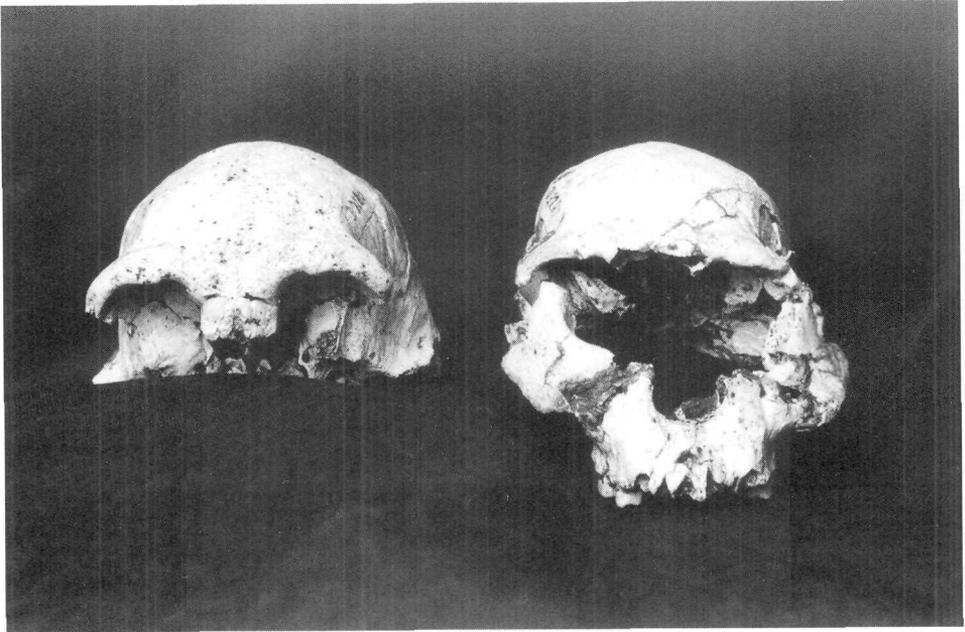


Figura 23. *Vistas frontales de los cráneos nn. 2280 (izquierda) y 2282 (derecha) de Dmanisi, Georgia, hallados en 1999, de Homo ergaster, más de 1,7 millones de años. (Atención de L.K. GABUNIA. Obsequio de la Academia de Ciencias de Georgia).*



Figura 24. *Vista lateral del neurocráneo n. 2280, masculino adulto, de H. ergaster, de Dmanisi. (Atención de L. K. GABUNIA. Obsequio de la Academia de Ciencias de Georgia).*



Figura 25. Vista lateral del cráneo reconstruido de Ceprano, en el Lazio, Italia. Nivel datado en más de 800.000 años. (Foto cedida por el Istituto Italiano di Paleontologia Umana, Roma).

Se debe restringir, por ahora, la denominación *H. erectus* a los fósiles de Java del Pleistoceno Inferior, esto es anteriores a la inversión B/M, incluidos los cráneos P.V y P.VI. Muchos seguirán juzgando conveniente distinguirlos con la expresión «*H. erectus sensu stricto*». También se ha propuesto una nueva subdivisión en distintas especies de dicho hipodigma de *H. erectus* (en sentido estricto) de Java.

Un nombre específico propuesto para fósiles del intervalo entre 1,3 y 0,6 Ma es el de *H. antecessor* BERMÚDEZ DE CASTRO *et al.*, 1997, basado en las diferencias obvias con *H. erectus*, con los europeos y africanos del Pleistoceno Medio más tardío y con los *H. ergaster*. Hay base para retenerlos al menos como subespecie: *H. sapiens antecessor* (Figura 25). Otros fósiles de este intervalo —OH12, OH22— se citan, bien como *H. erectus* (en sentido amplio) (Rightmire, 1990), o como *Homo* sp.

Diversos nombres específicos se han asignado a fósiles humanos de la segunda mitad del Pleistoceno Medio, que vienen a corresponder a divisiones geográficas: *H. heidelbergensis* SCHOETENSACK 1908 (que ha prevalecido sobre otros, por antigüedad) para los de Europa; *H. rhodesiensis* WOODWARD 1921 para los de África del Sur; en África del NW se habló de «*Atlantropus*» *mauritanicus* (ARAMBOURG 1954) (Figura 26); en Java los fósiles de Ngandong son *H. soloensis* Oppenoorth 1932. Los de Zhoukoudian fueron llamados «*Sinanthropus pekinensis*» BLACK 1928; más tarde el nombre genérico fue correctamente sustituido por el de *Homo*, y el específico, no tan correctamente,

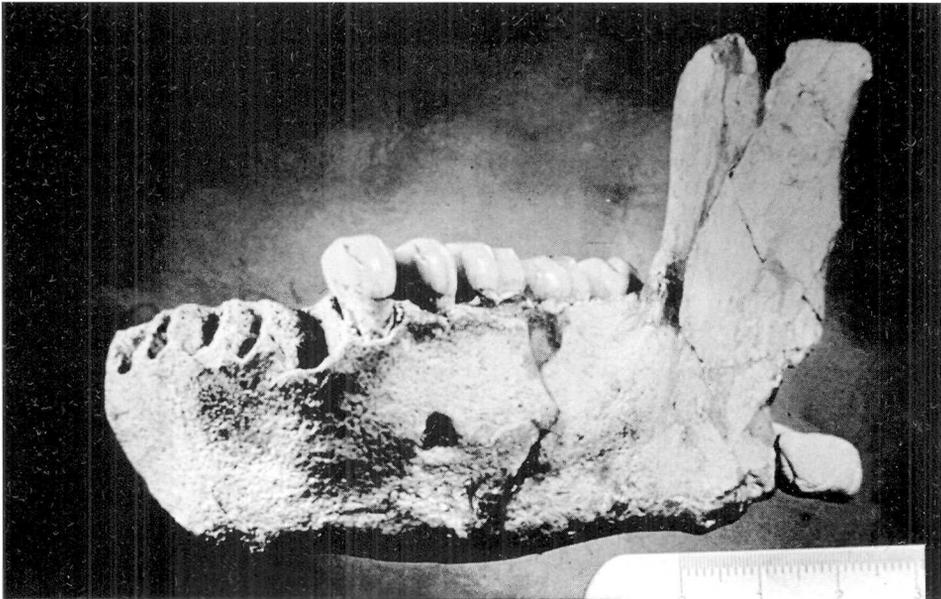


Figura 26. Una de las tres mandíbulas de Ternifine, la nº 2, de *Homo s. mauritanicus* (se le llamó «*Atlantropus mauritanicus*»), de hace más de 500.000, posiblemente cerca de 700.000 años. (Foto obsequio de P. BIBERSON).

por el de «*erectus*» (Bräuer & Schultz, 1996; Rosas & Bermúdez de Castro, 1998a; 1999). En el Pleistoceno Superior se reconocen *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*.

El caso del «Hombre de Pekín» (Figura 27) merece algo de atención. Si se le junta en una misma muestra o «población» con los *H. erectus* de Java podemos estar confundiendo unos fósiles de hace menos de 0,5 Ma con otros de hace entre más de 0,8 y 1,2 Ma: ello vicia estudios comparativos en que se quiere afinar y se calibran con mayor precisión las muestras de otras áreas. Puede aplicarse, con reservas, el nombre de *H. erectus* quizás al cráneo de Gongwangling, pero no al de Hexian como hacen Wu y Poirier (1995): en otros casos de fósiles chinos estos autores lo hacen con duda expresa, y a los de Zhoukoudian con distinción subespecífica, *H. erectus pekinensis*. Son patentes los rasgos que diferencian a estos fósiles de los antiguos de Java, y que permanecen en modernos de la región. Tales son la configuración de la región yugal, proporciones faciales, márgenes orbitarios, incisivos «en pala»; comunes con otros del Pleistoceno Medio son la mayor capacidad craneana, la posición de la máxima anchura craneal a una altura mediana, no tan cerca del basicráneo. El grosor de los huesos craneales y del toro supraorbitario, dos de los pocos rasgos que estos autores encuentran en común con los de Java (Wu & Poirier, 1995), son también comunes con los anteneandertales, y más parecidos a éstos que a los *H. erectus* antiguos.

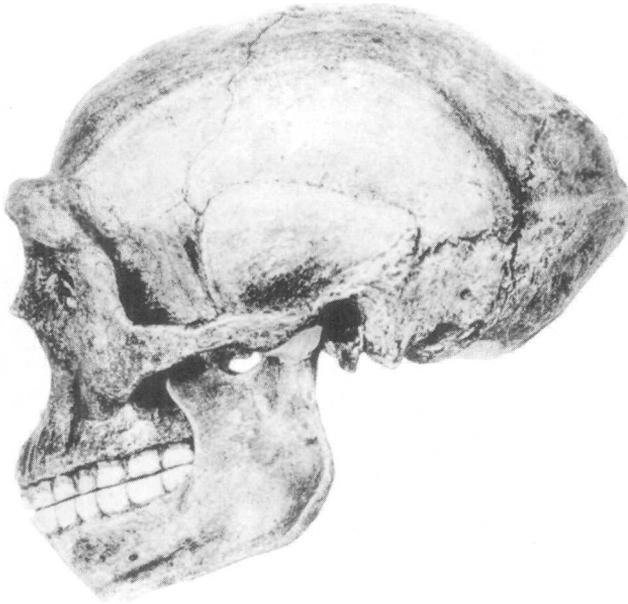


Figura 27. Cráneo de la cueva principal de Zhoukoudian, *H. s. pekinensis* («Hombre de Pekín», o «de Beijing»), cerca o más de 300.000 años. Réplica reconstruido por F. WEIDENREICH.

Es mucho más conforme con la evidencia y con el método conservar para los fósiles de Zhoukoudian y de Hexian el nombre de *H. pekinensis*, o bien, como subespecie, *H. sapiens pekinensis*, por el claro crecimiento en anchura del frontal, en ancho, alto y volumen del cráneo, y rasgos de mandíbulas y dientes (Rosas & Bermúdez, 1998a). Si se objeta que con esto hacemos especies cronológicas, cabe responder que es lo mismo que parece hacerse con *H. heidelbergensis* y *H. rhodesiensis*: lo que no sería serio es dar distinto tratamiento a los fósiles según su proximidad geográfica al que trata de ellos (Figura 28).

Respecto a otras agrupaciones de humanos fósiles, y su designación con nombres latinos binomiales como especies lineanas, queda aún por decir que algunos autores usan éstos con mayor parquedad, suprimiendo el de *H. rhodesiensis*, y también *H. mauritanicus* por considerarlos sinónimos de *H. heidelbergensis* (Rightmire, 1990), con toda la razón. Dicho autor añade a esto la consideración de que *Homo heidelbergensis* es una buena especie (Rightmire, 1996), lo que ya no está tan claro. Otros mantienen que se trata de especies distintas (Arsuaga *et al.*, 1997b; Rosas & Bermúdez de Castro, 1998b; 1999), pienso que sin ponderar bien todas las evidencias.

Otra alternativa es meter a los preneandertales europeos en el nombre de *H. neanderthalensis*, apurando la nomenclatura cladística (White, 1996): ahora bien, el que una población, o linaje a lo largo del tiempo, muestre uno o va-



Figura 28. Bóveda craneana de Saldanha (Elandsfontein, Hopefield, Sudáfrica), de hace aproximadamente 300.000 años, de *Homo sapiens rhodesiensis*. Tiene notables parecidos con los cráneos de neandertales. (Foto de A. HUGHES).

rios rasgos que distinguirán más tarde a una especie que llega a serlo por aislamiento, no justifica incluir en la futura especie a poblaciones que todavía no han sido genéticamente segregadas, y en el caso de los neandertales no consta que lo hayan sido antes de hace 60 o 70 Ka, mientras que los «de Heidelberg» tienen entre hace 180 y 500 Ka.

Como es difícil, mejor dicho imposible aplicar a paleoespecies el criterio genético lineano, cabe designarlas de otro modo, a la vez que se trata de reconocerlas en lo que Wiley (1978) llamaba linaje singular no subdivisible arbitrariamente. La clasificación de los fósiles humanos del Pleistoceno Medio, como se hizo pocos años ha, entre «*erectus* progresivos» y «modernos arcaicos» tiene mucho de arbitraria. En alguna ocasión desaconsejé el designar a los fósiles humanos por nombres lineanos (Aguirre *et al.*, 1976), y en otra recomendé preclasificarlos por grupos crono-corológicos, en los que una cierta proximidad geográfica y en el tiempo permitía considerarlos con muy alta probabilidad próximos genéticamente, al menos como hipótesis de partida para análisis comparativos (Aguirre, 1993). Es algo semejante al concepto de «demo» (voz griega que significa «pueblo»), o paleodemo que desarrolla F.C. Howell (1999), clasificando los fósiles del género *Homo* —a excepción de *H. habilis*, *H. rudolfensis* y más primitivos— en 25 paleodemos, de ellos 9 africanos, 5 de China, 4 de Java, 4 de Europa y 2 del Próximo Oriente, anteriores, o contemporáneos con Neandertal, que es el vigésimo quinto: los describe con criterios morfológicos y tiene en cuenta la edad cronométrica y la industria lítica asociada.

En resumen ésta es la lista de «especies» humanas más reconocidas en trabajos científicos, y sus ámbitos geográficos y cronológicos:

<i>Homo sapiens</i>	— en todos los continentes; diversas opiniones sobre su antigüedad.
<i>Homo neanderthalensis</i>	— Europa, y expansiones s.t. en Asia; desde hace más de 150 Ka a más de 30 Ka.
<i>Homo rhodesiensis</i>	— Africa del Sur (y del Este [?]); todo el Pleistoceno Medio.
<i>Homo heidelbergensis</i>	— Europa; Pleistoceno Medio, al menos su segunda mitad
<i>Homo mauritanicus</i>	— Africa del Norte; todo el Pleistoceno Medio.
<i>Homo pekinensis</i>	— Este de Asia; Pleistoceno Medio. Muchos lo incluyen en <i>H. erectus</i> .
<i>Homo soloensis</i>	— Indonesia (I. de Java); Pleistoceno Medio y Superior.
<i>Homo antecessor</i>	— Europa; Pleistoceno Inferior, segunda mitad.
<i>Homo ergaster</i>	— Africa; Pleistoceno Inferior, primera mitad (1,8 a 1,3 Ma).
<i>Homo erectus</i> (*)	— Indonesia; Pleistoceno Inferior.
<i>Homo habilis</i> (**)	— Africa; Plioceno final a Pleistoceno Inferior (hasta 1,6 Ma).
<i>Homo rudolfensis</i> (**)	— Africa; Plioceno final a Pleistoceno Inferior.

(*) Muchos lo extienden al continente asiático, a pesar de la distancia cronológica; no todos por la mera proximidad geográfica. Algunos valoran parecidos morfológicos, así como otros reúnen *H. rhodesiensis* con *H. heidelbergensis*. Otros autores extienden el contenido de *H. erectus* hasta incluir todas las otras «especies» posteriores a *H. habilis* y anteriores a *H. neanderthalensis*; esto es, como un grado y no como un clado (M.-A. de Lumley, 2000).

(**) Recientemente se ha propuesto excluir estas dos «especies» del género *Homo*.

Hay que reconocer que son muchas «especies» (doce) escindidas, y once extinguidas, en menos de dos millones de años. El caso sería anómalo —más anómalo que el de una especie con diez variedades o subespecies—. El primer modelo es el que habría que probar; el segundo viene a coincidir con «demos» crono-corológicos, y se puede retener mientras no se demuestre lo contrario. En este caso, si no se quiere abandonar el lenguaje lineano, en-

cuentro preferible —para no empezar separando, que podría ser un modo de prejuicio— usar la designación trinómica, como subespecies de *Homo sapiens*, para *H.s. rhodesiensis*, *H.s. mauritanicus*, *H.s. heidelbergensis*, *H.s. pekinensis*, *H.s. soloensis*, también *H.s. antecessor*, e incluso *H.s. ergaster* y *H.s. erectus*, mientras no se pruebe su incompatibilidad con las tendencias evolutivas que caracterizan a *H. sapiens*. A las razas y a los demos se les puede considerar grupos en prueba, con tipos genéticos compatibles, que ensayan varias posibilidades de adaptación: la dotación genética de la humanidad actual contendría elementos presentes ya en muchas o casi todas las poblaciones humanas del pasado (Dobzhansky, 1963). La alternativa es que se declare expresa y claramente que se usan los nombres binomiales para distinguir «especies *sensu lato*» (de grado, o «cronoespecies» —a la manera de Simpson (1963: pp. 12-16; fig. 3)—, también con delimitación geográfica, en todo caso sin prejuzgar los alcances del hecho y del modo evolutivo que se estudian (Bonde, 1989). No cabe distinguir como especies a los preneandertales europeos y a los de Rodesia. A la delimitación geográfica y cronológica ayuda la falta de fósiles en Africa entre 1,3 y 0,8 Ma, y en todo el centro y sudoeste de Eurasia durante casi todo el Pleistoceno Inferior y Medio. Cualquiera que sea el criterio y nomenclatura preferidos por cada autor, no cabe imponerle sino usarlo como provisional, y abierto a la investigación sobre el modo de evolución del género humano.

Eventos señalados en la evolución humana

Algunos autores desconfían de que el registro fósil humano que hoy conocemos nos permita situar en la escala del tiempo fases distintas en la evolución humana. Juzgo, con otros, que, junto a notables lagunas y el consiguiente margen de imprecisión, podemos y vale la pena intentar aproximarnos a varios eventos y estadios de la evolución humana que podremos conocer con distinción y con su cronología más o menos bien calibrada. No es éste el caso de la adquisición de la bipedia erguida normal en postura y marcha, de lo que hablaremos más adelante. En todo caso, es normal que ciertos procesos evolutivos y cambios mayores se terminan en corto tiempo; otros se van produciendo paulatinamente en largos intervalos. (Aunque sean instantáneos la primera producción de una mutación génica, y la muerte del último híbrido interfecundo en una cladogénesis).

Sí parece claro que hace cerca de, o muy poco más de 4 Ma, de entre una cierta diversidad de morfotipos bípedos— *A. anamensis*, el 'Little-foot' de Sterkfontein 2 (Clarke & Tobías, 1995)—, que sucedieron al *Ardipithecus* se asienta con éxito el de *Australopithecus afarensis* (White, 1985).

Dicho éxito parece durar poco menos de un millón de años, pues termina con una crisis de diversificación, manifiesta ya hace menos de 3,3/3,2 Ma con polimorfismos en la copiosa muestra de AL-333 (White & Johanson, 1989), con el australopiteco de Bahr-el-Ghazal, y «Lucy» (AL-288) ya hace menos de 3,2 Ma. Esta crisis comienza a resolverse hace muy cerca de 3 Ma con la apa-

rición y éxito adaptativo de los australopitecos robustos, que creo ver ya en los fósiles de inmaduros de la Brecha Gris de Makapansgat, MLD-1, MLD-2 (Aguirre, 1970) (Figuras 11 y 12) de edad magnética probable 3,2 Ma, o poco más de 3 Ma, y en algunos sobre Tulu-Bor que tiene poco menos de 3,5 Ma.

En capas Sub-Burgi en el E-Turkana, (más de 2,6 y c. 3Ma), y en Omo C y a techo de B (no menos de 2,75 Ma) se encuentra el robusto *A. (Paranthropus) aethiopicus* (Suwa *et al.*, 1996): esta especie perdurará y se reconoce aún en las capas E y F de Omo-Shungura, hace en torno a 2,2 Ma. Tras la aparición y éxito de los robustos, subsisten aún australopitecos gráciles en el sitio tipo de Sterkfontein (Mb 4) con *A. (Australopithecus) africanus* (e. 2,8 y 2,2 Ma), y en el Awash de Etiopía el *A. (A.) garhi* (c.2,5 Ma) (De Heinzelin *et al.*, 1999; Asfaw *et al.*, 1999), últimas ocurrencias, por ahora, del género grácil.

Otro evento de mayor importancia ocurre cerca de estas últimas fechas: la aparición del género *Homo*. En la Formación Shungura se cita *Homo* sp. en el MbF y a techo del MbE, con edad por tanto superior a 2,4 Ma; semejante es el dato sobre Burgi en E-Turkana; el hueso temporal de *Homo* en Chemeron superior se data asimismo entre hace 2,5 y 2,4 Ma (Hill *et al.*, 1992). El hallazgo reciente de un maxilar de *Homo* sp. en el Hadar, AL-666 (Kimbel *et al.*, 1997), con industria asociada e infradato de 2,33 Ma, confirma que hace cerca de 2,5 Ma o de 2,6 Ma la evolución del género *Homo* incoaba un éxito biológico. Puede ello ratificarse con los datos de los primeros conjuntos de industria lítica —asumiendo la relación de este tipo de comportamiento con el crecimiento cerebral que caracteriza al género *Homo*— que dataron en Kada-Hadar inferior bajo la toba BKT2 del Hadar, (2,85 Ma, o más probables 2,63 o c.2,58 Ma) (Chavaillon, 1982; Harris, 1983).

El origen del género *Homo* puede, pues, datarse con seguridad en más de 2,6 no lejos de 2,7 Ma. La cladogénesis de los australopitecos en sentido estricto que deviene en el éxito de robustos y humanos fue un hecho diacrónico, comprendiendo la subsistencia contemporánea, por un corto tiempo, de los últimos gráciles.

A. (P.) aethiopicus se identifica por última vez en el nivel F de Shungura, por tanto cerca de los 2,2 Ma; *A.(P.) boisei* se conoce ya en el MbI de Olduvai, desde c.2Ma, y un *A.(P.)* sp. cf. *boisei* en el Mb G de Shungura con dato probable algo superior a 2 Ma. Casi coincidente es la evolución de los humanos; puesto que ya en capas por debajo de la toba KBS de Koobi Fora (E-Turkana) se encuentra una diversidad de formas en fósiles, muy numerosos, que inicialmente se clasificaron como *H. habilis*: eso entre hace 2 y 1,9 Ma. En Sterkfontein 5 (1,8-1,7 Ma) y en Kromdraai B (c. 2 Ma) se identifica también el género *Homo* con atribución específica discutida. Se citan *H. habilis* hasta hace cerca, o menos de 1,6 Ma.

En las capas de cerca y algo menos de 1,8 Ma en el Rift Oriental sobre la Toba KBS de Koobi Fora la mayor abundancia de fósiles del parántropo de Boise es notable, pero a la vez ha hecho su aparición un nuevo humano, *H. ergaster*, con presencia de nuevos rasgos que serán más comunes en la humanidad posterior.

La crisis próxima o poco posterior a 1,9 Ma fue compleja; tuvo otras dimensiones. Viene a coincidir la primera salida de un grupo humano fuera de África. El «*Out-of-Africa*» ha sido tema tratado a veces con poca distinción o de modo confuso, y muy debatido en 1999. Varios hechos obligan a identificar como distintas las salidas de los de Java, los de Dmanisi y de Ubeidiya.

Es un evento ciertamente llamativo, y que merece investigarse a fondo, la eclosión de yacimientos con fósiles humanos a partir de datos próximos a hace 500.000 años (v. más arriba). No sólo, sino también se multiplican los sitios arqueológicos, y desde esas fechas apenas hay yacimiento de mamíferos fósiles que no contenga evidencias de presencia y acción humana: ello significa una inflexión crucial en la relación género humano-ambientes terrestres. Se puede hablar de dos acontecimientos: uno, la explosión demográfica que es obviamente diacrónica; otro, más rápido habría precedido, una nueva, o más de una salidas de África.

El aislamiento de los neandertales en Europa W-SW es otro hecho diacrónico, que pudo comenzar o acentuarse en un episodio frío a fines del Pleistoceno Medio, tal vez el OIS 6 (186-128 Ka), y agravarse en el OIS 4 (71-59 Ka). Mientras tanto, en diversas partes del mundo hay poblaciones que adquieren rasgos físicos modernos: Klasies River Mouth y Border Cave en Sudáfrica (en torno a 90 Ka), Omo-Kibish (más de 100 Ka), Qafzeh (c. 90Ka), Dali y Xujiayao, (China c. 100 Ka).

La sustitución de neandertales por modernos en el centro, W y S de Europa fue diacrónica, entre c.38 y c.32 Ka. También lo fue el cambio cultural de Paleolítico Medio a Superior, entre más de 40/44 Ka y cerca de 30 Ka (ver Aguirre, 1995).

Condiciones ecológicas en las crisis de evolución humana

Limitaciones de la Paleoecología humana

El estudio de la Paleoecología humana ha tenido un desarrollo notable en los últimos años. Este campo de investigación une y contrasta los conocimientos y modelos biológicos de evolución del organismo humano, sus modos de vida y trastornos inferidos, con los datos sobre variables ambientales, de clima, terreno y recursos; compromete así a la Paleantropología, y disciplinas conexas, con otras propias y básicas para la Paleoecología como son la Geología dinámica, Paleogeografía, Paleoclimatología, además, por supuesto, de la Arqueología y la Tafonomía, en un trabajo eminentemente interdisciplinar. Se intenta reconstruir la historia de las interacciones entre las poblaciones humanas conocidas por los fósiles y los recursos del habitat, en cuanto al aprovechamiento, efectos de presiones selectivas y crisis de factores ambientales, usos del territorio, y a la inflexión hacia alteraciones del ambiente causadas por acción antrópica.

Este desarrollo arranca de un acuerdo entre la Unión Internacional de Ciencias Prehistóricas y Protohistóricas (UISPP) y la Unión Internacional de

Estudio del Cuaternario (INQUA) en 1971, con que se saldó una cuestión de competencias entre ambas uniones, y en virtud del cual se creó en 1973 la Comisión de Paleoecología humana de INQUA, a la vez que en el IX Congreso de INQUA en Nueva Zelanda se celebraba un simposio sobre «*Prehistoric Man, his material culture and natural environment*». En 1976, señalé como objetivo final del Proyecto de Atapuerca, al presentarlo por primera vez:

«—Identificación de tendencias evolutivas en los Homínidos de Eurasia y Africa septentrional en el Pleistoceno medio y de las variables discriminantes a nivel taxonómico entre los hombres modernos —*Homo sapiens*— del Pleistoceno superior y la humanidad pleistocena que la precede. Hechos y situaciones paleogeográficas y paleoecológicas en que se desarrolla y que condicionan la evolución humana en Europa en el Pleistoceno medio.

— Modo de vida, evolución cultural y su relación con la dinámica ambiental de la humanidad fósil de Europa en el Pleistoceno medio».

En la misma década, el proyecto de investigación de fósiles humanos en la cuenca del Lago Turkana (con 2 millones de dólares de inversión inicial) comprendía el estudio del ambiente, la cultura y la evolución humana (Butzer, 1977); allí se iniciaron los trabajos en Tafonomía de K. Behrensmeyer y A. Hill ampliados más tarde (Feibel *et al.*, 1991). Con distintos tipos de evidencias geológicas se analizaron en detalle variables ambientales y sus secuencias en la Formación Shungura (De Heinzelin, 1983). Se estudiaron cambios de clima por su influjo en datos cronométricos de cuevas (Hennig *et al.*, 1982). Recientemente se celebran reuniones progresivamente nutridas, como en Weimar 1997 sobre «*Lifestyles and survival strategies in Pliocene and Pleistocene hominids*». Diversas cuestiones tratadas en simposios del Doble Congreso en Johannesburgo 1998, fueron ilustradas con estudios sobre los contextos paleoambientales. El XV Congreso Internacional de INQUA, en Durban 1999, tuvo como lema «*The environmental background to Hominid evolution in Africa*»: dos conferencias invitadas, 6 de las 24 sesiones o simposios (25%), y 6 de los 25 talleres versaron sobre temas de paleoecología humana. Una obra monográfica reciente dedicada al tema tiene por editores a E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge y L.H. Burckle (1996).

Los datos que se trata de relacionar se refieren al relieve y fisiografía del paisaje, corredores naturales (E. Aura, *et al.*, 1993), fauna viviente y aprovechada, vegetación según el polen (Carrión *et al.*, 1999), suelos y sedimentos arrastrados a las plataformas litorales, medios sedimentarios y energías de arrastre, variables climáticas, así como los cambios bruscos, reactivaciones tectónicas, crisis climáticas globales, revoluciones faunísticas, cambios en el nivel del mar (NMM).

Para poder afirmar una relación de causa o condición entre dos hechos de cambio o crisis evolutiva se requiere, primero formular hipótesis verosímiles de influencia, y segundo establecer que una y otra situación fueron estrictamente contemporáneas o penicontemporáneas —además, claro está, de tener en cuenta los sesgos y lagunas en los registros deposicionales (White, 1996). En cuanto al clima, téngase en cuenta que no está afectado sólo por los ciclos orbita-

rios, sino también por cambios fisiográficos de mar-continente y del relieve (Hill, 1987; O'Brien & Peters, 1999).

La relación, o mejor la correlación cronológica de diversos hechos o situaciones necesita que unos y otros estén referidos a una escala bien calibrada con datos fiables. Discutir las proximidades y las posibilidades de relación es mejor que afirmarlas o negarlas sin discusión: dos modos de «a priori» que se cometen a menudo y se enfrentan estérilmente. El Museo Nacional de Historia Natural de Washington tiene en marcha un programa para establecer una copiosa base de datos paleoecológicos en la cuenca del L. Turkana con este objetivo, extensible a otras áreas (Behrensmeier & Bohe, 1999).

A continuación, intentamos repasar los datos ecológicos que, en el estado actual de conocimientos, aparecen relacionados con las circunstancias cronológicas de los mencionados eventos capitales en la evolución humana: el origen de la bipedia, el origen del género *Homo* (Figura 29), las primeras salidas de África, la aparición de morfotipos más modernos y la eclosión expansiva de hace 0,5 Ma, además de las épocas con vacío o pobreza de datos. Aun cuando la fiabilidad o la calibración cronológica dejen que desear en muchos casos, el exponer la situación actual puede ayudar a futuros estudios.

Ecología del origen de la bipedia

Sistemas morfofuncionales tan complejos como la bipedia vertical en estación y en marcha no se construyen de una vez. Puede transcurrir un tiempo corto entre el compromiso adaptativo-selectivo de un sistema y modo funcional nuevo, y la expansión del grupo poblacional para el que tendrá valor diagnóstico como nuevo taxón. Después los rasgos implicados se diversificarán aún y se afianzarán a un *tempo* más o menos lento. Antes también del momento del éxito definitivo, la confrontación de los cambios morfológicos incipientes y la función diferente —en este caso, modo de locomoción y postura habituales— se habrán ejercido con frecuencia y éxito crecientes en interacción con el marco ambiental, ya sea constante la presión de éste, o cambiante de modo progresivo, o más o menos rápido. Me refiero al tiempo previo y no más allá de la fase decisiva en la adquisición de la bipedia. En ese «después» quedan las pisadas de Laetoli y los australopitecos conocidos desde hace 4,5/5 Ma y sus variaciones en juegos articulares y musculares que se van descubriendo.

Se busca con timidez una alternativa a la simple sustitución del bosque por la sabana para explicar el origen de la bipedia, o al modelo que incluye un proceso cladístico (Cela-Conde, 1996). Algunos hablan de vegetación arbustiva o de matorral y una diversidad de adaptaciones locomotrices iniciales (M.G. Leakey *et al.*, 1995). Pero siempre se presupone el cambio de vegetación en llano, y no se tiene en cuenta una posible alteración del relieve y fisiográfica relacionada con los otros factores cambiantes del habitat. Pretendo aquí examinar las condiciones ecológicas —esto es geodinámicas, fisiográficas, de clima, vegetación y fauna— y sus cambios a lo largo de un periodo entre 7 y 5 MaAP.

Dato Ma.	Yacimientos	Especies de homínidos registrados	Eventos evolutivos
2			
2.1	Shungura G - Shungura E-F	<i>Paranthropus boisei</i> Homo sp.	FAD-P. boisei
2.4	Shungura D	<i>Paranthropus aethiopicus</i>	LOD-P. aethiopicus
2.4	Hadar AL 668	Homo sp./Homo sp.	LOD-Australopithecus X4'
2.5	Chemeron BC1 Lomekwi Bouri Sterkfontein 4 Shungura C final	<i>G. garhi</i> <i>Paranthropus aethiopicus</i> Homo sp.	FAD-Homo diversidad X4
	Shungura B sup.-C	<i>Paranthropus aethiopicus</i>	primeros utensilios
3			diversificación
3.1	Makapansgat GB	<i>A. afarensis</i> <i>A. afarensis</i> cf. <i>Paranthropus</i> sp. <i>A. afarensis</i>	FAD-Paranthropus X3
3.5	Koobi Fora 117 Sterkfontein 2	<i>A. afarensis</i> <i>A. afarensis</i> <i>A. brahrelghazali</i> <i>Australopithecus</i> sp.	evolución y progreso en la bipedia
4			X2'
4.1	Allia Bay Maka Laetoli Belohdelie	huellas <i>A. afarensis</i> <i>A. anamensis</i> <i>A. afarensis</i>	
4.5	Kanapoi Aramis Chemeron	<i>A. anamensis</i> <i>Ardipithecus ramidus</i> Homínidos indet.	FAD-Australopithecus éxito evolutivo X2
5	Tabarin	Homínidos indet.	FAD-Homínidos bipedia ?X1

Figura 29. Situación cronológica y atribución taxonómica de los homínidos fósiles conocidos de entre hace 5 y hace 2 millones de años, todos en África.- FAD: dato más antiguo conocido; LOD: último dato conocido; X2, etc.: cambio notable en la historia evolutiva del grupo. (Dibujo M. VELA).

A este lapso se refieren algunos fósiles de «Homínidos» s. lato, los de Lukeino (c.6/6,3 Ma) y Lothagam (más de 5,6/c.6 Ma) que, por ser muy fragmentarios arrojan poca luz sobre lo que buscamos (Hill & Ward, 1988).

Se registra actividad tectónica compresiva, orogenia en el cinturón bético-himalayano y elevación continental generalizada entre poco menos de 7 MaAP y cerca de 5,5 MaAP. Una consecuencia de ello es el enfriamiento con aumento del gradiente en latitud y glaciación en el hemisferio Sur, en que el factor topográfico influye más, o se añade al orbitario. El volcán de Barqueros, a 6,9 MaAP hace erupción en el mar tortoniense, poco antes de activarse la elevación subbética entre hace 6,8 y 6,6 Ma. Un fuerte descenso global del nivel medio del mar (NMM) se data en cerca de 6,9 MaAP, al que sigue una oscilación y nueva caída a niveles singularmente bajos hace cerca de 5,5 Ma (Ryan *et al.*, 1974; Van Couvering *et al.*, 1976; Veil *et al.*, 1977). Ello conlleva una fuerte evaporación en mares interiores como el Mar Rojo y el Mediterráneo. Panamá y Behring funcionan, efímeramente, como istmos. El *Mare Nostrum* se alimentó más de los aportes de agua dulce (Figura 30).

Los impactos de estos procesos en la fauna y en la flora podrían predecirse, pero partiremos del registro fósil. En Africa se señala paisaje abierto, retroceso del bosque pluvial y aumento de pradera. En hombreras del rift y en cuencas intramontanas supratropicales la vegetación es «en mosaico»: Se cita ambiente montano (*woodland*) o de matorral en Africa. Hay bosque ripario, pradera detrás y pinar en alturas, en el caso de Arenas del Rey, Librilla, Venta del Moro y Teruel en España. Ello explica la rica diversidad faunística en estos sitios, como en Polgardi y Baltavar, Hungría y en Maragha, Persia. Cabe deducir una tendencia estacional, quizá monzónica en las lluvias, en estas tierras medio elevadas al norte del Mediterráneo. Estudios recientes señalan un cambio mayor al final del Mioceno en la vegetación: la gran expansión de plantas con Carbono-4 (sobre todo monocotiledóneas y algunas dicotiledóneas), a expensas de pérdidas en plantas con Carbono-3. Cerling *et al.* (1999) sitúan este evento en el tiempo hace cerca de 7 Ma, y lo atribuyen a caída en el CO₂ atmosférico y su impacto en la fotosíntesis más que a cambio en el régimen de humedad. Cabe relacionar este hecho con la caída de carbonatos en las microfaunas marinas mesinienses (ver Ryan *et al.*, o.c.).

La extensión de camellos desde Behring, registrada en Venta del Moro y la de hipopótamos al norte del endulzado Mediterráneo (Aguirre & Morales, 1980) con otros intercambios afroibéricos (ibid.) son eventos faunísticos coherentes con lo dicho. En Africa Oriental según A. Hill (1987) los conjuntos de mamíferos de Mpesida (cerca o poco más de 6,4 Ma) y Lukeino (6,3-6 Ma) presentan nuevos taxones en varias familias; en Mpesida y en Sahabi, Libia (menos de 5,3/5 Ma) aparecen los primeros Elefántidos. El Sahabi tiene elementos faunísticos en común también con Arenas del Rey y con la India.

No me parece por ello gratuito el escenario hipotético en que una población de hominoideos próxima a la de Lukeino, con hábito locomotor variable, pusiera su refugio en sitios altos u oteros escarpados, como los que ocurren en hombreras del Rift y en proximidad de volcanes. Desde allí se avistan bien los re-

	Estratigrafía	Comportamiento tectónico	NMM Istmos	Régimen sedimentar.	Clima /humedad	Vegetación	Cambios faun. Mamíferos	EVENTOS EVOLUTIVOS GRUPO HUMANO	
2	PLIOCENO Superior	Reactivación volcánica Acreción continental global elevación Tibet	Panamá (MB) Behring ↓	Lacustre	Estacional	Mosaico	Egus GRAN IN- TERCAMB. AMERICANO	FAD Homo X4 primeros conjuntos litolíticos FAD Paranthropus X3	
2.5				Discordancia erosión hiatos	Más árido GLACIACIONES	Tundra y Estepiz			Cambios en Africa ↑ en Eurasia ↓
3				Hiatos discordancia	más F más A Cambio variables orbitarias	deforest.			
3.5	PLIOCENO Medio	Compresión Iberomanchega I Tibet y global Reactiv. volcánica Iberomanchega I	Panamá (B) ↓	Fluvial	Cálido cálido hum.	Matorral xerofítico monte pradera bosque			
4				Distensión Rift Distensión					
4.5	PLIOCENO Inferior	Rift	↓	Lacustre	Ciclos de alta frecuencia	Mosaico	Australophitecus FAD X2 Éxito evolutivo		
5				Distensión	(A)	oscilaciones cortas con temperaturas medias		FAD bípedos	
5.5	MIOCENO Terminal	Compresión orogénica global Actividad volcánica	(MB) ↓ CRISIS	Fluvial	Cálido	Nuevas familias	X1 ?		
6				Distensión	↑	Frio hum.		Aridez Africa Mosaicos	
6.5				Compresión orogén. Béticos, inicio ■ BARQUEROS	(B) ↑ NIENSE Behring ↓	Lacustre			Deforest. en Africa LUKENO MPESIDA nn.géneros migraciones
7				Cuencas intramontañas		Mosaico S-Europa y alturas C4/C3			

Figura 30. Eventos fisiográficos, situaciones y cambios ecológicos de diverso orden con dato geocronológico que cabe correlacionar entre ellos, y correlaciones con los principales eventos en la evolución humana identificados en la Figura 29.- NMM=Nivel Medio del Mar; A=alto; MB=Muy bajo; flecha hacia arriba=sube; flecha hacia abajo=baja; ~=-discordancia eosaiva; C4/C3=pérdida de vegetales con Carbono 3; F=frió; A=aridez. (Dibujo M. VELA).

cursos y los peligros, en especial los predadores, y mejor irguiéndose. Se llega a esos refugios con ayuda de las manos y de hábitos trepadores. Si se sube cargado, es mejor estribarse sobre los pies. Sobre todo, para descender, el centro de gravedad y el esfuerzo principal sobre los tobillos y las rodillas es ventajoso (Aguirre, 1996). La bipedia vertical pudo en un escenario así imponerse y prosperar por ventaja adaptativa —y diría que no veo otro— a lo largo de un millón de años, y, aun más. Hubo, pues, un cambio ambiental duro y largo, en el que nuevas estrategias funcionales tuvieron éxito en áreas no muy restringidas.

Escenario de la cladogénesis de parántropos y humanos

Hay acuerdo en reconocer un evento de diversidad en los australopitecos con resultado cladogenético, entre hace poco menos de 3 Ma y no menos de 2,5 Ma, después de un lapso de un millón de años en que florece el *A. afarensis* (Figura 29). Apenas se registran cambios ambientales mayores, entre hace cerca de 4 y c. 3 Ma, salvo algunos que se relacionan con hábito tectónico distensivo (López-Ruiz *et al.*, 1993), favorable a la fosilización en rifts y depresiones tectónicas, y ámbitos lacustres.

Recordemos que los primeros parántropos se datan en cerca o más de 2,8 Ma, cuando aún subsistían australopitecos gráciles en el sur y el este de África. Los primeros conjuntos litotécnicos, son de 2,7 Ma (ver arriba). El nuevo género humano se extendió favorablemente en África a partir de 2,5 MaAP. Hubo pues un tiempo de profunda diversificación en los australopitecos, entre hace c. 2,9 y 2,7 Ma o poco menos.

Desde hace poco más de 3 Ma, y sobre todo entre hace más de 2,7 y hace 2,5 Ma hay referencias de hábitos tectónicos compresivos, elevación del Tibet y acreción continental global (Mörner, 1994). El NMM desciende hace poco más de 3 Ma desde una cota que no ha vuelto a alcanzar hasta la fecha (HAQ *et al.*, 1988). Toca un nivel muy bajo tras un fuerte descenso entre 2,9 y 2,8 Ma. Behring actúa como istmo y se cierra el Canal por el Istmo de Balboa entre las Américas. El «Gran Intercambio Americano» de faunas se ha datado en cerca de 3,0 y de 2,6 Ma.

Estudios climáticos señalan un cambio en el régimen de las variables orbitarias desde 2,8 MaAP. Las fluctuaciones por O^{18} en el océano acusan picos notablemente más fríos desde cerca de hace 3 Ma. Otros refieren una fuerte caída térmica y frío con tendencia árida en Sudamérica hace 2,8 Ma. Es común señalar el comienzo de un periodo frío global y el inicio de las Edades del Hielo, hacia 2,6 Ma.

En cuanto a la vegetación, se habla de bosques ribereños y extensos ambientes montanos arbustivos en Sudáfrica entre hace 2,8 y 2,6 MaAP; de cese del bosque y mosaico sobre 2,8 MaAP y vegetación más abierta, sobre todo a partir de 2,6 Ma en África Oriental, cuenca del Turkana. En Eurasia se constata el paso de vegetación montana abierta a esteparia y seca entre hace 2,9 y 2,6 Ma; tundra y taiga con frío en el norte, y cambio del conjunto Reuveriense al Pretigliense entre hace 2,6 y 2,5 Ma en el oeste. La pérdida de taxones termófilos típicos del Neógeno

viene a ser general (Grichuk, 1997). Un cambio notable en los registros de depósitos eólicos en fondos marinos se centra en hace 2,8 (0,2 Ma (DeMenocal, 1995)). Las revoluciones faunísticas en Norte- y Sudamérica no son chocantes, en las referidas condiciones del istmo panameño.

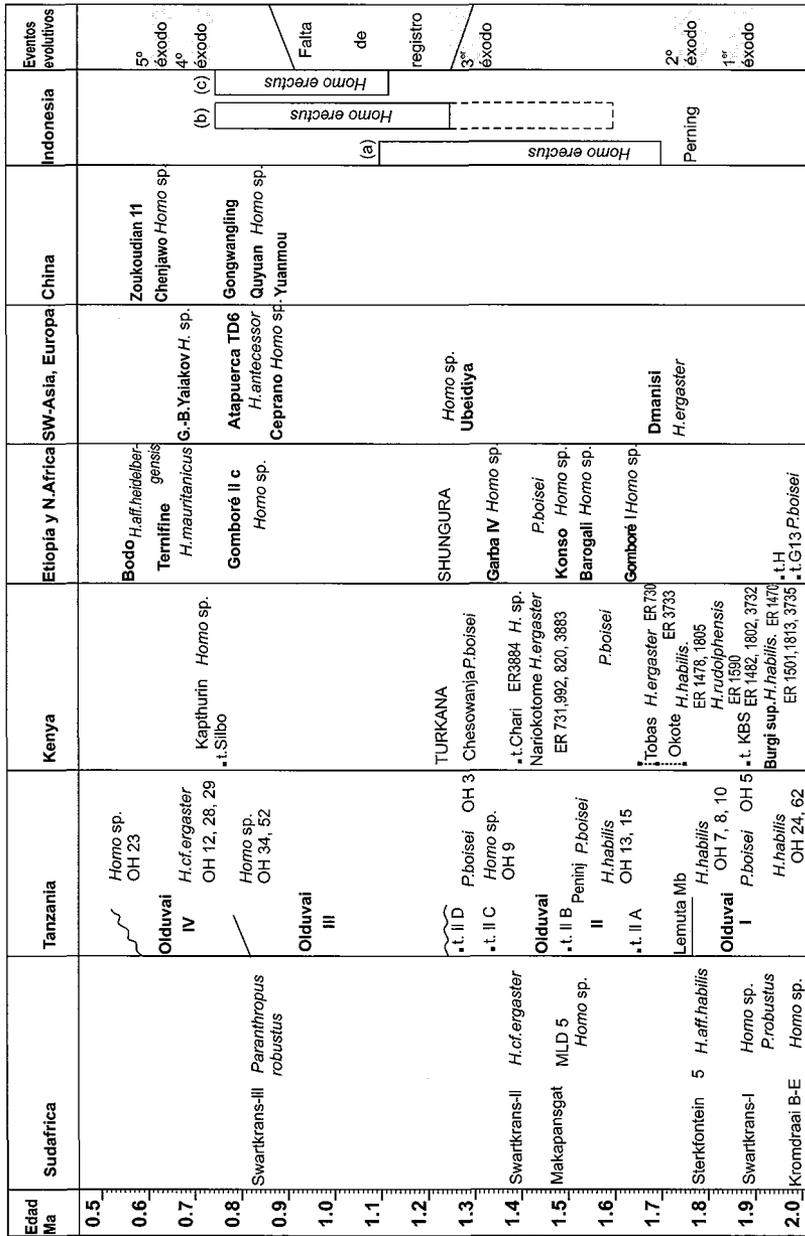
En Eurasia, el cotejo de diez escalas regionales distintas y tres ensayos de establecer divisiones biostratigráficas o biocronológicas de alcance continental o subcontinental, muestran una alta convergencia en señalar cambios faunísticos significativos hace cerca o muy poco más de 3,0 Ma y hace cerca o poco menos de 2,5 Ma (Aguirre *et al.*, 1997). Se señalan también en Eurasia la dispersión del caballo, *Equus*, desde Behring hasta Iberia hace 2,7 Ma, y del mamut primitivo, *Mammuthus meridionalis*, desde Africa, en dato casi coincidente en faunas de Rincón 1 y Valdeganga inferior. En Africa Oriental se ha indicado una revolución faunística importante hace c. 2,5 Ma (Cooke, 1997) y hace c. 2,8 Ma (Behrensmeyer & Bobe, 1999), varias primeras (FAD) y últimas (LOD) apariciones de Suidos entre 3,0 y 2,7 Ma (White, 1996). Hacia 3,4 y entre 3,0 y 2,9 Ma señalaban más cambios Turner y Wood (1993).

