

Camilo José Cela Conde

Francisco J. Ayala

Evolución humana

El camino de nuestra especie

Alianza Editorial

Primera edición: 2013
Cuarta reimpresión: 2023

Diseño de cubierta: Proyectos Gráficos/PGA

Reservados todos los derechos. El contenido de esta obra está protegida por la Ley, que establece penas de prisión y/o multas, además de las correspondientes indemnizaciones por daños y perjuicios, para quienes reprodujeren, plagiaren, distribuyeren o comunicaren públicamente, en todo o en parte, una obra literaria, artística o científica, o su transformación, interpretación o ejecución artística fijada en cualquier tipo de soporte o comunicada a través de cualquier medio, sin la preceptiva autorización.

- © Camilo José Cela Conde y Francisco J. Ayala, 2013
© Alianza Editorial, S. A., Madrid, 2013, 2018, 2021, 2022, 2023
Calle Valentín Beato, 21; 28037 Madrid



ISBN: 978-84-206-7848-1

Depósito legal: M. 21.652-2013

Printed in Spain

SI QUIERE RECIBIR INFORMACIÓN PERIÓDICA SOBRE LAS NOVEDADES DE ALIANZA
EDITORIAL, ENVÍE UN CORREO ELECTRÓNICO A LA DIRECCIÓN:

alianzaeditorial@anaya.es

Índice

Prólogo	17
1. Teoría de la evolución	19
1. Primeras propuestas científicas sobre la evolución	21
2. Charles Darwin	22
3. La recepción de la obra de Darwin	26
4. Mendel y la genética	27
5. La síntesis entre la teoría de la selección natural y la herencia mendeliana	28
5.1 La teoría sintética	29
5.2 Evolución molecular y otros avances	31
6. Los ácidos nucleicos	32
6.1 Estructura y función de los ácidos nucleicos	33
6.2 Mutaciones	37
6.3 Mutaciones cromosómicas	40
6.4 Equilibrio genético	43
6.4.1 Mutación	44
6.4.2 Migración	44
6.4.3 Deriva genética	45
7. La selección natural	46
7.1 Aptitud biológica	47
7.2 Selección sexual	49
7.3 Altruismo y selección familiar	50
2. Taxonomía: la clasificación de los seres vivos	53
1. Taxonomía linneana	53
2. Homología y analogía	54

3.	El concepto taxonómico de especie	55
4.	Conceptos biológico y evolutivo de especie	57
5.	Técnicas morfométricas avanzadas	59
6.	La identificación molecular de especies	61
7.	Cladística	62
	7.1 La propuesta original de Hennig	62
	7.2 El aislamiento reproductivo	63
	7.3 El problema de los linajes filéticos y la solución de la cladística reformada	63
	7.4 Sesgos en los cladogramas	67
	7.5 Más allá de la especie	68
	7.6 El concepto adaptativo de género	69
	7.7 Convergencia y paralelismo	70
3.	Herramientas de estudio	73
	1. La clasificación de los humanos	73
	2. Los métodos inmunológicos	74
	3. Edad de los linajes de Hominoidea	76
	4. El reloj molecular	77
	5. Secuencia de separación de los hominoideos	78
	6. La separación <i>HomolPan</i>	79
	7. ¿Qué es un ser humano desde el punto de vista taxonómico?	81
	8. Controversias de la comparación morfológica	83
	9. ¿En favor de un taxón parafilético?	83
	10. Una solución monofilética	84
	11. La tribu Hominini	86
	11.1 Géneros de Hominini	86
	11.2 ¿Qué es un hominino?	88
	11.3 Los dimorfismos sexuales	90
	12. El estudio del registro fósil	94
	12.1 Estratigrafía	94
	12.2 Comparación faunística (biocronología)	95
	12.3 Métodos radiométricos: isótopos radiactivos	95
	12.4 Núclidos cosmogénicos	97
	12.5 Huellas de fisión y espín electrónico	97
	12.6 Paleomagnetismo	98
	12.7 Estadios geológicos	98
4.	La evolución de los primates	101
	1. El trayecto hasta el Mioceno	101
	1.1 Primates «arcaicos»	101
	1.2 Primates del Eoceno	103
	1.3 Primates del Oligoceno	105
	1.4 Primates del Mioceno	105
	2. Evolución de los simios en el Mioceno	106
	2.1 Primeros simios	107
	2.2 Radiación de los simios	108
	2.3 Géneros del Mioceno	108
	2.4 Desarrollo de los rasgos derivados de los simios	109
	3. Modelos de la evolución de los simios en el Mioceno Medio	110

3.1	Las tendencias contrapuestas del Mioceno Medio: (I) <i>Kenyapithecinae</i> /Afropithecinae y (II) <i>Dryopithecinae</i>	114
3.2	Cladogramas del Mioceno Medio	121
4.	Simios del Mioceno Superior	122
4.1	<i>Samburupithecus</i>	122
4.2	<i>Nakalipithecus</i>	123
4.3	<i>Chororapithecus</i>	124
4.4	¿Un ancestro europeo?	124
4.5	Ancestros de los simios asiáticos	125
5.	Síntesis evolutiva de los hominoideos en el Mioceno	128
5.1	El guion ecológico de la evolución de los hominoideos durante el Mioceno	129
5.2	Locomoción y dentición: las dificultades para un modelo integrador	130
5.3	<i>East Side Story</i> : la separación de los simios africanos y los homininos	134
5.	Características del linaje humano	137
1.	Apomorfias humanas	138
2.	Grandes cerebros	139
3.	Cerebro <i>versus</i> bipedestación	142
4.	El «hombre-mono erguido»	142
5.	Distintas formas de bipedia	145
6.	Cambios relacionados con la bipedia	146
7.	Morfología de la cadera humana	147
8.	Morfología de las extremidades	148
9.	Más allá de la morfología: las huellas fósiles	153
9.1	Las huellas de Laetoli	153
9.2	¿Qué bipedia indican las huellas de Laetoli?	156
9.3	Las huellas del lago Turkana	159
10.	Bipedia y adaptación	161
10.1	Rendimiento energético de la bipedia	162
10.2	Bipedia «parcial» <i>versus</i> «completa»	165
10.3	Marcha y carrera	167
10.4	El problema del parto	168
10.5	La pauta rotacional	170
6.	Un escenario para los homininos más antiguos	173
1.	Las dispersiones de población	173
2.	Clima y biogeografía	176
3.	La hipótesis de la adaptación a las sabanas abiertas	178
4.	Yacimientos en el valle del Rift	181
4.1	Región de Hadar	182
4.2	Región de Middle Awash	184
4.3	Región de Omo	185
4.4	Región del lago Turkana	188
4.5	Región de Tugen Hills	193
4.6	Región de Olduvai/Laetoli	193
4.7	Región del lago Malawi	198
5.	Yacimientos de Chad	198
6.	Yacimientos en Sudáfrica	200
6.1	Estructura y datación de los yacimientos sudafricanos	200
7.	El yacimiento de Dmanisi	211

