



**CAMILO JOSÉ CELA CONDE, FRANCISCO J. AYALA.**

*Senderos de la evolución humana*

## **1 La familia de los Homínidos.**

- a) **Clasificación y problemas taxonómicos.**
- b) **Los últimos antecesores compartidos.**
- c) **¿Cuáles son los rasgos derivados de los homínidos?**
- d) **Las primeras interpretaciones.**
  - 1) **En busca del eslabón perdido.**
  - 2) **Secuencia de desarrollo de los rasgos derivados.**
  - 3) **El primer eslabón auténtico: los australopitecinos.**
  - 4) **La hipótesis bipedismo/sabana/hominización.**
  - 5) **El camino de la hominización: el modelo lineal.**

- e) **El estado de la cuestión.**
  - 1) **El momento y el lugar de la aparición de los homínidos.**
  - 2) **Los rasgos de los primeros homínidos y su interpretación ecológica.**
    - (A) **La hipótesis del cambio vegetacional: Elizabeth Vrba (1980).**
    - (B) **La hipótesis de la bipedia: ¿completa o parcial?**
      - **Reflexiones sobre la bipedia**
      - **Bipedia y fósiles.**
        - **Cuestiones previas sobre la bipedia.**
        - **Las huellas fósiles de Laetoli y su estudio.**
        - **El estudio paleoecológico de los yacimientos de homínidos antiguos.**
      - **Morfología de los primeros homínidos: la cadera.**
      - **Morfología de los primeros homínidos: miembros superiores e inferiores.**
        - **¿Cuándo se consigue una bipedia completa?**
        - **Hipótesis sobre las ventajas adaptativas de la bipedia.**
  - 3) **¿Existen rasgos derivados compartidos los homínidos (sinapomórficos)?**

# 1 La familia de los Homínidos.

## a) Clasificación y problemas taxonómicos.

La familia de los *Hominidae* está formada en principio por cinco géneros, que ordenados por edad, son los *Orrorin*, *Australopithecus*, *Kenyanthropus*, *Paranthropus* y *Homo*.

Además, entre los homínidos, que divergen hace unos 3,5 millones de años, se suele distinguir entre formas:

- *Gráciles* (*Kenyanthropus* y primeros *Homo*),
- *Robustas* (los *Paranthropus* y algún *Australopithecus*).

El motivo de esta distinción se debe a los descubrimientos hechos a principios del siglo XX en Sudáfrica: **algunos especímenes mostraban una robustez en el cráneo, mandíbulas y dientes muy superior a la de otros**. Esta división se explicará más tarde, pero es una útil clasificación para hablar de una de las divisiones más importantes de nuestra familia. Con todo, la clasificación realizada no está libre de críticas:

- *Orrorin*: los recién descubiertos podrían ser *Australopithecus* muy antiguos.
- *Australopithecus*: Se ha mantenido la habitual división entre ejemplares de *Australopithecus Africanus* y los de África del Este. No obstante algunos autores prefieren devolver el *Australopithecus afarensis* al taxón de *Preanthropus africanus*. Esto tiene tres ventajas:
  - Se ajusta a las exigencias del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, que obliga a utilizar el primer nombre propuesto para cualquier taxa, salvo que hallan motivos muy fundados.
  - Permite entender mejor la diferencia entre *Preanthropus* y *A. Africanus*.
  - Si el taxón *Australopithecus* queda reducido al *africanus* es posible renunciar al género *Paranthropus* y colocar a todos sus miembros en el de *Australopithecus*, entendiendo que el *africanus* fue el que dio paso a las formas que evolucionarían hacia el *robustus* (hace unos 2,5 millones de años).
- En conclusión: a pesar de estas críticas, que considera acertadas y oportunas, da por buena la clasificación de *Australopithecus afarensis*, *bahrelghazali*, *anamensis* y *Garbi* y la mantiene.

En la Tabla 4.1, se da por buena la clasificación de los Homínidos. Supone admitir como homínido a los *Ardipithecus*, rechazar *Praeanthropus* y separar *Australopithecus* de *Paranthropus*. Se incluye dentro de los Homínidos nuestra especie *Homo Sapiens*, los antecesores directos y los descendientes colaterales.

**Por tanto, la definición de la familia de los homínidos debería basarse en un criterio que fuese aplicable a todas sus especies. En otras palabras, deben existir varias características, al menos una, que nos permitan resolver el problema siguiente: cada vez que nos tropezamos con un espécimen fósil de la época en la que existieron antepasados directos nuestros, ¿cómo sabemos si pertenece a Hominidae o a Gorillidae o Panidae?**

Desde un punto de vista evolutivo, el carácter distintivo de la familia debe estar relacionado con la aparición de la familia a partir de unos antecesores compartidos con nuestros parientes cercanos, fenómeno que se produce a partir del momento en que divergen las líneas

evolutivas. Ese momento parece darse a finales del Mioceno, aunque tenemos un conocimiento muy parcial de los homínidos del Mioceno tardío, la separación se habría hecho así:

- 9/10 millones de años: *Ouranopithecus* podría ser el antecesor de simios y humanos.
- 7/8 millones de años: Separación de ramas. Con todo, las técnicas moleculares no permiten definir si el grupo hermano es el de chimpancés o se produce una tricotomía.

Da igual, para la argumentación que no dispongamos de restos anteriores a *Ouranopithecus*, pues sabemos que éste fue el antecesor común de grandes simios africanos y los seres humanos. Una vez producida la separación, unos cuantos centenares de miles de años, ¿cómo serían los gorílicos, los pánidos y los homínidos?