De nuevo, es un conjunto de cambios fisiográficos y climáticos importantes, y de la cubierta vegetal, con tendencia mantenida, el que se presenta como fondo de una crisis con diversificación más que específica de las poblaciones de australopitecos, que concluye con la separación de dos estirpes genéricas —*Homo* una de ellas— con configuraciones adaptativas divergentes: un ejemplo de cladogénesis, ni gradual ni de salto.

Tras un lapso de casi medio millón de años (entre c. 2,5 y cerca de 2 MaAP) con tranquilidad o apenas distensión tectónica, NMM alto, vida en cuencas lacustres, vegetación en mosaico, boscosa abierta y diversa, con diversidad creciente también en las faunas de Africa subsahariana (Behrensmeyer & Bobe, 1999; Bonnefille *et al.*, 1999) y buenas condiciones de vida en áreas elevadas, los autores vuelven a hablar de cambios desde distintos puntos de vista y sobre evidencias muy diversas. Esta fase crítica, entre hace 1,9 y 1,6 Ma cobra interés particular desde el punto de vista de la evolución humana, porque este tramo de tiempo coincide con el de una notable diversidad de formas fósiles humanas en Africa, y con datos debatidos sobre la primera expansión de grupos humanos fuera de Africa y primeros ocupantes, por ello, de tierras eurasiáticas. En Africa coinciden en la mayor parte de ese lapso los fósiles clasificados como *H. habilis*, *H. rudolfensis* y *H. ergaster*, al lado de los parántropos *P. boisei* y *P. robustus* (Figura 31).

Primeras salidas de Africa: los de Java y los de Dmanisi

Los datos cronométricos asignados a antiguos fósiles humanos fuera de Africa son muy dispares y controvertidos: se refieren a fósiles de China, a los de Java y de Dmanisi como vimos arriba. Los primeros de Java tienen para unos 1,1 y para otros 1,8 Ma; las edades de Dmanisi también se discuten entre 1,8 y 1,4 Ma. Es frecuente asumir estas dispersiones como un hecho —un «*Out-of-Africa*»— único, y con fechas diluidas.



(a) SWISHER et al., 1998
 (b) SEMAH, 1997
 (c) HYODO et al., 1993

Figura 31. Situación geográfica y cronológica de los principales fósiles humanos y su asignación taxonómica, entre hace 2 millones y hace medio millón de años. A la derecha se indican, en su edad inferida, eventos notables en la evolución humana, las salidas de África en particular. t.=toba. (Dibujo M. VELA).

Estoy convencido de que no es así. Los primeros de Java pueden tener hasta 1,6 Ma; los de Dmanisi, más de 1,7 Ma. Estos últimos tienen rasgos derivados claros de tendencia moderna que ya se observan en fósiles de *H. ergaster* (o *erectus* africanos), por ejemplo ER 992 y ER 730, y que no se ven en los de *H. erectus* de Java: éstos se presentan más plesiomorfos, o con apomorfías diferentes. Semejantes proximidades y distancias se observan en los análisis multivariantes de Rosas y Bermúdez de Castro (1999). Es forzoso, pues, concluir que fueron distintos los africanos emigrantes antecesores de Dmanisi y de los pitecántropos de Java: los de éstos estaban más próximos al origen de los *er-gaster*; los de Dmanisi eran ya una población de *H. ergaster* (Figura 31).

Por otra parte, el dato del fósil humano más antiguo de una región no tiene por qué coincidir con el dato de la salida del lugar de origen para su linaje progenitor: el primero no es más que un infradato para la partida e inicio de la expansión. Éstas pueden ser muy rápidas y sólo con crítica cabe sospechar mayor heterocronía entre el tiempo de salida de la región original y el de la primera aparición conocida por fósiles en áreas geográficamente más distantes. Otros indicios pueden buscarse en la cronología indirecta por puntos de divergencia cladística. Merecen reducirse los márgenes de aproximación al dato de salida de Africa para Dmanisi, y resolverse los de primeros ocupantes de Java.

Según lo que precede, cabe pensar que el dato de salida de los antecesores de los pitecántropos de Indonesia pudiera estar, con alta probabilidad, comprendido entre hace cerca de 2, y hace más de 1,8 Ma; no hay a priori por esta parte en no reconocer como humanos a los de Longgupo (Huang *et al.*, 1995). Los de Dmanisi habrían dejado el continente africano entre no más de 1,8 ni mucho menos de 1,75 Ma. Nos queda, según lo propuesto y en espera quizás de confirmaciones más precisas, ver qué dicen otros autores sobre las condiciones ecológicas entre hace 2 y hace 1,7 Ma, particularmente en el continente africano.

Hasta hace 1,9 Ma se constataba tectónica distensiva, régimen lacustre en varias regiones (Feibel *et al.*, 1991; Ruiz Bustos, 1999), NMM ascendente o alto, vegetación diversa y faunas con diversidad creciente en Africa, recursos vegetales en áreas altas, clima húmedo con tendencia estacional; clima templado y húmedo estacional en Eurasia, templado y árido en Sudamérica. Desde hace c. 1,9 Ma se constatan acciones tectónicas compresivas, fuerte descenso del nivel del mar, emersión del fondo en los estrechos de Panamá, Behring y Mar de la Sonda; fuerte cambio a mayor aridez y deterioración de la cubierta vegetal; un fuerte descenso en las curvas isotópicas del océano (OIS). Entre hace 1,9 y 1,6 Ma se señalan varias FADs y LODs en suidos, aumento de extinciones en otros grupos, y «revoluciones faunísticas menores» entre 1,8 y 1,5 Ma en Africa: la vegetación pasa de boscosa a abierta hace 1,8 Ma; en torno a 1,8 Ma cambios faunísticos de mamíferos en Europa y Asia, enfriamiento fuerte del clima y pérdida de taxones vegetales templados o termófilos; vegetación más fría Tegelen-C entre 1,9–1,8 Ma, y la fría Eburoniense hace más de 1,7 Ma. Las condiciones templadas y el nivel de los océanos no se recuperan hasta hace c. 1,5 (Zagwijn, 1992). (Figura 32).

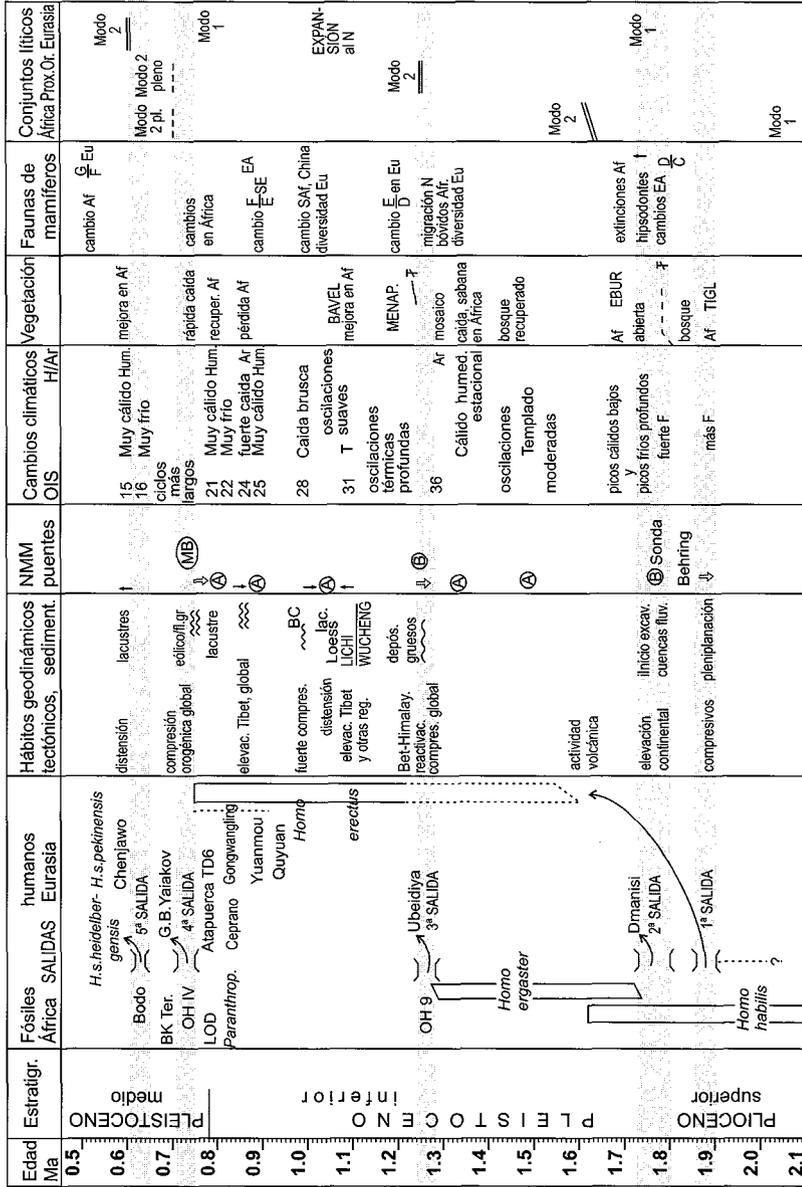


Figura 32. Eventos fisiogeográficos, situaciones y cambios ecológicos de diverso orden, ajustados a los respectivos datos cronométricos (columnas del centro). Correlación, indicada con tramas, con las salidas de África y otros eventos paleogeográficos de la evolución humana (izquierda) y arqueológicos (derecha). LOD=último dato registrado; BK=fósiles de Kapthurin; OH=id. de Olduvai; Ter=Termitine; fl.gr.=fluvial grueso; ~=discordancia y biatos sedimentarios; BC=Boulder Conglomerate en el Punjab; NMM= Nivel Medio del Mar; A=alto; B=bajo; ↑=sube; ↓=baja; OIS=episodios de la escala isotópica del océano; H=humedad; Ar=aridez; Af=África; Ev=Eurasia; 2pl= «Achelense pleno»; F=frío; T=templado/cálido. (Dibujo M. VELA).

La crisis de diversidad en los humanos y las dos salidas de Africa al sur asiático y a vertientes del Cáucaso, parecen con probabilidad poder encontrar explicación en los crudos cambios ambientales, de frío, pero sobre todo de aridez y empobrecimiento de la cubierta vegetal, que no cabe infravalorar con falsa prudencia. La invención del Modo 2 de industria lítica data de c.1,6 Ma, y cabe por tanto relacionarla con la segunda y más dura de estas crisis, como respuesta alternativa, de evolución con progreso, a la presión ambiental.

El éxodo a Tell Ubeidiya

Según lo que precede, la salida de Africa de los ocupantes de Ubeidiya fue distinta y posterior a la de Dmanisi. Habría coincidido muy probablemente con la migración al norte de elementos africanos de su paleofauna mastológica, comunes con Olduvai MbII medio alto y superior. En Ubeidiya hay industria achelense (Modo 2), que aparece por primera vez en Olduvai entre las tobas II B de 1,53 MaAP y II-C con 1,34 MaAP (M.D. Leakey & Hay, 1982). La inflexión del clima, deterioración de la cubierta vegetal (DeMenocal, 1995) y migración hacia el norte de bóvidos de faunas africanas se señalan en proximidad de 1,3 Ma (Turner, 1994). Es difícil explicar la salida a Ubeidiya en dato anterior a 1,30/1,34 Ma con nivel del mar alto y buen clima en Africa: se entiende mejor al acusarse la deterioración del clima y la reactivación tectónica compresiva — que ocasiona también la falta de registro fósil humano en Africa a partir de ese dato—: la vegetación en mosaico, no privada de humedad y con diversidad faunística en zonas intramontanas del sur de Europa, podría coincidir con ambiente también favorable en el rift del Jordán (Figura 32). La ausencia del Modo 2 litotécnico en el resto de Eurasia hasta fechas mucho más tardías (Carbonell *et al.*, 1999 a) obliga a preguntarse por qué esta población no se extendió más al norte; quizá por el frío, o por expansión de los desiertos al SW de Asia. Hay que esperar al progreso de los estudios sobre Achelense en Turquía (Yalcinskaya & Taskiran, 2000) y en la vertiente septentrional del Cáucaso (Golovanova & Doronichev, 2000). Es lo más probable que en el caso de Ubeidiya, como en los dos éxodos anteriores, el factor decisivo del éxodo fuera la aridez.

Se ha señalado para este tiempo una decadencia en la diversidad taxonómica de la familia homínida. El hecho es que los últimos parántropos se conocen en Swartkrans 3, hace en torno a 800 Ka. Que la humanidad no desapareció de Africa en estas crisis viene atestiguado por la presencia de buenos yacimientos paleolíticos en Etiopía dentro de este tramo: en Garba XII, Símbior III, y en Kesem-Kebena más próximo al infradato de 1,0 Ma que al subyacente de 1,04 Ma (Woldegabriel *et al.*, 1992), un conjunto achelense primitivo con picos triédricos.

Ecología y problemas del intervalo entre 1,3 y 0,6 Ma

Recordemos ahora la pobreza del registro fósil humano a partir de datos próximos a 1,3 Ma y hasta hace poco más del medio millón de años. La ex-

cepción sería Java si se adopta la cronología del equipo con investigadores japoneses: si la cronología de Swisher III y otros (1994) es la válida, se extendería a los yacimientos indonesios el mismo vacío. El estudio aquí de las condiciones y cambios fisiográficos nos será de utilidad no sólo por su relación como habitat y condicionante de la prosperidad o avatares de pobladores humanos en aquel tiempo, sino también por ofrecer una explicación por factores tafonómicos a la carestía de fósiles humanos y de yacimientos arqueológicos en el sitio ocupado.

Hace cerca de 1,3 Ma hay todavía tranquilidad tectónica, nivel oceánico alto, cuencas lacustres en los continentes, alta diversidad faunística en el entorno mediterráneo, cierta deterioración del clima y la vegetación en Africa. Cerca de 1,25 Ma se producen fallas y cambio de régimen sedimentario en Olduvai (MbII/MbIII). Entre más de 1,25 y 1,2 Ma baja el NMM, se registran reactivaciones tectónicas compresivas en el cinturón Bético-Himalayano, los depósitos sedimentarios son más gruesos en Olduvai III y en el Punjab.

Desde cerca de 1,3 Ma (OIS 36) se registran oscilaciones térmicas más profundas; se pierden taxones termófilos en los conjuntos vegetales de latitudes medias y medio-altas y se pasa en el resto de Europa de la vegetación Waaliense/Pastoniense templada a la Menapiense/Beestoniense más fría.

Siguen registrandose cambios y fluctuaciones en torno a la zona magnética Jaramillo. El principal indicio en las paleofaunas de mamíferos es la pujanza de formas hipsodontas en varios órdenes. Muy cerca del dato 1,2 Ma se sitúa un cambio mayor en las faunas de mamíferos (D a E) en la Europa mediterránea (Alberdi *et al.*, 1997; Azanza *et al.*, 1997; Azzaroli *et al.*, 1997) con provecho de herbívoros hipsodontos. Hace menos de 1,15 Ma se advierte en diversas áreas un levantamiento de tierras continentales y descenso del NMM; cerca de 1,12 Ma cambia en China el régimen de los Loess Wucheng al de los Loess Lishi (Heller & Wang, 91), y en cerca de 1,11 Ma se data un comienzo registrado de elevación del altiplano del Tibet. Se ha señalado un violento cambio de régimen sedimentario en el Boulder Conglomerate del Punjab (India) debido a la fuerte acción tectónica compresiva próxima al final del Jaramillo, c.1,0 MaAP, en el borde SW del Himalaya (Sastri, 1997), y tramos erosivos no deposicionales en la base de la división paleobotánica Beestoniense en East-Anglia, de edad semejante (West, 1980).

Hace un poco menos de 1,10 Ma se constata nueva subida del NMM y mejoría moderada de la vegetación en Africa, coincidiendo con el Episodio 31 cálido de la OIS, y cambio favorable a la flora Baveliense en los Países Bajos. En varios lugares se registra una oscilación del NMM o del clima y régimen sedimentario dentro del Jaramillo magnético, y faunas de mamíferos muy diversas en Vallonnet (Francia) y Untermassfeld (Alemania). Antes del final del Jaramillo, hace muy poco más de 1,0 Ma, se pasa bruscamente de un NMM

alto a una fase regresiva y de elevaciones en el arco Bético-Himalayano, a discordancias erosivas en el centro de Etiopía y en las cuencas europeas; a climas fríos y vegetación Linge en Europa, coincidiendo con el Episodio 28, frío, de la OIS, el cambio de la mastofauna Makapaniense a la Corneliense en Sudáfrica (Klein, 1984), y de la Nihewan superior a la de Dongann en China (Zhang, 1997). Varios cambios, pues, de distinto signo y críticos se sucedieron hace más de 1,25 Ma, hace c.1,12/1,11 Ma, y hace muy cerca de 1,0 Ma. Las fluctuaciones benignas explican la dispersión humana a latitudes más altas que atestiguan sitios arqueológicos (Ranov, 1991; Schick *et al.*, 1991).

Cambios faunísticos mayores se registran, según la mayoría de los autores, muy cerca de los 900 Ka (E-F según Alberdi *et al.*, o.c.). Otros señalan gran diversidad faunística cerca de este dato —en Gongwangling (Qi, 1989), Solilhac, Atapuerca TD4— y cambios a partir de él y hasta 0,7 Ma, en particular últimas presencias (LODs) (Vrba, 1985). Viene a coincidir un episodio muy cálido, el OIS 25, con un alto NMM y climas templados y húmedos según la vegetación en varios sitios, pero seguido de una fuerte caída —quizá no de una vez sino con pulsaciones— en el clima (OIS 24) y la vegetación (DeMenocal, 1995), y coincidiendo también con fuerte elevación del Tibet, discordancias erosivas en Olduvai, en Shungura y otras regiones (Bardaji, 1995; 1997). Nuevamente se acentúa el fuerte tectonismo orogénico del borde SW del Himalaya y se producen discordancias erosivas en amplias zonas de East-Anglia en datos c.0,7 y 0,8 Ma.

La compresión global se acentúa entre cerca y poco más de 800 Ka y hasta 700 Ka o menos, con descenso hasta cotas muy bajas del NMM; régimen eólico en el Mb IV de Olduvai, vacío sedimentario en Omo-Shungura, discordancias en Melka-Kunturé (Etiopía), discordancias erosivas o depósitos gruesos en Europa (varios aa. en Benda, ed., 1995), muy gruesos en el *Boulder Conglomerate* entre cabalgamientos en el borde himalayano del Punjab (Sastry, 1997). Estas condiciones bastan para explicar la ausencia casi total de fósiles humanos en este intervalo; también el que no se hallen sitios de ocupación y sólo utensilios rodados en conglomerados gruesos de terraza, lo que hizo a algunos concluir erronemante la ausencia de pobladores en Europa y el Maghreb (Roebroeks & Van Kolfschoten, 1995).

Sí es preciso constatar, dentro de una tendencia casi constante y pronunciada a la aridez y a una consiguiente deterioración de la cubierta vegetal en el último millón de años (DeMenocal, 1995), que en diversas regiones se percibe una fase con aumento de la humedad transitorio en el paso del Episodio OIS 22, muy frío, al OIS 21, muy cálido, y recuperación también transitoria del régimen lacustre en la parte inferior del Mb Olduvai IV (Hay, 1967). Me parece muy probable poder correlacionar con este cambio climático el estrato «Aurora» en TD6 superior de Atapuerca, que tendría según ello y la polaridad magnética inversa (Parés & Pérez González, 1995), una edad en torno a 795 Ka. Se señala un alto NMM en costas italianas coincidiendo con el Episodio OIS 21, y un hiato entre más de 800 Ka y menos de 500 Ka (OIS 13) en costas del Atlántico occidental (Zazo, 1999).

Fósiles humanos de Atapuerca-TD6

Hito en una encrucijada oscura de la evolución humana

Hemos recordado lo que ocurre en los últimos 20.000 años de lo que se considera el Pleistoceno Inferior —hace c. 800 Ka a 780 Ka— en comarcas de Africa, y globalmente, en torno al Episodio 21 de la OIS. Un cambio brusco de muy frío a muy cálido con elevada humedad, ascenso del NMM, medios lacustres, grandes cambios en faunas africanas, no así en faunas europeas. Inmediatamente siguen rupturas por fuerte reactivación tectónica compresiva, y caídas sucesivas a temperaturas progresivamente frías en el hemisferio Sur según DeMenocal (1995). Con esa llamativa fluctuación climática y de condiciones sedimentarias coincide la reaparición de registros fósiles humanos, después de grandes vacíos.

En Africa, en el MbIV de Olduvai se refieren, entre otros, la mandíbula OH22 hallada en superficie; en posición estratigráfica superior a la Toba IV B, de la base del Brunhes, dato muy próximo a 780 Ka, los fósiles OH12 y OH28 en ambiente húmedo, todo ello antes de que se impusieran condiciones de extrema aridez, con reactivación de fallas (Hay, 1967). Más al norte, cerca del ecuador y en el área del lago Baringo, las dos mandíbulas de la Formación Kapthurin, BK67 y BK8518, tienen dato inferior a 780 Ka (ver arriba).

Fuera de Africa, recordemos cerca de estos datos, con más de 780 Ka, el cráneo de Gongwangling y, algo más antiguos los de Quyuanhekou y Yuanmou. En Israel, los dos fémures de Gesher-Benot-Yaiakov tienen no mucho menos de 780 KaAP, con un conjunto operativo achelense evolucionado que no se considera derivado de la ocupación de Tell Ubeidiya, sino importado en nuevo éxodo desde Africa (Saragusti & Goren-Imbar, 1999; Tchernov, 1999).

Coincide en este mismo intervalo la edad de la notable población fósil del estrato «Aurora» en la parte superior de las capas TD6 de Atapuerca Gran Dolina (Bermúdez de Castro *et al.*, eds. 1999b; Falguères *et al.*, 1999) (Figuras 33 y 34).

Destaca en este último yacimiento la riqueza en fósiles humanos —85 piezas, in situ, NMI=6, en c. 7 m² de muestreo—, y en artefactos —unos 200 (Carbonell *et al.*, in Bermúdez de Castro *et al.* eds, 1999b: 309)—, con variados contextos estudiados: morfosedimentario con inferencia climática (Hoyos & Aguirre, 1995), paleobotánico (García-Antón, 1995) y paleozoológico sobre más de mil fósiles de vertebrados (Cuenca *et al.*; Sánchez-Marco; Van Der Made; N. García & Arsuaga, in Bermúdez de Castro, *et al.*, eds., 1999b).

¿Antecesor de quién o de quiénes?

Los fósiles humanos de TD6 capa Aurora fueron clasificados como nueva especie, «*Homo antecessor*» por Bermúdez de Castro y otros (1997) por encon-

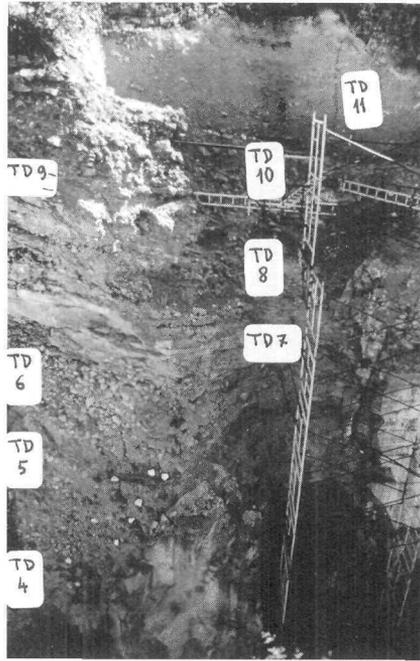


Figura 33. Corte y divisiones estratigráficas del relleno de Gran Dolina, Atapuerca, Burgos.

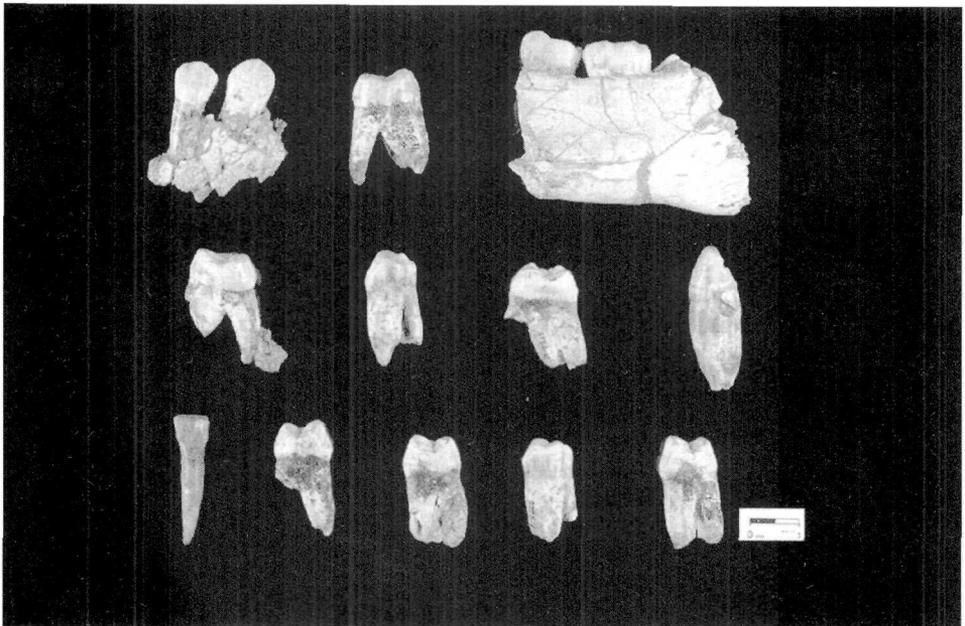


Figura 34. Algunos de los fósiles humanos del Nivel Aurora=TD6 Superior, del corte de Gran Dolina, Atapuerca. (Equipo de Atapuerca, y Laboratorio de Fotografía del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid).

trar una combinación de rasgos primitivos para el género *Homo* (o plesiomórficos) y derivados (apomórficos) que no tenía semejanza entre los grupos de fósiles humanos más antiguos o más recientes conocidos, clasificados como especies: *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. neanderthalensis*, *H. sapiens*. Por hallarse en un gran vacío cronológico, era posible interpretarla como especie «horizontal» o gradual, pero también le cabía un sentido de especie vertical o filogenética. El esquema, difundido desde el comienzo y reiterado de considerar al «*antecesor*» de Atapuerca-TD6 como el «último» antepasado común y horquilla de *H. sapiens* y *H. neanderthalensis* no se sustenta en los datos observados y analíticos que exponen los propios autores, como se ve a continuación.

En el estudio de los dientes humanos de TD6 se concluye que cuatro rasgos —de los que 3 son tendencias evolutivas muy comunes en el género *Homo*: expansión de incisivos inferiores (I), reducción del canino C y del último molar (M_3)—, y el otro una variante plesiomorfa $P_3 > P_4$ —confirman la relación filogenética entre *H. antecesor* y *H. heidelbergensis* (Bermúdez de Castro *et al.*, 1999b: p. 564). En la página anterior los mismos autores califican de «limitado» el apoyo que esta «hipótesis» puede recibir de la «evidencia dental» (Bermúdez de Castro *et al.*, o.c.: p. 563b). En análisis del mismo trabajo, algunos valores de TD6 están próximos sobre todo a los de Ternifine 3, también a los de Zhoukoudian, Nariokotome y Dmanisi y más alejados de Mauer, Neandertal y de Atapuerca-SH (Bermúdez de Castro *et al.*, 1999d: figuras 6 a 11) (Figura 35). En los análisis multivariantes, se repite la proximidad máxima con Ternifine 3, siendo también grande con Dmanisi y Zhoukoudian para las componentes principales 1 y 3; estos dos se distancian algo más para la componente principal (CP) 2, y es la CP1 la que aproxima también a los «ergásteres» ER 992 y WT 15000 (Nariokotome) (o.c.: figuras 13 y 14) (Figura 36). Cabe notar también que se usa sin más precisión el término «Pleistoceno Medio» para designar fósiles de Africa con datos entre c.0,8 y 0,6 Ma, y para fósiles de Europa con menos de 0,5 y hasta 0,3 Ma: los primeros son contemporáneos de TD6, los últimos bastante más jóvenes; también son más modernos los de Zhoukoudian (que en el texto se designan bajo el nombre «*H. erectus*», sin distinción). El que TD6 esté en los gráficos más cerca de Zhoukoudian que de Mauer y mucho más que de la población de Sima de los Huesos (SH), siendo estas tres muestras de edad más semejante entre ellas (c.0,5-0,23 Ma), parece debilitar la hipótesis de descendencia *H. antecesor-heidelbergensis-neanderthalensis*, y favorecer la de una situación filética entre antepasados afroasiáticos antiguos —*H. ergaster*— y asiáticos más jóvenes.

Por otra parte, en el estudio del cráneo facial (Arsuaga *et al.*, 1999) se señalan con timidez, o no se señalan, varios rasgos apomórficos comunes entre fósiles de ATD6 y fósiles del Pleistoceno Medio de China que se observan también en modernos y no en neandertales ni preneandertales de Europa (Figuras 37 y 38). Tales son: la conformación arqueada de la cresta zigomaxilar, el acortamiento de la región facial media, el desarrollo de la fosa canina, el margen orbitario inferolateral evertido —ATD6-38, ATD6-58, ATD6-69— no en arista linear continua (ver la diferencia con un ejemplar de Atapuerca SH (Sima de los Huesos) en la figura 7 de Arsuaga *et al.* 1999: p. 445).

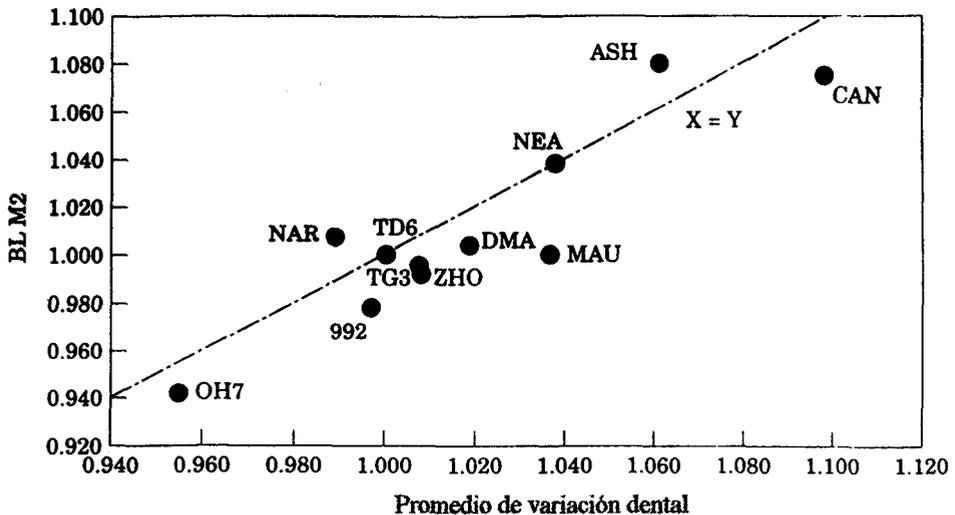
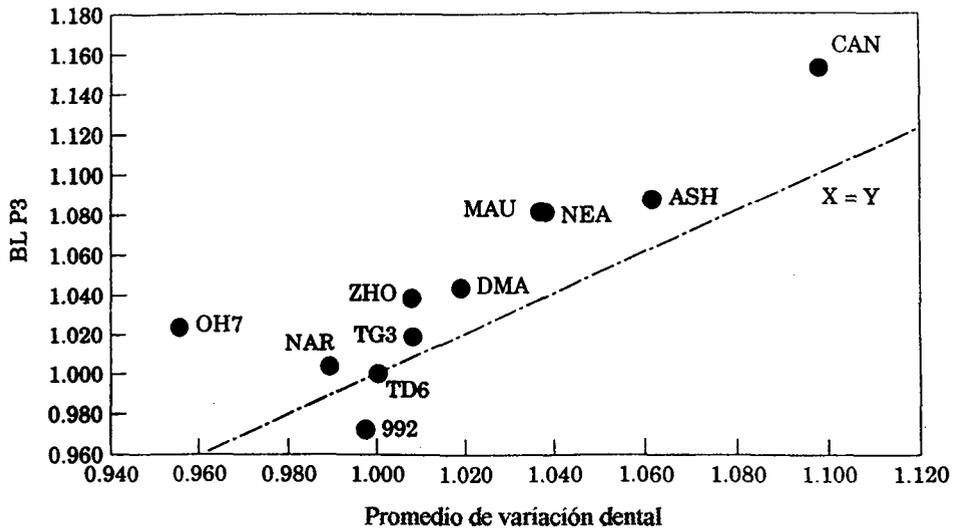


Figura 35. Análisis morfométrico comparado de piezas dentales de la mandíbula.- Arriba: anchura del primer premolar (ordenadas) frente a un índice de carácter general (abscisas); abajo: lo mismo con la anchura del segundo molar definitivo (M2).- OH= homínido de Olduvai; Nar=Nariokotome; 992=ER992 de Koobi-Fora; TG3=Ternifine; ZHO=Zhoukoudian; TD6=Atapuerca, nivel Aurora; DMA=Dmanisi; MAU=Mauer; NEA=media de neandertales; ASH=media de Atapuerca; Sima de los Huesos. (Modificación de BERMÚDEZ DE CASTRO y otros en *Journal of Human Evolution*, 1999).

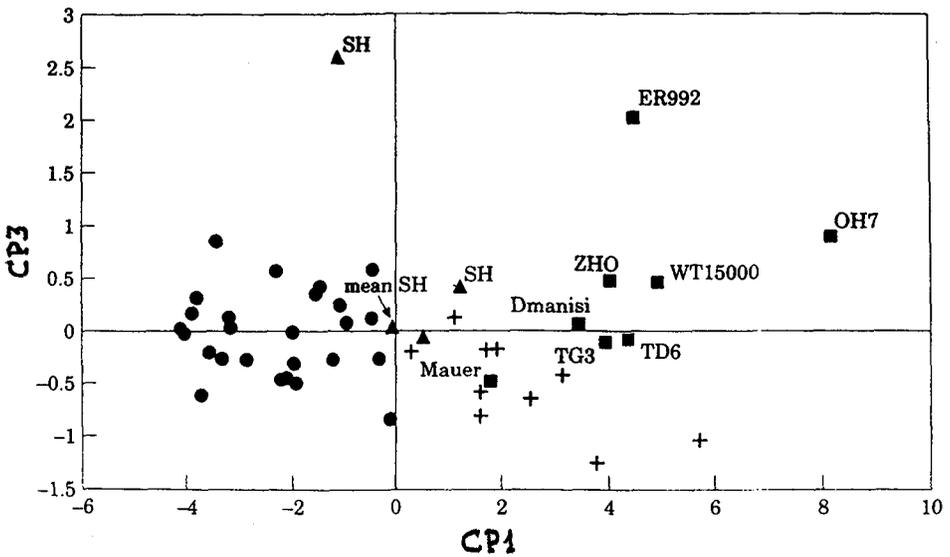
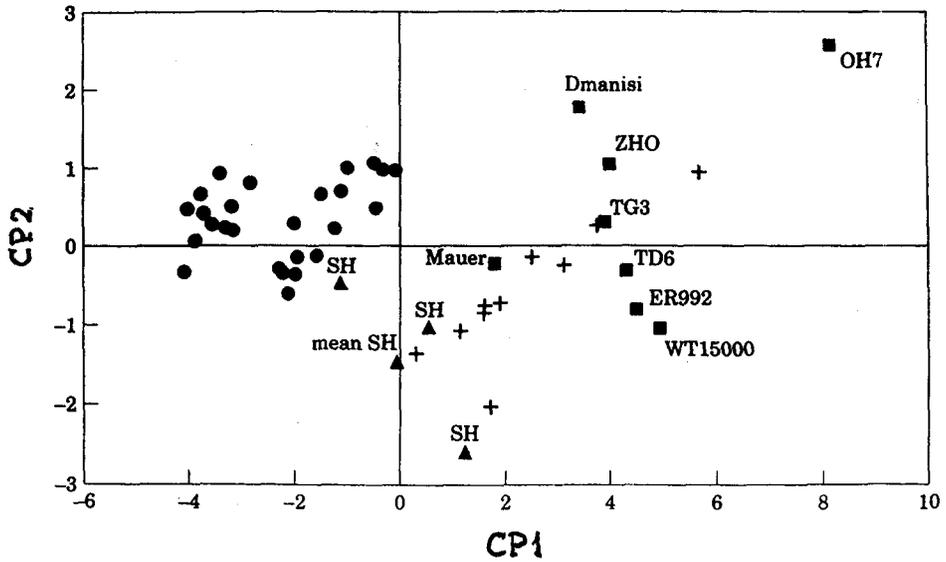


Figura 36. Análisis multivariante aplicado a los dientes mandibulares.- WT1500 =Nariokotome; CP= componente principal; otras abreviaturas como en la Figura 35. (Modificado de BERMÚDEZ DE CASTRO, et al., obra citada en Fig. 35).

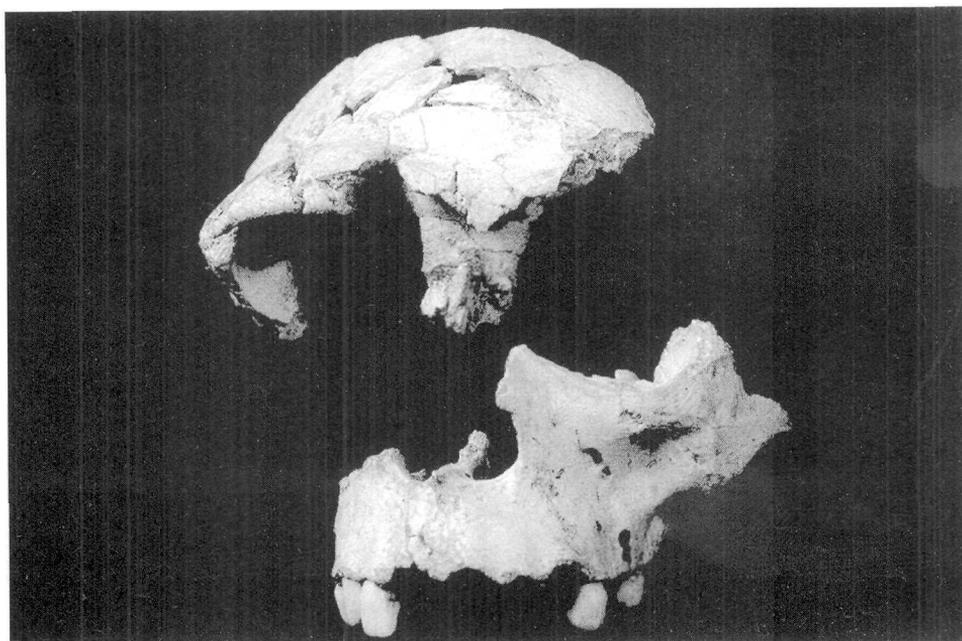


Figura 37. *Cráneo facial de adolescente. Atapuerca TD6, nivel Aurora, de hace unos 795.000 años. (Equipo de Atapuerca y Laboratorio de Fotografía del M.N. C.N., Madrid)*



Figura 38. *Cráneo de Dali, China. Variedad de Homo sapiens; presenta rasgos en común con fósiles de Zhoukoudian y con orientales modernos. Hace en torno a 200.000 años. Las tendencias modernas en Asia y neandertales en Europa se acusaban en ese tiempo. (Academia de Ciencias de Beijing).*

La conclusión de un detallado estudio de 23 huesos del esqueleto axial, huesos largos y de cintura de TD6, es que el conjunto de rasgos morfológicos los asemeja más al «hombre moderno» que a los del Pleistoceno Medio y Superior europeos: añaden los autores que estos «resultados no contradicen el análisis filogenético anterior, esto es, que *H. antecessor* representa el último antecesor común de *H. sapiens* (hombres modernos) y *H. neanderthalensis* (Neandertales)» (Carretero *et al.*, 1999). Si se piensa que la primera afirmación no contradice la segunda, cabe al menos dudar y plantearse otra hipótesis.

También del estudio de 22 fósiles de la mano —2 carpales, 2 metacarpianos, 8 falanges—, y del pie —2 metatarsianos y 8 falanges—, se llega a concluir literalmente lo mismo: que el conjunto de rasgos morfológicos es más semejante al de los humanos modernos que al de los homínidos europeos del Pleistoceno Medio tardío y Superior, y que «*Our results do not contradict the previous phylogenetic analysis, i.e., that H. antecessor represents the last common ancestor for H. sapiens (modern humans) and H. neanderthalensis (Neandertals)*» (Lorenzo *et al.*, 1999 p. 520). Hemos de repetir la misma observación: si no lo contradice, al menos da lugar a la duda, a hipótesis alternativas y a una revisión del discurso por el que se llegó a ese reiterado esquema. El «último» antecesor común parece significar que a partir de él no hubo intercambio génico entre preneandertales y premodernos.

Una vez más, se pretende reforzar con el estudio del fragmento mandibular ATD6-5, holotipo de *H. antecessor*, el paradigma de que éste es el último antepasado común de neandertales y *H. sapiens* (Rosas & Bermúdez de Castro, 1999: pp. 567 (resumen) y 584). Sin embargo, los análisis y los resultados —epígrafe «*Discussion*»— de este trabajo distan de conducir a tan reiterada aseveración. Se encuentra en la morfología del surco milohioideo una evidencia a favor del nexo filogenético *H. ergaster*-*H. antecessor*-*H. sapiens*, por una parte, y por la otra se agrupa por una comunidad de rasgos morfológicos y métricos el ATD6-5 con todas las muestras del Pleistoceno Medio de Asia y Europa, salvo los apomórficos de los preneandertales europeos, con lo que éstos reciben el título de derivados y aquel salva el título de antecesor. Pero la realidad que se percibe en las tablas y diagramas es otra: 1.º el grosor del cuerpo mandibular de TD6-5 es más próximo a los de China, luego a los de Atapuerca SH y neandertales, en la tendencia descendente hacia *H. sapiens*, y lejos de los *H. heidelbergensis*; 2.º la altura del cuerpo mandibular de ATD6-5 está más cerca de los modernos, China y *H. ergaster*, y lejos de las desviaciones standard de *H. heidelbergensis* y neandertales; 3.º la sección (área) del cuerpo mandibular decrece casi constantemente desde *H. ergaster* hasta los modernos: la de ATD6-5 está próxima a la media del Pleistoceno Medio [1.ª mitad] de África Oriental, por encima y con los valores altos de China y de *H. heidelbergensis*. Teniendo en cuenta que el individuo de ATD6-5 no es adulto, lo que puede sesgar alguna de las dimensiones anteriores, la variable 4.ª) Índice de robustez del cuerpo mandibular coloca al holotipo de *H. antecessor* entre las medias de los fósiles del Pleistoceno Medio de África Oriental, más próximos en antigüedad, y los de China, más recientes (Rosas y Bermúdez de Castro, 1999; figuras 3 y 6).

No cabe proponer al estadio rostral de *H. antecessor*, con el maxilar retraído anterior e inferiormente al arco yugal, al modo moderno, como plesiomorfo del que pudiera derivar el rostro preneandertal-neandertal, ni por tanto al humano de TD6-Aurora como antecesor de los neandertales, habiendo además evidencias de parentesco filogenético entre *H.s. heidelbergensis* de Europa y los mesopleistocenos antiguos de Africa, de las que hablaremos en el apartado siguiente.

Otras cosas sobre el «antecesor» y su tiempo

Por lo dicho en los párrafos que preceden, los homínidos del nivel TD6 superior de Gran Dolina pertenecen a un grupo de poblaciones (o «demo»), hasta ahora desconocido, que ocuparon tierras de Eurasia desde hace más de 1Ma, que comparten rasgos con los *H. ergaster* de Africa, varios con fósiles del Pleistoceno Medio antiguo de Africa, y otros, algunos de ellos apomórficos y muy significativos, con los mesopleistocenos de China y con *H. sapiens* modernos. Los antecesores, a su vez, de la población de TD6-Aurora, han de buscarse en Eurasia: sus orígenes africanos son más remotos, y comunes con los de Ternifine y otras líneas mesopleistocenas inicialmente divergentes. Con los últimos aparecen relacionados filogenéticamente más que con la línea de neandertal y los preneandertalenses: el origen evolutivo de éstos debe investigarse con datos conocidos, que indican otro origen —como se muestra a continuación—. Para conocer mejor la evolución de los pobladores de Eurasia anteriores a Mauer y Zhoukoudian y descartar hipótesis sobre sus posibles relaciones con la humanidad moderna habría que buscar y encontrar más fósiles, y poder estudiar su DNA.