7.	Homininos del Mioceno	213
1.	Los últimos antecesores comunes de simios y humanos	213
2.	Ejemplares del Mioceno	215
2.1	Toros-Menalla	215
2.2	Tugen Hills	219
2.3	Middle Awash	221
3.	El esqueleto de Aramis (Middle Awash)	226
4.	Secuencia filogenética de aparición de los simios africanos y los humanos	227
5.	Rasgos primitivos y derivados de la locomoción	230
5.1	A. Plesiomorfias indicativas de un eventual nudillo	232
5.2	B. Plesiomorfias indicativas de la palmigradia arbórea y/o excluyentes de la trepa vertical, suspensión o braquiación	233
6.	¿Un único género en el Mioceno?	235
8.	El género <i>Australopithecus</i>	239
1.	Una aclaración necesaria	239
2.	Ejemplares «gráciles» y «robustos»	241
3.	Apomorfias de <i>Australopithecus</i>	242
4.	<i>Australopithecus afarensis</i>	243
4.1	Ejemplares de Hadar	243
4.1.1	A.L. 288-1: morfología y clasificación	245
4.1.2	Ampliación temporal del rango de <i>A. afarensis</i>	248
4.1.3	¿Cuántas especies de <i>A. afarensis</i> hay en la muestra de Hadar?	249
4.2	Ejemplares de <i>A. afarensis</i> de Laetoli	251
4.3	Ejemplares de Woranso-Mille	254
4.4	Ejemplares de <i>A. afarensis</i> de Dikika	254
4.5	Ejemplares de <i>A. afarensis</i> de Maka	256
4.6	Ejemplares de <i>A. afarensis</i> de West Turkana y South Turkwel	257
5.	<i>Australopithecus anamensis</i>	258
5.1	Ejemplares de <i>A. anamensis</i> de Kanapoi y Allia Bay	258
5.2	Ejemplares de <i>A. anamensis</i> de Aramis y Asa Issie	260
5.3	Yacimiento de Woranso-Mille ¿ <i>A. anamensis</i> ?	260
6.	<i>Australopithecus (Kenyanthropus) platyops</i>	262
7.	<i>Australopithecus garhi</i>	263
8.	<i>Australopithecus africanus</i>	265
8.1	El ejemplar de <i>A. africanus</i> de Taung	265
8.2	Ejemplares de <i>A. africanus</i> de Sterkfontein	266
8.3	El ejemplar StW 573, <i>Little Foot</i>	269
9.	<i>Australopithecus sediba</i>	271
10.	<i>Australopithecus bahrelghazali</i>	274
9.	El género <i>Paranthropus</i>	277
1.	La cladogénesis de <i>Paranthropus</i> y <i>Homo</i>	277
2.	Esmalte dental y dieta	279
3.	Indicios de la cladogénesis del Plioceno	285
4.	<i>Paranthropus robustus</i>	285
5.	<i>Paranthropus boisei</i>	288

5.1	Olduvai entra en la Historia: el OH 5	288
5.2	Hipodigma de <i>Paranthropus boisei</i>	290
6.	<i>Paranthropus aethiopicus</i>	294
10.	El género <i>Homo</i>	301
1.	El taxón más antiguo de nuestro género	301
2.	<i>Homo habilis</i>	305
2.1	Apomorfias de <i>Homo habilis</i>	305
2.2	Ejemplares de <i>Homo habilis</i> de Olduvai	306
2.3	Ejemplares de <i>Homo habilis</i> de Turkana	308
2.3.1	El ejemplar KNM-ER 1470	308
2.3.2	El ejemplar KNM-ER 1813	309
2.4	Variación morfológica dentro de <i>Homo habilis</i>	312
2.5	Otros ejemplares asignados a <i>Homo</i>	312
2.6	¿ <i>Homo habilis</i> en Sudáfrica?	315
2.6.1	Los ejemplares StW 53 y SK 847	315
2.6.2	Los ejemplares Sts 19 y StW 151	317
3.	<i>Homo gautengensis</i>	317
4.	<i>Homo georgicus</i>	320
4.1	El corredor de Dmanisi	320
4.2	Un nuevo taxón para Dmanisi	323
11.	Pautas evolutivas de los homínidos en el Plioceno	329
1.	Consistencia de las especies de homínidos del Plioceno	330
1.1	El taxón <i>Homo rudolfensis</i>	331
1.2	Hipótesis acerca de la variabilidad de <i>Homo habilis</i> sensu lato	333
2.	Monofilia de los géneros del Plioceno	339
2.1	Monofilia de <i>Australopithecus</i>	340
2.2	Monofilia de <i>Homo</i>	343
2.3	La locomoción de los primeros <i>Homo</i>	343
2.4	Un sentido taxonómico para los ejemplares de <i>Homo</i> del Plioceno	347
2.5	Monofilia de <i>Paranthropus</i>	348
3.	Árboles filogenéticos de los homínidos del Plioceno	351
3.1	Relaciones evolutivas entre <i>Ar. ramidus</i> , <i>A. anamensis</i> y <i>A. afarensis</i>	351
3.2	La diversidad de los homínidos del Plioceno	354
3.3	El tránsito a <i>Homo</i>	356
3.4	El papel filogenético de los australopitecinos «gráciles» sudafricanos	359
3.5	Relaciones filogenéticas entre las especies de <i>Paranthropus</i>	362
3.6	La cuestión geográfica; dispersiones antiguas de los homínidos dentro de África	363
3.7	Dispersión <i>Ardipithecus-Australopithecus</i>	364
3.8	Dispersión <i>Australopithecus-Paranthropus</i>	365
3.9	La evolución hacia al <i>Homo erectus</i> africano	365
12.	Las tradiciones líticas	369
1.	Usos preculturales de herramientas	369
2.	Los autores de las tallas	372
3.	Indicios tafonómicos de la cultura	374