TABLA 4.1. Familia Hominidae		
<i>Ardipithecus</i>	<i>Ar. Ramidus</i> (incertae sedis)	4,4/5,8 m. a.
<i>Orrorin</i>	<i>O. tugenensis</i>	6 m. a.
<i>Australopithecus</i>	<i>A. anamensis</i>	4,0 m. a.
	<i>A. afarensis</i>	3,5 m. a.
	<i>A. bahrelghazali</i>	3,5 m. a.?
	<i>A. garhi</i>	2,5 m. a.
<i>Paranthropus</i>	<i>Australopithecus (Paranthropus) africanus</i>	3,5 m. a.?
	<i>P. aethiopicus</i>	2,5 m. a.
	<i>P. robustus</i>	2,0 m. a.
	<i>P. boisei</i>	1,7 m. a.
<i>Kenyanthropus</i>	<i>K. platyops</i>	3,5 m. a.
	<i>K. rudolfensis</i>	2,5 m. a.
<i>Homo</i>	<i>H. habilis</i>	2,5 m. a.
	<i>H. ergaster</i>	1,8 m. a.
	<i>H. erectus</i>	1,6 m. a.?
	<i>H. antecessor</i>	0,8 m. a.
	<i>H. neanderthalensis</i>	0,3 m. a.
	<i>H. sapiens</i>	0,2 m. a.

Separación de los simios africanos y los homínidos: tricotomía (arriba) o separación anterior de los gorilas (abajo).

No existen restos de los primeros seres de estas familias. Tan sólo el *Orrorin tugenensis* (7 millones de años). Restos:

Especie	Cronología	Lugar	Descripción
Hombre de Tabarin	5 millones. Leakey considera la datación imprecisa (ausencia de fauna asociada)	Lago Baringo (Kenia)	Mandíbula y molares relacionado con A. Afarensis
Ardipithecus Ramidus	5,8-4,4 millones	Aramis (Etiopía)	Duda pertenencia Homínidos
Molar de Lukeino	6,6 millones	Lukeino y Ngorora (Kenia)	Posible antecesor de gorilas y Chimpancés. Según McHenry y Corrocini el molar <i>es indistinguible de los modernos póngidos</i> . Además no tenía rasgos comunes con Australopitecinos.
Ejemplar de Lothagam Hill	8,5-3,8 millones. Por estratigrafía hecha por Hill son 5,6.	Lothagam Hill (Kenia)	Posible antecesor de gorilas y Chimpancés. Fragmento mandibular derecho con tres molares. Difícil interpretación, que lo relacionan con el Afarensis o bien con el Africanus, pero ante su difícil clasificación → Hominidae indet. <u><i>Sería un homínido muy antiguo, pero no antecesor de ningún simio superior.</i></u>
Maxilar de Namurungule	9 millones	Samburu Hills (Kenia)	Posible antecesor de gorilas y Chimpancés. Rasgos similares a gorilas actuales (gran tamaño, prognatismo, forma apertura nasal) y otros diferentes (esmalte grueso...). Rasgos que le acercan al gorila, al chimpancé o a los humanos y también conviviendo con otros primitivos. Groves opina que es anterior a la tricotomía, lo que le haría similar al Ouranopithecus en la filogenético.

Salvo Orrorin, no contamos con fósiles de los primeros seres de esas familias. Hay autores (Greenfiel, Ciochon e, incluso, Darwin) que sostienen que jamás los tendremos o que si los tuviéramos no sabríamos distinguirlos como tales: *sus rasgos no habrían diferido entre sí lo bastante como par que pudiésemos identificarlos como pánidos, gorílicos u homínidos. Quizá el espécimen de Samburu Hills sea uno de esos gorílicos incipientes, quizá no.*

Dado que no conocemos la morfología, quizá resultase interesante saber en qué **circunstancias ecológicas y funcionales impusieron las diferentes soluciones adaptativas a los primeros ejemplares** de cada familia. Esto plantea si acaso los homínidos en el Mioceno eran la solución más conservadora o no. Sin embargo la ausencia de restos fósiles hace necesario reconstruir el proceso al revés: examinar las diferencias existentes hoy entre las tres familias y comprobar en qué medida los distintos homínidos del registro fósil disponían ya o no de ellos.

### c) ¿Cuáles son los rasgos derivados de los homínidos?

¿Cuáles son los rasgos que los diferencian? Comparar nuestra especie con la de nuestros parientes da resultados diametralmente opuestos: según cuál sea la característica en la que nos fijemos concluiremos que somos muy similares o muy distintos. De hecho, desde el punto de vista genético son muy pequeñas, del "uno por ciento", en el caso del chimpancé con respecto a los humanos y se utiliza tanto para clasificación en el mismo género de ambos, como para temas éticos, etc.

Para los autores del libro, ese uno por ciento es importante y supone olvidar la inmensa importancia de los procesos de desarrollo. Al fin y al cabo el 50% lo compartimos con las moscas del vinagre. Tanto la anatomía como la conducta de chimpancé y humanos son muy diferentes, algunas muy notorias:

- Lenguaje de doble articulación, cerebro de tamaño muy superior en relación al cuerpo, bipedismo y nivel de soluciones culturales completamente diferente.
- Carecemos de pelo en el cuerpo, no hay casi prognatismo, gestación más corta que en los simios superiores, no hay época específica de celo.

Tobías menciona hasta 24 rasgos morfológicos y 5 funcionales que separan a los humanos de los simios superiores. Pero hay un dato fundamental: la **biomasa**. Gorilas y chimpancés son pocos. Los humanos somos más de 6.000 millones de individuos.

La pregunta sigue en el aire: ¿existe un rasgo que si lo encontramos en un fósil nos permitiría identificarlo como perteneciente a un homínido?

## d) Las primeras interpretaciones.

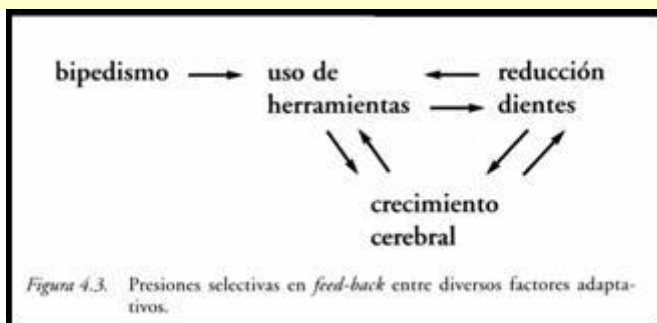
### 1) En busca del eslabón perdido.