Estudios sobre trazas de acción y comportamiento humano en los objetos líticos y óseos excavados iluminan diversos aspectos del modo de vida, uso del habitat y conducta económica de los homínidos del estrato Aurora. Los objetos líticos manipulados son abundantes, de toda la diversidad de materias primas expuestas en proximidad, y con representación de las distintas fases de elaboración, de los diversos estados de reducción de los núcleos originales y algunas piezas que se han podido remontar, de donde se infiere producción de utensilios *in situ* y transporte de materias primas con previsión. No hay mucho retoque ni estandarización de lascas y es simple la acción sobre el núcleo, hallándose un nivel de progreso escaso del Modo 1, comparable al de otros sitios de antigüedad semejante en el sur de Europa, centro-oeste de Asia y norte de Africa (Carbonell *et al.*, in Bermúdez de Castro *et al.*, eds., 1999b: pp. 653-693). El estudio zooarqueológico y tafonómico del millar largo de restos de grandes mamíferos, recogidos en los 7 m² de la cata por 30 cm de profundidad del estrato, muestra alta mineralización y moderada fracturación episediamentaria, alteraciones por cambios en la humedad ambiental, y alguna deposición de óxido de manganeso —que corroboran clima húmedo estacional con verano cálido— alta fragmentación y densidad de cortes en las piezas óseas, de donde se infiere una intensa explotación de nutrientes, y que el lugar —pocos metros adentro y casi al nivel de la entrada a la cueva— fue sitio de consumo, sin poder responder a otras cuestiones hasta que pueda extenderse el área de excavación (Díez *et al.*, 1999).

El análisis tafonómico con técnicas de alta resolución en la determinación de tipos de fracturas y trazas de acción con utensilios aplicado a los fósiles humanos de la cata en el estrato Aurora, que aparecían muy fragmentados y sin distribución ordenada, ha llevado a reconocer operaciones de carnicería en cadáveres humanos totalmente análogas a las practicadas con otras especies de mamíferos herbívoros en el mismo sitio, y por lo tanto prácticas caníbales (Fernández-Jalvo *et al.*, 1999). Conociendo la abundancia de recursos y el clima cambiante a mejor en la época (Hoyos & Aguirre, 1995), se puede estar de acuerdo con estos autores en excluir un motivo de supervivencia y reconocer un hábito dietario o «gastronómico» en el consumo de carne humana, que también apoyan en estudio comparativo con otras culturas históricas y prehistóricas. Cabe discutir aún la exclusión de motivación ritual (o cuasi-ritual), con la hipótesis de que consumieran a miembros de la propia tribu accidentados o con alguna incapacitación patogénica. Debo decir que falta en el citado conjunto de trabajos, denso en valiosa y diversa información científica, un examen paleopatológico: tengo la impresión de que la erupción del último molar en la mandíbula ATD6-5 es anómala y tendría que producir agudo y continuo dolor, y por lo menos una radiografía habría sido útil. Se ha reconocido una prolongación de la edad de crecimiento, al modo de la humanidad moderna (Bermúdez de Castro *et al.*, 1999c), y señalado ya en *H. ergaster*. La larga infancia serviría al conocimiento del medio y a la integración social, ante todo.

Por lo que respecta a la duración de los usos de la cavidad en los tiempos de Aurora y su «antecesor», algo se puede inferir del conjunto fósil. En éste se identifican restos de un mamut (cría), dos rinocerontes, tres caballos, dos bisontes, dos grandes paletos, dos gamos, tres ciervos, un jabalí y dos corzos, total 18 reses más los 6 humanos (Díez *et al.*, 1999). Al no reconocer estos autores indicios de transporte ni mezcla de conjuntos, la deducción de actividad intensa es compatible con la de duración no larga para una población ni grande ni muy pequeña. Por otra parte, las condiciones indicadas de humedad inconstante y la matriz lutítica dominante indican que ésta ha tenido un gran papel en la preservación de estos restos para su fosilización, la que no hubiera sido posible en caso de quedar los huesos expuestos: se habrían convertido en limo fosfático, como tantas otras remesas en estas cavidades de Atapuerca, por meteorización. La extensión de la excavación podría mostrar otra cosa: lo que ahora se ve es uso de la cueva en no muchos años. Ello era posible, hasta una decena de metros adentro de la abertura, cuando diez metros de relleno habían puesto al nivel de esta entrada el fondo de una cavidad en forma de pozo.

La población de Atapuerca SH, la estirpe de los neandertales y el evento de 0,6 Ma

Hemos recordado la cuasi-repentina multiplicación de yacimientos con fósiles humanos en África y en Eurasia en datos próximos al medio millón de años. Se podía ver en ello el efecto de cambio en la actividad tectónica que antes era adversa a la formación de yacimientos y a partir de c. 0,6 Ma los favorece; pero hay indicios de que no sólo se trata de eso, pues empieza a ser fre-

cuenta y hasta normal encontrar indicios de actividad humana en los yacimientos de mamíferos fósiles desde esas fechas. También hace cerca de 615 Ka se registra un fuerte y rápido cambio de máximo frío en el Episodio OIS 16 a un pico alto de calor en el Episodio 15. Hace un poco más de 600 Ka se registra subida del NMM, más humedad en Eurasia, mejor vegetación y cuencas lacustres favorables a la fosilización en el Rift africano. La mandíbula OH 23 se encuentra en las Capas Masek de Olduvai (0,6 a más de 0,4 Ma), el cráneo de Bodo tiene 600 Ka en el Awash Medio. Es la edad probable de las mandíbulas de Ternifine en Argelia, y la de Chenjawa en China.

Magnitudes y causa del yacimiento SH

Acerca de estas situaciones tenemos información muy relevante en el registro paleantropológico de Sima de los Huesos (Atapuerca SH) con dato fiable en torno a 320 KaAP (Bischoff *et al.*, 1997), si bien esta vez carente de contexto arqueológico y con pobreza de otros contextos. La magnitud de la muestra de SH, con más de dos mil fósiles humanos extraídos hasta ahora, incluyendo 9 cráneos, más o menos completos, una docena de mandíbulas, más de 400 dientes, todas las partes del esqueleto representadas, en una unidad sedimentaria estricta y en un espacio —la mayoría— de apenas 7 m², se presta a estudios paleodemoscópicos, como determinación del número mínimo de individuos representados (NMI) que aquí es 33, distribución de edades y sexos, ya publicados, así como factores y expectativas demográficos (Bermúdez de Castro, 1996; Bermúdez de Castro & Nicolás, 1997) (Figuras 39 y 40). En estos últimos temas pueden dichos autores haber abocado a conclusiones erróneas por asumir que los cadáveres llegaron por muerte natural y distanciada en el tiempo al lugar del yacimiento, interpretación que no se sostiene ante las evidencias de diverso orden, y rechazar sin examen suficiente el escenario más coherente con éstas que es el de muerte simultánea por accidente natural (Aguirre, in E. Aguirre, ed., 1998: p. 37). Un derrumbe de ladera con aguacero intenso taponaría la entrada de la cueva y un grupo allí refugiado moriría por asfixia. Luego entrarían carroñeros, de los que hay señales —inexplicables en enterramiento—, y en estado de descomposición serían llevados a la sima en la colada de lodo que hasta hoy los envuelve.

Otro sector de estudios desarrollados sobre la muestra paleantropológica de SH es el de la variación o variabilidad en rasgos morfológicos, morfométricos y funcionales. En 3 mandíbulas completas, 5 incompletas y otros 8 fragmentos mandibulares se ha analizado la variación según sexo y edad, incluso en análisis bivariante la correlación de distintos rasgos con el aumento de talla; se han podido señalar con ello las variables que, simplemente o a lo largo del ciclo ontogénico, son discriminantes entre grupos —demos o taxones—, y proponer aplicaciones al estudio de anomalías buco-faciales (Rosas, 1997; 1998).

Se han estudiado los cráneos, uno casi completo, otros menos, además de 5 frontales, 2 parietales, 13 fragmentos de temporal, 4 de occipitales, y 15 porciones de cráneo facial, de la muestra de SH, con análisis biométricos compa-

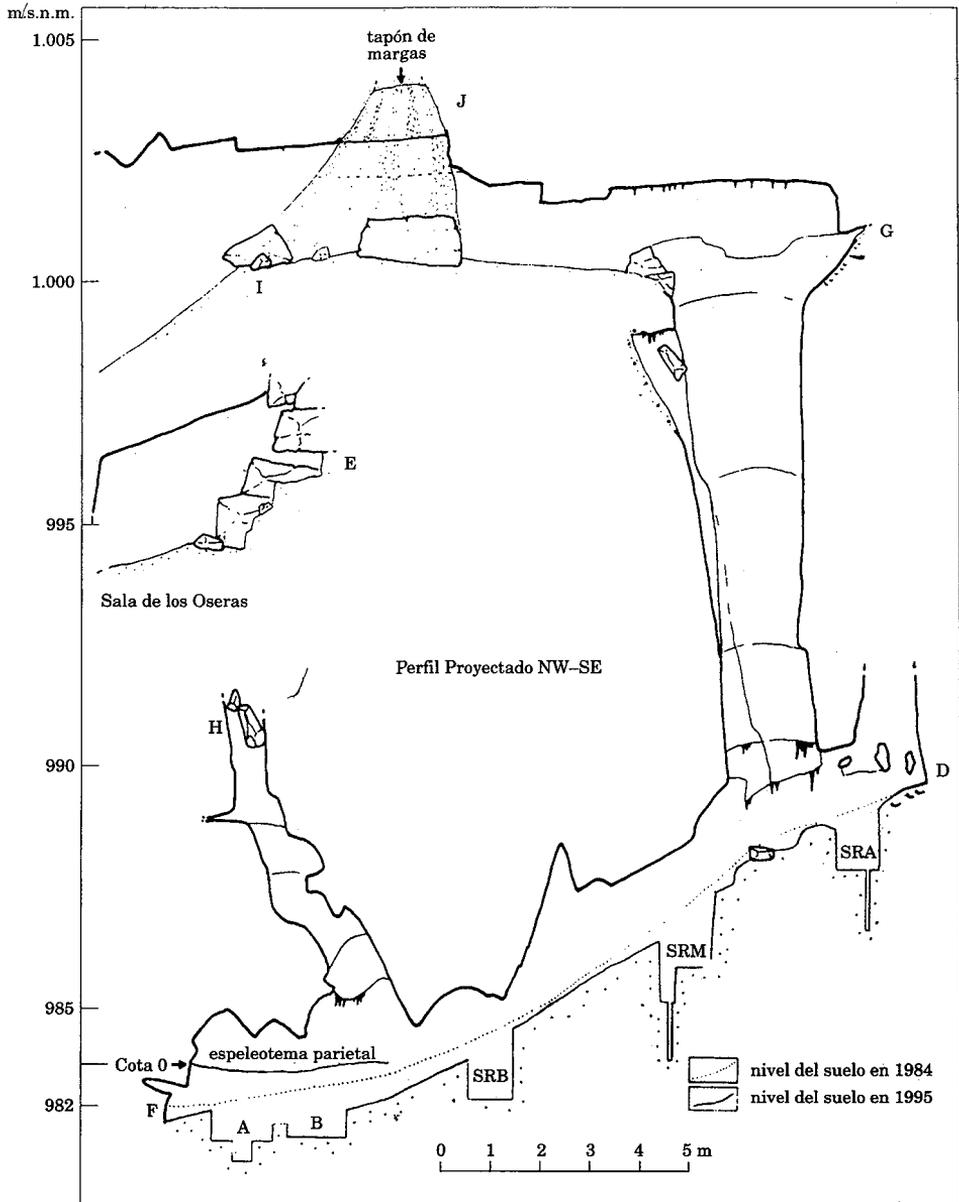


Figura 39. Corte en alzado de la Sima de los Huesos de Cueva Mayor (Ibeas de Juarros, Sierra de Atapuerca), y oquedades próximas o adyacentes. Se ve un cono de derrubios de sedimentos neógenos por abertura cenital (arriba, enmedio). (Cortesía del Grupo Espeleológico Edelweiss, Diputación de Burgos).

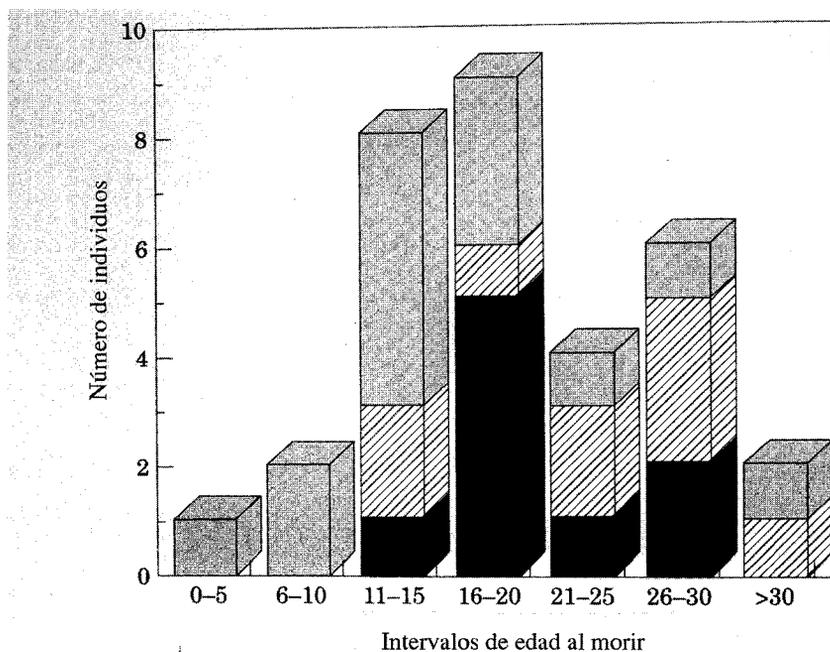


Figura 40. Representación por edades —y sexos cuando se ha podido identificar— de la población atrapada por desplome, cuyos esqueletos fueron sumidos en colada de lodo al fondo de la Sima de los Huesos. (Traducido de BERMÚDEZ DE CASTRO & NICOLÁS, en *Journal of Human Evolution*, 1997).

rativos e inferencias evolutivas (Arsuaga *et al.*, 1997b; Martínez & Arsuaga, 1997), así como partes mayores o menores de 15 clavículas, 33 fósiles de húmero de ellos 1 completo y 2 casi completos, y 17 de escápulas. Las escápulas y las clavículas son únicas en el registro mundial, entre el esqueleto de Nariokotome (WT 15000) de hace c. 1,4 Ma (Walker & Leakey, eds., 1993), y el conjunto neandertalense primitivo de Krapina de hace c. 0,12 Ma: sólo se han podido por ello comparar con neandertales y poblaciones modernas y con fósiles aislados de homínidos del Pleistoceno Inferior (Carretero *et al.*, 1997). Está en curso el estudio del endocráneo, y de otras partes del esqueleto postocraneal.

Sí han podido examinarse manifestaciones patógenas, lesiones, malformaciones. El estudio comparado y de frecuencias de algunas de ellas ha permitido inferir algunos males que pueden considerarse endémicos como es la frecuente artropatía temporo-mandibular en 70% de los individuos, algunos juveniles —lo que plantea una posible causa de tipo cultural o laboral— así como deficiencias tróficas en la infancia no excesivamente frecuentes, algunos casos de infección bucal y de osteitis e hiperostosis, y aparte de ello buena salud general y adaptación física al medio de vida (P.J. Pérez, *et al.*, 1997; P. J. Pérez y Gracia, 1998).

Ascendencia africana de los preneandertales

Con respecto a las relaciones filogenéticas de esta población de SH, su pertenencia a la variedad o demo —especie según muchos— de los europeos de la segunda mitad del Pleistoceno Medio fue diagnosticada en principio (Aguirre *et al.*, 1976; Aguirre & Lumley, 1977) y negada por algunos. Hoy esto no se discute, y la población de SH ha contribuido a corroborar el vínculo evolutivo de los *H. sapiens heidelbergensis*, europeos como grupo antecesor de los neandertales (Hemmer, 1979; Arsuaga *et al.*, 1996).

Se habla menos, en cambio, de las importantes evidencias que atestiguan la ascendencia africana de los heidelbergenses o preneandertales. Estas son suficientes (ver Rightmire, 1996) para que se afirme un evento migratorio de Africa a Europa en fecha poco anterior a los 500, o próxima a los 600 KaAP. Véase, por ejemplo, la proximidad de los fósiles de Atapuerca SH —y Petralona— en distintos análisis multivariantes a los cráneos de Bodo, ER 3733 (*H. ergaster*) y Broken Hill (Arsuaga *et al.*, 1997b: figs 21 y 22, pp. 258 y 259). La estructura de la región maxilar en Bodo, Arago, Petralona, cráneo 5 y otros de SH es prácticamente idéntica, y significativamente intermedia entre ergásteres y neandertales (Figuras 41, 42 y 43).

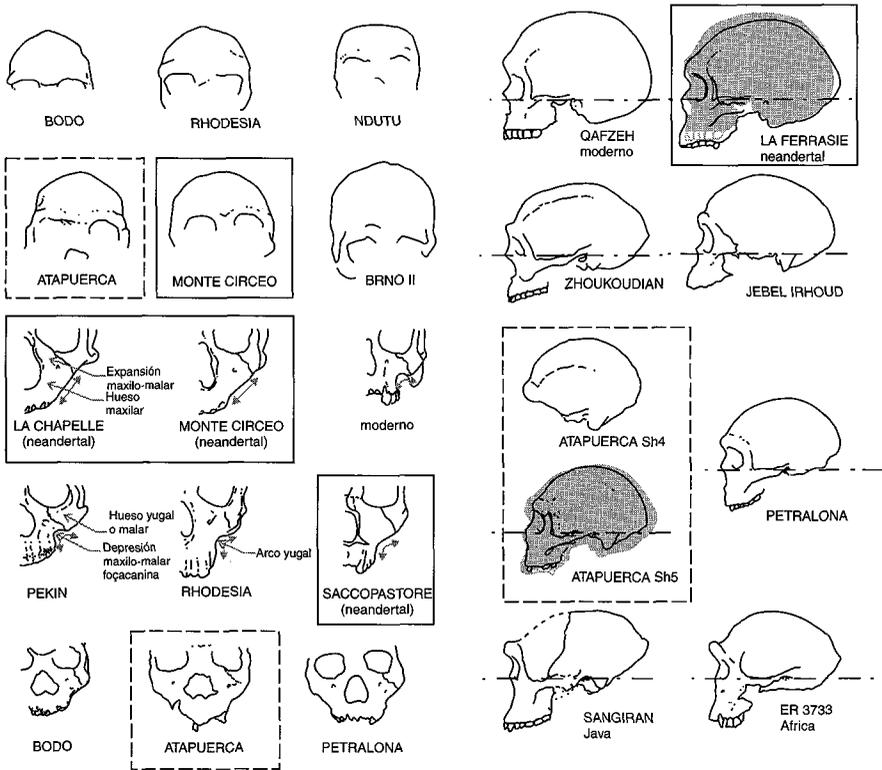


Figura 41. Comparación de perfiles frontales y laterales de varios cráneos humanos fósiles. Recuadro entero = neandertales; recuadro de trazos = Atapuerca SH. La Ferrasie, sobre silueta de Qafzeb; Atapuerca SH5 sobre silueta de la Ferrasie. (Modificado de Investigación y Ciencia, Octubre 1995).

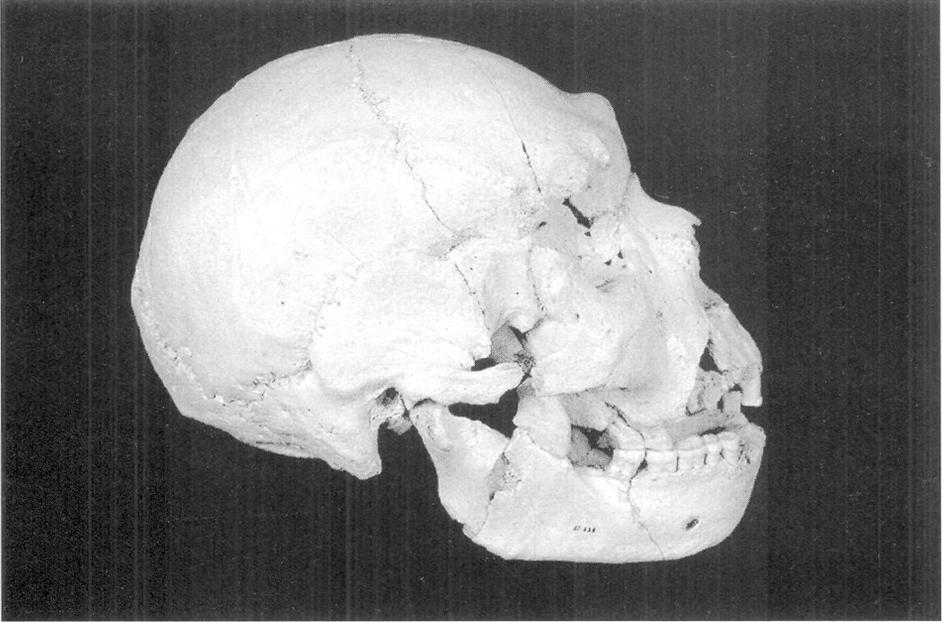


Figura 42. El cráneo 5 de Atapuerca, Sima de los Huesos, con tendencias patentes al morfotipo de neandertal en la región facial y en el cráneo neural. Hace alrededor de 300.000-320.000 años. (Cortesía del Equipo de Atapuerca y Laboratorio de Fotografía del M.N. de C. N., Madrid).

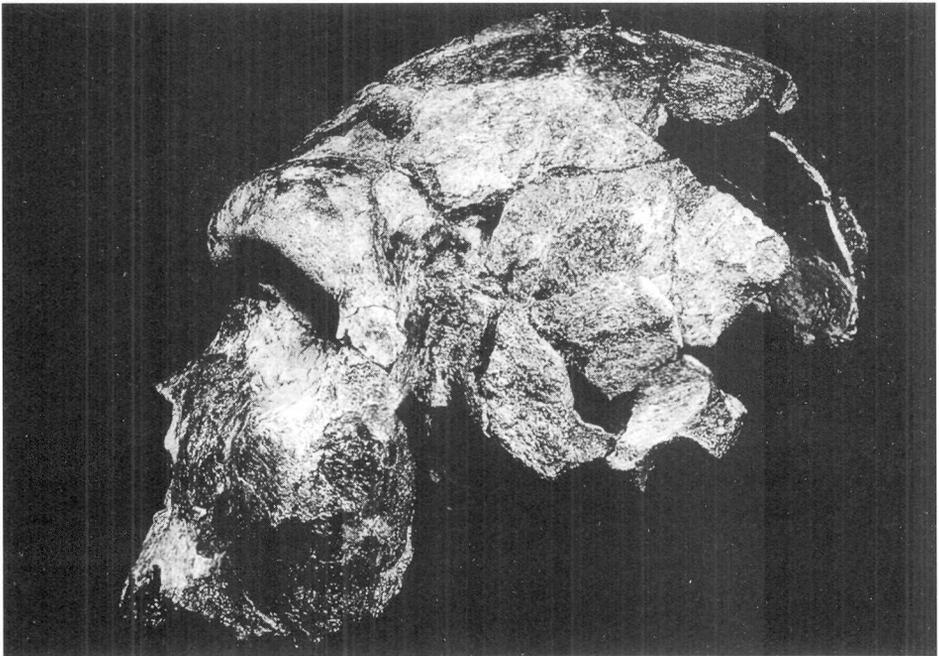


Figura 43. Cráneo de Bodo, Africa Oriental con rasgos preneandertales evidentes, particularmente en el cráneo facial. Hace muy cerca de 600.000 años. (Museo Nacional de Etiopía).

Es obviamente razonable que, si dos muestras representan un caso de evolución filogenética por mecanismos de selección natural, cabe esperar que las novedades evolutivas (apomorfías) constantes en los miembros de una especie en un cierto tiempo hayan sido inconstantes —no sólo no siempre presentes, sino con mezcla de otra (u otras) variantes, o expresión más débil— en una muestra más antigua (Arsuaga *et al.*, 1997b: p. 275). Pues bien, esto es lo que ocurre en el caso del cráneo de Bodo —y aun otros más antiguos de África— que encaja en la línea de ascendencia de los preneandertales europeos «*heidelbergensis*» y neandertales, cosa que no ocurre con el «*antecessor*» de TD6-Aurora. Un análisis con las mandíbulas, también aproxima la muestra de SH a Nariokotome y a Neandertal, y la aleja de otras raíces eurasiáticas (Rosas & Bermúdez de Castro, 1998a).

El salto de carencia de las apomorfías en TD6 a presencia de las autapomorfías en los heidelbergenses con menor expresión, y con mayor en neandertales, que se presenta como modelo razonable y creíble (Arsuaga *et al.*, 1999), carece de fundamento por ahora; necesitaría un apoyo sólido en otras evidencias, por no ser conforme a parsimonia, como lo es el escenario de salida y extensión de gentes de Bodo o de Ternifine a Europa hace cerca de 0,6 y no menos de 0,5 MaAP.

Lo dicho también apoya la idea de que los fósiles mesopleistocenos conocidos de África deben considerarse como pertenecientes a la misma especie que los europeos del mismo periodo: para los que consideran buena especie la de «*Homo heidelbergensis*» éste es el nombre que corresponde a unos y a otros (Rihgtmire, 1996); quienes reconocen que unos y otros forman parte de la misma especie, *H. sapiens*, polítipica en el espacio y progresiva en el tiempo, pueden bien distinguir los demos europeo y africano, precedente este último en el origen, como subespecies —*H. s. heidelbergensis* y *H. s. rhodesiensis*.

El *H. ergaster* aparece entonces como claro antecesor común de neandertales y modernos y, antes, de líneas hereditarias diferentes en continentes diversos. Si éstas llegan o no a aislarse como especies, y si —en la segunda de estas hipótesis— el «*ergaster*» se considera subespecie o cronospecie, son cuestiones distintas.

Aquí cabe discutir posibles evidencias de otro orden sobre la viabilidad de ésta u otra salida de África antes de 0,5 Ma, su puerta y sus condiciones. Próximo a los 600 Ka es el dato que se asigna a un conjunto de industria lítica en la isla Timor, al otro lado del Canal de Wallace, que sólo se pudo cruzar en balsa o canoa incluso en los episodios de NMM más bajo: sería evidencia del recurso inicial a la navegación. Otro indicio semejante podría verse en la dispersión de una variante del Modo 2, o Achelense, que pudo cruzar el Estrecho de Gibraltar, quizás en una fase regresiva anterior al Episodio OIS 15, o bien en el episodio frío subsiguiente, OIS 14. Me refiero a los conjuntos que incluyen picos triédricos junto a bifaces todavía no muy variados y sin elaboración refinada. Los tipos de utensilios no son indicador cronológico; pero estos conjuntos achelenses progresivos con triedros no son frecuentes y tienen una trayectoria en espacio y tiem-

po limitada que puede ser significativa. Notemos que en Africa Oriental el Achelense (Modo 2) pleno evolucionado, con alta diversidad de bifaces, con extracciones someras, filos rectos y muchos simétricos se encuentra en Olorgesailie, con dato no muy superior a 600 Ka (Deino & Potts, 1990; fide Clark *et al.*, 1994). En Konso se encuentran conjuntos con bifaces toscos y picos triédricos, modo transicional entre Achelense primitivo y pleno, en varias localidades con datos en torno a 1,3 Ma (Asfaw *et al.*, 1992); en Kesem-Kebena más cerca de 1 Ma; en Ternifine, c. 0,7 Ma; en Marruecos entre poco más de 780 y más o cerca de 500 Ka (Raynal *et al.*, 1995) —justo el segundo tramo problemático de fósiles humanos escasos—. En España hay registrados conjuntos semejantes de Achelense inferior— diverso con triedros y escasa preconfiguración —en la Laguna de Medina, terraza T2, correlacionada con las terrazas altas tardías del Guadalquivir y dato probable bastante superior a 300 Ka (Giles *et al.*, 1996), conjuntos que se mantienen en las terrazas medias del Guadalquivir, área de Carmona, en la segunda parte del Pleistoceno Medio (Díaz del Olmo & Baena, 1997). También en Pinedo, Toledo (Querol & Santonja, 1979), donde se han referido al episodio OIS 11/6 13 (Morales & Aguirre, 1999). Esta tradición pudo ser traída a través del Estrecho de Gibraltar hace cerca de 470 Ka, si no antes.

Se ha identificado intercambio faunístico entre el Maghreb y Andalucía en datos no inferiores a los 400 Ka, como p. ej. la presencia de osos en las canteras de Casablanca (Raynal *et al.*, o.c.). El paso pudo facilitarse por un arco recifal en fase de NMM muy bajo coincidiendo con el OIS 16 extremadamente frío (620-615 Ka). Lo dicho no excluye otra, u otras posibles entradas en Europa por la vía del Próximo Oriente; quizá una un poco más tardía extendiera en Europa por la vía danubiana el Achelense pleno de Gesher-Benot Yaiakov. Es legítimo concluir que el Achelense fue importado de Africa a Europa no mucho antes de 500 Ka (Bermúdez de Castro *et al.*, in Bermúdez de Castro *et al.*, eds. 1999a: p. 699a).

No está del todo claro que no se dieran entonces «presiones climáticas», pues hay varios registros de tendencia árida en diversas regiones y frío en el Hemisferio Sur antes del cambio favorable ya muy próximo a los 600 Ka. Cabe la hipótesis de una presión demográfica o social en Africa Oriental relacionable con la ventaja económica del sistema Achelense pleno, a partir de hace 600 Ka; éste no llega a Marruecos hasta más tarde.

Lo que sí cabe, obviamente, es preguntarse qué «especie» —o raza(s)— de homínidos trajeron el Achelense a Europa. El «*H. heidelbergensis*» pudo bien tener un origen africano (Bermúdez de Castro *et al.*, in Bermúdez de Castro *et al.*, eds. 1999 b): en esto último estoy de acuerdo con los autores citados, y de ahí que muestre mi extrañeza por la posición negativa a este respecto que adoptan otras veces y el empeño en hacer derivar al linaje prenenadertalense (*H.s. heidelbergensis*) del *H. antecessor* de TD6-Aurora.

Algunos autores piensan que los antecesores africanos de los heidelbergenses europeos encontraron estas tierras vacías por no haber sobrevivido las poblaciones de antiguos ocupantes; pero esto no puede afirmarse. Quedan ya-

cimientos por descubrir, fósiles por estudiar, y escenarios de deriva o incompatibilidad genética por discutir.

Algo ciertamente hubo de ocurrir más tarde, pues el Achelense pleno, al modo de Olorgesailie, y una incidencia netamente mayor de los pobladores humanos en los conjuntos faunísticos, no se detectan en Europa hasta más tarde en datos de cerca de 300 Ka, en los que ya se anuncia la técnica Levallois.

El gran progreso de la humanidad con la cultura Achelense se originó, pues, en África hace de 1,4 a 0,6 Ma y se extendió en Eurasia en dos etapas, hace c.0,6 y c.0,4 Ma, con muy importantes secuelas demográfica y de impacto ecológico, y ritmo acelerado.

Es relevante el registro en China de ocupantes humanos en la segunda mitad del Pleistoceno Medio. Revisiones recientes de la estratigrafía y paleofaunas de la secuencia de Zhoukoudian (Qi, 1989; Wu & Poirier, 1995) permiten a estos autores hacer inferencias sobre las condiciones paleoclimáticas de los distintos niveles. Cabe contrastar éstas con la cronología que se les asigna, mediante cotejo con los episodios de la OIS y sus datos admitidos: el Nivel 11, con indicios de frío y aridez tiene dato c. 570 Ka próximo al inicio del episodio 14; el Nivel 10, también frío y árido con c. 460 Ka coincide en el OIS 12, y el Nivel 9 tiene número igualmente alto de taxones criófilos y termófilos, un estepario y un ripícola, con lo que podía estar próximo al cambio de OIS 12 a OIS 11, coherente con el dato próximo a 400 Ka. Los niveles 7, 6 y 5, con fauna ripícola y templada a fresca, podrían corresponder al episodio OIS 11, menos húmedo al final. Los niveles 4 y 3 indican mejoría térmica con aridez: los datos respectivos de c. 300 y c.250 Ka apoyarían como alternativas las hipótesis del episodio OIS 9 o del OIS 7.

Expansión de los modernos y final de los neandertales

Varias cuestiones en una

Un debate ha llegado a ser acre en los últimos 15 años, también algo confuso por mezclarse en él dos procesos en la evolución humana próxima a nuestros tiempos. Se consideró brusca y repentina la sustitución de nander-tales por los humanos «modernos» (semejantes a los actuales, como Cro-Magnon) por la evidencia de fósiles europeos y sus datos estratigráficos y cronológicos (Bräuer, 1981), y se aplicó este esquema —con extrapolación gratuita y anacrónica— como confirmación de la teoría de la expansión rápida en todo el Viejo Mundo de un linaje sudafricano —el de la «nueva Eva»— que sustituyera a todas las poblaciones fósiles preexistentes: éstas se habrían de considerar extinguidas porque se excluía la hibridación, o el flujo génico entre una y otras (Cann *et al.*, 1987). Este modelo se basaba en una construcción cladística sobre las divergencias de un número considerable de muestras de ADN mitocondrial (mDNA), y también buscaba apoyo

en un cálculo —con base gratuitamente asumida— del número de generaciones que sería preciso remontar hasta llegar a una única abuela mitocondrial común. Más que contrastar resultados con evaluación crítica, se hicieron coincidir datos genéticos, arqueológicos y lingüísticos para reconstruir la evolución humana (Cavalli-Sforza *et al.*, 1988) dejando de lado los fósiles humanos y sus datos fiables. Trabajos posteriores tratan de profundizar en esta cuestión (Bräuer & Smith, 1992; Stringer, 1996). La acritud del debate subió, sobre todo, porque desde muy pronto se mezclaron otras cuestiones: el origen de la especie *Homo sapiens*, u origen de la «humanidad moderna» como especie distinta de la de Neandertal, y la identificación del último antecesor común de ambas.

Dejando el tratar estas últimas en el debate pertinente, sobre el modelo de evolución del género humano, recordemos brevemente algo que puede aclarar lo que sabemos y lo que no, sobre la extensión global de la humanidad moderna y sobre el final de los neandertales. Hay citas de modernos con datos de más de 34 Ka en Vélíka Pecina y en La Ferrasie B, y neandertales de hasta menos de 30 Ka en Zafarraya, Granada (Hublin *et al.*, 1995). Se ha pretendido identificar el cambio de neandertal a moderno con la transición de los conjuntos instrumentales y culturales del Paleolítico medio al Paleolítico superior, y representar éstos también como bruscos y de una vez. Pues bien, cotejando los datos de 131 sitios y niveles de Europa y Próximo Oriente con conjuntos musterienses (36) de menos de 46 Ka, epi-musterienses (35), proto-auriñacienses (primer dato) y epimusterienses (último dato) se ve que ello ocurrió a lo largo de un tramo que va desde hace más de 44 hasta menos de 30 Ka; los del Paleolítico superior son frecuentes desde hace más de 40 Ka y los epimusterienses lo son hasta hace menos de 32 Ka (Aguirre, 1995; Meignen, 1996; Cabrera & Bernaldo de Quirós, 1996; Bar Yosef, 1996). Fósiles «modernos», como los de Qafzeh (c. 90 Ka), van asociados con conjuntos mesopaleolíticos, «musterienses», igual que los neandertales, hasta hace poco más de 40 Ka.

¿Llegaron a ser «especie»?

El fenómeno fue importante en la evolución humana y en realidad algo rápido, y merece estudiarse y analizarse en profundidad no ignorando o negando proximidades reales. La presión de factores ecológicos no parece haber sido fuerte: el lapso de tiempo se incluye en el Episodio OIS 3, tibio más que cálido y con oscilaciones frescas a frías entre hace 50 y 40 Ka (Burjachs & Juliá, 1996). Más que a crudeza ambiental, cabe achacar la sustitución a presión del grupo moderno, por su mejor organización, eficacia y éxito demográfico, sin que se excluyan incompatibilidades génicas tardías. Hay muestras de que hubo proximidad geográfica contemporánea, e intercambio cultural entre los tipos humanos y modos de trabajo mixtos entre hace 43 y 39/38 Ka. La exclusión total del mestizaje en todo ese tiempo, o desde más antiguo no llega a probarse; no puede excluirse esta interpretación para los cráneos de Irhoud, (Aguirre, 1995) (Figura 44). No faltan objeciones a la afirmación

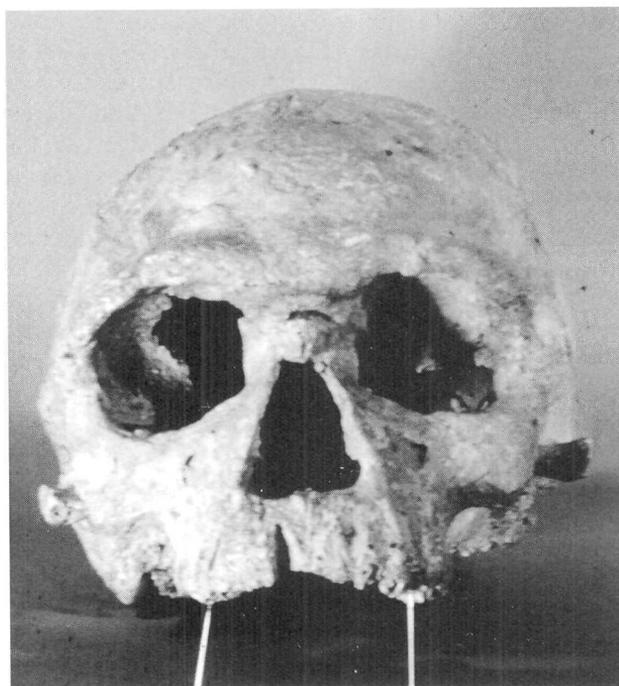


Figura 44. Cráneo 2, de los tres de Yebel-Irboud, Marruecos, de hace unos 90.000 años, asociado a industria musteriense (Modo 3). La forma del cráneo neural es típica de neandertales; el cráneo facial, en especial la región maxilo-malar es típicamente moderna. Resulta difícil excluir el mestizaje o intercambio génico, sin otra explicación más conforme a evidencias. (Obsequio de E. ENOUCHI).

de Frayer (1992) de que lo hubo en Centroeuropa, y se ha presentado un esqueleto infantil con mezcla de rasgos de neandertal y modernos en Lagar Velho, Portugal, con dato c. 24,5 Ka (Duarte *et al.*, 1999).

Modernos más extendidos y variantes más antiguas

En cuanto a la expansión de la humanidad moderna, difiere algo el sentido en la hipótesis de origen local único y en la hipótesis de origen multilocal: habría que dilucidar esto primero, y separar la cuestión biológica de la cultural. A los fósiles con rasgos modernos de Border Cave y a los de Klasies River Mouth mezclados con otros que no los tienen se asignan por correlaciones entre 115 y 100 Ka (ver referencias en Aguirre, 1995); Omo-Kibish I, al sur de Etiopía, se data en 130 Ka (Day & Stringer, 1982); Qafzeh en el Corredor Levantino, en cerca de 88/92 Ka (Howell, 1999). También hay formas «modernas» precoces en China; rasgos derivados que se conservan como distintivos en las poblaciones actuales del este asiático van apareciendo en el cráneo de Dali, c. 200 Ka, en el de Jinniushan, y progresivamente en la amplia muestra de Xujiayao, 125-104 Ka (Wu, 1990; Wu & Poirier, 1995).

Por su parte, los conjuntos considerados Paleolítico superior, se reconocen en Sudáfrica entre 40 y 30 Ka, según los autores; en Europa desde hace en torno a 40 Ka en, al menos, cuatro sitios (Maroto *et al.*, 1996; Straus, 1996; Straus & Otte, 1996); al E del Mediterráneo, con superposición de hábitos técnicos (Meignen, 1996; Ginter *et al.*, 1996) desde hace c.43 Ka; en China y Corea hace c. 30 Ka. Distintivos personales de arte mueble se hallan desde hace más de 43 Ka en Bacho Kiro, y con un neandertal y epi-musteriense en Arcy-sur-Cure, hace 34 Ka. El arte rupestre se data entre hace 33 y 23 Ka en Europa, Africa, India, Oceanía y América (ver Aguirre, 1994). Ambos fenómenos fueron rápidos, pero no tajantes, sino con fases transicionales y de contacto en diversas regiones: no se niega el influjo de una población en expansión, pero tampoco cabe rechazar la aportación de las poblaciones locales en evolución progresiva. El conflicto genético, social o neurofuncional de los neandertales debe estudiarse aún en profundidad, y no extrapolarse.

El modelo evolutivo del género humano

Esta cuestión es más global y más decisiva para conocernos a nosotros mismos que la sustitución de los neandertales por los modernos en Europa. Se ha de tratar aparte, aun cuando la historia evolutiva de los neandertales sea un caso bastante bien conocido que ha de tenerse en cuenta.

La discusión entre el modelo de evolución multirregional de una especie a lo largo del tiempo (Thorne & Wolpoff, 1981; Wolpoff & Thorne, 1984; Wolpoff, 1996; Jelinek, 1985; Wu, 1990), y el de prevalencia y extensión de un linaje entre múltiples especies primero separadas y luego extinguidas (Cann *et al.*, 1987; Stoneking, 1983; Howell, 1996; 1999), puede superarse con un mejor análisis del

registro fósil que permita encontrar con qué modos de variación genética y fenética es compatible. Uno y otro buscan apoyo en modelos de dinámica genética, y en cálculos paleodemográficos de las poblaciones fósiles: la controversia no es entre genéticos y paleontólogos: uno y otro modelo tienen defensores genéticos y paleantropólogos. El fallo no estará en una de las ciencias o en un método, sino en el modo de usarlo. También hay que contar con los defectos de representatividad del registro fósil (Relethford, 1998), afectado por condicionantes tafonómicos y sedimentarios comentados más arriba. Esencialmente, el modelo de sustitución asume como punto de partida una evolución cladogenética, con producción de verdaderas especies, y la extinción de varias de ellas (Tattersall, 1999), todas menos una, y exige aislamiento genético entre las poblaciones fósiles. El modelo de dispersión moderna de un linaje único ignora las múltiples dispersiones que pudieron aportar genes africanos a Eurasia. Tampoco hay que excluir a priori movimientos en sentido contrario, N-S. El modelo multirregional trata de defender el flujo génico entre demos, para mantener la unidad específica de los humanos, por lo menos desde la crisis de diversidad de hace 1,9 Ma. Un discurso veraz por encima de las exageraciones o sesgos que afectan a estas controversias ha de incluir, tras una precaución para evitar desviaciones subjetivas, primero una consideración de las variaciones observadas y su dinámica; segundo, el examen de «tendencias» evolutivas participadas en grupos distintos; tercero, los efectos genéticos posibles de los aislamientos y encuentros entre poblaciones y los indicios que de ello puede o no haber en el registro fósil y su contexto. Será preciso distinguir entre segregación de rasgos, segregación de morfotipos y segregación de líneas filéticas y de especies.

Lo que ciertamente no procede es basar el discurso en el uso de términos equívocos que se usan en teorías más universales y discutibles sobre la evolución, como el de cambio «gradual», «imperceptible» que Rightmire (1990) echa en cara a los multirregionalistas. La precaución de evitar prejuicios o sesgos subjetivos es recomendada (Tattersall, 1996), quizás nunca lo bastante. En el centro del debate está la cuestión de si el género humano evoluciona dividiéndose en especies o manteniendo la unidad de una especie politípica: el punto de partida no puede ser un registro fósil humano ya preclasificado en distintas especies incomunicadas, pues lo que va a discutirse es si se dan o no casos de verdadera «especiación».

Un estudio sereno debe partir del examen de cómo y cuándo se presentan las variaciones, y cómo éstas aparecen seleccionadas. Las variantes se presentan, tras su aparición infrecuente en una población o demo antiguo, con frecuencia desigual en distintos demos; al final pueden o bien desaparecer en unos grupos terminales y prevalecer como característica en otro —tal es el caso del maxilar neumatizado de los neandertales—, o permanecer como característica general en todos los más recientes —como ocurre con la reducción progresiva de los molares posteriores y cambio del apoyo principal en la masticación—. En estos casos, se puede hablar de corriente evolutiva común —estrictamente no «gradual» (Jelinek, 1985)—; y reconocer estadios evolutivos transicionales con diferencias locales o regionales, que no están en contradicción con que el resultado termine siendo el mismo esencialmente y heredado en común. Valga también el ejemplo

del crecimiento encefálico, que es significativo desde las cladogénesis de hace c.2,7 Ma, y de hace c.1,9 Ma (Antón *et al.*, 1998) aunque no constante, y que se ha podido estudiar en más de 90 fósiles humanos, y en muestras démicas de N=5. El aumento del cerebro, el desarrollo diferencial de áreas cerebrales, el desarrollo de lenguaje gramatical, la reorganización de la bóveda craneana y del cráneo facial, tenidos por diagnósticos del género *Homo*, son tendencias mantenidas largos tiempos que pudieron progresar con índices diferentes en poblaciones o demos diversos y se están reestudiando con nuevas técnicas en estos años. En la selección y progreso de las variaciones influyen factores génicos y presiones ambientales, incluídas las situaciones geográficas y psicosociales.

De las etapas que comprende todo hecho evolutivo, a partir de la fecundación en organismos complejos —mayor o menor, de largo plazo o más rápido— y que son: interacción génica, desarrollo ontogénico, encuentro de la pareja y éxito de la prole, la primera, hasta ahora poco tenida en cuenta, cabe esperar que se estudie más en profundidad; la segunda está siendo también estudiada, pero deja poco registro en los conjuntos fósiles. Las presiones selectivas del ambiente actúan con mucha fuerza a lo largo de esta fase de crecimiento, y obviamente son decisivas en ella la compatibilidad y las incompatibilidades génicas.

La negación de intercambio génico en el modelo de origen unilocal de la humanidad moderna es gratuita. A veces se usan frases duras contra la afirmación de que rasgos típicos de modernos de Asia Oriental se encuentran ya en fósiles del Pleistoceno Medio: pero la evidencia subsiste, y favorece la hipótesis de un origen y evolución complejos de la humanidad moderna más que la irrupción reciente de un único linaje.