4.	La cultura olduvaiense (modo 1)	376
4.1	La función de las herramientas olduvaienses	378
4.2	Manifestaciones culturales más antiguas	380
5.	La cultura achelense (modo 2)	383
5.1	¿Qué es una herramienta achelense?	384
5.2	<i>Large Cutting Tools</i> : las grandes hachas	386
6.	La transición del modo 1 al modo 2	388
7.	Cultura y dispersión	391
8.	La salida de África	392
8.1	Un modelo extendido para las dispersiones humanas	393
8.1.1	Características poblacionales	393
8.1.2	Barreras geográficas	394
8.1.3	Ciclos climáticos	395
8.2	La cultura de la primera salida de África	397
9.	La dispersión cultural	400
9.1	India	400
9.2	Java	402
9.3	China continental	404
9.4	La «línea de Movius»	407
10.	Más allá de las piedras: el uso del fuego	408
11.	Dispersión cultural del fuego	412
13.	Pleistoceno Inferior y Medio: la radiación de <i>Homo</i>	415
1.	¿Es <i>Homo erectus</i> una especie mal definida?	417
1.1	¿Cuáles son las apomorfias que definen <i>Homo erectus</i> ?	417
1.2	¿Cómo puede ser entonces que se trate de una especie no válida?	418
2.	Poblaciones tras la primera salida de África	418
3.	Variables de la dispersión poblacional	420
4.	Apomorfias de <i>Homo erectus</i>	421
4.1	Talla y masa corporal de <i>Homo erectus</i>	423
4.2	Las huellas de Koobi Fora	426
14.	Ejemplares africanos y asiáticos de <i>Homo erectus</i>	429
1.	<i>Homo erectus</i> africano	429
1.1	Olduvai	429
1.2	Koobi Fora	430
1.3	West Turkana	431
1.4	Otros ejemplares del Rift	432
1.5	<i>Homo ergaster</i> versus <i>Homo erectus</i>	435
1.6	Ejemplares de pequeña talla	438
1.7	Sudáfrica	440
2.	<i>Homo erectus</i> de Java	441
2.1	La colonización de Java	442
2.2	Sangiran: una referencia para la colonización asiática	444
2.3	La variabilidad de <i>Homo erectus</i> en Java	447
3.	<i>Homo erectus</i> de China	447
3.1	La colonización de China	448
3.2	Ejemplares de Zhoukoudian	452
3.3	Entorno y adaptación de <i>Homo erectus</i> en Asia	457

4.	Un modelo para los homínidos del Pleistoceno Inferior y Medio	457
4.1	La variabilidad de la muestra de <i>Homo erectus</i>	461
4.2	¿De qué concepto de especie estamos hablando?	465
4.3	Hacia una sistemática razonable	467
15.	La entrada de los homínidos en Europa	471
1.	«Cronología corta» versus ocupación antigua	471
1.1	Los ciclos glaciares	473
1.2	Obstáculos para la migración hacia Europa	480
1.2.1	La barrera sahariana	480
1.2.2	El cruce del Mediterráneo	484
2.	Los primeros homínidos europeos	486
2.1	Atapuerca	487
2.1.1	La sima del Elefante	488
2.1.2	La Gran Dolina	488
2.2	Yacimiento de Ceprano	495
2.3	Yacimiento de Sarstedt	497
3.	Colonización y extinción: las evidencias climáticas	498
3.1	Episodios de ocupación	499
3.2	Colonización y extinción: las evidencias culturales	502
4.	Relaciones filogenéticas de los primeros homínidos europeos	506
4.1	Sarstedt	506
4.2	Ceprano	507
4.3	Atapuerca: el tránsito a los neandertales	508
4.4	El tránsito a <i>H. neanderthalensis</i>	510
16.	La transición al Pleistoceno Superior	513
1.	Hipótesis Multirregional e Hipótesis del Reemplazamiento	513
2.	La mandíbula de Mauer	515
3.	Los sapiens «arcaicos»	518
3.1	Steinheim	519
3.2	Swanscombe	521
3.3	Petralona	523
4.	La permanencia en Europa	525
4.1	Bilzingsleben	525
4.2	Vértesszöllös	526
4.3	La Caune de l'Arago	527
4.4	La Sima de los Huesos	529
5.	Estadios en la evolución europea	534
5.1	El modelo de acumulación	534
5.2	Evolución cultural en la transición europea	536
5.3	La evolución fuera de Europa	539
17.	Neandertales	541
1.	Los primeros neandertales	543
2.	Neandertales «clásicos» versus «progresivos»	544
3.	La morfología neandertal	549
4.	El desarrollo ontogenético de los neandertales	551
5.	El origen de las apomorfias neandertales	553