Una buena forma de establecer qué es un homínido consiste en repasar la propia historia del descubrimiento de los homínidos. Ya desde mediados del siglo XIX, antes incluso de la polémica sobre la obra de Darwin, se conocía ya restos humanos: en 1856, en el valle de Neander se encontró el primer cráneo de neandertal, antes de la publicación del *Origen de las Especies*. El primer hallazgo con criterios evolucionistas corresponde a Dubois en 1887 en la isla de Java. Lo llamó *Pithecanthropus erectus* (cráneo de 850cc junto a fémur similar a los actuales): era el hombre-mono, el eslabón perdido, intermedio entre póngidos y homínidos en el que la bipedía era una característica fundamental.

Ese fue un primer intento. Ya Darwin, en *Descent of Man*, había establecido unos parámetros compartidos y diferenciadores entre el ser humano y otros animales. Los compartidos para Darwin son muchos, los que los distinguen son menos:

- Los poderes mentales, suponen una cuestión de grado y no de tipo.
- Las facultades cognitivas son más importantes.

La **homología** es gradual: a medida que se avanza en la escala de la naturaleza, más rasgos hay compartidos. Consecuencia lógica de la teoría de la evolución. Afirma además Darwin dos cosas fundamentales: que es más probable que nuestros progenitores vivieran en Africa y que los *Dryopithecus* europeos y sus descendientes pudieron emigrar con facilidad fuera de Europa. Se pregunta: ¿Cómo serían esas formas intermedias de la evolución hacia el ser humano actual? Darwin advierte que los progenitores de nuestra familia tendrían sus propios rasgos: **no se parecerían ni a nosotros ni a los grandes simios, ni a los catarrinos de hoy**. Los más antiguos tendría colmillos de gran tamaño (para Darwin la reducción canina es a causa de la cultura → herramientas, armas...). Esta exige la postura bípeda. Al reducir los caninos, el cráneo pudo crecer que condujo a un perfeccionamiento de la cultura.



La idea darwiniana acerca de cómo tuvieron lugar los cambios evolutivos en los homínidos **supone un círculo de retroalimentación cerrado**. Se trata de un modelo en *feed-back*, en el que cada factor se apoya en los demás y, a la vez, los promueve. Es un modelo de integración coordinada de los factores que intervienen.

**Alguno, con todo, debió ser el primero: ¿Cuál pudo ser?**

## 2) Secuencia de desarrollo de los rasgos derivados.

Para Darwin fue la siguiente: *descenso de los árboles* → *bipedismo* → *crecimiento cerebral* → *lenguaje y aparición de la cultura (intelectual y técnica)*.

Hay en esta secuencia elementos difícilmente rastreables en el registro fósil: el desarrollo de la moral, el lenguaje, por citar algunos a los que Darwin dio importancia. El cráneo, huesos de la cadera y extremidades inferiores sí se fosilizan y proporcionan pruebas sólidas acerca de qué es primero en desarrollarse: la postura bípeda o un gran cerebro.

A principios del siglo XX estaban las espadas en el aire en torno a las dos posibilidades: cerebro o bipedismo. *Entonces hizo su aparición el ejemplar fósil de Pitdown.*

**El hombre de Pitdown** es un gran cráneo y mandíbula muy primitiva parecida a la de un orangután o gorila, salvo por el desgaste de los dientes, muy humanos. Hallados en 1912 por Charles Dawson, fue refrendado su descubrimiento por un paleontólogo notorio: Arthur Smith Woodward. El hombre de Pitdown demostraba que el cráneo era previo a la formación de un rostro humano. Sin embargo el fósil no se dejaba estudiar, dada la fragilidad del material, argumento que llevó a sospechar a muchos paleontólogos. En 1953, se descubrió, gracias a Le Gros Clark y Weinert, que era un fraude: alguien limó la mandíbula y los caninos de un orangután para reducirlos y unió estos restos a los del cráneo de un ser humano, chapuceramente todo hay que decirlo.

El Hombre de Pitdown y la polémica generada es un buen ejemplo de la influencia de los prejuicios sobre el material. Era un espécimen que cuadraba muy bien con la intuición común acerca del papel superior de nuestro intelecto y nuestro espíritu. Es decir, la mente humana, el espíritu, el factor principal.

Este episodio es interesante por dos motivos:

- Supone un intento, fallido, de fundamentar en el registro fósil, la búsqueda de los rasgos derivados capaces de distinguir a un homínido.
- Impuso la idea de una alta encefalización primitiva entre los estudiosos y supuso una rémora para entender el papel fundamental del ejemplar fósil de *Australopithecus Africanus*, **el niño de Taung (Sudáfrica)**, hallado en 1925 por **Raymond Dart**.

## 3) El primer eslabón auténtico: los australopitecinos.

El niño de Taung es el cráneo de *un intermedio entre los antropoides vivos y el ser humano*, en palabras de Dart. Sus rasgos humanoides eran notorios: la mandíbula, la dentición (de un fósil juvenil, niño de seis años), la posición del *foramen magnum* (que apuntaba al bipedismo), y la organización del cerebro (que Dart calificó de "ultrasimio"). Pero tenía un volumen y falta de expansión de la zona temporal que le convertían en un *prehumano*. Por esta condición paradójica (prehumana y ultrasimio), Dart propuso una nueva familia Homiadae: la especie *Australopithecus africanus* → inauguró la serie de **homínidos gráciles**.

La propuesta de que se trataba de un ser intermedio recibió numerosas críticas y burlas. Los motivos de que fuera rechazado fueron varios:

- La idea preconcebida de que el eslabón perdido estuviera en Asia.
- El fraude del hombre de Pitdown, con sus conjeturas sobre el cráneo.
- Muy importante fue que el ejemplar era el de un joven, dada la semejanza que existe entre los simios y los humanos cuando se trata de niños.