Entre los factores o procesos de dinámica genética se ha de contar, al comparar fósiles humanos, con el efecto fundador y derivas genéticas en casos de encuentro hipotéticos de poblaciones. La exageración de un rasgo o de un morfotipo por efecto del aislamiento geográfico tampoco se ha de excluir: éste ha podido ser el caso de los neandertales, cuyos rasgos distintivos aparecieron sucesivamente (Condemi, 1989), y que pudo conducir a una verdadera especiación, por aislamiento primero geográfico y luego reproductivo; pero también ha podido darse el caso contrario, conocido por Vavilov, de reencuentro con el grupo heterogéneo sin pérdida de flujo génico (Wolpoff *et al.*, 1984) —y esto puede explicar la mezcla de rasgos en Irhoud (Figura 44), Amud y Shanidar. No es aceptable, en metodología científica, la exclusión asumida y gratuita de mestizaje entre poblaciones o demos representados por fósiles. El aislamiento genético entre modernos y neandertales, más probablemente limitado a menos de hace 60.000 años por lo dicho, no tiene por qué extrapolarse a otras poblaciones fósiles afroasiáticas.

Es de notar, por otra parte, que muchas veces el menos especializado acaba progresando más a la larga, o encontrando la combinación morfofuncional más eficaz frente a los cambios. También, que la separación entre neandertales y modernos se hallaba lejos de estar decidida hace 300.000 años, y que la evolución no es tan lineal como llevaría a pensar el excesivo compromiso con la polaridad

entre rasgo plesiomorfo y rasgo apomorfo. Entre nueve rasgos del temporal y basi-craneales estudiados en la población de Atapuerca-SH y otros heidelbergenses europeos, Martínez y Arsuaga (1997) encuentran: uno apomórfico común de neandertales y modernos con «africanos del Pleistoceno Medio» (rasgo I); dos plesiomórficos presentes en neandertal, contra modernos (IV y V); dos plesiomórficos compartidos con modernos, contra neandertal (VII y VIII); un plesiomórfico común con modernos y neandertales, contra «*H. erectus*» (VI), y un rasgo exclusivo (autapomórfico) frente a todos los demás. Nada más lejos de un argumento que conduzca a certificar una distinción de especies en la época; antes al contrario, parece que se nos presenta un caso corriente de especie polimorfa y politípica (Figura 45). El polimorfismo respecto a otros rasgos craneales aparece evidente por las posiciones separadas que ocupan los cráneos 4 y

	Homo Habilis	Pleistoceno Inferior de África				Homo Erectus	Pleistoceno Medio de África	Pleistoceno Medio de Europa	Neandertales		Humanos modernos tempranos	Muestra de China
		SK-847	ER-3733	ER-3883	OH-9				1	2		
I. Escama temporal	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B	
II. Prominencia articular	A	B	A	B	B	B	C	C	C	B	B	
III. Proceso Presigloide	A	A	A	A	A	B	C	C	A	A	A	
IV. Pared glenoidal media	A	A	A	A	A	A*	A	A	A	B	B	
V. Orientación de la placa timpánica	A	B	A	A	B	B	A	A	A	B	B	
VI. Proceso estiloides	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A	
VII. Proyección del proceso mastoideo	-	-	-	-	-	A	A	A	B	A	A	
VIII. Tubérculo mastoideo anterior	A	-	A	A	A	A	A	A	A	A	A	
IX. Fosa digestiva	A	B	B	B	B	B	B	B	A	A	B	

Figura 45. Distribución de variantes de 9 rasgos del hueso temporal en cráneos humanos del Pleistoceno Inferior, del Pleistoceno Medio de África y Europa (los mesopleistocenos de China están incluidos en *H. erectus*), neandertales y modernos. (Modificado de Martínez y Arsuaga, en *Journal of Human Evolution*, vol. 33, 1997).

5 de Atapuerca-SH en los gráficos multivariados para la calota y para el occipital (Arsuaga *et al.*, 1997b); otro tanto se aprecia en la separación de individuos de una misma muestra —Arago, Kaphurin, Sangiran— respecto al Índice de robustez mandibular, que no guarda relación con el tamaño (área de la sección), al contrario que en los parántropos, en los que éste es netamente mayor (ver Wood & Van Noten, 1986: fig. 3, p. 125).

Un buen número de rasgos funcionalmente relevantes han evolucionado, más o menos, desde los ergásteres del Pleistoceno Inferior a los fósiles conocidos de la primera mitad del Pleistoceno Medio, y progresado en el mismo sentido en su segunda mitad y en los del Pleistoceno Superior, aunque asociados a otros rasgos diferenciales. No hay evidencia que haga constar que estos últimos representen una verdadera cladogénesis. Otros análisis no son tan claros como parece. Resulta extraño ver a las muestras de Qafzeh alejadas de los modernos o bien en extremos opuestos a los del «Paleolítico medio», siendo así que dichos fósiles son modernos anatómicamente, y asociados a industrias de Paleolítico medio (Turbón *et al.*, 1997). Puede la selección de rasgos y muestras sesgar o condicionar los resultados. El gran antecesor africano de la humanidad moderna, si no es el *H. ergaster*, es el antepasado común de éste y el *H. erectus* de Java (Figura 46).

En resumen, los posibles modelos de cambio evolutivo, en respuesta adaptativa a presiones ambientales, se han cotejado con los registros fósiles humanos, llegándose a la conclusión, como más conforme a éstos, de que en la mayoría de los casos la evolución coincide con algún cambio ambiental específico creciente, o con remodelaciones dramáticas del paisaje en pocas decenas de milenios por factores tectónicos, volcánicos o climáticos (Potts, 1999). El efecto selectivo de tendencias ambientales sobre las mutaciones génicas, a través de la expresión de éstas en variaciones morfofuncionales de las poblaciones, puede ser prolongado en unos periodos, y más violento o brusco en el caso de verdaderos eventos críticos (Feibel, 1997; 1999): de ahí que la respuesta de las poblaciones sea, bien la de «tendencias progresivas» seleccionadas, o la de éxodo, extinción o variación versátil, con cladogénesis en el caso de que se presente más de una respuesta adaptativa; pero dista mucho de ser uniforme.

Los casos de este tipo que parecen haberse presentado en la evolución homínida son: la cladogénesis, quizá doble, de la que arrancan los parántropos y los humanos, c.2,9 y c.2,8 Ma, y la que se produce hace c.1,9 Ma o poco menos en el género *Homo*. La especiación, si llegó a serlo realmente, de los neandertales puede explicarse por efecto de aislamiento poblacional prolongado y repetido —si bien no cabe excluir la expansión de algunas poblaciones al sudoeste, y al centro-este de Asia. Otras diferencias entre fósiles humanos pueden parecer magnificadas por vacío cronológico de datos, por la distancia geográfica o por la minuciosidad y multiplicidad de los análisis cladísticos; pero no dan para muchos eventos de especiación y extinción. Hay casi un millón de años entre Dmanisi y TD6; medio millón de años entre el último «*ergaster*» conocido y TD6; otro medio millón de años entre los de TD6 y los de SH. De

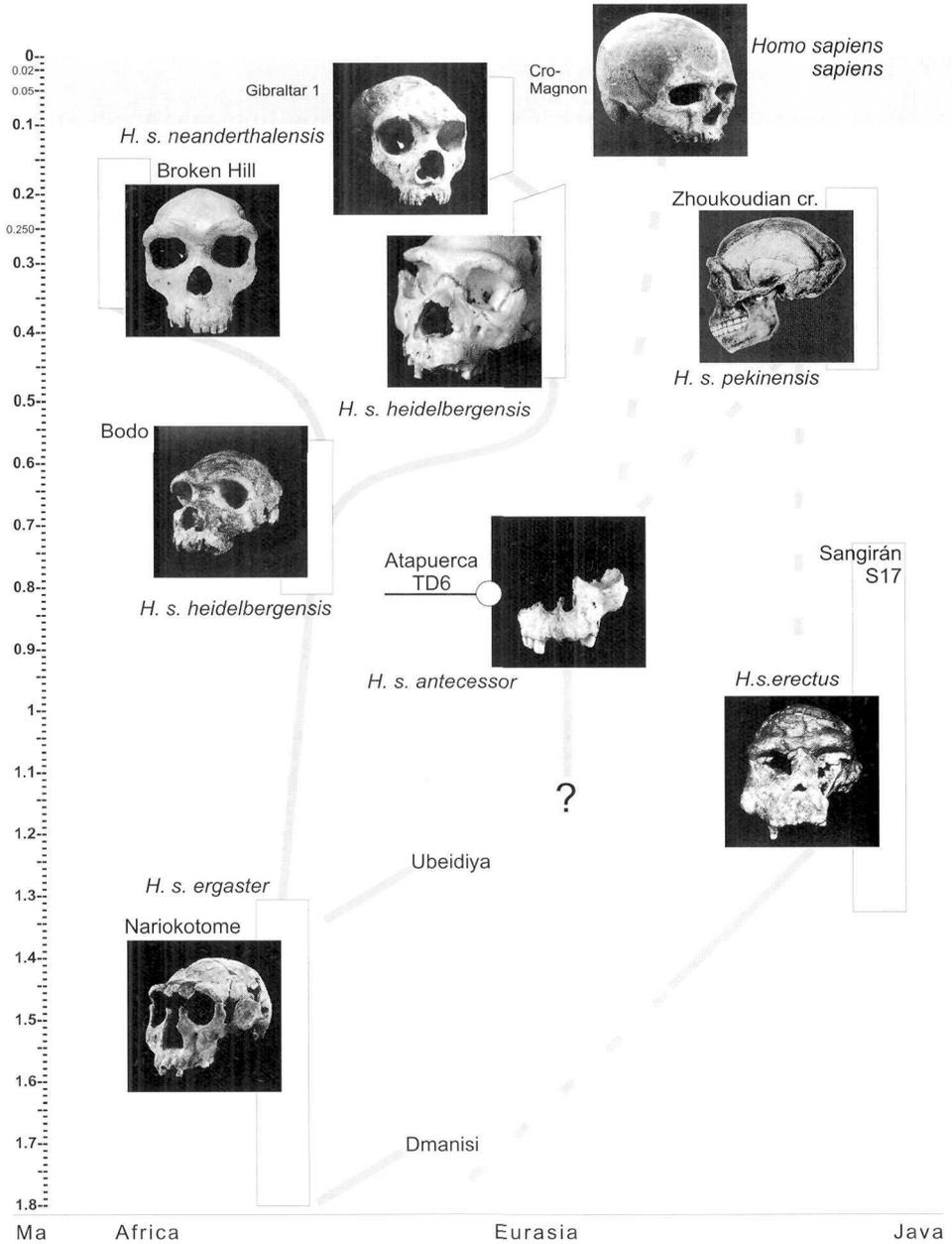


Figura 46. Distribución en geografía y tiempo de los fósiles que representan poblaciones humanas pretéritas, y relaciones filogenéticas más probables entre ellos. Observense los grandes vacíos de datos que urge ir llenando con nuevas exploraciones y estudios. (Equipo de Atapuerca y M. VELA).

una crisis de diversificación no salen necesariamente ni siempre especies nuevas. Y no hay que olvidar que hubo más de dos, y más de cuatro éxodos de Africa, y quizás algunos en el sentido inverso al de Moisés, el de Abraham hacia el Sur.

Para el futuro y para conocer mejor la evolución humana, queda, pues, encontrar más fósiles en las regiones centrales de Eurasia, y del tramo entre 1,3 y 0,5 Ma en Africa, poder analizar más finamente los modos de variación en las poblaciones fósiles humanas, trazar las vías, movimientos y encuentros, y liberarse de filtros subjetivos. Fósiles anatómicamente modernos fabricaron y utilizaron los mismos conjuntos de instrumentos que los neandertales durante varias decenas de milenios. El cambio al Paleolítico superior se sigue en varias etapas en tierras del este Mediterráneo. La disposición al progreso que encontraran los viajeros de hace 100.000 ó 40.000 años pudo no ser nula, sino parte de la herencia común, que se reaviva con los encuentros y con intercambio en la diversidad tanto génica como de hábitos y cultural.

Dicen los estudiosos que el imperativo délfico «*gnozi seautón*» no era una invitación al estudio científico, sino a la humildad, dirigido a los que se creen dioses. Pero no cabe duda de que la investigación científica de la evolución humana nos trae también esa convicción de que somos pasajeros pero útiles en una apasionante carrera de relevos.

BIBLIOGRAFÍA

- ADAM, K.D. (1954): Die zeitliche Stellung der Urmenschen-Fundschicht von Steinheim an der Murr innerhalb des Pleistozäns. *Eiszeitalter und Gegenwart*, 4/5:18-21.
- AGUIRRE, E. (1969a): Revisión sistemática de los *Elephantidae*. *Estudios Geológicos*, 25: 317-367.
- AGUIRRE, E. (1969b): Evolutionary History of the Elephant. *Science*, 164:1366-1367.
- AGUIRRE, E. (1970): Identificación de «Paranthropus» en Makapansgat. In: E. Beltrán (ed.)- *Crónica del XI Congreso Nacional de Arqueología, Mérida 1969*: 98-124. Zaragoza.
- AGUIRRE, E. (1993): Neandertales y evolución humana en Eurasia. Enfoques actuales de estudio y controversia. Neanderthals and human evolution in Eurasia. Present focuses of research and debate. In: M.I. MARTÍNEZ NAVARRETE (ed.). *Teoría y práctica de la Prehistoria: Perspectivas desde los extremos de Europa/ Theory and practice of Prehistory: views from edges of Europe*: 129-158. Universidad de Cantabria-CSIC, Santander. (bilingüe).
- AGUIRRE, E. (1994): Facts, dates and theory on the origin of modern humans. *Journal of Human Ecology*, 4 (1): 3-36.
- AGUIRRE, E. (1995): Origen de la humanidad moderna: la evidencia y tarea pendiente. *Coloquios de Paleontología*, 47: 71-116.
- AGUIRRE, E. (1996): Antecedentes y contextos del bipedismo vertical. In: A. VILADOT (ed.) *Significado de la postura y de la marcha humana*: 51-67. Editorial Complutense, Madrid.
- AGUIRRE, E. (ed.) (1998): *Atapuerca y la evolución humana*. Fundación Ramón Areces, Madrid.
- AGUIRRE, E. & LUMLEY, M.-A. (1977): Fossil Men from Atapuerca, Spain: Their Bearing on Human Evolution in the Middle Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 6: 681-688.

- AGUIRRE, E. & J. MORALES (1980). Relations between Neogene mammalian faunas of East Africa and those of the Mediterranean regions. In: R.E. LEAKEY & B.A. OGOT (eds.) *Proceedings of the 8th Panafrican Congress of Prehistory and Quaternary Studies*: 92-96. ILLMIAP, Nairobi.
- AGUIRRE, E., BASABE, J.M. & TORRES, T.J. (1976): Los fósiles humanos de Atapuerca (Burgos). *Zephyrus*, 26/27: 489-511.
- AGUIRRE, E., CARBONELL, E. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1987): *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. Junta de Castilla y León, Valladolid: 440 pp.
- AGUIRRE, E., VANGENGEIM, E.A., MORALES, J., SOTNIKOVA, M.V. & ZAZHIGIN, V.S. (1997): Plio-Pleistocene mammal faunas, an overview. In: J.A. VAN COUVERING (ed.) *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*: 114-128. Cambridge University Press.
- AIELLO, L. & DEAN, Ch., (1990): *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. Academic Press, London: 596 pp.
- AITKEN, M.J. (1995): Chronometric techniques for the Middle Pleistocene. In: W.R. ROEBROEKS & T. VAN KOLFSCHOTEN (eds.). *The earliest occupation of Europe*: 269-277. University of Leiden.
- ALBERDI, M.T., AZANZA, B., CERDEÑO, E. & PRADO, J.L. (1997): Similarity relationship between Mammal faunas and biochronology from Latest Miocene to Pleistocene in the Western Mediterranean area. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 90: 115-132.
- ALCOBÉ, S. (1942): El cráneo de Parpalló. In: L. PERICOT (ed.). *La cueva del Parpalló (Gandía)*: 272-274. CSIC, Madrid.
- ALCOBÉ, S. (1954): Der fossile Mensch Spanien. *Spanische Forschungen der Görressgesellschaft*, 11. Verlag Aschendorft.
- ALFÉREZ, F. (1985): Dos molares humanos procedentes del yacimiento del Pleistoceno medio de Pinilla del Valle (Madrid). *Trabajos de Antropología*, 19:303.
- ANDÉREZ, V. (1956): *Hacia el origen del hombre* (ed. póstuma a cargo de P.J. AZPEITIA). Universidad Pontificia, Comillas (Santander).- Publicaciones anejas a Miscelánea Comillas. Serie filosófica, v.5.
- ANDREWS, P. (1995): Ecological apes and ancestors. *Nature*, 376: 555-556.
- ANTÓN, S.C., AZIZ, F. & ZAIM, Y. (1998): Plio-Pleistocene *Homo*: Patterns and Determinants of Dispersal. *Dual Congress 1998 (Abstracts of Contributions*: 25.
- ANTÓN Y FERRÁNDIZ, M. (1903) (1927²): *Antropología o Historia Natural del Hombre*. Sucesores de Rivadeneira S.A., Madrid.

- ARSUAGA, J.L. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1984): Estudio de los restos humanos del yacimiento de la Cova del Tossal de la Font (Vilafamés, Castellón). *Cuadernos de Prehistoria y Arqueología Castellonenses*, 10: 19-34.
- ARSUAGA, J.L., GRACIA, A., MARTÍNEZ, I., BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ROSAS, A., VILLAVÉRDE, V. & FUMANAL, M.P. (1989): The human remains from Cova Negra (Valencia, Spain) and their place in European Pleistocene human evolution. *Journal of Human Evolution*, 18: 55-92.
- ARSUAGA, J.L., GRACIA, A., MARTÍNEZ, I. & LORENZO, C. (1996): The Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain) cranial evidence and the origin of Neandertals. In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 39-49. URV, Tarragona.
- ARSUAGA, J.L., BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. & CARBONELL, E. (eds.) (1997): *The Sima de los Huesos Hominid Site* (Special issue). *Journal of Human Evolution*, 33: 105-421.
- ARSUAGA, J.L., MARTÍNEZ, I., GRACIA, A. & LORENZO, C. (1997): The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution*, 33: 219-281.
- ARSUAGA, J.L., MARTÍNEZ, I., LORENZO, C., GRACIA, A., MUÑOZ, A., ALONSO, O. & GALLEGO, J. (1999): The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37: 431-457.
- ASCENZI, A., BIDDITTU, E., CASSOLI, P.F., SEGRE, A.G. & SEGRE-NALDINI, E. (1996): A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy. *Journal of Human Evolution*, 31:409-423.
- ASCENZI, A., MALLEGNI, F. & MANZI, G. (2000): Dernières acquisitions, concernant la crâne de Ceprano, Italie Centrale. In: - *Les premiers habitants de L'Europe. 10-15 avril 2000. Programme. Résumés des communications*: 77. MNHN. Paris.
- ASFAW, B., BEYENE, Y., SUWA, G., WALTER, R.C., WHITE, T.D., WOLDEGABRIEL, G. & YEMANE, T. (1992): The earliest Acheulean from Konso-Gardula. *Nature*, 360: 732-735.
- ASFAW, B., WHITE, T., LOVEJOY, O., LATIMER, B., SIMPSON, S. & SUWA, G. (1999): *Australopithecus garhi*: A new Species of Early Hominid from Ethiopia. *Science*, 284: 629-635.
- AURA TORTOSA, J.E., FERNÁNDEZ PERIS, J. & FUMANAL, P. (1993): Medio físico y corredores naturales: notas sobre el poblamiento paleolítico del País Valenciano. *Recerques del Museu d'Alcoi*, 2: 89-107.
- AYALA, F.J. & KIGER, J.A. (1984): *Genética moderna*. Omega, Barcelona. (Versión española).

- AZANZA, B., ALBERDI, M.T., CERDEÑO, E. & PRADO, J.L. (1997): Biochronology from latest Miocene to Middle Pleistocene in the Western Mediterranean area. A multivariate approach. *Mémoires Travaux E.P.H.E. Institut Montpellier*, 21: 567-574.
- AZZAROLI, A., COLALONGO, M.A., NAKAGAWA, H., PASINI, G., RÍO, D., RUGGIERI, G., SARTONI, S., SPROVIERI, R. (1997): The Pliocene-Pleistocene Boundary in Italy. In: J.A. VAN COUVERING (ed.) *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*: 141-155. Cambridge University Press.
- BAR-YOSEF, O. (1996): The Middle/Upper Paleolithic transition: a view from the Eastern Mediterranean. In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 79-94. URV, Tarragona.
- BARANDIARÁN, I. (y otros) (1973): *La Cueva de los Casares (en Riba de Saelices, Guadalajara)*. Excavaciones Arqueológicas en España, 76. D.G. de Bellas Artes, Madrid.
- BARDAJÍ, T., GOY, J.L., MÖRNER, N.-A., ZAZO, C., SILVA, P.-G., SOMOZA, L., DABRIO, C.-J. & BAENA, J. (1995): Towards a Plio-pleistocene chronostratigraphy in eastern Betic Basins (Espagne du SE). *Geodinamica Acta*, 8 (2): 112-126.
- BARDAJÍ, T., GOY, J.L., SILVA, P.G., ZAZO, C., MÖRNER, M.A., SOMOZA, L., DABRIO, C.J. & BAENA, J. (1997): The Plio-Pleistocene boundary in southeast Spain: a review. *Quaternary International* 40: 27-32.
- BASABE, J.M. (1966): El húmero premusteriense de Lezetxiki (Guipuzcoa). *Munibe*, 18: 13-22.
- BASABE, J.M. (1973): Dientes humanos del Musteriense de Axlor (Dima, Vizcaya). *Trabajos de Antropología*, 16: 187-202.
- BASABE, J.M. (1982): Restos fósiles humanos de la región vasco-cantábrica. *Cuadernos. Sección de Antropología y Etnología. Sociedad de Estudios Vascos*, 1: 69-83.
- BASABE, J.M. & BENNASAR, I. (1980): Algunos restos humanos del Paleolítico santanderino. *Actas, II Simposio de Antropología Biológica de España, Oviedo*: 653-666.
- BEHRENSMEYER, A.K. & BOBE, R. (1999): Change and continuity in Plio-Pleistocene faunas of the Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. In: J. LEE-THORP & H. CLIFT (eds.) *The environmental background to hominid evolution in Africa. INQUA XV International Congress. Book of Abstracts*: 20. University of Cape Town.
- BENDA, L. (ed.) (1995): *Das Quartär Deutschlands*. Gebrüder Borntraeger, Berlin: 408 pp.
- BERGGREN, W.A., HILGEN, F.J., LANGEREIS, C.G., KENT, D.V., OBRADOVICH, J.D., RAFFI, I., RAYMO, M.E., & SHACKLETON, N.J. (1995): Late Neogene Chronology: New perspectives in high resolution stratigraphy. *GSA Bulletin*, 107 (11): 1272-1287.

- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1996): European Middle Pleistocene human mortality patterns. The case of the Atapuerca-SH hominids. In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 21-38. URV, Tarragona.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. & NICOLÁS, M.E., (1997): Palaeodemography of the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominid sample. *Journal of Human Evolution*, 33 (2/3): 333-355.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ARSUAGA, J.L. & CARBONELL, E. (eds.) (1995): *Evolución humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca*, 2 vol. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ARSUAGA, J.L., CARBONELL, E., ROSAS, A., MARTÍNEZ, I. & MOSQUERA, M. (1997): A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans. *Science*, 276: 1392-1395.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ARSUAGA, J.L., CARBONELL, E. & RODRÍGUEZ, J. (eds.) (1999a): *Atapuerca. Nuestros antecesores*. Junta de Castilla y León - CSIC, Madrid.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., CARBONELL, E. & ARSUAGA, J.L. (eds.) (1999b): *Gran Dolina Site: TD6 Aurora Stratum (Burgos, Spain)*. Special Issue, *Journal of Human Evolution*, 37 (3/4): 309-700.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ROSAS, A., CARBONELL, E., NICOLÁS, M.E., RODRÍGUEZ, J. & ARSUAGA, J.L. (1999c): A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96: 4210-4213.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ROSAS, A. & NICOLÁS, M. E. (1999 d): Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37:523-566.
- BISCHOFF, J.L., FITZPATRICK, J.A., LEÓN, L., ARSUAGA, J.L., FALGUÈRES, C., BAHAIN, J.J. & BULLEN, T. (1997): Geology and preliminary dating of hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *Journal of Human Evolution*, 33 (2/3): 109-154.
- BONDE, N. (1989), *Erectus* and *neanderthalensis* as species or subspecies of *Homo* with a model of speciation in Hominids. In: G. GIACOBINI (ed.) *Hominidae*: 205-208. Jaca Book, Milan.
- BONNEFILLE, R., JOLLY, D., CHALIE, F. & PEYRON, O. (1999): Reconstructing biomes and climatic parameters at hominid sites (Example from Hadar, Ethiopia). In: J. LEE-THORP & H. CLIFT (eds.) *The environmental background to hominid evolution in Africa*. INQUA XV International Congress. *Book of Abstracts*: 28. University of Cape Town.

- BOULE, M. (1923): (2.^a ed.). *Les Hommes fossiles*, Paris.
- BOYD, W.C. (1950): *Genetics and the Races of Man*. Little, Brown and Company, Boston: 453 pp.
- BRÄUER, G. (1981): New evidence on the transitional period between Neanderthal and modern man. *Journal of Human Evolution*, 10: 467-474.
- BRÄUER, G. & SCHULTZ, M. (1996): The morphological affinities of the Plio-Pleistocene mandible from Dmanisi, Georgia. *Journal of Human Evolution*, 30: 445-481.
- BRÄUER, G. & SMITH, F.H. (eds.) (1992): *Continuity or Replacement Controversies in Homo sapiens Evolution*. Balkema, Rotterdam.
- BREITINGER, E. (1955): Das Schädelfragment von Swanscombe und das «Praesapiens Problem». *Mitteilungen des Anthropologischen Gesellschaft*, 84: 1-45.
- BROMAGE, T.G. (1985): Taung Facial remodelling; a growth and development study. In: P.V. TOBIAS (ed.) *Hominid Evolution: Past, Present and Future*: 239-246. Alan Liss, New York.
- BROMAGE, T.G., SCHRENK, F. & ZONNEVELD, F.W. (1995): Paleoanthropology of the Malawi Rift: an early hominid mandible from the Chiwondo Beds, northern Malawi. *Journal of Human Evolution*, 28: 71-108.
- BROWN, F.H., McDOUGALL, I., DAVIES, T. & MAIER, R. (1985): An integrated Plio-Pleistocene chronology for the Turkana basin. In: E. DELSON (ed.) *Ancestors: The Hard Evidence*: 82-90. Alan Liss, New York.
- BRUNET, M., BEAUVILAIN, A., COPPENS, Y., HEINZ, E., MOUTAYE, A.H.E. & PILBEAM, D. (1995): The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature*, 378: 273-275.
- BURJACHS, F. & JULIA, R. (1996): Palaeoenvironmental evolution during the Middle-Upper Palaeolithic transition in the NE of the Iberian Peninsula. In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.). *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 377-383. URV, Tarragona.
- BUTZER, K.W. (1977): Environment, Culture and Human Evolution. *American Scientist*, 65(5): 572-584.
- CABRERA, V. & BERNALDO DE QUIRÓS, F. (1996): The origins of the Upper Palaeolithic: a Cantabrian perspective. In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 251-265.
- CAMPBELL, B. (1963): Quantitative Taxonomy and Human Evolution. In: S.L. WASHBURN (ed.) *Classification and Human Evolution*. Wenner-Gren Foundation, New York: 50-74 - Viking Fund Publications in Anthropology, No. 37.

- CAMPILLO, D. (1993): *Paleopatología. Los primeros vestigios de la enfermedad*, 2 vol.: 168 & 124 pp. Fundación Uriach, Barcelona. Col. Histórica de Ciencias de la Salud, nn. 4 y 5.
- CANN, R.L. STONEKING, M. & WILSON, A.C. (1987): Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 325: 31-36.
- CARBONELL, E. & VAQUERO, M. (eds.) (1996): *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans. Cultural change and human evolution: the crisis at 40 Ka BP*. URV, Tarragona: 446 pp.
- CARBONELL, E., BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ARSUAGA, J.L., DÍEZ, J.C., ROSAS, A., CUENCA-BESCÓS, G., SALA, R., MOSQUERA, M. & RODRÍGUEZ, X.P. (1995): Lower Pleistocene Hominids and Artifacts from Atapuerca-TD-6 (Spain). *Science*, 269: 826-830.
- CARBONELL, E., MOSQUERA, M., RODRÍGUEZ, X.P., SALA, R. & VAN DER MADE, J. (1999a): Out of Africa: The Dispersal of the Earliest Technical Systems Reconsidered. *Journal of Anthropological Archaeology*, 18:119-136.
- CARBONELL, E., ROSAS, A. & DÍEZ, J. C. (eds.) (1999b): *Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León, Valladolid. Arqueología en Castilla y León, Memorias, 7: 390 pp.
- CARRETERO, J.M., ARSUAGA, J.L. & LORENZO, C. (1997): Clavicles, scapulae and humeri from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 33: 357-408.
- CARRETERO, J.M., LORENZO, C. & ARSUAGA, J.L. (1999): Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor*. *Journal of Human Evolution*, 37: 459-499.
- CARRIÓN, J.S., FUMANAL, M.P. & ITURBE, G. (1993): Le secuencia polínica de Cova Beneito en su marco litoestratigráfico, arqueológico y geocronológico. In: M. FUMANAL & J. BERNABEU (eds.). *Estudios sobre Cuaternario*: 139-148. AEQUA, Universidad de Valencia.
- CARRION, J.S., MUNUERA, M., NAVARRO, C., BURJACHS, F., DUPRÉ, M. & WALKER, M.J. (1999): The palaeoecological potential of pollen records in caves: the case of Mediterranean Spain. *Quaternary Science Reviews*, 18: 1061-1073.
- CARVALLO, J. (1960): *Investigaciones prehistóricas II*. Publicaciones Museo Provincial de Prehistoria, Santander.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. (1989): The last 100.000 years of human evolution: the vantage points of genetics and archaeology. In: G. GIACOBINI (ed.) *Hominidae*: 401-414. Jaca Book, Milan.
- CAZURRO, M. (1909): Las cuevas de Serinyá y otras estaciones prehistóricas del NE de Cataluña. *Anuari del Institut d'Estudis Catalans*, 2: 24-25.

- CELA-CONDE, C.J. (1996): Bipedal/Savanna/Cladogeny Model. Can It Still Be Held? *Hist. Philosophy Life Sciences*, 18: 213-224.
- CELA-CONDE, C.J. (1998): The problem of hominoid systematics, and some suggestions for solving it. *South African Journal of Science*, 94: 255-262.
- CELA-CONDE, C.J., MARTÍNEZ CONTRERAS, J., GUTIÉRREZ LOMBARDO, R. & VERA CORTÉS, J.L. (eds.) (1997): *Aspectos de la evolución humana*. Ediciones de *Ludus Vitalis*, México.
- CERLING, T.E., EHRLERINGER, J.R. & HARRIS, J. (1999): Atmospheric CO₂, terrestrial ecology and mammalian evolution. In: LEE-THORP & H. CLIFT (eds.) *The environmental background to hominid evolution in Africa*. INQUA XV International Congress, *Book of Abstracts*: 37-38. University of Cape Town.
- CERVERA, J., ARSUAGA, J.L., CARBONELL, E. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1998): (1999, 2^a ed.). *Atapuerca. Un millón de años de historia*. Plot Ediciones-Editorial Complutense, Madrid.
- CHAVAILLON, J. (1982): Position chronologique des hominidés fossiles d'Éthiopie. In: H. de LUMLEY (ed.) *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles*. 1er Congrès International de Paléontologie Humaine, Nice 1982 (Préirage) v.2: 766-797. CNRS, Nice.
- CHIARELLI, B. (1962): Comparative morphometric analysis of primate chromosomes. I. The chromosomes of anthropoid apes and of man. *Caryologia*, 15: 99-121.
- CLARK, J.D., ASFAW, B., ASSEFA, G., HARRIS, J.W.K., KURASHINA, H., WALTER, R.C., WHITE, T.D. & WILLIAMS, M.A.J. (1984): Palaeoanthropological discoveries in the Middle Awash Valley, Ethiopia. *Nature*, 307: 423-428.
- CLARK, J.D., de HEINZELIN, J., SCHICK, K.D., HART, W.K., WHITE, T.D., WOLDEGARIBRIEL, G., WALTER, R.C., SUWA, G., ASFAW, B., VRBA, E. & HAILE-SELASSIE, Y. (1994): African *Homo erectus*: Old Radiometric Ages and Young Oldowan Assemblages in the Middle Awash Valley, Ethiopia. *Science*, 264: 1907-1910.
- CLARKE, R.J. (1985): Early acheulean with *Homo habilis* at Sterkfontein. In: P. V. TOBIAS (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present and Future*: 289-298. Alan Liss, New York.
- CLARKE, R.J. (1998): First ever discovery of a well-preserved skull and associated skeleton of *Australopithecus*. *South African Journal of Science*, 94: 460-463.
- CLARKE, R.J. & TOBIAS, P.V. (1995): Sterkfontein Member 2 Foot Bones of the Oldest South African Hominid. *Science*, 269: 521-524.
- COMAS, J. (1966): El género «Homo» y su posición filogenética en la familia «Hominidae». In: CRUSAFONT, MELÉNDEZ & AGUIRRE (eds.) *La evolución*: 813-836. BAC, Madrid. (4.^a ed., 1986).

- CONDEMI, S. (1989): Décalage dans l'apparition des traits néandertaliens sur le crâne. In: G. GIACOBINI (ed.) *Hominidae*: 357-362. Jaca, Milan.
- COOKE, H.B.S. (1997): Plio-Pleistocene deposits and the Quaternary boundary in sub-Saharan Africa. In: J. VAN COUVERING (ed.). *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*: 254-263. Cambridge University Press.
- COON, C.S. (1962): *The origin of races*. Knopf, New York.
- CORBELLA, J., CARBONELL, E., MOYÀ, S. & SALA, R. (2000): *Sapiens. El llarg camí dels homínids cap a la intel·ligència*. Edicions 62, Barcelona.
- CORTADA, T., MAROTO, J. & SOLER, N. (1987): La dent humaine de la Grotte de Mollet I (Girona, Espagne). In: G. GIACOBINI (ed.) *2ème. Congrès International de Paléontologie Humaine, Turin, 1987. Résumés des Communications*: 201-202. Turin.
- CRUSAFONT, M., TRUYOLS, J. & AGUIRRE, E. (1961): *El hombre en la cumbre del proceso evolutivo*. Publicaciones de la Junta de Cultura de Vizcaya, Bilbao.
- CRUSAFONT, M., MELÉNDEZ, B. & AGUIRRE, E. (eds.) 1966 (1986⁴): *La Evolución*. BAC, Madrid: 1159 pp.
- CZELUSNIAK, J. & GOODMAN, M. (1998): Where DNA Sequences Place *Homo sapiens* in a Phylogenetic Classification of Primates. *Dual Congress 1998 - Abstracts of Contributions*: 14.
- D'ANCONA, H. (1966): *Tratado de Zoología*, 2 vol. Labor, Barcelona.
- DAY, M.H. & STRINGER, C.B. (1982): A reconsideration of the Omo Kibish remains and the erectus-sapiens transition. In: *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*, v.2: 814-846.
- DEAN, D., HUBLIN, J.-J., ZIEGLER, R. & HOLLOWAY, R. (1994): The middle Pleistocene preneandertal partial skull from Reilingen (Germany). *American Journal of Physical Anthropology*, supplement 18:77.
- DeMENOCA, P.B. (1995): Pleistocene African Climate. *Science*, 270: 53-59.
- DÍAZ DEL OLMO, F. & BAENA, R. (1997): Interpretación de la secuencia general del Guadalquivir (Valle Medio y Bajo): Terrazas fluviales y Paleolítico. In: J.RODRÍGUEZ-VIDAL (ed.) *Cuaternario Ibérico*:273-282. AEQUA, Huelva.
- DÍEZ, J.C. (1991): La grotte de Valdegoba (Huérmeces, Burgos, Espagne). Un gisement du Paléolithique moyen avec des restes humains. *L'Anthropologie*, 95(1): 329-330.
- DÍEZ, J.C., FERNÁNDEZ-JALVO, Y., ROSELL, J. & CÁCERES, I. (1999): Zooarchaeology and taphonomy of Aurora Stratum (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37: 623-652.

- DOBZHANSKY, T. (1963); 1965 (2.^a). *Evolution, Genetics, & Man*. John Wiley & Sons, New York: 398 pp.
- DOMINGO, F. (ed.) (1993): *Ibeas-Atapuerca. Primeros pobladores*. Publicaciones de ACAHIA, Ibeas.
- DUARTE, C., MAURICIO, J., PETTITT, P.B., SOUTO, P., TRINKAUS, E., VAN DER PLICHT, H. & ZILHAO, J. (1999): The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, 96: 7604—7609.
- DUTRILLAUX, B. (1985): Etude chromosomique des ancêtres de l'Homme. *L'Anthropologie*, 89: 125-133.
- EMILIANI, C. (1966): Paleotemperature analysis of Caribbean cores P6304-8 and P6304-9 and a generalized temperature curve for the past 425,000 years. *Journal of Geology*, 74: 109-126.
- EVERNDEN, J.F. & CURTIS, G.H. (1965): Potassium-Argon dating of Late Cenozoic rocks in East Africa and Italy. *Current Anthropology*, 6: 343-385.
- FALGUÈRES, C., SHEN, G. & YOKOYAMA, Y. (1988): Datation de l'aven d'Orgnac III: comparaison par les méthodes de la résonance de spin électronique (ESR) et du déséquilibre des familles de l'uranium. *L'Anthropologie*, 92: 727-730.
- FALGUÈRES, C., BAHAIN, J.-J., YOKOYAMA, Y., ARSUAGA, J.L., BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., CARBONELL, E., BISCHOFF, J.L. & DOLO, J.-M. (1999): Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution*, 37: 343-352.
- FEIBEL, C.S. (1997): Debating the Environmental Factors in Hominid Evolution. *GSA Today*, 7 (3): 1-7.
- FEIBEL, C.S. (1999): Geological context for hominid evolution from the Turkana Basin, East Africa. In: J. LEE-THORP & H. CLIFT (eds.). *The environmental conditions to hominid evolution in Africa. INQUA XV International Congress. Book of Abstracts*: 60. University of Cape Town.
- FEIBEL, C.S., HARRIS, J.M. & BROWN, F.H. (1991): Neogene paleoenvironments of the Turkana Basin. In: J.M. HARRIS (ed.) *Koobi Fora Research Project*, vol. 3. *Stratigraphy, artiodactyls and paleoenvironments*: 321-370. Clarendon Press, Oxford.
- FERNÁNDEZ-GALIANO, E. & GONZÁLEZ ALONSO, S. (1999): Retrato de un hombre singular. In: - *Homenaje a Don Ángel Ramos Fernández (1926-1998)* v.1.: 27-31. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y., DÍEZ, J.C., CÁCERES, I. & ROSELL, J. (1999): Human cannibalism in the Early Pleistocene of Europe (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37: 591-622.

- FERNÁNDEZ PERIS, J., GUILLEM, P.M. & MARTÍNEZ VALLE, R. (1997): *Cova del Bolomor. Els primers habitants de les terres valencianes*. Diputació de València.
- FRAYER, D.W., (1992): Evolution at the European edge: Neanderthal and Upper Paleolithic relationships. *Préhistoire européenne*, 2: 9-69.
- FUMANAL, M.P. (1993): El yacimiento premusteriense de la Cova de Bolomor (Tavernes de la Vallidigna, País Valenciano). *Cuadernos de Geografía*, 54: 223-248.
- FUSTÉ, M. (1953): Parietal neandertalense de Cova Negra (Játiva): *Trabajos varios del S.I.P.*, 17: 1-32.
- FUSTÉ, M. (1956): Morfología cerebral de un ejemplar neandertalense procedente de la cueva de la Carigüela en Piñar (Granada). *Trabajos del Instituto «Bernardino de Sabagún» de Antropología y Etnología*, 12: 27-39.
- FUSTÉ, M. (1958): Endocranialer Ausguss des Neandertaler Parietale von Cova Negra. *Anthropologische Anzeiger*, 21: 268-273.
- FUSTÉ, M. (1964): Restos humanos paleolíticos de la Cueva de Nerja. *XXVIII Congreso Luso-Español para el Progreso de las Ciencias, Madrid*.
- GABUNIA, L.K. (1992): Der menschliche Unterkiefer von Dmanisi (Georgien, Kaukasus). *Jahrbuch des Römisch-Germanisches Zentralmuseums Mainz*, 39: 185-208.
- GABUNIA, L.K., JÖRIS, O., JUSTUS, A., LORDKIPANIDZE, D., MUSCHELIS-VILL, A., NIORADZE, M., SWISHER, C.C. & VEKUA, A. (1999): Neue Hominidenfunde des Altpaläolithischen Fundplatzes Dmanisi (Georgien, Kaukasus) im Kontext aktueller Grabungsergebnisse. *Archäologisches Korrespondenzblatt*, 29: 451-488.
- GARCÍA SÁNCHEZ, M. (1960): Restos humanos del Paleolítico medio y superior y del Neo-eneolítico de Piñar (Granada). *Trabajos del Instituto «Bernardino Sabagún» de Antropología y Etnología*, 15: 17-22.
- GARCÍA SÁNCHEZ, M. (1986): Estudio preliminar de los restos neandertalenses del Boquete de Zafarraya (Alcaucín, Málaga). *Actas del Congreso «Homenaje a Luis Siret (1934-1984)»*: 94-105.
- GARCÍA-ANTÓN, M. (1995): Paleovegetación del Pleistoceno Medio de Atapuerca a través del análisis polínico. In: M. BERMÚDEZ DE CASTRO, J.L., ARSÚAGA & E. CARBONELL (eds.) *Evolución humana en Europa y los yacimientos de la Sierra de Atapuerca vol.1*: 147-165. Junta de Castilla y León, Valladolid (bilingüe).
- GARRALDA, M.D. (1975): Nuevos restos humanos de la Cueva del Parpalló. *Archivos de Prehistoria levantina*, 14: 37-47.
- GARRALDA, M.D. (1976): Dientes humanos del Magdaleniense de Tito Bustillo. In: J.A. MOURE & M. CANO (eds.) *Excavaciones en la Cueva de Tito Bustillo (Asturias)*: 195-200. Instituto de Estudios Asturianos, Oviedo.

- GARRALDA, M.D. (1981): Las mandíbulas de Balmori y Mazaculos II (Asturias). Estudio antropológico. *Boletín del Instituto de Estudios Asturianos*, 103: 595-603.
- GARRALDA, M.D. (1982): El cráneo asturiense de Cuartermenero (Llanes, Asturias). *Kobie*, 12:31-32.
- GARRALDA, M.D. (1986a): The Azilian Man from Los Azules Cave I (Cangas de Onís, Oviedo, Spain). *Human Evolution*, 1(5): 431-448.
- GARRALDA, M.D. (1986b): Human remains from Solutrean Levels at La Riera Cave. In: L. STRAUS & G.A. CLARK (eds.) *La Riera Cave. Stone Age Hunter-Gatherer Adaptations in Northern Spain*: 323-324. Arizona State University, Anthropological Research Papers, 36.
- GARRALDA, M.D. (1989a): Upper Paleolithic human remains from El Castillo Cave (Santander, Spain). In: G. GAICOBINI (ed.) *Hominidae*: 479-482. Jaca Book, Milan.
- GARRALDA, M.D. (1989b): Les populations post-paléolithiques d'Espagne: morphologie, culture et écologie. In: J. HERSHKOVITZ (ed.) *People and Culture in Change. B.A.R. International Series*, 508: 505-516.
- GARRALDA, M.D. & VANDERMEERSCH, B. (1994): Nuevos datos sobre el paleolítico superior. Los solutrenses de cova Beneito (Alicante). In: C. BERNIS *et al.* (eds.) *Biología de las poblaciones humanas: problemas metodológicos e interpretación ecológica*: 63-74. Universidad Autónoma de Madrid.
- GERAADS, D. & TCHERNOV, E. (1983): Fémurs humains du Pleistocène Moyen de Gesher Benot Ya'akov (Israël). *L'Anthropologie*, 87: 138-141.
- GIBERT, J. (ed.) (1992): *Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia*. Ayuntamiento de Orce (Granada).
- GIBERT, J. & PONS-MOYÀ, J. (1984): Estudio morfológico de la falange del género *Homo* de Cueva Victoria (Cartagena, Murcia). *Paleontologia i Evolució*, 18: 49-56.
- GIBERT, J., CAMPILLO, D. & GARCÍA, E. (eds.) (1989): *Los restos humanos de Orce y Cueva Victoria*. Institut Paleontològic Dr. M. Crusafont. Diputació de Barcelona: 452 pp.
- GIBERT, J., SÁNCHEZ, F. GIBERT, L. & RIBOT, F. (eds.) (1999): *The Hominids and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia. Proceedings of the International Conference of Human Paleontology. Orce 1995*. Ayuntamiento de Orce (Granada): 503 pp.
- GILES, F., GUTIÉRREZ, J.M., MATA, E. & SANTIAGO, A. (1996): Laguna de Medina, Bassin du fleuve Guadalete (Cádiz, Espagne): Un gisement acheuléen ancien dans le cadre des premières occupations humaines de la péninsule Ibérique. *L'Anthropologie*, 100: 507-528.