6.	¿Una adaptación a climas rigurosos?	554
7.	La «cuestión neandertal»	558
7.1	El contacto oriental	559
7.2	¿Una o dos especies en Oriente Próximo?	563
7.3	Las edades de las cuevas de Oriente Próximo	565
7.4	Humanos modernos en Oriente Próximo	568
18.	La transición africana	569
1.	La «Edad de Piedra Media»	569
2.	Grados en la transición africana	571
2.1	Grado I	573
2.2	Grado II	576
2.3	Grado III	584
3.	¿Es necesaria una especie de transición entre <i>Homo erectus</i> y <i>Homo sapiens</i> ?	584
19.	La transición asiática	587
1.	Java	588
1.1	Permanencia de <i>Homo erectus</i>	588
1.2	Proximidad morfológica <i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> en Java	590
1.3	Sentido evolutivo de los ejemplares avanzados de <i>Homo erectus</i> de Java	593
2.	China	595
2.1	Permanencia de <i>Homo erectus</i> en China	595
2.1.1	Yunxian	595
2.1.2	Jinniushan	595
2.1.3	Dali	596
2.1.4	Hexian	596
2.1.5	Nanjing	597
2.1.6	Zhoukoudian V	598
2.2	Proximidad morfológica <i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> en China	598
2.3	Sentido evolutivo de los ejemplares avanzados de <i>Homo erectus</i> de China	600
3.	El enigma de Flores	602
3.1	Yacimiento de Liang Bua	603
3.2	La morfología de LB1	606
3.3	Razones para el enanismo de LB1	606
3.4	El cerebro de LB1	607
3.5	Postcraneales de LB1	610
3.6	La consideración filogenética de <i>Homo floresiensis</i>	611
3.7	Las industrias de Flores	612
3.8	Los útiles avanzados de Liang Bua	617
20.	La recuperación de material genético antiguo	621
1.	DNA mitocondrial antiguo	621
2.	DNA mitocondrial neandertal	623
3.	Consecuencias evolutivas de la comparación del mtDNA de los ejemplares de Neander y Mezmaiskaya	624
4.	La multiplicación de los estudios de mtDNA neandertal	628
5.	La continuidad <i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	629
6.	El contraejemplo del «Niño de Lapedo»	631
7.	Okladnikov: ¿Llegaron a Siberia los neandertales?	633

8. El trasfondo del mtDNA: poblaciones y especies	634
9. La secuenciación de alto rendimiento	636
10. Resultados preliminares de la secuenciación de alto rendimiento	638
11. ¿Una nueva especie? El fósil de Denisova	639
12. El genoma nuclear	642
12.1 Recuperación de DNA nuclear neandertal	642
12.2 El genoma neandertal	645
12.3 Genes de selección positiva	646
21. Humanos modernos	649
1. Diferencias morfológicas entre <i>Homo neanderthalensis</i> y <i>Homo sapiens</i>	651
2. El origen africano: la coalescencia del mtDNA actual	652
3. Árbol genealógico del mtDNA	653
4. Tamaño y edad de las poblaciones humanas ancestrales	656
5. El efecto fundador	662
6. La huella de los primeros humanos modernos	663
7. La dispersión de los humanos modernos	665
8. Huella actual de las hibridaciones	667
9. El registro fósil y arqueológico de los primeros humanos modernos	668
9.1 Klasies River: primeros <i>Homo sapiens</i>	669
9.2 El ejemplar de Hofmeyr	673
9.3 Otros ejemplares africanos antiguos de <i>Homo sapiens</i>	674
9.4 Hibridación africana	675
9.5 Llegada de los humanos modernos a Asia	677
10. Un modelo ajustado para el origen de los humanos modernos	680
10.1 La diversidad genética humana	681
10.2 Cambios fenotípicos adaptativos	684
Epílogo	687
Glosario	689
Bibliografía	703
Índice analítico y onomástico	773

Prólogo

Nuestro libro anterior, *Senderos de la evolución humana*, se publicó en esta misma editorial en el año 2001. Tras distintas reimpressiones que no alteraron el texto, la necesidad de actualizarlo se hizo patente. A lo largo de la década transcurrida habían sido muchos los fósiles humanos descubiertos y considerables los cambios en la interpretación del proceso filogenético de nuestro linaje. Pronto nos quedó claro que, más que un lavado de cara, era necesario acometer la tarea de hacer un libro del todo distinto.

El que el lector tiene en sus manos se aparta del anterior no sólo por la gran cantidad de nuevos materiales incluidos, sino por un cambio absoluto de planteamiento. *Senderos* seguía un discurso histórico que ajustaba el orden de narración al proceso en que fueron descubriéndose los principales fósiles humanos. Aquí hemos utilizado una aproximación sistemática, presentando primero las herramientas de estudio de la evolución humana y describiendo los diferentes ejemplares y taxa de acuerdo con su edad. Además, se ha intentado ofrecer claves más completas —y ambiciosas— de interpretación, cuadrando en la

medida de lo posible los datos paleontológicos, arqueológicos, genéticos, geográficos, tafonómicos, ambientales y poblacionales, sin rehuir las discusiones acerca de algunos conceptos esenciales como pueden ser los de «género» y «especie».

Pese a ese cambio de enfoque, resulta inevitable que algunas partes del nuevo libro coincidan con las de *Senderos*. Al fin y al cabo se trata de entrar, en ambos casos, en la evolución del linaje humano. Habría sido enojoso y molesto para la lectura indicar de manera pormenorizada los materiales que proceden del libro anterior; aquellos que han sido aprovechados se encuentran, además, sometidos en buena medida a la renovación que impone la década larga transcurrida entre ambos textos.

Otra diferencia notable se refiere a que, en este libro, no se han incluido los aspectos relacionados con los rasgos derivados que, respecto de los humanos actuales, dan paso a la riqueza lingüística, moral y estética que nos separa de otros primates. Las muchas páginas que nos han sido necesarias para describir el proceso de evolución hasta *Homo*

sapiens obligan, como decimos en el epílogo final, a dejar esa parte para un volumen posterior.

El capítulo de agradecimientos debe comenzar reconociendo la paciencia que han tenido las editoras de Alianza, Valeria Ciompi y Cristina Castrillo, ante nuestros retrasos acumulados en la entrega del manuscrito. Por lo que hace al contenido del libro, son los numerosos autores que han llevado a cabo trabajos de campo, tareas experimentales y análisis teóricos los que tienen

todo el mérito para poder llegar a las claves de la evolución humana. Con muchos de los que figuran citados hemos cambiado impresiones y comentarios a lo largo no ya del tiempo de redacción del texto, sino de innumerables encuentros, conferencias, seminarios y simposios. Los autores clásicos se añaden desde la distancia que impone los años pero no son menos cruciales de cara al resultado final.

A todos ellos, nuestra gratitud y admiración.