El rechazo al fósil de Taung fue general hasta la comunicación de Le Gros Clark en el Primer Congreso Panafricano de Prehistoria, en la que concluía de manera terminante lo siguiente: *los australopitecus son antecesores de los humanos que vendrían luego.*

#### 4) La hipótesis bipedismo/sabana/hominización.

Dart (1925 y 1949), gracias al descubrimiento del fósil de Taung, elaboró el primer modelo firme de interpretación de lo que es un homínido, modelo planteado esta vez a través de una explicación adaptativa que quería ser completa.

Sostuvo una idea general de la hominización basada en las ideas generales de Darwin: bipedismo, cambios de la dentición y mandíbula, presencia de cultura..., pero *le añadió una interpretación ecológica. La bipedia y el uso de herramientas fueron los caracteres distintivos que permitieron al A. Africanus colonizar los nuevos ambientes de sabanas abiertas en Sudáfrica.*

El enfriamiento del planeta durante el Plioceno y el Pleistoceno inferior provocó la sustitución de los bosques tropicales por sabana, entorno ideal para el Africanus. Volviéndose más y más carnívoro, se vieron abocados a mejorar las herramientas, medios más precisos de comunicación entre ellos y cerebros más complejos. **Es la teoría del feed-back para explicar la hominización combinada con el entorno (la sabana).**

Lo importante del modelo de Dart es la unión entre diferentes aspectos (bipedismo, cultura, dentición, sabana abierta) para formar una idea coherente acerca de cómo tuvo lugar la hominización primera.

#### 5) El camino de la hominización: el modelo lineal.

El modelo de Dart dio paso también a una idea un tanto simplista de lo que es el proceso filogenético en sí: *una interacción estrecha entre cambios del entorno y su traducción la forma de homínido adaptada a éstos.*

C. Loring Brace es quien mejor ilustra esta forma de ver las cosas. En 1965 sugirió un modelo de la evolución humana que hizo fortuna. Imaginó una línea directa desde nuestros antepasados compartidos hasta el ser humano actual: Australopitecino, Pitecantropino, Neandertal y hombre moderno. Todos eran Hominidae. Era reacio a reconocer otros géneros y especies (aseguraba que entre gráciles y robustus había menos diferencia en tamaño de lo que se describe e incluso reconstruye –fantasiosamente- fósiles). **Lo más importante de Loring Brace es la idea de la evolución humana como una línea recta, sin ramificaciones, idea que mantuvo incluso en 1988, cuando ya habían aparecido muchos de los ejemplares de las distintas especies de homínido. Que lo mantuviera es signo de los prejuicios aplicados a la evolución: de lo más simple a lo más complejo.**

Su esquema, con todo, sigue siendo bastante útil, pues Groves (1989) mantiene los estadios de Loring Brace, aunque algo modificados e insertos en un modelo cladístico, taxonómicamente riguroso y muy complejo.

La conexión entre los diversos estadios se consigue según L. Brace por el bipedismo, fundamental en el esquema evolutivo pues permite al homínido armas y, en consecuencia, cultura. De hecho, la existencia de una cultura que fabrica y utiliza herramientas para desollar



restos de animales explica bastante bien la adaptación a las formas de vida de la sabana, sin embargo los restos fósiles no corroboraron bien esta teoría. Los especímenes del Rift que se encontraron hacia 1970 resultaron ser mucho más antiguos que cualquiera de las formas culturales conocidas (2,5 millones de años, en Gona, Etiopía). Los homínidos son de 3,5 millones de años.

Para los autores del libro, el modelo bipedismo/sabana/hominización no es asumible. Para ello intentarán responder a las siguientes preguntas:

- ⇒ ¿En qué momento se produce la aparición de los homínidos?
- ⇒ ¿En qué lugar surgieron?
- ⇒ ¿Cuáles son los caracteres derivados de los nuevos seres que aparecen?
- ⇒ ¿Qué acontecimiento ambiental está relacionado con esa aparición?
- ⇒ ¿Existen caracteres sinapomórficos de la familia Hominidae, rasgos que son compartidos por todos los homínidos y no están presentes en los simios superiores actuales ni en sus antecesores directos?

## e) **El estado de la cuestión.**

### 1) **El momento y el lugar de la aparición de los homínidos.**

El momento de su aparición se encuentra entre los 5 a 9 millones de años.

El lugar: África, el Rift. Es decir, África del Este, según todos los indicios actuales.

- ⇒ **El Rift Valley** es una fractura de las placas tectónicas de África. Se extiende desde Turquía a Mozambique. Son 3000 km de valles, desde la región de Afar hasta Malawi. Se encuentran los yacimientos de Olduvai, Omo, Afar, Awash, Laetoli, Koobi Fora, East y West Turkana, Aramis... Con la única excepción de un homínido en el Chad, el Rift es el protagonista absoluto de nuestra historia.
- ⇒ **Sudáfrica:** Otra zona clave. Yacimientos de Taung, Sterkfontein, Swartkrns, Kromdraai, Makapansgat.

El origen geológico del Rift es interesante, por su actividad volcánica y la presencia de tobas y cenizas susceptibles de ser analizadas con el método de potasio/argón para averiguar su edad exacta.

### 2) **Los rasgos de los primeros homínidos y su interpretación ecológica.**

Ya desde mediados del siglo XX, fueron rechazados como rasgos causantes de la primera hominización:

- El cerebro de gran complejidad y tamaño (pues con los Australopithecus sudafricanos se demostró que hubo homínidos con cerebro del tamaño de un chimpancé)
- El diseño, construcción y uso de herramientas (pues hubo miembros de nuestro linaje muy anteriores a la aparición de culturas líticas). Si usaron o no materiales perecederos, no es más que mera suposición hoy en día.

¿Qué queda, pues? Un conjunto de factores que incluyen caracteres morfológicos, conductas y presiones adaptativas, agrupables en dos:



- Bipedismo
- Adaptación a los cambios del medio ambiente.