- GINGERICH, P.D. (1985): Nonlinear Molecular Clocks and Ape-Human Divergence Times. In: P.V. TOBIAS (ed.) *Hominid Evolution. Past, Present and Future*: 411-416. Alan Liss, New York.
- GINTER, B., KOZLOWSKI, J.K., LAVILLE, H., SIRAKOV, N. & HEDGES, R.E.M. (1996): Transition in the Balkans: news from the Temnata Cave, Bulgaria. In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 169-200. URV, Tarragona.
- GOLOVANOVA, L.V. & DORONICHEV, V.B. (2000): Les industries du paléolithique inférieur dans le Caucase du Nord. In: - *Les premiers habitants de L'Europe, 10-15 avril 2000. Programme. Résumés des communications*: 129. MNHN. Paris.
- GONZÁLEZ ECHEGARAY, J. & FREEMAN, L.G. (1978): Los restos humanos auriñacienses de Cueva Morín. In: M.D. GARRALDA & R.M. GRANDE (eds.) *I Simposio de Antropología Biológica de España*: 145-148. Madrid.
- GONZÁLEZ ECHEGARAY, J., GARCÍA GUINEA, M.A., BEGINES, A. & MADARIAGA, B. (1962): La Cueva de La Chora (Santander). *Excavaciones Arqueológicas en España*, 26.
- GRICHUK, V.P. (1997): Late Cenozoic changes of flora in extra-tropical Eurasia in the light of paleomagnetic stratigraphy. In: J.A. VAN COUVERNING (ed.) *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*: 104-113.
- GROVES, C.P. (1998): The Taxonomy of Hominidae: Congruence Between Morphology and Molecules. *Dual Congress 1998-Abstracts of Contributions*: 15.
- GRÜN, R., SCHWARCZ, H.P. & SYMELA, S. (1987): Electron spin resonance dating of tooth enamel. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 24: 1022-1037.
- GRÜN, R. (1996): A re-analysis of electron spin resonance dating results associated with the Petralona hominid. *Journal of Human Evolution*, 30: 227-241.
- HAY, R.L. (1967): Preliminary notes on the stratigraphy of Beds I-IV, Olduvai Gorge, Tanganyika. In: L.S.B. LEAKEY (ed.) *Olduvai Gorge 1951-61, v.1 A preliminary report on the geology and fauna*: 94-100. Cambridge University Press.
- HAQ, B.U., HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. (1988): Mesozoic and Cenozoic Chronostratigraphy and Eustatic Cycles. In: WILGUS *et al.* (eds.) *Sea-level changes. An integrated approach*: 71-108. Special Publications Soc. of Econ. Paleontology and Mineralogy, n. 42. Tulsa.
- HARRIS, J.W.K. (1983): Cultural beginnings: Plio-Pleistocene archaeological occurrences from the Afar, Ethiopia. In: N. DAVID (ed.) *African Archaeological Review*, 1: 3-31. Cambridge University Press.
- HEINZELIN, J. de (ed.) (1983): *The Omo Group*. 2 vol. Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren.- Annales, n° 85.

- HEINZELIN, J. De, CLARK, J.D., WHITE, T., HART, W., RENNE, P., WOLDE-GABRIEL, G., BEYENE, Y. & VRBA, E. (1999): Environment and Behavior of 2.5-Million-year-Old Bouri Hominids. *Science*, 284: 625-629.
- HELLER, F. & WANG, J. (1991): Magnetism of Quaternary sediments: Loess in China. *Special Proceedings, Review Reports. XIII INQUA 1991 China*: 88-97. INQUA, Beijing.
- HEMMER, H. (1972): Notes sur la position phylétique de l'homme de Petralona. *L'Anthropologie*: 76:155-162.
- HEMMER, H. (1979): Bemerkungen zur phylogenetischen Stellung des Menschen von Petralona. *Mémoires de la Société Hellénique d'Anthropologie*, 48: 55-62.
- HENNIG, G.J., HERR, W., WEBER, E. XIROTIRIS, N.I. (1981): ESR-dating of the fossil hominid cranium from Petralona Cave, Greece. *Nature*, 292: 533-536.
- HENNIG, G.J., GRÜN, R. & BRUNNACKER, K. (1982): Speleothemes, Travertines and Paleoclimate. *Quaternary Research*, 20: 1-29.
- HERNÁNDEZ-PACHECO, E. & OBERMAIER, H. (1915): *La mandíbula neandertaloides de Bañolas*. Comisión de Investigaciones Paleontológicas y prehistóricas, 6. Madrid.
- HILL, A. (1984): Hyaenas and Hominids: Taphonomy and Hypothesis Testing. In: - *Hominid Evolution*: 111-128. Academic Press, London.
- HILL, A. (1988): *Taphonomy*. In: I. TATTERSALL, E. DELSON & J. VAN COUVERING (eds.). *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory*: 562-566. Garland, New York.
- HILL, A., & WARD, S. (1988): Origin of the Hominidae: The record of African Large Hominoid Evolution Between 14 My and 4 My. *Yearbook of Physical Anthropology* 31: 49-83.
- HILL, A., WARD, S., DEINO, A., CURTIS, G. & DRAKE, R. (1992): Earliest *Homo*. *Nature*, 355: 719-722.
- HOWELL, F.C. (1957): The evolutionary significance of variation and varieties of Neanderthal man. *Quarterly Review of Biology*, 32: 330-347.
- HOWELL, F.C. (1960): European and Northwest African Middle Pleistocene Hominids. *Current Anthropology*, 1(3): 195-232.
- HOWELL, F.C. (1996): Thoughts on the Study and Interpretation of the Human Fossil Record. In: W.E. MEIKLE, F.C. HOWELL & N.G. JABLONSKI (eds.) *Contemporary Issues in Human Evolution*: 45. California Academy of Sciences, San Francisco.
- HOWELL, F.C. (1999): Paleo-Demes, Species Clades, and Extinctions in the Pleistocene hominin Record. *Journal of Anthropological Research*, 55 (2): 191-243.

- HOWELLS, W.W. (1975): Neanderthal Man: Facts and Figures. In: R. TUTTELL (ed.) *Paleanthropology, Morphology and Paleoecology*: 309-407. Mouton, The Hague.
- HOYOS, M. & AGUIRRE, E. (1995): El registro paleoclimático pleistoceno en la evolución del karst de Atapuerca (Burgos): el corte de Gran Dolina. *Trabajos de Prehistoria*, 52 (2): 31-45.
- HUANG, W., CIOCHON, R., GU, Y., LARICK, R., FANG, Q., SCHWARCZ, H., YONGE, C., VOS, J. de & RINK, W. (1995): Early *Homo* and associated artefacts from Asia. *Nature*, 378: 275-278.
- HUBLIN, J.J., BARROSO, C., MEDINA, P., FONTUGNE, M. & REYSS, J.L. (1995): The mustertian site of Zafarraya (Andalucía, Spain): dating and implications on the paleolithic peopling of Western Europe. *C.R. Academie des Sciences Paris*, sér. IIA, 321: 931-937.
- HYODO, M., WATANABE, N., SUNATA, W., SUSANTO, E.E. & WAHYONO, H. (1993): Magnetostratigraphy of Hominid Fossil Bearing Formations in Sangiran and Mojokerto, Java. *Anthropological Sciences*. 101(2): 157-186.
- JELINEK, J. (1985): The European, Near East and North African finds after *Australopithecus* and the principal consequences for the picture of human evolution. In: P.V. TOBIAS (ed.) *Hominid evolution: Past, Present and Future*: 341-354. Alan Liss, New York.
- JOHANSON, D.C. (1989): A partial *Homo habilis* skeleton from Olduvai Gorge, Tanzania: A summary of preliminary results. In: G. GIACOBINI (ed.) *Hominidae*: 155-166. Jaca Book, Milan.
- JOHANSON, D.C., MASAO, F.T., ECK, G.G., WHITE, T.D., WALTER, R.C., KIMBEL, W.H., ASFAW, B., MANEGA, P., NDESSOKIA, P. & G. SUWA (1987): New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, 327: 205-209.
- JULIÁ, R. & BISCHOFF, J.L. (1993): Datación radiométrica de los depósitos cuaternarios y de la mandíbula humana del lago de Banyoles. In: J. MAROTO (ed.) *La mandíbula de Banyoles en el context dels fòssils humans del Pleistocè*: 91-101. Centre d'Investigacions Arqueològiques, Girona.
- KIMBEL, W.H. (1988): Identification of a partial cranium of *Australopithecus afarensis* from the Koobi Fora Formation, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 17: 647-656.
- KIMBEL, W.H., WHITE, T.D., & JOHANSON, D.C. (1988): Implications of KNM—WT 17000 for the Evolution of «Robust» *Australopithecus*. In: F.E. GRINE (ed.) *Evolutionary History of the «Robust» Australopithecines*: 259-268. Aldine de Gruyter, N. York.
- KIMBEL, W.H., JOHANSON, D.C. & RAK, Y. (1994): The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. *Nature*, 368: 449-451.

- KIMBEL, W.H., JOHANSON, D.C. & RAK, Y. (1997): Systematic Assessment of a Maxilla of *Homo* from Hadar, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 103: 235-262.
- KLEIN, R.G. (ed.) (1984): *Southern African Prehistory and Paleoenvironments*. Balkema, Rotterdam: 404 pp.
- LEAKEY, L.S.B. (1965): *Olduvai Gorge*, vol. 1. Cambridge University Press.
- LEAKEY, M.D. & HAY, R.L. (1982): The chronological position of the fossil hominids of Tanzania. In: (H. de LUMLEY, ed.) *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles. 1er Congrès International de Paléontologie Humaine*, Nice 1982 (Prétirage): 753-765. CNRS, Nice.
- LEAKEY, M.G., FEIBEL, C.S., McDOUGALL, I. & WALKER, A. (1995): New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 376:565-571.
- LEINDERS, J.J.M., AZIZ, F., SONDAAR, P.Y. & DE VOS, J. (1985): The age of the hominid-bearing deposits of Java: state of the art. *Geologie en Mijnbouw*, 64: 167-173.
- LOPEZ-RUIZ, I., CEBRIÁ, J.M., DOBLAS, M., OYARZUN, R., HOYOS, M. & MARTIN, C. (1993): Cenozoic intra-plate volcanism related to extension tectonics at Calatrava, central Iberia. *Journal of the Geological Society, London*, 150: 915-922.
- LORENZO, C., ARSUAGA, J.L. & CARRETERO, J.M. (1999): Hand and foot remains from the Gran Dolina Early Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37: 501-522.
- LORENZO, J.I. (1992): El origen del hombre y la Paleantropología en Aragón. In: E. MOLINA (ed.) *Origen y evolución del hombre*: 105-134. Universidad de Zaragoza. - SIUZ, Cuadernos Interdisciplinares, n° 2.
- LUMLEY, H. de & LUMLEY, M.-A. de, (1971): Découverte de restes humains anténéandertaliens datés du début du Riss à la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). *C.R. Académie des Sciences, Paris*, 272 (Sér.D): 1739—1749.
- LUMLEY, H. de & M.-A. de, (1975): Les hominiens quaternaires en Europe: mise au point des connaissances actuelles. In: - *Problèmes actuels de Paléontologie. Evolution des Vertébrés*. Colloques internationaux du CNRS, 218: 903-909.
- LUMLEY, H. de, MOIGNE, A.-M., POIS, V., BARSKI, D. & GRÉGOIRE, S. (2000): Les niveaux d'habitats de la Caune de l'Arago à Tautavel: bivouacs, haltes de chasse, campements saisonniers, campements de longue durée. In: *Les premiers habitants de l'Europe. 10-15 avril 2000. Programme. Résumés des communications*: 145-146. MNHN, Paris.
- LUMLEY, M.-A. de, (1972a): L'os iliaque anténéandertalien de la Grotte du Prince (Grimaldi, Ligurie italienne). *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, 18:89-112.

- LUMLEY, M.-A. de, (1972b): La mandíbula de Bañolas. *Ampurias*, 33-34: 1-91.
- LUMLEY, M.-A. de (2000): Homo erectus et/ou anténéandertalien en Europe. Un bilan des connaissances. In: - *Les premiers habitants de l'Europe. 10-15 avril 2000. Programme. Résumés des communications*: 89-90. MNHN, Paris.
- LUMLEY, M.-A. de & PIVETEAU, J. (1969): Les restes humains de la Grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *Mémoires de la Société Préhistorique Française*, 7: 223-232.
- MAROTO, J. (ed.) (1993): *La Mandíbula de Banyoles en el context dels fòssils humans del Pleistocè*. Centre d'Investigacions Arqueològiques, Girona.- Serie monogràfica, n.13: 198 pp.
- MAROTO, J., SOLER, N. & FULLOLA, J.M. (1996): Cultural change between Middle and Upper Palaeolithic in Catalonia. In: CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 219-250. URV, Tarragona.
- MARTINEZ, B., TURQ., A., AGUSTI, J. & OMS, O. (1997): Fuente Nueva-3 (Orce, Granada, Spain) and the first human occupation of Europe. *Journal of Human Evolution*, 33: 611-620.
- MARTÍNEZ, I. & ARSUAGA, J.L. (1997): The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene Site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. *Journal of Human Evolution* 33: 283-318.
- MATSU'URA, S., WATANABE, N., AZIZ, F., SHIBASAKI, T. & KONDO, M. (1990): Preliminary Dating of a Hominid Fossil Tibia from Sambungmacan by Fluorine Analysis. *Bulletin of the National Science Museum*, ser. D, 16: 19-29.
- McDOUGALL, I. (1985): K-Ar and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the hominid-bearing Pliocene-Pleistocene sequence at Koobi Fora, Lake Turkana, northern Kenya. *Geological Society of America Bulletin*, 96: 159-175.
- MEIGNEN, L. (1996): Les prémices du Paléolithique Supérieur au Proche-Orient. In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 107-127.
- MOIGNE, A.-M. (2000): Exploitation des territoires, sites spécialisés. In: - *Les premiers habitants de l'Europe. 10-15 avril 2000. Programme. Résumés des communications*: 150-151. MNHN, Paris.
- MORALES, J. & AGUIRRE, E. (1999): Yacimientos con mamíferos mesozoicos y cenozoicos de la Comunidad de Castilla-La Mancha. In: E. AGUIRRE & I. RÁBANO (eds.) *La huella del pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha*: 223-233. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Toledo.
- MÖRNER, N.-A. (1994): Neotectonics in new perspectives. *Bulletin INQUA Neotectonic Commission*: 63-65.

- MOYÀ-SOLÀ, S. & KÖHLER, M. (1997): El yacimiento de Can Llobateres y nuevos restos de *Dryopithecus*. In: E. AGUIRRE, J. MORALES & D. SORIA (eds.) *Registros fósiles e Historia de la Tierra*: 323-343. Editorial Complutense, Madrid.
- NAKAYA, H. & SUWA, G. (1999): Early Pleistocene mammalian fauna and paleoenvironments from Konso, Southern Ethiopia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19 (3) Abstracts: 66A.
- OBERMAIER, H. (1916): 2.^a ed. 1925; 3.^a facsímil, editor J.M. GÓMEZ TABANERA, (1985): *El hombre fósil*. Comisión de Investigaciones Paleontológicas y Prehistóricas, MNCN, Madrid. Memoria n. 9.
- O'BRIEN, E.M. & PETTERS, C.R. (1999): Shifting paradigms: away from simplicity, towards dynamic complexity and testable hypotheses. In: J. LEE-THORP & H. CLIFT (eds.) *The environmental background to hominid evolution in Africa, INQUA XV International Congress. Book of Abstracts*: 134. University of Cape Town.
- OLSON, T.R. (1978): Hominid Phylogenetics and the Existence of *Homo* in Member I of the Swartkrans Formation, South Africa. *Journal of Human Evolution*, 7: 159-178.
- ORBAN, R. (ed.) (1991): *Hominid remains, N.º 4, Spain*. ULB, Bruxelles: 92 pp.
- PARÉS, J.M. & PÉREZ-GONZÁLEZ, A. (1995): Paleomagnetic Age for Hominid Fossils at Atapuerca Archaeological Site, Spain. *Science*, 269: 830-832.
- PÉREZ, P.J. & GRACIA, A. (1998): Los homínidos de Atapuerca: información sobre modos de vida a partir de datos paleoepidemiológicos. In: E. AGUIRRE (ed.) *Atapuerca y la evolución humana*: 333-360. Fundación Ramón Areces, Madrid.
- PÉREZ, P.J., GRACIA, A., MARTÍNEZ, I. & ARSUAGA, J.L. (1997): Paleopathological evidence of the cranial remains of the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). Description and preliminary inferences. *Journal of Human Evolution*, 33: 409-421.
- PÉREZ-PÉREZ, A. (1989): La falange de Cueva Victoria: análisis discriminante y afiliación taxonómica. In: J. GIBERT, D. CAMPILLO & E. GARCÍA (eds.) *Los restos humanos de Orce y Cueva Victoria*: 407-413. Diputació de Barcelona.
- POTTS, R. (1999): Human evolution as a response to environmental instability. In: J. LEE-THORP & H. CLIFT (eds.). *The environmental background to hominid evolution in Africa. INQUA XV International Congress. Book of Abstracts*: 143. University of Cape Town.
- POULIANOS, A.N. (1971): Petralona - a Middle Pleistocene Cave in Greece. *Archaeology*, 24(1): 6-11.
- POULIANOS, A.N. (1974): The transitional period from the neanderthaloid stage to *Homo sapiens*. *Anthropos*, 1(1): 5-11 (en griego, resumen en inglés).

- QI, G. (1989): Pleistocene Human Environment in North China. *The Quaternary Research*, 28(4): 327-336.
- QUEROL, M.A. & SANTONJA, M. (1979): *El yacimiento achelense de Pinedo (Toledo)*. Ministerio de Cultura, Madrid.- E.A.E., n° 106.
- RAYNAL, J.-P., MAGOGA, L., SBIHI-ALAOUI, F.-Z. & GERAADS, D. (1995): The earliest occupation of Atlantic Morocco: the Casablanca evidence. In: W. ROEBROEKS & T. VAN KOLFSCHOTEN (eds.) *The earliest occupation of Europe*: 255-262. University of Leiden.
- RAK, Y. (1983): *The australopithecine face*. Academic Press, N. York.
- RANOV, V.A. (1991): Les sites très anciens de l'âge de la pierre en U.R.S.S. In: E. BONIFAY & B. VANDERMEERSCH (eds.) *Les premiers européens*: 209-216. Ed. du CTHS, Paris.
- RELETHFORD, J.H. (1998): Population Size and the Fossil Record for Modern Human Origins. *Dual Congress 1998 - Abstracts of Contributions*: 33.
- RIGHTMIRE, G.P. (1990, 1993²): *The evolution of Homo erectus*. Cambridge University Press: 260 pp.
- RIGHTMIRE, G.P. (1996): The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the Middle Pleistocene? *Journal of Human Evolution*, 31: 21-39.
- ROBERTS, M.B., STRINGER, C.B. & PARFITT, S.A (1994): A hominid tibia from Middle Pleistocene sediments at Boxgrove, U.K. *Nature*, 369:
- ROEBROEKS, W. & VAN KOLFSCHOTEN, T. (1995): The earliest occupation of Europe: a reappraisal of artefactual and chronological evidence. In: W. ROEBROEKS & T. VAN KOLFSCHOTEN (eds.) *The earliest occupation of Europe*: 297-315. University of Leiden.
- ROSAS, A. (1997): A gradient of size and shape for the Atapuerca sample and Middle Pleistocene hominid variability. *Journal of Human Evolution*, 33: 319-331.
- ROSAS, A. (1998): Modelos de crecimiento en mandíbulas fósiles de homínidos. Atapuerca un nuevo paradigma. In: E. AGUIRRE (ed.) *Atapuerca y la evolución humana*: 239-275. Fundación Ramón Areces, Madrid.
- ROSAS, A. & AGUIRRE, E. (1999): Restos humanos neandertales de la Cueva del Sidrón, Piloña, Asturias. Nota preliminar. *Estudios Geológicos*, 55:181-190.
- ROSAS, A. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1998a): On the Taxonomic Affinities of the Dmanisi Mandible (Georgia). *American Journal of Physical Anthropology*, 107: 145-162.
- ROSAS, A. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1998b): The Mauer mandible and the evolutionary significance of *Homo heidelbergensis*. *Geobios*. 31(5): 687-697.

- ROSAS, A. & BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (1999): The ATD6-5 mandibular specimen from Gran Dolina (Atapuerca, Spain). Morphological study and phylogenetic implications. *Journal of Human Evolution*, 37:567-590.
- RUA, C. de la, (1985): Restos humanos de Erralla. *Munibe*, 37: 195-198.
- RUIZ BUSTOS, A. (1999): Biostratigraphic and paleoecological synthesis of the Plio-Quaternary mammal data in the Betic Cordillera. In: - *The Guadix-Baza Basin (Andalucía-Spain) and the chronostratigraphy of the terrestrial Plio-Pleistocene in Europe. Abstracts of the INQUA, SEQS and EUROMAM Workshop, Orce, May, 1999*: 17.
- RYAN, W.B.F., CITA, M.B., RAWSON, M.D., BURCKLE, L.H. & SAITO, T. (1974): A Paleomagnetic Assignment of Neogene Stage Boundaries and The Development of Isochronous Datum Planes Between The Mediterranean, The Pacific and Indian Oceans In Order to Investigate The Response of The World Ocean to the Mediterranean «Salinity Crisis». *Rivista Italiana di Paleontologia*, 80(4): 631-688.
- SALLER, K. (1926): Die Rassen der jüngeren Steinzeit in der Mittelmeerländer. I. Die Iberische Halbinsel. *Butlletí Associació Catalana d'Antropologia, Etnologia i Prehistoria*, 4: 103-117.
- SARAGUSTI, I. & GOREN-INBAR, N. (1999): The biface assemblage from Geser Benot Yaïakov, Israel and its bearing on the 'Out of Africa' dispersal patterns. In: J. LEE-THORP & H. CLIFT (eds.) *Environmental background to hominid evolution in Africa. INQUA XV International Congress. Book of Abstracts*: 157. University of Cape Town.
- SASTRY, M.V.A. (1997): The Pliocene-Pleistocene boundary in the Indian subcontinent. In: J.A. VAN COUVERING (ed.) *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*: 232-238. Cambridge University Press.
- SCHICK, K., TOTH, N., QI, W., CLARK, J.D. & ETLER, D. (1991): Archaeological perspectives in The Nihewan Basin, China. *Journal of Human Evolution*, 21: 13-26.
- SCHWALBE, G. (1904): *Die Vorgeschichte des Menschen*, Braunschweig.
- SÉMAH, F. (1997): Plio-Pleistocene reference sections in Indonesia. In: J.A. VAN COUVERING (ed.). *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*: 264-272, Cambridge University Press.
- SENUT, B., PICKFORD, M., SSEMMANDA, I., ELEPU, D. & OBWONA, P. (1987): Découverte du premier Homininae (Homo sp.) dans le Pléistocène de Nyabusosi (Ouganda Occidental). *C.R. Académie des Sciences Paris sér. II*, 305: 819-822.
- SERGI, S. (1948): The Palaeanthropi in Italy. The fossil men of Saccopastore and Circeo. *Man*, 48: 61.
- SHACKLETON, N.J., BERGER, A. & PELTIER, W.R. (1990): An alternative astronomical calibration of the lower Pleistocene time-scale based on ODP site 677. *Transactions Royal Society Edinburgh, Earth Sciences*, 81: 251-261.

- SHACKLETON, N.J., HALL, M.A. & PATE, D. (1995): Pliocene stable isotope stratigraphy of Site 846. *Proceedings of the Ocean Drilling Program: scientific results*, vol. 138: 337-356. College Station, TX: ODP.
- SIMPSON, G.G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: pp. i-xvi, 1-350.
- SIMPSON, G.G. (1963): The Meaning of Taxonomic Statements. In: S.L. WASHBURN (ed.) *Classification and Human Evolution*: 1-31. Wenner-Gren Foundation, New York - Viking Fund Publications in Anthropology, n° 37.
- STONEKING, M. (1993): DNA and Recent Human Evolution. *Evolutionary Anthropology*, 2: 60-73.
- STRAUS, L.G. (1996): Continuity or rupture; convergence or invasion; adaptation or catastrophe; mosaic or monolith: views on the Middle to Upper Paleolithic transition in Iberia. In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 203-218. URV, Tarragona.
- STRAUS, L.G. & OTTE, M. (1996): The Middle to Upper Paleolithic transition at the local level: the case of Le Trou Magrite (Namur province, Belgium). In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 157-167. URV, Tarragona.
- STRINGER, C.B. (1996): Current Issues in Modern Human Origins. In: W.E. MEIKLE, F.C. HOWELL & N.G. JABLONSKI (eds.) *Contemporary Issues in Human Evolution*: 116-134. California Academy of Sciences, San Francisco.
- SUWA, G., ASFAW, B., BEYENE, Y., WHITE, T.D., KATOH, S., NAGAOKA, S., NAKAYA, H., UZAWA, K., RENNE, P. & VOLDEGABRIEL, G. (1997): The first skull of *Australopithecus boisei*. *Nature*, 390: 489-492.
- SUWA, G., WHITE, T.D. & HOWELL, F.C. (1996): Mandibular Postcanine Dentition From the Shungura Formation, Ethiopia: Crown Morphology, Taxonomic Allocations, and Plio-Pleistocene Hominid Evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 101: 247-282.
- SWISHER, C.C. III, CURTIS, G.H., JACOB, T., GETTY, A.G., SUPRIJO, A. & WIDIAS MORO (1994): Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia. *Science*, 263: 1118-1121.
- TATTERSALL, I. (1996): Paleoanthropology and Preconception. In: W.E. MEIKLE, F. C. HOWELL & N.G. JABLONSKI (eds.) *Contemporary Issues in Human Evolution*: 47-54, California Academy of Sciences, San Francisco.
- TCHERNOV, E. (1992): Eurasian-African biotic exchanges through the levantine corridor during the Neogene and Quaternary. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 153: 103-123.
- TCHERNOV, E. (1999): Hominid dispersal events through the Levantine corridor: when and how many times? In: J. LEE-THORP & H. CLIFT (eds.) *The environ-*

mental background to hominid evolution in Africa. INQUA XV International Congress. *Book of Abstracts*: 176. University of Cape Town.

FEILHARD DE CHARDIN, P. (1948): *La question de l'Homme fossile*. Psyché, Paris.

THOMA, A. (1966): L'occipital de l'homme mindélien de Vérteszöllös. *L'Anthropologie*, 70 (5-6): 495-534.

THOMA, A. (1969): Biometrische Studie über das Occipitale von Vérteszöllös. *Zeitschrift Morphologisches Anthropologie*, 60(3): 229-241.

THOMA, A. (1973): New evidence for the polycentric evolution of *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*, 2: 529-536.

THORNE, A.G. & WOLPOFF, M.H. (1981): Regional continuity in Australasian Pleistocene Hominid Evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 55:337-349.

TOBIAS, P.V. (1998a): History of the Discovery of a Fossilised Little Foot at Sterkfontein, South Africa, and the Light it Sheds on the Origins of Hominin Bipedalism. *Mitteilungen der Berliner Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte*, 19: 47-56.

TOBIAS, P.V. (1998b): Ape-like *Astralopithecus* after seventy years: was it a hominid? *Journal of the Royal Anthropological Institute* (n.ser.), 4: 283-308.

TOBIAS, P.V. (1998c): Some comments on the case for Early Pleistocene Hominids in South-Eastern Spain. *Human Evolution*, 13: 91-96.

TOBIAS, P.V. & CLARKE, R.J. (1996): Faunal Evidence and Sterkfontein Member 2 Foot Bones of Early Hominid. Response to J.K. McKee. *Science*, 271:1301-1302.

TRUYOLS, J. (1966 (1986⁴)): Parámetros numéricos en la evolución orgánica. In: M. CRUSAFONT, B. MELÉNDEZ & E. AGUIRRE (eds.) *La Evolución*: 441-472. BAC, Madrid.

TUFFREAU, A., CHALINE, J., MUNAUT, A., PININGRE, J.F., POPLIN, F., PUISSEGUR, J.-J., SOMME, J. & VANDERMEERSCH, B. (1978): Premiers résultats de l'étude du gisement paléolithique de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). *C.R. Académie des Sciences de Paris*, 286 (sér.D): 457-459.

TURBÓN, D. (1983): El esqueleto de El Roc de Migdia (11.520(220 BP). Vilanova de Sau, Barcelona. *Actas III Congreso de Antropología Biológica, España*: 905-914. Universidad de Santiago de Compostela.

TURBÓN, D. (1985): Restos humanos epipaleolíticos de El Cingle Vermell (Vilanova de Sau, Barcelona). *Actas IV Congreso Español de Antropología Biológica*: 591-600. SEAB, Barcelona.

TURBÓN, D., PÉREZ-PÉREZ, A. & LALUEZA, C. (1994): Los restos humanos del nivel solutrense de la cueva de Nerja (Málaga). In: C. BERNIS *et al.* (eds.) *Biología*

de poblaciones humanas: problemas metodológicas e interpretación ecológica: 51-62.
Universidad Autónoma de Madrid.

- TURBÓN, D., PÉREZ-PÉREZ, A. & STRINGER, C. (1997): A multivariate analysis of Pleistocene Hominids: testing hypotheses of European origins. *Journal of Human Evolution*, 32: 449-468.
- TURNER, A., (1994): Evolution and dispersal of larger mammals in Europe during the time-span of *Homo erectus*. In: J.L. FRENZEN (ed.) *100 Years of Pithecanthropus*: 241-247. Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt-a-Main.
- TURNER, A. & CHAMBERLAIN, A. (1989): Speciation, morphological change and the status of African *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 18: 115-130.
- TURNER, A. & WOOD, B.A. (1993): Comparative palaeontological context for the evolution of the early hominid masticatory system. *Journal of Human Evolution*, 24: 301-318.
- VAIL, P.R., MITCHUN, R.M. & THOMSON, S. III, (1977): Seismic Stratigraphy and global changes of sea-level. In: C.E. PAYTON (ed.) *Seismic stratigraphy: application to hydrocarbon exploration. AAPG Memor.*, 26: 83-97.
- VAN COUVERING, J.A., BERGGREN, W.A., DRAKE, R.E., AGUIRRE, E. & CURTIS, G.H. (1976): The Terminal Miocene Event, *Marine Micropaleontology*, 1: 263-286.
- VILANOVA Y PIERA, J. (1872): *Origen, naturaleza y antigüedad del Hombre*. Cía. Impresores y Libreros del Reino D.A. Auriel, Madrid.
- VILANOVA Y PIERA, J. (1893): *Memoria geognóstico-agrícola y Prehistórica de Valencia*. Tipografía Portanet, Madrid.
- VRBA, E.S., (1985): Ecological and adaptive changes associated with early hominid evolution. In: E. DELSON (ed.) *Ancestors, the hard evidence*: 63-71. Alan Liss, New York.
- VRBA, E.S., DENTON, G.H., PARTRIDGE, T.C. & BURCKLE, L.H. (eds.) (1996): *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*. Yale University Press, New Haven: 547 pp.
- WALKER, A & LEAKEY, R. (eds.) (1993): *The Nariokotome Homo erectus Skeleton*. Harvard University Press: 457 pp.
- WATSON, E., ESTEAL, S. & PENNY, D. (1998): *Homo Genus: a Taxonomic Revision. Dual Congress 1998, Johannesburg – Abstracts of Contributions*: 16.
- WEIDENREICH, F. (1943): The skull of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study on a primitive hominid skull. *Palaeontologia Sinica*, 127 (new ser. D, 10): 1-484.
- WEIDENREICH, F. (1947): Some particulars of skull and brain of early hominids and their bearing on the problem of the relationship between man and anthropoids. *American Journal of Physical Anthropology*, new ser. 5: 387-428.

- WEIDENREICH, F. (1951): Morphology of Solo Man. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*, 43(3): 205-290, pl. 16-47.
- WEINERT, J.S., LE GROS CLARK, W.E., OAKLEY, K.P., CLARINGBULL, G.F. & HEY, M.H., EDMUNDS, F.H., BOWIE, S.H.U., DAVIDSON, C.F., FRYD, C.F.M., BAYNES-COPE, A.D., WERNER, A.E.A. & PLESTERS, R.J. (1955): Further contributions to the solution of the Piltdown problem. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology*, 2(6): 225-287.
- WEST, R. (1980): *The pre-glacial Pleistocene of the Norfolk and Suffolk coasts*. Cambridge University Press, London. New York: 204 pp.
- WHITE, T.D. (1985): The Hominids of Hadar and Laetoli: An Element-by Element Comparison of the Dental Samples. In: E. DELSON (ed.) *Ancestors: The Hard Evidence*: 138-152. Alan Liss, New York.
- WHITE, T.D. (1996): African Omnivores: Global Climatic Change and Plio-Pleistocene Hominids and Suids. In: E.S. VRBA *et al.* (eds.) *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*: 369-384. Yale University Press, New Haven.
- WHITE, T.D. & JOHANSON, D.C. (1989): The hominid composition of Afar Locality 333: some preliminary observations. In: G. GIACOBINI (ed.) *Hominidae*: 97-101. Jaca Book, Milan.
- WHITE, T.D. & SUWA, G. (1987): Hominid Footprints at Laetoli: Facts and Interpretations. *American Journal of Physical Anthropology*, 72: 485-514.
- WHITE, T.D., SUWA, G., HART, W.K., WALTER, R.C., WOLDEGABRIEL, G., de HEINZELIN, J., CLARK, J.D., ASFAW, B. & VRBA, E. (1993). New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia. *Nature*, 366:261-265.
- WHITE, T.D., ASFAW, B. & SUWA, G. (1996): *Ardipithecus ramidus*, a root species for *Australopithecus*. In: F. Facchini (ed.) *The first humans and their cultural manifestations*: 15-23. ABACO, Forli. XIII International Congress of Prehistoric and Protohistoric Sciences (UISPP), Forli, 8-14 September (1996).
- WILEY, E.O. (1978): The Evolutionary Species Concept Reconsidered. *Systematic Zoology*, 27: 17-26.
- WOLDEGABRIEL, G., WHITE, T., SUWA, G., SEMAW, S., BEYENE, Y., ASFAW, B. & WALTER, B. (1992): Kesem-Kebena: A Newly Discovered Paleoanthropological Research Area in Ethiopia. *Journal of Field Archaeology*, 19: 471-493.
- WOLPOFF, M.H. (1996): Neandertals of the Upper Paleolithic. In: E. CARBONELL & M. VAQUERO (eds.) *The Last Neandertals, The First Anatomically Modern Humans*: 51-76. URV, Tarragona.
- WOLPOFF, M.H., WU, X. & THORNE, A.G. (1984): Modern *Homo sapiens* origins: A general theory of Hominid evolution involving the fossil evidence from East Asia.

- In: F.H. SMITH & F. SPENCER (eds.) *The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*. Alan Liss, New York.
- WOOD, B. (1991): *Koobi Fora Research Project*, vol. 4, *Hominid cranial remains*. Clarendon Press, Oxford.
- WOOD, B. (1992): Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature*, 355: 783-790.
- WOOD, B. (1996): Origin and Evolution of the Genus *Homo*. In: W.E. MEIKLE, F.C. HOWELL & N.G. JABLONSKI (eds.) *Contemporary Issues in Human Evolution*: 105-114. California Academy of Sciences, San Francisco.
- WOOD, B. & COLLARD, M. (1999): The Human Genus. *Science*, 284: 65-71.
- WOOD, B.A. & VAN NOTEN, F.L. (1986): Preliminary Observations on the BK 8518 Mandible from Baringo, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, 69: 117-127.
- WU, X. (1990): The evolution of human kind in China. *Acta Anthropologica Sinica*, 9(4): 312-321 (en chino, resumen en inglés).
- WU, X. & POIRIER, F.E. (1995): *Human Evolution in China*. Oxford University Press, N. York.
- YALÇINKAYA, I. & TASKIRAN, H. (2000): Les industries du Paléolithique inférieur en Turquie. In: - *Les premiers habitants de l'Europe. 10-15 avril 2000. Programme. Résumés des communications*: 128. MNHN, Paris.
- YOKOYAMA, Y. (1989): Direct gamma-ray spectrometric dating of anteneandertalian and neandertalian human remains. In: G. GIACOBINI (ed.) *Hominidae*: 387-390. Jaca Book, Milan.
- YOKOYAMA, Y. & VAN NGUYEN, H. (1981): Datation directe de l'Homme de Tautavel par la spectrométrie gamma, non destructive, du crâne humain fossile Arago XXI. *C.R. Académie des Sciences Paris*, 292 (Série III): 741-744.
- YOKOYAMA, Y., SHEN, G., NGUYEN H. VAN & FALGUÈRES, C. (1987): Datation du travertin de Banyoles à Gérone, Espagne. *Cypsela*, 6: 155-159.
- ZAGWIJN, W.H. (1992): The beginning of the Ice Age in Europe and its major subdivisions. *Quaternary Science Review*, 11: 583-591.
- ZAZO, C. (1999): Interglacial Sea Levels. *Quaternary International*, 55: 101-113.
- ZHANG, S. (1997): The base of the Quaternary in China. In: J.A. VAN COUVERING (ed.) *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*: 247-253. Cambridge University Press.
- ZUCKERKANDL, E. (1963): Perspectives in molecular anthropology. In: S.L. WASHBURN (ed.) *Classification and human evolution*: 243-272. Wenner-Gren Found., New York.- Viking Fund Publications in Anthropology, n.º 37.

**DISCURSO DE CONTESTACIÓN
DEL
EXCMO. SR. D. PEDRO GARCÍA BARRENO**

Excmo. Sr. Presidente,
Excma. Sra. Presidenta del Instituto de España,
Excmos. Señores Académicos,
Señoras y Señores,

«El hecho de la evolución, su alcance, sus módulos, sus procesos, sus leyes y directrices y su trascendencia como propiedad esencial de la materia viva, son objeto de las ciencias naturales», reclamaba Emiliano de Aguirre en *La Evolución*, un clásico de la B.A.C. que coeditó con Miguel Crusafont y Bermudo Meléndez (Aguirre, 1974). Atendiendo aunque con retraso a su demanda, Aguirre toma posesión, hoy, de la medalla número 14, adscrita a la Sección de Ciencias Naturales de esta Real Academia.

No menos grato que honroso es para mí llevar en esta solemnidad la voz de la Real Academia. Siempre realza la Corporación con su prestigio al designado para ser intérprete de sus sentimientos; encargo que cumplo bien gustoso.

Harto dura es la ley natural que somete a constante renovación el personal de todas las instituciones humanas. Efecto es de esta condición que con harta frecuencia tengamos que lamentar la pérdida de personalidades valiosas que compartieron las tareas de la corporación. Comprenderéis mi desaliento al ocupar esta tribuna que, hoy, debería iluminar José María Fúster. A él, mi tributo de amistad. A vosotros, la petición de indulgencia, pues hice lo que pude para salir airoso de mi harto difícil cometido.

Huyendo en lo posible de detalles diré que, nacido en El Ferrol, en 1925, Emiliano de Aguirre Enríquez cursó, durante la década de 1950s, las Licenciaturas de Filosofía (1950), Ciencias Naturales (1955) y Teología (1959). Estudios que compaginó con sus primeras ocupaciones docentes que prolongaría a lo largo del primer quinquenio de los 1960s. Profesor en las Universidades de Granada (1958) y Central (1961), y en la Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Caminos (1965). Tras el paréntesis Doctoral en Ciencias Biológicas, que culminó con premio Extraordinario, impartió docencia en las Universidades Pontificia del Perú, Nacional Mayor de San Marcos y de Medicina Cayetano Heredia de Lima (1967, 1968).

Compaginó la Universidad y el CSIC. En la primera, Prof. Agregado por oposición, en el año 1971, de Paleontología de Vertebrados y Paleontología

Humana, de la Universidad Complutense; Catedrático de Paleontología de la Universidad de Zaragoza en 1977, y de la Complutense en 1982, donde sucedió al Prof. Bermudo Meléndez. Su relación con el CSIC se remonta a 1962, como colaborador en el Instituto Lucas Mallada; accediendo, en 1984, al cargo de Profesor de Investigación y en 1985, al de Director del Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Ha realizado trabajos de campo en Alemania, Francia, Inglaterra, Italia, Hungría, Rusia, en EE.UU. y en Kenia y Sudáfrica. En España, la Cuenca de Tremp, allá por los años 1955 y 1956; Granada; Las Gándaras de Budiño; los yacimientos de Ambrona (Soria), donde existe un museo *in situ* de los hallazgos de aquella época. Y Atapuerca. «El propósito de intervención en los sitios de Atapuerca en 1976 surgió —comenta Aguirre— del hallazgo de fósiles humanos y era contribuir al conocimiento de la evolución humana, buscando e investigando en unos tramos de tiempo, Pleistoceno medio, y en una región, Europa, de los que hasta entonces se tenían muy pocos datos... Queda —apuntaba— mucha labor por desarrollar en Atapuerca y promesa de copiosos nuevos datos» (Aguirre, 1998).

Sus resultados más relevantes se refieren a la revisión taxonómica de la Familia *Elephantidae*; coautor del género *Stenailurus* y de varias especies; identificación de dos episodios de reactivación tectónica compresiva en la Península Ibérica, o la propuesta de definición del «límite basal del Pleistoceno y Cuaternario». Ello, sin relegar sus actividades e iniciativas de promoción de la ciencia.

Consecuencia natural de su trabajo son numerosas becas y ayudas de investigación, artículos originales, libros, tesis, cursos, conferencias, congresos, organismos y comisiones. Pero también premios: desde el Primer Premio Nacional de Pintura Rápida en 1973, a la Medalla del CSIC en 1986 y el Premio Príncipe de Asturias de Investigación Científica en 1997.

No es mi papel seguir al nuevo Académico en su disertación, porque ni lo dicho por él necesita mayores esclarecimientos, ni yo soy capaz de agregar algo que merezca ser escrito en el orden de ideas que guían su discurso. Diré algo de lo que se me alcanza referente al tema del discurso del nuevo compañero.

«El saber sobre el ser humano es un saber particularmente apetecible pero también singularmente complejo»; tal ha sido el arranque del discurso de Aguirre. George G. Simpson afirmó en su clásico *Tempo and Mode in Evolution* (Simpson, 1944) que los paleontólogos disfrutaban de ventajas evidentes sobre los genetistas en el estudio de, al menos, dos temas relacionados con la evolución: su ritmo, y la manera con que se lleva a cabo. Siguiendo el hilo conductor de otro clásico —*Genetics and the Origin of Species* de Theodosius Dobzhansky (1937)—, el libro de Simpson intentó la síntesis de la paleontología y de la genética, aunque evitó cualquier aproximación a la evolución humana. Los antropólogos no están, en principio, interesados en los genes, sino en «tiempos» y en «espacios» (Aguirre, 1989); construyen «árboles de familias» sobre la base de hallazgos fósiles (Aguirre, 1991; Arsuaga & Martínez, 1989,

1998). Los biólogos lo hacen sobre la base de la evidencia bioquímica (Goodman, 1974) o de los polimorfismos génicos encontrados en las diferentes poblaciones y que surgen con la precisión de un reloj (Jensen, 1998; Jorde, 1985; Long, 1985; Pagel, 1999). Esta diversidad genética es del máximo interés; ello, porque tanto explica las bases de la variación hereditaria (intra e interespecies) de la susceptibilidad a diferentes enfermedades, como proporciona registros de la evolución y de las migraciones humanas (Wang & cols., 1998).

El rápido desarrollo de la biología molecular ha incidido, de pleno, en el estudio de la evolución (Fitch & Ayala, 1994). Los bioquímicos primero y los genetistas moleculares después, empeñados en el *tempo* y en el *modo* de la evolución humana, vienen manteniendo diversos debates con los paleontólogos. A finales de los 1960s la discusión se centró en el tiempo de la división entre humanos y antropomorfos (Sarich & Wilson, 1967); en los 1980s, en el modo en que los humanos colonizaron el planeta (Howells, 1976), y en los 1990s, en las bases génicas de la especiación (Gibbons, 1998).

A finales de los 1960s (King & Wilson, 1975) se calculó la distancia evolutiva entre humanos y chimpancés estudiando sus seroproteínas y sobre la base de que las diferencias entre ellas reflejan mutaciones acumuladas desde su separación como especies. En aquel tiempo era más fácil comparar sutiles diferencias entre proteínas que cotejar las secuencias génicas correspondientes. Para comprobar que las mutaciones habían ocurrido con idéntica cadencia en ambos linajes se estudiaron chimpancés y humanos con una especie de referencia, comprobando que todas las distancias génicas encajaban. De este modo se disponía de un reloj bioquímico; el paso siguiente fue calibrarlo (Wilson & col., 1974). Para ello se calculó el índice de mutación en otras especies cuyas divergencias podían datarse con verosimilitud por fósiles. Luego se aplicó el reloj a la separación entre chimpancés y humanos, datándola entre cinco y siete millones de años; mucho antes de lo que nadie imaginaba (Simons, 1989). Al principio hubo un rechazo unánime, pero a comienzos de la década de 1980s casi todos los paleontólogos acabaron aceptando el dato como correcto. Sin embargo, hubo quién vio en todo ello solo un golpe de suerte (Mellars & cols., 1992; Thorne & Wolpoff, 1992).

De las primeras comparaciones entre proteínas de especies diferentes surgieron dos ideas: la de las mutaciones neutras y la del reloj molecular (Wilson & Cann, 1992). El DNA de los organismos incluye una información privilegiada de su historia evolutiva codificada en la secuencia lineal de los cuatro componentes nucleotídicos del DNA (adenina, citosina, guanina y timina). Las investigaciones de la evolución molecular de las secuencias de DNA se orientaron, principalmente, a reconstruir la filogenia —la historia evolutiva— de las relaciones entre las especies; pero pueden abordar muchas otras posibilidades como el origen, el tamaño poblacional inicial de nuestra especie o su posterior expansión.