1. Teoría de la evolución

Desde que Charles Darwin sentase, hace ya más de siglo y medio, las bases de la teoría de la evolución biológica, ésta abarca tres materias diferentes. La primera es el *hecho* en sí de la evolución; es decir, la constatación de que las especies cambian a lo largo del tiempo y están emparentadas entre sí debido a que descienden de antepasados comunes. La segunda materia aborda la *historia* de la evolución; las relaciones de ancestro-descendiente y otras formas de parentesco que existen entre las especies; entre el orangután, el chimpancé y el ser humano, o entre los reptiles, las aves y los mamíferos, por poner sólo unos pocos ejemplos. La tercera materia se refiere a las *causas* de la evolución de los organismos, esto es, a los procesos que determinan las características morfológicas, fisiológicas y conductuales de los organismos en particular y a las relaciones que existen entre ellos.

La primera cuestión es la más básica de las tres porque, si las especies no evolucionasen a través del tiempo, la teoría de la evolución carecería de objeto alguno de estudio. Charles Darwin acumuló gran número y diversidad de evidencias para convencer a los científicos

de su época de que los seres vivos son descendientes modificados de sus antepasados comunes. Los contemporáneos de Darwin y sus sucesores del siglo XIX descubrieron gradualmente evidencias adicionales contundentes que confirmaban la evolución de las especies. Más y más pruebas siguieron acumulándose en el siglo XX y siguen haciéndolo en el XXI, en especial a partir de los avances de la biología molecular. Se trata de evidencias adicionales que han ido brindando los descubrimientos biológicos, tan numerosos como importantes, aunque esas evidencias nuevas no fueron buscadas como prueba de la evolución porque las obtenidas antes eran ya concluyentes. Los biólogos están convencidos por completo desde hace un siglo de que el fenómeno de la evolución ha sido establecido con un grado de certeza comparable a otros conceptos científicos, como la redondez de la Tierra, la rotación de los planetas alrededor del Sol o la composición molecular de la materia. Este grado de certeza, mas allá de toda duda razonable, es el que invocan los biólogos cuando afirman que la evolución es un «hecho».

La universalidad del proceso de la evolución ha llevado, además, a concluir que se trata de un proceso subyacente a todos los fenómenos biológicos. Como escribió el gran evolucionista americano de origen ruso Theodosius Dobzhansky (1973): «En la biología nada tiene sentido si no se considera bajo el prisma de la evolución»*.

En este libro no nos ocuparemos de demostrar de forma explícita el hecho de la evolución, aunque emergerán de continuo evidencias que lo confirman. Nuestros objetivos son las otras dos cuestiones que mencionábamos: la historia de la evolución y sus causas, en tanto que se relacionen de forma específica con los seres humanos.

Los biólogos evolucionistas se interesan por la identificación y explicación de los acontecimientos más importantes de la historia evolutiva. Por ejemplo, cómo fue la sucesión de organismos a través del tiempo —comenzando por el origen de los más primitivos que, como ahora sabemos, se remonta a más de 3.500 millones de años—; o cuándo colonizaron los animales la Tierra a partir de sus antepasados marinos y qué tipo de animales eran aquellos primeros terrestres; o si los pájaros descienden de los dinosaurios o, por el contrario, de otro tipo de reptiles; o si el linaje cuya descendencia lleva al orangután se separó del propio de los humanos y los chimpancés antes de que estos dos linajes se separasen entre sí —que es lo mismo que preguntar si los chimpancés y los humanos están más relacionados entre sí de lo que cada uno de ellos lo está con los orangutanes. De algunas de estas cuestiones, como la última, hablaremos a lo largo de este libro; las otras escapan a su objetivo, que es, como indica el título, el de explorar el proceso de la evolución del linaje humano.

Pero el estudio de la evolución incluye, además, el intento de precisar los ritmos del cambio, la multiplicación y extinción de es-

pecies, la colonización de islas y continentes y muchas otras cuestiones relacionadas con el pasado. De manera general, la investigación de la historia evolutiva implica la necesidad de reconstruir desde el origen de la vida hasta el presente los dos procesos históricos que caracterizan los cambios filogenéticos: «anagénesis», o modificación evolutiva de un linaje a través del tiempo; y «cladogénesis», o diversificación de los linajes. Hablaremos de ellos, referidos a los humanos, a lo largo de estas páginas.

Pero como decíamos antes, los biólogos evolucionistas no sólo describen el hecho de la evolución; también investigan el cómo y el porqué de esa historia, es decir, cuáles son sus causas y de qué manera se ha llevado a cabo. Se trata de descubrir los mecanismos o procesos que producen y modulan la evolución de los organismos a través del tiempo. Charles Darwin descubrió la *selección natural*, el mecanismo que explica la adaptación de los organismos a su ambiente y la evolución de los órganos y funciones. La selección natural da cuenta de por qué los pájaros tienen alas y los peces agallas; por qué el ojo está diseñado para ver imágenes mientras que la mano lo está para agarrar objetos. Otros procesos evolutivos importantes son los genéticos: la herencia biológica, la mutación de genes y la organización del DNA (ácido desoxirribonucleico, el material que contiene la información genética). Cruciales son también los procesos ecológicos, las interacciones de organismos y especies con el medio ambiente —que incluye otros organismos. A un nivel más alto de la jerarquía biológica, los biólogos evolucionistas estudian las causas de las diferencias que existen entre las especies y las razones de la persistencia o extinción de éstas. Sin olvidar el papel importante que tiene el azar en la evolución, como en todo proceso histórico.

La filogénesis humana es la historia de la evolución de nuestro linaje y de los procesos y causas que tratan de explicarla. La investigación de la historia evolutiva de nuestro linaje y la investigación de sus causas están vinculadas entre sí. La reconstrucción de los

* La traducción al castellano de los textos originales es de Francisco J. Ayala y Camilo Cela Conde, salvo indicación en contra.