Desde Dart, estos factores se consideran indisolublemente unidos, pero según el énfasis que se ponga en uno u otro, aparecen diversas hipótesis para explicar ese "empujón inicial" hacia los homínidos del que hablaba Tobías. Son dos: la del cambio vegetacional y la del bipedismo.

(A) **La hipótesis del cambio vegetacional: Elizabeth Vrba (1980).**

Parte de un principio teórico: todo cambio evolutivo es una función directa de cambios ambientales. Muchas especies que aparecen en el límite entre el Mioceno y el Plioceno se relacionan con el cambio ambiental que da lugar a la apertura de grandes espacios abiertos que tienen una vegetación característica. Siguiendo las pautas evolutivas de los bóvidos (cuyos fósiles son más numerosos), Vrba genera una hipótesis acerca de cuáles fueron las de los homínidos.

El momento de la transición de bosque tropical a sabana abierta se data en el intervalo de 2,5 a 2,0 millones de años. Vrba, relaciona en los yacimientos sudafricanos la vegetación existente con el tipo de homínido. En conclusión, según esta hipótesis, un cambio medioambiental se produce en África hace 2,5 millones de años y da lugar a las sabanas abiertas lo que, a su vez, produce también la separación de los primeros homínidos en dos linajes: la rama robusta de los australopitecus y los primeros Homo.

**¿Es consistente la hipótesis de Vrba?** Para los autores, tiene valor, sobre todo, como indicio de lo que puede lograrse mediante la correlación estadística y su comparación con el registro fósil. Cierto es que hace 2,5 millones de años hubo un cambio climático en África. Sin embargo, la hipótesis de Vrba tienen una serie de confusiones que conviene aclarar:

- No está clara su afirmación de que los homínidos son los fundadores de la biota de la sabana africana, pues detallados estudios posteriores no lo confirman; supone afirmar que los homínidos hace 7 millones de años aparecen en la sabana, lo cual no es cierto, pues hay muchas evidencias en contra.
- Tampoco está clara que la separación de las ramas Homo y robustus se haga en este contexto. La aparición del *Kenyapithecus* parece contradecirlo (dentición ligera de un millón de años atrás). Sólo se consolida de sus afirmaciones el que dos estirpes diferentes de homínidos colonizan esos nuevos hábitats por medio de diferentes estrategias adaptativas.

(B) **La hipótesis de la bipedia: ¿completa o parcial?**

**Reflexiones sobre la bipedia**

El modelo de Vrba resume muy bien la idea general de los primeros homínidos como unos seres que han abandonado la adaptación al entorno mediante una postura erguida y el uso de útiles manufacturados. Tobías fue uno de los primeros en cuestionar esta relación. Dijo: ***"Hace mucho que me parece que, al acentuar la relación existente entre el modo de locomoción y la fabricación de herramientas, se estaba enfocando el aspecto equivocado de la postura erguida humana"***. Según Tobías, no hace falta ser bípedo ni para construir ni para utilizar herramientas. Los chimpancés sin serlo, se manejan muy bien. **Es la postura erguida, y no la bipedia, el prerequisite necesario si se pretende relacionar postura y uso de elementos culturales. Además, la bipedia aparece millones de años antes que la cultura.**

Si la postura bípeda, rasgo fundamental para caracterizar a los homínidos, no resulta necesaria para la creación de cultura, ¿para qué sirve, pues?

Existen muchos tipos diferentes de bipedismo. Kummer indica que para adoptar la postura bípeda no sólo hay que mantener el equilibrio, sino levantar el cuerpo también, esa postura erguida sobre la que Tobías llama la atención.

- Puede hacerse de dos maneras: rápida o lentamente. Si se hace **rápidamente**, mediante el empuje de la aceleración, sólo requiere fuerza muscular suficiente. Levantarse **lentamente** obliga a que la vertical del centro de gravedad del cuerpo caiga dentro de la plataforma de apoyo (plantas de los pies sólo o éstas y patas traseras). En el caso del chimpancé, un equilibrio así se consigue gracias a una acción muscular intensa de los músculos ventrales y dorsales, consumiendo gran energía lo que impide que se pueda mantener mucho tiempo.
- También cabe adoptar la postura erguida desde la posición de sentado. El consumo energético es bajo, pero a costa de una **postura estática**. Los grandes simios emplean este tipo de bipedismo para comer o dormir.
- Un bipedismo auténtico y permanente es el de las aves (evolución del tripodismo de los reptiles antiguos) y ha generado una columna vertebral en forma de pronunciada S.
- Los humanos: columna casi toda recta y la vertical del centro de gravedad del cuerpo coincide con ella. Modificaciones anatómicas notables en esqueleto y musculatura para conseguir el bipedismo: *foramen magnum* desplazado a la parte inferior de la cabeza, alargamiento huesos extremidades inferiores, acortamiento de las superiores, cambios en la cadera, en la estructura del pie y en los músculos. El caminar humano es un bipedismo que se transforma en monopodismo sucesivo.

Todo esto permite entender mejor la cuestión de cómo pudo evolucionar la bipedia humana. *La postura erguida es común entre todos los primates (arbóreos o terrestres) y apareció muy pronto en el proceso de evolución.* A partir de ahí, la locomoción de los primates se dispersa en muchas soluciones (trepadores, saltadores, arbóreos...), de las que sólo nos interesan las de los simios que descienden en el Mioceno de los árboles. Según los autores, el registro fósil permite sugerir una evolución hacia el **nudilleo**, previo paso por la **braquiación**.

***El nudilleo es el rasgo primitivo para el linaje común de simios africanos y humanos***, lo que sugiere que nuestros antecesores en el Plioceno partirían de esa cuadrupedia semi erguida para alcanzar la bipedia. Con todo, no tenemos registro fósil suficiente y la respuesta a esta pregunta dependerá del examen de los rasgos morfológicos de los especímenes más tempranos y de lo que pueda saberse acerca de su adaptación ecológica.