La evolución es un proceso gradual que depende, esencialmente, del tiempo. Al nivel génico, la evolución ocurre mediante la acumulación de sustitui-

ciones de un nucleótido por otro en el DNA de un organismo. Las mutaciones nucleotídicas se producen con probabilidades constantes, pero la mayoría se pierden aleatoriamente poco después de haberse producido. El destino del resto depende de sus efectos sobre el organismo. Muchas mutaciones son deletéreas siendo rápidamente eliminadas por selección natural. Otras mutaciones son adaptativamente neutras; esto es, el reemplazamiento de un nucleótido por otro tiene mínimas o nulas consecuencias para el bienestar del organismo. Esas mutaciones «neutras» ocasionalmente se difunden y llegan a fijarse —integrarse en el genoma— en la especie a tasas que son constantes; ello, de tal manera, que el número de diferencias entre las secuencias homólogas de dos especies es, aproximadamente, proporcional al tiempo de su divergencia desde un ancestro común. Por el contrario, otras mutaciones están favorecidas por la selección natural porque benefician al organismo; algunas de ellas se difunden entre los individuos y se acumulan en la especie en un proceso que es también dependiente del tiempo (Ayala & Valentine, 1979). La regularidad del proceso por el que ocurren las sustituciones nucleotídicas hace posible reconstruir las relaciones históricas entre las especies como la distancia genética o los árboles filogenéticos y, también, datar los acontecimientos relevantes (Edwards, 1971). En otras palabras, existe un reloj molecular evolutivo. Reloj, que no es un reloj metronómico como los relojes ordinarios que miden intervalos de tiempo con precisión, sino un reloj estocástico que es dependiente, como la desintegración radiactiva, de acontecimientos que ocurren con probabilidades constantes (Ayala, 1995; Templeton, 1993).

La secuencia nucleotídica de un gen o de un corto fragmento de DNA es, a menudo, suficiente para contestar una pregunta específica sobre la evolución; pero los organismos portan muchos genes – cien mil aproximadamente en los primates. La información sobre la evolución obtenida estudiando un gen puede ser suplementada y enriquecida con la investigación de genes adicionales hasta que la información sea suficiente para sentenciar un tema particular. No hay más límites prácticos que el acceso a las muestras, los costes financieros y el tiempo (Ayala, 1995).

En términos muy generales puede decirse que los homínidos de la fase *erectus* dieron lugar, por evolución, a los humanos de aspecto moderno. Pero la cuestión concreta de cómo fue ese proceso filogenético tropieza, como tantas otras veces en la paleontología humana, con visiones muy encontradas por parte de los especialistas en los homínidos del Pleistoceno superior. Todos ellos suelen coincidir, al menos, en una cosa. Durante el segundo interglacial, el que se extiende entre las glaciaciones Mindel y Riss, e incluso puede que antes, existieron en distintos lugares del mundo antiguo —Europa, Asia y África—, unos seres que no pueden ser clasificados fácilmente ni como *Homo erectus* ni como *Homo sapiens*. En consecuencia, y siguiendo un criterio muy generalizado, se entienden como formas fósiles de transición. Ahí se acaban las coincidencias, porque ni siquiera hay consenso acerca de hacia dónde conduce esa transición. Todo depende, ciertamente, de cómo se plantee la forma de aparición de nuestra propia especie (Cela-Conde & Ayala, 2000).

Existen, al menos, dos posibilidades contrapuestas. La primera entiende que se produjeron evoluciones múltiples en muchos lugares diferentes del mundo antiguo con intercambio génico de las poblaciones existentes, de tal forma que el paso desde la fase *erectus* a los humanos de aspecto moderno puede detectarse en casi todas las partes y, a la vez, todos esos eslabones contribuyeron a la formación de nuestra especie (Wolpoff & Thorne, 1991). De acuerdo con este punto de vista, los neandertales y el *H. erectus* podrían considerarse como subespecies propias de Europa y de Australasia, respectivamente, que contribuyeron, también, al acervo génico general del *Homo sapiens* (Howells, 1976).

Frente a esta forma de ver las cosas, a la que se llama «hipótesis de la evolución multirregional», una alternativa opuesta explica que, en términos generales, el paso de *Homo erectus* a *Homo sapiens* tuvo lugar mediante una evolución muy localizada, en el Este africano, a partir de una población de la que surgieron los primeros seres humanos de aspecto moderno (Stringer & McKie, 1996). De ser así, ni los homínidos asiáticos de la fase *erectus* ni los neandertales habrían contribuido genéticamente a la aparición del *Homo sapiens*. Se trataría, por tanto, de especies distintas. Esta segunda hipótesis se denomina «desde África» (Tattersall, 1997).

Los proponentes del modelo multirregional destacan la continuidad regional de los fósiles en la transición del *H. erectus* al *H. sapiens* arcaico y luego al moderno, que parece observarse en Australasia, el Oriente Medio y otras regiones. Postulan que tuvo lugar un intercambio génico ocasional entre poblaciones de distintas regiones, de manera que, a pesar de la dispersión geográfica, la especie evolucionó como un acervo génico único. Aun así, surgió gradualmente cierta diferenciación geográfica, tal como sucede en otras especies y que vemos reflejada hoy en las diferencias génicas y morfológicas susceptibles de ser observadas entre los distintos grupos étnicos (Thorne & Wolpoff, 1992). Esta explicación se sustenta en el postulado de la presencia de migraciones persistentes que hicieron posible la reproducción entre individuos de poblaciones de distintos continentes. Sin embargo, no hay una evidencia directa de que tales migraciones persistieran a lo largo del tiempo; y también es difícil reconciliar el modelo multirregional con la existencia contemporánea de diferentes especies — por ejemplo, *H. erectus* y *H. sapiens* — o distintas formas — *H. sapiens* arcaico y moderno en diferentes regiones (Stringer, 1991).

Algunos autores han propuesto un modelo intermedio de «asimilación» que da preponderancia a África en el origen de los caracteres anatómicamente modernos, pero permitiendo a la vez la persistencia de genes de las poblaciones locales y, con ello, la permanencia de ciertos rasgos morfológicos de diferenciación regional. Existen, según esta teoría, evidencias que favorecen la continuidad regional y, también, la incorporación de caracteres de una población a otra (Schull, 1993).

La hipótesis «desde África» propone, por el contrario, que los seres humanos de aspecto moderno aparecieron primero en África —o, según otros autores, en el Oriente Medio— hace alrededor de cien mil años, dispersándose desde allí por el resto del mundo y reemplazando en todos los yacimientos a

las poblaciones preexistentes, ya fueran de *H. sapiens* arcaico o de *H. erectus* (Cann & cols., 1987; Horai & cols., 1991, 1995).

Algunos de los autores de esta teoría del reemplazo por parte de humanos procedentes de África sostienen, además, que la transición entre el *Homo sapiens* arcaico y el moderno estuvo asociada a la presencia de un cuello de botella poblacional muy estrecho en el origen africano; es decir, a una disminución drástica en el número de aquellos ancestros hasta el punto en que pudieron llegar a consistir en muy pocos individuos, incluso solo dos, quienes serían los antepasados de todos los humanos actuales. La evidencia aducida a favor de esta hipótesis, a la que suele denominarse «Arca de Noé», deriva de una confusión entre, por un lado, genealogías de genes —que coalescen gradualmente en menos y menos ancestros y, en última instancia, en un ancestro único— y, por otro, genealogías de individuos —que se duplican en cada generación ancestral y constan, por tanto, de innumerables individuos a medida que nos remontamos a muchas generaciones atrás— (Ayala, 1995).

El respaldo génico a la teoría localista lo realizaron Cann, Stoneking & Wilson. «*La biología molecular es una de las principales fuentes de información cuantitativa y objetiva de la historia evolutiva de nuestra especie —comentan esos autores en la introducción de su trabajo—. Ha proporcionado nuevas perspectivas a nuestra divergencia genética de los simios y en el modo en que los humanos se relacionan genéticamente entre ellos. Sin embargo —continúan—, nuestro esquema de la evolución genética de la especie humana está distorsionado porque se basa, principalmente, en comparaciones génicas nucleares. Las mutaciones se acumulan muy lentamente en los genes del núcleo. Además, los genes nucleares se heredan de ambos progenitores y se mezclan en cada generación. Esta mezcla enturbia la historia de los individuos y permite la recombinación. Recombinación que permite rastrear a duras penas la historia de segmentos particulares de DNA, a menos que se consideren únicamente aquellos que presentan sitios fijos de ligamiento. El estudio del DNA mitocondrial (DNAMt) enriquece el conocimiento de la historia del pul génico humano de tres maneras. Primero, el DNAMt proporciona una visión ampliada de la diversidad existente en el pul génico humano porque las mutaciones se acumulan en el DNAMt a una tasa mucho más rápida que en el DNA nuclear. Segundo, dado que el DNAMt se hereda por vía materna y no se recombina, es una buena herramienta para estudiar la relación de unos individuos con otros. Tercero, hay cerca de 1016 moléculas de DNAMt, todas ellas idénticas, en un individuo; moléculas que se comportan como una dotación haploide. Esta herencia materna y haploide significa que el DNAMt es más sensible que el DNA nuclear a reducciones severas en el número de individuos en una población. El apareamiento de un par de individuos puede transmitir un solo tipo de DNAMt pero transporta cuatro conjuntos haploides de genes nucleares, todos transmisibles a la descendencia. La rápida evolución y el peculiar modo de herencia del DNAMt aporta nuevas perspectivas de cómo, donde y cuando se originó y creció el pul génico humano» (Cann & cols., 1987).*

Los autores estudiaron los mapas de restricción del DNAMt purificado de 145 placentas y de dos líneas celulares. Asumiendo una transmisión del DNAMt

por vía estrictamente materna y la ausencia de recombinación que garantiza la homogeneidad individual de la dotación genómica mitocondrial, las conclusiones del estudio fueron: la posibilidad de hacer confluir los linajes DNAMts actuales en una hembra común ancestral; que África es la cuna del pul génico mitocondrial humano; que la Eva mitocondrial africana, ancestro común de todos los DNAMts existentes, vivió hace 140.000-290.000 años, y que todas las poblaciones examinadas, excepto la africana, tienen orígenes múltiples, lo que significa que cada área fue colonizada repetidamente (Cann, 1988).

El DNA que estudiaron reside en las mitocondrias, orgánulos intracelulares involucrados en la producción de energía disponible para el resto de la célula. Mientras que el DNA nuclear conforma una estructura compleja que codifica unos 100.000 genes —casi toda la información necesaria para formar un ser humano—, el DNAMt humano es una doble hélice circular —hebras H y L— que contiene 16.569 pares de bases; su secuencia nucleotídica completa señala una organización extremadamente compacta para este genoma. El 90% del genoma mitocondrial es una región codificante que incluye genes para 13 proteínas involucradas en la vía mitocondrial generadora de energía —fosforilación oxidativa—, un par de RNAs ribosomales y 22 RNAs de transferencia. El resto del DNAMt no es codificante y se estructura en una región principal que contiene la región de control de la replicación y el lazo de desplazamiento (lazo D), y varios segmentos (Anderson & cols., 1981).

La mayoría de las células humanas contienen cientos de mitocondrias y miles de moléculas de DNAMt. Dado que el DNAMt se transmite predominantemente a través del citoplasma del oocito, se hereda por vía materna. Por ello, los DNAMts paterno y materno rara vez se mezclan en el mismo citoplasma; razón por la que no se han detectado recombinaciones entre los diferentes linajes de DNAMts. De este modo, la única manera por la que la secuencia del DNAMt puede variar es por acumulo secuencial de mutaciones a lo largo de los linajes maternos (Wallace, 1994).

La alta tasa evolutiva de la secuencia del DNAMt se debe a la alta tasa de mutaciones —diez veces superior a la de los genes nucleares— y a la alta tasa de fijación de las mismas (Brown, 1980). La alta tasa de mutaciones resulta, en parte, de la ausencia de histonas protectoras en el DNAMt, a la ineficacia de los sistemas de reparación del DNAMt y a la continua exposición a los efectos mutagénicos de los radicales de oxígenos producidos en la fosforilación oxidativa. Por su parte, la alta tasa de fijación de las mutaciones se debe, en parte, a la rápida deriva genética del DNAMt en la población general. Cuando una mutación en el DNAMt incrementa se origina una mezcla intracelular de moléculas de DNAMt normales y mutadas denominada heteroplasmia. Después, cuando los DNAMts normales y mutantes se distribuyen al azar en las células hijas durante la replicación mitótica (somática) o meiótica (germinal), el porcentaje de moléculas mutantes y normales en cada célula se desplaza, progresivamente, hacia tipos puros (homoplasmia) normales o mutantes, mediante un proceso denominado segregación replicativa. La segregación replicativa mitótica requiere múltiples divisiones celulares para alcanzar la homeoplasmia; pero

la segregación replicativa meiótica puede ser bastante rápida (en una o dos generaciones). Una vez fertilizado, el DNA nuclear se replica y el oocito se divide, pero el DNAm_t no se replica hasta que se forma el blastocisto (Wallace, 1994).

Por su parte, la dificultad básica que entraña el empleo del DNAm_t para interpretar la historia evolutiva reciente brota de la propia fuente de sus otras ventajas: en la reproducción, el DNAm_t se propaga, no se recombina, y se transmite, además, por exclusiva vía materna. En consecuencia, el potencial de deriva genética – pérdida accidental de líneas – es grande: algún DNAm_t desaparece cada vez que una generación no deja descendencia femenina. Cualquier interpretación de las mutaciones del DNAm_t en las poblaciones supervivientes depende del modo en que ha cambiado, a lo largo del tiempo, el tamaño de las poblaciones y del conocimiento de cuantas líneas maternas pudieron haber desaparecido. También y debido a la ausencia de recombinación, todos los genes del DNAm_t equivalen a un solo locus; por consiguiente el reloj molecular basado en el DNAm_t podría no ser lo bastante fiable, ni lo bastante neutro; esto último porque el DNAm_t está involucrado en ciertas enfermedades extremadamente graves que elimina la selección natural (Wallace, 1999).

Las mutaciones del DNAm_t somáticas y germinales inciden en nuestra historia como especie y en nuestro envejecimiento y salud como individuos. Las mutaciones del DNAm_t en la línea germinal, antiguas y recientes, se asocian con una serie de enfermedades degenerativas. Las mutaciones germinales poco o moderadamente deletéreas como los polimorfismos neutros se han establecido en tiempos ancestrales mediante deriva génica pero, en la actualidad, pueden predisponer a enfermedades degenerativas de aparición tardía; por ejemplo, una determinada mutación homoplásmica en el 5% de los pacientes con enfermedades de Alzheimer y de Parkinson, pudiendo contribuir a la etiología multifactorial de tales enfermedades. Por otro lado, mutaciones germinales moderada o severamente deletéreas, aunque puedan aparecer frecuentemente, son eliminadas por selección; de ahí que todas las mutaciones existentes de este porte sean recientes y se asocien a enfermedades devastadoras en niños y en jóvenes. La más representativa de estas mutaciones es una de las causas de síndrome de Leber, que ofrece un abanico de posibilidades que abarca desde una ceguera de aparición en la edad adulta hasta cuadros pediátricos de distonía y degeneración de los ganglios basales. A estas mutaciones hereditarias se añaden mutaciones somáticas que se acumulan al azar en los diferentes tejidos. Estas mutaciones proporcionan un reloj molecular que mide nuestra edad individual causando un declinar progresivo en la producción de energía celular que ayuda a precipitar el comienzo de las enfermedades degenerativas en aquellos individuos que albergan mutaciones deletéreas heredadas (Luft, 1994; Wallace, 1994).

El trabajo de Cann, Stoneking y Wilson no fue bien acogido. Entre las debilidades del trabajo caben destacar la utilización de un método indirecto para comparar los DNAm_ts —análisis de restricción para estudiar el polimorfismo de la longitud de los fragmentos—; inadecuación de la procedencia de las mues-

tras en las que se pretendió que individuos afroamericanos eran equivalente a individuos africanos; construcción de árboles genealógicos mediante metodologías poco sólidas; ausencia de justificaciones estadísticas para inferir el origen africano de las variaciones del DNAm_t, y una calibración errónea de la tasa de la evolución del DNAm_t.

Teniendo en cuenta todo ello, un trabajo en el figuraban dos de los autores pioneros —cuando apareció publicado uno de ellos, A.C. Wilson, acababa de fallecer— retomó el tema (Vigilant & cols., 1991). A efectos de despejar cualquier duda, el trabajo presentaba: los resultados de los estudios de secuenciación de dos segmentos hipervariables no codificantes del lazo D del DNAm_t de 189 individuos, incluyendo 121 nativos africanos; un árbol genealógico que relacionaba esas secuencias con una secuencia de un segmento homólogo del DNAm_t de un chimpancé, lo que permitía la utilización de un método más potente para ubicar el ancestro DNAm_t humano común en el árbol; análisis estadísticos más rigurosos para localizar el origen geográfico del DNAm_t ancestral, y una nueva estimación, basada en la comparación de las secuencias humanas y chimpancés, de cuando vivió el ancestro DNAm_t humano. Sus conclusiones fueron: los diferentes tipos de DNAm_t, definidos de acuerdo con las secuencias obtenidas de las regiones hipervariables estudiadas, señalan una fuerte especificidad geográfica, siendo el África subsahariana la señalada. Por su parte, el ancestro genómico mitocondrial vivió hace 166.000-249.000 años, rango compatible con los 140.000-290.000 años calculados a partir de los análisis de restricción. Estas estimaciones temporales son también consistentes con los 172.000 años calculados a partir de secuencias de segmentos de DNAm_t codificantes (Kocher & Wilson, 1991). Sin embargo, estas cifras (extremos: 140.000-290.000 años) han sido revisadas; la secuenciación de dos segmentos hipervariables de la región de control acerca el ancestro DNAm_t humano a 133.000-137.000 años (Stoneking & cols., 1992). Ancestro que se separó en varios linajes mitocondriales que apoyan el papel de las migraciones (Disotell, 1999; Horai & cols., 1991; Ward & cols., 1991).

Por su parte, la secuencia completa del DNAm_t de humanos, de chimpancés y de orangutanes, ha permitido estimar con más exactitud las tasas de sustitución y los tiempos de divergencia de los DNAm_ts de los homínidos. Las mutaciones o sustituciones no sinónimas (mutaciones puntuales que modifican el aminoácido codificado) y las sustituciones en los genes *RNA* se han acumulado con la precisión de un reloj. A partir de esas sustituciones y con la presunción de que el orangután y los primates africanos divergieron hace 13 millones de años, se ha estimado que los humanos y los chimpancés lo hicieron hace 4.9 millones de años. Este tiempo de divergencia ha permitido calibrar las tasas de las sustituciones sinónimas y por tanto neutras (mutaciones puntuales que no modifican el aminoácido codificado) en 3.89×10^{-8} sitios por año. Por su parte, la tasa de sustituciones en el lazo D, no codificante, se ha estimado en 7.00×10^{-8} sitios por año. A partir de ambas tasas de sustitución se ha inferido la edad del ancestro común más antiguo del DNAm_t humano en 143.000 ± 18.000 años. Esta datación junto con que las secuencias de los DNAm_ts de los individuos africanos son las más divergentes entre los humanos actuales,

apoya la hipótesis del origen africano reciente de los humanos modernos, el *Homo sapiens sapiens* (Horai & cols., 1995) y que concuerda con los datos paleoantropológicos (Stringer & Andrews, 1988; Tattersall & Matternes, 2000; Waddle, 1994) y con otros estudios sobre diversos polimorfismos en el DNA nuclear (Bowcock & cols., 1991; Goldstein & cols., 1995; Mountain & cols., 1992; Tishkoff & cols., 1996).

Dos trabajos recientes apoyan la hipótesis de Eva mitocondrial. El primero se refiere a la extracción de un pequeño fragmento de DNAm_t de un fósil neandertal localizado en Alemania en 1856, muestra que permitió la determinación de sus secuencias nucleotídicas. La comparación de esas secuencias con las del DNAm_t humano y los análisis filogenéticos, muestran que las secuencias neandertales no corresponden a secuencia alguna de las encontradas en el DNAm_t humano moderno. Por otro lado, la edad del antecesor común de los DNAm_ts neandertal y humano se ha estimado cuatro veces superior a la calculada para la Eva mitocondrial. Todo ello sugiere que los neandertales se extinguieron sin contribuir al acervo génico mitocondrial de los humanos modernos (Krings & cols., 1997). El segundo de los trabajos mencionados describe la extracción, amplificación y secuenciación del DNAm_t de material óseo de un neandertal que vivió hace, aproximadamente, 30.000 años en la región norte del Cáucaso (cueva de Mezmaiskaya). El DNAm_t de este neandertal es homólogo, pero no idéntico, al del germánico (cueva de Feldhofer, valle de Neander) estudiado pocos años antes. Ambos estudios se oponen a la idea de que los europeos modernos tengan un origen, al menos parcial, neandertal.

Aunque las dos muestras se obtuvieron de especímenes con una localización geográfica distante, las diferencias encontradas entre las secuencias indica que esos dos individuos pertenecieron a un pul génico único; más aún, la variación entre las secuencias de ambos neandertales es similar a la detectada entre humanos modernos (Ovchinnikov & cols., 2000). El estudio de las secuencias de ambas muestras ha permitido calcular la edad estimada del ancestro común más reciente de los neandertales europeos occidental (Neander) y oriental (Cáucaso) entre 151.000 y 352.000 años; intervalo que coincide con el tiempo de emergencia del linaje neandertal de los registros paleontológicos. La divergencia de los DNAm_ts de los humanos modernos y de los neandertales puede estimarse entre 365.000 y 853.000 años. Utilizando una metodología similar, el tiempo estimado para la divergencia del DNAm_t de los humanos modernos iniciales es de 106.000-246.000 años. Ambos estudios apoyan la teoría africana, en contra de la hipótesis de un origen multirregional en la evolución de los humanos modernos.

Eva mitocondrial que, conceptualmente, se retrotrae a la idea de Dobzhansky de que «todos los hombres pertenecen a la misma especie. La humanidad es una entidad biológica, del mismo modo que es una entidad cultural, sociológica y filosófica. La especie biológica humana es difícil que se haya originado por la fusión de dos o más especies ancestrales. Por el contrario es muy probable que resulte de la evolución de una única especie ancestral» (Dobzhansky, 1962).

Las características distintivas del DNAm_t, clásicamente aceptadas, son una rápida tasa evolutiva de sus secuencias nucleotídicas, un pequeño genoma que conlleva idéntico conjunto de genes homólogos, herencia materna y ausencia de recombinación. Sin embargo, las mitocondrias contienen las enzimas necesarias para recombinación homóloga, y existen al menos dos mecanismos por los que pueden pasarse por alto la estricta herencia materna del DNAm_t: la entrada de DNAm_t paterno en el ovocito durante la fecundación y la existencia de copias de secuencias de DNAm_t en el DNA nuclear que pueden transferirse al genoma mitocondrial. De hecho, una serie de observaciones ha hecho tambalear esa noción del genoma mitocondrial. Hace años se indicó cierta herencia paterna del DNAm_t en el ratón (Gyllensten & cols., 1991), y más recientemente se ha publicado un trabajo sobre desequilibrio de ligamiento y recombinación en el DNAm_t de homínidos —hombre y chimpancé— (Awadalla & cols., 1999). También se ha sugerido que el hábito térmico del organismo o la tasa metabólica pueden influir en la evolución del DNAm_t (Rand, 1994). De ser todo ello cierto, las filogenias mitocondriales no son exclusivamente matriciales y, por tanto, habría que revisar los cálculos estimados para la longevidad de la historia humana y reinterpretar las teorías sobre el origen de la especie humana moderna (Hey, 2000).

Pero el DNAm_t no es la única fuente de información. El cromosoma Y, microsatélites y diversos genes del DNA nuclear —en especial el complejo principal de histocompatibilidad— ofrecen información complementaria. Si los análisis del DNAm_t señalan una Eva mitocondrial, la madre primigenia que vivió en África hace 100.000 a 200.000 años, no cabe duda de que necesitó de un Adán cuya búsqueda ha sido tarea más complicada. La contrapartida genética del DNAm_t es el cromosoma Y. Desde el punto de vista genético, el cromosoma Y consta de dos partes: una región pseudoautosómica que participa en la recombinación homóloga con el cromosoma X, y otra región, Y-específica, que no participa en el citado proceso de recombinación homóloga. Los loci ubicados en la región específica no se recombinan y exhiben herencia paterna, de la misma forma en que el DNAm_t se transmite solo por vía materna (Ellis, 1991). Ello señala la potencialidad del cromosoma Y en estudios evolutivos; sin embargo, a diferencia del DNAm_t, de los autosomas y del cromosoma X, el cromosoma Y presenta un polimorfismo muy pobre (Spurdle & Jenkins, 1992). Por ejemplo, el estudio de una secuencia del gen *ZFY* —gen localizado en la región Y-específica y que está involucrado en la maduración testicular y en el síndrome de Turner— no muestra variación alguna (Dorit & cols., 1995). La comparación de esta secuencia con la región homóloga de los grandes simios indica una tasa de sustitución de 1.35×10^{-9} nucleótidos por sitio y por año; asumiendo la neutralidad de estas sustituciones, la teoría de la coalescencia génica propone 270.000 años como el tiempo transcurrido desde que vivió el último ancestro común del gen *ZFY* de los humanos modernos; ese individuo es el antecesor de todos los humanos modernos en la línea paterna. Como en el caso de la Eva mitocondrial, este Adán-*ZFY* es el individuo del que todos los humanos hemos heredado el gen *ZFY*, pero no es el único antecesor en su generación. Los humanos actuales hemos heredado otros miles de genes de muchos otros contemporáneos de este Adán (Gibbons & Dorozynski, 1991).

Estudios de otras regiones no recombinantes del cromosoma Y señalan tiempos de coalescencia diferentes; tiempos que oscilan entre 90.000-120.000 años (Whitfield & cols., 1995) y 188.000 (Hammer, 1995). En cualquier caso, si se asumen 20 años por generación, el tiempo de coalescencia medio para las regiones no recombinantes del cromosoma Y conduce a una población inicial efectiva de, aproximadamente, 80.000 individuos, un resultado consistente con la población calculada a partir de los datos del DNAmT.

El número ancestral de individuos por generación puede ser determinado con más precisión por medio de la teoría genética de la coalescencia estudiando genes actuales muy polimórficos, como son los del complejo principal de histocompatibilidad (MHC) (Klein & cols., 1993). La teoría de la coalescencia examina las relaciones genealógicas entre genes. De acuerdo con esta teoría todos los alelos presentes en un pul génico actual son descendientes de un alelo único al que todos ellos coalescen. La teoría de la coalescencia se desarrolló originalmente para genes neutros pero pronto se amplió a genealogías alélicas sometidas a selección balanceada; la diferencia principal radica en que en el segundo caso, el tamaño poblacional requerido para mantener un determinado polimorfismo es menor. El polimorfismo del MHC ha proporcionado una nueva metodología para rastrear la historia de las poblaciones de las distintas especies: paleogenética de poblaciones (Klein & cols., 1990).

Las teorías de especiación por el «efecto fundador» proponen que la especiación es consecuencia de un evento fundador o «cuello de botella», de manera que la nueva población se establece a partir de muy pocos individuos, e incluso de solo uno (hembra fecundada). Ese fenómeno puede darse cuando una población sufre una reducción drástica debido a causas biológicas o físicas o, más típicamente, cuando los fundadores ocupan un nuevo hábitat. Si la población prospera su acervo génico puede ser muy diferente del original, de manera que tiene lugar una «revolución génica» durante el proceso de reajuste del nuevo acervo génico. El efecto fundador podría haber sido la causa que favoreció la evolución de los caracteres distintivos de los humanos modernos, quienes descenderían de muy pocos individuos, aunque los estudios teóricos y los modelos computacionales no lo sustentan (Cela-Conde & Ayala, 2000).

El MHC juega un papel capital en la defensa de los vertebrados contra parásitos y otros patógenos. En algunos de sus genes existen polimorfismos, extensos y arcaicos, que han pasado de especies ancestrales a otras descendientes y que son compartidos por especies actuales. Algunos de esos polimorfismos se establecieron hace 30 millones de años y los comparten humanos, grandes simios y otros primates (Parham & Lawlor, 1991). La teoría de la coalescencia precitada concluye que esos polimorfismos requieren que la población ancestral de los humanos modernos haya mantenido un tamaño efectivo de, al menos, 100.000 individuos a lo largo de esos 30 millones de años de persistencia de los polimorfismos señalados. Diferentes modelos computacionales excluyen la posibilidad de cuellos de botella poblacionales ocasionales. Los polimorfismos en el MHC excluyen la teoría reclamada, sobre la base de los polimorfismos del DNAmT, de que la transición africana desde los hombres arcaicos a

los anatómicamente modernos hace aproximadamente 200.000 años, tuvo lugar sobre una constricción poblacional que redujo el elenco materno a una o a unas pocas hembras. Los datos son consistentes con la teoría de que las diferentes poblaciones dispersas por el mundo fueron reemplazadas por otras que migraron desde África. Pero el MHC y otros polimorfismos moleculares son consistentes con una teoría multirregional de la evolución humana durante el Pleistoceno que propone una continuidad regional de las poblaciones humanas desde el tiempo de las migraciones del *Homo erectus* hasta el presente, con presiones selectivas regionales distintivas y migraciones ocasionales entre las poblaciones (Ayala & cols., 1994).

En resumen, el estudio del MHC contradice el modelo del Arca de Noé —teoría extrema de la Eva mitocondrial— y apoya que la población ancestral de los humanos modernos nunca fue menor de unos cuantos miles de individuos. Por su parte, existen datos que apoyan algún grado de continuidad regional frente a la teoría del reemplazamiento completo de poblaciones ancestrales locales por una nueva especie africana. La visión en color está mediada por pigmentos fotosensibles que constan de un cromóforo covalentemente unido a una proteína (opsina). Los genes que codifican los pigmentos rojo y verde mapean en el brazo largo del cromosoma X, mientras que el gen del pigmento azul lo hace sobre el cromosoma 7. En los humanos, los genes de las opsinas roja y verde son muy homólogos. La duplicación de esos dos genes data de hace 30-40 millones de años (Deeb & cols., 1994).

Los análisis de los polimorfismos de estos genes no son favorables a la teoría de un reemplazamiento completo del pul génico caucasiano por poblaciones africanas. Otro ejemplo es una enfermedad autosómica recesiva del metabolismo lipídico debida a la ausencia de un determinado tipo de apolipoproteína (C-II: activador de lipoproteína lipasa, enzima clave del metabolismo de las lipoproteínas de baja densidad). Dos alelos deletéreos comparten una mutación que sugiere un ancestro común; mutantes que divergieron del alelo normal hace 2 millones de años. La persistencia de dos alelos defectuosos durante tanto tiempo es un misterio, quizás consecuencia de una pequeña ventaja del heterocigótico (Ayala & cols., 1994). Esta persistencia arguye en contra de un cuello de botella importante durante la historia humana durante el Pleistoceno, y favorece la teoría de que el *H. erectus* europeo y asiático contribuyeron al pul génico del *H. sapiens* moderno (Li & cols., 1993).

Hasta el momento, nuestro discurso ha girado en torno a las bases genéticas de las teorías de los orígenes del hombre moderno: modelo de reemplazamiento global (Eva mitocondrial) *versus* modelo de continuidad (evolución multirregional). Aunque la discusión entre genetistas y paleontólogos sigue abierta y los datos del DNAm^t inclinan la balanza hacia el «reemplazamiento», algunos autores intentan reconciliar esos datos con el registro fósil dentro del contexto «multirregional» (Frayer & cols., 1993).

Pero, aparte del momento del origen de los humanos modernos y de cómo colonizaron la Tierra, el tema más apasionante se refiere al sustrato génico

diferencial que nos hace humanos. Porque a los humanos nos gusta pensar que, como especie, somos algo especial. Lo que nos caracteriza como especie y nos distingue en el reino animal es la capacidad para hablar y para escribir, para construir estructuras complejas y para hacer distinguos morales. Pero cuando en la escala comparativa llegamos a los genes, los humanos somos tan similares a las dos especies de chimpancés (chimpancé: *Pan troglodites* y chimpancé enano, pigmeo o bonobo: *Pan paniscus*) que el fisiólogo Jared Diamond nos etiquetó como «tercer chimpancé» (Diamond, 1992). Un cuarto de siglo de estudios genéticos ha establecido que para cualquier región dada del genoma, humanos y chimpancés comparten, al menos, el 98.5% de su DNA. Ello significa que una porción muy pequeña del DNA es responsable de los rasgos que nos hacen humanos, y que un puñado de genes, de alguna manera, nos dotan de tal condición, desde la marcha erguida hasta la capacidad ética.

¿Cuáles son esos genes, que siendo tan escasos en número son tan poderosos en efectos? Hasta hace no más de cinco años se invirtió poco esfuerzo para contestar esa pregunta, de tal modo que el genoma de los primates es un territorio que se conserva casi tan virgen como en el tiempo de Simpson. Durante los últimos años el panorama está cambiando y unos pocos grupos de genetistas y de biólogos de la evolución están enfrascados en nuevas estrategias de estudio comparativo de los genes, los cromosomas y la bioquímica de los chimpancés y de los humanos. En el último par de años se han realizado algunas observaciones interesantes: los humanos carecen de un tipo particular de una molécula ubicua que se encuentra en la superficie de las células del resto de los primates; existen diferencias en los reordenamientos en el DNA de los cromosomas humanos y de otros primates; también, han comenzado unos cuantos proyectos de secuenciación que intentan comparar, base por base, los DNAs de humanos y de primates. «Cada vez que aparece un nuevo fósil humano se le prestan toda clase de atenciones —dice Edwin McConkey, uno de los líderes de un posible proyecto genoma primate—; sin embargo, los chimpancés están ahí esperando ser estudiados mediante un proyecto internacional» (McConkey & Goodman, 1997).

Los primates son menos susceptibles que los humanos a ciertas enfermedades como el cáncer, el sida, la hepatitis, la malaria o las infecciones intestinales; por ello, el interés por las diferencias en las secuencias de bases va más allá del estudio evolutivo. Las compañías de biotecnología, que ya se han dado cuenta de ello, están gestionando patentes de genes claves humanos y de chimpancés (Gibbons, 1998). Por el momento, nadie conoce la relación entre las variaciones génicas y la letanía familiar de las diferencias hombre-mono: distribución del vello corporal, lenguaje o tamaño cerebral. Pero van siendo mayoría los investigadores que creen que ha llegado el momento.

En 1904 se publicaron los primeros resultados que reflejaban una marcada similitud entre las proteínas sanguíneas de humanos y de chimpancés (Nuttall, 1904). Poco después de la expansión de la biología molecular en la década de 1950s— hasta entonces no existían criterios objetivos para medir la distancia

génica entre especies —se hizo evidente que comparando las proteínas y los ácidos nucleicos de especies diferentes podría obtenerse una estimación cuantitativa y objetiva de la distancia génica entre ellas. Durante la década de 1960s, numerosos grupos habían participado en el desarrollo y aplicación de métodos bioquímicos para estimar distancias génicas. Tales métodos incluían la comparación de proteínas mediante técnicas electroforéticas, inmunológicas y de secuenciación, y la comparación de los ácidos nucleicos por técnicas de hibridación. En 1963 se conocía la virtual identidad de la secuencia de aminoácidos de algunas de las proteínas plasmáticas del hombre, del chimpancé y del gorila (Washburn, 1963). Desde entonces se sucedieron diversos estudios comparativos que insistían en la similitud del comportamiento de los genes humanos y del chimpancé; trabajos que tuvieron como colofón el artículo de King, genetista y Wilson, profesor de bioquímica: las secuencias de aminoácidos de las proteínas humanas y de chimpancé examinadas presentaban, por término medio, más del 99% de identidad. Otro método para comparar genomas es la hibridación de los ácidos nucleicos; varios autores han comparado la termoestabilidad de híbridos de DNAs humano y chimpancé formados *in vitro*, con la termoestabilidad de los DNAs de cada una de las especies. De acuerdo con este criterio, los DNAs mitocondriales de humanos y de chimpancés aparecen idénticos (King & Wilson, 1975).

Respecto al DNA nuclear, tales experimentos indicaron que entre los humanos y los chimpancés hay más diferencias al nivel de los ácidos nucleicos que al de las proteínas; por cada diferencia observada en la secuencia de aminoácidos, se contabilizaron cuatro bases diferentes en los DNAs. Parece lógico deducir que muchas de las sustituciones en los ácidos nucleicos ocurran en regiones silentes del DNA y que no se conservan fielmente durante la evolución. En resumen, se aceptó que la distancia genética entre humanos y chimpancés está en el rango encontrado para otras especies crípticas de otros organismos; por su parte, especies no gemelas o congénicas dentro de un *genus* difieren entre ellas más que entre humanos y chimpancés. Es clásico el ejemplo de las cadenas (de la hemoglobina, idénticas secuencialmente las de humanos y chimpancés, mientras que difieren en 23 aminoácidos las de dos especies gemelas de ranas (King & Wilson, 1975).

La similitud molecular entre chimpancés y humanos es aún más sorprendente cuando se advierten las diferencias anatómicas, fisiológicas, psicológicas y sociales entre ambas especies. Los contrastes entre las evoluciones orgánica y molecular indican que los dos procesos son, en gran medida, independientes. Es posible que las especies diverjan como resultado de cambios moleculares que no afectan la secuencia aminoacídica de las proteínas. Se sugirió (Wilson & cols. 1974, 1974a) que los cambios anatómicos evidentes resultan de mutaciones que afectan la expresión génica; en este caso, pequeñas diferencias en el tiempo o en la intensidad de la activación génica podría influir considerablemente en los sistemas de control del desarrollo embrionario. Las diferencias orgánicas serían el resultado de cambios génicos en contadísimos genes reguladores, mientras que la sustitución de aminoácidos, en general, no suponen factores evolutivos claves.

Otra manera de enfocar lo que nos hace humanos es arrancar de las diferencias bioquímicas y rastrear sus orígenes génicos. Por ejemplo, los ácidos siálicos son una familia de azúcares que son componentes estructurales comunes de los glicoconjugados de todos los animales del linaje deuterostómico; participan en los receptores —selectinas— involucrados en las interacciones célula-célula mediadas por lectinas, y forman parte de los glicoconjugados secretados. Las dos formas más comunes de ácidos siálicos que se encuentran en las células de los mamíferos son el ácido *N*-acetilneuramínico y su derivado hidroxilado, ácido *N*-glicosilneuramínico. La expresión de la forma hidroxilada es generalizada en los animales, desde el erizo de mar a los mamíferos; expresión regulada específicamente en los diferentes tejidos y en los diferentes estadios del desarrollo. La interconversión entre ambas formas, hidroxilada o no, del ácido siálico puede influir en la funcionalidad de varios receptores, endógenos y exógenos, de ácidos siálicos; por ejemplo, puede afectar la colonización de patógenos como los virus de la gripe y las bacterias *Escherichia coli* y *Salmonella typhi*. Otros microbios que utilizan ácido siálico como sitios específicos de anclaje celular son *Helicobacter pylori* y el *Plasmodium falciparum* (Escalante & cols., 1995; Varki, 1997). Como los ácidos siálicos son también ligandos para una serie de lectinas endógenas, la pérdida de hidroxilación puede acarrear efectos complejos sobre el desarrollo, el crecimiento o la función de múltiples sistemas (Chou & cols. 1998).

Se ha detectado una diferencia importante entre humanos y chimpancés: los humanos carecen de la capacidad enzimática para la transformación de la forma precursora. La pérdida de la actividad hidroxilasa explica por qué los fluidos y los tejidos de todos los primates (chimpancé, bonobo, gorila y orangután) expresan grandes cantidades de la forma hidroxilada del ácido siálico, mientras que dicha forma hidroxilada es inexistente en el humano adulto. Sin embargo, la precitada forma hidroxilada es detectable en tejidos humanos fetales y en ciertos cánceres; también, en algunas enfermedades inflamatorias se han detectado anticuerpos contra la forma hidroxilada. Por ello, se sugirió que la expresión de la hidroxilasa del ácido siálico pudiera estar bloqueada en los humanos. Sin embargo, aunque el cDNA *hidroxilasa* de humanos y chimpancés son homólogos, el cDNA humano contiene una delección importante. En humanos y en chimpancés, el gen se localiza en el cromosoma 6, sin que corresponda a reagrupamiento alguno de los señalados durante la evolución de los homínidos; el linaje de los humanos modernos sufrió una mutación en un estadio posterior al ancestro común de humanos y chimpancés. Sin embargo, llama la atención que la cuantía del metabolito sea mínima en el cerebro, incluso en los animales con grandes cantidades de la forma hidroxilada de ácido siálico en otros tejidos. Ello indica que, por razones hoy desconocidas, la producción de ácido siálico hidroxilado no es deseable para el cerebro de los vertebrados; es más, el cerebro humano elimina por completo el metabolito mediante una mutación genómica en el gen hidroxilasa. Una serie de experimentos, unos con animales transgénicos que hiperexpresan el gen y otros en los que el gen ha sido noqueado, intentan explicar si tal delección aporta alguna ventaja evolutiva al cerebro humano (Chou & cols. 1998).

Aunque esta mutación, aún siendo importante, no es el gen mágico que nos hace humanos, sí ha tenido influencia en la patología diferencial entre ambas especies; ello porque colocó a los humanos en inferioridad de condiciones frente a los patógenos microbianos. Pitágoras, quién vivió en el sur de Italia hace dos mil quinientos años, destacó tanto por su teorema como por advertir a sus conciudadanos del peligro de ingerir habas. La enfermedad denominada «déficit de glucosa-6-fosfato deshidrogenasa» (G6PD) o fabismo se manifiesta en aquellas personas portadoras de dos copias de un gen mutado. Quienes solo han heredado uno de esos genes mutados están protegidos contra la malaria; pero quienes han tenido la mala fortuna de heredar las dos copias —una de la madre y otra del padre— sufren de una susceptibilidad anormal a productos naturales que son inofensivos para el resto de la población, por ejemplo las habas. Cerca de un tercio de la población del sur de Italia y de Grecia son portadores de una mutación del gen que codifica G6PD, una enzima involucrada en la producción de energía a partir de glucosa en los eritrocitos. La malaria fue endémica en la cuenca del Mediterráneo desde antes de Pitágoras hasta la década de los 1940s, cuando los mosquitos *Anopheles* fueron erradicados con DDT. Durante todo ese tiempo las personas portadores de una mutación tuvieron una clara ventaja evolutiva para sobrevivir a la enfermedad y, con ello, para propagar su gen mutado a la siguiente generación (Luzzatto & Notaro, 1998).

Este hecho no es único; es solo un ejemplo de los mecanismos que han desarrollado los diferentes organismos durante su coevolución con los parásitos. Por ser el de la malaria uno de los más prevalentes, se han ensayado varias estrategias de resistencia frente a él. Junto a la mutación del gen *G6PD*, otra estrategia consiste en diversas mutaciones de los genes que codifican las cadenas de la molécula de hemoglobina; al igual que en el caso precitado, los portadores de una copia mutada de uno de los genes hemoglobínicos son resistentes pero aquellos que heredan dos genes mutados presentan una enfermedad, en este caso una hemoglobinopatía. El fabismo y las hemoglobinopatías ocasionan cuadros anémicos cuyas complicaciones pueden ser deletéreas. Ambas enfermedades afectan, primariamente, a los eritrocitos o glóbulos rojos de la sangre, células que son la diana del parásito. Susceptibilidad a la malaria vinculada, por otro lado, a determinados polimorfismos del MHC (Hill & cols., 1991).

Por otra parte, los habitantes del norte de Europa han desarrollado sus propias defensas contra las infecciones prevalentes en su medio. En este caso, los microorganismos a tener en cuenta no son los parásitos sino las bacterias. La fibrosis quística, una grave enfermedad que afecta preferentemente a ciudadanos nórdicos, es probablemente una defensa adaptativa contra la *Salmonella typhi*, la bacteria que causa la fiebre tifoidea. La mutación génica provoca una serie de alteraciones, entre otras en el nicho ecológico de la bacteria —el intestino— que impide su colonización. En la actualidad y aunque no se hayan conseguido las correlaciones pertinentes, se apunta que otras mutaciones génicas causantes de las enfermedades por déficit de (1-antitripsina y la hemocromatosis, responden a los mismos mecanismos adaptativos (Cochran & Ewald, 1999). En cualquier caso, la paleoantropopatología es un tema en auge (Pérez & Gracia, 1998).

Otra estrategia para encontrar las diferencias interespecies es el abordaje de la evolución cromosómica (Wilson & cols., 1974a). El ancestro común de humanos, chimpancé y gorila estaba dotado con 24 pares de cromosomas. De ellos, 18 pares eran similares a los del hombre actual, y 15 pares eran homólogos a los del chimpancé, gorila y orangután. Dejando a un lado, en principio, al orangután, el gorila emergió como resultado de una serie de reorganizaciones en, al menos, nueve cromosomas (1, 4, 5, 8, 10, 12, 14, 16 y 17). El gorila se independizó de un progenitor de humanos y de chimpancés; progenitor cuyo cromosoma 2p era similar al de los chimpancés actuales, siendo los cromosomas 7 y 9 similares a los de los humanos modernos. Por fin, los humanos surgieron y abandonaron a los chimpancés, tras reorganizaciones en los cromosomas 1, 18 y, fundamentalmente, por la fusión de los cromosomas 2p y 2q que formaron el cromosoma 2, característico de la especie humana, y responsable de la diferencia entre las dotaciones cromosómicas humana (23 pares) y del resto de los primates (24 pares). El cromosoma X puede rastrearse hasta el ancestro común de orangután y homínidos, mientras que el Y presenta una homología básica en humanos, chimpancé y gorila, pero no con el orangután, cuya especiación va de la mano de los cromosomas 11 y 20 que no tienen parálogo en los tres homínidos (Yunis & Prakash, 1982).

Como archivo evolutivo, el genoma se consideró un registro relativamente estable; pero, en realidad, el DNA está en continua remodelación, siendo bastante frecuentes las duplicaciones génicas, lo que hace que el genoma esté tachonado con copias extras de pequeños segmentos cromosómicos. La causa de tales duplicaciones sigue siendo un misterio, pero esos genes extra y su entorno nucleotídico proporcionan el sustrato necesario para el cambio evolutivo, pues la selección natural puede orientarlos hacia nuevas funciones (Pennisi, 1998).

La primera apreciación de la naturaleza dinámica del DNA data de hace unos seis años, al tratar de marcar un segmento específico del cromosoma X. Al utilizar la correspondiente sonda se encontró que el marcaje también aparecía sobre el cromosoma 16, segmento que mostró tener integrada una copia, aunque afuncional, de un gen completo —las secuencias estructural y reguladora— del cromosoma X: el gen que codifica el transportador de creatina; esto es, el gen que está mutado en una rara enfermedad humana denominada adrenoleucodistrofia, entidad que se hizo famosa con la película «El aceite de Lorenzo». Copias de este gen se encuentran, al menos, en otros cuatro lugares del genoma humano (Pennisi, 1998).