Caja 1.1 DNA

DNA es un acrónimo que corresponde al término anglosajón *DeoxyriboNucleic Acid*. En castellano, la expresión correcta es ácido desoxirribonucleico, que correspondería a las siglas ADN. Si hemos mantenido aquí las

propias del inglés es con la intención de conservar en la mayor medida posible los términos técnicos tal y como se conocen de forma internacional. Es ese el criterio que seguiremos también en el caso de otros acrónimos.

sucesos en el tiempo nos abre la puerta al descubrimiento de los mecanismos responsables de tales acontecimientos y, a medida que desciframos las causas implicadas, podemos interpretar mejor los datos y llevar a cabo su reconstrucción histórica de una forma más adecuada.

1. Primeras propuestas científicas sobre la evolución

La cuestión de si los organismos vivos podrían surgir de forma espontánea a partir de la materia muerta fue planteada hace más de tres siglos por el italiano Francesco Redi

(1626-1697), uno de los primeros científicos que llevó a cabo experimentos biológicos con controles apropiados. Redi colocó frascos con diversas clases de carne fresca; algunos sellados, otros cubiertos con gasa para que pudiera entrar el aire pero no las moscas, otros, por fin, destapados. La carne se pudrió en todos los recipientes pero sólo aparecieron gusanos en los frascos descubiertos, en los que las moscas habían entrado libremente. (Mayr, 1982, p. 100)

La causa de la putrefacción sería descubierta dos siglos más tarde por un contemporáneo de Darwin, más joven que él, el francés Louis Pasteur (1822-1895), que fue uno de los grandes científicos de todos los tiempos. Pasteur demostró que la fermentación y la putre-

Caja 1.2 Ideas primitivas

Todas las culturas humanas han ofrecido sus explicaciones particulares del origen del mundo y de las criaturas que viven en él, incluidos los seres humanos. El judaísmo y el cristianismo tradicionales explicaron el origen de los seres vivos y sus adaptaciones —alas, branquias, manos, flores— como resultado de la creación de un Dios omnisciente. Sin embargo, entre los primeros Padres de la Iglesia, san Gregorio de Nisa (335-394) y san Agustín (354-430) sostuvieron que no todas las especies de plantas y animales habían sido creadas por Dios tal y como las encontramos ahora; algunas de ellas habrían evolucionado en tiempos históricos a partir de organismos creados por la mano de Dios. Según san Gregorio de Nisa, el mundo cósmico se ha originado en dos etapas sucesivas. La primera, el paso creativo, fue instantánea; la segunda etapa, el paso formativo, fue gradual y se desarrolló a través del tiempo. Según san Agustín, muchas especies de plantas y animales no fueron creadas directamente por Dios, sino sólo de forma indirecta, en su potencialidad (en sus *rationes seminales*), de modo que

serían el resultado de procesos naturales que tuvieron lugar con posterioridad en la historia del mundo. La motivación de san Gregorio y san Agustín no era científica sino teológica. Por ejemplo, a san Agustín le preocupaba el hecho de que habría sido imposible reunir representantes de todas las especies animales en una sola embarcación como el Arca de Noé; algunas especies debieron de aparecer después del Diluvio. La idea de que las especies pudiesen cambiar a través del tiempo por medio de procesos naturales no fue investigada como tema biológico por los teólogos cristianos de la Edad Media, pero muchos la consideraban, de modo incidental, como una posibilidad; entre ellos, san Alberto Magno (1200-1280) y su discípulo santo Tomás de Aquino (1224-1274). Santo Tomás concluyó, tras detallada discusión, que el desarrollo de criaturas vivas tales como gusanos y moscas, a partir de la materia inanimada como la carne en descomposición, no era incompatible con la fe o la filosofía cristianas. Pero dejó a otros (a los científicos, en el lenguaje actual) determinar si esto sucedía en realidad.

Caja 1.3 «Herencia de caracteres adquiridos»

La «herencia de caracteres adquiridos» es la teoría que con más frecuencia se asocia al nombre de Lamarck. Sin embargo, esta idea fue, en realidad, un constructo derivado de su teoría de la evolución. Según Lamarck, a medida que los animales se adaptan a sus entornos a

través de sus hábitos se producen en sus cuerpos modificaciones debidas al «uso y desuso». El uso de un órgano o estructura lo refuerza; el desuso conduce a la debilitación. Las características adquiridas por uso y desuso serían heredadas, según Lamarck.

facción las causaban unos organismos diminutos que podían ser destruidos por medio del calor. La comida se descompone cuando se pone en contacto con los gérmenes presentes en el aire. Debemos a Pasteur el proceso de la pasteurización, la destrucción de los microorganismos por medio del calor en la leche, el vino y la cerveza, que pueden de ese modo conservarse si se mantienen fuera del contacto con los microorganismos del aire. Pasteur demostró también que el cólera y la rabia los causan los microorganismos, e inventó las vacunas, tratamientos con agentes infecciosos atenuados (o muertos) que estimulan el sistema inmune de los animales y los seres humanos protegiéndolos así contra la infección (Dubos, 1962; Farley, 1974).

La primera teoría general sobre la evolución fue propuesta por el naturalista francés Jean-Baptiste de Monet, caballero de Lamarck (1774-1829), en su *Philosophie zoologique* [Filosofía zoológica] (Lamarck, 1809).

La teoría de Lamarck sobre la evolución era más metafísica que científica. El autor de la *Philosophie zoologique* postulaba que la vida posee la propiedad innata de mejorar con el paso del tiempo, de modo que la progresión desde los organismos inferiores a los superiores ocurriría de forma continua y siguiendo siempre el mismo camino de transformación desde los organismos inferiores hacia seres cada vez más elevados y más complejos. Así, los organismos vivos presentan una progresión desde los primitivos, como los gusanos, hasta los más avanzados, que son los humanos. Lamarck afirmaba que la evolución de los organismos a través de eones de tiempo desde formas inferiores a superiores es un proceso todavía en curso que siem-

pre culmina de la misma forma. Los gusanos y otras criaturas inferiores de hoy tendrán como descendientes organismos cada vez más y más avanzados hasta convertirse por fin en seres humanos.