## Bipedia y fósiles.

Cuestiones previas sobre la bipedia.

Existen dos formas diferentes de entender la bipedia en nuestros antepasados:

- Considerar que ya contaban con una locomoción bípeda funcionalmente completa y que fue ésta la responsable de la separación evolutiva respecto de los grandes simios.
- Considerarla incompleta, parcial, alcanzando la postura erguida gradualmente y no es la bipedia un motor evolutivo en esos primeros momentos.

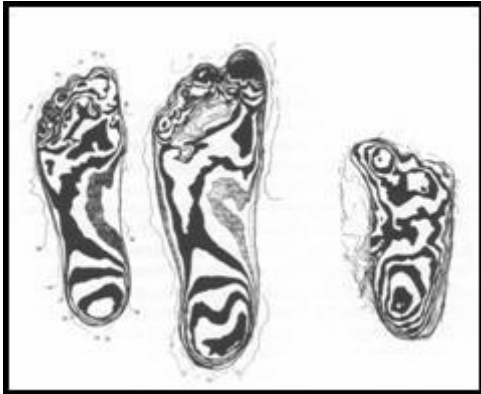
La respuesta a una u otra opción sería fácil cotejando los registros fósiles y analizando la morfología. Sin embargo no aclara la situación. Así:

<b>Especie</b>	<b>Resto fósil</b>	<b>¿Se deduce bipedia?</b>
<i>Ardipithecus ramidus</i>	Columna vertebral, pelvis y fémur.	No hay estudios aún. No sirve para resolver el dilema de si es bípedo o no.
<i>Orrorin Tugenensis</i>	Dos fémures parciales	Obligadamente bípedo en el suelo. Parece tener buena aptitud para la trepa. <i>Bipedismo en desarrollo.</i>
<i>Australopithecus Aférensis (Lucy)</i> e incluso otros tipos de <i>Australopithecus</i> .	Postcraneales muy completos. Cadera y extremidades anteriores y posteriores.	No hay acuerdo sobre cómo fue su locomoción. Lovejoy y otros, sostienen un bipedismo completo. Senut, Tardieu y otros, opinan que debió ser parcial, coexistente con una cierta retención de la conducta arbórea anterior.

Además de la morfología, pueden añadirse dos tipos de evidencia complementaria para decidir cuáles fueron los hábitos adaptativos de los primeros homínidos:

### Las huellas fósiles de Laetoli y su estudio.

En **Laetoli** (Tanzania) se han encontrado restos huellas en una toba volcánica de una antigüedad de 3,5 millones de años que Mary Leakey, Hay, White y otros atribuyeron a homínidos. Se encuentran acompañadas de decenas de miles de pisadas de animales fosilizadas en las tobas de Laetoli.



**Las huellas fósiles de Laetoli** son dos series paralelas en dirección N-S de pisadas de seres claramente bípedos, un rastro que sigue unos 25 metros. Una de las series corresponde a un ser pequeño, que parece haberse vuelto en mitad del camino. La otra serie es de más difícil interpretación, descritas como las de un bípedo de mayor tamaño que habría dejado un rastro sobre cuyas huellas iría pisando y a la vez otro que le sigue los pasos (interpretación no admitida por todos los autores).

Morfológicamente descritas por Mary Leakey, manifiestan un bipedismo ya funcionalmente desarrollado y según Tuttel y Web son huellas que recuerdan a las de un *Homo Sapiens* (las del yacimiento G, mientras que las del A las relacionarían con plantígrados, que curiosamente, concluyen de manera paradójica, no existían en ese hábitat por aquel período).

Parece pues irrefutable un bipedismo funcionalmente completo hace ya 3,5 millones de años. Sin embargo, no es todo tan obvio. Autores, como Ports, Day o Wickens, se decantan por la idea de la bipedia parcial. Argumentan que el dedo gordo del pie de Laetoli recuerda la huella del chimpancé, e incluso algunos, como Deloison, apuntan la idea de que ese dedo tuviera cierta capacidad prensil.

En definitiva, lo que parecía tan claro no lo es. Además, Mary Leakey se cargó las huellas al taparlas con arena que llevaban semillas de acacia, que germinaron y deterioraron las huellas. Grave error que ha hecho que la decisión sobre la bipedia, debía realizarse no tomando en cuenta estas huellas y basarse en el estudio de la morfología.

### El estudio paleoecológico de los yacimientos de homínidos antiguos.

Más indirecto, pero de gran importancia. La relación entre bipedia y medio ambiente, tal y como mencionamos antes, ya fue señalada por Darwin y posteriormente enfatizada por Dart. Los simios superiores, todos ellos habitantes del bosque tropical, cuentan con locomociones diversas (desde la braquiación al cuadripedismo terrestre) que son sustituidas por la bipedia precisamente a causa de la adaptación a terrenos más abiertos. Esta es la base ecológica de la teoría de la hominización basada en el bipedismo temprano.

Datación	Clima
0,7 m. a. en adelante	Época de las «glaciaciones»
0,9 - 0,7 m. a.	Gran glaciación. Nuevo máximo en el nivel de los hielos
2,1 - 0,9 m. a.	Altibajos regulares cada 40.000 años
2,4 - 2,1 m. a.	Descenso paulatino de los hielos hasta alcanzar un nivel intermedio
2,5 - 2,4 m. a.	Gran glaciación. Máximo en el nivel de los hielos
4,3 - 2,8 m. a.	Fluctuaciones con un nivel de los hielos bajo
6 - 4,3 m. a.	Fluctuaciones con un nivel de los hielos medio
14 m. a.	Enfriamiento brusco

¿Cómo era el medio ambiente el Transvaal (Sudáfrica) y el Rift africanos a finales del Mioceno y principios del Plioceno?

El Rift constituye una especie de frontera climática. A finales del Mioceno el oeste del valle del Rift recibía lluvias abundantes y mantuvo el bosque tropical. Por el contrario, el este tenía un clima más árido lo que provocó la apertura de extensiones abiertas, de sabanas de vegetación baja que sustituyeron al bosque y a la selva.