La duplicación génica —como la indicada— es una de las fuerzas primarias del cambio evolutivo. En el último año se han publicado datos sobre tres diferentes regiones pericentroméricas humanas, que indican que tales regiones del genoma han sido sitios de duplicaciones génicas recientes. Esta forma de duplicación ha involucrado movimientos de segmentos, que incluyen intrones y exones, desde diversas regiones del genoma hacia las regiones pericentroméricas; duplicaciones flanqueadas por secuencias microsátélites especiales. Se estima que tales duplicaciones han ocurrido entre 5 y 25 millones de años y proporcionan la prueba molecular de una considerable duplicación inter cromosómica de seg-

mentos génicos durante la evolución del genoma de los homínidos (Eichler & cols. 1999; Horvath & cols. 2000).

Por su parte, varios investigadores han concentrado sus esfuerzos en un segmento de DNA que mapea en el cromosoma 4 en todos los primates, pero que en los chimpancés se ha movido a una nueva ubicación sobre el mismo cromosoma y se ha invertido. El segmento translocado incluye un gen —*AF4*— que codifica un factor de transcripción y que está mutado en algunas formas de leucemia en humanos. Dado que los primates son menos propensos a los cánceres que los humanos —incluida la leucemia— existe la posibilidad de que la inversión modifique la expresión del factor y ayude a protegerlos de la leucemia. En cualquier caso, el significado funcional de esta y de otras diferencias cromosómicas entre los humanos y los otros primates se desconoce. Una posibilidad es que las reorganizaciones hayan creado una barrera reproductiva entre nuestros ancestros y otros primates: el primer paso en la creación de una nueva especie. Posibilidad que carece de sentido para otros que se inclinan por la importancia de las diferencias en secuencias cortas que pudieran intervenir en la regulación del *tempo* del desarrollo, tal como los que codifican factores de transcripción involucrados en el desarrollo cerebral, que tendría más tiempo para desarrollar estructuras complejas en el feto humano.

Todo ello ha llamado la atención de algunas compañías interesadas en genómica, que han volcado su atención en la búsqueda de métodos rápidos para encontrar secuencias distintivas entre los humanos y los chimpancés: diferencias nucleotídicas que cambien la estructura y la función de una proteína, y sustituciones silentes. Los estudios preliminares sugieren la existencia de secuencias distintivas humanas involucradas en la susceptibilidad al sida, en el aprendizaje y en la memoria. La firma comercial está tramitando patentes sobre usos nuevos de esas secuencias génicas, que esperan se conviertan en objetivos de nuevos fármacos. ¿Qué sucederá si se identifica el gen que controla el desarrollo de la laringe, un gen que podría proporcionar a los chimpancés la anatomía necesaria para el habla?. ¿Se podrían imaginar el debate respecto a la producción de chimpancés transgénicos? (Gibbons, 1998).

Las grandes revoluciones de nuestra civilización ocurridas durante el último siglo, desde la relatividad y los cuantos a la biotecnología y la informática, pasando por los automóviles y la caída de la Unión Soviética, serán fácilmente estudiadas por las generaciones futuras debido a la inmensa documentación generada por nuestra cultura. Pero las revoluciones más importantes de nuestra especie ocurrieron hace más de diez mil años y dejaron, únicamente, unas pocas y difuminadas huellas. Junto con la evolución anatómica mostrada en sus fósiles, una serie de transiciones cruciales nos hicieron lo que hoy somos: la emergencia del lenguaje, del arte, de la agricultura y los asentamientos poblacionales, que se muestran en los vestigios de su ancestral cultura (Aguirre, 1974a).

Las herramientas de piedra aparecen en el registro arqueológico hace, aproximadamente, 2.5 millones de años. El significado de esta observación no es

simplemente que el *Homo habilis* y las especies posteriores de homínidos tuvieran la astucia de manufacturar una tecnología lítica, sino que esa habilidad se transmitió de generación en generación. Esos artilugios primitivos representan la señal cultural más precoz. El registro arqueológico documenta que durante, al menos, los dos últimos millones de años las diferentes especies de homínidos han venido heredando dos clases de información; una codificada por los genes, y otra por la cultura. ¿Cómo influyó esta herencia dual en el proceso evolutivo?. La teoría de la coevolución génico-cultural intenta contestar a esa pregunta (Feldman & Laland, 1996).

La teoría coevolutiva génico-cultural es una rama de la teoría de la genética de poblaciones que, además de modelizar la transmisión diferencial de los genes de una generación a la siguiente, incorpora rasgos culturales en el análisis. Los dos sistemas de transmisión no pueden tratarse independientemente; ello porque lo que un individuo aprende puede depender de su genotipo, y porque la selección que actúa sobre el sistema genético puede estar generada o modificada por la difusión de un rasgo cultural (Durham, 1991).

El estudio de la coevolución génico-cultural comenzó en el año 1973, cuando Cavalli-Sforza y Feldman introdujeron un modelo dinámico simple de transmisión cultural en el debate *nature-nurture*. Desde entonces, diferentes modelos han explorado las ventajas adaptativas del aprendizaje cultural, las fuerzas del cambio cultural o aquellas situaciones específicas en la evolución humana en las que ha existido una interacción entre los genes y la cultura. En un modelo génico-cultural los individuos deben describirse en términos de su genotipo y de su rasgo cultural, una combinación denominada fenogenotipo, con lo que deberán tenerse en cuenta las reglas de la herencia mendeliana y las reglas de transmisión de los rasgos culturales (Cavalli-Sforza & Cavalli-Sforza, 1999; Cavalli-Sforza & Feldman, 1981; Feldman & Zhivotovsky, 1992). Los análisis matemáticos sugieren que la evolución en poblaciones con una cultura dinámica y socialmente transmitida es diferente de la evolución en poblaciones aculturales. La transmisión cultural puede modificar la presión de selección —positiva o negativa— afectando el curso evolutivo de una población, y puede generar nuevos mecanismos evolutivos a través de selección de grupos (Cavalli-Sforza, 1979; Feldman & Cavalli-Sforza, 1984).

El análisis de los rasgos culturales, especialmente de los datos lingüísticos, ocupa un lugar relevante en la interpretación de las variaciones de las frecuencias génicas entre las poblaciones humanas. La deriva genética y el flujo génico juegan papeles opuestos en microevolución. La deriva conduce las poblaciones a la diversificación genética; el flujo génico, por el contrario, encauza las frecuencias génicas de diferentes poblaciones hacia un equilibrio común. En las últimas décadas, la mejor comprensión de los mecanismos de transmisión cultural en los humanos ha impulsado la utilización de los datos lingüísticos en el análisis de las inferencias microevolutivas (Barbujani, 1991).

Sin embargo, ¿es razonable asumir que las lenguas y los genes se diferenciaron de la misma manera, esencialmente mediante una serie de divisiones o

separaciones poblacionales acompañadas de un continuo incremento de las diferencias globales? (Barbujani, 1999). Las diferencias lingüísticas pueden también considerarse de dos maneras; son marcadores de acontecimientos demográficos pasados y, a la vez, pueden asociarse con barreras reproductivas que pueden contribuir a mantenerlas. Por ello, la discriminación entre los efectos históricos (deriva genética) y geográficos (flujo génico) sigue siendo problemática aún cuando se considere la información lingüística. Mientras que la evolución biológica es darwiniana, la evolución cultural es cuasi-lamarckiana; ambas requieren aislamiento y ambas acumulan variaciones aleatorias en el tiempo desde el aislamiento. Más aún, a pesar de varios factores que complican la herencia lingüística, la escisión y la fusión poblacionales deben afectar las variaciones genéticas y lingüísticas de manera similar (Barbujani, 1991).

Si las diferencias genéticas y lingüísticas están causadas por divisiones demográficas, los árboles que representan las relaciones genéticas y lingüísticas de las poblaciones debieran ser semejantes. Por el contrario, si los fenómenos de convergencia lingüística y de mezcla genética han tendido importancia en la historia de algunas poblaciones, deberían existir contradicciones entre los árboles inferidos a partir de datos genéticos y lingüísticos. En 1988, Robert Sokal mostró la existencia de una correlación positiva entre las distancias geográficas, genéticas y lingüísticas en Europa. Sus hallazgos demostraron que los hablantes de diferentes familias lingüísticas europeas diferían genéticamente y que esta diferencia se mantiene aunque incluso en aquellos casos en que la diferenciación geográfica se ha perdido, y sugirieron que el efecto de la diferenciación geográfica sobre la estructura genética puede ser mayor que el de la diferenciación lingüística (Sokal, 1988).

Las distancias genéticas (medidas de las diferencias en las frecuencias alélicas) se correlacionan principalmente con las distancias geográficas. En otras palabras, las poblaciones que muestran la mayor semejanza genética son aquellas que viven más próximas en el espacio. Sin embargo, si se elimina el efecto de esta correlación mediante una serie de procedimientos estadísticos — test de Mantel (1967) que permite comparar dos elementos individuales interdependientes de dos matrices diferentes, y método de Womble (1951) que permite detectar barreras o fronteras—, las distancias lingüísticas (número de palabras que difieren entre ambas lenguas) también están correlacionadas con las distancias genéticas. Ello indica que el efecto de la geografía no es secundario; si las poblaciones adyacentes tienden a parecerse genéticamente, esto implica que se producen más intercambios de individuos entre ellas, y por tanto más genes, que entre pares de poblaciones distantes. También, significa que existen fenómenos de convergencia genética, y que tienen importancia. Sin embargo, la segunda conclusión es que también existe una correlación entre la diversidad genética y la lingüística; es más, esta correlación es evidente a pesar del mencionado fenómeno de convergencia que podría haberla ocultado. Por tanto, parece que un modelo de ramificación en el que las divisiones poblacionales determinan en paralelo la divergencia genética y lingüística es muy razonable, al menos para el caso de Europa. Resulta consistente con este punto de vista la observación de que en Europa y otros lugares, muchas ba-

rreras lingüísticas constituyen también zonas de acusado cambio genético. De este modo, las poblaciones que poseen genes semejantes tienden a hablar lenguas semejantes; poblaciones genéticamente heterogéneas tienden a hablar diferentes lenguas, algunas a veces existiendo cortas distancias geográficas entre ellas. La afiliación lingüística de las poblaciones europeas puede jugar un papel importante en mantener, y probablemente causar, diferencias genéticas (Barbujani & Sokal, 1990).

En el mismo año —1988— del estudio de Sokal, el grupo de Cavalli-Sforza señaló que las lenguas y las frecuencias génicas han sufrido una evolución paralela en la mayor parte del mundo (Cavalli-Sforza & cols., 1988). Elaboraron un árbol evolutivo mostrando que las agrupaciones de poblaciones en dicho árbol podían predecirse con bastante exactitud a partir de las afinidades lingüísticas existentes entre las poblaciones. Las excepciones detectadas fueron explicadas sobre la base de algunos episodios conocidos de la historia de la población considerada y revisadas con posterioridad (Cavalli-Sforza & cols., 1992). Las expansiones geográficas, con frecuencia, son el resultado de innovaciones exitosas, biológicas o tecnoculturales, que incrementan la disponibilidad de alimentos que favorecen el crecimiento local y, a la larga, los desplazamientos que amortiguan la presión poblacional creada con la bonanza de recursos. Desplazamientos que han tenido un efecto determinante a la hora de definir los patrones geográficos de la distribución genética humana actual. Las poblaciones humanas modernas se expandieron con rapidez a través del planeta durante los últimos 100.000 años. Al final del Paleolítico (hace diez mil años) solo unas pocas islas y unos cuantos parajes inhóspitos estaban deshabitados. La población mundial era mil veces inferior a la actual, siendo mínima la densidad de población, con lo que la deriva genética fue especialmente efectiva. Las principales diferencias genéticas entre los diferentes grupos humanos debió producirse en ese tiempo. Los crecimientos poblacionales vinieron de la mano de la agricultura, reduciéndose progresivamente la deriva genética e incrementándose las diferencias genéticas. El rastro genético y cultural —lingüístico— de las expansiones démicas que determinaron aquellos crecimientos poblacionales son todavía reconocibles (Altuna, 1999; Arias Cabal, 1999; Cavalli-Sforza & cols., 1993).

Hasta el momento, lo que parece aceptarse en términos generales es que pueden usarse los datos genéticos para comprender mejor por qué las diferencias lingüísticas son como son, y viceversa. Las afinidades entre los vocabularios y las morfologías de muchas lenguas euroasiáticas y africanas han llevado a la hipótesis de que todas ellas derivan de un ancestro lingüístico común, el nostrático (Kaiser & Shevoroshkin, 1988). Esquemáticamente, la semejanza lingüística a tan gran escala puede deberse a intercambio cultural entre poblaciones sedentarias o a un proceso demográfico donde los hablantes de una lengua se trasladen a diferentes áreas geográficas, teniendo en cuenta que una lengua no se transmite sin movimiento de personas en número suficiente como para crear una cierta masa crítica (De Hoz, 1999). Ambos fenómenos han tenido una influencia sobre la distribución de las lenguas contemporáneas, pero su importancia relativa no está siempre establecida (Fischer, 1999).

Por otro lado, la información genética permite discriminar entre los resultados de los procesos cultural y demográfico, existiendo para el último marcadores a distancia referidos a la distribución de frecuencias alélicas (Cavalli-Sforza & cols., 1994). Si un mismo fenómeno causó evolución genética y lingüística, el análisis de las frecuencias génicas en grupos definidos por criterios lingüísticos puede resolver distribuciones paradójicas; por el contrario, en lenguas difundidas por medios culturales, la variación genética dentro de los grupos lingüísticos solo mostrará, a caso, la consecuencias del aislamiento por la distancia y de las barreras al flujo génico. Las evidencias genéticas del origen y dispersión de las poblaciones humanas que hablan lenguajes de la macrofamilia nostrática (Barbujani & Pilastro, 1993), del avance de la agricultura en Europa por difusión démica más que por difusión cultural (Menozzi & cols., 1978; Renfrew, 1989; Sokal & cols., 1991), de los orígenes de los indoeuropeos (Sokal & cols., 1992) y de sus lenguas (Piazza & cols., 1995), de la colonización del continente americano y su diversidad lingüística (Greenberg, 1987; Torroni & cols., 1992; Wallace & Torroni, 1992; Ward & cols., 1993) y la dispersión austronesia (Bellwood, 1991), son unos cuantos ejemplos.

Todo ello muestra como hace poco más de una docena de años se dio una convergencia entre tres campos de investigación aparentemente distantes. La potencialidad de esta convergencia no está aún plenamente explorada. Sin embargo, es evidente que los estudios multidisciplinares en los que se integran y comparan datos genéticos, lingüísticos y arqueológicos, pueden proporcionar una gran cantidad de información sobre nuestra historia remota. Sin embargo, todavía está por hacerse una síntesis satisfactoria entre las tres disciplinas.

«En cuanto a la arqueología —comenta Barbujani— parte del problema reside en reunir más y mejores datos, especialmente el áreas del mundo que son poco conocidas. Sin embargo, el problema principal —continúa— parece ser como pasar de la simple descripción de los hallazgos materiales al desarrollo de hipótesis y de modelos». Muchos conceptos, aparentemente indiscutibles en este campo, necesitan ser reconsiderados (Barbujani, 1999). Corregido el reloj molecular (Gingerich, 1985), las edades que este y el reloj génico señalan —entre 5 M y 8 M de años para la divergencia de los linajes humanos, de chimpancés y de gorilas; y entre 12 M y 16 M de años para la divergencia de los anteriores y los del orangután— no se contradicen con las evidencias paleoantropológicas y paleogeográficas. No obstante siguen faltando fósiles; esto es, no se conocen aun fósiles referibles a hipotéticos antecesores comunes de chimpancés y humanos en un amplio lapso de tiempo, que comprende el indicado por los relojes génicos y moleculares para la diversificación de estos linajes. Queda también pendiente redatar las primeras manifestaciones de comportamiento moderno (Brooks & cols., 1995).

Por su parte, la arqueología molecular, hoy, se perfila como el reloj evolutivo de referencia. Sirvan de ejemplo los árboles genéticos construidos a partir de la secuencia de microsátélites del DNA nuclear dentro del proyecto chino de diversidad del genoma humano (Cavalli-Sforza, 1998), o los realizados a partir de variantes de DNAm (halogrupo M) (Quintana-Murci & cols., 1999).

Ante ello muchos opinan que es muy difícil aproximar esfuerzos. Sin embargo, debe alertarse que la arqueología molecular tiene sus ambigüedades; la principal, el riesgo de contaminación (ya ha ocurrido que la secuencia de DNA obtenida aparentemente de un resto antiguo resultó pertenecer no al espécimen sino a alguien del laboratorio). También y aunque la secuenciación es más fina que el análisis de las diferencias entre las frecuencias de los alelos, las secuencias son más estables en el curso de la evolución que las frecuencias génicas. La frecuencia de un alelo puede variar en cada generación si la población es lo bastante pequeña y lo suficientemente aislada; por el contrario, los cambios en la secuencia de un gen o mutaciones ocurren a una tasa muy lenta, solamente una vez cada varios cientos de años, con ligeras diferencias según cual sea el fragmento de DNA considerado (Pääbo & cols., 1989). Como los lingüistas, mayoritariamente, se resisten ir más allá de los diez mil años en sus reconstrucciones, existe un lapso importante entre genética y lenguaje. Quizás lleguen a identificarse nuevos marcadores genéticos que presenten una tasa de mutación más alta y que, por tanto, proporcionen información sobre periodos de tiempo más recientes. Pero, precisamente, los progresos más recientes señalados indagan cada vez más atrás en el tiempo; más allá de los límites temporales de los estudios lingüísticos. Sin embargo, la interacción entre genes, poblaciones y lenguas, tiene todavía mucho que ofrecer (Cavalli-Sforza, 1997).

Por fin, los lingüistas, quienes no están aún de acuerdo sobre la clasificación de las diferentes lenguas del planeta, y sobre todo, no han definido de manera satisfactoria las relaciones entre las diferentes familias lingüísticas. Lingüística que está siendo revolucionada por Johanna Nichols (Adler, 2000), quién intenta acompasar el reloj lingüístico con el antropológico; ello reconduce el rastreo lingüístico hasta los 130.000 años, cuando nuestros antecesores adquirieron la potencia cerebral y el aparato fonológico que hicieron posible el habla (Nichols, 1999).

Los intentos para arrojar luz sobre la evolución del lenguaje humano parten de multitud de áreas que incluyen estudios del comportamiento social de los primates (Cheney & Seyfarth, 1990); de la diversidad de las lenguas humanas existentes (Cavalli-Sforza & Cavalli-Sforza, 1995); del desarrollo del lenguaje en los niños (Bates, 1992), y de correlaciones genéticas y anatómicas de la competencia lingüística (Nobre & cols., 1994), así como de estudios teóricos de la evolución cultural y del aprendizaje y formación léxicas (Hurford, 1989). Estudios de abejas, pájaros y mamíferos han demostrado que una comunicación compleja puede evolucionar sin necesidad de una gramática o de un gran vocabulario de símbolos (Hauser, 1996). Se piensa que todas las lenguas humanas poseen la misma estructura general y permiten una producción ilimitada de información comunicativa (Chomsky, 1980); carencia de límites que se ha definido como «hacer infinito el uso de significados finitos» (W. Von Humboldt, citado en Nowak & Krakauer, 1999). La ausencia de similitudes formales entre el lenguaje humano y la comunicación animal ha hecho que algunos autores propongan que el lenguaje humano no es un producto de la evolución sino un efecto colateral de un cerebro complejo que evolucionó con propósitos no lingüistas (Bickerton, 1990). Otros sugieren que el lenguaje

representa una mezcla de factores orgánicos y culturales, tales que no pueden comprenderse si no es a través de la investigación de su historia cultural (Deacon, 1997). Un problema en el estudio de la evolución lingüística es la tendencia a identificar los hechos actuales del lenguaje humano y sugerir escenarios en los que debió existir una ventaja selectiva. Esta aproximación ignora que si el lenguaje ha evolucionado lo debe haber hecho a partir de formas primitivas, incluso de un único y simple precursor (Dunbar, 1997; Fischer, 1999). En este sentido se han propuesto modelos de la evolución del lenguaje a partir de la teoría evolutiva de juegos, que permite explorar el modo en que una protolengua puede evolucionar en una sociedad no lingüística y como señales auditivas específicas pueden llegar a asociarse con objetos específicos a pesar de frecuentes errores iniciales en la señalización y en la percepción. Tal modelo permite la construcción de palabras y presume que la gramática se originó como un sistema simplificado de reglas, que evolucionó por selección natural, para reducir los errores en la comunicación (Nowak & Krakauer, 1999; Nowak & cols., 2000).

Sea como fuere, nada es más humano que el lenguaje. El pariente más próximo, el chimpancé, utiliza herramientas, disfruta una intrincada vida social y muestra signos de autoconciencia. Pero carece de lenguaje hablado y de las dotaciones necesarias para la manipulación flexible de símbolos que capacita para conceptualizar cosas remotas en el espacio y en el tiempo. Cómo y cuando emergió el lenguaje es crucial para contestar la pregunta de cómo y cuando nos hicimos humanos: ¿qué antigüedad tiene el hombre? (Aguirre, 1974b). Ningún otro animal habla como lo hacemos nosotros. Pero a la hora de intentar decir algo acerca de su evolución, son dos las certezas en apariencia contradictorias con las que nos topamos. La primera, que esa condición de apomorfia, de carácter derivado, hace que tengamos una seguridad absoluta de que se trata de un fenómeno que tuvo que evolucionar dentro del linaje humano. La segunda, que con los medios disponibles hoy resulta muy difícil, si no imposible, ofrecer evidencias acerca de cómo y cuando tuvo lugar esa evolución (Cela-Conde & Ayala, 2000).

Discutir acerca de si un animal no humano puede o no puede hablar es, en algunos de los casos, un problema trivial de definición: si llamamos lenguaje a cualquier tipo de comunicación, es evidente que la inmensa mayoría de los animales tienen lenguaje. Probablemente también lo tienen algunas plantas. Pero una definición así es tan mínima que sirve de poco. «Lenguaje» es el de doble articulación; el que involucra una correspondencia fonético/semántica entre las palabras entendidas como sonidos y las mismas palabras entendidas como significados. Una primera articulación transforma series de sonidos simples —consonantes y vocales— en palabras, y una segunda articulación transforma series de palabras en frases, que son el resultado de la voluntad comunicativa. Un lenguaje capaz de ser comparado con el humano necesita también de la segunda articulación (Cela-Conde & Ayala, 2000).

Es trivial indicar que las expresiones vocales no coinciden entre los diferentes idiomas, aunque todos ellos cuentan con la sucesión de consonantes y

vocales. Lo que ya no es tan banal es plantearse cuándo pudo pronunciar un homínido las vocales y, sobre todo, las consonantes como las pronunciamos nosotros. Dado que los chimpancés son incapaces de hacerlo, es prudente suponer que se trata de una capacidad que se desarrolló durante la hominización pero, ¿en qué momento de ésta? Desdichadamente el habla no fosiliza. La escritura apareció hace seis mil años, y existe alguna borrosa pista de la existencia de anotaciones hace 13.000 años. ¿Y el lenguaje?; ¿cuanto tiempo llevaba el hombre hablando?. Las únicas pruebas son indirectas. Los fósiles muestran que la capacidad craneal apropiada para un lenguaje complejo y la anatomía orofaringo-laríngea necesaria para su articulación hablada existían desde hace 150.000 años. Pero los comportamientos conceptuales dependientes del lenguaje no tienen más allá de 40.000 años, coincidiendo con la explosión del Paleolítico superior europeo. Fue cuando herramientas, enterramientos, asentamientos e insinuaciones artísticas y ornamentales mostraron seres con capacidad de planificación y de prospección, de organización social y asistencia mutua, y con sentido estético y comprensión simbólica (Holden, 1998).

La relación de la facultad de hablar con una determinada configuración anatómica del final de la laringe podría ser un camino para determinar cuáles entre todos nuestros antepasados contaban con ese requisito fonador. Laitman (Laitman & cols., 1992) y Lieberman (1992) son los autores que han dedicado mayor atención al tracto vocal supralaríngeo a efectos de derivar algunas conclusiones respecto del origen del lenguaje. Como indica Lieberman, la longitud de la especie de tubo formado por la boca debe ser igual a la del otro tubo de la parte posterior de la lengua en la faringe para que se puedan producir los sonidos del habla humana, cosa que implica una situación baja de la laringe. Una posición así lleva a ciertas complicaciones a la hora de respirar y tragar al mismo tiempo, porque al cruzarse los conductos que llevan a los pulmones y al esófago, es bastante fácil atragantarse. Los bebés de nuestra especie son capaces de mamar y respirar a la vez gracias a que su laringe está todavía en una posición alta, similar a la de los chimpancés, pero hacia los dos años de edad se ha producido ya el descenso. No es extraño que también sea la de los dos años la edad en que los niños de nuestra especie comienzan a articular palabras.

El aparato respiratorio proximal del hombre moderno es, por ello, único entre los mamíferos. Ante la imposibilidad de acceder a restos fósiles de los tejidos blandos, diferentes estudios han señalado que el basicráneo de los fósiles homínidos puede servir de guía para reconstruir los sistemas respiratorios proximales (Laitman & Heimbuch, 1982). En muchos primates actuales, la flexión del basicráneo entre el paladar duro y el foramen *magnun* está directamente relacionado con la posición de la laringe y la faringe. Un basicráneo plano, como el de muchos primates y el de los humanos menores de dos años de edad, corresponde a un tracto respiratorio superior con una posición cervical alta. Un basicráneo flexionado, como ocurre en los humanos modernos con más de dos años de edad, provoca un desplazamiento caudal de la laringe y la faringe. Para Philip Lieberman, basándose únicamente en la anatomía, alguna clase de habla –aunque no en la forma de los humanos modernos– debió emer-

ger hace un millón de años. Sobre la base de estudios comparativos de humanos modernos con fósiles y primates vivos, Lieberman apunta que los aparatos deglutorio y respiratorio superior de los homínidos comenzó a reorganizarse en aras de capacitar el habla. El cráneo se humanizó menguando la distancia entre la columna cervical y los labios, consiguiéndose una cavidad oral más corta y mejor adaptada para un habla de alguna clase, seguramente nasalizada y fonéticamente limitada.

Por otro lado, en los mamíferos, el canal hipogloso alberga al nervio homónimo que controla los movimientos de los músculos de la lengua. Este canal es absoluta y relativamente mayor en los humanos modernos que en los primates africanos. Se especula que la inervación motora es mucho más rica en la lengua humana que en la de los grandes simios africanos, y que las dimensiones del canal hipogloso en los homínidos fósiles puede ser un índice de la coordinación motora e, indirectamente, de la evolución del habla y del lenguaje. El análisis anatómico de diversos fósiles indica que los canales del *Homo* del Pleistoceno medio europeo y africano son similares a los del *Homo* actual, sugiriéndose que la capacidad vocal de los neandertales fue la misma que la nuestra. Puede aceptarse que la capacidad vocal pudo aparecer hace 400.000 años, mucho antes que la primera evidencia arqueológica de comportamiento simbólico (Kay & cols., 1998). Esta diferencia en la capacidad neural está de acuerdo con que la gesticulación facial y la voz en los primates no humanos tienen un control volitivo muy pobre (Myers, 1978).

Sin embargo, no se habla con la garganta; se habla con el cerebro (Tobias, 1997). Los cerebros de los australopitecinos casi doblaron, hace dos millones de años, la capacidad craneal de sus antecesores. ¿Por qué la naturaleza se durmió en los laureles en los inicios del Pleistoceno en vez de intentar nuevos y mejores órganos de razonamiento?. Hay teorías que indican que el contorno de la pelvis femenina limita el tamaño craneal, de tal manera que si el cerebro se hubiera precipitado en crecer las mujeres no podrían haber parido niños con cráneos mayores. En un segundo embite, el cerebro de los homínidos incrementó otro 75% hace medio millón de años, alcanzando los 1500 ml actuales (McHenry, 1994; Ruff & cols., 1997). A la par, las áreas cerebrales involucradas en el lenguaje —lóbulos frontal y temporales— fueron cobrando protagonismo, tanto en tamaño como en conectividad neural; se estableció una reorganización sistemática en la que el cerebro humano fue reclutando y modificando áreas y circuitos que fueron importantes para otras funciones. Esta reorganización afectó, principalmente, al cortex prefrontal y al área de Broca (Gibbons, 1993). Por su parte, el *planum temporale* (PT) ha sido motivo especial de estudios comparados.

El *planum temporale* es una zona clave de la parte posterior del área de Wernike —detrás del giro de Heschl— del hemisferio izquierdo del cerebro humano; se considera que es el epicentro de un mosaico disperso de regiones corticales relacionadas con el lenguaje. La predominancia hemisférica izquierda del PT es más evidente que cualquier otra asimetría del cerebro humano. Es más, se llegó a aceptar que esta asimetría es un hecho distintivo de los hu-

manos (Geschwind & Levitsky, 1968). Aunque el PT es un componente principal de la corteza de asociación auditiva, parece ser equipotencial respecto a su papel en la producción y comprensión de los lenguajes hablado (vocal-auditivo) y mediante signos (gestual-visual). Se ha venido aceptando que las asimetrías anatómicas del PT en humanos subyacen en las asimetrías funcionales que se establecen en las regiones lingüísticas que rodean a la cisura de Silvio en el hemisferio izquierdo. Diferentes estudios han asociado la asimetría del PT con variaciones normales de varias aptitudes como el talento musical, destreza, dimorfismo sexual, y con trastornos relacionados con la comunicación como la esquizofrenia. Sin embargo se ha señalado que la asimetría anatómica hemisférica del PT no es un atributo exclusivo de los humanos. El origen evolutivo del lenguaje humano puede estar basado sobre este sustrato anatómico, que ya se lateralizó hacia el hemisferio izquierdo en el antecesor común de chimpancés y humanos hace ocho millones de años (Gannon & cols., 1998). Sin embargo, con respecto al chimpancé que posee un sistema visual cortical similar al humano (Van Essen & cols., 1992), los humanos han adaptado áreas visuales a nuevas tareas y han ampliado nuevas áreas en relación con el lenguaje gestual y de lectura al lóbulo temporal (Batista & cols., 1999; Nobre & cols., 1994; Sereno, 1998).

Cualquier humano normal puede emitir y recibir un número ilimitado de mensajes discretos mediante una secuencia altamente estructurada de sonidos o, en el caso del lenguaje de signos, de gestos. Esta impresionante muestra de ingeniería natural depende de un código complejo o gramática implementada en el cerebro que se despliega sin esfuerzo consciente y que se desarrolla, sin entrenamiento explícito, a los cuatro años de edad. El lenguaje y demás funciones cognitivas se explican como el producto de una estructura de memoria asociativa homogénea o, alternativamente, como un conjunto de módulos computacionales genéticamente determinados. La mayoría de los investigadores proponen el carácter innato del lenguaje, cuya adquisición está determinada por factores genéticos y se sustenta por una forma de organización neural que es única a nuestra especie; las estructuras lingüísticas han de ser modulares, discontinuas y disociables del resto de los sistemas perceptuales y cognitivos (Bates, 1992). Si las diversas funciones se computan en diferentes subsistemas, deberán disociarse en poblaciones neuronales discretas específicas (Pinker, 1991), lo que confirman diferentes trastornos del habla y del lenguaje (Henderson, 1990; Martín Municio, 1984). Sin embargo, deben destacarse dos hechos: la plasticidad del sistema nervioso infantil para reemplazar áreas lesionadas y evitar déficit funcionales en el adulto, y la respuesta cerebral a demandas cognitivas de complejidad creciente mediante el reclutamiento de más tejido neural en cada área de una red de regiones corticales. De este modo, cualquier mapeo entre una localización cerebral y una función cognitiva es una función variable entre dos niveles de descripción de un sistema dinámico, modulada por la demanda de la tarea y no una cartografía estática de la anatomía cerebral (Just & cols., 1996).

Hasta la fecha, la principal evidencia a favor de los dominios específicos la proporciona una rara enfermedad —síndrome de Williams (Williams &

cols., 1961)— en que el lenguaje aparece conservado a pesar de limitaciones importantes en otros dominios cognitivos (Bellugi & cols., 1991). El síndrome de Williams (SWM) es un raro trastorno esporádico que agrupa un perfil distintivo de características médicas, cognitivas, neurofisiológicas, neuroanatómicas y genéticas. El hecho cognitivo distintivo del SWM es la disociación entre el lenguaje y el reconocimiento de caras (bien conservados en adolescentes y en adultos) y la consciencia espacial (distorsionada); a diferencia de los autistas manifiestan un comportamiento social activo. En el SWM se detectan patrones neuromorfológicos y neurofisiológicos distintivos respecto a otros trastornos cognitivos como el síndrome de Down o el autismo; las imágenes de resonancia magnética (Jernigan & Bellugi, 1990) muestran la normalidad de las estructuras frontal, límbica, *planum temporale* y neocerebelosa, mientras que los potenciales evocados muestran una organización funcional diferente a la de los individuos normales de los sistemas neurales que sirven a las funciones cognitivas superiores, como el lenguaje y el reconocimiento facial (Bellugi & cols. 1999).

El SWM está causado por una microdelección en el cromosoma 7, en una zona que alberga el gen que codifica elastina (*ELN*) (Ewart & cols., 1993) y otros genes, incluidos el *LIM-quinasa1* (Frangiskakis & cols., 1996) y el *WSTF* (Lu & cols., 1998). La delección de *ELN* justifica el cuadro cardiovascular descrito en el SWM; por su parte, *LIM-quinasa1* codifica una proteína quinasa, que se expresa en el cerebro, cuyo déficit se asocia con la alteración cognitiva visuoespacial característica del SWM. Recientemente se ha identificado una familia de factores de remodelación de la cromatina (WCRF) (Bochard y cols., 2000) relacionados con el factor de transcripción síndrome de Williams (*WSTF*), una homología que podría vincular un trastorno del desarrollo y la maquinaria de remodelación de la cromatina; ello desde el punto de vista de posible enlentecimiento del desarrollo multifásico del sistema nervioso (Vrba, 1998). De este modo, aunque la modulación anatomofuncional existe en el estadio adulto final, tales módulos son el producto de una trayectoria de desarrollo —tanto en los casos normales como atípicos— y no un punto de partida (Paterson & cols., 1999); proceso en el que falta comprender los mecanismos moleculares que controlan la inducción, especificación y regionalización cerebrales (Simeone, 1998).

Hasta un total de 20 son los genes incluidos en la microdelección señalada y que ha sido mapeada en la banda 7q11.23. Todo ello sugiere que la región del DNA deleccionada en los individuos con síndrome de Williams se localiza en una región, aparentemente de copia única, del cromosoma 7 que aparece rodeada de una serie de duplicaciones génicas, algunas de origen reciente y otras que podrían haberse duplicado muy precozmente durante la evolución de los primates (Bellugi & cols. 1999). El rastreo génico de otros trastornos del lenguaje como el autismo también conducen a regiones próximas del cromosoma 7q (Ashley-Koch & cols., 1999; Barrett & cols., 1999). No cabe duda de que el SWM ha proporcionado nuevas herramientas para el estudio de la evolución humana, en general, y para el abordaje de las bases genéticas que subyacen a la capacidad cognitiva del hombre.

Los cambios génicos que precedieron a la diáspora del *Homo sapiens* moderno, el evento de especiación que capacitó a la nueva especie a expandirse poblacional y geográficamente como ninguna otra especie de primate lo había hecho con anterioridad, siguieron el dictado de una presión de selección que apostó, más que por la inteligencia, por un nuevo lenguaje que caracterizó a la nueva especie. Ello sucedió hace 100.000 a 200.000 años en África oriental, y permitió que los dos hemisferios cerebrales se desarrollaran con cierto grado de independencia. Esta independencia posibilitó el lenguaje y, con ello, la posibilidad de que intrincado mecanismo neurológico subyacente pudiera alterarse. Esta disfunción, que el *Homo sapiens* paga por el lenguaje, es la esquizofrenia (Crow, 1997); enfermedad que puede definirse como una pérdida de la dominancia hemisférica del lenguaje (Crow, 1997a).

Si la asimetría funcional cerebral es el factor que distingue al *Homo sapiens* del precursor hominoide y tal vez del resto de las especies de homínidos, debería esperarse una relación entre la dimensión de esa asimetría y el desarrollo y el tamaño cerebral; desviaciones en la asimetría cerebral secundarias a retrasos en el desarrollo cerebral estarían en los orígenes de las psicosis (Saugstad, 1999; James & cols., 1999). Si la esquizofrenia es «un trastorno de la plasticidad cerebral influido por un gen que determina el crecimiento cerebral» (DeLisi, 1997), este gen puede ser el factor de asimetría cerebral; en otras palabras, la genética de las psicosis es la genética de la simetría cerebral (Crow, 1999). Por otro lado, una serie de datos sugieren que la administración repetida de fenciclidina —polvo de ángel— a chimpancés puede ser útil para estudiar trastornos psiquiátricos asociados con disfunción cognitiva del cortex prefrontal, particularmente la esquizofrenia (Jentsch & cols., 1997).

Aunque no se ha identificado locus génico alguno para la asimetría cerebral, diferentes autores han propuesto uno (Annet, 1999) o varios (Klar, 1999; Yeo & cols., 1999) locus autosómicos. Sin embargo, sobre la base de hechos distintivos ligados al sexo en las psicosis, se ha señalado un posible locus ligado al sexo (Crow, 1999). El argumento de un locus ligado al sexo se basa en el descubrimiento de genes homólogos en los cromosomas X e Y. Esta situación fue descrita por primera vez en relación con la región pseudoautosómica en los extremos de los brazos cortos de X y de Y (Burgoyne, 1986), ampliándose a otras zonas de homología en las regiones no recombinantes de los cromosomas sexuales (Affara & cols., 1996). Tales genes en el cromosoma X están protegidos de la inactivación que normalmente se aplica a uno de los cromosomas X en las hembras. Los orígenes de tales bloques de homología, frecuentemente como resultado de transposiciones desde X hasta Y, han sido rastreados a lo largo de la evolución de los mamíferos (Lambson & cols., 1992). Dado que las secuencias —de tales genes dentro de esos bloques— pueden divergir con el tiempo, existe la posibilidad —ausente en los genes de las regiones pseudoautosómicas— de diferencias en la expresión entre varones (con una copia X y una copia Y) y hembras (con dos copias X del gen).

La historia evolutiva de las regiones homólogas X-Y conocidas se ha construido a partir de estudios comparativos entre primates y otros mamíferos

(Lambson & cols., 1992). Tales homologías son el resultado de transposiciones desde X hasta Y, y de modificaciones y pérdidas posteriores de secuencias de Y. La región Xq.21.3 de homología con Yp tiene interés especial porque surgió como resultado de una transposición que ocurrió tras la separación de los linajes que condujeron al chimpancé y al *H. Sapiens* (Page & cols., 1984). Esta transposición ocurrió, por tanto, dentro de los últimos cinco millones de años; posteriormente —aunque sin fecha conocida—, una inversión paracéntrica colocó el bloque, mediante recombinación (Schwartz & cols., 1998), en el cromosoma Y (Sargent & cols., 1996; Mumm & cols., 1997). Lo cercano de tales acontecimientos en la escala del tiempo evolutivo hace que estos genes sean relevantes a la hora de caracterizar lo que separa al *H. Sapiens* del chimpancé. Si la esquizofrenia es una característica de la especie, esta región será de particular interés: « si fuéramos capaces de identificar aquellas regiones del DNA que distinguen al hombre de los primates, podríamos asumir que el gen de las psicosis debería encontrarse en ese segmento del genoma» (Crow, 1988). Una variabilidad génica, intrínseca a la especie, responsable de un juego entre la dominancia del lenguaje y la esquizofrénica; entre la lateralización o asimetría cerebral y la simetría o indecisión hemisféricas (Crow & cols., 1998).

Pero el lenguaje humano no puede reducirse a un asunto de procesos neuronales genéticamente controlados. La unión de ciertos fonemas emitidos por una laringe de emplazamiento extraño en los primates y su concreto contenido semántico se realiza, como es notorio, dentro de una multitud de comunidades lingüísticas que se expresan cada una en su propio idioma. Ese bagaje cultural de la lengua es, por otra parte, imprescindible para que el cerebro madure: los niños de nuestra especie deben oír una lengua humana para que se complete su cerebro durante la exterogestación (la etapa del crecimiento que se realiza fuera del útero materno). Esa insólita unión de elementos innatos y adquiridos, que obran en retroalimentación, es la responsable de la capacidad humana para poder desarrollar una lengua capaz de expresar un número infinito de frases, y de lograr esa competencia en un tiempo muy breve sin necesidad de una tarea de aprendizaje organizada (Cavalli-Sforza & Feldman, 1973; Lewin, 1994).

En «*The Descent of Man*», Charles Darwin desarrolló su punto de vista teórico sobre los distintos poderes de la mente humana, incluyendo la capacidad que, para Darwin, era «justamente considerada una de las principales distinciones entre el hombre y el resto de los animales»: la capacidad para utilizar lenguaje (Darwin, 1871). ¿Cómo apareció esta mitad arte mitad instinto?. De acuerdo con Darwin, el ejercicio de un instinto por imitación, todavía presente en los humanos y en sus parientes evolutivos próximos, condujo a los progenitores de los humanos modernos a balbucear sus primeras palabras (Radick, 2000). El lenguaje hablado es, probablemente, el último y más significativo paso en la evolución del cerebro humano (Leakey & Lewin, 1977).

Para algunos, la importancia de la incidencia del medio en la expresión de las potencialidades cerebrales se ejemplifica en el mito de Ur de nuestra cultura, que se inicia en el Jardín del Edén al comer el fruto del Árbol del

Conocimiento; el mito pudiera reflejar un rito de iniciación al leguaje mediante la ingesta de algún producto psicodélico. El primer encuentro entre los homínidos y los hongos que contienen psilocibina debió coincidir con la domesticación del ganado, hace más de un millón de años; ello, porque esos hongos crecen sobre el estiércol. La explosión cultural, incluido el lenguaje, pudo ir de la mano de la magia chamánica (McKenna, 1992).

En cualquier caso, las bases moleculares de las características humanas es un problema apasionante aun sin resolver. Las características humanas cubren un amplio espectro, desde lo obvio a lo abstracto. Las características obvias incluyen aspectos morfológicos como la altura, la bipedestación, el aspecto o la configuración facial. Las características abstractas se difuminan en el cerebro humano. No cabe duda que la caracterización génica de diferentes síndromes caracterizados por «rasgos complejos» (Bina & cols., 2000) ha de suponer una baza indispensable para abordar el estudio de los genes responsables de las caracterizaciones abstractas y obvias o morfológicas humanas (De la Rúa, 1999).

Hace 200.000 años los homínidos africanos tenían las bases craneales idénticas a las de los humanos modernos. Para entonces, la laringe había descendido, con lo que la lengua no quedaba confinada en la cavidad oral sino que se enraizaba en la garganta, un desarrollo necesario para la vocalización rápida y versátil. Hace 100.000-150.000 años el lenguaje moderno estaba consolidado, y ello a un alto precio: un gran cerebro es un gran consumidor de energía, y el descenso laríngeo incrementa significativamente el riesgo de muerte por asfixia. Sin embargo, desde el punto de vista estructural no queda duda: la máxima ventaja evolutiva de los seres vivos la proporcionó la corteza cerebral humana.

Pero el equipamiento instrumental que la evolución biológica nos proporcionó es solo una parte de la historia. Los cerebros humanos actuales no son los cerebros de la Edad de Piedra porque el cerebro, a diferencia de otros órganos, está sometido a una segunda evolución postnatal (Hooper & Teresi, 1986). Nuestra capacidad craneal o el número de neuronas no deben ser muy diferentes a los del *Homo sapiens* primitivo, pero nuestro ambiente, nuestra sociedad, es muy diferente y, por ello lo es también nuestra consciencia. Nuestro cerebro cambia según la manera en que se relaciona con su medio (Rose, 1973). Se ha propuesto que la evolución cerebral en los «últimos» primates no humanos y en los «primeros» humanos estuvo facilitada por un polimorfismo de neuroplasticidad, por diferencias en la modificabilidad y en la elaboración de circuitos neurales en los cerebros de genotipos primates inmaduros. Esas diferencias fueron explotadas cuando una población de primates se vio forzada a adaptarse a un nuevo medio que demandaba «otros» conocimientos y «otros» comportamientos, lo que seleccionó cerebros más competentes que pudieran competir y reproducirse mejor en ese nuevo medio.

Dos conceptos, ahora bien establecidos, sugieren un mecanismo para este proceso evolutivo: primero, el neocortex de asociación puede activarse por la atención y la ideación en ausencia de contribuciones motoras o sensoriales. En

segundo lugar, la activación de un cerebro inmaduro puede promover y estabilizar redes neuronales que, de no hacerlo, desaparecerían en el adulto. La conjunción de esas dos premisas asume que el proceso «pensante» de atención e ideación, cuando fue utilizado por los «últimos» primates para adaptarse a un nuevo estrés cognitivo y conductal condujo, por la selección de los cognitivamente capaces, a una nueva especie con cerebro grande a expensas de mayores regiones asociativas (Rapoport, 1999). Las nuevas tecnologías de imagen funcional cerebral aplicadas a primates han permitido iniciar, con éxito, la contrastación de tales hipótesis en los primates (Barinaga, 1998, 1998a; Jones & Pons, 1998).