Erasmus Darwin (1731-1802), médico y poeta, y abuelo de Charles Darwin, propuso en un lenguaje más poético que científico una teoría de la transmutación de las formas de vida a través de eones de tiempo: *Zoonomia, or the Laws of Organic Life* (E. Darwin, 1794). Más importante para Charles Darwin fue la influencia de su contemporáneo y amigo —mayor que él— el eminente geólogo sir Charles Lyell (1797-1875). En sus *Principles of Geology*, Lyell (1830-1833) sostuvo que las características físicas de la Tierra son el resultado de grandes procesos geológicos que actuaron a lo largo de inmensos períodos de tiempo, incomparablemente más extensos que los pocos miles de años transcurridos desde la Creación que se daban por ciertos en la época.

2. Charles Darwin

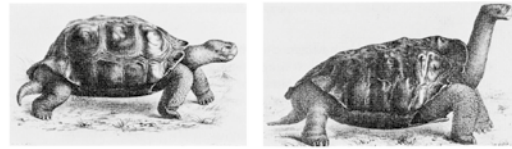
Hijo y nieto de médicos, Charles Darwin (1809-1882) se matriculó como estudiante de medicina en la Universidad de Edimburgo. Después de dos años abandonó Edimburgo y se trasladó a la Universidad de Cambridge para proseguir sus estudios que le llevarían a convertirse en clérigo. No fue un estudiante de gran altura pero se interesaba mucho por la historia natural. El 27 de diciembre de 1831, unos meses después de su graduación en la Universidad de Cambridge, Darwin zarpó como naturalista a bordo de la nave *HMS Beagle* en



Figura 1.1 Charles Darwin (1809-1882) hacia 1854. Ilustración cortesía del profesor G. Evelyn Hutchison.

un viaje alrededor del mundo que duró hasta octubre de 1836. A lo largo del viaje, Darwin desembarcó con frecuencia realizando largos trayectos por el interior de los países visitados con el objeto de recoger especímenes de plantas y animales. El descubrimiento en Argentina de huesos fósiles pertenecientes a grandes mamíferos extinguidos y la observación de numerosas especies de pájaros pinzones en las islas Galápagos figuran entre los acontecimientos que más estimularon el interés de Darwin por el origen de las especies.

Las observaciones que tuvieron más influencia sobre el pensamiento de Darwin puede que fuesen las de las islas Galápagos. Las islas, situadas en el ecuador a 900 kilómetros de la costa oeste de Sudamérica, habían sido llamadas Galápagos por los descubridores españoles debido a la abundancia de



Testudo ephippium, Santa Cruz I.

Figura 1.2 Las islas Galápagos, con dibujos de tres tortugas halladas en islas diferentes. Dibujo propiedad de Francisco J. Ayala.

tortugas gigantes, distintas en las diversas islas y diferentes todas ellas de las conocidas en cualquier otro lugar del mundo. Los galápagos se movían perezosamente con un ruido metálico, alimentándose de la vegetación y buscando las escasas charcas de agua fresca existentes. Habrían sido vulnerables a los depredadores pero éstos no existen en el archipiélago. En las islas Galápagos Darwin encontró grandes lagartos, bastante diferentes de los hallados en el continente sudamericano, que, a diferencia de otros, se alimentaban de algas y sinsontes. Es harto sabido que Darwin encontró varias clases de pinzones, pájaros con características que variaban de una isla a otra, notables por sus picos distintivos, que estaban adaptados a hábitos alimentarios dispares: cascar nueces, hurgar en busca de insectos, atrapar gusanos...