A través de la técnica de los isótopos de oxígeno se puede obtener una idea bastante precisa de las alternativas del paleoclima. La tabla muestra cómo justamente la época correspondiente a los homínidos más antiguos, presentaba un clima más cálido que el anterior y el posterior.

### Morfología de los primeros homínidos: la cadera.

El estudio morfológico de los restos de los primeros homínidos es, en realidad, la prueba de fuego para poder decidir si se trataba de seres con un bipedismo desarrollado o parcial. De nuevo condicionan los esquemas "previos". Para los autores sólo hay dos rasgos morfológicos que pueden dar una respuesta adecuada a este problema: la cadera y la forma de las extremidades, sobre todo la del pie.

Para Poitier, ninguna anatomía postcraneal es más distinta entre simios actuales y humanos como la pelvis, lo que le lleva a sugerir que *fue una modificación del aparato locomotor y convierte la pelvis en un fósil con valor taxonómico*. Así, del análisis de las pelvis halladas en Sudáfrica y en África del Este, este autor **concluye que la pelvis de los Australopithecus contrasta fuertemente con la de los simios y se aproxima a la humana**. *Las diferencias de la forma de la cadera entre simios actuales y humanos se explica por la función que debe cumplir el esqueleto púbico y la musculatura necesaria para la locomoción, siendo el hueso del ilio el más diferenciado y en el que haya que fijarse para comparar especímenes.*

La consecuencia de mejora de la pelvis en la locomoción lleva contradictoriamente aparejada una mayor complejidad en la función de albergue para el feto. El ensanchamiento del ilio tiende a cerrar el canal por el que pasa la cabeza del feto y en consecuencia sugiere partos más difíciles (la naturaleza lo ha resuelto con huesos craneales blandos). **Este problema no parece que afectara a los Australopithecus, cuyo cerebro sería similar al de un chimpancé**. En consecuencia, y después de haber analizado a Lucy, Lovejoy concluye que **la bipedia en los Australopithecus debió aparecer sin que hubiera evolucionado la pelvis hacia el ensanche del canal de alumbramiento, pues no era necesario por el reducido cerebro. Esta evolución se daría con el aumento de la encefalización.**

La idea de que la pelvis muy ancha concede a los *Australopithecus* ventajas a la hora de la locomoción ha sido negada por otros autores. Napier afirma que la morfología de la cadera unida a una reconstrucción "humana" de la inserción del *gluteus maximus* le impediría realizar movimientos necesarios para la bipedia. El *gluteus maximus* ha sido considerado de

vital importancia para la locomoción para autores como Washburn o Napier y, aplicado a *Lucy* (ejemplar A.L. 288-1) sugiere la presencia de un comportamiento en parte arborícola.

## Morfología de los primeros homínidos: miembros superiores e inferiores.

1. *Los miembros superiores:* El estudio de Napier sobre la particularidad de las manos de los humanos demuestra que **sólo nuestra familia, entre todos los primates, dispone de verdaderas manos.** Por tanto, la presencia de unas manos con aptitudes biomecánicas propias de una función locomotriz se podrían esperar en aquellos homínidos que desarrollasen un bipedismo incompleto. Pero los diversos autores que han comparado la morfología de diversos huesos de las manos entre los seres humanos, los *Australopithecus* y los grandes simios actuales han sacado conclusiones muy distintas.
2. Sin duda las mayores evidencias acerca de la función locomotriz bípeda se encuentran en los miembros inferiores. El conjunto de la tibia y el peroné, por un lado, y los huesos del pie, por otro, proporcionan ciertos indicios esenciales de cara a entender la biomecánica de la locomoción. Pero de nuevo, se sacan conclusiones muy diversas acerca del sentido funcional de la tibia y del peroné.
3. El Pie: **Por fortuna, nuevos hallazgos de huesos articulados del pie han clarificado bastante el debate: parecen proporcionar pruebas bastante firmes de que la locomoción de los primeros homínidos no era en forma alguna la de un bipedismo funcionalmente desarrollado al mismo nivel que el de los humanos actuales.**

La morfología de *Little Foot* muestra una mezcla de rasgos simiescos y humanos. Funcionalmente hablando eso significa que el pie sería, por lo que hace al talón, el de un bípedo, pero la bipedia no estaría del todo desarrollada, pues la parte delantera del pie dispone de la capacidad prensil, necesaria para la vida arbórea. Estamos, pues, ante un estadio intermedio en la conversión evolutiva del pie adaptado a la vida arbórea, con un dedo gordo divergente y prensil. *Little Foot* corresponde a un ejemplar de *austropitecino*, sin más, sin asignar.

Los restos de Hadar referentes al *Aferensis*, en África del Este, no resuelven de manera tan contundente el problema, sin embargo sí sugiere la existencia de una "evolución en mosaico", propia de un bipedismo no del todo desarrollado.

### ¿Cuándo se consigue una bipedia completa?

Es una pregunta que, para los autores, lleva a una vía muerta, dado que epistemológicamente la presencia de grados intermedios no tiene sentido evolutivo. Así, Latimer (1987) sostiene que los homínidos en el Plioceno tardío eran bípedos, *al margen de si conservaban o no rasgos morfológicos orientados hacia la trepa*, siguiendo el criterio darwinista de que *la persistencia de rasgos primitivos no es significativa*. Afirma que aunque se encontraran más restos de *Australopithecus* no se resolvería la cuestión. **El problema es, para él, metodológico**, pues la evolución se ve como una combinación de rasgos primitivos y derivados: identificar cuáles son lo uno o lo otro, depende del enfoque que se pretenda. No es una tarea fácil. Con todo, **los rasgos derivados que se perciben en el *aferensis* indican todos bipedismo, no la trepa.**

Otros autores, como Tobias, Susman o Stern consideran que la evolución en mosaico explica cómo algunos rasgos muy modernos y otros primitivos coinciden para dar lugar a una fórmula funcional propia en cada uno de los estadios intermedios de la obtención de la bipedia.