En resumen, en el largo camino recorrido por el género *Homo* —establecido por Linneo en el año 1758— pueden reconocerse cinco mojones distintivos: la aparición de los homínidos primitivos; la cladogénesis hace 2.5 millones de años; el dilema del viaje del *Homo erectus* desde África; el problema de los neandertales, y la aparición de los humanos morfológicamente modernos (Carbonell & cols., 1995; Cela-Conde, 1998; Holden, 1998; Klein, 1995; Wood & Collard, 1999; Wong, 2000). Humanos anatómicamente modernos que tuvieron conciencia de la muerte ¿hace 300.000 años?; que dejaron su primera impronta alrededor de 250.000 años; que iniciaron la creación artística, probablemente de la mano del lenguaje hablado, hace 50.000 años —la explosión artística tuvo su epicentro en Europa hace, más o menos, 40.000 años—; que cultivaron las tierras y establecieron asentamientos hace diez mil años, y que inventaron la escritura hace seis mil. Como colofón, desarrollaron un comportamiento ético (Appenzeller, 1998; Armendariz, 1999; Ayala, 1998; Balter, 1998; Cela-Conde & Marty, 1998; Klein, 1999; Pringle, 1998).

Una evolución que no fue sencilla ni unilineal, sino que fue plural y variada, ya politépica desde fases muy primitivas, con diversas manifestaciones y combinaciones y fondos comúnmente heredados (Aguirre, 1999). Al final, la complejidad alcanzada permitió, al cerebro, alcanzar un nivel funcional incalculable y, aún más fascinante, inacabable. Nuevas funciones son siempre posibles para el cerebro humano: analizar y entender el universo que le rodea, analizarse y entenderse a sí mismo. Y, lo más espectacular, crear nuevas organizaciones de sonidos, o bellas asociaciones de colores, formas y palabras (Portera, 1999). Partiendo de un humilde origen africano, el hombre se ha convertido en el mamífero más abundante de la Tierra. La aparición de la cultura, que es un modo superorgánico de adaptación, ha hecho de la humanidad la especie más próspera del planeta (Ayala, 1980).

Los estudios comparados de nuestros genes y de nuestros cerebros con los de los primates, con la ayuda de las poderosas técnicas de la biología molecular y de las actuales herramientas de las neurociencias, sugieren que fuimos humanos antes de que se desarrollara la humanidad (Foley, 1995). También, que hoy desconocemos el *modo* y el *tempo* por los que nos hicimos humanos (Tattersall, 1998); y tampoco conocemos las bases genicomoleculares de nuestra condición humana, biológica o cultural. Solamente intuimos que somos fruto de «un nuevo emergentismo» (Crusafont Pairó, 1974), y que únicamente una

nueva síntesis entre filología, arqueología, paleoantropología y genética molecular (Sims-Williams, 1998) —esta vez y a la vista de los últimos desarrollos en genómica explicitados por la secuenciación de los genomas de la *Drosophila* (Brener, 2000; Jasny, 2000; Jasny & Bloom, 2000) y humano (Service, 2000; Wade, 2000), una ligera ventaja ha de ser de los genetistas moleculares— ayudará al empeño de desenmascarar la sutil diferencia genómica responsable de la singularidad humana. Específicamente, la biología transgénica, la síntesis neurobiológica, la modelización embriogénica y los bioautómatas, servirán de plataforma para la comprensión de la estructura, función y evolución cerebrales (Miklos, 1998).

Un empeño que ha contado con el trabajo abnegado, intensa, sencillo y bien hecho del beneficiario. Por eso, doy con verdadera satisfacción la bienvenida a quién con tales méritos llega a la Academia. Solo resta el apartarme para que Aguirre reciba de la Presidencia la Medalla que le corresponde.

He dicho.

BIBLIOGRAFÍA

- ADLER, R. (2000): Voices from the past. *New Scientist*, 26 Feb.: 36-40.
- AFFARA, N., BISHOP, C., BROWN, W., COOKE, H., DAVEY, P., ELLIS, N., GRAVES, J.M., JONES, M., MITCHELL, M., RAPPOLD, G., TYLER-SMITH, C., YEN, P. & LAU, Y.-F.C. (1996): Report of the second international workshop on Y chromosome mapping 1995. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 73: 33-76.
- AGUIRRE, E. (1974): Problemática de la evolución fuera de las ciencias naturales. En: M. Crusafont, B. Meléndez & E. Aguirre (Eds.) *La Evolución*. Biblioteca de Autores Cristianos: Madrid. 2ª ed. Pp.: 56-84.
- AGUIRRE, E. (1974a): Documentación fósil de la evolución humana. En: M. Crusafont, B. Meléndez & E. Aguirre (Eds.) *La Evolución*. Biblioteca de Autores Cristianos: Madrid. 2ª ed. Pp.: 649-733.
- AGUIRRE, E. (1974b): Las primeras huellas de lo humano. En: M. Crusafont, B. Meléndez & E. Aguirre (Eds.) *La Evolución*. Biblioteca de Autores Cristianos: Madrid. 2ª ed. Pp.: 752-812.
- AGUIRRE, E. (1989): La Paleontología de ayer a hoy. En: E. Aguirre (Ed.) *Paleontología*. CSIC (Nuevas Tendencias): Madrid. Pp.: 1-23.
- AGUIRRE, E. (1991): Origen y desarrollo del género humano: evidencias, modelos y aporías. En: A. Fernández-Rañada (Ed.) *Nuestros Orígenes: El Universo, la Vida, el Hombre*. Fundación Ramón Areces: Madrid. Pp.: 345-391.
- AGUIRRE, E. (1998): El proyecto de Atapuerca. Propósito, estrategia y primeros resultados. En: E. Aguirre (Ed.) *Atapuerca y la Evolución Humana*. Fundación Ramón Areces: Madrid. Pp.: 17-48.
- AGUIRRE, E. (1999): Nuestros antepasados más antiguos. *El Campo de las Ciencias y las Artes*, 136: 1-1/1-26.
- ALTUNA, J. (1999): Caza, domesticación y alimentación de origen animal en la prehistoria de Europa occidental. *El Campo de las Ciencias y las Artes*, 136: 8-1/8-26.
- ANDERSON, S., BANKIER, A.T., BARRELL, B.G., DE BRUIJN, M.H., COULSON, A.R., DROUIN, J., EPERON, I.C., NIERLICH, D.P., ROE, B.A., SANGER, F.,

- SCHREIER, P.H., SMITH, A.J.H., STADEN, R. & YOUNG, I.G. (1981) Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature*, 290: 457-465.
- ANNET, M. (1999): The theory of an agnosic right shift gene in schizophrenia and autism. *Schizophrenia Research*, 19: 177-182.
- APPENZELLER, T. (1998): Art: evolution or revolution?. *Science*, 282: 1455-1458.
- ARIAS CABAL, P. (1999): Los primeros campesinos. La transición al Neolítico en el Viejo Mundo. *El Campo de las Ciencias y las Artes*, 136: 9-1/9-29.
- ARMENDÁRIZ, A. (1999): La muerte antes de la historia: ritos y prácticas funerarias en épocas prehistóricas. *El Campo de las Ciencias y las Artes*, 136: 10-1/10-28.
- ARSUAGA, J.L. & MARTÍNEZ, I. (1989): Paleontología humana: El origen de la humanidad. Registro, progreso y debate. En: E. Aguirre (Ed.) *Paleontología*. CSIC (Nuevas Tendencias): Madrid. Pp.: 359-379.
- ARSUAGA, J.L. & MARTÍNEZ, I. (1998): *La Especie Elegida. La larga marcha de la evolución humana*. Temas de hoy: Madrid.
- ASHLEY-KOCH, A., WOLPERT, C.M., MENOLD, M.M., ZAEEM, L., BASU, S., DONNELLY, S.L., RAVAN, S.A., POWELL, C.M., QUMSIYEH, M.B., AYLSWORTH, A.S., VANCE, J.M., GILBERT, J.R., WRIGHT, H.H., ABRAMSON, R.K., DeLONG, G.R., CUCCARO, M.L. & PERICAK-VANCE, M.A. (1999): Genetic studies of autistic disorder and chromosome 7. *Genomics*, 61: 227-236.
- AWADALLA, P., EYRE-WALKER, A. & MAYNARD SMITH, J. (1999): Linkage disequilibrium and recombination in hominid mitochondrial DNA. *Science*, 286: 2524-2525.
- AYALA, F.J. (1980): *Origen y Evolución del Hombre*. Alianza Editorial: Madrid.
- AYALA, F.J. (1995): The myth of Eve: molecular biology and human origins. *Science*, 270: 1930-1936.
- AYALA, F.J. (1998): La evolución del hombre. En: F. Mora & J.M^a. Segovia (Eds.) *Ciencia y Sociedad: Desafíos del Conocimiento ante el Tercer Milenio*. Fundación Central Hispano: Madrid. Pp.: 245-264.
- AYALA, F.J., ESCALANTE, A., O'HUIGIN, C. & KLEIN, J. (1994): Molecular genetics of speciation and human origins. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 91: 6787-6794.
- AYALA, F.J. & VALENTINE, J.W. (1979): *Evolving. The Theory and Processes of Organic Evolution*. The Benjamin/Cummings Publishing Co.: Menlo Park.
- BALTER, M. (1998): Why settle down?. *Science*, 282: 1442-1445.

- BARBUJANI, G. (1991): What do languages tell us about human microevolution?. *Trends in Evolution & Ecology*, 6: 151-156.
- BARBUJANI, G. (1999): Leguas y genes. *El Campo de las Ciencias y las Artes*, 136: 12-1/12-24.
- BARBUJANI, G. & PILASTRO, A. (1993): Genetic evidence on origin and dispersal of human populations speaking languages of the Nostratic macrofamily. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 90: 4670-4673.
- BARBUJANI, G. & SOKAL, R.R. (1990): Zones of abrupt genetic change in Europe are also linguistic boundaries. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 87: 1816-1819.
- BARINAGA, M. (1998): First images show monkey brains work. *Science*, 281: 149.
- BARINAGA, M. (1998a): fMRI provides new view of monkey brains. *Science*, 282: 1397.
- BARRETT, S., BECK, J.C., BERNIER, R., BISSON, E., BRAUN, T.A., CASAVANT, T.L., CHILDRESS, D., FOLSTEIN, S.E., GARCIA, M., GARDINER, M.B., GILMAN, S., HAINES, J.L., HOPKINS, K., LANDA, R., MEYER, N.H., MULLANE, J.A., NISHIMURA, D.Y., PALMER, P., PIVEN, J., PURDY, J., SANTANGELO, S.L., SEARBY, C., SHEFFIELD, V., SINGLETON, J., SLAGER, S. (1999): An autosomal genomic screen for autism. Collaborative linkage study of autism. *American Journal of Medical Genetics*, 88: 609-615.
- BATES, E. (1992): Language development. *Current Opinions in Neurobiology*, 2: 180-185.
- BATISTA, A.P., BUNEO, C.A., SNYDER, L.H. & ANDERSEN, R.A. (1999): Reach plans in eye-centered coordinates. *Science*, 285: 257-260.
- BELLUGI, U., BIHRLE, A. NEVILLE, H., JERNIGAN, T., & DOHERTY, S. (1991): Language, cognition and brain organization in a neurodevelopmental disorder. En: W. Gunnar & C. Nelson (Eds.) *Developmental Behavioral Neuroscience*. Erlbaum: Hillsdale, N.J.
- BELLUGI, U., LICHTENBERGER, L., MILLS, D., GALABURDA, A. & KORENBERG, J.R. (1999): Bridging cognition, the brain and molecular genetics: evidence from William syndrome. *Trends in Neurosciences*, 22: 197-207.
- BELLWOOD, P. (1991): The austronesian dispersal and the origin of languages. *Scientific American*, 265: 70-75.
- BICKERTON, D. (1990): *Language and Species*. University of Chicago Press: Chicago.
- BINA, M., DEMMON, S. & PARES-MATOS, E.I. (2000): Syndromes associated with *Homo sapiens* pool II regulatory genes. *Progress in Nucleic Acid Research*, 64: 171-219

- BOCHARD, D.A., SAVARD, J., WANG, W., LAFLEUR, D.W., MOORE, P., CÔTÉ, J. & SHIEKHATTAR, R. (2000): A family of chromatin remodelling factors related to Williams Syndrome transcription factor. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 97: 1038-1043.
- BOWCOCK, A.M., KIDD, J.R., MOUNTAIN, J.L., HEBERT, J.M., CAROTENUTO, L., KIDD, K.K. & CAVALLI-SFORZA, L.L. (1991): Drift, admixture, and selection in human evolution: a study with DNA polymorphisms. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 88: 839-843.
- BRENNER, S. (2000): The end of the beginning (Perspectives: Genomics). *Science*, 287: 2173-2174.
- BROOKS, A.S., HELGREN, D.M., CRAMER, J.S., FRANKLIN, A., HORNYAK, W., KEATING, J.M., KLEIN, R.G., RINK, W.J., SCHWARCZ, H., SMITH, J.N.L., STEWART, K., TODD, N.E., VERNIERS, J. & YELLEN, J.E. (1995): Dating and context of three middle stone age sites with bone points in the upper Semliki Valley, Zaire. *Science*, 268: 548-556.
- BROWN, W.M. (1980): Polymorphism in mitochondrial DNA of human as revealed by restriction endonuclease analysis. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 77: 3605-3609.
- BURGOYNE, P.S. (1986): Mammalian X and Y crossover. *Nature*, 319: 258-259.
- CANN, R.L. (1988): DNA and human origins. *Annual Review of Anthropology*, 17: 127-143.
- CANN, R.L., STONEKING, M & WILSON, A.C. (1987): Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 325: 31-36.
- CARBONELL, E., BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., ARSUAGA, J.L., DÍEZ, J.C., ROSAS, A., CUENCA-BESCÓS, G., SALA, R., MOSQUERA, M. & RODRÍGUEZ, X.P. (1995): Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science*, 269: 830-832.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. (1979): Cultural change and its relevance for human genetics. En: *Human Genetics: possibilities and realities*. Ciba Foundation Symposium 66 (new series). In honour of Sir G. Wolstenholme. Excerpta Medica: Amsterdam. Pp.: 5-23.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. (1997): Genes, peoples, and languages. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 94: 7719-7724.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. (1998): The Chinese Human Genome Diversity Project. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 95: 11501-11503.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. & CAVALLI-SFORZA, F. (1995): *The Great Human Diasporas*. Addison-Wesley: Reading, MA.

- CAVALLI-SFORZA, L.L. & CAVALLI-SFORZA, F. (1999): *¿Quiénes Somos?. Historia de la Diversidad Humana*. Crítica: Barcelona.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. & FELDMAN, M.W. (1973): Cultural *versus* biological inheritance: Phenotypic transmission from parent to children (A theory of the effect of parenteral phenotypes on children's phenotype). *American Journal of Human Genetics*, 25: 618-637.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. & FELDMAN, M.W. (1981): *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*. Princeton University Press: Princeton, NJ.
- CAVALLI-SFORZA, L.L., MENOZZI, P. & PIAZZA, A. (1993): Demic expansions and human evolution. *Science*, 259: 639-646.
- CAVALLI-SFORZA, L.L., MENOZZI, P. & PIAZZA, A. (1994): *The History and Geography of Human Genes*. Princeton University Press: Princeton, NJ.
- CAVALLI-SFORZA, L.L., MINCH, E. & MOUNTAIN, J.L. (1992): Coevolution of genes and languages revisited. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 89: 5620-5624.
- CAVALLI-SFORZA, L.L., PIAZZA, A., MENOZZI, P. & MOUNTAIN, J. (1988): Reconstruction of human evolution: bringing together genetic, archeological, and linguistic data. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 85: 6002-6006.
- CELA-CONDE, C.J. (1998): The hominid evolutionary journey: a summary. En: R.J. Russell, W.R. Stoeger & F.J. Ayala (Eds.). *Evolutionary and Molecular Biology. Scientific Perspectives on Divine Action*. Vatican Observatory Publications: Vatican City State & Center for Theology and the Natural Sciences: Berkeley. Pp.: 59-78.
- CELA-CONDE, C.J. & AYALA, F.J. (2000): Neandertales y seres humanos de aspecto moderno. El origen del lenguaje. *Comunicación personal*. (Mi cordial gratitud y sincero afecto por su inestimable ayuda).
- CELA-CONDE, C.J. & MARTY, G. (1998): Beyond biological evolution: mind, morals, and culture. En: R.J. Russell, W.R. Stoeger & F.J. Ayala (Eds.). *Evolutionary and Molecular Biology. Scientific Perspectives on Divine Action*. Vatican Observatory Publications: Vatican City State & Center for Theology and the Natural Sciences: Berkeley. Pp.: 445-462.
- CHENEY, D. & SEYFRATH, R. (1990): *How Monkeys See the World*. University of Chicago Press: Chicago.
- CHOMSKY, N. (1980): *Rules and Representation*. Columbia University Press: New York.
- CHOU, H-H., TAKEMATSU, H., DIAZ, S., IBER, J., NICKERSON, E., WRIGHT, K.L., MUCHMORE, E.A., NELSON, D.L., WARREN, S.T. & VARKI, A. (1998): A mutation in human CMP-sialic acid hydroxylase occurred after the *Homo-Pan* divergence. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 95: 11751-11756.

- COCHRAN, G. & EWALD, P.W. (1999): High-risk defenses. *Natural History*, 108 (1): 40-43.
- CROW, T.J. (1988): Aetiology of psychosis: the way ahead. En: P. Bebbington & P. McGuffin (Eds.) *Schizophrenia: The Major Issues*. Heinemann: Oxford. Pp.: 127-134.
- CROW, T.J. (1997): Is schizophrenia the price that *Homo sapiens* pays for language?. *Schizophrenia Research*, 28: 127-141.
- CROW, T.J. (1997a): Schizophrenia as failure of hemispheric dominance for language. *Trends in Neurosciences*, 20: 339-343.
- CROW, T.J. (1999): Commentary on Annett, Yeo et al., Klar, Saugstad and Orr: Cerebral asymmetry, language and psychosis – the case for a *Homo sapiens*-specific sex-linked gene for brain growth. *Schizophrenia Research*, 39: 219-231.
- CROW, T.J., CROW, L.R., DONE, D.J. & LEASK, S. (1998): Relative hand skill predicts academic ability: global deficits at the point of hemispheric indecision. *Neuropsychologia*, 36: 1275-1282.
- CRUSAFONT PAIRÓ, M. (1974): Dinámica biológica de la antropogénesis. En: M. Crusafont, B. Meléndez & E. Aguirre (Eds.) *La Evolución*. Biblioteca de Autores Cristianos: Madrid. 2ª ed. Pp.: 538-588.
- DARWIN, C. (1871): *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray: London.
- DE HOZ, J. (1999): Los orígenes lingüísticos de Europa. *El Campo de las Ciencias y las Artes*, 136: 11-1/11-27.
- DE LA RÚA, C. (1999): Orígenes de la humanidad contemporánea. *El Campo de las Ciencias y las Artes*, 136: 4-1/4-23.
- DEACON, T. (1997): *The Symbolic Species*. Penguin: London.
- DEEB, S.S., JORGENSEN, A.L., BATTISTI, L., IWASAKI, L. & MOTULSKY, A.G. (1994): Sequence divergence of the red and green visual pigments in great apes and humans. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 91: 7262-7266.
- DeLISI, L.E. (1997): Is schizophrenia a lifetime disorder of brain plasticity, growth and aging?. *Schizophrenia Research*, 23: 119-129.
- DIAMOND, J. (1992): *The Third Chimpanzee. The Evolution and Future of the Human Animal*. HarperCollins Publishers: New York.
- DISOTELL, T.R. (1999): The southern route to Asia. *Current Biology*, 9: R925-R928.
- DOBZHANSKY, T. (1937): *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press: New York.

- DOBZHANSKY, T. (1962): *Mankind Evolving. The Evolution of the Human Species*. Yale University Press.
- DORIT, R.L., AKASHI, H., GILBERT, W. (1995): Absence of polymorphism at the ZFY locus on the human chromosome. *Science*, 268: 1183-1185.
- DUMBAR, R. (1997): *Grooming, Gossip and Evolution of Language*. Harvard University Press: Cambridge, MA.
- DURHAM, W.H. (1991): *Coevolution. Genes, Culture, and Human Diversity*. Stanford University Press: Stanford, CA.
- EDWARDS, A.W.F. (1971): Mathematical approaches to the study of human evolution. En: F.R. Hodson (Ed.) *Mathematics in the Archeological and Historical Sciences* (Proceedings of the an Anglo-Romanian Conference). University Press: Edinburgh. Pp.: 347-356.
- EICHLER, EE., ARCHIDIACONO, N. & ROCCHI, M. (1999): CAGGG repeats and the pericentromeric duplication of the hominoid genome. *Genome Research*, 9: 1048-1058.
- ELLIS, N.A. (1991): The human Y chromosome. *Developmental Biology*, 2: 231-240.
- ESCALANTE, A.A., BARRIO, E. & AYALA, FJ. (1995): Evolutionary origin of human and primate malarias: evidence from circumsporozoite protein gene. *Molecular and Biological Evolution*, 12: 616-626.
- EWART, A.K., MORRIS, C.A., ATKINSON, D.L., JIN, W., STERNES, K., SPALLONE, P., STOCK, D., LEPPERT, M. & KEATING, M.T. (1993): Hemizygoty at the elastin locus in a developmental disorders, Williams syndrome. *Nature Genetics*, 5: 11-16.
- FELDMAN, M.W. & CAVALLI-SFORZA, L.L. (1984): Cultural and biological evolutionary processes: Gene-culture disequilibrium. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 81: 1604-1607.
- FELDMAN, M.W. & LALAND, K.N. (1996): Gene – culture coevolutionary theory. *Trends in Evolution & Ecology*, 11: 453-457.
- FELDMAN, M.W. & ZHIVOTOVSKY, L.A. (1992): Gene-culture coevolution: toward a general theory of vertical transmission. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 89: 11935-11938.
- FISCHER, S.R. (1999): *A History of Language*. Reaktion Books: London.
- FITCH, W.W. & AYALA, FJ. (1994): Tempo and mode in evolution. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 91: 6717-6720.
- FOLEY, R. (1995): *Humans Before Humanity. An evolutionary perspective*. Blackwell Publishers: Oxford.

- FRANGISKAKIS, J.M., EWART, A.K., MORRIS, C.A., MERVIS, C.B., BERTRAND, J., ROBINSON, B.F., KLEIN, B.P., ENSING, G.J., EVERETT, L.A., GREEN, E.D., PRÖSCHEL, C., GUTOWSKI, N.J., NOBLE, M., ATKINSON, D.L., OLDERBERG, S.J. & KEATING, M.T. (1996): *LIM-kinase1* hemizygosity implicated in impaired visuospatial constructive cognition. *Cell*, 86: 59-69.
- FRAYER, Q.W., WOLPOFF, M.H., THORNE, A.G., SMITH, F.H. & POPE, G.G. (1993): Theories of modern human origins: the paleontological test. *American Anthropologist*, 95: 14-50.
- GANNON, P.J., HOLLOWAY, R.L., BROADFIELD, D.C. & BRAUN, A.R. (1998): Asymmetry of chimpanzee planum temporale: humanlike pattern of Wernicke's brain language area homolog. *Science*, 279: 220-222.
- GESCHWIND, N. & LEVITSKY, W. (1968): Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region. *Science*, 161: 186-187.
- GIBBONS, A. (1993): Empathy and brain evolution. *Science*, 259: 1250-1251.
- GIBBONS, A. (1998): Which of our genes make us human?. *Science*, 281: 1432-1434.
- GIBBONS, A. & DOROZYNSKI, A. (1991): Looking for the father of us all. *Science*, 251: 378-380.
- GINGERICH, P.D. (1985): Nonlinear molecular clocks and apehuman divergence time. En: P. Tobias (Ed.) *Hominid Evolution: Past, Present and Future*. Alan Liss: New York. Pp.: 411-416.
- GOLDSTEIN, D.B., RUIZ-LINARES, A., CAVALLI-SFORZA, L.L. & FELDMAN, M.W. (1995): Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 92: 6723-6727.
- GOODMAN, M. (1974): Biochemical evidence on hominid phylogeny. *Annual Review of Anthropology*, 3: 203-228.
- GREENBERG, J.H. (1987): *Language in the Americas*. Stanford University Press: Stanford, CA.
- GYLLENSTEN, U., WHARTON, D., JOSEFSSON, A. & WILSON, A.C. (1991): Paternal inheritance of mitochondrial DNA in mice. *Nature*, 352: 255-257.
- HAMMER, M.F. (1995): A recent common ancestry for human Y chromosomes. *Nature*, 378: 376-378.
- HAUSER, M.D. (1996): *The Evolution of Communication*. Harvard University Press: Cambridge, MA.
- HENDERSON, V.W. (1990): Alalia, aphemia, and aphasia. *Archives in Neurology*, 47: 85-88.

- HEY, J. (2000): Human mitochondrial DNA recombination: can it be true?. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 181-182.
- HILL, A.V.S., ALLSOPP, C.E.M., KWIATKOWSKI, D., ANSTEY, N.M., TWMASI, P., ROWE, P.A., BENNETT, S., BREWSTER, D., McMICHAEL, A.J. & GREENWOOD, B.M. (1991): Common West African HLA antigens are associated with protection from severe malaria. *Nature*, 352: 595-600.
- HOLDEN, C. (1998): No last word on language origin. *Science*, 282: 1455-1458.
- HOOVER, J & TERESI, D. (1986): *The 3-Pound Universe*. Jeremy P. Tarcher, Inc.: Los Angeles, CA.
- HORAI, S., KONDO, R., MURAYAMA, K., HAYASHI, S., KOIKE, H. & NAKAI, N. (1991): Phylogenetic affiliation of ancient and contemporary humans inferred from mitochondrial DNA. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London Serie B, 333: 409-417.
- HORAI, S., HAYASAKA, K., KONDO, R., TSUGANE, K. & TAKAHATA, N. (1995): Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 92: 532-536.
- HORVATH, J.E., VIGGIANO, L., LOFTUS, B.J., ADAMS, M.D., ARCHIDIACONO, N., ROCCHI, M. & EICHLER, E.E. (2000): Molecular structure and evolution of an alpha satellite/non-alpha satellite junction at 16p11. *Human Molecular Genetics*, 9: 113-123.
- HOWELLS, W.W. (1976): Explaining modern man: evolutionists *versus* migrationists. *Journal of Human Evolution*, 5: 477-495.
- HURFORD, J. (1989): Biological evolution of the Saussurean sign as a component of the language acquisition device. *Lingua*, 77: 187-222.
- JAMES, A.C., CROW, T.J., RENOWDEN, S., WARDELL, A.M., SMITH, D.M. & ANSLOW, P. (1999): Is the course of brain development in schizophrenia delayed?. Evidence from onsets in adolescence. *Schizophrenia Research*, 40: 1-10.
- JASNY, B.R. (Ed.) (2000): The universe of *Drosophila* genes. *Science*, 287: 2181-2224.
- JASNY, B.R. & BLOOM, F.E. (2000): Flying to new heights (Editorial). *Science*, 287: 2157.
- JENSEN, M. (1998): All about Adam. *New Scientist*, 11 July: 35-39.
- JENTSCH, J.D., REDMOND, D.E., ELSWORTH, J.D., TAYLOR, J.R., YOUNGREN, K.D. & ROTH, R.H. (1997): Enduring cognitive deficits and cortical dopamine dysfunction in monkeys after long-term administration of phencyclidine. *Science*, 277: 953-955.

- JERNIGAN, T.L. & BELLUGI, U. (1990): Anomalous brain morphology on magnetic resonance images in Williams syndrome and Down syndrome. *Archives Neurology*, 47: 529-533.
- JONES, E.G. & PONS, T.P. (1998): Thalamic and brainstem contributions of primate somatosensory cortex. *Science*, 282: 1121-1125.
- JORDE, L.B. (1985): Human genetic distance studies: Present status and future prospects. *Annual Review of Anthropology*, 14: 343-373.
- JUST, M.A., CARPENTER, P.A., KELLER, T.A., EDDY, W.F. & THULBORN, K.R. (1996): Brain activation modulated by sentence comprehension. *Science*, 274: 114-116.
- KAISER, M. & SHEVOROSHKIN, V. (1988): Nostratic. *Annals Reviews in Anthropology*, 17: 309-329.
- KAY, R.F., CARTMILL, M. & BALOW, M. (1998): The hypoglossal canal and the origin of human vocal behaviour. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 95: 5417-5419.
- KING, M.C. & WILSON, A.C. (1975): Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science* 188: 107-116.
- KLAR, A.J.S. (1999): Genetic models for handedness, brain lateralization, schizophrenia and manic-depression. *Schizophrenia Research*, 39: 207-218.
- KLEIN, R.G. (1995): Anatomy, behaviour, and modern human origins. *Journal of World Prehistory*, 9: 167-198.
- KLEIN, R.G. (1999): *The Human Career. Human Biological and Cultural Origins* (2nd Ed.). The University of Chicago Press: Chicago and London.
- KLEIN, J., GUTKNECHT, J & FISCHER, N. (1990): The major histocompatibility complex and evolution. *Trends in Genetics*, 6: 7-11.
- KLEIN, J., TAKAHATA, N. & AYALA, F.J. (1993): MHC polymorphism and human origins. *Scientific American*, 269: 46-51.
- KOCHER, T.D. & WILSON, A.C. (1991): En: S. Osawa & T. Honjo (Eds.) *Evolution of Life: Fossils, Molecules and Culture*. Springer-Verlag: Tokyo. Pp.: 158-164.
- KRINGS, M., STONE, A., SCHMITZ, R.W., KRAINITZKI, H., STONEKING, M. & PÄÄBO, S. (1997): Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell*, 90: 19-30.
- LAITMAN, J.T. & HEIMBUCH, R.C. (1982): The basicranium of Plio-Pleistocene hominids as an indicator of their upper respiratory systems. *American Journal of Physical Anthropology*, 59: 323-343.

- LAITMAN, J.T., REIDENBERG, J.S. & GANNON, P.J. (1992): En: J. Wind, B. Chiarelli, B. Bichakjian & A. Nocentini. *Language Origin: A Multidisciplinary Approach*. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht. 1992. Pp.: 385-397.
- LAMBSON, B., AFFARA, N.A., MITCHELL, M. & FERGUSON-SMITH, M.A. (1992): Evolution of DNA sequence homologies between the sex chromosomes in primate species. *Genomics*, 14: 1032-1040.
- LEAKEY, R.E. & LEWIN, R. (1977): *Origins. What New Discoveries Reveal About the Emergence of our Species and its Possible Future*. Macdonald and Jane's: London. Pp.: 179-205.
- LEWIN, R. (1994): *Evolución Humana*. Salvat Editores, S.A. / Ciencia: Barcelona.
- LI, W-H., XIONG, W., LIU, S.A-W. & CHAN, L. (1993): En: C.F. Sing & C.L. Hanis (Eds.) *Genetics of Cellular, Individual, Family, and Population Variability*. Oxford University Press: New York. Pp.: 253-261.
- LIEBERMAN, P. (1992): On the evolutionary biology of speech and syntax. En: J. Wind, B. Chiarelli, B. Bichakjian & A. Nocentini. *Language Origin: A Multidisciplinary Approach*. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht. 1992. Pp.: 399-419.
- LONG, J.C. (1993): Human molecular phylogenetics. *Annual Reviews of Anthropology*, 22: 251-272.
- LU, X., MENG, X., MORRIS, C.A. & KEATING, M.T. (1998): A novel human gene, *WSTF*, is deleted in Williams syndrome. *Genomics*, 54: 242-249.
- LUFT, R. (1994): The development of mitochondrial medicine. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 91: 8731-8738.
- LUZZATTO, L. & NOTARO, R. (1998): Red cell enzymopathies. En: J.L. Jameson (Ed.) *Principles of Molecular Medicine*. Humana Press Inc.: Totowa, NJ. Pp.: 197-207.
- MANTEL, N. (1967): The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209-220.
- MARTÍN MUNICIO, A. (1984): *Biología del Habla y del Lenguaje*. Real Academia Española: Madrid.
- MCCONKEY, E.E. & GOODMAN, M. (1997): A human genome evolution project is needed. *Trends in Genetics*, 13: 350-351, 1997.
- McHENRY, H:M: (1994): Tempo and mode in human evolution. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 91: 6780-6786.
- McKENNA, T. (1992): *Food of the Gods. The Search for the Original Tree of Knowledge. A radical history of plants, drugs, and human evolution*. Bantam Books: New York.

- MELLARS, P.A., AITKEN, M.J. & STRINGER, C.B. (1992): Outlining the problem. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London B, 337: 127-130.
- MENOZZI, P., PIAZZA, A. & CAVALLI-SFORZA, L.L. (1978): Synthetic maps of human gene frequencies in Europeans. *Science*, 201: 786-792.
- MIKLOS, G.L.G. (1998): The evolution and modification of brains and sensory systems. *Daedalus*, 127 (2): 197-216.
- MOUNTAIN, J.L., LIN, A.A., BOWCOCK, A.M. & CAVALLI-SFORZA, L.L. (1992): Evolution of modern humans: evidence from nuclear DNA polymorphisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London B, 337: 159-165.
- MUMM, S., MOLINI, B., TERRELL, J., SRIVASTAVA, A. & SCHLESSINGER, D. (1997): Evolutionary features of the 4Mb Xq21.3 XY homology region revealed by a map at 60-kb resolution. *Genome Research*, 7: 307-314.
- MYERS, R.E. (1978): Comparative neurology of vocalization and speech: proof and dichotomy. En: S.L. Washburn & E.R. McCown (Eds.) *Human Evolution. Biosocial Perspectives*. Perspectives on Human Evolution, Vol. IV. A Publication of the Society for the Study of Human Evolution. The Benjamin/Cummings Publishing Co.: Menlo Park. Pp.: 59-75.
- NICHOLS, J. (1999): *Linguistic Diversity in Space and Time*. University of Chicago Press: Chicago.
- NOBRE, A.C., ALLISON, T. & McCARTHY, G. (1994): Word recognition in the human inferior temporal lobe. *Nature*, 372: 260-263.
- NOWAK, M.A. & KRAKAUER, D.C. (1999): The evolution of language. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 96: 8028-8033.
- NOWAK, M.A., PLOTKIN, J.B. & JANSEN, A.A. (2000): The evolution of syntactic communication. *Nature*, 404: 495-498.
- NUTTALL, G.H.F. (1904): *Blood Immunity and Blood Relationship*. Cambridge University Press: London.
- OVCHINNIKOV, I.V., GÖTHERSTRÖM, A., ROMANOVA, G.P., KHARITONOV, V.M., LIDÉN, K. & GOODWIN, W. (2000): Molecular analysis of Neanderthal DNA from northern Caucasus. *Nature*, 404: 490-493.
- PÄÄBO, S., HIGUCHI, R.G. & WILSON, A.C. (1989): Ancient DNA and the polymerase chain reaction. The emerging field of molecular archaeology. *Journal of Biological Chemistry*, 264: 9709-9712.
- PAGE, D.C., HARPER, M.E., LOVE, J. & BOTSTEIN, D. (1984): Occurrence of a transposition from the X-chromosome long arm to the Y-chromosome short arm during human evolution. *Nature*, 331: 119-123.

- PAGEL, M. (1999): Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401: 877-884.
- PARHAM, P. & LAWLOR, D.A. (1991): Evolution of class I major histocompatibility complex genes and molecules in human and apes. *Human Immunology*, 30: 119-128.
- PATERSON, S.J., BROWN, J.H., GSÖDL, M.K., JOHNSON, M.H. & KARMILOFF-SMITH, A. (1999): Cognitive modularity and genetics disorders. *Science*, 286: 2355-2358.
- PENNISI, E. (1998): Sifting through and making sense of genome sequences. *Science*, 280: 1692-1693.
- PÉREZ, P.J. & GRACIA, A. (1998): Los homínidos de Atapuerca: Información sobre modos de vida a partir de datos paleoepidemiológicos. En: E. Aguirre (Ed.) *Atapuerca y la Evolución Humana*. Fundación Ramón Areces: Madrid. Pp.: 335-360.
- PIAZZA, A., RENDINE, S., MINCH, E., MENOZZI, P., MOUNTAIN, J. & CAVALLI-SFORZA, L.L. (1995): Genetics and the origin of European languages. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 92: 5836-5840.
- PINKER, S. (1991): Rules of language. *Science*, 253: 530-535.
- PORTERA SÁNCHEZ, A. (1999): Pensaban luego hablaron. *Anales de la Real Academia Nacional de Medicina*, 116: 451-461.
- PRINGLE, H. (1998): The slow birth of agriculture. *Science*, 282: 1446-1450.
- QUINTANA-MURCI, L., SEMINO, O., BANDELT, H.J., PASSARINO, G., McELREAVEY, K. & SANTACHIARA-BENERECETTI, A.S. (1999): Genetic evidence of an early exit of *Homo sapiens* from Africa through eastern Africa. *Nature Genetics*, 23: 437-441.
- RADICK, G. (2000): Language, brain function, and human origins in the Victorian debates on evolution. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 31C: 55-75.
- RAND, D.M. (1994): Thermal habit, metabolic rate and the evolution of mitochondrial DNA. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 125-130.
- RAPOPORT, S.I. (1999): How did the human brain evolve?. A proposal based on new evidence from in vivo brain imaging during attention and ideation. *Brain Research Bulletin*, 50: 149-165.
- RENFREW, C. (1989): Orígenes de las lenguas europeas. *Investigación y Ciencia*, 159 (12): 82-91.
- ROSE, S. (1973): *The Conscious Brain*. Alfred Knopf: New York.

- RUFF, C.B., TRINKAUS, E. & HOLLIDAY, T.W. (1997): Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature*, 387: 173-176.
- SARGENT, C.A., BRIGGS, H., CHALMERS, I.J., LAMBSON, B., WALKER, B. & AFFARA, N.A. (1996): The sequence organization of Yp/proximal Xq homologous regions of the human sex chromosomes is highly conserved. *Genomics*, 32: 200-209.
- SARICH, V.M. & WILSON, A.C. (1967): Immunological time scale for hominid evolution *Science*, 158: 1200-1203.
- SAUGSTAD, L.F. (1999): A lack of cerebral lateralization in schizophrenia is within the normal variation in brain maturation but indicates late, slow maturation. *Schizophrenic Research*, 39: 183-196.
- SCHULL, W.J. (1993): *In memoriam: James Norman Spuhler (1917-1992)*. *American Journal of Physical Anthropology*, 92: 113-116.
- SCHWARTZ, A., CHAN, D.C., BROWN, L.G., ALAGAPPAN, R., PETTAY, D., DISTICHE, C., MCGILLIVRAY, B., DELA CHAPELLE, A. & PAGE, D.C. (1998): Reconstructing hominid Y evolution: X-homologous block, created by X-Y transposition, was disrupted by Yp inversion through LINE-LINE recombination. *Human Molecular Genetics*, 7: 1-11.
- SERENO, M.I. (1998): Brain mapping in animals and humans. *Current Opinion in Neurobiology*, 8: 188-194.
- SERVICE, R.R. (2000): Can Celera do it again?. *Science*, 287: 2136-2138.
- SIMEONE, A. (1998): *Otx1* and *Otx2* in the development and evolution of the mammalian brain. *The EMBO Journal*, 17: 6790-6798.
- SIMONS, E.L. (1989): Human origins. *Science*, 245: 1343-1351.
- SIMPSON, G.G. (1944): *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press: New York.
- SIMS-WILLIAMS, P. (1998): Genetics, linguistics, and prehistory: thinking big and thinking straight. *Antiquity*, 72: 505-527.
- SOKAL, R.R. (1988): Genetic, geographic, and linguistic distances in Europe. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 85: 1722-1726.
- SOKAL, R.R., ODEN, N.L. & THOMSON, B.A. (1992): Origins of the Indo-Europeans: genetic evidence. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 89: 7669-7673.
- SOKAL, R.R., ODEN, N.L. & WILSON, C. (1991): Genetic evidence for the spread of agriculture in Europe by demic diffusion. *Nature*, 351: 143-145.

- SPURDLE, A.B. & JEMKINS, T. (1992): The Y chromosome as a tool for studying human evolution. *Current Biology*, 2: 487-491.
- STONEKING, M., SHERRY, S.T., REDD, A.J. & VIGILANT, L. (1992): New approaches to dating suggest a recent age for the human mtDNA ancestor. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London Serie B, 337: 167-175.
- STRINGER, C.B. (1991): ¿Está en África nuestro origen?. *Investigación y Ciencia*, 173 (2): 66-73.
- STRINGER, C.B. & ANDREWS, P. (1988): Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science*, 239: 1263-1268.
- STRINGER, C.B. & MCKIE, R. (1996): *African Exodus*. Jonathan Cape: London.
- TATTERSALL, I. (1997): De África ¿una y otra vez? *Investigación y Ciencia*, 177 (6): 46-53.
- TATTERSALL, I. (1998): *Becoming Human. Evolution and human uniqueness*. Harcourt Brace & Co.: New York.
- TATTERSALL, I. & MATTERNES, J.H. (2000): Once we were not alone. *Scientific American*, 282 (1): 38-44.
- TEMPLETON, A.R. (1993): The «Eve» hypothesis: a genetic critique and reanalysis. *American Anthropologist*, 95: 51-72.
- THORNE, A.G. & WOLPOFF, M.H. (1992): The multiregional evolution of humans. *Scientific American*, 266 (4): 28-33.
- TISHKOFF, S.A., DIETZSCH, E., SPEED, W., PAKSTIS, A.J., KIDD, J.R., CHEUNG, K., BONNÉ-TAMIR, B., SANTACHIARA-BENERECETTI, A.S., MORAL, P., KRINGS, M., PÄÄBO, S., WARSON, E., RISCH, N., JENKINS, T. & KIDD, K. (1996): Global patterns of linkage disequilibrium at the CD4 locus and modern human origins. *Science*, 271: 1380-1387.
- TOBIAS, P.V. (1997): *In memoriam: Mary Douglas Leakey (1913-1996)*. *American Journal of Physical Anthropology*, 103: 1-5.
- TORRONI, A., SCHURR, T.G., YANG, C-C., SZATHMARY, E.J.E., WILLIAMS, R.C., SCHANFIELD, M.S., TROUP, G.A., KNOWLER, W.C., LAWRENCE, D.N., WEISS, K.M. & WALLACE, D.C. (1992): Native American mitochondrial DNA analysis indicates that Amerind and the Nadene populations were founded by two independent migrations. *Genetics*, 130: 153-162.
- VAN ESSEN, D.C., ANDERSON, C.H. & FELLEMAN, D.J. (1992): Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Science*, 255: 419-423.
- VARKI, A. (1997): Sialic acid as ligands in recognition phenomena. *FASEB Journal*, 11: 248-255.

- VIGILANT, I., STONEKING, M., HARPENDING, H., HAWKES, K. & WILSON, A.C. (1991): African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science*, 253: 1503-1507.
- VRBA, E.S. (1998): Multiphasic growth models and the evolution of prolonged growth exemplified by human brain evolution. *Journal of Theoretical Biology*, 190: 227-239.
- WADDLE, D.M. (1994): Matrix correlation tests support a single origin for modern humans. *Nature*, 368: 452-454.
- WADE, N. (2000): Analysis of human genome is said to be completed. <http://www.ny-times.com/library/national/science>.
- WALLACE, D.C. (1994): Mitochondrial DNA sequence variation in human evolution and disease. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 91: 8739-8746.
- WALLACE, D.C. (1999): Mitochondrial diseases in man and mouse. *Science*, 283: 1482-1488.
- WALLACE, D.C. & TORRONI, A. (1992): American Indian prehistory as written in the mitochondrial DNA: a review. *Human Biology*, 64: 403-416.
- WANG, D.G., FAN, J-B., SIAO, C-J., BERNO, A., YOUNG, P., SAPOLSKY, R., GHANDOUR, G., PERKINS, N., WINCHESTER, E., SPENCER, J., KRUGLYAK, L., STEIN, L., HSIE, L., TOPALOGLOU, T., HUBBELL, E., ROBINSON, E., MITTMANN, M., MORRIS, M.S., SHEN, N., KILBURN, D., RIOUX, J., NUSBAUM, C., ROZEN, S., HUDSON, T.J., LIPSHUTZ, R., CHEE, M. & LANDER, E.S. (1998): Large-scale identification, mapping, and genotyping of single-nucleotide polymorphisms in the human genome. *Science*, 280: 1077-1081.
- WARD, R.H., FRAZIER, B.L., DEW-JAGER, K. & PÄÄBO, S. (1991): Extensive mitochondrial diversity within a single Amerindian tribe. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 88: 8720-8724.
- WARD, R.H., REDD, A., VALENCIA, D., FRAZIER, B. & PÄÄBO, S. (1993): Genetic and linguistic differentiation in the Americas. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 90: 10663-10667.
- WASHBURN, S.L. (ed.) (1963): *Classification and Human Evolution*. Aldine: Chicago.
- WHITFIELD, L.S., SULSTON, J.E., GOODFELLOW, P.N. (1995): Sequence variation of the human Y chromosome. *Nature*, 378: 379-380.
- WILLIAMS, J.C.P., BARRET-BOYES, B.G. & LOWE, J.B. (1961): Supravalvular aortic stenosis. *Circulation*, 24: 1311-1318.
- WILSON, A.C. & CANN, R.L. (1992): The recent African genesis of humans. *Scientific American*, 266 (4): 20-27.

- WILSON, A.C., MAXSON, L.R. & SARICH, V.M. (1974): Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 71: 2843-2847.
- WILSON, A.C., SARICH, V.M. & MAXSON, L.R. (1974a): The importance of gene rearrangement in evolution: Evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 71: 3028-3030.
- WOLPOFF, M. & THORNE, A. (1991): The case against Eve. *New Scientist*, 130 (n° 1774, June 22): 37-41.
- WOMBLE, W.H. (1951): Differential systematics. *Science*, 114: 315-322.
- WONG, K. (2000): Who were the Neandertals?. *Scientific American*, 282 (4): 78-87.
- WOOD, B. & COLLARD, M. (1999): The human genus. *Science*, 284: 65-71.
- YEO, R.A., GANGESTAD, S.W., EDGAR, C. & THOMA, R. (1999): The evolutionary genetic underpinnings of schizophrenia: the developmental instability model. *Schizophrenia Research*, 39: 197-206.
- YUNIS, J.J. & PRAKASH, O. (1982): The origin of man: a chromosomal pictorial legacy. *Science*, 215: 1525-1530.