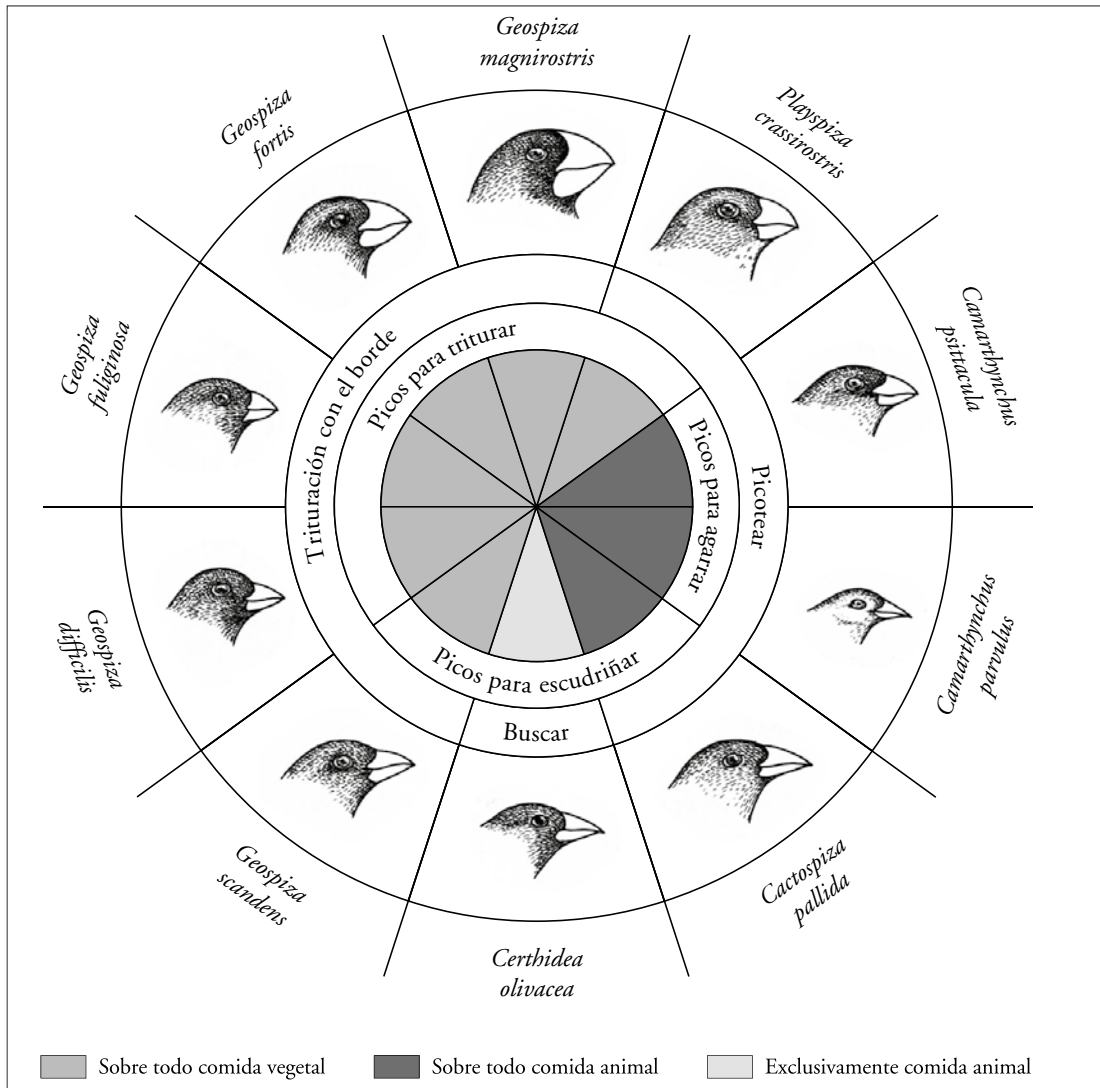


Figura 1.3 Los pinzones de Darwin. Diez especies procedentes de las islas Galápagos. Especies diferentes son capaces de nutrirse de alimentos diversos por medio de la evolución de picos diferentes adaptados a los distintos alimentos (dibujo propiedad de Francisco J. Ayala).

En *The Origin of Species* (Darwin, 1859), el autor acumuló pruebas que demostraban la evolución de los organismos. Pero lo más importante es que en ese libro Darwin propone una teoría, la selección natural, para explicar el diseño de los organismos, su complejidad, diversidad y adaptaciones sorprendentes como resultado siempre de procesos

naturales. La evidencia de la evolución viene a cuento en *El origen de las especies* no tanto por su interés mismo, sino porque es una consecuencia de la selección natural: la responsable del diseño de los organismos. La introducción y los capítulos I a VIII y XIV de *El origen* están dedicados a explicar cómo la selección natural, o la «lucha por la vida», da

lugar a organismos adaptados para sobrevivir y procrear gracias a que tienen órganos y miembros funcionales. Así es como procede la selección natural: los individuos que tienen variaciones beneficiosas, es decir, características que mejoran su probabilidad de supervivencia y reproducción, dejan más descendientes que los individuos de la misma especie que tienen rasgos menos adecuados. En consecuencia, las variaciones beneficiosas incrementarán su frecuencia con el paso de las generaciones; las menos beneficiosas y, por supuesto, las perjudiciales serán eliminadas de la especie. Con el paso del tiempo, todos los individuos de la especie poseerán las características beneficiosas; más tarde, otros nuevos rasgos aparecerán y continuarán acumulándose durante eones de tiempo.

Darwin arguye que, si su explicación de la organización adaptativa de los seres vivos es correcta, la evolución se sigue por necesidad como consecuencia de que los organismos se adaptan a diversos entornos en distintos lugares, de las condiciones siempre cambiantes del entorno a lo largo del tiempo y de que las variaciones hereditarias están disponibles en un momento determinado, mejorando las oportunidades de los organismos para sobrevivir y reproducirse. Las evidencias evolutivas son parte fundamental de la explicación que Darwin da de las adaptaciones de los organismos porque indican que la evolución biológica tiene lugar de forma real, cosa que Darwin trata de demostrar en los capítulos IX-XIII. Pero vuelve al tema de la selección natural en el capítulo XIV, que concluye con un elocuente párrafo final en el que queda retratada la grandeza de su perspectiva:

Es interesante contemplar una enmarañada ribera, cubierta de muchas plantas de numerosas clases, con pájaros que cantan en los arbustos, con diversos insectos que revolotean, y con gusanos que se arrastran por la tierra húmeda, y reflexionar que estas formas cuidadosamente construidas, tan diferentes unas de otras, y que son interdependientes de una manera tan compleja, han sido producidas por leyes que actúan alrededor de nosotros. [...] Así, la realidad más elevada que somos capaces de concebir, es decir, la producción de los animales superiores,

es una consecuencia directa de la guerra de la naturaleza, del hambre y la muerte. Hay grandeza en esta visión de que la vida, con sus diversos poderes, ha sido originalmente alentada en unas pocas formas o en una sola; y que, mientras este planeta ha ido girando de acuerdo a la constante ley de la gravedad, a partir de un comienzo tan simple se han desarrollado y se están desarrollando un sinnúmero de formas, las más bellas y más maravillosas.

Darwin, 1859 [2009]

La evolución de los organismos no suponía en realidad una idea nueva; era un hecho comúnmente aceptado por los naturalistas en las décadas centrales del siglo XIX. La distribución de especies exóticas por Sudamérica, en las islas Galápagos y en otras partes, y el descubrimiento de restos de animales extinguidos hace mucho tiempo confirmaron para Darwin la realidad evolutiva. El desafío intelectual consistía en descubrir la explicación que daría cuenta del origen de las especies: cómo los nuevos organismos habían llegado a adaptarse a su medio ambiente. Al comienzo de sus diarios Darwin (1836-1844) registra su descubrimiento de la selección natural y se refiere repetidamente a tal hallazgo como «mi teoría». A partir de entonces, y hasta su muerte en 1882, su vida estaría dedicada a desarrollar la teoría de la selección natural y sus postulados, en particular la difusión de la variación hereditaria y la enorme fertilidad de los organismos —que sobrepasan con mucho la capacidad de los recursos disponibles. De forma incesante, Darwin prosiguió sus observaciones y realizó experimentos para poner a prueba la teoría y resolver las posibles objeciones.

Además del *Origin of Species* (1859), Darwin publicó muchos otros libros, en especial *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (Darwin, 1871), que extendió la teoría de la selección natural a la evolución humana.

El descubrimiento independiente de la selección natural por parte de Wallace (véase caja 1.4) es notable. Pero el interés principal y la motivación de Wallace no eran tanto la explicación del diseño como la de la evolución de