Además, a favor de la gradualidad de la bipedia existe un fuerte argumento: el que tres seres tan diferentes entre sí, como el *Australopithecus Aferensis*, el Little Foot y el resto de Olduvai tengan rasgos morfológicos intermedios.

Susman y Stern aventuran incluso la siguiente progresión:

- *Australopithecus Aferensis* y *Africanus* son seres de conducta parcial arborícola muy clara.
- *Paranthropus robustus* es un bípedo completo que ha perdido la capacidad de trepar con agilidad.
- *Homo Habilis* sería un ser con características bípedas por lo que hace a los pies, pero con dedos de las manos adaptados a la trepa.
- *Homo Erectus* sería el ser con características bípedas similares a las de los modernos humanos.

Entre los *Australopithecus* la bipedia sería más una cuestión de postura, con ausencia de movimientos complejos como el correr o saltar.

Hipótesis sobre las ventajas adaptativas de la bipedia.

Tuttle y sus colaboradores clasifican las diferentes hipótesis así:

1. La hipótesis *hit'em where it hurts* de Darwin y Dart: relación bipedismo, manos libres y herramientas.
2. la hipótesis «*schlepp*»: transporte de comida, cuidado de los pequeños. Implica la presencia de una especie de hogar-base.
3. la hipótesis «*peek-a-boo*»: conducta vigilante, irguiéndose sobre las yerbas altas de la sabana.
4. la hipótesis «*trench coat*»: exhibición fálica en los machos para atraer a las hembras.
5. la hipótesis «*tagalong*»: seguimiento de las manadas de herbívoros en sus migraciones por la sabana.
6. la hipótesis «*hot to trot*»: sistema para perder calor al quedar expuestos a la radiación solar en la sabana abierta.
7. la hipótesis «*two feet are better than foun*»: la bipedia tiene un balance energético favorable a la hora de marchas largas.

Las hipótesis resumidas por Tuttle se refieren a las ventajas adaptativas de la bipedia en la sabana, no en el suelo del bosque. No sirven, por tanto, para explicar el porqué de la evolución de la marcha erguida (salvo que se sitúe hace 2,5 millones de años, lo que no se corresponde con los restos fósiles). Parece que ninguna de estas explicaciones tenga sentido, salvo tal vez la *trench coat*.

**Para comprender la función de ese bipedismo incipiente habría que buscar un modelo adecuado a partir de los rasgos morfológicos y de sus entornos ambientales, de su ecosistema particular.**

Según Ives Coppens **la pérdida de espesor del bosque tropical** explicaría el desarrollo gradual del bipedismo. Al encontrarse cada vez más separados los árboles del bosque, sería preciso desplazarse por el suelo para poder ir de uno a otro, a la vez que seguiría siendo necesario mantener medios locomotores para la trepa. Las distintas estirpes produjeron distintas soluciones como el nudilleo para los antecesores de gorilas y chimpancés y la bipedia incipiente para los primeros homínidos. La tendencia creciente de la sustitución de bosque tropical por espacios abiertos y sabanas supondría posteriormente una presión selectiva hacia un bipedismo cada vez más completo desde un punto de vista funcional y el resultado final, hace unos 3,5 millones de años sería la separación en dos líneas evolutivas (la rama robusta de



los australopitecus y los primeros Homo) cuya divergencia se acentuará un millón de años después.

### 3) ¿Existen rasgos derivados compartidos los homínidos (sinapomórficos)?

*Homínido* es un término muy extendido tanto en la literatura académica, como en la popular. Corresponde a la idea de que en algún momento un remoto antecesor nuestro dio, como dice Tobías, un *empujón evolutivo* lo bastante importante como para establecer una nueva línea filogenético que conduce hasta nosotros.

Pero no resulta fácil identifica a *todos* los homínidos con un rasgo derivado que pueda considerarse sinapomórfico, compartido por cada miembro de nuestra familia: *ni el bipedismo funcionalmente desarrollado, ni la alta complejidad cerebral, ni la cultura están presentes en la totalidad de las especies agrupadas en los Hominidae.*

**¿Por qué hablamos de Homínidos, entonces si no hay un "rasgo mágico", común en todos ellos?** Porque es un término que refleja un sentido semántico claro: cuando se utiliza damos por supuesto que en algún momento comenzó la carrera evolutiva hacia el ser humano, y que deben considerarse homínidos todos los miembros de ese grupo (incluso los humanos actuales).

**¿Qué es un prehumano, por tanto?** Un antepasado nuestro, pero un antepasado nuestro "directo", separado ya de la línea de los chimpancés; aunque no hay que dejar de considerar que nuestros antepasados directos vivos son los chimpancés, y no los reconocemos como prehumanos por cuestiones sólo de interpretación cladogénica. Probablemente si hubiera especies vivas de homínidos, clasificaríamos de manera distinta y quizás reduciríamos el taxón homínidos al género Homo.

Para Tobías, el rango de Homínido debería reducirse a los seres que en la alternativa adaptativa que radicalizó hace 2,5 millones de años atrás la separación de las ramas grácil y robusta, desarrollaron los rasgos derivados relativos de una alimentación no especializada, crecimiento del cráneo, producción de cultura y obtención gradual de un alto nivel de comunicación semántica y sintáctica (equivale al Homo Habilis).

Para los autores, esto es demasiado radical. El problema de encontrar el rasgo derivado que buscamos no es de orden técnico sino taxonómico. Pues el concepto de homínido es taxonómicamente útil, pero no es aceptable la idea de Loring Brace de que sean concebidos algo así como "el inicio de lo humano".

En definitiva, no es raro que nos sea tan difícil encontrar rasgos comunes. Nuestra especie es el resultado de acontecimientos azarosos. Fueron varias las alternativas, no un único "vector direccional" y, por tanto, sería absurdo intentar entenderlas proyectando hacia el pasado nuestras características actuales.